THESE DE DOCTORAT DE
L'UNIVERSITE PIERRE ET MARIE CURIE

Spécialité

Mesures Physiques en Télédétection
École doctorale des Sciences de l'Environnement d'Ile de France

Présentée par

M. Jean-Baptiste FÉRET

Pour obtenir le grade de

DOCTEUR de l'UNIVERSITÉ PIERRE ET MARIE CURIE

Sujet de la thèse :

Apport de la modélisation pour l'estimation de la teneur en pigments foliaires par télédétection

Soutenue le 25 Novembre 2009

devant le jury composé de :

Mme. Laurence Picon	Présidente du Jury et Examinateur
M. Jean-Philippe Gastellu-Etchegorry	Rapporteur
M. Rémi Michel	Rapporteur
M. Gregory Asner	Examinateur
M. Frédéric Baret	Examinateur
M. Stéphane Jacquemoud	Examinateur, directeur de thèse
M. Christophe François	Examinateur, co-directeur de thèse

Université Pierre & Marie Curie - Paris 6
Bureau d'accueil, inscription des doctorants et base de données
Esc G, 2ème étage
15 rue de l'école de médecine
75270-PARIS CEDEX 06

Tél. Secrétariat : 01 42 34 68 35
Fax : 01 42 34 68 40
Tél. pour les étudiants de A à EL : 01 42 34 69 54
Tél. pour les étudiants de EM à ME : 01 42 34 68 41
Tél. pour les étudiants de MF à Z : 01 42 34 68 51
E-mail : scolarite.doctorat@upmc.fr

Thèse effectuée au laboratoire :

Institut de Physique du Globe de Paris, UMR 7154
Equipe Géophysique Spatiale et Planétaire
Campus spatial - Bâtiment Lamarck
Case 7011, 35 rue Hélène Brion
75013 Paris, France

Mots-clés
Télédétection, Modélisation, Végétation, Chlorophylle, Caroténoïdes, PROSPECT, Inversion, SAIL

Résumé
La mesure et le suivi de la teneur en pigments foliaires présentent un intérêt dans des domaines aussi variés que l'écologie, l'agriculture ou les sciences de la Terre. Les méthodes de télédétection mises au point jusqu'à présent se limitent à la chlorophylle et manquent souvent de robustesse car validées sur un nombre limité de données. A l'échelle de la feuille, le nouveau modèle PROSPECT-5 permet d'estimer la teneur en chlorophylle et en caroténoïdes à partir de mesures de réflectance et/ou de transmittance de manière plus précise que les méthodes basées sur les indices spectraux publiés dans la littérature. La validation du modèle effectuée sur un jeu de données regroupant près de 1500 feuilles démontre aussi sa capacité à synthétiser des propriétés optiques réalistes qui peuvent servir à calculer de nouveaux indices spectraux, très simples et plus performants. A l'échelle de la canopée, le calcul d'indices sensibles à la teneur en chlorophylle et au LAI grâce au modèle couplé PROSPECT-5 + 4SAIL permet de s'affranchir des données expérimentales, ce qui constitue une économie de temps et d'argent. L'estimation de la teneur en caroténoïdes nécessiterait une étude plus approfondie et des données supplémentaires. L'utilisation de ces indices comme information *a priori* améliore la précision de l'inversion pour l'estimation de la teneur en chlorophylle et du LAI par rapport à une inversion simple ou l'utilisation d'indices spectraux. Enfin le modèle et la méthode d'inversion mis au point sont appliqués à des images de capteurs opérationnels (CAO) ou en projet (VENμS, SENTINELLE-3) pour obtenir des cartes de chlorophylle et de LAI.

Keywords
Remote sensing, Modeling, Vegetation, Chlorophyll, Carotenoids, PROSPECT, Inversion, SAIL

Abstract
The assessment and monitoring of foliar pigment content is highly relevant for applications in ecology, agriculture and Earth sciences. Current methods based on remote sensing only permit chlorophyll assessment and they lack robustness due to limited and specific experimental data. At the leaf scale, the upgraded PROSPECT-5 model allows chlorophyll and carotenoid assessment using reflectance and/or transmittance measurements and outperforms spectral indices published in the literature. The validation of the model carried out using nearly 1500 leaf samples also proves its ability to simulate highly realistic leaf optical properties. These modeled properties can thus be used to compute new spectral indices very simple and more efficient. At the canopy scale, synthetic datasets can be set up using the coupled PROSPECT-5 + 4SAIL model to compute vegetation indexes for LAI and chlorophyll content retrieval, and then decrease the dependence on experimental data, saving time and money. The assessment of carotenoids content could not be studied at the canopy scale like at the leaf scale because no ground validation was available. The use of spectral indexes as *prior* information when inverting PROSAIL increases the accuracy of the chlorophyll content and LAI retrieval compare to the inversion without *prior* information or the use of spectral indexes. Lastly, the model and the method developed for its inversion are applied to images of operational (CAO) or future sensors (VENμS, SENTINELLE-3) to obtain maps of chlorophyll content and LAI.

Remerciements

Bon. Par où commencer… ? Ça va être difficile de faire dans le synthétique.

Je vais commencer par le plus évident pour finir par la femme à Georges Moustaki, ce qui nous éloigne considérablement de l'évidence.

Tout d'abord je tiens à remercier Stéphane Jacquemoud et Christophe François pour l'opportunité qu'ils m'ont offerte de passer ces trois dernières années à travailler avec eux, et pour la passion des petites feuilles qu'ils m'ont transmise. Merci pour leur confiance, leurs conseils que j'ai bien notés même si parfois… d'accord, à partir de maintenant je fais des classeurs.

Merci à Laurence Picon, Jean-Philippe Gastellu-Etchegorry, Rémi Michel, Frédéric Baret et Gregory Asner de m'avoir fait l'honneur d'accepter de faire partie de mon jury.

Merci aussi à toutes celles et tous ceux qui ont contribué à ce travail en partageant avec moi leurs données : Cinzia Panigada, Karen Barry, Juliette Louis, Andrew Richardson, Guerric le Maire, et un merci particulier à Anatoly Gitelson pour la quantité de données qu'il m'a fournie et pour les échanges très enrichissants que nous avons eus, sa disponibilité et son intérêt pour mon travail. Un autre merci particulier à Greg Asner pour son dynamisme, ses données, l'effet stimulant de son travail sur le mien et son accueil chaleureux ainsi que celui de toute l'équipe du *Department of Global Ecology* de l'université de Stanford lors de notre rencontre. En espérant que cette collaboration mise en place se resserre encore dans les prochaines années.

De nombreuses autres personnes ont aussi contribué à ce travail et aux résultats obtenus. Ils m'ont aidé par leurs connaissances, leur avis et leurs critiques sur mon travail. C'est là que je vais essayer de n'oublier personne. Merci à Zoran Cerovic et Naïma Ben Ghozlen qui se sont toujours montrés disponibles pour me conseiller et m'expliquer le pourquoi du comment des pigments ; Yves Tourbier pour sa patience et ses explications sur les plans d'expérience ; Serge Berthier pour toutes ses idées et ses connaissances qu'il a partagées avec Stéphane et moi ; Michel Krawczyk pour son aide sur les machines du CCR. Merci aussi à Susan Ustin ainsi que toute l'équipe du CSTARS de l'université de Californie à Davis qui m'ont accueilli et m'ont fait passer une semaine stimulante en montrant leur intérêt pour mon travail. Merci aux petits et grands stagiaires pour leur travail : Teaikiomioi, Romain et Benoît.

Si ces trois années m'ont semblé filer comme neige au soleil, c'est aussi grâce à tous les membres de l'équipe de géophysique spatiale et planétaire, qui, bien qu'ils ne fassent aucun effort pour travailler sur les petites feuilles n'en sont pas moins d'admirables cuisinières et cuisiniers et de fins gourmets. J'ai passé de très bons moments à siphonner des litres de thé en votre compagnie. Merci à Hélène pour sa gentillesse et sa gestion hors pair du labo ; Olivier qui rit à mes calembours comme je ris aux siens mais parvient à se retenir face à des questions plus sérieuses ou des tentatives d'explications ; Sébastien pour les bons moments passés ensemble à la Réunion et sous des latitudes moins exotiques (quoiqu'en cherchant bien à Paris…) ; Laurent et Gwendoline pour les moments de détente, Michel que même si il a la barbe grisonnante je le respecte et il a pas besoin de retirer ses galons ; Jean-Michel Noveltis qui me doit toujours 3 euros ; Laurent Bousquet et sa bonne humeur ; Laurent Pouilloux, qui n'a pas arrangé mon coté geek ; et bien sûr les trois *spice girls* qui m'ont accompagné ces deux dernières années, Cecilia, Fanny et Marie-Line (ok chérie je rentre pas trop tard ce soir). Sans oublier le reste de l'équipe basée à St Maur avec qui j'ai aussi passé de bons moments (est ce que quelqu'un a enfin une piste sur la végétation martienne ?), ni le laboratoire ESE à Orsay.

Bon, maintenant passons aux choses sérieuses. En premier lieu, un maxi merci à Mathilde, la femme qui partagea durant près de 3 années mon quotidien, sans jamais trop broncher, même sur la fin. Tu as battu un record. Et c'était pas gagné d'avance. Bon il nous reste quelques mois ensemble, taches de tenir (j'essaierai de pas faire de bruit ce soir, et désolé pour hier soir). Viennent ensuite en pagaille et dans le désordre : Looping a.k.a. Charlie Oleg et Claire, malouins des yeux, mais toujours près des oreilles : merci pour le canapé. Lolo, mon *alter ego* caprin : respect, roubier et cœur d'artichaut forever. See you chez les caribous. La famille Buczinski : plus on sera de fous, plus on va rigoler. Mais faudra penser à agrandir ta cave bubu. La famille Mokrani Zodmi : Momo tu as réussi à récupérer un statut étudiant, mais tu es hors concours. La famille Crinquette Rosenswey : bon les enfants, il me reste 10 litres de charrette maintenant alors va pas falloir faiblir durant les semaines qu'il nous reste (Dorothée tu n'y couperas pas). Le seul, l'unique, le chauve : le Lucchio. Accompagné de sa famille aussi parce que sans eux on serait beaucoup à voir la vie autrement (moins floue… ?). Marie, pour les Saturday night fevers et tous les bons moments. Mathieu, sans qui les choses auraient aussi eu un coté bien moins funky ces dernières années (les autres années aussi soit dit en passant). Julie et Carlos, pour le jambon, les conseils et les animelles. Marion, pour ce qu'elle m'a donné ces derniers mois. Tooch', pour l'accueil deluxe à SF (avec Tony) et Davis, et en espérant le retour du coup de l'ascenseur au plus tôt. Tous les gros guys, les jean-michels, les jean-mchelines et les martines que je n'ai pas la place de citer. Je pourrais décrire des cheveux, des dents, des poils, des seins, du bide, je suis sûr que toutes et tous se sont déjà reconnus. Et à toutes celles et ceux que j'ai connus, reconnus, oubliés et qui n'ont pas laissé leur part au chien. Enfin, la famille qui grandit à vue d'œil. Ça va dans le bon sens et ce n'est pas fini. Merci particulier à mon papa et ma maman, sans qui je ne serais vraisemblablement pas là. Si si.

Enfin merci à la femme à Georges Moustaki. La boucle est bouclée.

"Qu'importe le flocon quand on a l'Everest"
Mike Brandt

Table des matières

INTRODUCTION **1**

CHAPITRE 1. ESTIMATION DES PIGMENTS FOLIAIRES PAR TELEDETECTION A DIFFERENTES ECHELLES **5**

1.1. ROLE ET PROPRIETES DES PIGMENTS FOLIAIRES 6

1.1.1. Propriétés physico-chimiques 7

1.1.2. Localisation et rôle dans la feuille 13

1.1.3. Evolution de la teneur en pigments 15

1.1.4. Distribution au sein des écosystèmes 20

1.2. TELEDETECTION DES PIGMENTS A L'ECHELLE DE LA FEUILLE 22

1.2.1. Les approches statistiques 23

1.2.2. Modélisation des propriétés optiques foliaires 28

1.2.3. Applications en télédétection rapprochée 33

1.3. TELEDETECTION DES PIGMENTS A L'ECHELLE DU COUVERT 34

1.3.1. Sources de variabilité de la réflectance de la canopée 34

1.3.2. Quelles sont les variables à estimer ? 37

1.3.3. Approches statistiques 38

1.3.4. Modélisation de la réflectance de la canopée 39

1.4. CONCLUSION 41

CHAPITRE 2. ESTIMATION DE LA TENEUR EN CHLOROPHYLLE ET CAROTENOÏDES FOLIAIRE : ETALONNAGE ET VALIDATION DU MODELE PROSPECT-5 **43**

2.1. PRESENTATION DES BASES DE DONNEES 44

2.1.1. Description 44

2.1.2. Mise en forme des bases de données 49

2.2. MISE A JOUR DU MODELE PROSPECT 49

2.2.1. Description du modèle 50

2.2.2. Nouvel étalonnage du modèle 56

2.3. VALIDATION DE PROSPECT 64

2.3.1. Inversion des variables biochimiques 64

2.3.2. Mode direct : performance de la modélisation 69

2.4. CONCLUSION 74

CHAPITRE 3. ESTIMATION DE LA TENEUR EN PIGMENTS A L'ECHELLE DE LA FEUILLE 75

3.1. ESTIMATION D'INDICES A PARTIR DE DONNEES EXPERIMENTALES 76

3.1.1. Estimation de la teneur en chlorophylle foliaire 76

3.1.2. Estimation de la teneur en caroténoïdes foliaires 79

3.1.3. Conclusion 83

3.2. ESTIMATION D'INDICES A PARTIR DE DONNEES SYNTHETIQUES 83

3.2.1. Création d'une base de données synthétique "réaliste" 85

3.2.2. Calcul d'indices spectraux 88

3.3. INVERSION A L'AIDE D'INFORMATION A PRIORI 92

3.3.1. Définition de l'information *a priori* 93

3.3.2. Mise au point de la nouvelle fonction de mérite 94

3.3.3. Résultats de l'inversion 94

3.4. CONCLUSION 96

CHAPITRE 4. ESTIMATION DE LA TENEUR EN PIGMENTS A L'ECHELLE DE LA CANOPEE 97

4.1. MATERIEL ET METHODES 98

4.1.1. Le modèle 4SAIL 99

4.1.2. Analyse de sensibilité séquentielle de PROSAIL 101

4.1.3. Analyse de sensibilité globale de PROSAIL 102

4.1.4. Bases de données l'échelle de la canopée 107

4.2. INVERSION DE PROSAIL 109

4.2.1. Estimation de la teneur en chlorophylle foliaire 110

4.2.2. Estimation du LAI 111

4.2.3. Distribution de l'ensemble des variables estimées 111

4.3. INDICES SPECTRAUX 113

4.3.1. Estimation de la teneur en chlorophylle foliaire 113

4.3.2. Estimation du LAI 118

4.4. INVERSION DE PROSAIL AVEC INFORMATION A PRIORI 120

4.4.1. Information *a priori* disponible 120

4.4.2. Résultats 121

4.5. CONCLUSION 127

CHAPITRE 5. MISE EN PLACE D'UNE METHODE OPERATIONNELLE POUR L'ESTIMATION DE LA TENEUR EN CHLOROPHYLLE FOLIAIRE ET DU LAI 129

5.1. ANALYSE DES DONNEES AEROPORTEES CAO 130

5.1.1. Description des données 130

5.1.2. Définition de l'information *a priori* 132

5.1.3. Résultats de l'inversion....136
5.1.4. Conclusion....138
5.2. APPLICATION A QUELQUES SATELLITES EN PROJET....139
5.2.1. Application des indices....141
5.2.2. Inversion de PROSAIL sur les données satellites....143
5.3. CONCLUSION 145

CONCLUSION GENERALE **147**

ANNEXE A **149**

ANNEXE B **157**

ANNEXE C **161**

BIBLIOGRAPHIE **185**

Introduction générale

La compréhension, l'exploitation raisonnée et la conservation des écosystèmes sont devenues des enjeux écologique et économique considérables aujourd'hui au centre des politiques de développement tant nationales qu'internationales. La mise en place d'une agriculture durable, le maintien de la biodiversité, la limitation des effets anthropiques sur l'environnement, ou encore la gestion des risques naturels, sont limités par les moyens d'observation et d'analyse. La végétation, qui couvre environ 65% des terres émergées, est un indicateur de ces mécanismes environnementaux : à l'interface entre le sol, l'hydrosphère et l'atmosphère, elle révèle les changements de propriétés de ces compartiments et donne accès à des informations souvent difficiles à obtenir directement. Comment ajuster les intrants d'une parcelle agricole pour optimiser la production tout en diminuant la pollution des sols et des nappes phréatiques ? Comment déterminer la dynamique des espèces invasives dans les écosystèmes sensibles et difficiles d'accès ? Comment mesurer l'impact d'un phénomène géophysique ou la vitesse de diffusion d'un polluant ? Toutes ces problématiques trouvent des éléments de réponse dans l'observation de l'état de la végétation. Reformulons la question qui suscite ici notre intérêt : quels sont les propriétés de la végétation susceptibles de contenir l'information liée aux phénomènes étudiés ?

La teneur en pigments foliaires constitue une des principales signatures de l'état physiologique des plantes. La mesure de l'évolution de l'équipement pigmentaire dans les feuilles permet de déterminer le stade phénologique, différencier les populations d'un écosystème, révéler les carences et les situations de stress éventuelles. Les pigments foliaires sont aussi importants dans le monde végétal que les cellules sanguines dans le monde animal : ils permettent l'assimilation de l'énergie lumineuse par la plante, interviennent lors de sa croissance et la protègent contre une multitude de facteurs tout au long de sa vie. Chaque famille de pigments est soumise à ses propres mécanismes de régulation, souvent complexes et permettant de cibler leur action en fonction des besoins de la plante et des contraintes environnementales. La chlorophylle, principal pigment foliaire, sert ainsi d'indicateur pour évaluer le rendement potentiel d'une culture ou la biomasse d'une forêt, pour détecter des carences nutritionnelles ou encore divers types de pollutions. C'est aussi une variable clé des modèles du cycle du carbone, et plus généralement des modèles climatiques. Quantitativement, les caroténoïdes constituent la deuxième famille de pigments foliaires. Ils participent activement au bon fonctionnement de la plante par des mécanismes qui leur sont propres comme le cycle des xanthophylles qui protège les végétaux d'un excès de lumière et de chaleur, et renseignent aussi sur les conditions de développement de la végétation.

Il existe plusieurs méthodes de mesure de la teneur en pigments. Les méthodes destructives réalisées en laboratoire nécessitent le broyage des feuilles et l'extraction des pigments par un solvant : elles sont précises mais trop fastidieuses pour un usage intensif (Sims et Gamon, 2002). Les méthodes non destructives leur sont préférées car elles sont plus adaptées pour l'étude systématique et le suivi temporel de larges étendues géographiques. Ces méthodes reposent sur la télédétection des propriétés optiques de la végétation dans le domaine visible et plusieurs solutions opérationnelles proposent actuellement des outils de diagnostic et d'aide à la décision dérivés de l'interprétation de la teneur en chlorophylle. Ces outils manquent toutefois de robustesse : ils sont généralement applicables à une espèce et un stade physiologique donnés (Fritschi et Ray, 2007). Leur utilisation est donc généralement restreinte aux couverts végétaux homogènes et beaucoup reste à faire pour proposer des méthodes fiables et robustes d'estimation de la teneur en pigments pour une grande variété d'espèces végétales, comme le demandent les

applications en écologie ou en suivi de l'environnement. De plus, la plupart des efforts se sont portés à ce jour sur l'estimation de la chlorophylle, les autres pigments restant peu utilisés en raison de l'absence de méthodes de dosage simples et fiables. Cependant la dynamique des autres pigments foliaires, à commencer par les caroténoïdes, est elle aussi importante en physiologie végétale (Sims et Gamon, 2002 ; Blackburn, 2007a).

Ce travail a pour principal objectif de mettre au point une méthode d'estimation de la teneur en pigments foliaires par télédétection optique, basée sur l'utilisation de modèles simulant le transfert radiatif dans la végétation. Pour ce faire, il est nécessaire de comprendre les mécanismes mis en jeu dans l'évolution de l'équipement pigmentaire à l'échelle cellulaire puis d'exprimer les variations de propriétés biochimiques en termes de variation des propriétés optiques à l'échelle de la feuille ou de la canopée, compte tenu de la grande variabilité de composition et de structure des tissus et organismes végétaux. Le premier chapitre développe le rôle des pigments chez les végétaux supérieurs et les méthodes permettant d'estimer leur teneur à l'échelle de la feuille et de la canopée.

Certaines de ces méthodes reposent sur la mesure des propriétés optiques spectrales de la végétation, et à leur traitement à l'aide de modèles de transfert radiatif. Ces derniers permettent d'exploiter entièrement la forte résolution spectrale, de l'ordre de quelques nanomètres, alors que les méthodes statistiques fournissent une solution rapide à partir d'une quantité d'information réduite. L'état de l'art met en évidence la difficulté à comparer ces différentes approches, mais aussi un retard de la part des modèles de transfert radiatif pour l'estimation de la teneur en caroténoïdes foliaire. Ces deux problématiques sont traitées dans le second chapitre qui présente l'ensemble des données rassemblées pour réaliser une comparaison entre les différentes méthodes disponibles, puis détaille l'étalonnage et la validation du modèle de propriétés optiques foliaires PROSPECT.

Les différentes méthodes d'estimation de la teneur en pigments à l'échelle de la feuille sont présentées dans le chapitre 3. Cette comparaison nous donne l'opportunité de détecter les points forts et les faiblesses de chacune des approches, et de réfléchir à une méthode combinant leurs avantages respectifs pour une estimation optimale de la teneur en pigments. Le quatrième chapitre s'attache à développer et valider la même approche à l'échelle de la canopée en utilisant des données acquises par différents capteurs possédant des résolutions spectrale et spatiale distinctes.

Enfin dans le cinquième et dernier chapitre, nous nous proposons de tester l'opérationnalité de la méthode mise au point pour l'estimation de la teneur en pigments de la végétation. Nous exposons les résultats appliqués à des données de télédétection acquises avec une série de capteurs opérationnels (CAO) ou en projet (VENμS, SENTINEL-2 et SENTINEL-3).

Nous abordons ainsi les propriétés optiques et biophysiques de la végétation selon une démarche ascendante, en partant de l'échelle moléculaire et cellulaire à l'échelle de la feuille puis de la canopée, comme le représente la figure 0.

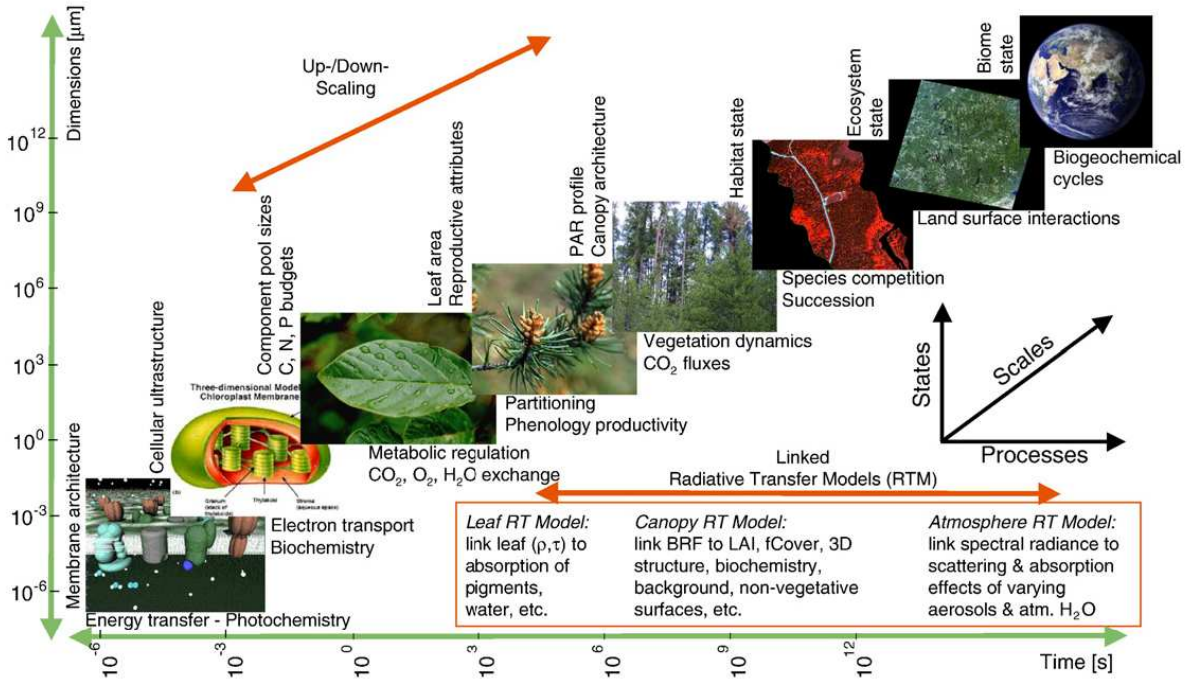


Figure 0 : description des processus associés à la végétation de l'échelle cellulaire à celle du cycle biogéochimique, et contribution des modèles de transfert radiatif (Schaepman et al., 2009).

Chapitre 1 :

Estimation des pigments foliaires par télédétection à différentes échelles

1.1. Rôle et propriétés des pigments foliaires

L'importance des pigments foliaires s'explique en premier lieu par leur rôle central dans la photosynthèse, qui permet la synthèse de matière organique constituant les parois cellulaires des cellules végétales. L'équation globale de la photosynthèse s'écrit :

$$6\,CO_2 + 12\,H_2O \xrightarrow{h\nu} C_6H_{12}O_6 + 6\,H_2O + 6\,O_2 \qquad (1.1)$$

Cette réaction photochimique qui puise son énergie dans les photons émis par le soleil a lieu chez de très nombreux organismes allant des bactéries aux angiospermes (groupe de végétaux le plus récemment apparu sur Terre et le plus évolué), en passant par tous les végétaux « intermédiaires » comme les mousses, les algues… La transformation de l'énergie lumineuse en énergie chimique s'effectue dans la cellule, au sein d'organites spécialisés appelés chloroplastes, en utilisant les propriétés oxydo-réductrices des pigments photosynthétiques (figure 1.1). Ces pigments sont associés à différents complexes protéiques qui sont intégrés dans la membrane des thylakoïdes. La répartition des chloroplastes dans la feuille résulte elle aussi d'une adaptation des végétaux aux conditions lumineuses.

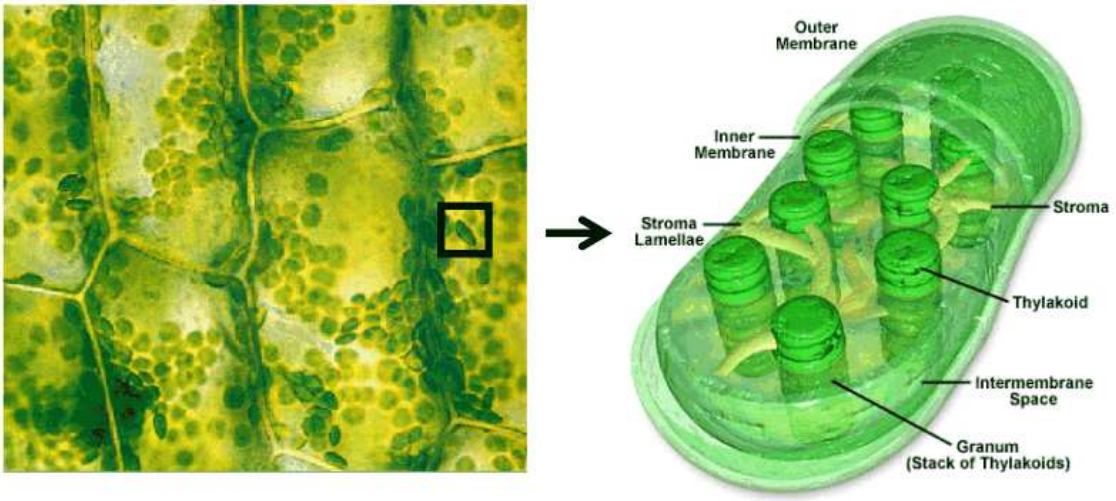


Figure 1.1 : à gauche, chloroplastes dans des cellules vertes (d'après Galston, 1994). A droite, vue d'artiste d'un chloroplaste (http://www.daviddarling.info/).

Il existe aussi des pigments non photosynthétiques qui n'ont pas de rôle actif dans la photosynthèse mais un rôle photoprotecteur. L'efficacité de la photosynthèse résulte donc d'une adaptation de la plante à l'interception optimale de l'énergie lumineuse à l'échelle moléculaire grâce aux pigments, à l'échelle cellulaire grâce aux chloroplastes, et à l'échelle de l'organe végétal grâce aux feuilles. Cette adaptation qui a pour objectif d'optimiser l'utilisation de l'énergie lumineuse est responsable de la majeure partie de la biomasse et de la biodiversité terrestre.

Dans cette partie, nous allons détailler les différents pigments foliaires, puis expliquer leurs interactions et leur rôle dans la photosynthèse. Leurs propriétés optiques, sur lesquelles se basent les méthodes de dosage, seront particulièrement développées.

1.1.1. Propriétés physico-chimiques

L'étude des pigments foliaires nécessite leur extraction dans des solvants choisis selon leur polarité. Leur composition chimique, leur poids et leur concentration peuvent ensuite être déterminés par différentes méthodes physico-chimiques comme la spectrophotométrie ou la chromatographie en phase liquide à haute pression (HPLC, aussi appelée chromatographie en phase liquide à haute performance) (cf. annexe A). La concentration est déterminée à partir du spectre d'absorption du pigment en solution. L'absorbance A_0, grandeur physique équivalente à une épaisseur optique, est définie par :

$$A_0 = \log\left(\frac{I_0}{I}\right) = \varepsilon_\lambda \times l \times C \tag{1.2}$$

avec I_0 l'intensité lumineuse incidente, I l'intensité lumineuse en sortie de milieu, ε_λ le coefficient d'extinction molaire ($m^2.mol^{-1}$) à la longueur d'onde λ, l la longueur du trajet optique (m) et C la concentration molaire de la solution ($mol.m^{-3}$). A_0 est une grandeur additive, ce qui signifie que l'absorbance totale d'une solution contenant *n* composés est la somme des absorbances individuelles :

$$A_0 = A_{0,1} + A_{0,2} + \ldots + A_{0,n} = \varepsilon_1 \times l \times C_1 + \varepsilon_2 \times l \times C_2 + \ldots + \varepsilon_n \times l \times C_n \tag{1.3}$$

Attention de ne pas confondre absorption et absorptance (idem pour réflexion et réflectance, ou transmission et transmittance). Le premier terme indique un phénomène physique impliquant la lumière alors que le second terme correspond une grandeur physique qui, dans le cas présent, est le rapport entre le flux de lumière absorbé (réfléchi ou transmis) et le flux de lumière incident.

L'étude du spectre d'absorption des pigments fournit une bonne illustration de la sensibilité des propriétés optiques à la structure d'une molécule. En effet, les doubles liaisons conjuguées sont susceptibles d'être excitées par une onde électromagnétique, et le passage d'un état électronique stable à un état électronique excité nécessite l'absorption d'énergie sous forme de photon. Lorsque la taille du système conjugué croît, on assiste à une augmentation de la longueur d'onde du maximum d'absorption. Tout substituant ajouté à la structure de base incrémente la longueur d'onde d'absorption de la molécule d'une valeur que l'on peut prévoir grâce aux règles de Woodward-Fieser (Woodward, 1941). Des variations de propriétés optiques peuvent aussi être induites par les interactions entre une molécule et son environnement. Ainsi, le spectre d'absorption de la chlorophylle pure en solution varie en fonction du solvant, en raison des liaisons hydrogène. Ces variations sont limitées et s'expriment sous forme de déplacement des pics d'absorption et de modification d'intensité. L'annexe A détaille les propriétés optiques des éléments purs et leur utilisation pour le dosage des pigments. La non prise en compte du solvant utilisé peut être à l'origine d'importantes imprécisions de mesure. De nombreuses études de

solvatochromie utilisant divers solvants proposent des méthodes de dosage des différentes formes de chlorophylle et des caroténoïdes (Lichtenthaler, 1987 ; Krawczyk, 1989 ; Porra, 2002). Ce phénomène introduit les problèmes que nous rencontrerons lors de l'étude des pigments *in vivo*, où les complexes pigments / protéines influencent aussi les propriétés optiques des feuilles.

1.1.1.1. La chlorophylle

La chlorophylle est le principal pigment photosynthétique. Elle est présente chez presque tous les organismes photosynthétiques et est à l'origine de leur couleur verte car elle absorbe fortement la lumière visible dans les longueurs d'onde correspondant au bleu et au rouge mais laisse filtrer une grande partie de la lumière verte. On dénombre jusqu'à plusieurs centaines de millions de molécules de chlorophylle dans un seul chloroplaste. Deux structures remarquables caractérisent cette molécule :

- un noyau tétrapyrrolique ou chlorine, contenant un atome de magnésium en son centre ;
- une chaîne terpénique ou phytol, constituée de vingt atomes de carbone.

Il existe différentes formes de chlorophylles, dont les seules présentes chez les végétaux supérieurs sont la chlorophylle *a* et la chlorophylle *b*. Les autres formes (chlorophylles *c* et *d*) présentes chez certaines algues ou bactéries et sortent du cadre de notre étude. Comme le montrent la figure 1.2 et le tableau 1.1, la structure des formes *a* et *b* de la chlorophylle est quasi identique, à l'exception d'une fonction aldéhyde située sur la chlorine.

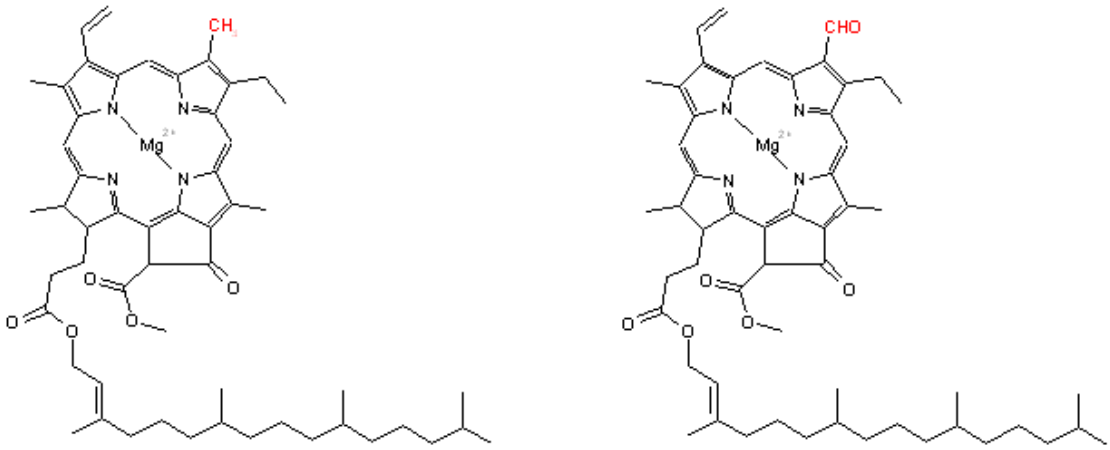


Figure 1.2 : structure des chlorophylles *a* (à gauche) et *b* (à droite).

Tableau 1.1 : caractéristiques physico-chimiques des chlorophylles *a* et *b*.

	Chlorophylle *a*	**Chlorophylle *b***
Formule chimique	$C_{55}H_{72}O_5N_4Mg$	$C_{55}H_{70}O_6N_4Mg$
Masse molaire ($g.mol^{-1}$)	893.5	907.5

Cette différence de structure a une forte incidence sur leurs propriétés optiques respectives, comme le montre la figure 1.3 qui présente les spectres d'absorption des deux formes pures mises en solution dans un solvant apolaire.

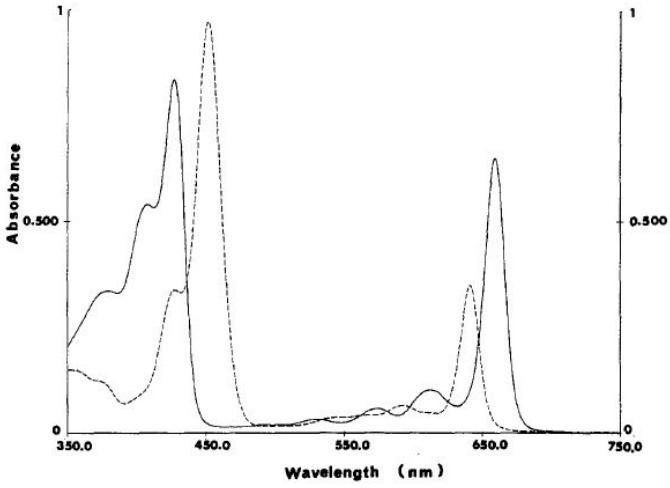


Figure 1.3 : spectre d'absorption des chlorophylles *a* (traits pleins) et *b* (pointillés) en solution dans le diéthyl éther pur (Lichtenthaler, 1987).

L'atome de magnésium participe aux propriétés optiques de la molécule alors que le groupement phytol n'interagit pas avec la lumière. En revanche, en raison de ses propriétés liposolubles, il joue un rôle essentiel dans l'intégration de la chlorophylle dans les protéines de la membrane des thylakoïdes.

La synthèse et la dégradation de la chlorophylle mettent en jeu des précurseurs comme la chlorophyllide et des produits de dégradation (phéophytine, phéophyorbide…) dont les propriétés optiques sont proches de celles de la chlorophylle. Ces molécules responsables de la formation de radicaux libres sous l'action de la lumière sont dites phototoxiques. Pour limiter cet effet, une chaîne de mécanismes empêche l'accumulation de ces précurseurs et de produits de dégradation. Leur influence sur les propriétés optiques de la feuille est donc négligeable.

1.1.1.2. Les caroténoïdes

Les caroténoïdes sont présents chez de nombreux êtres vivants, végétaux, animaux et micro-organismes. Les animaux sont incapables de les synthétiser aussi se les procurent-ils par leur alimentation. Ce sont des pigments photosynthétiques d'apparence orangée ou jaune, liposolubles, appartenant à la famille des terpénoïdes en C_{40}. Plus de six cent formes de caroténoïdes ont été répertoriées à ce jour. Ils sont divisés en deux grandes familles : les carotènes, uniquement composés de carbone et d'hydrogène, et les xanthophylles qui sont synthétisés à partir des carotènes et possèdent en plus des atomes d'oxygène. Dans le chloroplaste, on distingue deux formes principales de carotènes (α-carotène et β-carotène) et cinq de xanthophylles (lutéine, zéaxanthine, violaxanthine, anthéraxanthine et néoxanthine) (figures 1.4 et 1.5) (Lichtenthaler, 1987). L'introduction d'une fonction hydroxyle dans le α-carotène permet la formation de lutéine, alors que le β-carotène est le précurseur de la zéaxanthine, la violaxanthine, et l'anthéraxanthine. Ce mécanisme est à l'origine de leurs propriétés anti-oxydantes. La néoxanthine est formée à partir de la violaxanthine.

Figure 1.4 : structure chimique du α-carotène (à gauche) et du β-carotène (à droite).

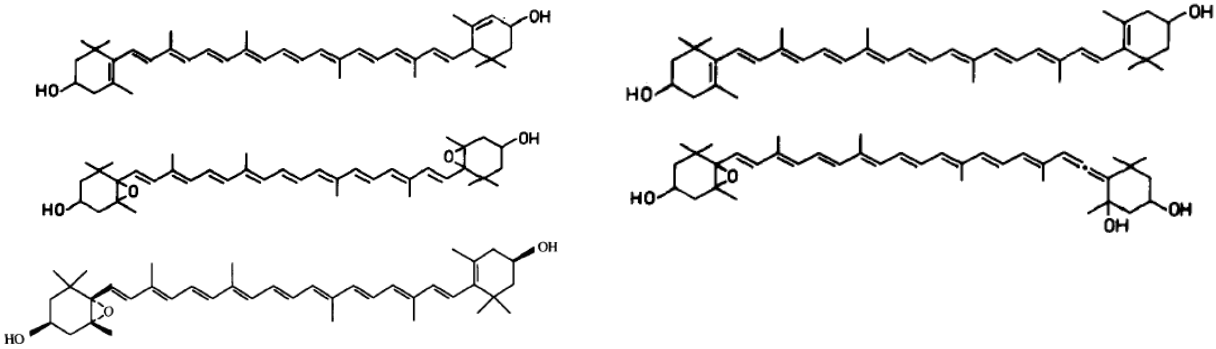


Figure 1.5 : structure moléculaire de la lutéine (en haut à gauche), la zéaxanthine (en haut à droite), la violaxanthine (au milieu à gauche), la néoxanthine (au milieu à droite) et l'anthéraxanthine (en bas à gauche).

Comme pour la chlorophylle, certaines étapes de la synthèse des caroténoïdes sont induites par la lumière (Grumbach et Lichtenthaler, 1982 ; Sandmann et al., 2006). Le précurseur des caroténoides est le géranylgéranyl pyrophosphate (GGPP), qui participe aussi à la synthèse de nombreux autres composés synthétisés dans la plante, comme le groupement phytol de la chlorophylle. Il est donc possible que la synthèse des chlorophylles et des caroténoïdes soit contrôlée par la disponibilité en GGPP (Hartel et Grimm, 1998).

Le cycle des xanthophylles (Demmig et al., 1987 ; Demmig-Adams et al., 1996) présenté dans la figure 1.6 décrit l'interconversion des anthéraxanthine, violaxanthine, et zéaxanthine. Il fait partie d'un mécanisme de protection qui permet de dissiper la chaleur en excès dans les tissus. Nous développerons le rôle de ce cycle un peu plus tard.

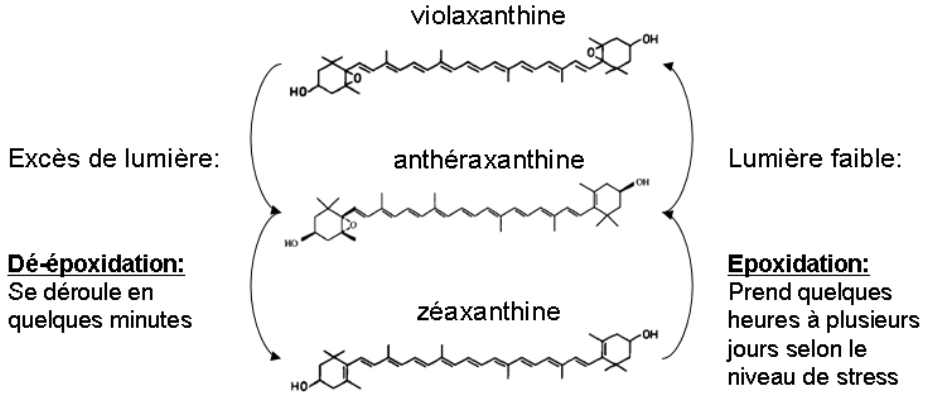


Figure 1.6 : cycle des xanthophylles (d'après Demmig-Adams et al., 1996).

Les caroténoïdes présentent une très forte absorption de la lumière bleue entre 400 nm et 500 nm (figure 1.7). Comme pour la chlorophylle, leur spectre d'absorption est sensible au solvant utilisé et à l'environnement de la molécule.

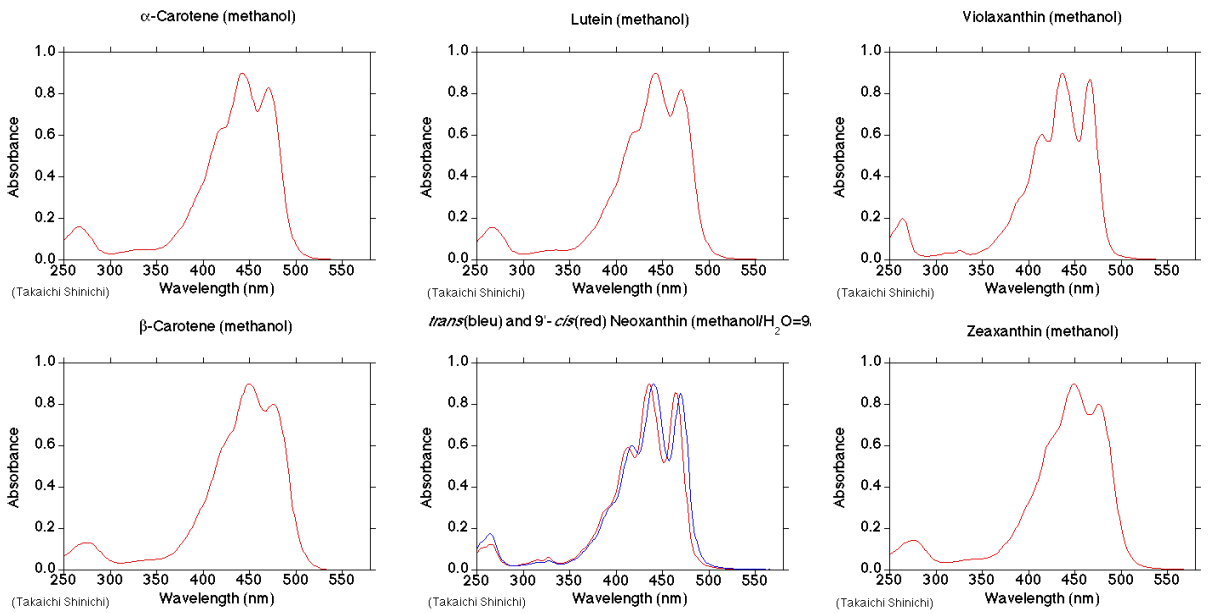


Figure 1.7 : spectre d'absorption des caroténoïdes présents dans la feuille (source http://lipidbank.jp/).

1.1.1.3. Les flavonoïdes

Les flavonoïdes sont des composés polyphénoliques formés à partir d'un ion flavylium (figure 1.8) caractérisé par deux cycles aromatiques associés à un hétérocycle (Pourcel et al., 2006), auquel s'ajoutent divers radicaux. Cette structure modifiable contribue à la très grande diversité des flavonoïdes produits par les végétaux : on en dénombre plusieurs milliers.

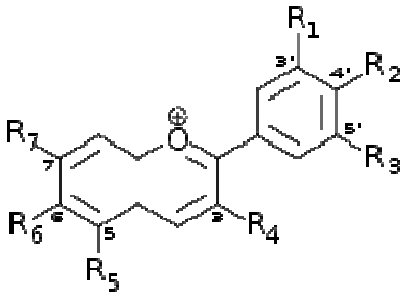


Figure 1.8 : ion flavylium.

Six groupes de flavonoïdes sont présents chez les végétaux supérieurs : les chalcones, les flavones, les flavonols, les flavandiols, les anthocyanes, et les tanins condensés (ou proanthocyanidines) (Winkel-Shirley, 2001). Il existe un septième groupe, les aurones, beaucoup moins largement représenté. Certains flavonoïdes ne présentent pas de spectre d'absorption particulier dans le visible et sont donc incolores. D'autres, comme les anthocyanes ou les tanins condensés, se trouvent en quantité dans certains fruits (aubergine, raisin noir et autres fruits rouges) ou fleurs, et donnent leur couleur rouge aux feuilles d'automne. Tout comme les caroténoïdes, les flavonoïdes sont utiles pour de nombreux organismes, mais les animaux sont incapables de les synthétiser. Leurs propriétés optiques (figure 1.9) dépendent du pH de leur

environnement. Ils absorbent généralement le rayonnement ultraviolet, ainsi que la lumière verte pour certains anthocyanes.

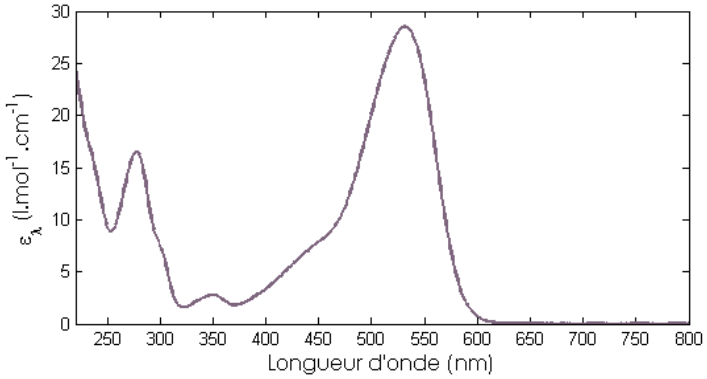


Figure 1.9 : coefficient d'extinction molaire de l'Oenin (malvidin-3-O-glucoside) (Cerovic et al., 2008).

Les flavonoïdes sont synthétisés à partir de la phénylalanine, un acide aminé absorbant le rayonnement ultraviolet. De nombreux travaux décrivent les étapes de leur biosynthèse (Winkel-Shirley, 2002 ; Winkel, 2006 ; Deroles, 2009). Leur dégradation produit des dérivés responsables, entre autres, du brunissement des feuilles (Pourcel et al., 2006). La dégradation peut se réaliser sous l'action d'enzymes qui provoquent l'oxydation des flavonoïdes en semiquinones et quinones. Ces produits sont très réactifs et subissent à leur tour des réactions non enzymatiques. En réagissant avec divers phénols, acides aminés, ou protéines, ils forment un mélange de couleur brune (Guyot et al., 1996) (figure 1.10). La dégradation non enzymatique des flavonoïdes peut aussi produire des composés quinoïdaux. A leur tour, les quinones peuvent oxyder d'autres polyphénols qui, lorsqu'ils ne sont pas directement oxydés par des enzymes, forment des quinones secondaires contribuant à la formation de polymères hétérogènes responsables du brunissement des feuilles. La composition de ces polymères est extrêmement difficile à caractériser *in vivo* (Anderson, 1970 ; Pourcel et al., 2006). Certains de ces processus oxydatifs pourraient permettre de neutraliser des radicaux libres.

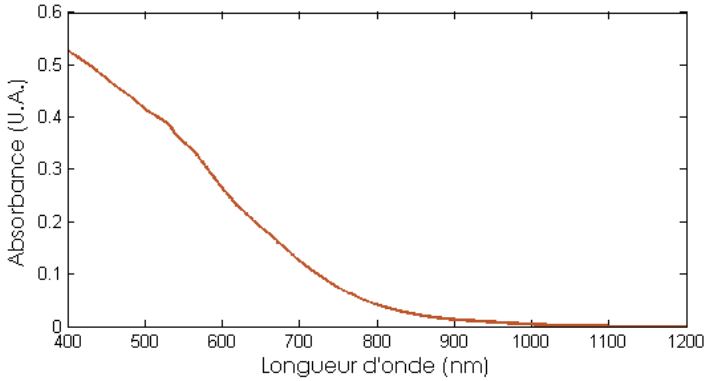


Figure 1.10 : spectre d'absorption des pigments bruns (source : F. Baret).

1.1.2. Localisation et rôle dans la feuille

1.1.2.1. Les pigments photosynthétiques

A l'intérieur des chloroplastes, la chlorophylle et les caroténoïdes sont associés à des protéines membranaires et forment des complexes pigments-protéines (CPP) inclus dans la membrane des thylakoïdes. Ces CPP font partie de l'appareil photosynthétique, composé de deux photosystèmes : le photosystème I (PSI) et le photosystème II (PSII). Ceux-ci sont constitués d'un centre réactionnel (RC) où se déroule le transfert des électrons à l'origine de la production d'énergie chimique, et d'antennes collectrices contenant des molécules de chlorophylle *a*, *b* et de xanthophylles. Le RC contient, entre autre, deux molécules de chlorophylle *a* responsables de la réaction photochimique, au cours de laquelle la molécule de chlorophylle passe d'un état stable à un état excité, et entraîne une réaction d'oxydo-réduction. Cette paire de chlorophylles *a* est appelée P700 dans le PSI (resp. P680 dans le PSII) car elle absorbe principalement la lumière à la longueur d'onde de 700 nm (resp. 680 nm). Ces propriétés spécifiques s'expliquent par les interactions avec les protéines du RC. Chaque photosystème assure une réaction photochimique spécifique, permise grâce au transfert par résonance de l'énergie lumineuse par les pigments de l'antenne jusqu'aux P680 et P700. Les caroténoïdes et la chlorophylle *b* sont appelés pigments accessoires car ils réalisent un transfert de l'énergie lumineuse par résonance mais n'échangent pas d'électrons.

Le transfert d'énergie au sein des photosystèmes se déroule selon des règles énergétiques représentées sur la figure 1.11 : la chlorophylle *b* transfère la quasi-totalité de l'énergie absorbée à la chlorophylle *a*. Les caroténoïdes absorbent dans le domaine bleu-vert et transfèrent jusqu'à 90% de l'énergie absorbée aux chlorophylles *a* et *b* (Dutton, 1997). L'énergie non transférée est dissipée sous forme de chaleur. Les spectres d'absorption des chlorophylles et des caroténoïdes se chevauchent entre 400 nm et 500 nm, domaine de plus forte énergie dans le visible. Cela permet de capter l'énergie lumineuse avec une meilleure efficacité. La chlorophylle *a* transmet l'énergie au centre réactionnel, ou bien l'évacue sous forme de chaleur ou de fluorescence. Ces deux voies sont des pertes nettes d'énergie pour le rendement photosynthétique.

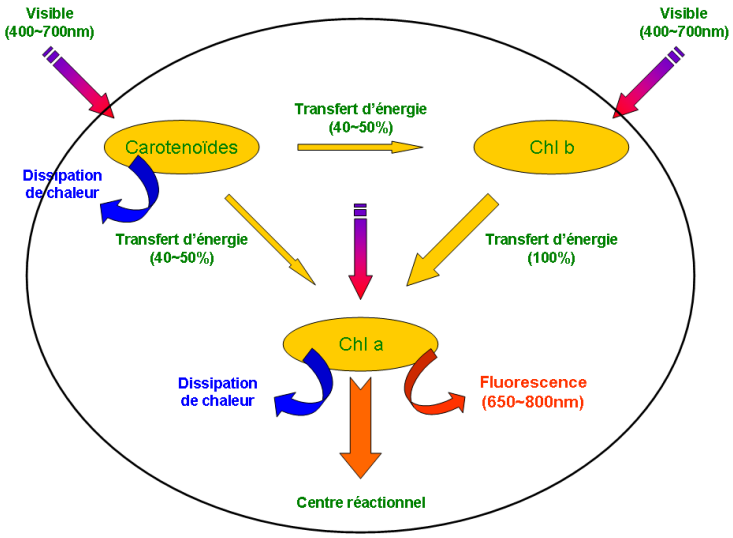


Figure 1.11 : transfert de l'énergie d'excitation des pigments photosynthétiques dans un photosystème.

Chaque élément du photosystème possède un équipement pigmentaire spécifique selon l'origine de l'ADN qui a servi à coder les protéines qui le composent : le RC ainsi que certaines antennes collectrices appelées antennes internes (car plus fortement liées au RC) sont codés par de l'ADN chloroplastique. Seuls la chlorophylle *a* et le β-carotène (ainsi que quelques molécules de phéophytine) sont présents dans ces CPP, en nombre relativement constant pour assurer leur stabilité. Le tableau 1.2 récapitule les différentes structures pigments-protéines issues de l'ADN chloroplastique (Green et Durnford, 1996).

Tableau 1.2 : teneur en pigments des structures pigments-protéines issues de l'ADN chloroplastique (Green et Durnford, 1996).

	CPP	**Pigments**
Photosystème I	Core Complex (CP1)	75-100 Chlorophylle *a* 12-15 β-Carotène
Photosystème II	Centre Réactionnel (RC)	4-6 Chlorophylle *a* 1-2 β-Carotène
	CP47	20-22 Chlorophylle *a* 2-4 β-Carotène
	CP 43	20 Chlorophylle *a* 5 β-carotène

Les antennes collectrices principales appelées Light Harvesting Complex (LHCI et LHCII selon le photosystème) sont issues de l'expression de l'ADN nucléaire. Celles-ci contiennent des molécules de chlorophylle *a*, chlorophylle *b* et de xanthophylle. Le tableau 1.3 récapitule les différents CPP issus de l'ADN nucléaire (Green et Durnford, 1996), et le rapport chlorophylle *a* / chlorophylle *b* (*Chl a/b*) associé à ces CPP.

Tableau 1.3 : teneur en pigments des CPP issues de l'ADN nucléaire (Green et Durnford, 1996).

	CPP	**Rapport *Chl a/b***
Photosystème I	LHCIa	1.4 (ref. 1), 1.9 (ref. 2), 3.1 (ref. 3)
	LHCIb	2.3 (ref. 1), 1.9 (ref. 2), 3.2 (ref. 3)
Photosystème II	LHCIIa	2.3 (ref. 4), 2.8 (ref. 5), 3.1 (ref. 6)
	LHCII b	1.33 (ref. 4), 1.4 (ref. 5)
	LHCII c	1.8 (ref. 4), 2.2 (ref. 5)
	LHCII d	0.9 (ref. 4), 1.6 (ref. 5)

1: Preiss et al. (1993) ; 2: Green (1988) ; 3: Pålsson et al. (1995) ; 4: Peter et Thornber (1991) ; 5: Dainese et Bassi (1991) ; 6: Arsalane et al. (1992).

Chez les feuilles d'une même espèce soumises à des conditions de développement similaires, les proportions en différents pigments sont particulièrement stables dans chaque CPP. Le rapport *Chl a/b* des feuilles de lumière est de l'ordre de 3 à 4 (Lichtenthaler, 1987 ; Fritschi et Ray, 2007). Le rapport chlorophylle / caroténoïdes (*Chl/Car*) se situe entre 4 et 6 (Lichtenthaler, 1987 ; Gitelson et Merzlyak., 2004). La proportion massique des différents caroténoïdes est 25-40% de β-carotène, 40-57% de lutéine, 9-20% de violaxanthine, et 5-13% de néoxanthine. La conservation de ces distributions suggère un rôle spécifique pour chaque pigment. Ces valeurs sont indicatives et susceptibles de varier fortement d'une espèce à l'autre, mais aussi au sein d'une même espèce à la suite de la mise en place de mécanismes d'adaptation des feuilles à leur

environnement (lumière, température, nutrition, atmosphère, nature du sol…). Le rôle des caroténoïdes ne se cantonne pas au transport de photons ou d'excitons. On peut aussi citer :

- un rôle photoprotecteur : une énergie lumineuse incidente trop importante risque d'endommager la feuille en raison de la création de radicaux libres par les RC. Pour éviter cela, le cycle des xanthophylles se déclenche et dissipe l'énergie lumineuse en excès sous forme de chaleur.

- Un rôle stabilisateur : en se fixant spécifiquement sur certains sites de l'antenne, la lutéine permet de désexciter la molécule de chlorophylle excitée à son état triplet, limitant ainsi la production de radicaux libres (Dall'Osto et al., 2006).

- Un rôle structural : l'organisation des membranes photosynthétiques est stabilisée par la présence des caroténoïdes (Britton, 1995).

1.1.2.2. Les flavonoïdes

Grâce à leurs propriétés hydrosolubles, les flavonoïdes s'accumulent généralement dans la vacuole des cellules végétales, alors que leur synthèse est localisée dans le cytosol. Ils se retrouvent dans tous les tissus et organes végétaux comme les chloroplastes en raison de leurs propriétés antioxydantes (Hernández et al., 2008). Les flavonoïdes ont sans doute de très nombreuses fonctions, pas toujours clairement identifiées, mais il est probable qu'ils assurent la protection des jeunes tissus foliaires contre le rayonnement UV (Woodall et Stewart, 1998 ; Hugues et al., 2008). Leurs propriétés antioxydantes et antifongiques s'avèrent aussi particulièrement utiles en milieu tropical (Coley et Aide., 1989). Chalker-Scott (1999) passe en revue différentes situations déclenchant la biosynthèse d'anthocyanes : basses températures, stress osmotique (sucres) ou dilution, déficit en éléments azotés ou phosphorés, diminution du pH, lésions des tissus foliaires, infections pathogènes et fongiques, etc. Cependant, dans la plupart des cas, les mécanismes mis en jeu et les raisons de cette synthèse ne sont pas clairement compris. La mise au point de méthodes rapides d'estimation de leur concentration et leur dynamique permettrait de mieux comprendre le rôle des anthocyanes et les réactions physiologiques des plantes à différents stress environnementaux.

1.1.3. Evolution de la teneur en pigments

Comme évoqué plus tôt, les proportions relatives de chaque pigment dans la feuille sont assez stables pour une même espèce et des conditions spécifiques. Comment l'équipement pigmentaire s'adapte-t-il à des changements climatiques et environnementaux ?

1.1.3.1. Conditions normales

L'équipement pigmentaire foliaire est conditionné par la luminosité et la température. Ceci est particulièrement vrai en milieu tempéré où les saisons contrôlent l'ontogénèse de la feuille, du stade bourgeon au stade sénescent, et généralisable à tous types de climats et d'espèces même lorsque les variations climatiques annuelles sont atténuées.

Lors du débourrement, les principaux pigments foliaires sont les anthocyanes dont le rôle n'est pas clairement identifié. La feuille contient des organites non différenciés, les proplastes, qui se transforment en chloroplastes sous l'action de la lumière. La chlorophylle, les caroténoïdes et les protéines qui forment les CPP sont alors synthétisés. La mise en place de l'appareil photosynthétique est caractérisée par une transition de la feuille de l'état de puits à l'état de

source, lorsque la photosynthèse produit plus d'éléments nécessaires à son activité métabolique qu'elle n'en consomme. Chez la plupart des plantes herbacées et caduques, cette transition se réalise lorsque la feuille atteint 30 à 60 % de sa taille à maturité. Elle peut se réaliser plus tardivement chez certaines espèces tropicales pour lesquelles l'appareil photosynthétique ne se développe pas avant la fin de la croissance de la feuille (Woodall et al., 1998). Ce mécanisme adaptatif permet de limiter les qualités nutritives des feuilles et de les protéger des différents prédateurs : elles ont ainsi plus de chance d'atteindre un stade de développement avancé et d'optimiser leur productivité (Kursar et Coley, 1992).

Lorsque la feuille arrive à maturité et commence à fournir les éléments nécessaires à la croissance de la plante, l'appareil pigmentaire contrôle ses propriétés optiques dans le domaine visible en raison de la forte concentration en chlorophylle et caroténoïdes. Il concentre aussi la plus grande partie des protéines de la feuille. Une fois cette phase de maturité passée, la feuille débute la sénescence et une partie des éléments de la feuille est mobilisée vers les organes de stockage. De nombreuses études détaillent la dynamique des pigments au cours la vie de la feuille (Matile, 2000 ; Hörtensteiner et Feller, 2002). Comme le montre la figure 1.12, la teneur en chlorophylle foliaire (qu'on désignera aussi par C_{ab} par la suite) diminue plus vite que la teneur en caroténoïdes (qu'on désignera aussi par C_{xc} par la suite) durant la sénescence, car ceux-ci sont plus stables (Biswal, 1995). Cela explique la couleur jaune des feuilles sénescentes : la coloration induite par les caroténoïdes déjà présents dans la feuille est révélée après que la couleur due à la chlorophylle s'estompe. Les caroténoïdes participent alors très activement à la photo-protection de la feuille (Merzlyak et Gitelson, 1995). Lors de la sénescence, les anthocyanes sont les seuls pigments synthétisés à partir de flavonols incolores situés dans la vacuole (Wilkinson et al., 2002).

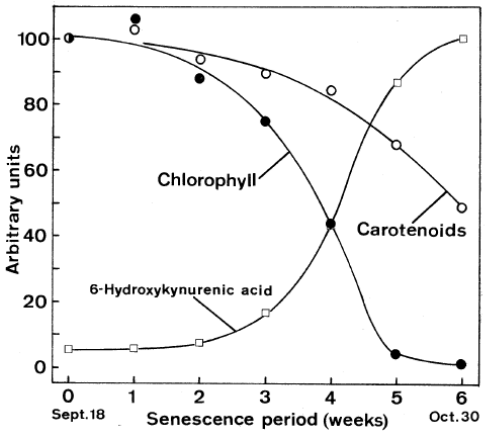


Figure 1.12 : évolution des pigments photosynthétiques lors de la sénescence (Matile, 2000).

1.1.3.2. Effet de la luminosité

L'équipement pigmentaire de la feuille s'adapte à l'intensité lumineuse reçue. Sous un éclairage modéré, une variation de l'intensité lumineuse provoque une adaptation dissociée à l'échelle du chloroplaste et de la feuille. Murchie et Horton (1997) on étudié la réponse de vingt-deux espèces différentes, Bailey et al. (2001) s'intéressent plus particulièrement au cas d'*Arabidospis thaliana* :

- A l'échelle du chloroplaste, l'augmentation de l'intensité lumineuse provoque une variation de la teneur globale en chlorophylle, qui représente une diminution de la concentration

volumique mais une stabilité ou une augmentation de la teneur par unité de surface foliaire. Ces deux effets s'expliquent par l'augmentation du volume foliaire et du nombre de chloroplastes. L'augmentation de l'intensité lumineuse induit aussi une diminution de la concentration en photosystèmes de la membrane des thylakoïdes et une diminution de la taille du PSII. Malgré une teneur en chlorophylle plus faible, on observe une augmentation de l'activité photosynthétique, car l'efficacité de la chlorophylle augmente fortement. De même, l'augmentation du rapport *Chl a/b* en situation de forte illumination semble contradictoire avec l'augmentation du rapport PSII/PSI (Bailey et al., 2001). Elle s'explique par la diminution de la taille des LHCPII (source principale de chlorophylle *b*) au sein du PSII.

- A l'échelle de la feuille, l'augmentation de l'intensité lumineuse produit un épaississement du limbe et du nombre de chloroplastes en raison de l'augmentation du nombre de couches cellulaires dans le parenchyme palissadique riche en chloroplastes.

Cependant les travaux de Murchie et Horton (1997) montrent que ces mécanismes ne sont pas universels. Ils traduisent la plasticité phénotypique de la feuille, qui investit préférentiellement dans la production de produits riches en carbone, comme les polyphénols, plutôt que de produits riches en azote, comme les protéines et la chlorophylle, lorsque le temps d'exposition à la lumière augmente (Meyer et al., 2006). Il existe aussi une adaptation des caroténoïdes. Nous avons cité précédemment les proportions des différents caroténoïdes rencontrés habituellement dans les feuilles. Demmig-Adams et al. (1996) comparent la composition en caroténoïdes de feuilles d'ombre et de lumière de *Smilax australis*. Ils montrent que le rapport *Chl/Car* diminue en cas de surexposition à la lumière, et mettent en évidence une importante variation des proportions relatives des différents caroténoïdes, avec une forte augmentation de la proportion de zéaxanthine, violaxanthine, et anthéraxanthine, qui contribuent au cycle des xanthophylles (figure 1.13). Ce résultat est à mettre en relation avec la part allouée à la photosynthèse qui diminue fortement au soleil au profit de la dissipation de chaleur. Ainsi la plupart des espèces tropicales utilisent à peine plus de 10% de l'énergie solaire incidente pour effectuer la photosynthèse (figure 1.14).

Une lumière trop intense provoque une photo-inhibition qui se traduit par une réduction importante de l'activité photosynthétique. Cette photo-inhibition s'exerce elle aussi à plusieurs échelles : à l'échelle cellulaire, les chloroplastes d'une feuille placée dans des conditions optimales d'éclairement s'orientent préférentiellement le long des parois cellulaires périclines afin de maximiser leur exposition à la lumière incidente. Si l'éclairement devient trop fort, ils se disposent plutôt le long des parois cellulaires anticlines et se réorientent de manière à se présenter de profil à la lumière incidente, pour éviter d'éventuels dommages de l'appareil photosynthétique. Ces mouvements sont contrôlés par un système sensible aux rayonnements UV et bleu (Trojan et Gabrys, 1996), plus rarement au rayonnement rouge. Au niveau de l'appareil photosynthétique, on observe d'abord une photo-inhibition « dynamique » au cours de laquelle le LHCII migre du PSII vers le PSI, et lui transfère son énergie d'excitation pour diminuer la formation de formes actives de l'oxygène dans l'environnement du PSII. Cette photo-inhibition est réversible. En cas d'intensité lumineuse trop forte prolongée, une photo-inhibition irréversible, dite « chronique » entraîne une destruction des pigments photosynthétiques (Powles, 1984 ; Hendry et al., 1987 ; Alves et al., 2002) par photo-oxydation. La mise en route du cycle des xanthophylles est alors la principale protection permettant de dissiper l'énergie absorbée par les chlorophylles au niveau de l'antenne du PSII sous forme de chaleur. Behera et Choudhury (2002) montrent que la destruction des pigments photosynthétiques induite par une surexposition à la lumière est moins importante pour les caroténoïdes que pour les chlorophylles. L'effet est donc comparable à celui de la sénescence.

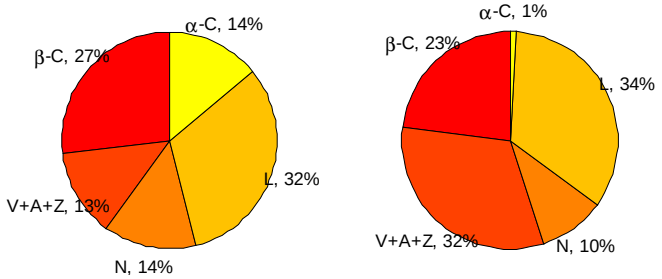


Figure 1.13 : composition des caroténoïdes de feuilles d'ombre (gauche) et de lumière (droite) de *Smilax australis* en conditions naturelles (α-C : α-carotène, β-C : β-carotène, L : lutéine, N : néoxanthine, V+A+Z : violaxanthine + anthéaxanthine + zéaxanthine) (d'après Demmig-Adams et al.,1996).

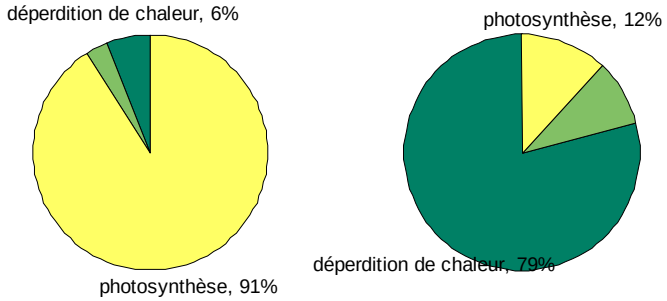


Figure 1.14 : allocation de l'énergie absorbée par des feuilles d'ombre (gauche) et de lumière (droite) de *Smilax australis* en conditions naturelles (d'après Demmig-Adams et al.,1996).

1.1.3.3. Effet des autres facteurs

En plus des capacités d'adaptation des végétaux aux fluctuations naturelles du milieu, de nombreux mécanismes adaptatifs peuvent se déclencher en cas de stress. L'origine de ce stress est très variée : pollution du sol ou atmosphérique, nutrition, etc. Dans tous les cas de figure, afin de limiter les dommages, la plante adopte diverses stratégies qui se traduisent par une adaptation de l'équipement pigmentaire.

Stress nutritif : les plantes puisent les éléments essentiels à leur développement dans le sol. l'élément principal est l'azote qui permet la synthèse de protéines des photosystèmes nécessaires à la production de biomasse. Les molécules organiques synthétisées au niveau des feuilles grâce à la photosynthèse sont ensuite transférées dans tous les compartiments de la plante : organes de stockage, de reproduction… L'azote est donc un facteur limitant de la photosynthèse, et par conséquent, de la croissance des végétaux. Une carence se traduit par la diminution du nombre de protéines et de chlorophylles associées (Khamis et al., 1990). C'est pourquoi la teneur en chlorophylle foliaire est utilisée comme indicateur pour estimer les ressources en azote du sol (chez les végétaux ne pouvant pas fixer l'azote de l'atmosphère), le potentiel de biomasse, ou la productivité potentielle des cultures (Varvel et al., 1997 ; Sharf et al., 2006). Cependant certaines études tempèrent ce type d'utilisation en raison du nombre important de facteurs influençant C_{ab} et des limitations liées à la précision des mesures et leur interprétation (Scharf et al., 2002 ; Fritschi et Ray., 2007).

De nombreux autres éléments comme le fer, le potassium, le phosphore, le magnésium, le calcium ou le soufre sont essentiels au bon développement de la plante et à la photosynthèse. Des

carences en fer notamment, ou en magnésium contenu dans la chlorophylle, sont responsables de chloroses (déficit en chlorophylle).

Stress hydrique : un stress hydrique va réduire la conductance stomatique pour limiter la perte d'eau. Cette régulation des échanges gazeux provoque une baisse de la disponibilité en CO_2 qui devient un élément limitant pour la photosynthèse. Le déséquilibre provoqué conduit au passage de la chlorophylle à un état excité et pouvant aboutir à la production de radicaux libres qui endommagent les pigments et certaines protéines comme lors d'une trop forte exposition à la lumière. Cette diminution de C_{ab} n'est pas observée chez toutes les plantes (Heckathorn et al., 1997). En effet, les mécanismes de défense sont très variables d'une espèce à l'autre, les stratégies adoptées consistant à favoriser la diminution de l'absorption des photons par réorientation des chloroplastes par exemple ou bien à augmenter la dissipation de l'énergie en excès (Lauriano et al., 2006). Le cycle des xanthophylles intervient alors, permettant la dissipation d'énergie et la réduction diurne de l'efficacité photosynthétique.

Pollution atmosphérique : La pollution atmosphérique a un impact négatif sur la végétation (Norby et al., 1985 ; Emberson et al., 2003 ; Karacan, 2006). Le tableau 1.4 regroupe les principaux polluants atmosphériques impliqués. La plupart entrainent un brunissement, une décoloration et une nécrose des tissus foliaires, consécutifs à la destruction des pigments.

Tableau 1.4 : principales sources de pollution atmosphérique, impact et échelle sur la végétation (Emberson, 2003).

Polluant	Principales source d'émission	Effets principaux	Echelle de l'effet
Dioxyde de soufre (SO_2)	Production d'énergie ; industrie ; chauffage commercial et domestique	Dommages foliaires visibles ; croissance altérée ; élimination des lichens et des mousses ; déclin des forêts	Locale
Oxyde d'azote (NO_x)	Production d'énergie ; transport	Croissance altérée de la plante, sensibilité accrue à des stress secondaires; eutrophisation	Locale
Ozone (O_3)	Polluant secondaire formé par NO_x et hydrocarbures	Dommages foliaires visibles ; croissance réduite ; déclin des forêts	Régionale
Particules en suspension	Transport ; production d'énergie ; industrie ; chauffage domestique	Croissance altérée de la plante, sensibilité accrue à des stress secondaires	Locale
Produits fluorés	Confection et industrie utilisant la combustion du charbon (sidérurgie, aciérie, verrerie, agrofournitures…)	Réduction de la croissance de la plante	Locale

Les pollutions à l'ozone (Knudson et al., 1977 ; Heath, 1994 ; Bagard et al., 2008) et au soufre (Malhotra, 1977 ; Shimazaki et al., 1980 ; Saquib, 2008) ont été particulièrement étudiées : elles affectent principalement les feuilles matures car les feuilles juvéniles sont capables d'adaptation. Les travaux de Mandre et Tuulmets (1995) montrent aussi que les poussières alcalines rejetées par une cimenterie ont un impact sur la teneur en pigments photosynthétiques ainsi que sur les éléments régulant la biosynthèse des pigments (Mg, Fe, N, Mn).

La pollution atmosphérique peut être d'origine anthropique ou naturelle comme lors d'activité volcanique. En effet outre la vapeur d'eau, les gaz volcaniques sont riches en CO_2 et SO_2. L'observation de la végétation peut ainsi fournir des informations sur l'état d'activité de

volcans et contribuer à leur surveillance et l'impact de leur activité par télédétection (Iwashita et al., 2006).

Pollution du sol : comme pour l'atmosphère, de nombreux éléments participent à la pollution des sols, et l'impact sur la végétation se traduit souvent par des variations de l'équipement pigmentaire. Van Assche et Clijsters (1986) rapportent une inhibition du transport d'électrons par le zinc au niveau du PSII. Clijsters et Van Assche (1985) passent en revue l'action *in vitro* des métaux lourds (nickel, thallium, cadmium, cobalt, chrome et zinc) sur l'appareil photosynthétique et les comparent aux effets obtenus *in vivo*. Ils montrent que ces éléments sont fortement phyto-toxiques, diminuant fortement la photosynthèse. Cet effet est cependant nuancé *in vivo* en raison du seuil de toxicité au delà duquel le développement de la plante est perturbé. La diminution de la photosynthèse est due à une baisse de C_{ab} et du rapport *Chl a/b*. Les caroténoïdes semblent moins sensibles que les chlorophylles à l'accumulation de métaux lourds dans l'organisme de la plante. La salinité du sol est aussi un facteur influençant la photosynthèse et la teneur en pigments (Vieira Santos, 2004).

Agressions biotiques : les végétaux sont très sensibles aux attaques d'insectes, mais aussi aux infections virales et bactériennes. Le nombre et la diversité de ces agents sont considérables, ainsi que l'effet qu'ils induisent chez les végétaux. Comme pour de nombreux facteurs abiotiques, ils sont directement responsables de chloroses et de réactions physiologiques qui se traduisent par une adaptation d'une partie ou de l'ensemble de l'équipement pigmentaire. De nombreuses études reliant la teneur en pigments à ces agressions ont été menées depuis plusieurs années afin de surveiller les cultures, les forêts ou autres écosystèmes (Penuelas et al., 1995 ; Blanchfield et al., 2006). En raison du changement climatique et de la prolifération des plantes invasives, de nombreuses espèces végétales sont actuellement touchées par des agresseurs autrefois cantonnés à d'autres climats ou d'autres écosystèmes. Il est capital de développer des outils permettant de suivre ces changements afin d'en limiter l'impact sur la biodiversité autochtone des écosystèmes. Les travaux de West et al. (2003) démontrent que les moyens techniques disponibles aujourd'hui (capteurs embarqués, données aéroportées et satellite, GPS) offrent de nouveaux outils de diagnostic et de traitement des cultures, entre autre permis par l'analyse des propriétés optiques de la végétation dans le domaine visible.

1.1.4. Distribution au sein des écosystèmes

La teneur en pigments et, de manière plus générale, la composition biochimique foliaire présentent une forte variabilité intra et inter-espèces. Il est donc *a priori* difficile de tirer des informations pertinentes à l'échelle d'un écosystème à partir de ces données. Nous allons voir qu'au-delà de la forte variabilité qui la caractérise, la connaissance de cette teneur en pigments foliaires est une variable de choix pour l'observation et la compréhension d'un écosystème en détail ou dans son ensemble selon l'échelle spatiale étudiée.

1.1.4.1. Variabilité

Les espèces végétales peuplant un écosystème sont adaptées au climat et aux ressources disponibles : l'investissement biochimique pour le fonctionnement de la photosynthèse est lié au potentiel de croissance de la plante. La connaissance et le suivi de la teneur en pigments des différentes espèces permettraient une meilleure compréhension des processus physiologiques et écologiques (Ustin et al., 2009). En effet, celle-ci varie en fonction des espèces et des conditions environnementales (Carter et Knapp, 2001 ; Asner et Martin, 2008) mais la quantité susceptible d'être accumulée chez une feuille mature dans des conditions « normales » de développement

(liées à son adaptation à l'écosystème) est initialement programmée en fonction de la durée de vie potentielle des feuilles. Reich et al. (1992) démontrent pour différentes espèces que la longévité des feuilles est liée à l'activité photosynthétique, la teneur en azote, la surface spécifique (*Specific Leaf Area* ou SLA) et la croissance individuelle de la plante. Ils montrent aussi que les feuilles persistantes ont un niveau plus faible pour l'ensemble de ces variables que les feuilles à courte durée de vie. Ceci s'explique par le fait que les espèces caduques ont généralement une croissance rapide et une capacité photosynthétique plus forte (donc une teneur en chlorophylle et en azote plus forte) que les aiguilles des espèces à feuilles persistantes qui amortissent le coût de production des feuilles sur plusieurs années. Kikuzawa (1995) développe cette théorie et explique les bases de la variation de durée de vie des feuilles entre les différentes espèces et les écosystèmes. Ustin et al., (1993) valident cette théorie en comparant la teneur en pigments de deux espèces de chênes à feuilles persistantes et caduques, montrant que celle-ci est moins forte chez le chêne à feuilles persistantes que chez son cousin. Les feuilles à courte durée de vie sont caractéristiques des écosystèmes extrêmes, comme les zones arides où la végétation a une période de développement généralement plus courte ; elles sont aussi caractéristiques des milieux où les ressources importantes en eau et en nutriments dans le sol favorisent la croissance et la compétition entre individus. C'est le cas des milieux tropicaux humides, avec des variations saisonnières de climat et d'accessibilité des ressources très limitées, mais qui montrent un *turn over* du renouvellement des feuilles très important. L'étude des données expérimentales dans la suite de notre travail confirme que la teneur en pigments photosynthétiques, eau et matière sèche des feuilles d'origine tropicales est supérieure à celle des autres feuilles.

1.1.4.2. Application pour l'étude des écosystèmes

Un écosystème est généralement composé d'espèces végétales qui cohabitent et respectent un équilibre selon les ressources disponibles. Leur cycles de développement sont désynchronisés afin d'optimiser les chances de chacune d'atteindre le stade reproductif. Plus un écosystème est riche, plus cette variabilité dans les stades physiologiques devient nécessaire. En terme de pigments, cela se traduit par de fortes disparités temporelles, certaines espèces ayant débuté leur sénescence au moment où les autres débutent leur croissance foliaire. De plus, chaque espèce d'un écosystème soumis aux mêmes conditions possède une teneur en chlorophylle qui lui est propre. Castro-Esau et al. (2004) étudient la possibilité de discriminer les lianes des arbres grâce à des données hyperspectrales et montrent que l'information apportée par C_{ab} permet d'améliorer la classification des espèces. Cochrane (2000) démontre la possibilité de différencier certaines espèces tropicales grâce au *red edge*, habituellement utilisé comme indicateur de C_{ab} dans la végétation. L'étude des pigments foliaires est donc une source d'information très utile pour comprendre le fonctionnement d'un écosystème, ce qui s'avère particulièrement important dans le contexte actuel. En effet, les espèces invasives tendent à se multiplier dans la plupart des écosystèmes à cause de l'explosion des moyens de transport, du changement climatique global ou encore de l'augmentation de la teneur en CO_2 (Dukes et Mooney, 1999). De plus, la menace d'un déclin de la biodiversité pousse à parfaire la compréhension du patrimoine naturel nous entourant. L'incroyable biodiversité des forêts tropicales pose un défi à notre capacité à observer, comprendre, développer des stratégies de gestion et de conservation de ces systèmes (Myers et al., 2000 ; Asner et Martin, 2009).

C'est dans ce cadre que s'inscrit le projet *Spectranomics* (http://spectranomics.stanford.edu/) piloté par le Carnegie Institution for Science qui vise à recenser, cartographier et analyser le peuplement de zones tropicales d'une biodiversité exceptionnelle sous ses aspects biochimiques, taxonomiques et spectroscopiques (Asner et Martin, 2009). Clark et al. (2005) ont déjà prouvé l'intérêt de la spectroscopie pour la discrimination des espèces d'une forêt tropicale grâce à une

approche statistique des valeurs mesurées de réflectance de la canopée. Cependant cette méthode risque de manquer de robustesse en raison de la variabilité spectrométrique des espèces. L'approche par modélisation permet d'associer les données biochimiques aux données phénologiques du couvert, ouvrant ainsi la voie au développement de méthodes plus adaptées à l'étude des écosystèmes.

Cette description de l'équipement pigmentaire foliaire met donc en évidence les interactions entre la plante et son environnement. Les variations de teneur en différents pigments observées traduisent l'état de santé de la plante et fournissent des informations qu'il est possible de relier aux propriétés du sol, de l'atmosphère ou de l'écosystème tout entier. Comment la télédétection permet-elle de quantifier cette information ?

1.2. Télédétection des pigments à l'échelle de la feuille

Les études faisant le lien entre la réflectance de la feuille à sa teneur en pigments ont près d'un siècle. Elles sont restées longtemps qualitatives pour des questions techniques et matérielles (précision des spectrophotomètres, méthodes de dosage de la chlorophylle). Shull (1929) observe une diminution de la réflectance dans le VIS associée à une augmentation de C_{ab} lors de la croissance de la feuille et une augmentation de cette réflectance associée à une diminution de C_{ab} à la fin de l'été. Il constate aussi un effet notable des caroténoïdes et des anthocyanes sur la réflectance. Ces observations posent les bases de la télédétection de la végétation, il reste alors à trouver des méthodes quantitatives adaptées, dont la mise au point va de pair avec l'amélioration des performances des instruments optiques. Benedict et Swidler (1961) proposent pour la première fois une relation logarithmique entre la réflectance de la feuille à 625 nm et sa teneur massique en chlorophylle. Thomas et Gausman (1977) déterminent les corrélations entre chlorophylles et caroténoïdes sur huit types de cultures puis appliquent des régressions linéaires multiples afin de corréler la réflectance à certaines longueurs d'onde à la concentration en pigments photosynthétiques. Bien qu'ils ne travaillent qu'avec trois longueurs d'onde (0.45 µm, 0.55 µm et 0.67 µm), ils mettent déjà en évidence les principaux problèmes rencontrés pour l'estimation des pigments par télédétection, à savoir le manque de robustesse du modèle appliqué à divers types de végétation et les fortes corrélations entre les teneurs en chlorophylles *a*, *b* et caroténoïdes. A la même époque, plusieurs travaux cherchent à mieux comprendre le déterminisme des propriétés optiques des feuilles (Knipling, 1970 ; Woolley, 1971) et les premiers modèles de transfert radiatif les simulant voient le jour. Allen et al. (1969) proposent le fameux *plate model* appliqué à une feuille compacte, puis le généralisent à tout type de feuille (Allen et al., 1970).

Ce bref historique met en évidence deux approches parallèles. La première est basée sur la mise en évidence de relations empiriques ou semi-empiriques entre les propriétés biochimiques et les propriétés optiques des feuilles. Ces méthodes statistiques n'ont *a priori* pas de base physique mais la connaissance des phénomènes mis en jeu permet d'affiner sensiblement les résultats (Gitelson et al., 2002). La seconde approche repose sur la modélisation des phénomènes physiques en relation avec les propriétés optiques. Son utilisation dans un but opérationnel a mis plus de temps à percer en raison de la puissance de calcul nécessaire. L'amélioration des performances informatiques permet maintenant de développer des modèles numériques performants et de les utiliser en sens direct ou inverse (Jacquemoud et al., 1996 ; Demarez, 1999).

1.2.1. Les approches statistiques

Les propriétés optiques des feuilles sont déterminées par leur structure anatomique et leur contenu biochimique. La structure anatomique est très variable et difficilement appréciable autrement que par l'examen d'une coupe transversale au microscope. Elle est pourtant un élément déterminant dans les interactions entre la lumière et la feuille. Les composés biochimiques sont nombreux, et comme nous l'avons vu précédemment, leur influence sur les propriétés optiques varie selon le domaine spectral étudié. Les méthodes empiriques déterminent les longueurs d'onde ou les bandes spectrales susceptibles de fournir une information fiable sur les propriétés biochimiques de la feuille. Comme plusieurs facteurs peuvent produire des variations de réflectance (ou de transmittance) dans une bande spectrale donnée, des combinaisons de bandes spectrales sont réalisées afin de minimiser la variance induite par les facteurs « parasites ».

1.2.1.1. Méthodes statistiques univariées : les indices spectraux

Les indices spectraux sont des modèles simples (linéaire, polynomial ou exponentiel) reliant la teneur en un composé biochimique donné à la réflectance mesurée à deux ou trois longueurs d'onde. La figure 1.15 illustre le principe d'un indice sensible à C_{ab} à partir de données simulées par le modèle de propriétés optiques des feuilles PROSPECT. A structure anatomique équivalente, la réflectance mesurée entre 400 nm et 750 nm varient plus ou moins avec C_{ab}. Les différents types de structures anatomiques rencontrés chez les feuilles empêchent cependant d'utiliser la valeur absolue de la réflectance à λ_1 (notée R_{λ_1}) pour comparer la teneur en chlorophylle de deux feuilles. La valeur de R_{λ_2} est insensible aux variations de C_{ab} mais très sensible à la structure de la feuille.

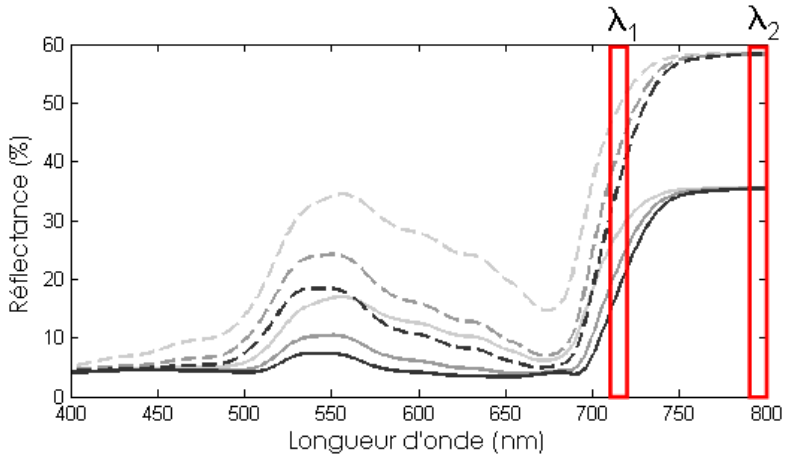


Figure 1.15 : principe d'un indice spectral. Les lignes et pointillés représentent deux structures foliaires distinctes et le niveau de gris correspond à différentes valeurs de C_{ab} (plus clair = moins de chlorophylle).

Une combinaison judicieuse de ces deux informations peut alors permettre de minimiser l'influence de la structure pour mieux faire ressortir l'effet de la chlorophylle. La figure 1.16 compare le comportement des deux indices suivants :

$$I_1 = \frac{1}{R_{\lambda_1}} \tag{1.4}$$

$$I_2 = \frac{R_{\lambda_2}}{R_{\lambda_1}} \tag{1.5}$$

avec $\lambda_1 = 715$ nm et $\lambda_2 = 800$ nm. Ces indices sont calculés pour quatre feuilles de structure différente ($N \in [1;1.5;2;2.5]$) et une gamme de variation de C_{ab} allant de 0 µg.cm^{-2} à 60 µg.cm^{-2}.

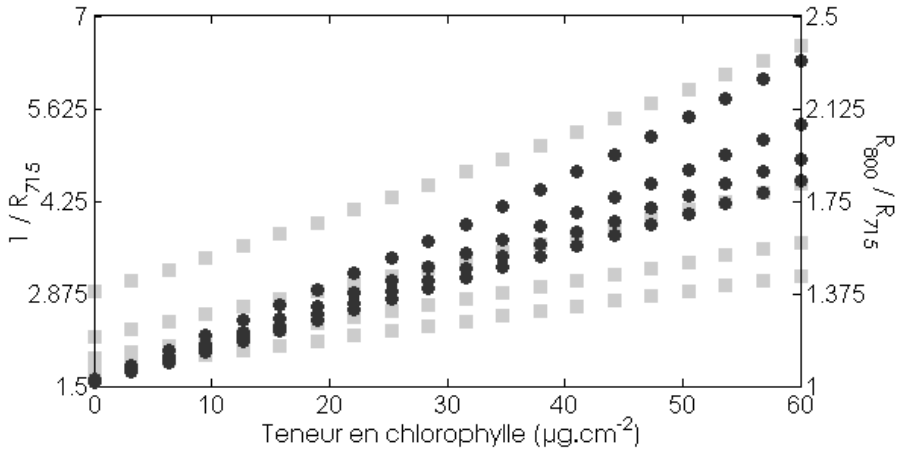


Figure 1.16 : comparaison d'indices basés sur une (carrés gris) et deux (ronds noirs) longueurs d'onde.

La position du point d'inflexion du *red edge*, brusque augmentation de réflectance des feuilles vertes entre 670 nm et 780 nm, est couramment utilisée pour déterminer C_{ab} (Filella et Penuelas, 1994 ; Curran et al., 1995), mais aussi les stress environnementaux (Bonham-Carter et al., 1986 ; Demetriades-Shah et al., 1990). Cet indicateur n'est pas à proprement parler un indice de végétation, mais plutôt la mesure d'un glissement spectral. Il n'est pas adapté aux feuilles ayant une teneur en chlorophylle trop forte car il a tendance à saturer (Munden et al., 1994). Des indices sont aussi développés à partir des dérivées première ou seconde des spectres de réflectance.

Tableau 1.5 : principaux indices spectraux utilisés pour l'estimation de la teneur en pigments foliaires basés sur l'utilisation de réflectance à des longueurs d'onde individuelles.

SR	***ND***	***mND***	***mSR***
$\frac{R_{\lambda 2}}{R_{\lambda 1}}$	$\frac{R_{\lambda 1} - R_{\lambda 2}}{R_{\lambda 1} + R_{\lambda 2}}$	$\frac{R_{\lambda 1} - R_{\lambda 2}}{R_{\lambda 1} + R_{\lambda 2} - 2 \times R_{\lambda 3}}$	$\frac{R_{\lambda 1} - R_{\lambda 3}}{R_{\lambda 2} + R_{\lambda 3}}$

SR= 'Simple Ratio' (rapport simple de réflectance) ; ND= 'Normalized Difference' (différence normalisée de réflectance) ; mND= 'modified Normalized Difference' (différence normalisée de réflectance modifiée) ; mND= 'modified Simple Ratio' (rapport simple de réflectance modifié).

Plusieurs articles font la synthèse des nombreux indices spectraux développés au cours des quarante dernières années pour estimer la teneur en chlorophylle foliaire (Richardson et al., 2002 ; Sims et Gamon, 2002 ; Gitelson et al., 2003, 2004 ; Le Maire et al., 2004 ; Ustin et al., 2009). Pour

comparer les performances des différents indices, ces travaux utilisent des bases de données particulières. Il n'est donc pas possible d'en tirer des conclusions. Le tableau 1.5 présente les principaux indices basés sur des combinaisons de longueurs d'onde.

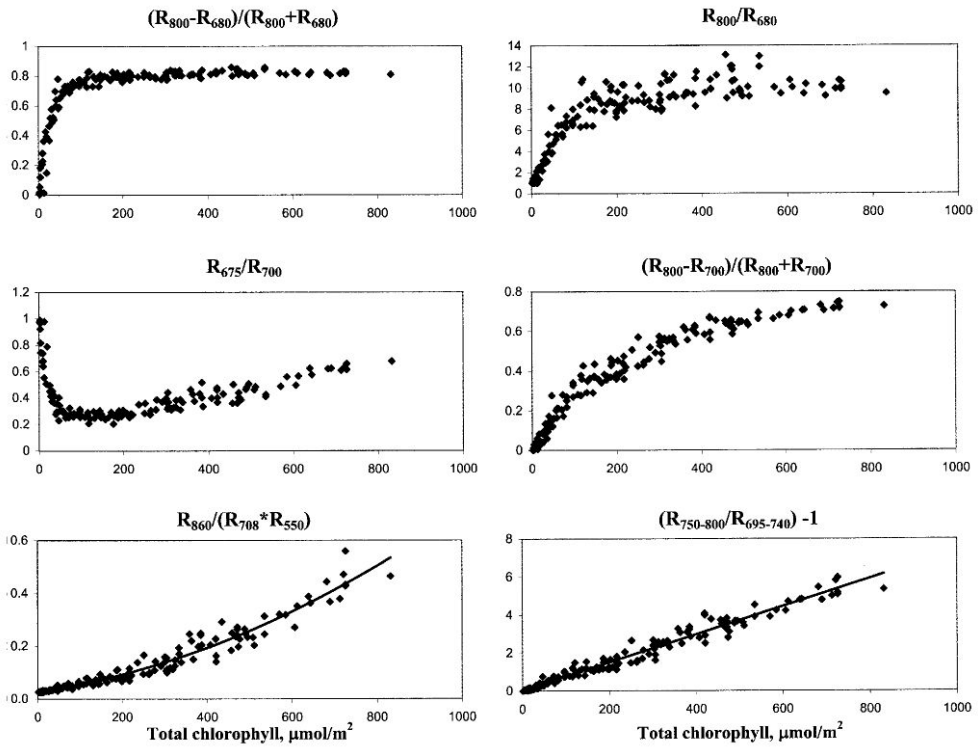
La robustesse de ces indices a souvent été mise en défaut lorsqu'ils étaient utilisés sur des jeux de données indépendants, ce qui limite leur utilisation. En outre, plusieurs études basées sur la même forme d'indice ne s'accordent pas sur les longueurs d'onde. C'est ainsi que le Maire et al. (2004) ou Ding (2006) recensent plus d'une dizaine d'indices SR destinés à estimer C_{ab} mais tous différents par les longueurs d'onde choisies. Sims et Gamon (2002) testent la validité de ces formes d'indices pour l'estimation de la teneur en chlorophylle, caroténoïdes et anthocyanes à partir d'un jeu de données comprenant près de 400 feuilles et 53 espèces collectées à différents stades phénologiques. Trois modèles (linéaire, polynomial ou hyperbolique rectangulaire) sont comparés. L'indice mSR appliqué aux chlorophylles (λ_1 = 750 nm, λ_2 = 705 nm, λ_3 = 445 nm) est le plus performant avec un modèle linéaire. Cependant certains indices ne fonctionnent pas sur toute la gamme de teneurs en chlorophylle disponible en raison du type de modèle choisi : l'utilisation de modèles polynomiaux et exponentiels provoque une saturation pour les faibles ou les fortes valeurs de C_{ab} et les rend donc inopérants pour certaines gammes de concentration. Les indices ajustables à C_{ab} avec un modèle linéaire sont donc préférables. Richardson et al. (2002) soulignent le manque de précision de ces indices non-linéaires et valident l'efficacité de certains indices linéaires, dont les indices « bandes larges » développés par Gitelson et Merzlyak (1994). Gitelson et al. (2003, 2006a) proposent un modèle valable pour plusieurs pigments, le *Pigment Reflectance Index* (Pig)RI :

$$(Pig)\,RI = \left[R^{-1}_{(\lambda_1)} - R^{-1}_{(\lambda_2)} \right] \times R_{(\lambda_3)} \qquad (1.6)$$

avec $R_{(\lambda i)}$ la réflectance moyenne dans la bande spectrale *i* dont la largeur varie de quelques nanomètres à quelques dizaines de nanomètres. Différents indices de cette forme sont développés pour la chlorophylle, les caroténoïdes et les anthocyanes. En plus de leur comportement linéaire, ils semblent être robustes. Dans le cas de la chlorophylle, Gitelson et al. (2003) confirment la meilleure performance des indices « bandes larges » avec quatre espèces végétales (tableau 1.6). La plupart des indices à bandes étroites sont sensibles à une certaine gamme de teneur en pigments : ceux notés (I1), (I2) et (I4) ne sont pas adaptés aux feuilles à faible teneur en pigments, alors que (I3) sature pour les fortes teneurs en pigments. Seuls (I5) et (I6) ont un comportement linéaire ou quasi-linéaire et sont sensibles à toute la gamme de C_{ab} représentée dans les données, qui s'étend de 0 µg.cm^{-2} à 75 µg.cm^{-2} (figure 1.17). L'erreur quadratique (RMSE) s'en trouve alors fortement diminuée.

Tableau 1.6 : RMSE obtenu pour l'estimation de C_{ab} par différents indices à partir d'un même jeu de données (d'après Gitelson et al., 2003).

Indice	**(I1)**	**(I2)**	**(I3)**	**(I4)**	**(I5)**	**(I6)**
Formule	$\frac{R_{800} - R_{680}}{R_{800} + R_{680}}$	$\frac{R_{780}}{R_{680}}$	$\frac{R_{675}}{R_{700}}$	$\frac{R_{800} - R_{700}}{R_{800} + R_{700}}$	$\frac{R_{860}}{R_{708} \times R_{550}}$	$\frac{R_{750\text{-}800}}{R_{695\text{-}740}} - 1$
RMSE(Chl (µg.cm^{-2})	15.1	12.5	5.7	7.2	5.4	3.5



Figue 1.17 : comparaison de différentes formes d'indices (d'après Gitelson et al., 2003).

Pour remédier au manque de représentativité des bases de données expérimentales, le Maire et al. (2004, 2008) construisent des indices avec des bases de données synthétiques générées par le modèle PROSPECT. La qualité de ces indices dépend évidemment de la capacité du modèle à les représenter fidèlement. Ils ont démontré l'efficacité de cette méthode, les indices SR et ND s'avérant les plus performants.

Les indices spectraux permettant l'estimation de la teneur en caroténoïdes sont beaucoup plus rares ; la plupart ont été mis au point à partir de données montrant une trop forte corrélation entre chlorophylle et caroténoïdes si bien qu'ils ont du mal à séparer les effets de chaque pigment en raison de leur domaine d'absorption commun. La validation des indices spectraux à bande étroite (Chappelle et al., 1992 ; Datt, 1998) et bandes larges (Gitelson et al., 2006) n'a pas été réalisée avec une grande variété de jeux de données (Blackburn, 1998 ; Ustin et al., 2009). Le PRI (*Photochemical Reflectance Index*) mis au point par Gamon et al. (1992) s'exprime sous la forme d'une différence normalisée entre la réflectance aux longueurs d'onde 531 nm et 570 nm. Il renseigne sur l'état d'époxidation du cycle des xanthophylles et l'efficacité d'utilisation de l'énergie photosynthétique (PhRUE) et s'avère aussi efficace pour surveiller le stress hydrique. Sims et Gamon (2002) montrent qu'il est significativement corrélé au rapport *Chl/Car* des feuilles saines et stressées (R^2=0.39). La relation obtenue ne s'applique pas aux feuilles sénescentes pour lesquelles le rapport *Chl/Car* est inférieur à 1.

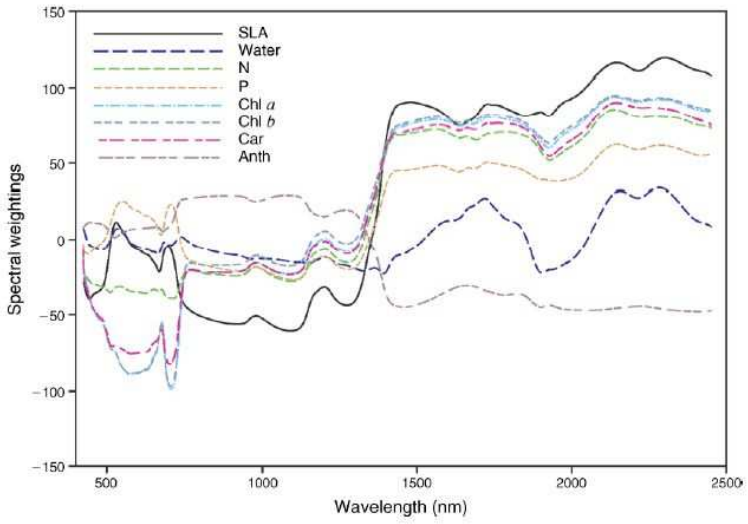
En conclusion, l'efficacité des indices a été validée à de nombreuses reprises, mais les relations liant la valeur de l'indice à la teneur en pigment varient selon l'espèce étudiée. L'estimation de C_{xc} reste très peu développée, l'estimation du rapport *Chl/Car* lui étant préférée. Les indices « larges bandes » montrent la plus grande robustesse concernant C_{ab} et semblent aussi efficaces pour l'estimation de C_{xc}. Il n'est pas possible de comparer les performances des nombreux indices développés car l'indicateur statistique déterminant leur précision (erreur

moyenne ou coefficient de détermination) est associé au jeu de données utilisé dans chaque étude. L'utilisation d'un jeu de données unique est donc le seul moyen de juger de la précision des différents indices.

1.2.1.2. Méthodes statistiques multivariées

Les indices de végétation sont généralement limités à la combinaison d'un nombre réduit de longueurs d'onde ou de bandes spectrales pour estimer une seule variable afin de conserver une relative simplicité d'utilisation et d'interprétation. Plusieurs méthodes statistiques permettent de déterminer la contribution de chaque constituant biochimique aux propriétés optiques foliaires. Elles ajustent un modèle statistique reliant des variables explicatives (les propriétés optiques des feuilles à chaque longueur d'onde mesurée) à des variables à expliquer (les propriétés biochimiques des feuilles) à partir d'une base d'apprentissage. Ce modèle est élaboré à partir d'un nombre limité de composantes extraites des variables explicatives et son interprétation est plus complexe qu'avec les indices spectraux car les composantes n'identifient pas des longueurs d'onde mais des axes explicatifs de la variance du signal (à la manière de l'ACP). Il est important d'adapter le nombre de composantes prises en compte afin d'éviter tout problème de surapprentissage (en anglais *overfitting*). Bien que le terme de variables explicatives soit utilisé, ces méthodes sont avant tout prédictives et non explicatives.

Différentes méthodes ont été appliquées pour estimer la teneur en pigments à partir des propriétés optiques foliaires : décomposition du signal en ondelettes (Blackburn et Ferwada, 2008), réseau de neurones (ANN, *Artificial Neuron Network*) (Dawson et al., 1998a), régressions multiples pas à pas (Wessman et al., 1989), etc. La régression par moindres carrés partiels (*Partial Least Square* ou PLS) est une méthode qui permet de construire des modèles prédictifs lorsque les variables explicatives sont nombreuses et très corrélées. Elle est très utilisée en chimiométrie, en particulier dans le domaine de l'agro-alimentaire, pour analyser la composition d'un produit. On se reportera aux travaux de Martens et Naes (1989) et Roger (2005) pour plus de précisions sur la théorie. Asner et al. (2009) appliquent un type de PLS, appelé PLS PRESS (*Prediction Residual Error Sum of Squares*) pour estimer la teneur en composés biochimiques et éléments suivants : chlorophylle *a*, chlorophylle *b*, caroténoïdes, anthocyanes, azote, phosphore, eau et SLA (figure 1.18). A l'exception des anthocyanes, les résultats obtenus sont très encourageants.



Figue 1.18 : poids des composés biochimiques foliaires sur la réflectance calculés par PLS. Les longueurs d'onde d'importance maximale sont celles dont le poids diverge du zéro (d'après Asner et al., 2009).

Les méthodes statistiques contribuent à diminuer le volume des variables explicatives en se limitant à quelques longueurs d'onde. Une trop grande simplification dans les variables explicatives est-elle préjudiciable à la qualité de l'estimation de la teneur en pigments ? L'estimation de la composition biochimique foliaire par un RTM utilise la totalité du domaine spectral mesuré et une comparaison des deux approches (statistiques et RTM) permettra de répondre à ces questions.

1.2.2. Modélisation des propriétés optiques foliaires

La lumière incidente sur une feuille est en partie réfléchie (réflexion de surface ou de volume) en partie absorbée et en partie transmise (figure 1.19). Nous ignorerons dans ce schéma l'émission de fluorescence.

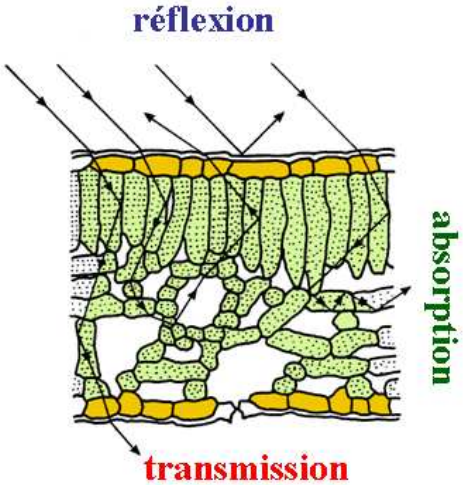


Figure 1.19 : comportement d'un rayonnement incident à la surface d'une feuille.

Les propriétés optiques sont généralement définies par la réflectance R, la transmittance T et l'absorptance A directionnelles-hémisphériques qui sont les fractions de flux lumineux réfléchi, transmis et absorbé par la feuille, intégrées sur l'ensemble du demi espace.

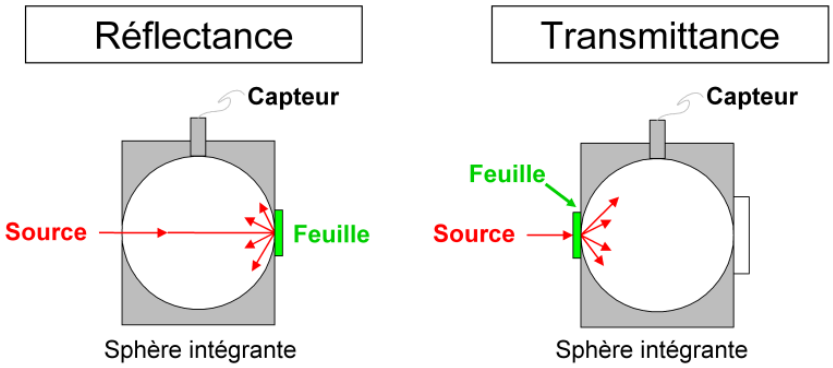
$$R = \frac{\Phi_r}{\Phi_i} \tag{1.7}$$

$$T = \frac{\Phi_t}{\Phi_i} \tag{1.8}$$

$$A = \frac{\Phi_a}{\Phi_i} \tag{1.9}$$

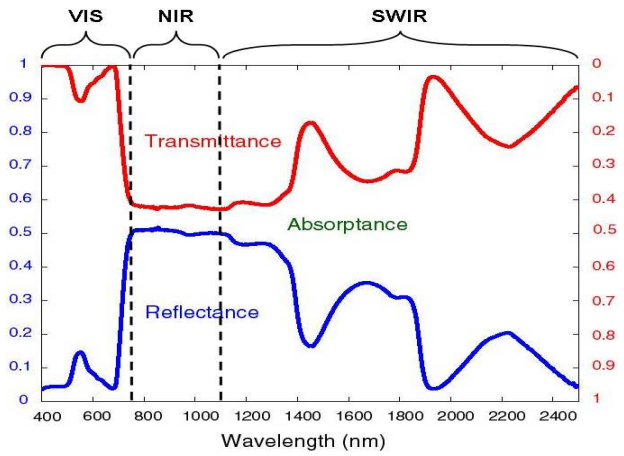
avec Φ_i le flux incident sur la surface, Φ_r le flux réfléchi par la feuille, Φ_t le flux transmis et Φ_a le flux absorbé. R et T sont mesurés à l'aide d'un spectrophotomètre équipé d'une sphère intégrante (figure 1.20) qui moyenne le rayonnement réfléchi ou transmis par la surface dans toutes les directions et évite les effets bi-directionnels. A se déduit facilement de R et T grâce à la relation :

$$R + T + A = 1 \tag{1.10}$$



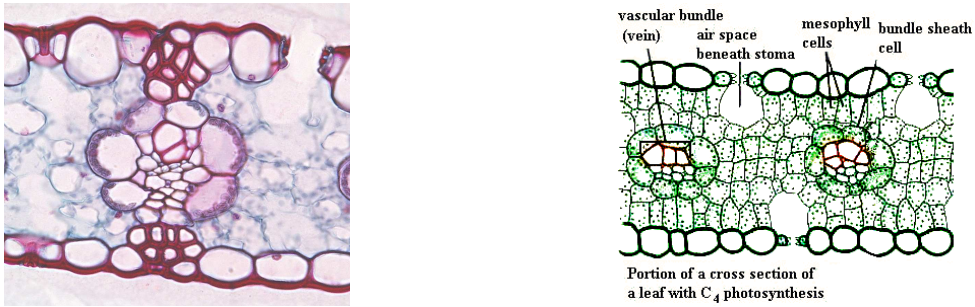
Figue 1.20 : mesures directionnelles-hémisphériques effectuées avec une sphère intégrante.

Le domaine spectral couvert par la plupart des modèles est compris entre 400 nm et 2500 nm. Il est composé de trois sous-domaines : le visible (VIS), le proche infrarouge (*near infrared*, NIR) et le moyen infrarouge (*short wave infrared*, SWIR). Les limites de ces domaines varient selon les sources : elles se situent entre 750 nm et 800 nm pour la transition *VIS/NIR*, et vers 1400 nm pour la transition NIR/SWIR. La figure 1.21 les place à 750 nm et 1100 nm en raison des propriétés foliaires. En effet, la transition VIS/NIR représente la fin de l'absorption de la chlorophylle, le domaine NIR est celui où les propriétés optiques sont conditionnées uniquement par l'absorption de la matière sèche et les phénomènes de diffusion multiples dus à la structure, et le domaine SWIR est majoritairement influencé par l'absorption de l'eau chez les feuilles fraîches, ou de la matière sèche lorsque la feuille est déshydratée. L'extinction de la lumière dans la feuille ne répond pas à une loi simple de type Beer-Lambert en raison de la structure hétérogène et diffusante de la feuille qui induit des réflexions multiples.

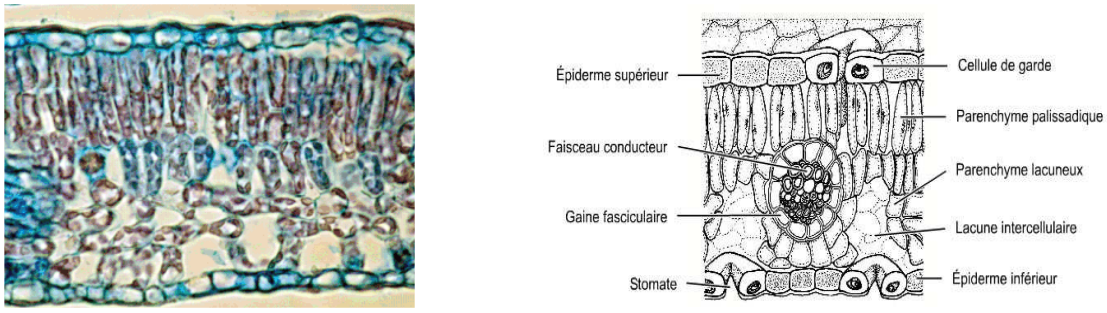


Figue 1.21 : spectres de réflectance et de transmittance d'une feuille de trèfle (*Trifolium pratense*).

1.2.2.1. Anatomie de la feuille



Figue 1.22 : coupe transversale d'une feuille de monocotylédone et sa représentation schématique (Jacquemoud et Ustin, 2008).



Figue 1. 23 : coupe transversale d'une feuille de dicotylédone (Bousquet, 2007) et sa représentation schématique (http://www.colvir.net/prof/chantal.proulx/702/images/labo1/Faisceau_feuille.jpg).

Seules les feuilles des angiospermes entrent dans le cadre de ce travail, les aiguilles que l'on rencontre chez certaines gymnospermes ne sont pas abordées. La structure des feuilles des angiospermes varie selon qu'il s'agit de monocotylédones ou de dicotylédones (figures 1.22 et 1.23, mais l'organisation générale est similaire :

- un épiderme couvre la totalité de la surface du limbe. Il est composé d'une couche de cellules dépourvues de chloroplastes (sauf dans les cellules de garde), recouvertes d'une cuticule cireuse source de réflexion spéculaire d'intensité variable selon son épaisseur et selon l'espèce. Ce tissu forme une barrière entre le milieu extérieur et l'intérieur de la plante, rendu perméable par la présence de stomates qui régulent les échanges gazeux (O_2, CO_2, vapeur d'eau) et la pression osmotique. Outre les cellules stomatiques, l'épiderme est composé d'autres cellules différenciées : cellules de garde, subsidiaires, trichomes (poils). Les monocotylédones présentent des stomates sur les deux faces alors qu'une grande partie des dicotylédones en ont uniquement sur la face dorsale. Les cellules épidermiques contiennent des flavonoïdes absorbant le rayonnement UV et la lumière bleue (cf §1.1.1.3).
- Un mésophylle homogène chez les monocotylédones et différencié chez les dicotylédones. Chez la plupart des feuilles de dicotylédones, on observe une ou plusieurs couches de parenchyme palissadique aux cellules compactes, allongées verticalement et contenant de nombreux chloroplastes sous l'épiderme supérieur, et un mésophylle spongieux aux cellules irrégulières séparées par des espaces intercellulaires remplis d'air. Les cellules du mésophylle spongieux contiennent moins de chloroplastes

que celles du parenchyme palissadique. Chez certaines plantes, ce dernier est présent sur les deux faces de la feuille.

- Un système vasculaire situé dans le mésophylle.

50% à 90% du poids frais des feuilles est constitué d'eau contenue dans les vacuoles. L'eau est le principal élément absorbant dans l'IR, avec deux bandes d'absorption principales autour de 1400 nm et 1950 nm. La forme et la cohésion des cellules foliaires sont assurées par la paroi pectocellulosique composée principalement de cellulose, d'hémicellulose et d'eau. Dans un premier temps, cette paroi est plastique et élastique. Lorsque la croissance cellulaire est terminée, une paroi secondaire lignifiée se forme et rigidifie la structure. Ces éléments de la paroi ainsi que d'autres composés organiques (protéines, sucres, amidon…) sont assimilés à la matière sèche de la feuille. Les spectres d'absorption IR de ces constituants biochimiques sont présentés en figure 1.24. L'absorption de l'eau et de la matière sèche dans le VIS est négligeable par rapport à l'IR.

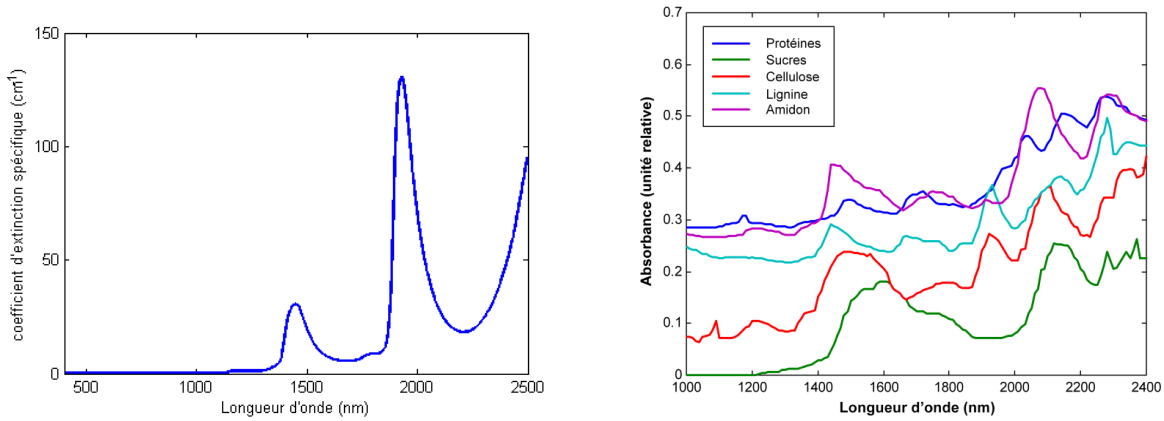


Figure 1. 24 : spectre d'absorption de l'eau (Hale et Querry, 1973) et de quelques composants de la matière sèche (Wessman, 1990) de la feuille.

Les modèles de propriétés optiques des feuilles doivent intégrer tout ou partie de ces éléments et faire un certain nombre d'approximations. Voyons maintenant les différents degrés de complexité rencontrés parmi ces modèles et leur capacité à séparer les effets des différents pigments foliaires.

1.2.2.2. Simplicité / précision : quel compromis ?

Les RTM simulent les propriétés optiques des feuilles en résolvant l'équation de transfert radiatif (Chandrasekhar, 1960) ou l'une de ses nombreuses formules approchées. On distingue une grande variété de modèles selon les approximations considérées dans la représentation des phénomènes physiques. La description suivante reprend la classification de Jacquemoud et Ustin (2008) qui ordonne les modèles selon leur complexité croissante.

❖ Les modèles de couches

Ils représentent la feuille comme une ou plusieurs couches identiques, parallèles, séparées par des couches d'air. Ces couches sont constituées d'éléments diffusants et absorbants distribués aléatoirement : on parle de milieu « continu » ou « turbide ». Un indice de réfraction et un coefficient d'absorption suffisent donc à reproduire les propriétés optiques d'une couche élémentaire et la résolution du système de Stokes (1862) permet de généraliser ce calcul à N

couches. Le paramètre *N* représente alors la structure interne de la feuille. Le modèle PROSPECT (*Leaf Optical Properties Spectra*, Jacquemoud et Baret, 1990) aujourd'hui largement diffusé dans la communauté scientifique est conçu sur ce principe.

❖ Les modèles compacts à particules sphériques

Les feuilles en forme d'aiguilles ne possèdent pas une structure en couches parallèles. Le modèle LIBERTY (Dawson et al., 1998 ; Di Vittorio, 2009) a été spécialement conçu pour les modéliser. Il permet à l'origine de séparer l'influence de la chlorophylle totale et des caroténoïdes sur les propriétés optiques des aiguilles.

❖ Les modèles à N flux

Ils découlent de la théorie de Kubelka-Munk (Kubelka et Munk, 1931) qui consiste à résoudre un système d'équations différentielles linéaires régissant le transport des flux lumineux (ascendant, montant, spéculaire, diffus, etc.) en fonction des coefficients d'absorption k et de diffusion s de la feuille (Allen et Richardson, 1968 ; Fukshansky et al., 1991). L'épaisseur de la feuille doit être connue en plus de ces deux coefficients.

❖ Les modèles résolvant les équations du transfert radiatif

Ils ne simplifient pas les équations du transfert radiatif mais le peu d'informations disponibles sur la structure anatomique des feuilles et la distribution des absorbeurs conduit à d'autres simplifications qui rendent cette approche moins précise que les modèles plus « simples ». On peut citer le modèle LEAFMOD (*Leaf Experimental Absorptivity Feasibility MODel*) qui a été couplé à un modèle de réflectance des couverts végétaux (Ganapol et al., 1998).

❖ Les modèles stochastiques

Une chaîne de Markov résout l'équation du transfert radiatif au sein de la feuille en déterminant les probabilités pour un photon d'être absorbé ou diffusé par les différents tissus constitutifs de la feuille (épiderme supérieur, parenchyme palissadique, mésophylle spongieux, épiderme inférieur). Tucker et Garratt (1977) proposent le modèle LFMOD1 qui sépare l'influence de les chlorophylles *a* et *b* et des caroténoïdes sur les propriétés optiques foliaires. Maier (2000) développe le modèle SLOPE (*Stochastic model for Leaf Optical Properties Extended for Fluorescence*) qui différencie quatre types de tissus foliaires et sépare l'influence de la chlorophylle totale et des caroténoïdes sur les propriétés optiques foliaires.

❖ Les modèles de lancer de rayons

Ils représentent la propagation des photons à l'intérieur d'une feuille de façon très précise. Ils requièrent une description détaillée de la structure interne des feuilles telle qu'on l'observe au microscope et la connaissance de l'indice de réfraction et des coefficients d'absorption spécifiques des principales molécules présentes dans la feuille. Les loi de l'optique géométrique permettent alors de suivre le trajet optique des photons virtuels incidents sur une maquette 2D (Allen et al., 1973 ; Kumar et Silva, 1973 ; Baranoski et Rokne, 2001) avec, par exemple, les modèles ABM (*Algorithmic BDF Model*) et FSM (*Foliar Scattering Model*) ou 3D (Govaerts et al., 2000 ; Ustin et al., 2001) avec le modèle RAYTRAN.

Tous ces modèles tiennent compte des phénomènes d'absorption au sein de la feuille. Le coefficient d'absorption est défini à chaque longueur d'onde par :

$$k(\lambda) = \sum_i K_i(\lambda).C_i \tag{1.11}$$

avec $K_i(\lambda)$ le coefficient d'absorption spécifique du constituant *i* et C_i sa concentration dans le milieu traversé par le rayonnement lumineux. L'estimation de la teneur en pigments par ces modèles soulève deux problèmes :

(1) Les modèles les plus complexes comme SLOPE et RAYTRAN prennent en compte la plupart des constituants foliaires dont les propriétés optiques sont connues. Il est ainsi possible de séparer l'influence de la chlorophylle et des caroténoïdes, voire des différentes formes de chlorophylles, xanthophylles et carotènes dans la modélisation des propriétés optiques foliaires. Cette précision a cependant un prix, la connaissance précise de l'anatomie de la feuille à modéliser est nécessaire à leur fonctionnement, multipliant le nombre de variables d'entrée. Il n'est alors pas possible de les inverser. De plus les coefficients d'absorption utilisés ont été mesurés *in vitro* et ne correspondent pas aux propriétés optiques des constituants *in vivo*. Par exemple Maier (2000) utilise dans SLOPE le coefficient d'absorption de la chlorophylle liée aux protéines du LHCP, afin de minimiser cet effet, mais il n'est pas dit qu'il soit adapté en raison des nombreuses sources de variation non prises en compte.

(2) Les modèles plus simples sont inversibles en raison du nombre restreint de variables nécessaires à la description de la feuille. L'étalonnage de coefficients d'absorption spécifiques des pigments est alors réalisable par inversion à partir d'une base de données expérimentale. La prise en compte des différents pigments se heurte cependant à un problème numérique récurrent : la forte corrélation entre la chlorophylle et les caroténoïdes, ainsi que leur domaine d'absorption commun, rendent la séparation des coefficients d'absorption de ces deux familles de pigments très délicate. C'est pour cela que dans PROSPECT, le coefficient d'absorption de la chlorophylle est un coefficient global combinant en réalité l'ensemble des absorbants du VIS. Il est repris par Ganapol et al. (1999) dans le modèle LEAFMOD. Richter et Fukshansky (1996) réalisent aussi un étalonnage de leur modèle à quatre flux et obtiennent un unique coefficient d'absorption dans le VIS.

L'intérêt grandissant de la communauté scientifique pour des méthodes non destructives de dosage des différents pigments foliaires motive aujourd'hui de nombreux travaux de modélisation. Féret et al. (2008) ont ainsi publié une nouvelle version de PROSPECT séparant la chlorophylle et les caroténoïdes. Di Vittorio et al. (2009) proposent une nouvelle version du modèle LIBERTY permettant d'estimer séparément la teneur en chlorophylle *a*, *b* et caroténoïdes. Ces deux modèles sont les seuls à proposer l'estimation de plusieurs pigments foliaires à partir de coefficients spécifiques adaptés.

1.2.3. Applications en télédétection rapprochée

Certaines méthodes d'estimation de la teneur en pigments foliaires par télédétection ont déjà fait l'objet de transfert technologique pour la mise au point de produits commerciaux. Les instruments les plus employés sont le *SPAD 502* (*Soil Plant Analysis Development, Minolta*) et le *CCM-200* (*Opti-Science*) (Yadava, 1986 ; Schaper and Chacko, 1991 ; Richardson et al., 2002) qui permettent le dosage non destructif de C_{ab}. Bon nombre d'utilisateurs s'en servent aussi comme

outil de diagnostic pour la nutrition azotée de la plante en raison de la forte corrélation existant entre ces deux variables. Ils sont composés de diodes et de capteurs rassemblés dans une pince et leur principe de fonctionnement est basé sur la mesure du rapport de transmittance foliaire à deux longueurs d'onde (650 nm et 940 nm pour le *SPAD*, 660 nm et 940 nm pour le *CCM-200*). Cependant ces indices de végétation ne sont pas optimisés si bien que les capteurs nécessitent un étalonnage pour chaque espèce végétale (Richardson et al., 2002). La gamme *Dualex* (*Force-A*, http://www.force-a.eu/) permet, selon le modèle, de déterminer la teneur en différents composés polyphénoliques (flavonols, anthocyanes ou acides hydroxycinnamiques) par mesure de l'absorption UV et de la fluorescence chlorophyllienne (Goulas et al., 2004). La même société a récemment commercialisé le *Multiplex*, un capteur optique sans contact permettant de mesurer C_{ab} et la teneur en polyphénols (Cerovic et al., 2008). Enfin la pince *Ramis* (Pavan et al., 2004) est un capteur basé sur un principe différent : la transmittance de la feuille est utilisée pour inverser le modèle PROSPECT à l'aide d'un réseau de neurones, et fournir C_{ab}, le *SLA* et la teneur en eau surfacique (EWT, *Equivalent Water Thickness*). Cette pince n'est pas encore commercialisée, mais les résultats préliminaires montrent une meilleure précision que les autres produits dans l'estimation de C_{ab}.

Nous avons décrit les principales méthodes utilisées pour l'estimation de la teneur en pigments foliaires, ainsi que des exemples d'applications opérationnelles. Toutes ces méthodes ont montré leur capacité à fournir une estimation précise de C_{ab}, cependant la plupart des méthodes statistiques manquent fortement de robustesse, et nécessitent par conséquent une phase d'étalonnage adaptée à chaque utilisation. Elles se limitent donc à l'étude d'une végétation homogène et mono-espèce. La modélisation ouvre la voie à des applications plus robustes basées sur les modèles relativement simples comme PROSPECT. Cependant ces modèles prennent en compte la chlorophylle comme seul pigment foliaire.

1.3. Télédétection des pigments à l'échelle du couvert

La télédétection aérienne ou spatiale dans les domaines VIS-IR consiste à mesurer le rayonnement solaire réfléchi par la végétation. Le signal radiométrique mesuré par le capteur optique apporte de nombreuses informations sur le couvert végétal. Des effets de prise de vue et de structure de la végétation doivent être pris en compte dans la variabilité de la réflectance mesurée.

1.3.1. Sources de variabilité de la réflectance de la canopée

1.3.1.1. Effet de la structure de la végétation

Indice foliaire : plus couramment appelé LAI (*Leaf Area Index*), il mesure la surface foliaire par unité de surface au sol (en m^2/m^2). Il contribue à déterminer de nombreuses variables d'intérêt sur le couvert végétal, comme la production de biomasse, la quantité de CO_2 assimilé, et joue un rôle important dans le microclimat de la canopée.

Angle foliaire : le rayonnement réfléchi dans la direction de l'observateur dépend de l'orientation de la surface étudiée. Dans le cas de la canopée, on assimile cette orientation à l'inclinaison des feuilles qui sont les principaux éléments occupant la surface éclairée.

L'inclinaison des feuilles n'est pas unique dans la canopée, et sa géométrie est généralement décrite selon une distribution d'angles foliaires (LADF, *Leaf Angle Distribution Function*). Par définition, la fonction de distribution d'angles foliaires $f(\theta)$ est donc la probabilité qu'une feuille fasse un angle θ avec la verticale :

$$\sum_{i=1}^{N} f(\theta_i) = \int_0^{\pi/2} f(\theta) d\theta = 1 \qquad (1.12)$$

$f(\theta)$ varie d'une culture à l'autre mais dépend aussi du stade de croissance des plantes (Ross, 1981) et parfois même de l'heure de la journée (Kimes et Kirchner, 1982) ou du stress subi par la plante. Il existe de nombreuses approximations permettant de simuler des *LADF* caractéristiques de la végétation (Lemeur, 1973 ; Campbell, 1990).

Le taux de couverture du sol désigne la fraction de surface de sol masquée par les feuilles et tiges, en visée verticale. Il est lié au LAI et à la LADF. Ainsi à structure du couvert équivalente, les propriétés optiques du sol influent plus sur les couverts végétaux de faible LAI.

Hot spot : la hauteur du couvert et la taille des feuilles sont responsables de l'effet d'opposition ou *hot spot* qui induit une forte dissymétrie de la réflectance du couvet dans le plan principal d'observation correspondant au plan du soleil. Ce *hot spot* se traduit par une augmentation de la réflectance dans la direction rétro-solaire, là où les feuilles masquent leur propre ombre. Le choix de ψ suffisamment important ou d'une visée au nadir si le soleil n'est pas proche du zénith permet de minimiser cet effet. Kuusk (1985) propose un modèle permettant d'estimer l'influence du *hot spot* sur le rayonnement réfléchi par la canopée en fonction de ψ, du diamètre des feuilles, de la hauteur de la végétation et du LAI.

1.3.1.2. Effet de la configuration de mesure

Effets atmosphériques : le rayonnement solaire réfléchi par la canopée et mesuré par le capteur traverse l'atmosphère où il est absorbé et diffusé par les molécules gazeuses et les aérosols. On sépare le rayonnement solaire incident en une composante directe et une composante diffuse.

La figure 1.25a présente la transmittance atmosphérique définie pour un trajet direct vertical et un effet des aérosols négligeable, et montre que 70 % et 90 % du rayonnement solaire est transmis dans le VIS. Il existe cependant d'importantes bandes d'absorption dans l'IR, dues essentiellement à la vapeur d'eau atmosphérique, qui limitent l'utilisation des données satellite dans ce domaine. Les régions du spectre qui ne sont pas affectées par cette absorption sont appelées fenêtres atmosphériques. La figure 1.25b présente l'irradiance normalisée des composantes directe et diffuse du rayonnement solaire mesuré au sol.

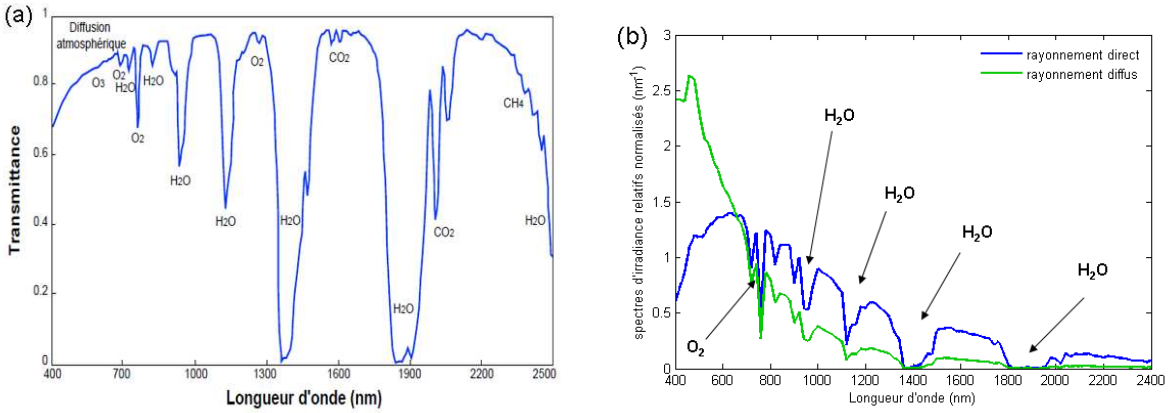


Figure 1.25 : a) transmittance spectrale de l'atmosphère (Bacour, 2001) ; b) irradiance normalisée des composantes directe et diffuse du rayonnement solaire mesuré au sol (d'après François et al., 2002).

Géométrie de la prise de vue : on définit la géométrie de prise de vue par trois angles : l'angle zénithal solaire θ_s, l'angle zénithal d'observation θ_o et l'angle azimutal ψ (figure 1.26). Ce type de géométrie est adapté aux scènes horizontalement homogènes puisque les angles azimuthaux du soleil et de l'observateur ne sont pas pris en compte séparément. Le rayonnement mesuré par le capteur parcourt un trajet d'une longueur fixée selon la position du soleil et de l'observateur. La proportion de rayonnement direct et diffus contribuant au rayonnement total incident à la surface terrestre est une fonction l'angle zénithal et azimutal du soleil et de l'observateur (Spitters, 1986).

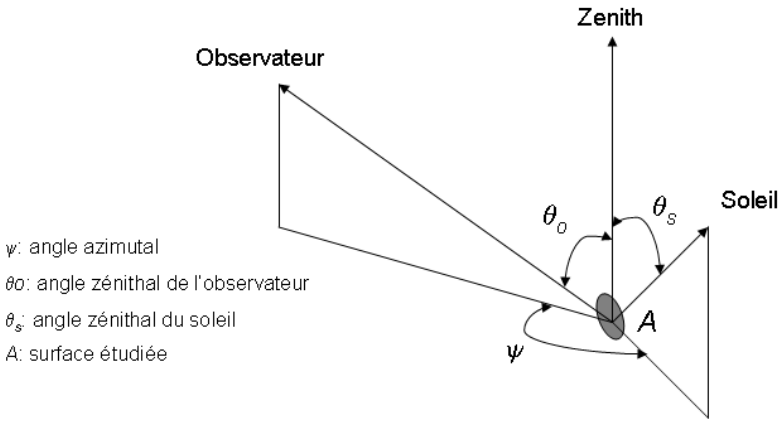


Figure 1.26 : géométrie de prise de vue.

Toutes ces sources de variation du signal radiométrique sont donc à prendre en compte lors de l'analyse des données de réflectance. Mais il faut aussi s'interroger sur les variables d'intérêt lors de l'étude de la canopée. Voyons si la teneur en chlorophylle foliaire est une variable pertinente ou bien si une mesure intégrant les propriétés optiques de plusieurs feuilles rend cette variable inappropriée.

1.3.2. Quelles sont les variables à estimer ?

La teneur en chlorophylle peut être définie à l'échelle de la feuille (Chl_{leaf}) ou de la canopée (Chl_{can}). Cette dernière s'exprime ainsi :

$$Chl_{can} = \int_0^h Chl_{leaf}(z)\, LAI(z) dz \tag{1.13}$$

avec $Chl_{leaf}(z)$ et $LAI(z)$ les valeurs de chlorophylle foliaire et de LAI à la hauteur z, dans le cas où la végétation présente une hétérogénéité verticale. Si Chl_{leaf} est constante dans l'ensemble des strates de végétation, Chl_{can} s'exprime alors comme le produit $Chl_{leaf} \times LAI$.

Chl_{leaf} est utilisée en agriculture de précision pour estimer la variabilité spatiale de la teneur en azote et calculer les apports en engrais azotés optimaux minimisant leur impact sur l'environnement ; c'est également une variable d'entrée des modèles écologiques de bilan carboné et hydrique ou de croissance des écosystèmes forestiers comme CASTANEA (Dufrêne et al., 2005) mais aussi des modèles d'écosystèmes plus généraux (BIOME BGC, Running et Coughlan, 1988 ; Running et Gower, 1991).

Chl_{can} permet d'estimer la fraction du rayonnement solaire absorbé par les plantes (fAPAR, *Fraction of Absorbed Photosynthetically Active Radiation*) lors du développement végétatif (Viña et Gitelson, 2005), la production primaire brute (GPP, *Gross Primary Production*) (Gitelson et al., 2006b) et la production primaire nette (NPP, *Net Primary Production*).

Ciganda et al. (2008, 2009) analysent la distribution verticale de Chl_{leaf} chez le maïs et montrent que Chl_{leaf} mesurée sur les feuilles situées en haut et en bas des tiges n'est pas un indicateur pertinent de Chl_{can}. Il semble alors utile de pouvoir estimer une valeur de Chl_{can} qui ne soit pas calculée à partir du LAI et de Chl_{leaf}. Gitelson et al. (2005) mettent au point un indice de végétation à cet effet et Combal et al. (2002a) montrent par inversion de modèles de transfert radiatif que l'estimation directe de Chl_{can} est plus précise que son calcul à partir de valeurs de LAI et de Chl_{leaf} préalablement déterminés. Cependant l'hétérogénéité verticale de la végétation s'avère ne pas être un problème systématique : des mesures effectuées en forêt montrent que la teneur en chlorophylle par unité de surface foliaire peut être considérée comme constante car les variations mesurées sont inférieures à 20% de la teneur mesurée chez les feuilles situées dans la strate supérieure de la végétation. Ces variations ne changent pas significativement la réflectance de la canopée (le Maire et al., 2008).

Les méthodes utilisées à l'échelle de la canopée pour estimer ces variables sont les mêmes que celles présentées dans la partie précédente au niveau de la feuille : méthodes statistiques et modélisation. Les investigations sur les pigments se limitent actuellement à la chlorophylle mais l'amélioration des moyens de télédétection à haute résolution spectrale et spatiale laisse envisager une estimation des variables biophysiques du couvert végétal une précision croissante.

1.3.3. Approches statistiques

1.3.3.1. Les indices de végétation

Les indices de végétation sensibles à Chl_{leaf} cherchent à minimiser l'effet de la structure de la végétation et des autres constituants biochimiques. Le NDVI (*Normalized Difference Vegetation Index*) proposé par Rouse et al. (1974) est l'indice 'historique' initialement mis au point pour déterminer la biomasse verte et la teneur en eau de la végétation à partir des bandes 5 (600-700 nm) et 7 (800-1100 nm) du capteur multispectral de Landsat1 :

$$NDVI = \frac{R_{NIR} - R_{red}}{R_{NIR} + R_{red}} \tag{1.14}$$

La forme '*normalized difference*' ainsi que celles citées dans le tableau 1.5 sont utilisées aussi bien à l'échelle de la feuille qu'à celle de la canopée mais ces indices ne peuvent pas être directement transposés d'une échelle à l'autre (Zarco-Tejada et al., 2001). Ils sont aussi bien utilisés avec des capteurs à large bande spectrale qu'avec des capteurs hyperspectraux car ils permettent de mesurer simplement les changements globaux de la végétation. Le Maire et al. (2008) ont ainsi développé des indices de ce type à partir de données synthétiques simulées grâce aux modèles PROSPECT et SAIL et les ont validés sur des couverts de hêtre mesurés par différents capteurs intégrant une forte variabilité de teneur en chlorophylle. Les résultats montrent que les données modélisées sont réalistes au regard de la variabilité des mesures de réflectance expérimentale.

Ces indices sont cependant présentés comme étant très sensibles à la présence de matière non photoynthétique (troncs, branches, etc.) et aux propriétés optiques du sol et de l'atmosphère. Leur utilisation est donc délicate, particulièrement pour des couverts épars (Zarco-Tejada et al., 2004). Pour remédier à ce problème, des indices de végétation corrigeant théoriquement ces effets ont été développés : par exemple SAVI (*Soil-Adjusted Vegetation Index*) minimise l'influence du sol. Initialement basé sur l'équation de la droite des sols (Huete et al., 1985), il a été optimisé par Rondeaux et al. (1996) qui proposent l'OSAVI (*Optimized SAVI*). La famille des CARI (*Chlorophyll Absorption in Reflectance Index*) minimise la variabilité de l'activité photosynthétique due à la présence de matériaux non photosynthétiques. Les indices MCARI (*Modified CARI*, Daughtry et al., 2000) et TCARI (*Transformed CARI*, Haboudane et al., 2002) sont les plus populaire. Le TCARI a été développé pour améliorer la sensibilité du MCARI pour de faibles teneurs en pigments du couvert. Daughty et al. (2000) combinent la sensibilité du CARI à la chlorophylle et la robustesse de l'OSAVI pour des variations de propriétés du sol et montre, à partir de mesures et de simulations obtenues par un RTM, que le ratio TCARI/OSAVI permet de déterminer le Chl_{leaf} pour une large gamme de LAI. Ces résultats sont confirmés par Haboudane et al. (2002) et Wu et al. (2008). Zarco-Tejada et al. (2004) obtiennent de meilleurs résultats avec le rapport MCARI/OSAVI.

Gitelson et al. (2005) proposent un indice « bandes larges » sur le même principe que ceux développés à l'échelle de la feuille. Ils développent ainsi un indice permettant d'estimer Chl_{can} avec une bonne précision pour des cultures de soja et de maïs.

La mise au point d'indices de végétation pour l'estimation de Chl_{leaf} s'appuie largement sur l'utilisation de données synthétisées par RTM (Haboudane et al., 2002 ; Le Maire et al., 2008 ; Wu et al., 2008). Cette approche pallie le manque de validations de terrain associées aux données de

télédétection. L'absence de RTM prenant en compte C_{xc} est peut être une raison à l'absence d'indices permettant l'étude de ce pigment. La disponibilité croissante de capteurs proposant de fortes résolutions spatiales et spectrales ouvre la voie au développement de nouvelles méthodes d'estimation de la teneur en pigments minoritaires comme les caroténoïdes et les anthocyanes (Blackburn, 2007a).

1.3.3.2. Les méthodes statistiques multivariées

De nombreuses études ont prouvé l'efficacité de ces méthodes. Les ANN ont été largement utilisés ces dernières années pour déterminer différentes variables comme le LAI (Smith, 1993), la chlorophylle (Malenovsky et al., 2007) et d'autres variables du couvert végétal (Weiss et al., 2002 ; Bacour et al., 2006 ; Baret et al., 2007). Blackburn (2007b) propose une méthode d'analyse des propriétés hyperspectrales de différents couverts et feuilles par décomposition en ondelettes. Les résultats obtenus avec cette technique sont meilleurs que ceux obtenus par régression multiple ou grâce aux indices de végétation. Cho (2007) utilise la PLS dans le but d'extraire des variables de végétation à partir de données hyperspectrales. Les bases de données expérimentales utilisées pour l'apprentissage sont le plus souvent limitées à un nombre restreint d'échantillons : il utilise par exemple 33 points de mesure pour l'apprentissage et 20 points pour la validation et son étude se porte exclusivement sur le hêtre. Il n'est pas évident que les modèles mis au point sur un même type de végétation puissent être utilisés sur d'autres types. Afin d'augmenter la variabilité de la base d'apprentissage, Bacour et al. (2006) utilisent des données simulées par RTM ; la validation réalisée sur six biomes répartis en vingt-quatre sites donne des résultats conforme aux mesures de terrain pour l'estimation de certaines variables comme le LAI et le fAPAR sur cinq types de biomes.

1.3.4. Modélisation de la réflectance de la canopée

Les modèles de réflectance de la canopée sont généralement couplés à un modèle de propriétés optiques des feuilles. Les performances de ces modèles varient selon l'architecture, la densité et l'homogénéité de la couverture végétale. On distingue deux types de modèles. Les modèles turbides à une dimension décrivent le couvert végétal comme un milieu horizontalement homogène et infiniment étendu dont les seuls éléments absorbants et diffusants sont les feuilles distribuées aléatoirement. Le modèle SAIL (Verhoef, 1984, 1985) est le plus couramment utilisé. La forêt n'est pas à proprement parler un milieu turbide en raison du taux de recouvrement du sol beaucoup moins homogène et des d'ombres portées par la cime des arbres. Des modèles 3-D comme DART (*Discret Anisotropic Radiative Transfert*, Gastellu Etchegorry et al., 1996) ont donc été développés pour représenter ce type de scène de manière plus réaliste (figure 1.27).

A la différence des méthodes statistiques, chaque variable de la canopée définie par le RTM doit être déterminée par l'inversion si elle n'est pas déjà connue. Plusieurs problèmes se posent :

- Le problème inverse est indéterminé : la combinaison de différentes valeurs de paramètres peut conduire aux mêmes valeurs de réflectance
- Les interactions entre variables peuvent ainsi ralentir les inversions et conduire à de mauvaises estimations.
- Une puissance de calcul importante est nécessaire pour inverser numériquement un modèle de canopée en 1-D à l'aide d'un algorithme classique de minimisation. Cela rend leur utilisation opérationnelle délicate lorsqu'il faut traiter des images de plusieurs dizaines de milliers de pixels. Les modèles 3-D nécessitent une puissance de

calcul encore plus grande en mode direct et, à moins de limiter le nombre de variables inconnues, leur inversion est pour ainsi dire impossible.

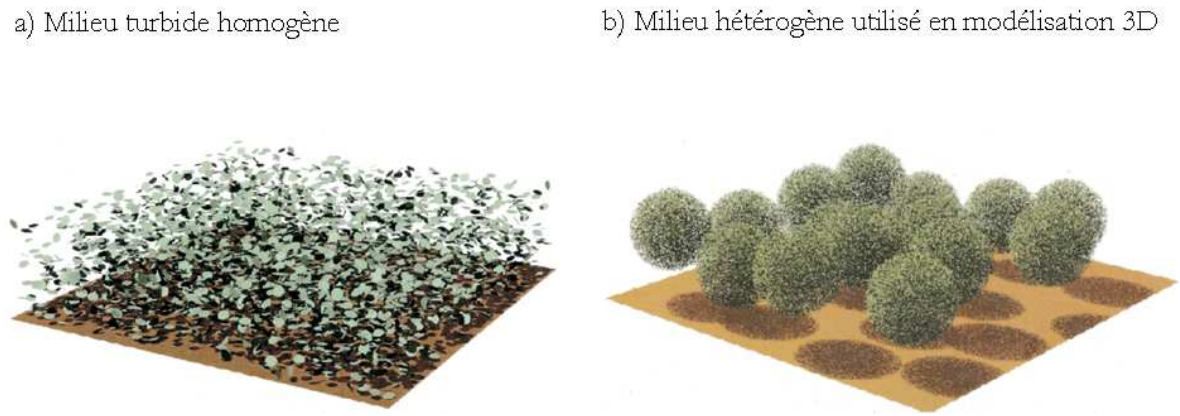


Figure 1.27 : maquette informatique de canopée a) modèle turbide ; b) modèle 3D (Pinty et al., 2001).

Des solutions permettent de contourner ces difficultés. L'utilisation d'information *a priori* sur la distribution probable des différentes variables et leurs corrélations autorisent à mieux poser le problème en restreignant les combinaisons de solutions possibles et en favorisant la convergence de l'algorithme d'inversion. De plus, l'utilisation d'ANN et de LUT (L*ook-Up-Tables*) accélère l'estimation des propriétés du couvert. De nombreuses comparaisons ont déjà été réalisées entre les différents RTM : on citera le projet RAMI (*Radiative Transfer Model Intercomparison*, Pinty et al., 2001, 2004b ; Widlowski et al., 2007) ou encore les travaux de Bacour (2001) et Bacour et al. (2002a). Le nombre de modèles ayant démontré leur aptitude à être inversés pour déterminer les propriétés biophysiques de la canopée, en particulier C_{ab}, est limité.

Goel et Grier (1988) sont parmi les premiers à réaliser une inversion de leur modèle de réflectance de canopée TRIM (*Three dimensional Radiation Interaction Model*). Ce modèle représente uniquement la canopée et n'est pas couplé à un modèle de feuilles. Jacquemoud et Baret (1993) ouvrent la voie à l'inversion des modèles couplés feuille /canopée en démontrant la possibilité d'inverser numériquement le modèle SAIL couplé à PROSPECT à partir de données simulées et le confirment en inversant des données AVIRIS et Landsat TM (Jacquemoud et al., 1995). Ils notent toutefois que si l'estimation de paramètres biochimiques comme C_{ab} semble concluante, les paramètres de structure de la canopée semblent beaucoup plus difficiles à estimer en raison des effets similaires qu'ils exercent sur le signal. Kuusk (1998) réalise l'inversion de son modèle MCRM (*Markov chain canopy reflectance model*) (Kuusk 1995) à partir de données Landsat TM, mais aucune validation n'est réalisée à partir de données terrain. Ce même modèle MCRM, couplé à PROSPECT, est aussi utilisé pour déterminer la teneur en chlorophylle de vergers de pêchers (Kempeneers et al., 2006). Les résultats obtenus avec des méthodes de régression sont légèrement meilleurs, le problème étant toujours le manque de robustesse. Le couple de modèles PROSPECT-SAIL est le plus fréquemment utilisé (Jacquemoud et al., 2009).

Des méthodes d'inversion adaptées à la complexité des modèles 3-D ont aussi été mises au point : de manière générale, la description très détaillée de la scène étudiée et le nombre important de variables utilisées par le modèle rendent impossibles les méthodes d'inversion numériques dites classiques et basées sur une recherche itérative de la simulation la plus proche de la mesure effectuée. Le modèle DART a fait l'objet de nombreuses études visant à inverser un nombre restreint de variables à l'aide de plusieurs méthodes. Ces méthodes visent d'une part à

réduire le nombre de variables à estimer en fixant les variables peu influentes ou connues avec une bonne précision. Certaines études ont cherché à restreindre au minimum l'information spectrale utilisée. Ainsi Demarez et al. (2000) calculent une relation liant le point d'inflexion du *red edge* à C_{ab} sur des données expérimentales et obtiennent une relation similaire avec le même ordre de précision avec un jeu de données simulées. Enfin, les méthodes d'inversion faisant appel aux ANN ou les LUT rendent possible l'inversion des modèles 3-D très complexes : Kimes et al. (2002) montrent que l'utilisation d'ANN donne de meilleurs résultats que la méthode du simplex pour inverser le taux de couverture, le LAI et le paramètre de sol à partir de données simulées. Ils ne s'intéressent toutefois pas à C_{ab} mais les ANN donnent des résultats encourageants avec DART. L'inversion basée sur des LUT, particulièrement développée (Esteve, 1998 ; Martin, 2006), a ainsi permis de rendre le modèle DART opérationnel et largement utilisé.

Malgré les difficultés inhérentes à l'estimation de variables de canopée par RTM, l'utilisation de modèles améliore la compréhension des phénomènes liés à la structure et la constitution biochimique de la canopée. Les données synthétiques fournies par ces RTM contribuent fortement à la mise au point de méthodes statistiques beaucoup plus simples à mettre en œuvre. Les deux approches sont donc complémentaires. On peut alors espérer que l'implémentation des caroténoïdes dans les propriétés de couvert d'un RTM suscite le développement de méthodes statistiques adaptées comme c'est le cas pour la chlorophylle.

1.4. Conclusion

La mise au point de méthodes d'estimation à distance de la teneur en pigments de la végétation est un champ d'investigation extrêmement riche : pour une meilleure compréhension de leur rôle dans les mécanismes de croissance et d'adaptation des végétaux, un dosage rapide, économique, non destructif et applicable à grande échelle suscite un fort intérêt de la part de nombreuses disciplines (écologie, agronomie, sciences de la terre et de l'environnement, etc.). Les méthodes actuelles se limitent pour la plupart à l'estimation de la chlorophylle et il n'existe aucune étude comparative de leur efficacité à partir d'un même jeu de données. La comparaison est donc impossible en se basant uniquement sur les résultats bibliographiques et il est alors nécessaire d'effectuer une validation à partir d'un jeu de données unique.

Les méthodes d'estimation de C_{xc} se développent notamment à l'aide d'indices spectraux mais aucun modèle de transfert radiatif n'a encore été développé dans ce but. La suite de notre travail consiste donc à mettre au point un tel modèle dont les performances seront ensuite comparées à celles des autres méthodes disponibles. Une fois validé à l'échelle de la feuille, ce modèle sera intégré à différentes échelles spatiales afin de traiter les données de télédétection mesurées à l'échelle de la canopée.

Chapitre 2 :

Estimation de la teneur en chlorophylle et caroténoïdes foliaire : étalonnage et validation du modèle PROSPECT-5

Parmi les RTM foliaires cités au chapitre 1, il est difficile de trouver un bon compromis entre ceux qui séparent les différents pigments foliaires mais qui sont peu opérationnels du fait de leur complexité (par exemple SLOPE), et ceux plus simples, qui ne se préoccupent que de la chlorophylle mais qui sont inversibles. Nous avons décidé d'étudier PROSPECT, qui combine une relative simplicité et un comportement stable en inversion, ce qui a fait sa popularité. Son couplage avec des modèles de réflectance de canopée (Jacquemoud et al., 2009) en fait un candidat de choix pour séparer les différents pigments foliaires, bien qu'il ne prenne actuellement en compte que la chlorophylle. Nous avons alors étudié sa capacité à séparer la chlorophylle des caroténoïdes, à la suite d'une phase d'étalonnage adaptée.

Pour évaluer la qualité du modèle, son aptitude à simuler les propriétés optiques foliaires en sens direct et sa robustesse en inversion doivent être éprouvées. La première partie de ce chapitre présente les bases de données collectées auprès de différents chercheurs. Les modifications apportées et l'étalonnage sont détaillés dans une deuxième partie. Ce chapitre s'achève avec la validation du modèle.

2.1. Présentation des bases de données

Un important travail a été effectué pour rassembler des données expérimentales afin de mieux connaître la distribution naturelle des variables biochimiques foliaires et leurs corrélations. Les jeux de données dont nous disposons se distinguent par leur contenu et leur format : domaine spectral, type de mesures (réflectance et/ou transmittance), nombre de variables biochimiques mesurées, etc. Ces informations reflètent l'utilisation ayant motivé leur constitution si bien que certaines données sont inutiles pour notre étude. Dans un premier temps, l'exploitation de ces bases de données nécessite donc la description de leur contenu et leur mise en forme afin de les adapter à l'utilisation que nous souhaitons en faire. Le tableau 2.1 présente leurs principales caractéristiques biochimiques et optiques.

2.1.1. Description

Dix-sept bases de données représentant un total de 1442 échantillons de feuilles de 185 espèces différentes ont été traitées. Leur dénomination rappelle le lieu de la collecte (ANGERS, HAWAII, etc.) lorsque la base est composée d'espèces prélevées dans une unité géographique, le nom de l'espèce (FIGUE, ERABLE, etc.) si la base ne contient qu'une seule espèce ou bien le nom du laboratoire responsable de la collecte des données (ESE, CALMIT, etc.) si celles-ci ne sont caractérisées ni par une localité ni par une espèce particulière. Enfin, certains noms sont suivis d'un numéro : en effet, il arrive que des bases de données constituées d'une seule espèce ou bien collectées par une même équipe aient été acquises indépendamment.

Toutes les bases de données contiennent des informations sur les propriétés biochimiques et optiques des feuilles. A cela s'ajoutent un certain nombre de métadonnées renseignant sur les protocoles d'extraction des pigments, le matériel utilisé pour les mesures optiques, les espèces échantillonnés.

Tableau 2.1 : bases de données disponibles.

Nom	Nombre d'échantillons	Nombre d'espèces	Responsable	Domaine spectral (nm)	R	T	Biochimie			
							C_{ab}	C_{xc}	EWT	LMA
ANGERS	276	49	S. Jacquemoud	400 - 2450	×	×	×	×	×	×
BOULEAU 1	140	1	C. Panigada	400 - 835	×	×	×	×	×	×
BOULEAU 2	98	1	A. Richardson	400 – 1000	×		×			
CALMIT 1	49	2	A. Gitelson	400 – 750	×	×	×	×		
CALMIT 2	66	3	A. Gitelson	400 – 780	×		×	×		
CALMIT 3	45	2	A. Gitelson	400 – 750	×		×	×		
CALMIT 4	40	2	A. Gitelson	400 – 800	×		×	×		
CHENE 1	142	1	C. Panigada	400 – 1600	×	×	×	×	×	×
CHENE 2	112	1	J. Louis	400 - 2200	×	×	×			×
ESE	99	11	C. François	410 - 785	×		×			×
EUCALYPTUS	89	1	K. Barry	400 - 1650	×	×	×	×	×	×
FIGUIER	60	1	A. Gitelson	420 - 800	×	×	×	×		
HAWAII	41	49	G. Asner	400 - 2500	×	×	×	×	×	×
HETRE	46	1	A. Gitelson	400 - 800	×	×	×	×		
LOPEX	64	58	B. Hosgood	400 - 2400	×	×	×	×	×	×
NOISETIER	22	1	A. Gitelson	400 - 780	×	×	×	×		
VIGNE	53	1	A. Gitelson	400 - 950	×		×	×		

2.1.1.1. Les propriétés biochimiques

Chaque base de données a été collectée pour une application particulière : mise au point d'indices spectraux sensibles à un constituant biochimique, étude d'un modèle ou réalisation d'un inventaire. Construire un indice adapté à la chlorophylle ne nécessite théoriquement pas d'autre information que sa teneur, c'est pourquoi certaines données fournies par Anatoly Gitelson (université du Nebraska) ne contiennent que C_{ab}. Les données de Karen Barry (université de Tasmanie) ont été collectées dans le seul but d'étudier la capacité de PROSPECT à modéliser les feuilles d'eucalyptus. Enfin, certaines bases de données ont pour ambition de mener un inventaire complet de la phénologie et des propriétés biochimiques foliaires d'un écosystème. C'est le cas des données partagées par Gregory Asner et son équipe (université Stanford) qui sont issues du projet *Spectranomics* (http://spectranomics.stanford.edu/). Les renseignements fournis sont alors extrêmement complets : pigments, azote, potassium foliaire, etc. Parmi ces variables, C_{ab}, C_{xc}, EWT et LMA nous intéressent particulièrement car elles constituent les variables d'entrée de la nouvelle version de PROSPECT. La figure 2.1 présente la distribution de l'ensemble des données et le tableau 2.2 rassemble les valeurs moyennes et écarts types individuels. Les teneurs sont exprimées en masse par unité de surface foliaire.

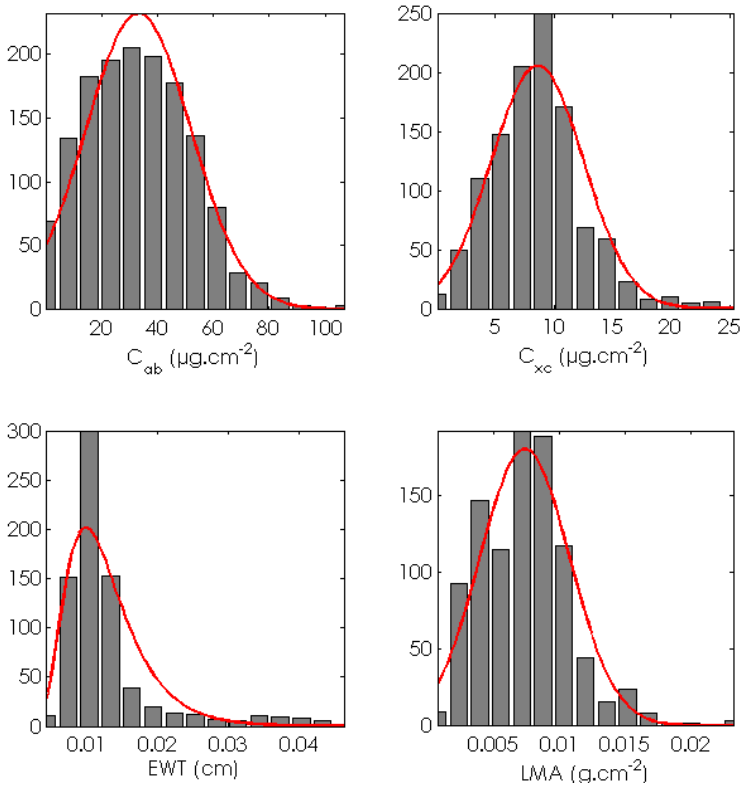


Figure 2.1 : distribution des variables d'entrée de PROSPECT pour tous les jeux de données utilisés.

Le tableau 2.3 résume les caractéristiques de chaque base de données. On constate de fortes disparités dans les valeurs moyennes et les écarts types relatifs à la distribution de chaque élément, qui s'expliquent de plusieurs manières :

- Certaines bases de données sont constituées d'échantillons prélevés à des stades phénologiques différents, par exemple BOULEAU 2 et CALMIT 3. La présence de

feuilles immatures ou sénescentes explique les faibles valeurs de C_{ab} et les forts écarts types.

- Certaines feuilles ont été collectées sur des plantes ayant bénéficié d'apports azotés réguliers (EUCALYPTUS). La teneur en pigments est donc artificiellement élevée.
- Comme son nom l'indique, la base de données HAWAII provient d'un environnement tropical. Nous avons vu au chapitre 1 que les écosystèmes tropicaux favorisaient le développement de feuilles à durée de vie limité, associé à un niveau élevé de contenus biochimiques en raison de la forte compétition intra-espèces. Cela peut expliquer les fortes teneurs observées.

La méthode d'extraction des pigments peut aussi influencer leur distribution car le pouvoir d'extraction des solvants est variable. On supposera néanmoins qu'il est identique pour toutes les bases. L'annexe A compare la qualité de l'extraction pour différents solvants et l'annexe B renseigne sur le protocole utilisé pour chaque base de données.

La distribution de C_{ab}, C_{xc} et LMA suit une loi normale, alors que la distribution de EWT est mieux représentée par une loi log-normale. L'étude des corrélations entre chlorophylle *a* et chlorophylle *b* et entre chlorophylle et caroténoïdes confirme les relations relevées dans la littérature et citées dans le chapitre précédent : le rapport moyen *Chl a/b* est d'environ de 3 et varie entre 2 et 4 sur l'ensemble des données. La plupart des feuilles collectées sont des feuilles de lumière, ce qui explique la corrélation importante entre les deux formes de chlorophylles (R^2=0.86). Le rapport *Chl/Car* est environ de 4 et sa variabilité plus grande que celle du rapport *Chl a/b* : il se situe entre 2 et 6, à l'exception de quelques cas extrêmes. La présence de feuilles sénescentes ou stressées contribue à décorréler les teneurs respectives en chlorophylle et caroténoïdes (R^2=0.73) ce qui s'avèrera déterminant pour le succès de la mise au point d'une méthode permettant de séparer ces deux familles de pigments à partir des propriétés optiques foliaires.

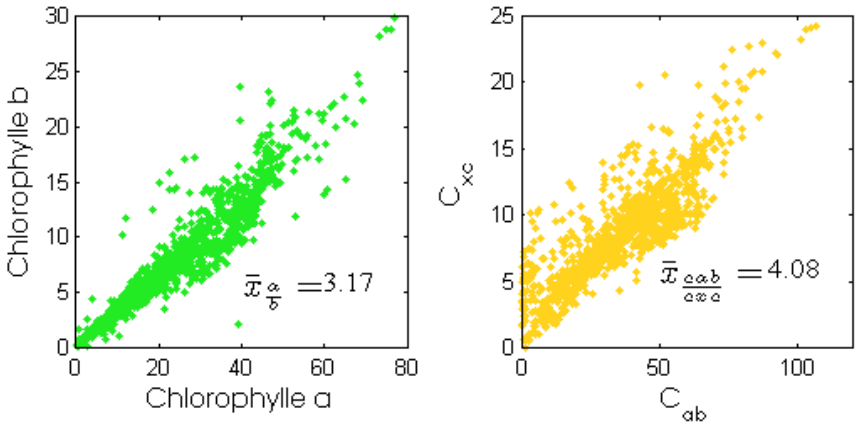


Figure 2.2 : rapport *Chl a/b* et *Chl / Car* sur l'ensemble des données étudiées.

Tableau 2.2 : statistique des principales variables étudiées sur l'ensemble des données.

	C_{ab} (µg.cm^{-2})	C_{xc} (µg.cm^{-2})	EWT (cm)	LMA (g.cm^{-2})
Nombre d'échantillons	1442	1131	750	961
Moyenne	33.06	8.58	0.0129	0.0074
Ecart type	18.87	3.95	0.0073	0.0034

Tableau 2.3 : statistiques des principales variables étudiées pour chaque base de données.

Base de données	C_{ab} (µg.cm^{-2})		C_{xc} (µg.cm^{-2})		EWT (cm)		LMA (g.cm^{-2})	
	Moyenne	Ecart-type	Moyenne	Ecart-type	Moyenne	Ecart-type	Moyenne	Ecart-type
ANGERS	33.88	21.67	8.66	5.06	0.0116	0.0049	0.0052	0.0037
BOULEAU 1	39.41	8.13	10.4	2.42	0.0105	0.0020	0.0083	0.0015
BOULEAU 2	16.45	10.79	N/A	N/A	N/A	N/A	N/A	N/A
CALMIT 1	24.73	18.76	8.04	3.1	N/A	N/A	N/A	N/A
CALMIT 2	31.93	19.08	7.72	3.35	N/A	N/A	N/A	N/A
CALMIT 3	17.45	14.89	5.09	1.85	N/A	N/A	N/A	N/A
CALMIT 4	38.58	22.74	8.6	4.21	N/A	N/A	N/A	N/A
CHENE 1	51.48	8.18	9.14	1.34	0.0107	0.0018	0.0097	0.0017
CHENE 2	23.13	8.91	N/A	N/A	N/A	N/A	0.0079	0.0026
ESE	35.13	16.94	N/A	N/A	N/A	N/A	0.0060	0.0022
EUCALYPTUS	43.68	13.59	10.43	3.29	0.0201	0.0124	0.0098	0.0042
FIGUIER	40.83	19.26	9.43	3.55	N/A	N/A	N/A	N/A
HAWAII	50.11	15.78	11.84	3.14	0.0275	0.0118	0.0125	0.0039
HETRE	22.62	11.05	6.92	3.16	N/A	N/A	N/A	N/A
LOPEX	19.82	11.87	4.41	2.91	0.0113	0.0067	0.0053	0.0025
NOISETIER	14.29	13.6	9.58	3.03	N/A	N/A	N/A	N/A
VIGNE	21.66	15.18	5.53	3.33	N/A	N/A	N/A	N/A

2.1.1.2. Les propriétés optiques

Comme pour les propriétés biochimiques, le domaine de définition et la précision des propriétés optiques foliaires mesurées dépendent de l'utilisation qui a motivé leur mesure. On distingue les bases de données contenant des mesures de réflectance uniquement (nommées bases R par la suite) ou bien de mesures de réflectance et de transmittance (nommées bases RT par la suite). Le domaine spectral dépend du matériel utilisé : spectrophotomètre et source lumineuse. La résolution spectrale varie entre 1 nm et 5 nm selon les études. Le lecteur se reportera au tableau 2.1 qui synthétise les mesures de propriétés optiques disponibles pour l'ensemble des bases de données.

2.1.1.3. Métadonnées associées aux bases collectées

Les bases de données recensées ont généralement fait l'objet de publications scientifiques décrivant les méthodes d'extraction des pigments ainsi que le type d'appareil utilisé pour mesurer les propriétés optiques. Nous fournissons en annexe B les références permettant de retrouver ces informations ainsi que les principaux éléments concernant les protocoles d'extraction et de dosage des pigments et le matériel utilisé.

2.1.2. Mise en forme des bases de données

La mise en forme des jeux de données répond à plusieurs attentes : ils doivent pouvoir tous être utilisés avec PROSPECT et être facilement intercomparés. Les unités des variables d'entrée du modèle – masse par unité de surface – sont donc communes à toutes les données : la chlorophylle et les caroténoïdes sont exprimés en $\mu g.cm^{-2}$, la masse surfacique sèche (ou LMA, *Leaf Mass Area*) en $g.cm^{-2}$ et l'épaisseur équivalente en eau (ou EWT, E*quivalent Water Thickness*) en $g.cm^{-2}$ (ou cm). Les mesures optiques ont parfois été interpolées pour obtenir une résolution spectrale de 1 nm. Ces informations sont stockées sous forme de fichier *ascii* pour une utilisation standardisée avec PROSPECT lors de la phase de validation.

Un fichier réalisé avec un tableur regroupe l'ensemble des informations disponibles sur chaque jeu de données. La distinction de l'écosystème d'appartenance ou du type de métabolisme est susceptible de faire apparaitre un certain nombre de relations statistiques qui constitueront des informations *a priori* lors de l'étude de la végétation à l'échelle de la canopée, notamment pour contraindre le processus d'inversion des modèles de transfert radiatif. Ce projet n'est encore qu'à l'état d'ébauche et nécessite la collecte d'un nombre encore plus important de données, mais les premiers résultats sont très encourageants car ils fournissent une première « carte » de la distribution biochimique des principaux constituants foliaires sur des milieux variés.

2.2. Mise à jour du modèle PROSPECT

Le modèle PROSPECT calcule la réflectance et la transmittance hémisphériques des feuilles dans le domaine spectral compris entre 400 nm et 2500 nm. C'est un modèle relativement simple et facilement inversible. Seuls les points sur lesquels portent des modifications sont détaillés.

2.2.1. Description du modèle

2.2.1.1. Hypothèses du modèle

PROSPECT représente une feuille comme un empilement de *N* couches identiques à bords parallèles séparées les unes des autres par *N*–1 couches d'air. Chaque couche est caractérisée par deux grandeurs spectrales : l'indice de réfraction $n(\lambda)$ et le coefficient de transmission $\phi(\lambda)$. Pour un rayon lumineux traversant une feuille d'épaisseur *D* avec un angle θ_i par rapport à la normale, ϕ est relié au coefficient d'absorption k par une simple loi de Beer :

$$\phi = e^{-kl} = e^{-\frac{kD}{\cos\theta_i}} \tag{2.1}$$

Plus le chemin optique parcouru dans le milieu est long (θ_i élevé), plus l'absorption du rayonnement est importante et par conséquent plus ϕ est petit.

<u>Fonctionnement d'une couche compacte :</u> le rayonnement lumineux incident est inscrit dans un angle solide de demi-ouverture α par rapport à la normale. Il est composé d'un faisceau monochromatique de longueur d'onde λ ayant pour angle d'incidence $\theta_i \in [0;\alpha]$ (figure 2.3).

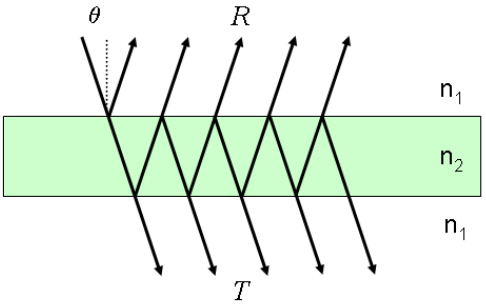


Figure 2.3 : représentation des réflexions multiples dans une couche compacte (la réfraction n'est pas représentée).

Au contact de l'interface air/feuille, chaque flux se décompose en une partie réfléchie de manière spéculaire et une partie transmise (loi de Snell Descartes). L'intensité du rayonnement réfléchi et réfracté se calcule en fonction de l'indice de réfraction $n(\lambda)$ du milieu et de l'angle d'incidence θ (relations de Fresnel). La fraction de lumière transmise traverse linéairement la couche compacte et son atténuation au niveau de la face inférieure est définie par le coefficient de transmission $\phi(\lambda)$ (ou par le coefficient d'absorption $k(\lambda)$ selon l'équation 2.1). Lorsque le rayonnement atteint la face inférieure, il peut alors être réfléchi de nouveau vers la face supérieure ou transmis, toujours selon les relations de Fresnel. Ce phénomène se répète sur les faces supérieures et inférieures jusqu'à atténuation complète du flux (Yeh, 2005). A l'issue de ces multiples réflexions, la réflectance totale est la fraction de flux incident émergeant à la face supérieure et la transmittance est celle émergeant à la face inférieure. Les flux sortant sont supposés diffus. Ce modèle à une couche représente relativement bien les feuilles compactes

mais il ne permet pas de décrire les feuilles dont les tissus sont différenciés (dicotylédones et feuilles sénescentes).

Généralisation du transfert radiatif à travers *N* couches compactes : elle a été proposée par Stokes (1862) pour calculer les propriétés optiques d'un empilement de *N* couches compactes. Ce modèle initialement discret (*N* entier non nul) peut être facilement étendu à un nombre réel de couches (*N* réel supérieur ou égal à 1). Cela complique la représentation visuelle de la structure de la feuille mais le modèle désormais continu est plus facilement inversible. On considère que seule la première couche est atteinte par un rayonnement non isotrope inscrit dans un angle solide de demi ouverture α, le flux entre les couches inférieures étant diffus. Cet angle α sera simplement appelé angle d'incidence par la suite même s'il s'agit d'un abus de langage.

Le modèle simplifié ainsi décrit est caractérisé par quatre paramètres : l'indice de réfraction $n(\lambda)$, le coefficient d'absorption $k(\lambda)$ de la couche (équation 2.1), le paramètre de structure *N* et l'angle d'incidence α (figure 2.4).

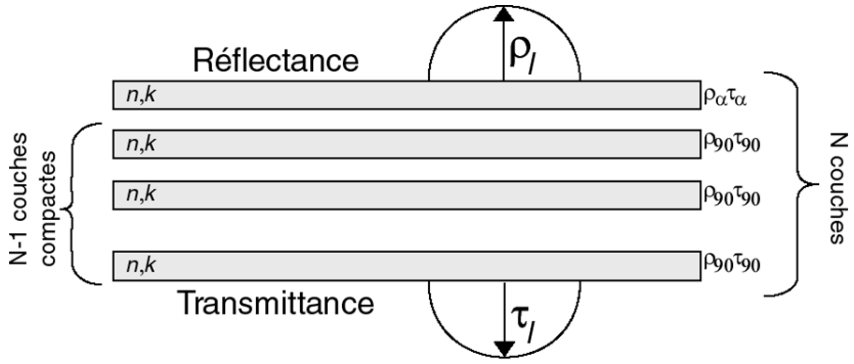


Figure 2.4 : représentation de la feuille à *N* couches selon le modèle PROSPECT (Bacour, 2001).

$k(\lambda)$ relie les propriétés biochimiques de la feuille à ses propriétés optiques car il s'exprime en fonction de la quantité de chaque élément dans une couche et de son coefficient d'absorption spécifique :

$$k(\lambda) = \sum_i K_i(\lambda).\frac{C_i}{N} \tag{2.2}$$

avec $K_i(\lambda)$ le coefficient spécifique d'absorption du composé *i* (surface massique), C_i sa teneur en masse surfacique et *N* le paramètre de structure de la feuille. Il est donc nécessaire de connaitre le spectre de $K_i(\lambda)$ pour chaque constituant foliaire. Le coefficient spécifique d'absorption des pigments mesuré par extraction des molécules dans un solvant (coefficient *in vitro*) est différent de celui mesuré dans la feuille (coefficient *in vivo*). Une phase d'étalonnage s'avère donc nécessaire pour déterminer les coefficients adaptés à PROSPECT, ainsi que les autres paramètres inconnus du modèle. Elle s'effectue en plusieurs étapes.

2.2.1.2. Algorithme d'étalonnage initial

La version la plus récente de PROSPECT est la version 3.01 (appelée par la suite PROSPECT-3) qui date de mai 1998. Notons que le Maire (2005) a procédé à un réétalonnage du modèle mais que cette version n'a pas été distribuée ; Malenovsky et al. (2006) proposent aussi une version spécialement développée pour les aiguilles de pin (PROSPECT 3.01.S) qui suit un protocole d'étalonnage différent de celui que nous allons exposer maintenant. Les paramètres α et $n(\lambda)$ sont déterminés séparément à partir d'un nombre restreint d'échantillons spécifiques tandis que le paramètre N et les coefficients spécifiques d'absorption sont calculés successivement à partir de données expérimentales supposées représentatives des situations rencontrées par le modèle.

Indice de réfraction : Brown (1920) a mesuré expérimentalement l'indice de réfraction de différents matériaux d'origine végétale : parois cellulaires, cutine, etc. Kumar et Silva (1973) et Yamada et Fujimura (1991) proposent un indice de réfraction de 1.36 pour le cytosol et la vacuole dans le domaine VIS. Cette valeur est proche de celle de l'indice de réfraction de l'eau qui est de 1.33 (Hale et Querry, 1973). A l'exception des compartiments riches en eau, les valeurs obtenues pour les autres matériaux végétaux sont situées entre 1.4 et 1.55 mais sont spécifiques à une longueur d'onde donnée ou bien moyennées sur tout le domaine VIS. Une valeur unique est souvent fixée pour l'étude des propriétés optiques des cellules végétales. Seyfried et Fukshansky (1983) utilisent par exemple une valeur de 1.425 au niveau des parois cellulaires et des épidermes. Il n'est cependant pas exact de considérer que l'indice de réfraction est identique pour toutes les feuilles. Woolley (1975) montrent que les feuilles sèches ont un indice de réfraction supérieur à celui des feuilles fraîches : n = 1.415 pour les parois hydratées et n= 1.53 pour les parois non hydratées à 800 nm. Gausman et al. (1974) remarquent que l'indice de réfraction varie aussi chez les feuilles fraîches.

L'indice de réfraction dans PROSPECT-3 a été déterminé par Jacquemoud et al. (1990) sur une feuille de maïs albinos et sèche (*Zea Mays*) considérée comme compacte (N=1) afin d'éviter de mélanger les phénomènes d'absorption et de diffusion. La feuille albinos est utilisée entre 400 nm et 800 nm et la feuille sèche entre 800 nm et 2500 nm. Il est donc supposé identique pour toutes les feuilles. Il prend des valeurs comprises entre 1.43 et 1.5 dans le VIS et décroît régulièrement jusqu'à atteindre la valeur de 1.27 à 2500 nm. L'indice de réfraction obtenu par Allen et al. (1969) à partir de leur modèle de transfert radiatif appliqué à des feuilles de maïs présente un profil similaire à celui utilisé dans PROSPECT-3. Cet indice est donc adapté aux feuilles dépourvues d'éléments absorbants, ce qui laisse penser que celui d'une feuille « normale » est peut être différent. Nous chercherons donc à déterminer un spectre plus adapté aux feuilles vertes et fraîches.

Angle d'incidence : si la surface des feuilles était totalement lisse, l'angle d'incidence considéré dans PROSPECT serait nul car les mesures de propriétés optiques foliaires sont généralement réalisées en laboratoire à l'aide d'une source lumineuse colimatée orientée perpendiculairement à la surface de la feuille, produisant un flux d'ondes planes uniformes polarisées parallèlement et perpendiculairement au plan d'incidence. Cependant la surface foliaire présente une rugosité (Grant, 1987) qui est indirectement prise en compte par l'angle α. Cette rugosité n'étant pas mesurable facilement, on suppose que α est identique pour toutes les feuilles. La figure 2.5 montre qu'une valeur élevée de α augmente sensiblement la réflectance alors que la transmittance diminue très faiblement. Ce phénomène s'explique par une augmentation de la réflexion spéculaire pour une incidence élevée. La valeur de α contribue à définir la réflectance minimale que le modèle peut atteindre. PROSPECT n'est donc pas capable de modéliser les valeurs de réflectance faibles si la valeur de cet angle est trop forte ; de plus

l'analyse des paramètres internes du modèle montre qu'un angle trop important conduit à des résultats absurdes (Jacquemoud, 1992). Pour cette raison α a été fixé initialement à 59° après ajustement par rapport à la réflectance minimale mesurée sur un jeu de données. Les variations de réflectance induites pour un angle inférieur à cette valeur sont faibles (figure 2.5).

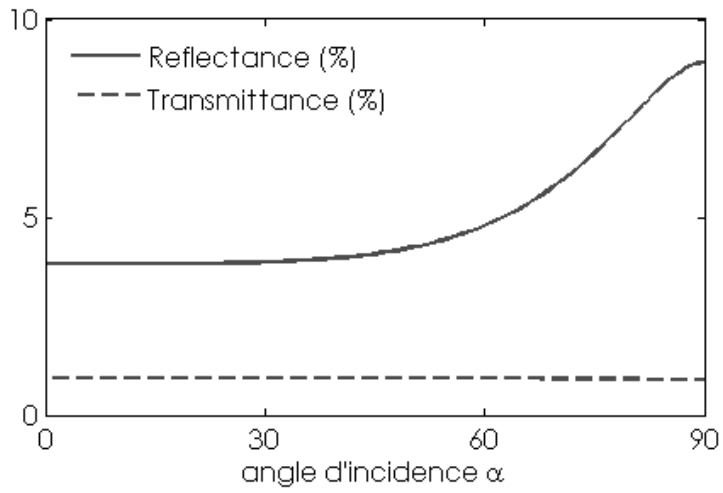


Figure 2.5 : influence du paramètre α sur la réflectance et la transmittance foliaire.

Paramètre de structure : *N* qui peut être représenté comme le nombre moyen d'interfaces air/parois cellulaires est estimé pour chaque feuille. Comme le montre la figure 2.6, il existe une relation entre *N* et le SLA pour la base ANGERS, qui ne s'applique pas aux autres données. Cependant, il apparaît que les échantillons pour lesquels l'indice de structure prend une valeur supérieure à 2 sont systématiquement des feuilles ayant un faible SLA.

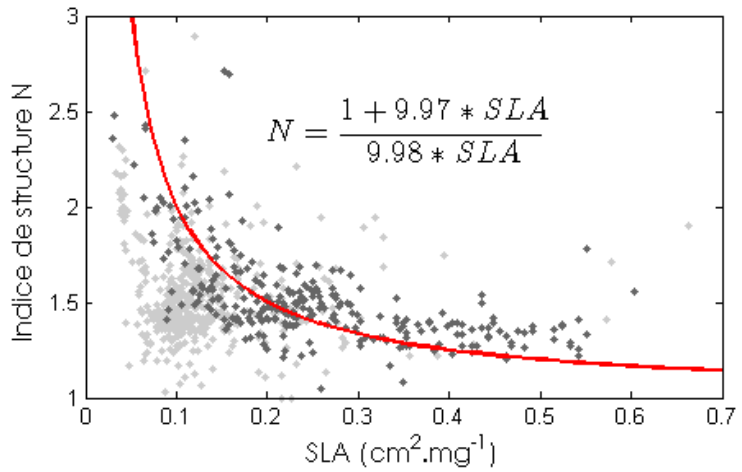


Figure 2.6 : relation entre le nombre de couches élémentaires *N* et le SLA étalonnée à partir de la base ANGERS (gris foncé) et comparée aux autres bases (gris clair).

La figure 2.7 montre l'influence de *N* sur la réflectance et la transmittance de la feuille. Un changement de structure anatomique de la feuille induit des variations de propriétés optiques plus fortes dans les domaines de faible absorption, comme le NIR, que dans les domaines de

forte absorption, comme le VIS et le SWIR. En revanche N a un effet négligeable sur l'absorptance de la feuille. En raison de la plus grande sensibilité du domaine NIR, N est calculé à partir des propriétés optiques dans trois longueurs d'onde (réflectance et transmittance maximum, absorptance minimum). Il n'est pas nécessaire de connaître les coefficients spécifiques d'absorption des différents composés biochimiques pour estimer N car sa valeur se déduit directement à partir de k ou ϕ.

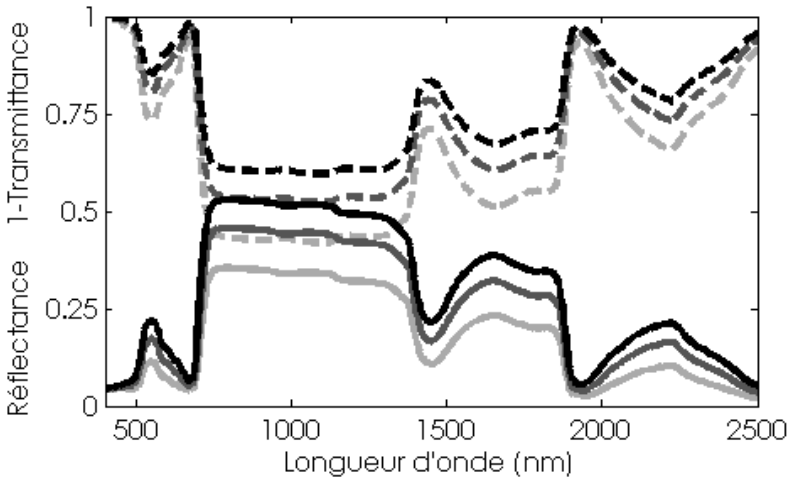


Figure 2.7 : influence de N sur les propriétés optiques foliaires (traits pleins : réflectance, traits pointillés : transmittance). La valeur de N augmente avec la couleur foncée.

Coefficients d'absorption spécifiques : à l'origine, le modèle PROSPECT considère les feuilles comme un mélange de chlorophylle, d'eau et de matière sèche réparties de façon homogène dans les couches élémentaires. Il existe plusieurs versions de PROSPECT utilisant différents jeux de coefficients (Jacquemoud et Baret, 1990 ; Jacquemoud et al., 1996 ; Baret et Fourty, 1997). Les dernières versions se basent sur les données collectées dans le cadre du projet LOPEX (*Leaf Optical Properties Experiment*, http://ies.jrc.ec.europa.eu/data-portals.html) initié par la commission européenne. Le coefficient d'absorption de la chlorophylle (k_{chl}) montre des pics d'absorption caractéristiques décalés par rapport aux mesures spectrométriques *in vitro*. Ces différences sont imputables à l'environnement des pigments dans la feuille, en particulier aux protéines associées aux molécules de chlorophylle par des liaisons hydrogènes (Krawczyk, 1989). De plus, les pics sont plus larges et le contraste entre les domaines de forte et de faible absorption est moins fort. Ceci s'explique en partie par un phénomène appelé *sieve effect* ('effet tamis' en français, ou 'erreur de distribution') décrit par Das et al. (1967), Latimer (1983) ou encore Fukshanky (1991). Cet effet est induit par l'hétérogénéité du milieu intra-cellulaire, constitué d'organites en suspension qui concentrent la majorité des molécules absorbantes. Cette suspension diminue l'efficacité de l'absorption par rapport à une solution homogène de même concentration car les particules absorbantes directement exposées au flux lumineux masquent la lumière à celles situées derrière eux.

Baret et Fourty (1997) montrent que l'estimation du coefficient d'absorption de la matière sèche (k_{dm}) n'est pas possible à partir de feuilles fraîches en raison de sa faible contribution aux propriétés optiques (~ 10 %). Ils préconisent donc d'utilisation le spectre calculé par Fourty et al. (1996) et estimé à partir de feuilles sèches issues de la base LOPEX.

Comme l'eau et la chlorophylle absorbent la rayonnement éléctromagnétique dans des domaines spectraux disjoints (de 400 nm à 800 nm pour la chlorophylle et au-delà de 800 nm

pour l'eau), chaque coefficient d'absorption spécifique a été estimé séparément en inversant le modèle complet à partir de mesures expérimentales comprenant les propriétés optiques ainsi que C_{ab} et EWT des feuilles fraîches issues de la base LOPEX. Le coefficient d'absorption de l'eau k_w obtenu par inversion de PROSPECT montre un biais systématique par rapport aux données publiées sur l'eau pure. Baret et Fourty (1997) l'expliquent par des imprécisions du modèle : l'hypothèse que les flux à l'intérieur de la feuille sont isotropes n'est en effet pas totalement vraie comme l'a montré Vogelman (1993). Pour ces raisons ils adoptent le k_w proposé par Curcio et Petty (1951).

L'algorithme utilisé pour l'ensemble de la phase d'étalonnage de PROSPECT-3 (Jacquemoud et Baret, 1990) est exposé en figure 2.8. On note que l'estimation des coefficients d'absorption spécifiques est réalisée suite au calcul de N et de ϕ. Lemaire et al. (2004) ont utilisé cette version du modèle afin de mettre au point des indices de végétation et ont démontré un manque de concordance entre les données expérimentales et les données modélisées par PROSPECT-3 qui met en cause la précision de l'étalonnage tel qu'il a été décrit.

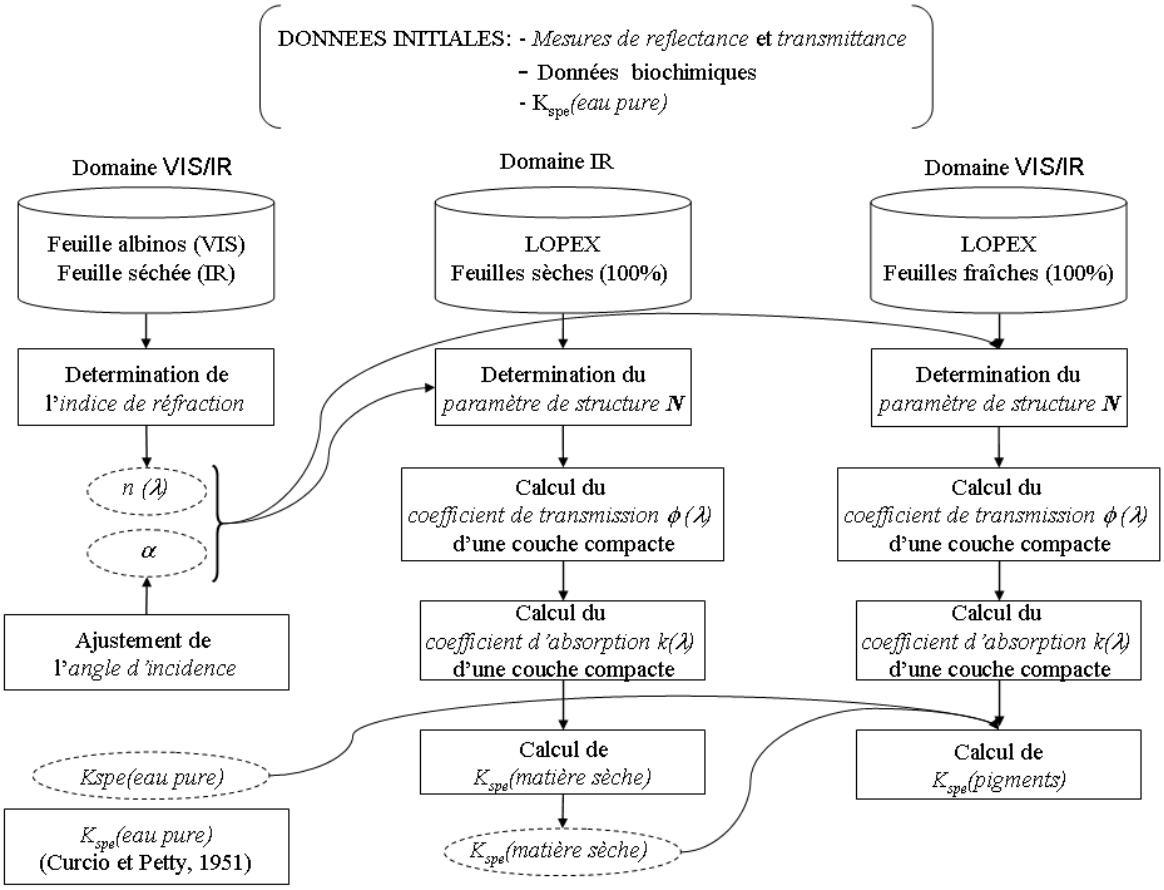


Figure 2.8 : algorithme d'étalonnage des différents paramètres de PROSPECT-3.

2.2.2. Nouvel étalonnage du modèle

Deux nouvelles versions de PROSPECT succèdent au modèle PROSPECT-3 distribué jusqu'à présent : PROSPECT-4 qui possède les mêmes fonctionnalités que la version précédente, c'est-à-dire qu'il ne différencie pas les pigments foliaires, et PROSPECT-5 qui distingue la chlorophylle des caroténoïdes.

PROSPECT est basé sur un certain nombre de simplifications de l'équation de transfert radiatif ; il considère de plus que la feuille est constituée d'un empilement de couches compactes et homogènes. La structure différenciée des parenchymes palissadique et spongieux ainsi que la présence d'une couche de cire sur l'épiderme supérieur engendrent une hétérogénéité pouvant contribuer à des variations de propriétés optiques non prises en compte par le modèle actuel. Cette hétérogénéité verticale est en effet responsable de phénomènes de diffusion multiple générés par des variations d'indice de réfraction. Fukshansky et von Remisowsky (1992) proposent un modèle basé sur la théorie de Kubelka-Munk prenant en compte explicitement ce facteur par l'utilisation de coefficients de diffusion différents selon les parenchymes. Le modèle QSPECT adapté de PROSPECT sépare aussi les tissus foliaires en quatre couches distinctes (Ma et al., 2009). En toute rigueur, cette hypothèse d'homogénéité est aussi inexacte à cause de l'hétérogénéité des concentrations des chromophores dans les chloroplastes et de la distribution des chloroplastes dans le cytoplasme. La nouvelle version de PROSPECT conservera ces simplifications qui sont un atout en inversion.

2.2.2.1. Estimation de l'angle d'incidence

L'angle d'incidence permet de tenir compte de la rugosité de la surface. Celle-ci a été étudiée en détail dans la thèse de Bousquet (2007). La valeur de α a une influence limitée sur les propriétés optiques foliaires calculées par PROSPECT pour des valeurs inférieures à 60° : les valeurs obtenues sur l'intervalle compris entre 0° et 40° sont quasi identiques mais il existe une différence plus sensible entre 40° et 60°.

La rugosité d'une surface s'exprime par une grandeur normalisée notée σ qui correspond à la moyenne quadratique des angles d'inclinaison des facettes (normalisée entre 0 et 1). Bousquet et al. (2005) relient la fonction de densité de probabilité de l'orientation des facettes, notée *D*, à la rugosité σ et à l'angle α formé par la normale à la feuille et la normale à la facette microscopique considérée sur la feuille (Cook et Torrance, 1981) :

$$D(\alpha,\sigma) = \frac{1}{\cos^4 \alpha} \exp\left(-\left(\frac{\tan \alpha}{\sigma} \right)^2 \right) \tag{2.3}$$

En outre, ils montrent que $\sigma = 0.5$ correspond à une rugosité considérable pour la surface d'une feuille. La figure 2.9 représente la fonction de densité de probabilité de l'orientation des facettes (après normalisation) pour σ compris entre 0 et 1. Elle montre que les surfaces de rugosité 0.4 sont composées de facettes dont l'orientation par rapport à la normale de la surface est inférieure à 40°. En supposant que la rugosité foliaire est inférieure à 0.4, la valeur de α est fixée à 40°.

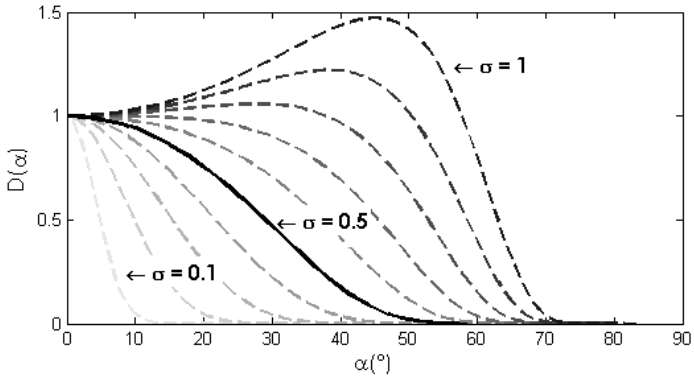


Figure 2.9 : densité de probabilité de l'orientation des facettes pour une rugosité comprise entre 0 et 1 (d'après Bousquet, 2007).

2.2.2.2. Estimation du paramètre de structure

La méthode d'estimation du paramètre de structure lors de la phase d'étalonnage n'a pas subi d'évolution depuis la dernière version. Il est toujours nécessaire de le connaître pour chaque feuille de la base d'étalonnage avant de calculer les nouveaux coefficients d'absorption spécifiques et le nouvel indice de réfraction.

2.2.2.3. Estimation de l'indice de réfraction

L'indice de réfraction permet de prendre en compte les phénomènes de diffusion qui provoquent un changement de direction du rayonnement lumineux lors de sa pénétration dans la feuille. Les diffusions de Rayleigh et de Mie qui s'opèrent entre la lumière et les particules de taille très inférieure ou comparable à la longueur d'onde ne sont pas explicitement prises en compte dans PROSPECT. Initialement calculé à partir de feuilles très peu absorbantes, l'indice de réfraction proposé jusqu'à présent est relativement lisse. Convient-il aux feuilles contenant des éléments absorbants ? Les propriétés optiques d'un matériau homogène et isotrope sont entièrement décrites par son indice de réfraction complexe $\tilde{n}$:

$$\tilde{n} = n + ik \tag{2.4}$$

avec n l'indice de réfraction réel qui contrôle la phase du rayonnement et k le coefficient d'extinction qui contrôle l'amplitude du rayonnement et qui est relié au coefficient d'absorption optique. L'indice complexe correspond à la réponse du milieu au champ électrique dynamique, ses deux composantes sont reliées par les relations de Kramers-Kronig qui s'expriment par :

$$n(\omega) = 1 + \frac{2}{\pi} P\int_0^{+\infty} \frac{\omega'.k(\omega')}{\omega'^2 - \omega^2} d\omega' \tag{2.5}$$

$$k(\omega) = -\frac{2\omega}{\pi} P\int_0^{+\infty} \frac{n(\omega') - 1}{\omega'^2 - \omega^2} d\omega' \tag{2.6}$$

avec ω la pulsation de la lumière (rad.s^{-1}) et *P* la partie principale de l'intégrale de Cauchy définie par :

$$P = \lim_{a \to 0} \int_{-\infty}^{\omega - a} \frac{\alpha(\omega')}{\omega' - \omega} d\omega' + \int_{\omega + a}^{+\infty} \frac{\alpha(\omega')}{\omega' - \omega} d\omega' \tag{2.7}$$

Les relations de Kramers Kronig s'appliquent à la fonction complexe n(ω) – 1, car cette fonction décroît plus vite que 1/ω pour les grandes valeurs de ω. Elles sont utilisée par Hale et Querry (1973) pour déterminer l'indice de réfraction de l'eau à partir de son coefficient d'absorption. Elles ont aussi permis de déterminer l'indice de réfraction des membranes des thylakoïdes en fonction de leur absorption (figure 2.10) lors de la modélisation du gradient de lumière mesuré dans des suspensions de chloroplastes et au niveau des membranes des thylakoïdes (Paillotin et al., 1993 ; Dobek et al., 1994 ; Gapinski et al., 1994 ; Paillotin et al., 1998).

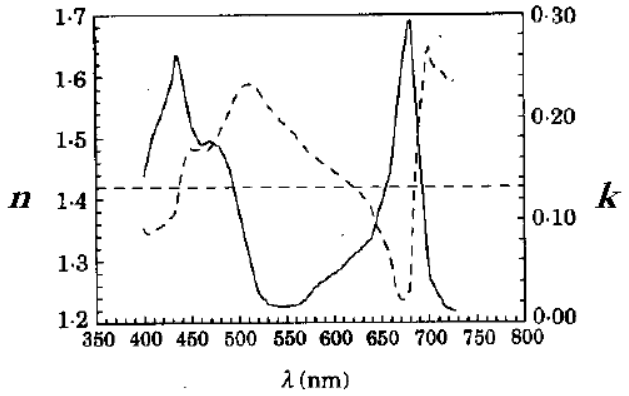


Figure 2.10 : partie réelle (indice de réfraction) et imaginaire (coefficient d'extinction) de la membrane des thylakoïdes (Dobek et al., 1994).

Les relations de Kramers-Kronig permettent de comprendre l'effet d'une molécule absorbante sur l'indice de réfraction du milieu environnant. En simulant des pics d'absorption à partir d'un modèle lorentzien, on montre que la variation d'intensité du pic d'absorption et la variation de sa largeur à mi-hauteur influencent l'indice de réfraction du milieu (figure 2.11). Les résultats obtenus à l'échelle des membranes des thylakoïdes ne peuvent être appliqués à l'échelle de la feuille en raison de la complexité du milieu : d'une part le cadre expérimental définit une seule direction d'incidence de la lumière alors que la direction d'incidence n'est pas unique *in vivo*. De plus la distribution macroscopique de la lumière dans la feuille dépend de la concentration des organites et de phénomènes diffusifs. L'application de la relation de Kramers-Kronig est donc beaucoup trop complexe pour déterminer l'indice de réfraction de la feuille.

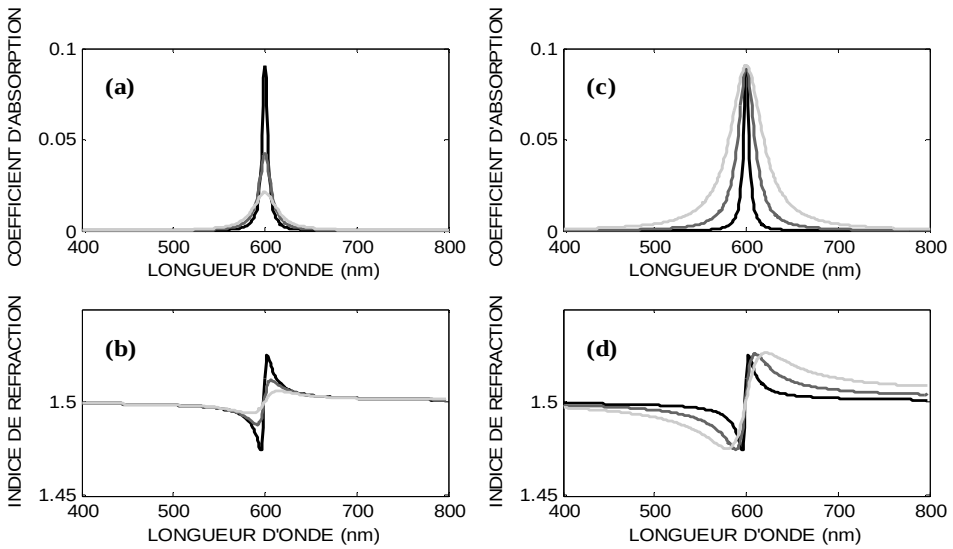


Figure 2.11 : exemple de simulation à partir de lorentziennes (a) variation d'intensité du pic maximal d'absorption, (c) variation de largeur à mi-hauteur, (b) et (d) indices de réfraction calculés correspondants.

Ces résultats sont malgré tout utiles si l'on fait appel à d'autres théories pour essayer de déterminer l'indice de réfraction foliaire. Par exemple la théorie des milieux effectifs propose des modèles simulant les propriétés macroscopiques d'un milieu en fonction des propriétés locales de chaque constituant microscopique et de leurs proportions volumiques. La théorie de Maxwell Garnett permet de calculer les propriétés optiques d'un milieu constitué de sphères incluses dans une matrice à partir des propriétés optiques de la matrice et d'ellipsoïdes (Berthier, 1993). Cette théorie s'applique normalement à des particules de dimension bien plus petite que les chloroplastes, il n'est donc pas évident qu'elle fournisse des résultats satisfaisants au niveau d'une feuille, bien qu'elle ait déjà été utilisée avec succès dans des situations ne répondant pas aux hypothèses de départ (Berthier, communication personnelle). A partir de ces résultats théoriques, on s'attend donc à ce que l'indice de réfraction reflète indirectement l'absorption de la feuille.

Les tentatives d'intégration d'un modèle basé sur ces théories dans PROSPECT afin de calculer un indice de réfraction unique pour chaque feuille n'ont malheureusement pas abouti… Il a donc été décidé d'estimer l'indice de réfraction non plus sur un échantillon faiblement absorbant mais directement à partir de toutes feuilles disponibles. La figure 2.12 compare les indices de réfraction de PROSPECT-3 et PROSPECT-5. La valeur calculée lors de l'étalonnage de k_{dm} est plus élevée, ce qui confirme les observations de Woolley (1975) (cf. §2.2.1.2). Dans le VIS, le profil du nouvel indice de réfraction présente des variations de niveau importantes qui peuvent résulter d'interférences entre les phénomènes d'absorption et de réfraction. Cet indice reste perfectible car il cause des perturbations de propriétés optiques dans le VIS pour de très faibles ou très fortes absorptions. Il permet cependant une amélioration de l'estimation de la teneur en pigments par inversion, légère avec bases RT mais plus importante avec les bases R. L'objectif de la prochaine version de PROSPECT est la mise au point d'un indice spécifique à chaque feuille. Des travaux récents prennent en compte les différences d'indice de réfraction du chloroplaste et du cytosol pour calculer les propriétés optiques foliaires (Krekov et al., 2009).

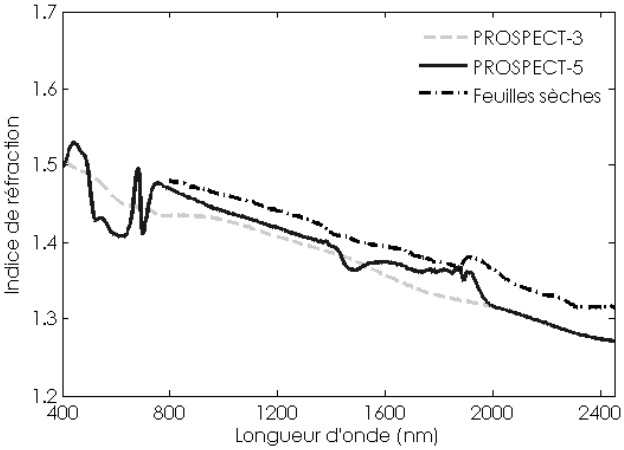


Figure 2.12 : indices de réfraction utilisés avec les différentes versions de PROSPECT.

2.2.2.4. Estimation des coefficients d'absorption $K_i(\lambda)$

L'estimation de $K_i(\lambda)$ constitue la principale évolution de PROSPECT. Elle repose sur plusieurs modifications par rapport à la version précédente :

Algorithme d'étalonnage des coefficients : l'algorithme initial nécessite le calcul explicite de paramètres intermédiaires (ϕ puis k) qui saturent pour de fortes absorptions. Ces étapes étaient autrefois nécessaires pour calculer les coefficients d'absorption à cause des ressources informatiques limitées. Cela n'est plus une contrainte aussi l'algorithme d'étalonnage de PROSPECT a été simplifié et les étapes superflues shuntées. La connaissance préalable de l'indice de réfraction n'est elle aussi plus requise, tous ces paramètres pouvant être déterminés simultanément.

Méthode d'inversion : une méthode d'inversion adaptée est nécessaire pour déterminer les coefficients d'absorption. La minimisation de la fonction de mérite repose sur un ajustement par moindres carrés classique des valeurs modélisées par rapport aux valeurs mesurées. Lors de l'étalonnage de PROSPECT, on cherche à minimiser la fonction suivante :

$$J\left(K_i(\lambda), n(\lambda)\right) = \sum_i \left[R_{mes,i}(\lambda) - R_{mod,i}\left(n(\lambda), k(\lambda)\right)\right]^2 + \sum_i \left[T_{mes,i}(\lambda) - T_{mod,i}\left(n(\lambda), k(\lambda)\right)\right]^2 \qquad (2.8)$$

avec $R_{mes,i}(\lambda)$ et $T_{mes,i}(\lambda)$ les valeurs de réflectance et de transmittance mesurées à la longueur d'onde λ pour l'échantillon i de la base de données d'étalonnage, $R_{mod,i}\left(n(\lambda), k(\lambda)\right)$ et $T_{mod,i}\left(n(\lambda), k(\lambda)\right)$ la réflectance et la transmittance simulées par PROSPECT en appliquant les paramètres $n(\lambda)$ et $k(\lambda)$. Cette fonction de mérite ne fait pas intervenir d'information *a priori* sur la valeur des paramètres à estimer ou sur le niveau d'imprécision du problème. Le choix de l'algorithme d'inversion est crucial pour la réussite de l'inversion de PROSPECT. Il l'est encore plus lors du passage à l'échelle de la canopée en raison du nombre de variables à estimer. Une simple régression linéaire par moindres carrés avec une contrainte de positivité était jusqu'à présent suffisante pour déterminer les coefficients d'absorption spécifiques à partir du coefficient d'absorption global de la feuille. Le calcul simultané des coefficients d'absorption et de l'indice de réfraction requiert l'utilisation d'une méthode de minimisation non linéaire contrainte. Nous

avons utilisé plusieurs méthodes selon le langage de programmation et le type d'ordinateur utilisé :

- La fonction *fmincon* utilisée sous Matlab permet de minimiser sous contrainte une fonction de plusieurs variables continue non linéaire. Elle fait appel à différentes méthodes (Quasi-Newton, Simplex, etc.) pour s'adapter à l'échelle du problème et fonction fournit de bons résultats.
- La programmation sous Fortran a été préférée en raison de sa rapidité d'exécution. La méthode de *Powell* modifiée par *Brent* (Press et al., 1992) a été utilisée pour minimiser la fonction de mérite.
- Il a été nécessaire d'utiliser un supercalculateur lors du couplage de PROSPECT avec un modèle de canopée. La bibliothèque de méthodes numériques NAG pour Fortran 90 a alors été utilisée. La fonction *E04JYF* basée sur la méthode de Quasi-Newton s'est alors avérée plus efficace que la méthode de *Powell*.

Le choix des paramètres initiaux a parfois une incidence sur le résultat de l'inversion qui peut converger vers un minimum local. A l'échelle de la feuille, cet effet est cependant limité lorsque les mesures de réflectance et de transmittance sont utilisées : on suppose dans ce cas que l'inversion de PROSPECT est stable et que les méthodes convergent bien vers le minimum global. L'inversion en utilisant uniquement la réflectance ou la transmittance est en revanche sensible à la valeur d'initialisation.

Base de données d'étalonnage : différentes bases de données ont été utilisées selon le coefficient d'absorption spécifique recherché. Le coefficient d'absorption spécifique de l'eau a été étalonné dans le domaine IR à partir des bases ANGERS, LOPEX et HAWAII : son spectre est très proche de celui de l'eau pure (figure 2.13). Le coefficient de l'eau pure présente l'avantage d'être précis dans le VIS et le NIR, domaines pour lesquels l'étalonnage à partir de données expérimentales n'est pas fiable en raison de la très faible absorption de l'eau.

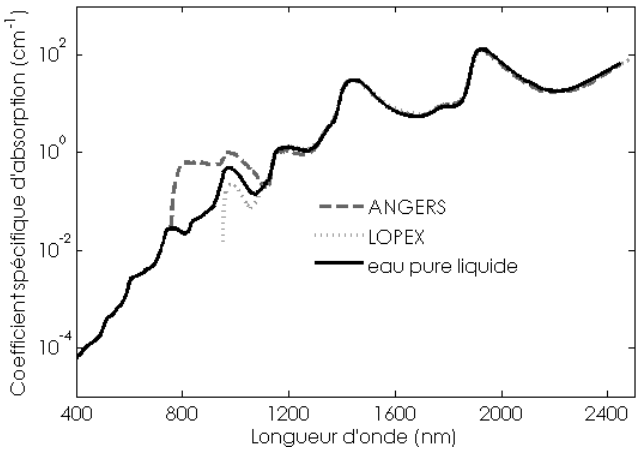


Figure 2.13 : comparaison du coefficient d'absorption de l'eau pure avec les coefficients d'absorption étalonnés avec PROSPECT à partir de différentes bases de données. Le coefficient de l'eau pure est tiré des travaux de Buiteveld et al. (1994) entre 400 nm et 800 nm, Kou et al. (1993) entre 800 nm et 1232 nm et de Wieliczka et al. (1989) entre 1232 nm et 2500 nm.

Le coefficient d'absorption spécifique de la matière sèche est plus délicat à obtenir car sous l'appellation « matière sèche » sont regroupés plusieurs composés biochimiques : cellulose, hémicellulose, lignine, protéines, etc. qui absorbent le rayonnement essentiellement après

800 nm. Baret (communication personnelle) propose un coefficient d'absorption décroissant entre 450 nm et 800 nm, alors que les mesures effectuées sur des feuilles albinos montrent une absorption faible et quasi constante sur ce domaine. L'étude du spectre des feuilles albinos ou possédant une très faible teneur en pigments montre une forte absorption entre 400 nm et 450 nm. Cette zone qui n'est pas prise en compte par Jacquemoud et al. (2000) peut être attribuée aux composés phénoliques comme les flavonols (Cerovic et al., 2002). Ces composés sont aussi présents dans les feuilles fraîches mais leur absorption est masquée par les autres pigments photosynthétiques plus abondants. Leur présence est corrélée avec le LMA, sauf chez les feuilles âgées (Meyer et al., 2006). Dans PROSPECT, nous attribuerons donc cette absorption à la matière sèche. Le coefficient a ensuite été calculé à partir des données de LOPEX entre 1200 nm et 2500 nm en utilisant les 245 échantillons de feuilles sèches et les 335 échantillons de feuilles fraîches disponibles. La valeur du coefficient entre 450 nm et 1200 nm a été fixée à un niveau constant correspondant à la valeur minimum calculée dans le domaine IR. Comme le montre la figure 2.14, le nouveau coefficient est relativement proche de celui utilisé dans les anciennes versions. Les modifications apportées améliorent cependant les propriétés optiques dans le VIS et l'estimation de la teneur en pigments lorsque les données sont uniquement disponibles dans le VIS.

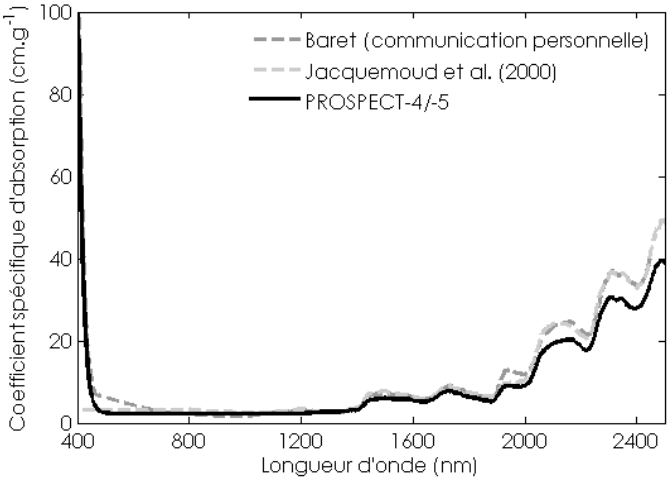


Figure 2.14 : coefficient d'absorption de la matière sèche.

Le coefficient spécifique d'absorption de la chlorophylle obtenu après étalonnage de PROSPECT-4 est présenté sur la figure 2.15a. Les pics d'absorption sont beaucoup plus nets que ceux de l'ancienne version et sa forme générale est comparable au coefficient proposé par Maier (2000) qui correspond à un mélange de chlorophylles *a* et *b* associées aux protéines d'antenne du LHCP3, avec un rapport entre les deux formes fixé à 3. Le pic d'absorption est trois fois plus élevé dans le bleu que dans le rouge, ce qui peut s'expliquer par la prise en compte simultanée de l'absorption de la chlorophylle et des caroténoïdes. Le coefficient d'absorption proposé aujourd'hui est donc très différent de celui de PROSPECT-3 : la meilleure définition des pics d'absorption résulte de la simplification de l'algorithme d'étalonnage qui évite les phénomènes de saturation décrits précédemment. Le modèle PROSPECT-5 diffère de PROSPECT-4 uniquement par la prise en compte des caroténoïdes. Un coefficient d'absorption spécifique est donc déterminé pour chaque pigment en même temps que l'indice de réfraction. Ces constantes optiques représentent la seule différence entre les deux versions du modèle.

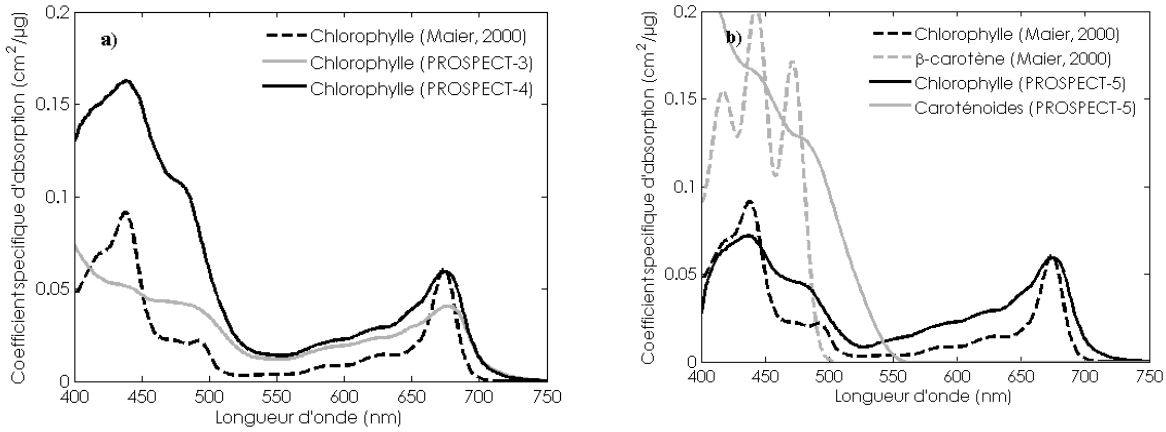


Figure 2.15 : coefficient d'absorption spécifique des pigments foliaires a) PROSPECT-4 ; b) PROSPECT-5.

Outre un algorithme d'étalonnage performant (figure 2.16), l'estimation simultanée du coefficient d'absorption des chlorophylles et des caroténoïdes nécessite de disposer d'une base de données adaptée.

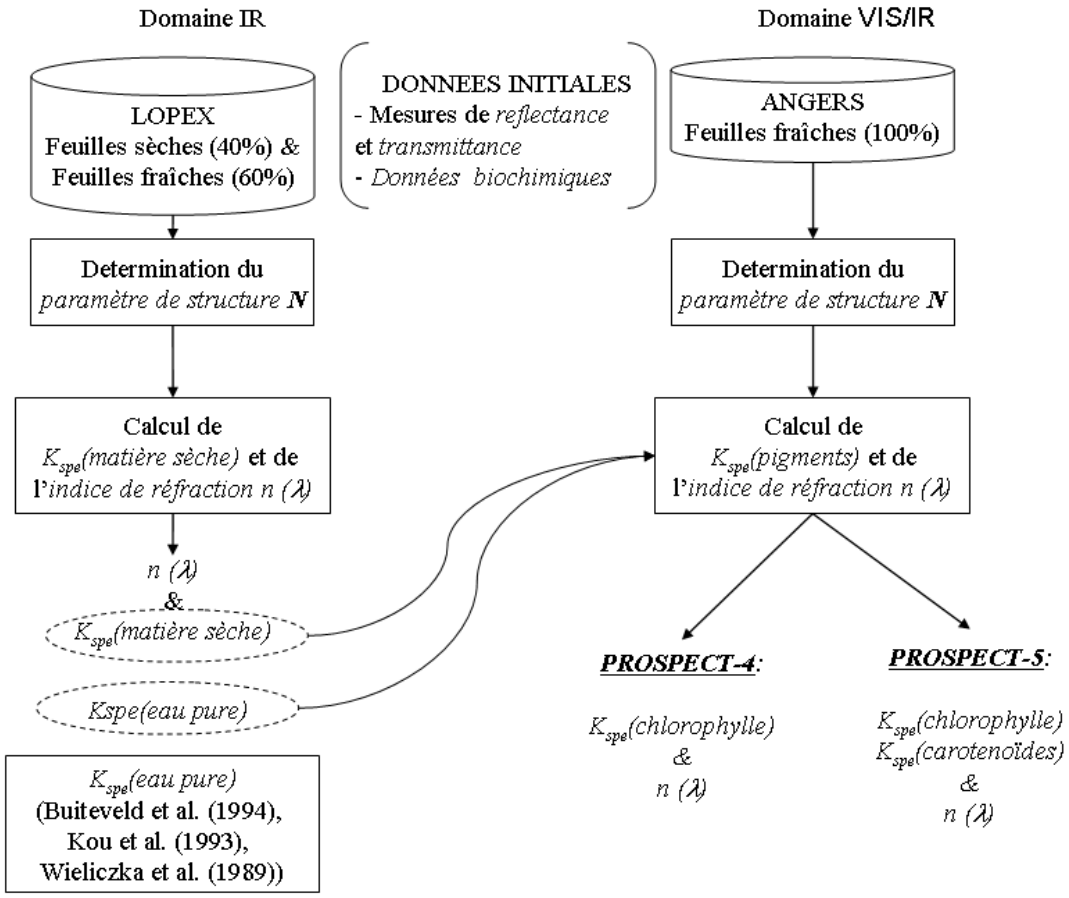


Figure 2.16 : algorithme d'étalonnage des différents paramètres de PROSPECT-4 et PROSPECT-5.

En effet, les fortes corrélations naturelles entre pigments ainsi que de la superposition de leurs spectres d'absorption compliquent cette séparation, voire la rendent impossible. La

présence de feuilles sénescentes ou stressées ayant un rapport *Chl/Car* « atypique », ou d'échantillons « décorrélés », est essentielle au succès de l'étalonnage. La base de données ANGERS qui contient plusieurs échantillons de ce type a ainsi permis la détermination d'un coefficient spécifique d'absorption des caroténoïdes réaliste. La figure 2.15b montre les spectres obtenus pour la chlorophylle et les caroténoïdes lors de l'étalonnage de PROSPECT-5. La prise en compte des caroténoïdes compense la différence de niveau entre les deux pics d'absorption de la chlorophylle observée avec PROSPECT-4 et le rapport de hauteur de ces deux pics est désormais comparable à celui mesuré *in vitro*. Les caroténoïdes possèdent un niveau d'absorption plus élevé que la chlorophylle, et le coefficient calculé correspond bien aux spectres publiés par Maier (2000) et Eng et Baranoski (2007). L'absorption est calculée de 400 nm jusqu'à 560 nm puis on l'annule à 560 nm. L'absence de cette contrainte conduit à une absorption irréaliste jusqu'à 600 nm, qui semble correspondre à la signature spectrale des anthocyanes, composé non pris en compte par le modèle. L'introduction des anthocyanes permet de mieux modéliser les feuilles sénescentes autour de 600 nm mais provoque une saturation pour l'estimation de C_{xc} chez les feuilles non sénescentes. Les essais de séparation de la chlorophylle *a* de la chlorophylle *b* se sont avérés peu concluants en raison de la forte corrélation existant entre les deux formes.

2.3. Validation de PROSPECT

Une fois l'étalonnage de PROSPECT effectué, vient la phase de validation. Pour ce faire, nous comparons les propriétés optiques modélisées par PROSPECT à des données expérimentales (mode direct) et estimons leurs caractéristiques biochimiques par inversion (mode inverse). Cela nécessite l'utilisation de données indépendantes de celles utilisées pour l'étalonnage.

2.3.1. Inversion des variables biochimiques

Les critères retenus pour comparer les résultats obtenus avec les différentes versions du modèle sont la moyenne quadratique des résidus (*Root Mean Square Error of Prediction RMSEP*) appelée aussi erreur standard de prédiction (*Standard Error of Prediction SEP*), le biais (*BIAS*) et l'erreur standard de prédiction corrigée du biais (*Standard Error of Prediction Corrected*, *SEPC*), calculés par :

$$RMSEP = \sqrt{\frac{\sum_{j=1}^{n}(y'_j - y_j)^2}{n}} \tag{2.9}$$

$$BIAS = \frac{\sum_{j=1}^{n}(y'_j - y_j)}{n} \tag{2.10}$$

$$SEPC = \sqrt{\frac{\sum_{j=1}^{n}(y'_j - y_j - BIAS)^2}{n}} \tag{2.11}$$

avec y_j les valeurs mesurées et y'_j les valeurs modélisées correspondantes. Le *RMSEP* est lié au *BIAS* et au *SEPC* par :

$$RMSEP^2 = SEPC^2 + BIAS^2 \tag{2.12}$$

Les propriétés optiques ne sont pas des fonctions linéaires de la teneur en éléments biochimiques de la feuille. L'absorptance tendant à saturer rapidement, il est possible que l'estimation des propriétés biochimiques soit beaucoup plus sensible pour les feuilles ayant une faible teneur en éléments absorbants. Le niveau d'erreur dans cette estimation sera alors proportionnel à la teneur en éléments. Dans ce cas, Williams (1987) recommande de comparer le *SEPC* à la valeur moyenne de la variable estimée pour obtenir un pourcentage d'erreur. Cet indicateur nommé coefficient de variabilité (*CV*) permet alors de comparer l'erreur d'estimation d'une variable pour des jeux de données présentant une distribution différente. Le coefficient de variabilité est calculé par :

$$CV = 100 \times \left(\frac{SEPC}{\bar{y}_j} \right) \tag{2.13}$$

La qualité de l'estimation des propriétés biochimiques foliaires par inversion de PROSPECT dépend des propriétés optiques considérées. En effet, une inversion réalisée uniquement sur un spectre de réflectance, ou bien dans le domaine VIS uniquement repose sur une information moins riche que lorsque la réflectance et la transmittance mesurées entre 400 nm et 2500 nm sont utilisées. Un test a été effectué à partir de la base ANGERS : l'inversion de PROSPECT est effectuée successivement avec les données suivantes : *i*) réflectance et transmittance entre 400 nm et 2450 nm, *ii*) réflectance et transmittance entre 400 nm et 800 nm, *iii*) réflectance seule entre 400 nm et 2450 nm, et *iv*) réflectance seule entre 400 nm et 800 nm. L'estimation de la teneur en pigments est alors comparée dans les différents cas (tableau 2.4). Elle est meilleure lorsque la réflectance et la transmittance sont utilisées sur le domaine VIS+IR. La différence n'est pas significative si l'on se limite aux données VIS uniquement. Les résultats obtenus en utilisant uniquement la réflectance sont moins bons que ceux obtenus avec la réflectance et la transmittance, particulièrement lorsque le domaine spectral est limité au VIS. Dans cette situation, les fortes valeurs de C_{ab} ont tendance à être surestimées.

L'estimation des caroténoïdes est moins sensible à la réduction des données spectrales. L'erreur mesurée en utilisant la réflectance et la transmittance dans le VIS est même moins forte qu'en utilisant le domaine VIS+IR. Le biais mesuré dans ces deux situations montre une sous-estimation systématique. Ce biais disparaît lors de l'utilisation de la réflectance seule mais l'augmentation du *CV* montre que la dispersion s'accentue pour les fortes teneurs en caroténoïdes (figure 2.17). L'analyse des bases RT et celle des bases R est donc différenciée dans la suite de l'étude. La valeur de *N* augmente fortement lorsque les données optiques se limitent à la mesure de réflectance dans le VIS à cause du manque de données au niveau du plateau proche infrarouge. Lorsque l'inversion de la réflectance seule dans le domaine VIS est effectuée en fixant la valeur de *N* obtenue après inversions à partir de l'ensemble des données optiques disponibles, l'erreur d'estimation de la chlorophylle diminue fortement pour atteindre 6.39 $\mu g.cm^{-2}$.

L'information *a priori* constituée par la structure de la feuille permet donc d'améliorer fortement l'estimation de la teneur en pigments foliaires.

Tableau 2.4 : comparaison de l'estimation de la teneur en pigments pour différents types de données spectrales (réalisé avec la base ANGERS et PROSPECT-5).

Données spectrales	R + T	R + T	R	R
Domaine (nm)	400 – 2450	400 – 800	400 – 2450	400 – 800
C_{ab}				
RMSEP **(µg cm^{-2})**	5.44	5.74	7.27	14.85
BIAS **(µg cm^{-2})**	-1.81	-2.26	-0.9	6.03
SEPC **(µg cm^{-2})**	5.13	5.28	7.22	13.57
CV **(%)**	15.15	15.58	21.3	40.06
C_{xc}				
RMSEP **(µg cm^{-2})**	3.23	3.11	3.89	3.73
BIAS **(µg cm^{-2})**	-1.48	-1.43	-1.26	0.43
SEPC **(µg cm^{-2})**	2.87	2.77	3.68	3.7
CV **(%)**	33.14	31.93	42.47	42.72

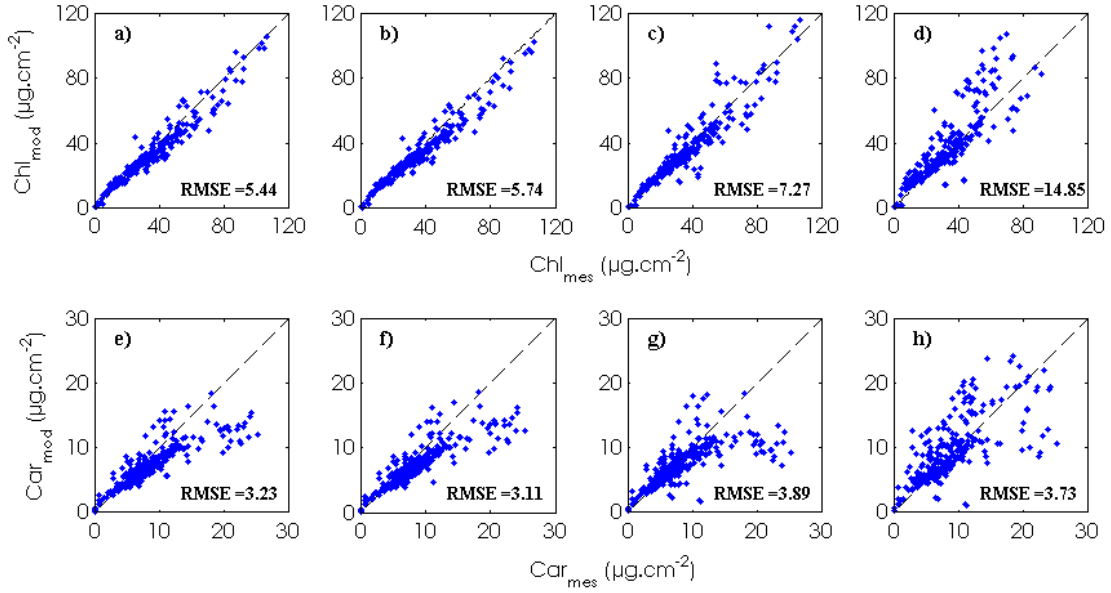


Figure 2.17 : estimation de C_{ab} (en haut) et C_{xc} (en bas) en utilisant la réflectance et la transmittance dans le VIS (a et e), VIS+IR (b et f), ou en utilisant la réflectance seule dans le VIS (c et g), le VIS+IR (d et h).

2.3.1.1. Analyse des bases RT

Les résultats présentés dans le tableau 2.5 regroupent l'ensemble des bases de données pour lesquelles des mesures de réflectance et de transmittance sont disponibles.

La comparaison entre valeurs mesurées et valeurs estimées par inversion de PROSPECT ainsi que les RMSE, *BIAS* et *SEPC* obtenus pour chaque base de données sont rassemblés en annexe C. Un problème d'origine indéterminée a été mis en évidence dans le dosage des pigments de la base LOPEX grâce à la validation sur l'ensemble des bases de données. Il a donc été décidé de la retirer de la phase de validation des pigments.

Estimation de EWT et LMA : EWT a été estimé sur ANGERS, EUCALYPTUS, LOPEX et HAWAII qui sont les seules bases de données pour lesquelles cette variable a été mesurée. L'estimation est moins bonne pour les échantillons de la base EUCALYPTUS contenant des feuilles d'eucalyptus adultes, probablement en raison de la présence d'une couche de cire sur l'épiderme des feuilles qui augmente la réflexion spéculaire. ANGERS et HAWAII ne semblent pas affectées par ce problème. Le *RMSEP* plus élevé sur HAWAII s'explique par le fait que les teneurs en composés biochimiques de cette base de données sont en moyennes plus élevées, comme le montre la valeur du *CV* très proche de celle de LOPEX et ANGERS.

L'estimation du LMA est plus délicate en raison de l'absorption prédominante de l'eau dans l'IR. A la différence des autres composés biochimiques étudiés, le *CV* relativement élevé montre que l'erreur du modèle associée à un échantillon n'est pas proportionnelle à la valeur mesurée pour cet échantillon.

Estimation de la teneur en pigments : PROSPECT-4 estime C_{ab} avec un *RMSEP* de 6.35 $\mu g.cm^{-2}$ sur l'ensemble des données, avec des valeurs comprises entre 4 $\mu g.cm^{-2}$ et 8 $\mu g.cm^{-2}$ pour la plupart des bases de données sauf HAWAII. Comme pour l'eau et la matière sèche, la teneur en pigments de cette base est en moyenne plus élevée que dans les autres bases, ce qui peut expliquer ces résultats (tableau 2.5).

Tableau 2.5 : validation du modèle sur l'ensemble des bases RT.

	PROSPECT-4	**PROSPECT-5**
C_{ab}	***977 échantillons***	
***RMSEP* ($\mu g.cm^{-2}$)**	6.35	5.96
***BIAS* ($\mu g.cm^{-2}$)**	-1.78	-1.46
***SEPC* ($\mu g.cm^{-2}$)**	6.09	5.78
***CV* (%)**	16.69	15.84
C_{xc}	***863 échantillons***	
***RMSEP* ($\mu g.cm^{-2}$)**	N/A	2.76
***BIAS* ($\mu g.cm^{-2}$)**	N/A	-0.58
***SEPC* ($\mu g.cm^{-2}$)**	N/A	2.70
***CV* (%)**	N/A	29.09
EWT	***610 échantillons***	
***RMSEP* (cm)**	0.0042	0.0042
***BIAS* (cm)**	-0.0015	-0.0015
***SEPC* (cm)**	0.0040	0.0040
***CV* (%)**	29.18	29.19
LMA	***722 échantillons***	
***RMSEP* ($g.cm^{-2}$)**	0.0040	0.0040
***BIAS* ($g.cm^{-2}$)**	-0.0004	-0.0004
***SEPC* ($g.cm^{-2}$)**	0.0039	0.0039
***CV* (%)**	52.79	52.80

La valeur du RMSEP obtenue avec PROSPECT-5 est inférieure de près de 0.4 $\mu g.cm^{-2}$ à celle obtenue avec PROSPECT-4 pour l'estimation de C_{ab} sur l'ensemble des 975 échantillons. Cette amélioration s'explique par la capacité de PROSPECT-5 à mieux modéliser les propriétés optiques foliaires grâce à la prise en compte des caroténoïdes. Les résultats présentés dans la partie suivante la mettent en évidence, particulièrement pour les feuilles pauvres en chlorophylle (figure 2.19). C_{xc} est estimée avec une moins grande précision que la chlorophylle (si l'on compare le *CV* notamment) car, comme c'est le cas pour la matière sèche dont l'absorption est masquée par l'eau, l'influence des caroténoïdes sur les propriétés optiques est généralement

masquée par la présence de chlorophylle. Cependant le *RMSEP* compris entre 2 et 4 µg cm^{-2} et des résultats homogènes sur l'ensemble des données sont encourageants.

2.3.1.2. Analyse des bases R

Les bases R ne comportent que des mesures dans le domaine VIS ou bien VIS/NIR jusqu'à 1000 nm. Comme supposé plus tôt, ce type de mesures ne permet pas d'estimer la teneur en pigments aussi précisément que lorsque le modèle est inversé à partir des bases RT (tableau 2.6) en raison de l'estimation erronée du paramètre de structure *N*. La figure 2.18 montre que la distribution de *N* est différente entre les bases R et les bases RT : elle est beaucoup plus dispersée et sa valeur moyenne est de 1.85 dans les bases R alors qu'elle est de 1.55 dans les bases RT. Même si les bases R contiennent proportionnellement plus de feuilles sénescentes que les bases RT, ces échantillons ne représentent qu'un faible pourcentage de l'ensemble des feuilles, ce qui ne peut expliquer que la majorité des feuilles aient un paramètre de structure aussi élevé.

Tableau 2.6 : validation du modèle sur l'ensemble des bases R.

	PROSPECT-4	**PROSPECT-5**
C_{ab}	***401 échantillons***	
***RMSEP* (µg.cm^{-2})**	12.21	11.33
***BIAS* (µg.cm^{-2})**	6.08	3.95
***SEPC* (µg.cm^{-2})**	10.59	10.62
***CV* (%)**	38.85	40.86
C_{xc}	***204 échantillons***	
***RMSEP* (µg.cm^{-2})**	N/A	2.80
***BIAS* (µg.cm^{-2})**	N/A	0.97
***SEPC* (µg.cm^{-2})**	N/A	2.63
***CV* (%)**	N/A	40.33

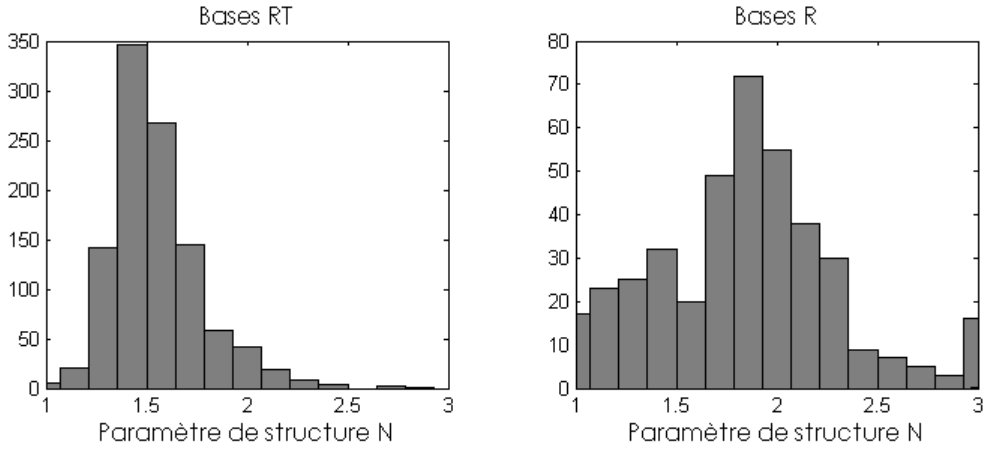


Figure 2.18 : comparaison entre les distributions du paramètre de structure *N* estimé pour les base RT et les bases R.

Les résultats détaillés montrent qu'il y a un biais important dans l'estimation de la teneur en pigments de la base CALMIT 2, atteignant 15.18 µg.cm^{-2} pour l'estimation de C_{ab} et 2.44 µg.cm^{-2}

pour l'estimation de C_{xc}. Ce biais se répercute sur le *RMSEP* qui est proche de 20 µg.cm^{-2}. Les résultats de la base BOULEAU 2 sont aussi biaisés mais dans une moindre mesure. Il a été montré à partir de la base ANGERS que l'inversion de PROSPECT à partir de la réflectance dans le VIS induisait une surestimation de *N* qui empêche d'estimer correctement C_{ab}. L'estimation de la teneur en caroténoïdes semble moins affectée par la réduction des données optiques, comme le montre l'étude préliminaire réalisée avec ANGERS. Le *CV* est en revanche plus élevé qu'avec les bases RT, ce qui démontre la dispersion plus forte des résidus même pour les échantillons ayant une faible teneur en chlorophylle. L'inversion de la base VIGNE est, quant à elle, satisfaisante puisque le RMSE est de 4.75 µg.cm^{-2}.

Pour conclure sur la capacité des nouvelles versions de PROSPECT à estimer le contenu biochimique foliaire :

- chaque version montre une bonne robustesse pour l'estimation de C_{ab} sur l'ensemble des données des bases RT ;
- PROSPECT-5 permet de séparer la chlorophylle avec une précision de l'ordre de 6 µg.cm^{-2} et les caroténoïdes avec une précision de l'ordre de 3 µg.cm^{-2}. L'utilisation de PROSPECT-5 s'accompagne d'une légère amélioration dans l'estimation de C_{ab} ;
- l'EWT est bien estimé pour la plupart des feuilles, bien qu'un biais apparaisse avec certaines feuilles d'EUCALYPTUS. La présence de cire en surface pourrait expliquer ce mauvais résultat ;
- l'estimation du LMA est moins précise, spécialement sur les feuilles fraîches en raison de la présence de l'eau.

Le nouveau modèle PROSPECT-5 semble donc remplir les objectifs fixés pour l'estimation de la teneur en pigments foliaires. Etudions maintenant les performances de la modélisation en mode direct.

2.3.2. Mode direct : performance de la modélisation

Les améliorations apportées par PROSPECT-5 sont plus flagrants pour les feuilles à faible teneur en pigments que pour les feuilles à forte teneur (figure 2.19). Il ne subsiste qu'un léger artéfact entre 600 nm et 800 nm, domaine de faible absorption correspondant aux irrégularités de l'indice de réfraction (figure 2.19b).

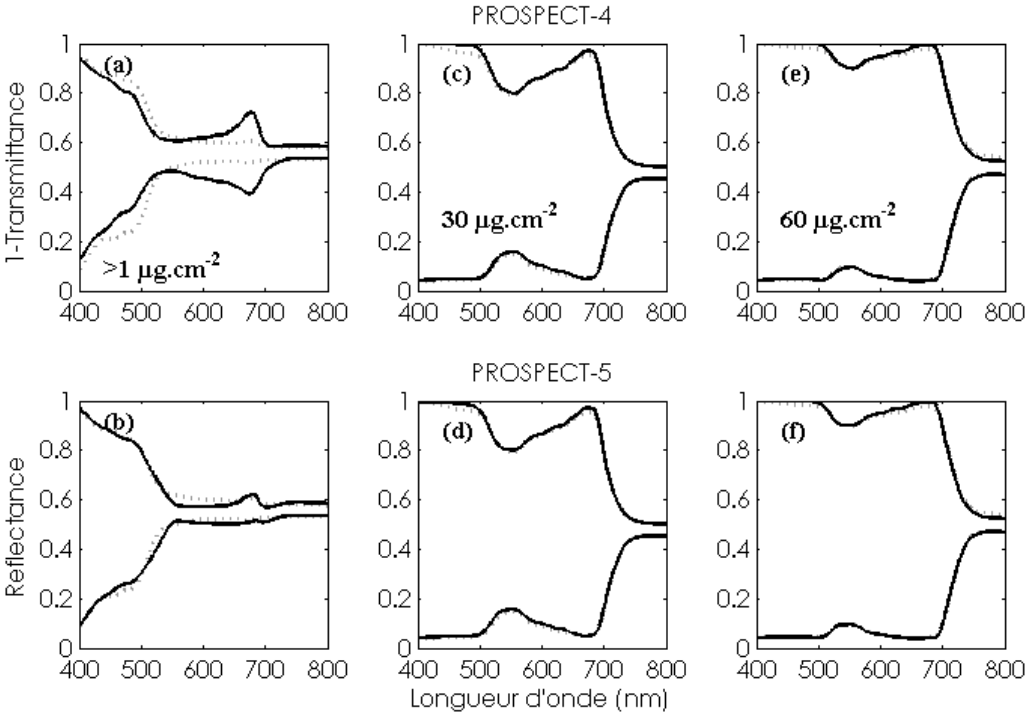


Figure 2.19 : comparaison entre les propriétés optiques des feuilles mesurées (pointillés) et simulées (traits pleins) par PROSPECT-4 et PROSPECT-5, pour trois teneurs en chlorophylle.

Il est intéressant de comparer l'espace des valeurs modélisables à l'espace des valeurs mesurées afin de mettre en évidence les domaines pour lesquels le modèle est moins précis. Les propriétés optique de feuilles extrêmes possédant des valeurs de réflectance et de transmittance minimales ou maximales ont été modélisées en s'appuyant sur les données expérimentales. La figure 2.20 montre que les spectres mesurés sont inclus dans l'espace des valeurs modélisables sur le domaine spectral étudié, excepté entre 400 nm et 480 nm lorsque l'absorption est particulièrement forte. Le minimum de réflectance atteint par le modèle est défini par l'indice de réfraction et l'angle d'incidence. L'indice de réfraction issu du nouvel étalonnage n'a pas permis de résoudre ce problème déjà inhérent aux précédentes versions de PROSPECT. L'exclusion de ce domaine dans l'inversion apporte une très légère amélioration dans l'estimation de la teneur en pigments avec les bases RT et aucune amélioration avec les bases R.

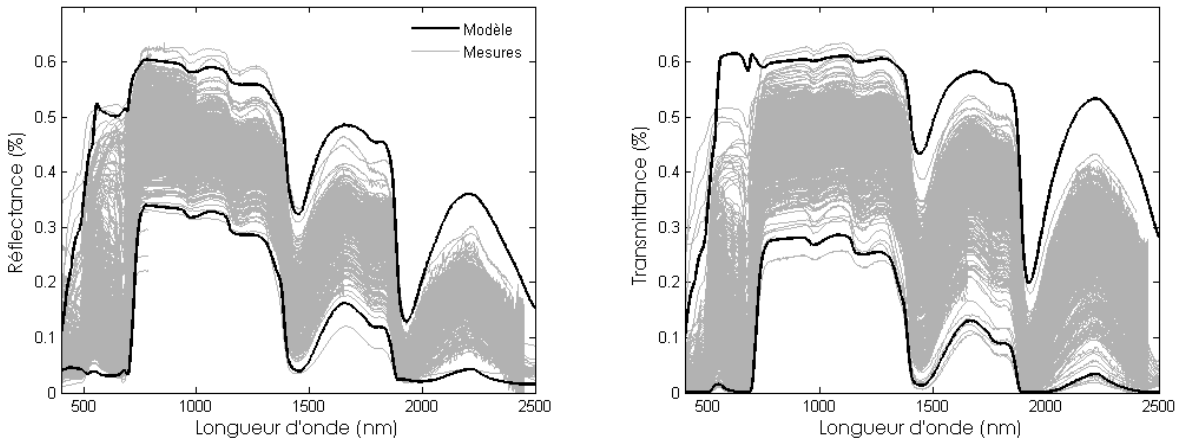


Figure 2.20 : comparaison entre l'espace des valeurs modélisées et l'ensemble des mesures.

Etudions maintenant la qualité de la modélisation des propriétés optiques sur l'ensemble des données. Comme pour l'estimation des propriétés biochimiques l'analyse des bases R et des bases RT est réalisée séparément.

2.3.2.1. Analyse des bases RT

Les résultats suivants sont obtenus à partir de l'ensemble des bases RT disponibles. le détail pour chaque base de données est donné en annexe C. Les valeurs de *RMSEP*, *BIAS* et *SEPC* ont été calculées à chaque longueur d'onde afin d'évaluer l'aptitude de PROSPECT à modéliser les propriétés optiques foliaires. Pour cela il est nécessaire de connaître les variables d'entrée du modèle bien que certaines, comme le paramètre de structure, ne s'obtiennent qu'après inversion de PROSPECT. La valeur de *N* utilisée en mode direct est donc issue de l'inversion. Les données manquantes de certaines bases de données sont de même remplacées par leur valeur estimée. Les domaines VIS et IR sont séparés afin de mettre en évidence les variations induites par la modélisation des pigments. La figure 2.21 met en évidence la nette amélioration apportée par PROSPECT-5 dans le domaine d'absorption des caroténoïdes. L'étude détaillée de chaque base montre que cet effet est particulièrement important pour les bases de données incluant des feuilles à faible teneur en chlorophylle, alors qu'il est logiquement négligeable pour les bases de données comme HAWAII ou EUCALYPTUS. Le biais est très faible pour la réflectance, un peu plus fort pour la transmittance. Il était à craindre que les défauts de modélisation des propriétés optiques des feuilles dus au nouvel indice de réfraction affectent l'ensemble des données. Afin de tester cet effet, nous avons refait les calculs avec l'ancien indice de réfraction (figure 2.22). Les *RMSEP* et *SEPC* sont très proches pour les deux versions du modèle alors que le *BIAS* se trouve fortement réduit avec le nouvel indice de réfraction, particulièrement pour la modélisation de la réflectance. Cette diminution s'observe sur l'ensemble du VIS et pour chaque base de données.

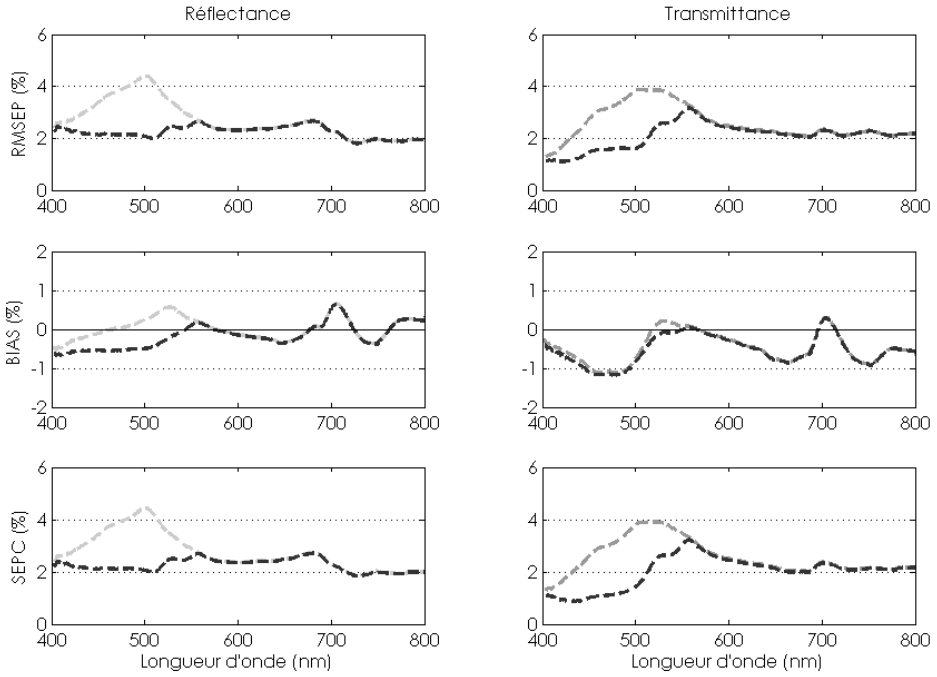


Figure 2.21 : *RMSEP*, *BIAS* et *SEPC* de la modélisation des propriétés optiques de l'ensemble des bases RT avec PROSPECT-4 (gris) et 5 (noir).

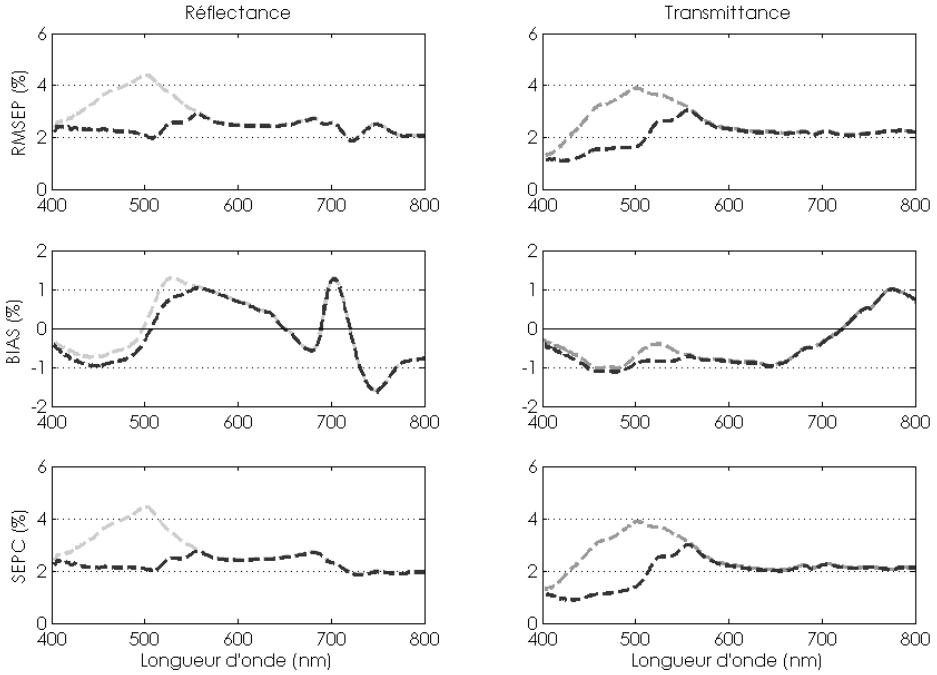


Figure 2.22 : *RMSEP*, *BIAS* et *SEPC* de la modélisation des propriétés optiques de l'ensemble des bases RT avec PROSPECT-4 (gris) et 5 (noir) lorsque l'indice de réfraction n'est pas réétalonné.

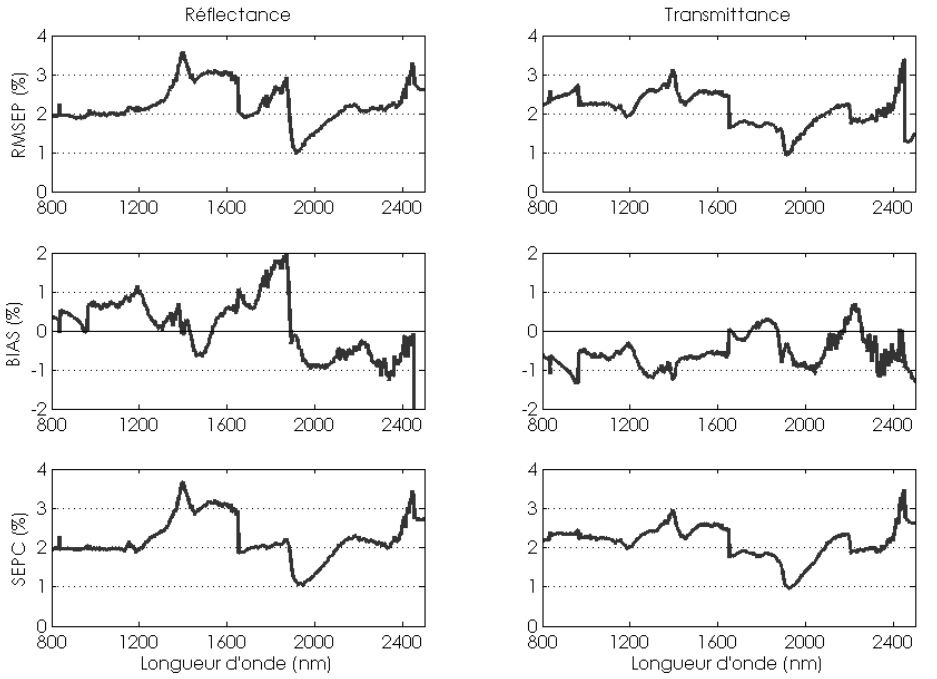


Figure 2.23 : *RMSEP*, *BIAS* et *SEPC* de la modélisation des propriétés optiques sur l'ensemble des bases RT.

Les résultats obtenus dans l'IR sont identiques pour PROSPECT-4 et -5 (figure 2.23). L'erreur est constante sur l'ensemble du domaine, excepté au niveau des bandes d'absorption de l'eau, à cause des bases EUCALYPUS et HAWAII. Elle est très importante pour EUCALYPTUS entre 1400 nm et 1600 nm avec un biais négatif, ce qui signifie que les valeurs de réflectance sont plus fortes que celles attendues et que l'hypothèse d'une forte réflexion

spéculaire liée à l'épiderme cireux est la plus plausible. Le même effet est observé pour HAWAII. On peut donc en conclure que le modèle PROSPECT-5 a une précision de l'ordre de 2 à 3% pour la réflectance comme pour la transmittance sur l'ensemble des domaines VIS et IR. Le tableau 2.7 donne les valeurs moyennes sur l'ensemble des domaines VIS et IR pour les différents indicateurs calculés.

Tableau 2.7 : *RMSEP*, *BIAS* et *SEPC* moyen pour la modélisation des propriétés optiques de l'ensemble des données dans le domaine VIS et IR.

	***RMSEP* (%)**		***BIAS* (%)**		***SEPC* (%)**	
	Réflectance	Transmittance	Réflectance	Transmittance	Réflectance	Transmittance
VIS (P-4)	2.70	2.57	0.00	-0.48	2.70	2.54
VIS (P-5)	2.23	2.07	-0.19	-0.54	2.22	1.98
IR	2.24	2.10	0.04	-0.57	2.22	2.14

2.3.2.2. Analyse des bases R

L'erreur de modélisation de la réflectance est 60% plus importante que celle obtenue avec les bases RT et on constate un biais systématique de plus de 2% à partir de 550 nm (figure 2.24 et tableau 2.8). Ces résultats assez différents de ceux obtenus avec les bases RT montrent que l'estimation erronée du paramètre de structure *N* provoque aussi des erreurs en sens direct. On observe un saut important à 785 nm, provoqué par l'erreur de modélisation de la base ESE dont le domaine de définition s'arrête à 785 nm.

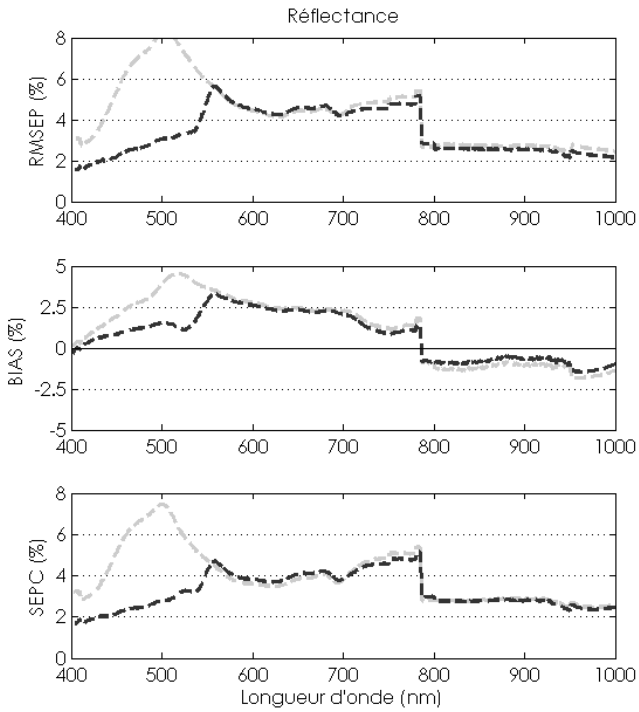


Figure 2.24 : *RMSEP*, *BIAS* et *SEPC* de la modélisation des propriétés optiques de l'ensemble des bases R avec PROSPECT-4 (gris) et 5 (noir).

Tableau 2.8 : *RMSEP*, *BIAS* et *SEPC* moyen pour la modélisation des propriétés optiques de l'ensemble des données dans le domaine VIS et IR.

	***RMSEP* (%)**	***BIAS* (%)**	***SEPC* (%)**
VIS (P-4)	5.08	2.29	4.57
VIS (P-5)	3.81	1.57	3.53

2.4. Conclusion

Ces résultats montrent une amélioration substantielle de PROSPECT grâce à la prise en compte des différents pigments et un niveau d'erreur relativement faible en mode direct, comme en mode inverse lors de l'estimation de la teneur en pigments et en eau. Le modèle reste perfectible sur plusieurs points, notamment l'indice de réfraction. Il montre ses limites pour modéliser certains types de feuilles comme les feuilles d'eucalyptus et d'espèces tropicales. Ces problèmes restent non résolus mais la poursuite du travail de collecte de données apportera d'autres informations grâce aux différentes collaborations en cours. Elles permettront peut être de mieux comprendre la spécificité de ces feuilles et d'améliorer le modèle. Les résultats obtenus avec l'ensemble des autres données testées prouvent la robustesse du nouveau modèle et permettent d'envisager PROSPECT comme un générateur de données, en tirant parti de la qualité de sa modélisation pour produire des bases de données synthétiques 'réalistes'.

Chapitre 3 :

Estimation de la teneur en pigments à l'échelle de la feuille

Dans ce chapitre nous étudions différents indices spectraux de la littérature sensibles à la teneur en pigments foliaires et comparons les résultats avec ceux obtenus par inversion du modèle PROSPECT-5. La validation, effectuée à partir d'une quantité de données inédite, nous permet de déterminer les indices les plus performants. Dans un deuxième temps, nous générons une base de données synthétique afin de chercher les combinaisons de longueurs d'onde optimales pour la construction d'indices plus performants que les ceux de la littérature. Enfin nous mettons à profit ces résultats pour améliorer l'inversion du modèle avec l'utilisation d'information *a priori*.

3.1. Estimation d'indices à partir de données expérimentales

3.1.1. Estimation de la teneur en chlorophylle foliaire

3.1.1.1. Choix des indices

Parmi les nombreux indices spécialisés dans l'estimation de la chlorophylle foliaire (chapitre 1), nous avons sélectionné les cinq plus performants (tableau 3.1) : Richardson et al. (2002) préconisent le ChlNDI et le RII mis au point par Gitelson et Merzlyak (1994) ; Sims et Gamon (2002) conseillent le mSR et le mND ; et enfin Gitelson et al. (2003) montrent que le (Chl)RI est le plus efficace. Ce dernier est actualisé par Gitelson et al. (2006b). La plupart de ces indices sont corrélés quasi-linéairement à la teneur en chlorophylle, ce qui permet d'éviter les phénomènes de saturation pour de fortes teneurs en pigments. Les indices ChlNDI, mSR_{705} et mND_{705} sont construits à partir de bandes spectrales étroites alors que RII et (Chl)RI sont construits à partir de bandes spectrales larges. Une relation linéaire du premier ou du second degré est alors appliquée pour obtenir la teneur en chlorophylle (tableau 3.1).

Pour ChlNDI, le type de modèle adapté à nos données ne concorde pas avec celui proposé dans la littérature. Pour mieux comprendre ce désaccord, un premier étalonnage est effectué avec la base BOULEAU 2 (Richardson et al., 2002). Un second étalonnage est ensuite réalisé avec ANGERS. Les valeurs de RMSEP, BIAS et SEPC sont comparées aux résultats obtenus avec PROSPECT-5. Les bases R et RT sont traitées séparément.

Tableau 3.1 : indices spectraux utilisés pour l'estimation de la teneur en chlorophylle.

Indice	***ChlNDI***	***RII***	***mSR_{705}***	***mND_{705}***	***(Chl)RI***
Formule exacte	$\frac{R_{750}-R_{705}}{R_{750}+R_{705}}$	$\int_{705}^{750}\left[\frac{R_\lambda}{R_{750}}-1\right]d\lambda$	$\frac{R_{750}-R_{445}}{R_{705}-R_{445}}$	$\frac{R_{750}-R_{705}}{R_{750}+R_{705}-2\times R_{445}}$	$\frac{R_{760-800}}{R_{690-720}}-1$
Modèle adapte	Polynôme de degré 2	Linéaire	Linéaire	Polynôme de degré 2	Linéaire

3.1.1.2. Résultats

Etalonnage avec BOULEAU 2 : le modèle quasi-linéaire proposé par Richardson et al. (2002) pour ChlNDI permet bien d'estimer la teneur en chlorophylle des feuilles de la base d'étalonnage BOULEAU 2 (base R) avec un RMSEP de 1.89 $\mu g.cm^{-2}$. Cependant la figure 3.1a montre que le comportement de cette base mono-espèce est non représentatif de l'ensemble des données pour le calcul de cet indice : la gamme de teneurs en chlorophylle est restreinte et la faible dispersion du ChlNDI est caractéristique d'une structure anatomique et de propriétés de surface similaires. La validation sur l'ensemble des données (figure 3.1b) montre un manque de précision particulièrement important pour les feuilles à forte teneur en chlorophylle, et le RSMEP atteint 10.88 $\mu g.cm^{-2}$. Cette base n'est donc pas adaptée pour l'étalonnage de l'indice ChlNDI et la figure 3.1a suggère qu'un modèle polynomial étalonné à partir d'un jeu de données possédant une gamme de teneurs en chlorophylle plus étendue pourrait corriger ce défaut.

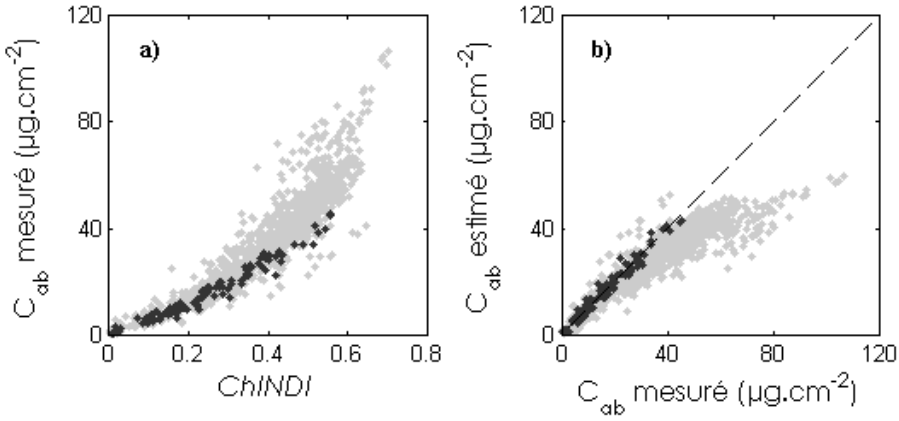


Figure 3.1 : application d'un modèle linéaire à l'indice ChlNDI sur l'ensemble des données (gris) après étalonnage avec BOULEAU 2 (noir).

Etalonnage avec ANGERS : contrairement à BOULEAU 2, l'ensemble de la gamme de teneurs en chlorophylle disponibles est représenté dans ANGERS (base RT). Le tableau 3.2 synthétise les résultats obtenus pour les bases R et RT. Le calcul de l'indice (Chl)RI nécessite d'utiliser les données spectrales jusqu'à 800 nm. Certaines bases de données couvrent un domaine spectral plus restreint (voir tableau 2.1), ce qui explique que le nombre d'échantillons utilisés pour la validation de cet indice est inférieur au nombre d'échantillons utilisés pour les autres indices.

Analyse des bases RT : les indices mSR_{705} et mND_{705} sont les moins performants. La cause peut être une corrélation résiduelle entre les trois longueurs d'onde ou bien l'utilisation de la réflectance à 445 nm. Cette valeur est choisie à l'origine par Sims et Gamon (2002) pour corriger la réflexion spéculaire. La validation réalisée lors de notre étude montre une erreur d'estimation importante pour les feuilles dont la teneur en chlorophylle dépasse 40 $\mu g.cm^{-2}$. Par ailleurs le faible RMSEP obtenu avec le ChlNDI (7.43 $\mu g.cm^{-2}$) contraste avec celui du mND_{705} (9.36 $\mu g.cm^{-2}$) alors que la seule différence provient de l'utilisation de R_{445} dans mND_{705}. L'estimation de la teneur en chlorophylle par ChlNDI, RII et (Chl)RI indique un RMSEP variant entre 7 $\mu g.cm^{-2}$ et 7.5 $\mu g.cm^{-2}$, l'erreur d'estimation étant la plus faible avec (Chl)RI.

Tableau 3.2 : estimation de la teneur en chlorophylle obtenue avec différents indices spectraux et par inversion de PROSPECT-5.

Indice	(1)	(2)	(3)	(4)	(5)	(6)
Bases RT (nb. éch.)	**977**	**977**	**977**	**977**	**904**	**977**
RMSEP (µg.cm^{-2})	7.43	7.49	10.19	9.36	6.95	5.96
BIAS (µg.cm^{-2})	1.77	1.50	2.60	3.78	0.61	-1.46
SEPC (µg.cm^{-2})	7.22	7.31	9.85	8.56	6.92	5.78
CV (%)	19.79	20.10	27.00	23.46	18.37	15.84
Bases R (nb. éch.)	**401**	**401**	**401**	**401**	**356**	**401**
RMSEP (µg.cm^{-2})	6.61	6.81	6.60	6.67	6.75	11.50
BIAS (µg.cm^{-2})	2.00	1.65	1.63	1.77	1.90	6.13
SEPC (µg.cm^{-2})	6.30	6.61	6.40	6.43	6.48	9.73
CV (%)	23.68	24.82	24.03	24.15	23.33	36.56

(1) *ChlNDI* ; (2) *RII* ; (3) mSR_{705} ; (4) mND_{705} ; (5) *(Chl)RI* ; (6) PROSPECT-5

Les résultats obtenus avec les bases de données individuelles montrent que l'utilisation d'un indice ne fournit pas une estimation précise de la teneur en chlorophylle pour certains types de feuilles :

- L'erreur d'estimation moyenne de la teneur en pigments des feuilles sénescentes de HETRE 1 et NOISETIER (C_{xc} élevé, entre 8 µg.cm^{-2} et 16 µg.cm^{-2} et C_{ab} moyen entre 20 µg.cm^{-2} et 40 µg.cm^{-2}) est supérieure à 30 µg.cm^{-2} alors que le RMSEP obtenu avec le modèle pour ce même groupe de feuilles ne dépasse pas 10 µg.cm^{-2}.
- la couche de cire qui recouvre l'épiderme des feuilles de la base EUCALYPTUS crée une forte réflexion spéculaire. La figure 3.2 compare le spectre de réflectance moyen de cette base avec celui de la base CHENE 1. Le niveau de réflectance proche de 10% mesuré dans le domaine VIS empêche une restitution précise de la teneur en chlorophylle de ces feuilles par les indices (RMSEP compris entre 8 µg.cm^{-2} et 23 µg.cm^{-2} selon l'indice) alors que le RMSEP obtenu avec le modèle est inférieur à 5 µg.cm^{-2}. Malgré une estimation correcte du contenu biochimique de ces feuilles, PROSPECT-5 ne parvient pas à modéliser leurs propriétés optiques en dehors du pic de réflectance situé dans le vert. On en déduit que les propriétés optiques de cette zone d'absorption modérée permettent une estimation correcte de la teneur en chlorophylle des feuilles même si le signal mesuré ne concorde pas avec le signal modélisé dans le bleu et le rouge.

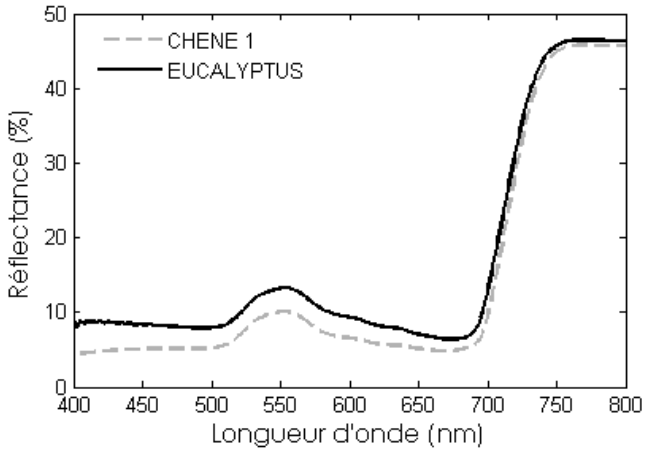


Figure 3.2 : spectres moyens de réflectance de CHENE 1 et EUCALYPTUS.

Analyse des bases R : les performances des indices appliqués aux bases R sont beaucoup plus homogènes et le RMSEP est compris entre 6.6 $\mu g.cm^{-2}$ et 6.8 $\mu g.cm^{-2}$ pour l'ensemble des indices. Ceci s'explique par une distribution de la teneur en pigments différente (figure 3.3) : moins de 25% des feuilles des bases R ont une teneur en chlorophylle supérieure à 40 $\mu g.cm^{-2}$ alors qu'elles représentent 50% des feuilles des bases RT. Le RMSEP obtenu avec PROSPECT-5 est 70% plus fort que celui obtenu avec les indices et la correction du biais induit par l'estimation du modèle ne permet pas d'atteindre un RMSEP comparable à celui des indices.

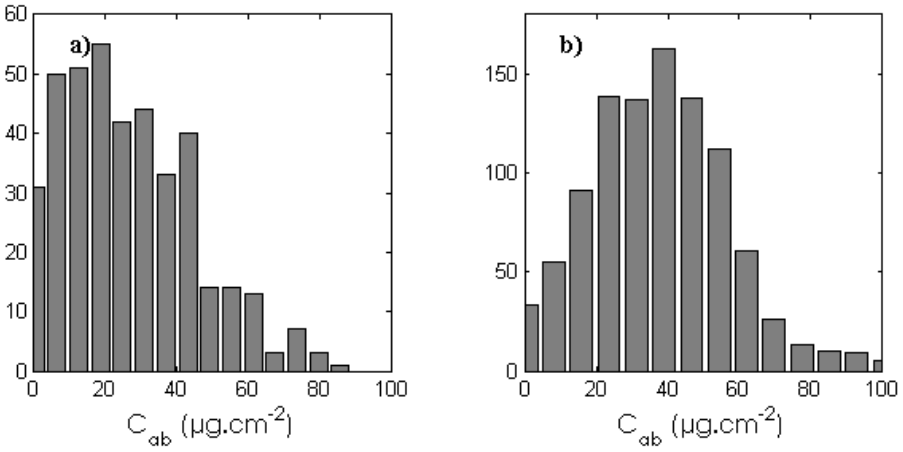


Figure 3.3 : distribution de la teneur en chlorophylle des bases a) R et b) RT.

Ce que nous devons retenir de ces résultats :

- les indices mSR_{705} et mND_{705} produisent de mauvais résultats pour les fortes teneurs en chlorophylle.
- les performances des indices ChlNDI et RII et (Chl)RI pour l'estimation de la teneur en chlorophylle sont comparables sur l'ensemble des données, bien que l'indice (Chl)RI ait un RMSEP inférieur de 5% à celui des deux autres indices avec les bases RT.
- l'utilisation de PROSPECT-5 avec les bases RT améliore l'estimation de la chlorophylle de plus de 1 $\mu g.cm^{-2}$ en moyenne (soit 15 %) mais l'absence de mesure de transmittance rend les indices plus précis que le modèle dans l'estimation de la teneur en chlorophylle en raison d'une mauvaise prise en compte de la structure par le modèle.
- l'utilisation d'ANGERS comme base d'étalonnage fournit un modèle dérivé d'indices spectraux qui s'applique à la quasi-totalité des données disponibles. L'erreur d'estimation est cependant importante dans un certain nombre de situations (sénescence, réflexion spéculaire) alors que le modèle reste fiable.

3.1.2. Estimation de la teneur en caroténoïdes foliaires

Il existe peu d'indices sensibles à la teneur en caroténoïdes foliaire. Certains estiment directement le rapport *Chl/Car* qui intéresse beaucoup les physiologistes, aussi ils seront étudiés. Une étude préliminaire a permis d'éliminer les indices les moins performants.

3.1.2.1. Choix des indices

Deux indices sont examinés : un indice de la forme SR (Chappelle et al., 1992) et le (Car)RI (Gitelson et al., 2006b) basé, comme son homologue chlorophyllien, sur des bandes spectrales larges. Le rapport *Chl/Car* est étudié avec le PRI (Gamon et al., 1992). Le tableau 3.3 présente les indices retenus.

Tableau 3.3 : indices spectraux testés pour l'estimation du rapport *Chl/Car* et de la teneur en caroténoïdes.

Paramètre estimé	***Chl/Car***	***Caroténoïdes***	***Caroténoïdes***
Indice	***PRI***	SR_{car}	***(Car)RI***
Formule exacte	$\frac{R_{531}-R_{570}}{R_{531}+R_{570}}$	$\frac{R_{760}}{R_{500}}$	$\left(\frac{1}{R_{510-520}}-\frac{1}{R_{690-710}}\right)\times R_{750}$
Modèle adapté	Polynôme de degré 2	Polynôme de degré 2	Linéaire

Le choix de la base de données d'étalonnage de ces indices est aussi important pour les caroténoïdes que pour la chlorophylle, bien que les contraintes soient différentes. Alors que l'intervalle de longueurs d'onde compris entre 600 nm et 800 nm est uniquement sensible à C_{ab}, la détermination des caroténoïdes doit tenir compte de la présence de la chlorophylle et une décorrélation de ces deux pigments dans la base d'étalonnage est nécessaire pour obtenir une mesure indépendante. Gitelson et al. (2006b) ont mis au point le (Car)RI en utilisant, entre autre, les bases HETRE 1 (base RT), NOISETIER (base RT) et CALMIT 3 (base R) contenant des échantillons collectés du stade juvénile jusqu'à la sénescence. Nous allons dans un premier temps étalonner l'indice à partir de ces mêmes bases de données. La réflectance de CALMIT 3 et NOISETIER n'étant pas définie jusqu'à 800 nm, nous avons utilisé la réflectance à 750 nm au lieu de la bande spectrale définie entre 760 nm et 800 nm. Les résultats obtenus sont très proches, ce qui évite d'exclure un trop grand nombre d'échantillons.

3.1.2.2. Résultats

Indice (Car)RI : Gitelson et al. (2006b) obtiennent des teneurs en caroténoïdes comprises entre 0.40 $\mu g.cm^{-2}$ et 1.72 $\mu g.cm^{-2}$ selon les bases de données ; chaque base utilise cependant un modèle différent et aucun n'est validé sur l'ensemble des données. Les résultats montrent un comportement linéaire de (Car)RI appliqué aux bases HETRE 1, NOISETIER et CALMIT 3 mais la relation pour estimer la teneur en caroténoïdes de NOISETIER est différente (figure 3.4a). Le RMSEP obtenu en regroupant ces trois bases est de 2.39 $\mu g.cm^{-2}$. La dispersion résultant de l'application du modèle linéaire étalonné à l'ensemble des données est forte (figure 3.4b) et la valeur du RMSEP (3.38 $\mu g.cm^{-2}$) est plus forte que celle obtenue avec PROSPECT-5 (2.77 $\mu g.cm^{-2}$). La teneur en caroténoïdes des échantillons à forte teneur en pigments est enfin fortement sous estimée.

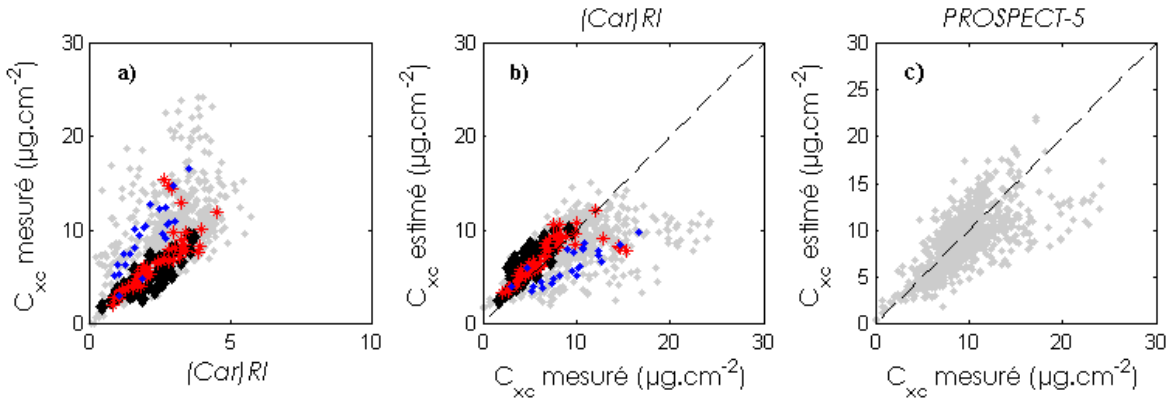


Figure 3.4 : étalonnage de l'indice (Car)RI à partir des bases CALMIT 3 (noir) HETRE 1 (rouge) et NOISETIER (bleu) et validation sur l'ensemble des données (gris). a) relation entre l'indice et la teneur en caroténoïdes ; b) comparaison entre les valeurs mesurée et modélisée avec l'indice ; c) comparaison entre les valeurs mesurée et modélisée avec PROSPECT-5.

Indice SR : les trois bases de données utilisées pour étalonner SR ont un comportement différent et l'erreur d'estimation sur l'ensemble des données est encore plus importante que celle observée avec (Car)RI (figure 3.5). Le modèle n'est donc pas applicable à l'ensemble des données.

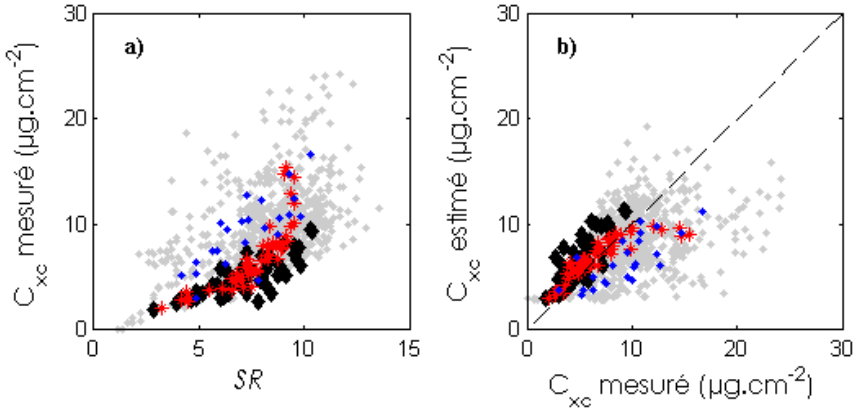


Figure 3.5 : étalonnage de l'indice SR à partir des bases CALMIT 3 (noir) HETRE 1 (rouge) et NOISETIER (bleu) et validation sur l'ensemble des données (gris). a) relation entre l'indice et la teneur en caroténoïdes ; b) comparaison entre les valeurs mesurée et modélisée avec l'indice.

L'incompatibilité des relations mises au point sur les feuilles vertes et sénescentes est due à l'influence de la chlorophylle dans le domaine sensible aux caroténoïdes (entre 500 nm et 530 nm). La figure 3.6 met en évidence la différence de dynamique du modèle (Car)RI pour ces deux types de feuilles à l'aide de simulations réalisées avec PROSPECT-5. Les feuilles saines sont modélisées en respectant un rapport *Chl/Car* de 4 ; les feuilles sénescentes sont modélisées en fixant la teneur en chlorophylle à 15 µg.cm^{-2} et en faisant varier la teneur en caroténoïdes entre 0 µg.cm^{-2} et 25 µg.cm^{-2}. La relation obtenue avec les feuilles sénescentes est presque linéaire alors que les feuilles saines ont un comportement très différent à partir d'une teneur en chlorophylle de 40 µg.cm^{-2} et en caroténoïdes de 10 µg.cm^{-2}. Ce résultat explique la dispersion observée dans les figures 3.4a ou 3.5a et l'impossibilité d'obtenir un modèle unique pour les feuilles saines et sénescentes à partir d'un indice utilisant ces longueurs d'onde.

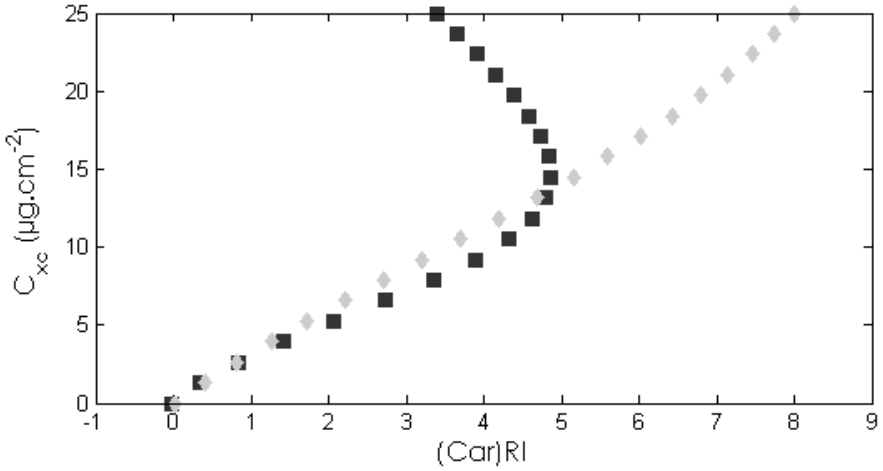


Figure 3.6 : évolution du (Car)RI en fonction de la teneur en caroténoïdes foliaire pour une teneur en chlorophylle constante (gris) ou corrélée à la teneur en caroténoïdes (noir).

Indice PRI : on peut obtenir une relation entre le PRI et le rapport *Chl/Car* avec une précision de 1.12 pour les bases d'étalonnage mais la validation montre qu'elle n'est pas applicable sur une grande partie des données (figure 3.7).

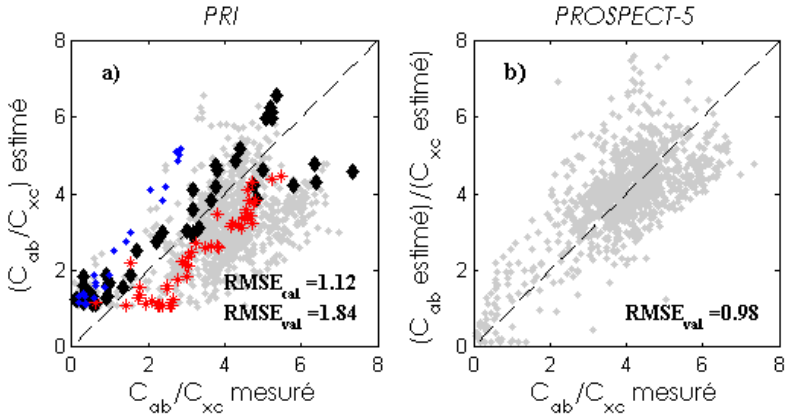


Figure 3.7 : étalonnage de l'indice PRI à partir des bases CALMIT 3 (noir) HETRE 1 (rouge) et NOISETIER (bleu) et validation avec l'ensemble des données (gris). a) comparaison entre les valeurs mesurée et modélisée du rapport *Chl/Car* avec l'indice ; b) comparaison entre les valeurs mesurée et modélisée du rapport *Chl/Car* avec PROSPECT-5.

Le PRI est sensible au rapport *Chl/Car* chez les feuilles sénescentes mais il ne montre aucune sensibilité sur les feuilles saines (figure 3.8). De plus, les valeurs du rapport *Chl/Car* qu'il est possible d'atteindre avec PROSPECT-5 sont très faibles, alors que le PRI sature pour des valeurs inférieures à 1. Ceci montre la capacité de PROSPECT-5 à estimer la biochimie des feuilles sénescentes, contrairement au PRI.

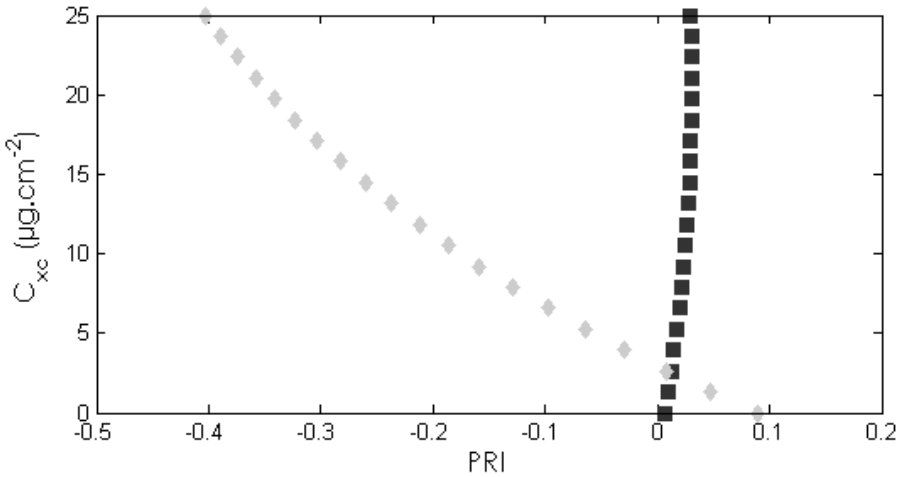


Figure 3.8 : évolution du PRI en fonction de la teneur en caroténoïdes foliaire pour une teneur en chlorophylle constante (gris) ou corrélée à la teneur en caroténoïdes (noir).

3.1.3. Conclusion

La mise au point d'un indice spectral dédié à l'estimation de la teneur en chlorophylle et valable sur l'ensemble de la gamme de variation de ce pigment, ceci pour une grande variété d'espèces, est possible à condition de sélectionner une forme d'indice et une base d'étalonnage adéquates. L'utilisation d'un modèle issu de (Chl)RI étalonné avec ANGERS produit un RMSEP inférieur à 7 µg.cm^{-2} sur l'ensemble des données. Pour ce qui est de l'estimation de la teneur en caroténoïdes, les indices de la littérature ne fournissent pas le même modèle selon le stade physiologique et l'espèce utilisée pour l'étalonnage. Bien que PROSPECT-5 soit étalonné à partir d'une base ne comprenant pas de feuilles sénescentes, il produit de meilleurs résultats tant pour les feuilles saines que sénescentes.

PROSPECT-5 va maintenant nous servir à mettre au point des indices plus précis pour l'estimation de la teneur en pigments. Une base de données synthétique sera créée à cet effet pour explorer les performances de différentes formes d'indices sur l'ensemble des combinaisons de longueurs d'onde.

3.2. Estimation d'indices à partir de données synthétiques

La conception d'indices spectraux avec des données issues de modèles a été initiée par le Maire et al. (2004) avec PROSPECT-3. Pour mettre au point ces indices, une base de données synthétique a d'abord été générée à partir d'un certain nombre de combinaisons des variables d'entrée du modèle (tableau 3.4).

Tableau 3.4 : valeurs prises par les variables de PROSPECT pour la création d'une base de données synthétique de 11583 spectres (d'après Le Maire et al., 2004).

Variable d'entrée	Valeur
C_{ab} (µg.cm^{-2})	10-90 (pas de 1 µg.cm^{-2})
LMA (g.m^{-2})	20, 30, 40, 50, 60, 70, 80, 90, 100, 110, 120, 130, 140
EWT (cm)	0.02
N (paramètre de structure)	1.25, 1.35, 1.45, 1.55, 1.65, 1.75, 1.85, 1.95, 2.05, 2.15, 2.25

Le Maire et al. (2004) appliquent un bruit gaussien correspondant à 10% de la valeur de la réflectance à tous les spectres. Ce bruit correspond d'une part aux erreurs du modèle et d'autre part au bruit instrumental du capteur que l'on veut simuler. Ensuite une série d'indices utilisant des bandes spectrales étroites (dont ceux présentés dans le tableau 1.5) ont été calculés en balayant l'ensemble des combinaisons de longueurs d'onde possibles entre 400 nm et 1000 nm. Ils concluent à un problème d'étalonnage de PROSPECT qui empêche d'obtenir des indices applicables sur les données expérimentales. La même méthode a été appliquée, cette fois-ci avec succès, après un nouvel étalonnage du modèle ayant conduit à PROSPECT-4, avec un bruit gaussien de 3% (le Maire et al., 2008). Les résultats obtenus sur ANGERS confirment les améliorations apportées par cette nouvelle version du modèle. Les valeurs des variables d'entrée de la base de simulation sont déduites des données expérimentales, avec un souci de représentativité et d'exhaustivité. Les variables sont considérées indépendamment les unes des autres et cette méthode est adaptée dans l'hypothèse où ces paramètres ne sont pas corrélés.

Le cadre de notre étude est différent car nous cherchons à mettre au point des indices sensibles à la teneur en chlorophylle et en caroténoïdes, deux pigments fortement corrélés à l'état naturel et dont le domaine d'absorption est partiellement confondu. Ignorer ces corrélations risque de gêner la mise au point d'indices fiables. La figure 3.9 montre la relation entre chlorophylle et caroténoïdes dans les données expérimentales :

- Les combinaisons de la zone ① correspondent à un rapport *Chl/Car* très faible, qui ne se rencontre pas dans la nature. Elles ne se justifient que par une très forte production de caroténoïdes vs. chlorophylle, ou bien par une dégradation ciblée de la chlorophylle, ce qui ne concorde pas avec les données expérimentales ni avec l'étude bibliographique (figure 1.12).
- La zone notée ② représente les combinaisons possibles mais sous-représentées car correspondant à des feuilles stressées ou sénescentes.
- Les combinaisons de la zone ③ sont peu réalistes car la chlorophylle et les caroténoïdes sont synthétisés en même temps selon des proportions observées expérimentalement et la chlorophylle est dégradée avant les caroténoïdes (cf. § 1.1.2). Il est donc théoriquement peu probable de mesurer un rapport *Chl/Car* supérieur à 6.

Les résultats obtenus sans tenir compte de l'évolution naturelle des pigments sont par conséquent peu satisfaisants : la corrélation entre pigments diminue la contribution réelle des caroténoïdes aux propriétés optiques des feuilles car la chlorophylle a un effet masquant. De même les indices de chlorophylle manquent de robustesse car ils peuvent utiliser des longueurs d'onde habituellement sensibles aux caroténoïdes. La base de données synthétique doit intégrer cette co-distribution.

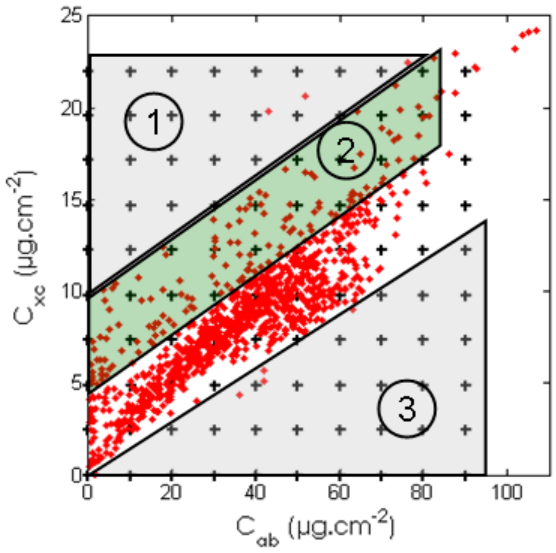


Figure 3.9 : comparaison entre la distribution relative de la chlorophylle et des caroténoïdes (point rouges, 1067 échantillons) et d'un échantillonnage homogène de la combinaison des deux pigments (plus noirs). Zones ① et ③ : combinaisons à probabilité d'occurrence quasi nulle ; zone ② : combinaisons sous-représentées dans les données.

3.2.1. Création d'une base de données synthétique "réaliste"

Les bases de données rassemblées fournissent un échantillon représentatif de la diversité végétale : les feuilles qui les composent proviennent de différents climats, d'un grand nombre d'espèces et de stades phénologiques variés (cf. § 2.1). Les propriétés statistiques des composés biochimiques peuvent servir à créer une base de données synthétique "réaliste". La matrice de corrélation des différentes variables d'entrée de PROSPECT-5, y compris le paramètre de structure obtenu après inversion, est présentée dans le tableau 3.5.

Tableau 3.5 : matrice de corrélation des variables d'entrée de PROSPECT-5.

	C_{ab}	C_{xc}	EWT	LMA	N
C_{ab}	1				
C_{xc}	0.86	1			
EWT	0.19	0.27	1		
LMA	0.47	0.43	0.63	1	
N	–0.15	–0.02	0.28	0.13	1

La corrélation entre C_{ab} et C_{xc} est la plus forte mais des corrélations entre LMA et les pigments ou EWT sont aussi mises en évidence. L'origine de ces corrélation a été expliquées au chapitre 1 : l'éclairement des feuilles par le soleil entraîne une augmentation de la teneur en pigments par unité de surface foliaire et un épaississement du limbe. Cette variation d'épaisseur se répercute sur le LMA et EWT en raison de l'épaississement des parois cellulosiques et de l'augmentation du nombre de cellules dans le mésophylle, principalement constituées d'eau. Nous avons décidé de les prendre en compte pour la synthèse de la base de données modélisée.

La plupart des jeux de données n'ayant pas été spécialement collectés pour étudier la sénescence ou un stress, les échantillons correspondant à ces situations sont sous-représentés (cf. zone ② de la figure 3.9). Comme pour l'étalonnage de PROSPECT-5, le manque d'échantillons pour lesquels la chlorophylle et les caroténoïdes sont décorrélés risque de perturber la conception d'indices sensibles à chaque pigment. Pour remédier à cette situation, nous avons artificiellement modifié la co-distribution des pigments afin d'augmenter le nombre d'échantillons dans la zone ② tout en conservant les co-distributions entre les autres paramètres. Une base « jumelle » a été créée, identique en tous points à la base de données expérimentale, à l'exception de la teneur en caroténoïdes qui est majorée de 6 µg.cm^{-2} (figure 3.10a). La corrélation entre les deux pigments diminue ainsi à 0.6. La distribution du jeu de données synthétisé à partir de cette « base référence » doit ensuite respecter certaines propriétés.

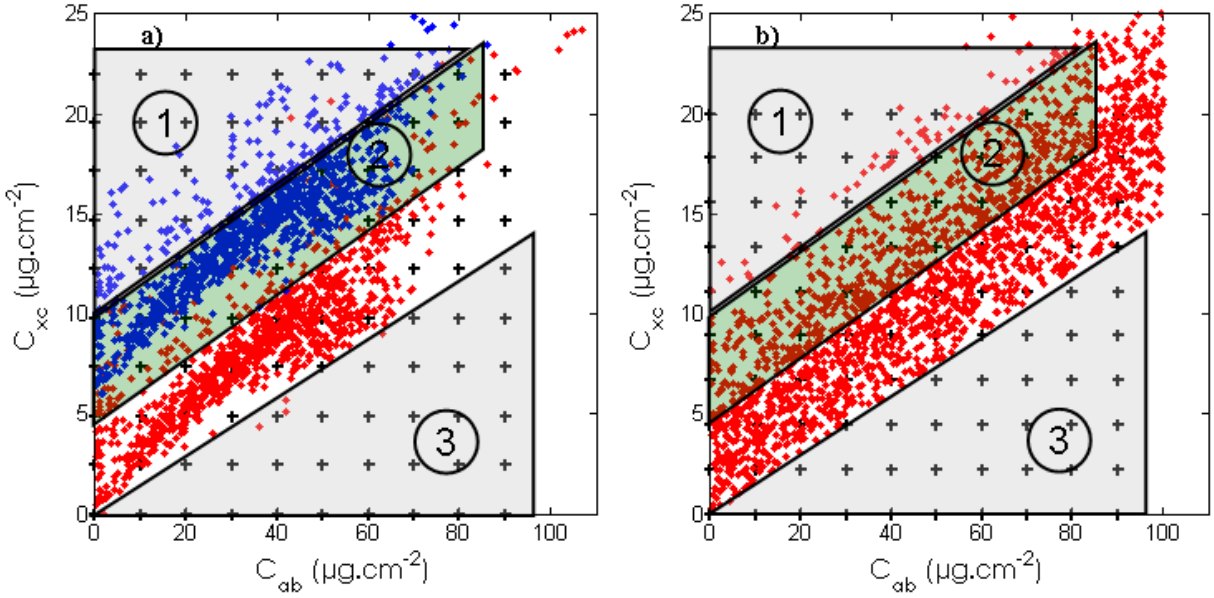


Figure 3.10 : a) distribution relative de chlorophylle et de caroténoïdes dans la base expérimentale modifiée artificiellement ; b) comparaison entre la distribution relative de chlorophylle et de caroténoïdes dans la base synthétique (points rouges, 2000 échantillons) et un échantillonnage homogène de la combinaison des deux pigments (plus noirs).

Distribution normale multivariée : le paramètre de structure et les constituants biochimiques suivent une loi normale, à l'exception d'EWT qui suit une loi log-normale. Une fonction de tirage aléatoire normale multivariée a donc été utilisée pour générer un tirage des variables d'entrée de PROSPECT respectant distribution et corrélation. La distribution normale de la chlorophylle et des caroténoïdes provoque une sous représentation des échantillons à faible ou forte teneur en pigments. Afin d'éviter un manque de précision du modèle ajusté sur l'indice pour l'estimation de ces extrema, une uniformisation s'est avérée nécessaire.

Uniformisation de la teneur en pigments : une base de plusieurs millions d'échantillons a été générée, puis un jeu de deux mille échantillons en a été extrait, respectant une distribution uniforme pour le pigment étudié. La figure 3.11 présente les co-distributions des données expérimentales (noir) et celles obtenues avec la base synthétique dont la distribution en chlorophylle est uniforme (gris).

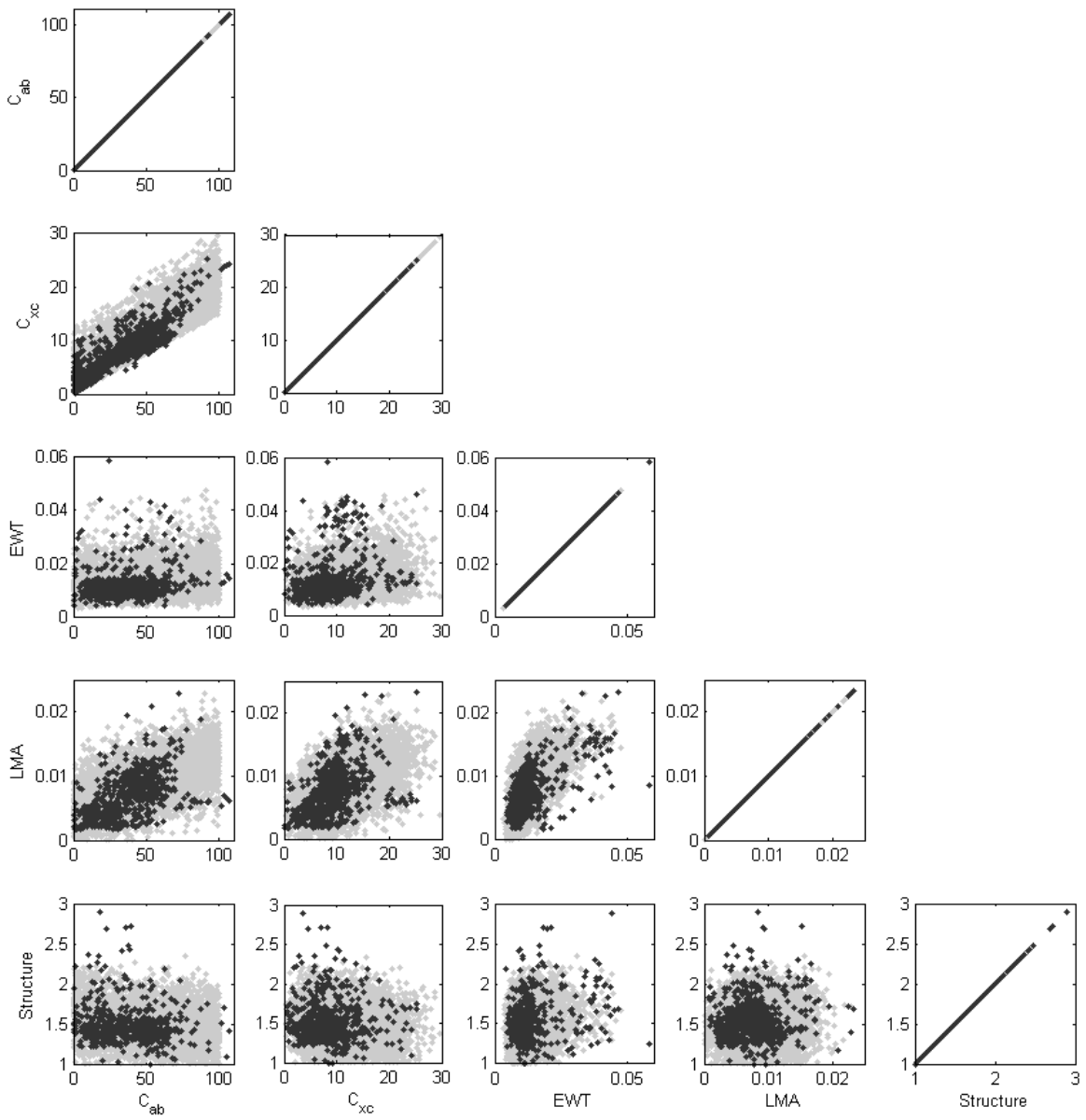


Figure 3.11 : co-distribution des variables d'entrée de PROSPECT pour la base expérimentale (noir) et la base synthétique (gris).

A de rares exceptions près, la nouvelle base de données couvre l'ensemble des valeurs expérimentales. La figure 3.10b reprend le principe de la figure 3.9 avec la base synthétique. La gamme de chlorophylle des données expérimentales est étendue de 0 $\mu g.cm^{-2}$ à 100 $\mu g.cm^{-2}$ et la gamme de caroténoïdes est comprise entre 0 $\mu g.cm^{-2}$ et 25 $\mu g.cm^{-2}$. Ces valeurs maximum sont exagérée par rapport à celles rencontrées dans des conditions naturelles, où la teneur en pigments des feuilles dépasse rarement 80 $\mu g.cm^{-2}$ pour la chlorophylle et 20 $\mu g.cm^{-2}$ pour les caroténoïdes. En effet, les échantillons dont la teneur en pigments dépasse ces valeurs sont des feuilles d'érable de la base ANGERS cultivées sous serre avec des apports nutritifs importants. Nous conserverons malgré tout cette gamme de variation car l'utilisation d'un jeu de donnée plus restreint entraîne un manque de précision systématique pour les feuilles à forte teneur en chlorophylle.

3.2.2. Calcul d'indices spectraux

3.2.2.1. Mise au point des indices

Nous avons vu que la qualité d'un indice sensible à la teneur en pigments était déterminée par plusieurs facteurs : la forme mathématique de l'indice, les longueurs d'onde sélectionnées, le modèle reliant l'indice à la teneur en pigments, et la base de données utilisée pour étalonner l'indice. Nous allons rechercher la combinaison d'une forme mathématique associée à une combinaison de longueurs d'onde permettant une estimation précise de la teneur en chlorophylle. Cette section présente le mode exploratoire consistant à analyser toutes les combinaisons de longueurs d'onde possibles pour déterminer les indices optimaux sensibles à C_{ab} et C_{xc}. Le critère retenu est la valeur minimum de RMSEP obtenue avec la base d'étalonnage.

Forme de l'indice : les indices SR, ND, mSR, mND et (Pig)RI précédemment étudiés sont complétés par la réflectance simple (R), la différence de réflectance (D) et la double différence de réflectance normalisée (DDn). Ils sont donc construits à partir d'une (R), deux (D, SR, ND et DDn), trois (mSR et mND) ou six longueurs d'onde caractéristiques (indice bandes larges (Chl)RI ou (Car)RI). L'indice R donne une indication quant-à une mauvaise valeur du RMSEP : les indices moins performants sont donc à éviter puisqu'ils n'apportent aucune précision supplémentaire par rapport à celle obtenue avec une seule longueur d'onde.

Longueurs d'onde explorées : les indices utilisant des bandes spectrales étroites sont étudiés pour chaque combinaison de longueurs d'onde entre 400 nm et 800 nm pour la chlorophylle et entre 400 nm et 750 nm pour les caroténoïdes. Le domaine spectral est plus réduit pour les caroténoïdes afin de pouvoir traiter l'ensemble des données expérimentales, dont les bases CALMIT 1, CALMIT 3 et NOISETIER. L'écart possible entre deux longueurs d'onde est de 1 nm pour les indices utilisant une ou deux bandes spectrales, et de 5 nm pour ceux utilisant trois bandes spectrales ainsi que les indices à bande large afin de réduire le temps de calcul. Le tableau 3.6 récapitule les indices étudiés, leur forme et le domaine de longueurs d'onde exploré.

Type de modèle : deux modèles linéaires de degré 1 et 2 sont appliqués à chaque forme d'indice. Le modèle exponentiel a aussi été examiné mais les résultats obtenus ne sont pas présentés car les indices obtenus donnent de mauvais résultats sur les feuilles dont la teneur en chlorophylle dépasse 20 $\mu g.cm^{-2}$ et celle en caroténoïdes 5 $\mu g.cm^{-2}$.

Base de données d'étalonnage : les bases de données synthétiques présentées dans la partie précédente sont utilisées en appliquant aux valeurs de réflectance un bruit gaussien de deux points de réflectance pour le calcul des indices estimant la chlorophylle. Ce niveau de bruit est beaucoup plus important que dans le Maire et al. (2008). Ce choix est motivé par le RMSEP moyen mesuré lors de la phase de validation (cf. § 2.3.2). De plus, la comparaison des résultats obtenus avec les deux approches montre que les longueurs d'onde retenues avec un bruit indépendant de la valeur de réflectance conduisent à de meilleurs résultats.

Tableau 3.6 : présentation des indices et des domaines spectraux explorés.

Indice	Forme	Domaine spectral (nm)	
		Chlorophylle	Caroténoïdes
R	R_λ	$\lambda \in [400;800]$	$\lambda \in [400;750]$
D	$R_{\lambda_1} - R_{\lambda_2}$		
SR	$\frac{R_{\lambda_2}}{R_{\lambda_1}}$	$\lambda_1 \in [400;800]$	$\lambda_1 \in [400;750]$
ND	$\frac{R_{\lambda_1} - R_{\lambda_2}}{R_{\lambda_1} + R_{\lambda_2}}$	$\lambda_2 \in [400;800]$	$\lambda_2 \in [400;750]$
DDn	$2 \times R_{\lambda_1} - R_{(\lambda_1 - \lambda_2)} - R_{(\lambda_1 + \lambda_2)}$		
mSR	$\frac{R_{\lambda_1} - R_{\lambda_3}}{R_{\lambda_2} - R_{\lambda_3}}$	$\lambda_1 \in [400;800]$	$\lambda_1 \in [400;750]$
mND	$\frac{R_{\lambda_1} - R_{\lambda_2}}{R_{\lambda_1} + R_{\lambda_2} - 2 \times R_{\lambda_3}}$	$\lambda_2 \in [400;800]$ $\lambda_3 \in [400;800]$	$\lambda_2 \in [400;750]$ $\lambda_3 \in [400;750]$
(Pig)RI	$\left[R^{-1}{}_{(\lambda_1;\lambda_2)} - R^{-1}{}_{(\lambda_3;\lambda_4)}\right] \times R_{(\lambda_5;\lambda_6)}$	$[\lambda_1;\lambda_2] \in [680;730]$ $[\lambda_3;\lambda_4] \in [750;800]$ $[\lambda_5;\lambda_6] \in [750;800]$	$[\lambda_1;\lambda_2] \in [480;530]$ $[\lambda_3;\lambda_4] \in [650;750]$ $\lambda_5 = \lambda_6 = 750$

3.2.2.2. Résultats

La relation obtenue à partir de la base de données synthétique est appliquée aux bases RT afin de comparer les performances de ces indices à celles des indices précédemment étudiés.

Chlorophylle : le type de modèle appliqué à l'indice influe peu sur le choix des longueurs d'onde optimales pour les indices les plus performants, mais l'erreur obtenue en utilisant le modèle parabolique est plus faible. Les résultats présentés dans le tableau 3.7 correspondent à ce modèle. La comparaison des tableaux 3.1 et 3.7 montre que les longueurs d'onde optimales sélectionnées avec la base de données synthétique sont généralement plus élevées que dans la littérature, où des réflectances à 705 nm et 750 nm sont fréquentes. Il y a deux raisons à cela : la réflectance à 705 nm sature lorsque la teneur en chlorophylle est trop élevée, ce qui explique les moindres performances de ces indices ; la seconde longueur d'onde située dans le NIR est sélectionnée par PROSPECT autour de 780 nm car le coefficient d'absorption de la chlorophylle s'annule au-delà.

La relation liant la valeur de l'indice (Chl)RI à C_{ab} présente un RMSEP très inférieur à celui obtenu avec les autres indices lorsqu'elle est appliquée à la base de données synthétique. Ceci provient de la forme de l'indice, calculé en réalisant une moyenne de la réflectance de plusieurs longueurs d'onde contigües, ce qui diminue le bruit gaussien appliqué aux données modélisées. Nous ne pouvons cependant pas conclure à une meilleure estimation de la teneur en chlorophylle par cet indice, le RMSEP calculé à l'étape de validation étant comparable à celui du mSR malgré un RMSEP très élevé observé avec la base d'étalonnage. A l'issue de la validation, les indices SR, ND, mSR et (Chl)RI présentent des performances similaires et le RMSEP de l'ordre de

6.73 µg.cm^{-2} à 7.70 µg.cm^{-2}. Les longueurs d'onde sélectionnées pour les indices mSR et mND et (Chl)RI permettent de réduire l'erreur constatée au début de ce chapitre. Il est intéressant de noter que les indices mSR et mND utilisent des longueurs d'onde situées dans le bleu : ceci prouve bien que la combinaison de bandes spectrales des indices mSR_{705} et mND_{705} n'était pas adaptée. Le RMSEP obtenu avec ND est légèrement plus fort que celui obtenu précédemment avec (Chl)ND. L'estimation de la teneur en chlorophylle des données expérimentales à partir du modèle établi grâce à la base d'étalonnage est présentée en figure 3.12. La dispersion des indices R, D et DDn est manifestement plus importante, malgré l'étonnante précision obtenue en utilisant une seule valeur de réflectance. Il est intéressant de noter que l'indice R conduit à de meilleurs résultats que certains indices plus complexes comme D et DDn, à l'étalonnage comme lors de la validation.

Tableau 3.7 : estimation de C_{ab} par des indices spectraux étalonnés sur la base synthétique.

Indices	***R***	***D***	***SR***	***DDn***	***ND***	***mSR***	***mND***	***(Chl)RI***
λ_1	707	707	779	710	779	800	790	700-730
λ_2		409	714	50	710	720	715	755-800
λ_3						425	445	760-800
Etalonnage								
Nombre d'échantillons	2000	2000	2000	2000	2000	2000	2000	2000
RMSEP (µg.cm^{-2})	10.47	11.87	9.21	12.03	9.57	11.11	10.59	6.27
Validation								
Nombre d'échantillons	977	977	904	904	904	904	904	904
RMSEP (µg.cm^{-2})	8.47	11.34	7.34	9.70	7.70	6.83	8.44	6.73
BIAS (µg.cm^{-2})	−4.00	−6.56	−3.16	−5.07	−3.66	−2.59	−4.91	−1.47
SEPC (µg.cm^{-2})	7.46	9.26	6.63	8.28	6.77	6.32	6.86	6.56
CV (%)	18.46	21.70	16.44	19.62	16.60	15.69	16.12	16.77

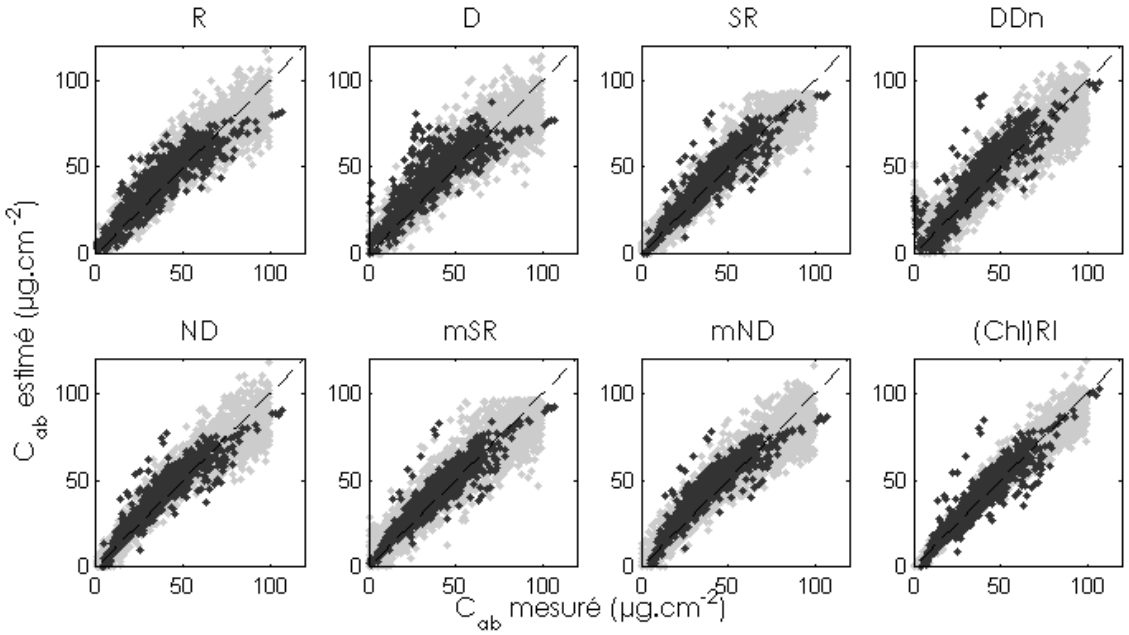


Figure 3.12 : estimation de C_{ab} à partir de différents indices (gris clair : base synthétique d'étalonnage, noir : bases RT de validation expérimentale).

Les indices calculés à partir des données synthétiques donnent de bons résultats sur les données expérimentales. La validation montre cependant un biais qui atteint, par exemple, 5 µg.cm^{-2} pour l'indice mND. Ce biais met en évidence une imprécision du modèle qu'il est possible de corriger en réalisant un nouvel étalonnage à partir de la base ANGERS tout en conservant les longueurs d'onde fournies par la base synthétique. Les résultats sont présentés dans le tableau 3.8 et la figure 3.13 comparent l'estimation de la teneur en chlorophylle par les différents indices à celle des données expérimentales.

Tableau 3.8 : estimation de C_{ab} par des indices spectraux étalonnés sur la base ANGERS en conservant les longueurs d'onde issues de l'étalonnage avec la base synthétique.

	R	***D***	***SR***	***DDn***	***ND***	***mSR***	***mND***	***(Chl)RI***
Etalonnage								
Nombre d'échantillons	276	276	276	276	276	276	276	276
RMSEP (µg.cm^{-2})	7.32	7.93	4.67	6.83	4.72	4.93	4.36	4.76
Validation								
Nombre d'échantillons	977	977	904	904	904	904	904	904
RMSEP (µg.cm^{-2})	8.44	11.97	6.41	7.76	6.73	6.77	6.98	6.40
BIAS (µg.cm^{-2})	2.49	4.89	0.94	1.23	1.31	0.84	1.96	0.53
SEPC (µg.cm^{-2})	8.06	10.92	6.34	7.66	6.61	6.71	6.7	6.38
CV (%)	22.04	30.1	17.05	20.6	17.76	17.79	17.74	16.9

Le RMSEP de cinq de ces indices est plus faible que celui obtenu avec l'indice le plus performant de la littérature. L'erreur d'estimation de la teneur en chlorophylle de la base EUCALYPTUS est fortement réduite avec les indices mis au point grâce à la base de données synthétique, le RMSEP étant compris entre 6.71 µg.cm^{-2} et 9.13 µg.cm^{-2} selon l'indice. L'erreur d'estimation de la teneur en chlorophylle des feuilles sénescentes reste cependant importante ; elle se remarque par les quelques points de la figure 3.13 situés en dehors du nuage principal.

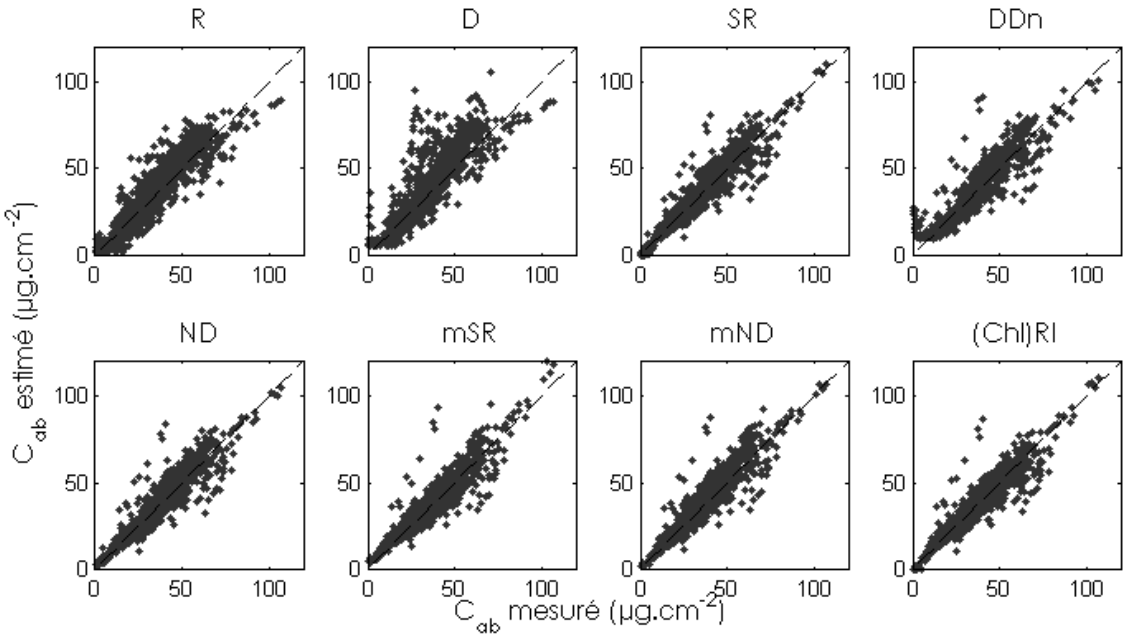


Figure 3.13 : estimation de C_{ab} à partir des différents indices étudiés après étalonnage d'un modèle sur la base ANGERS à partir des longueurs d'onde définies par la base de données synthétiques.

Ces résultats permettent de tirer plusieurs conclusions :

- les indices SR, ND, mSR, mND et (Chl)RI mis au point avec la base synthétique sont plus performants que les indices de la littérature, et le SR a un niveau d'erreur parmi les plus faibles malgré sa forme très simple.
- l'utilisation d'une base de données synthétique corrige le manque de précision de l'estimation de la teneur en chlorophylle de la base EUCALYPTUS mais ne réduit pas l'erreur associée aux feuilles sénescentes.

Caroténoïdes : la même analyse est appliquée aux indices mis au point pour estimer la teneur en caroténoïdes foliaires (tableau 3.9). Les résultats présentés ici ont été obtenus à partir des bases RT. Le RMSEP le plus faible en validation est obtenu pour l'indice (Car)RI. De plus le second indice le plus performant ne fait intervenir qu'une seule mesure de réflectance à 530 nm. Il apparaît donc improbable d'obtenir une relation unique applicable aussi bien aux feuilles saines et sénescentes : la réflectance à 530 nm est sensible à la chlorophylle et aux caroténoïdes et la combinaison d'une autre mesure de réflectance ne semble pas permettre de diminuer la variabilité du signal due à la chlorophylle. De plus, il faut souligner que les longueurs d'onde sélectionnées pour certains indices comme SR et mSR ne sont pas situées dans le domaine d'absorption des caroténoïdes ! on aboutit aux même résultat après décorrélation des pigments (cf. §3.2.1.). Cela signifie que même si ces deux pigments sont faiblement corrélés, l'estimation indirecte de C_{xc} à partir de C_{ab} est plus précise que l'estimation directe de C_{xc}. L'utilisation des longueurs d'onde sélectionnées avec la base de données synthétique et la mise au point d'une relation étalonnée à partir des bases HETRE 1, CALMIT 3 et NOISETIER donne de moins bons résultats.

Tableau 3.9 : estimation de C_{xc} par des indices spectraux étalonnés sur la base synthétique.

	R	***D***	***SR***	***DDn***	***ND***	***mSR***	***mND***	***(Car)RI***
λ_1	530	533	748	535	748	750	750	515-530
λ_2		405	709	145	533	715	535	735-740
λ_3						400	415	750
Etalonnage								
Nombre d'échantillons	2000	2000	2000	2000	2000	2000	2000	2000
RMSEP (µg.cm^{-2})	2.68	2.88	2.80	3.01	2.58	3.09	2.87	2.20
Validation								
Nombre d'échantillons	863	863	863	863	863	863	863	863
RMSEP (µg.cm^{-2})	3.85	4.45	3.97	3.98	4.17	4.03	4.62	3.36
BIAS (µg.cm^{-2})	2.33	2.99	2.55	2.50	2.78	2.72	3.17	1.67
SEPC (µg.cm^{-2})	3.07	3.30	3.04	3.10	3.10	2.97	3.36	2.92
CV (%)	26.40	26.94	25.67	26.28	25.71	24.71	26.98	26.63

3.3. Inversion à l'aide d'information *a priori*

Nous avons vu lors de la phase de validation de PROSPECT que le manque d'information spectrale, en particulier l'absence de mesures de transmittance, entrainait une dégradation importante des performances de l'inversion, en particulier pour l'estimation de C_{ab} et de *N*. Nous

venons de démontrer que les nouveaux indices spectraux mis au point pour l'estimation de C_{ab} approchaient les performances réalisées lors de l'inversion des mesures de réflectance et de transmittance par PROSPECT, ce uniquement à partir de mesures de réflectance. En travaillant sur les réflectances uniquement, nous cherchons à déterminer dans cette partie si l'utilisation d'information *a priori* lors de l'inversion améliore l'estimation de C_{ab}.

3.3.1. Définition de l'information a priori

L'information *a priori* contraint l'inversion de PROSPECT en intégrant dans la fonction de mérite une valeur ou une gamme de valeurs à donner préférentiellement à certaines variables. Cette information est de deux types :

- elle représente une statistique (valeur moyenne et écart-type) obtenue à partir d'un échantillon considéré comme représentatif des données étudiées. C'est le cas des distributions des différentes variables dérivées des mesures expérimentales.
- elle est la valeur d'un paramètre obtenue par une méthode alternative, et l'incertitude associée. C'est ce que fournissent les indices spectraux.

Le premier type d'information favorise la valeur la plus probable, c'est-à-dire une valeur moyenne de distribution. Son utilisation peut dégrader les résultats de l'inversion si sa pondération est trop importante ou bien si la distribution des données estimées ne correspond pas à la distribution fournie *a priori*. Dans le premier cas, l'inversion risque de fournir une valeur proche de la valeur moyenne *a priori* pour tous les échantillons ; dans le second cas, l'information risque d'empêcher ou de ralentir la convergence de l'algorithme d'inversion. De plus les valeurs extrêmes peuvent être défavorisées. L'utilisation d'une valeur fournie par un indice réduit fortement l'écart type associé à la fonction de distribution de la variable étudiée. Ainsi l'écart type associée à une valeur *a priori* de teneur en chlorophylle est de 7 $\mu g.cm^{-2}$ en utilisant la valeur d'un indice alors qu'elle est de 20 $\mu g.cm^{-2}$ en utilisant la distribution dérivée de l'ensemble des données expérimentales. L'étude de l'influence d'information *a priori* se porte sur deux variables :

- ***Paramètre de structure N :*** la distribution de N est obtenue suite à l'inversion du modèle sur les données expérimentales. Les bases R fournissent des valeurs de N peu fiables, elles ne sont donc pas prises en compte dans cette distribution. En revanche, les bases RT sont associées à une estimation précise de la biochimie foliaire. Il n'est pas possible de déterminer une valeur plus précise de N à partir d'un indice spectral car un tel indice nécessite une mesure de réflectance dans le domaine IR, qui n'est pas disponible dans les bases R (figure 3.14).
- ***Teneur en chlorophylle :*** les indices mis au point dans la partie précédente fournissent une estimation de la teneur en chlorophylle avec une précision déterminée. Cette valeur est alors utilisée pour initialiser l'algorithme d'inversion ainsi que dans la fonction de mérite en tant que valeur la plus probable. L'indice SR dont les performances sont présentées dans le tableau 3.8 est ici utilisé comme information *a priori*.

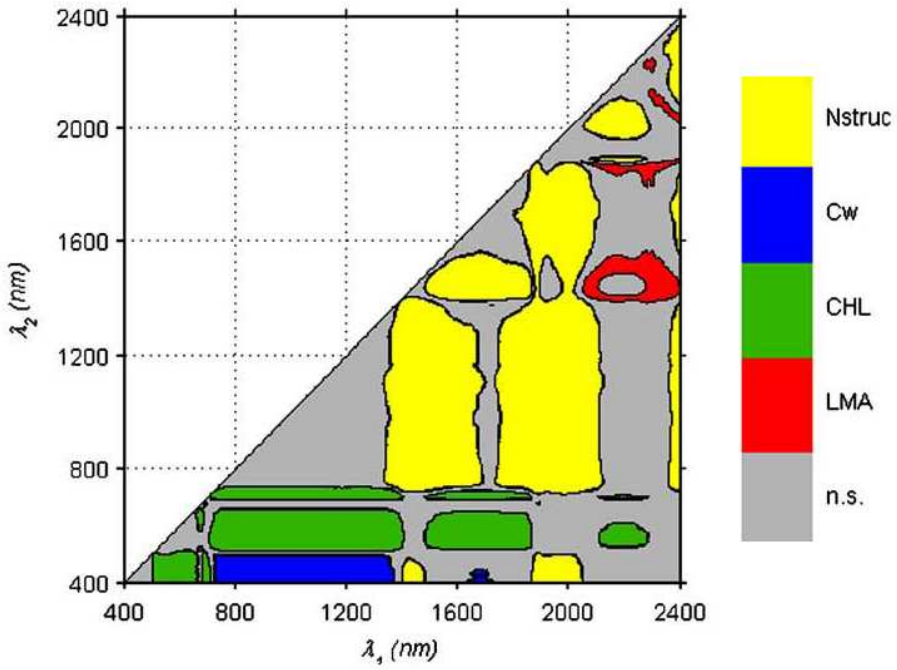


Figure 3.14 : domaines significatifs pour l'estimation des paramètres biochimiques de la feuille avec un indice de la forme ND calculé à partir de données simulées par PROSPECT (le Maire et al., 2008).

3.3.2. Mise au point de la nouvelle fonction de mérite

La méthode classique d'utilisation de l'information *a priori* dans un problème inverse consiste à ajouter un terme dans la fonction de mérite :

$$\chi^2 = J_0 + \beta\left(V - V_{prior}\right)^T C^{-1}\left(V - V_{prior}\right) \tag{2.14}$$

avec J_0 la fonction de mérite présentée dans l'équation 2.8, V le vecteur des variables à estimer, V_{prior} le vecteur des valeurs moyennes associées aux différentes variables, C la matrice de variance-covariance des variables et β un coefficient de pondération modulable selon l'importance que l'on souhaite accorder à l'information *a priori*. L'écriture rigoureuse du problème inverse fait intervenir la matrice de covariance de l'erreur de mesure des données spectrales mais celle-ci est ici totalement inconnue. Il est nécessaire d'estimer une valeur optimale de β pour compenser ce manque d'information.

3.3.3. Résultats de l'inversion

Par souci de simplicité, l'information *a priori* est utilisée ici sans tenir compte des corrélations entre paramètres ni de la distribution des paramètres autres que *N* et la chlorophylle. Différentes valeurs de β ont été testées afin de déterminer sa valeur optimale. Les résultats varient fortement d'une base de données à l'autre, aussi nous les détaillerons pour chacune des six bases R.

Information* a priori *sur la valeur de N : l'utilisation d'information *a priori* sur la distribution de *N* donne des résultats très contrastés (tableau 3.10). L'estimation de C_{ab} par cette méthode est plus précise que celle obtenue avec l'indice SR sur BOULEAU 2, CALMIT 2 et VIGNE. L'amélioration est particulièrement significative avec CALMIT 2 dont le RMSEP passe de 19.56 $\mu g.cm^{-2}$ à 4.18 $\mu g.cm^{-2}$! Cependant l'utilisation de l'indice SR pour l'estimation de C_{ab} reste la méthode la plus précise lorsqu'elle est appliquée aux bases CALMIT 3 et ESE. Enfin, l'information *a priori* est une forte source d'imprécision lorsqu'elle est appliquée à l'estimation de la teneur en chlorophylle des échantillons de CALMIT 4 qui est composée de feuilles de soja et de maïs. L'inversion sans information *a priori* montre que les valeurs prises par le paramètre *N* sont souvent très supérieures aux valeurs données dans la distribution *a priori*. Il est néanmoins justifié d'utiliser cette information étant donné qu'elle améliore l'inversion d'une grande majorité des données. La valeur $\beta = 400$ donne un résultat proche du résultat optimal pour les bases BOULEAU 2, CALMIT 2, CALMIT 3 et VIGNE, mais revient à contraindre *N* à une valeur de 1.55 correspondant à la valeur moyenne parmi les échantillons des bases RT. L'estimation de la teneur en caroténoïdes est aussi améliorée pour l'ensemble des bases disponibles à l'exception de CALMIT 4.

Tableau 3.10 : utilisation d'information *a priori* sur N pour l'inversion des bases R. RMSEP1 est calculé après inversion sans information *a priori* et RMSEP2 après utilisation de l'indice $SR = R_{750}/R_{714}$; RMSEP3 est obtenu pour la valeur optimale de β et RMSEP4 pour β=400.

	BOULEAU 2	*CALMIT 2*	*CALMIT 3*	*CALMIT 4*	*ESE*	*VIGNE*
RMSEP1 ($\mu g.cm^{-2}$)	10.17	19.56	7.96	10.32	9.72	4.75
RMSEP2 ($\mu g.cm^{-2}$)	3.96	8.13	6.04	8.30	4.47	3.54
β	400	20	0.1	0.0	0.1	80
RMSEP3 ($\mu g.cm^{-2}$)	3.80	4.17	6.64	10.32	6.56	3.04
β	400	400	400	400	400	400
RMSEP4 ($\mu g.cm^{-2}$)	3.80	4.18	6.67	19.181	8.98	3.07

Information a priori sur C_{ab} : elle ne conduit pas à de meilleurs résultats que ceux obtenus avec un indice spectral (tableau 3.11) : le RMSEP associé à l'estimation de la teneur en chlorophylle diminue lorsque β augmente, jusqu'à atteindre le niveau de précision obtenu avec l'indice. Seule l'inversion réalisée sur CALMIT 4 diminue l'erreur d'estimation associée à l'indice SR. L'estimation de la teneur en caroténoïdes est améliorée de manière plus importante qu'avec une information *a priori* relative à *N*, avec toutes les bases à l'exception de VIGNE.

Tableau 3.11 : utilisation d'information *a priori* sur la teneur en chlorophylle pour l'inversion des bases R. RMSEP1 est calculé après inversion sans information *a priori*, RMSEP2 après utilisation de l'indice $SR = R_{750}/R_{714}$; RMSEP3 est obtenu pour la valeur optimale de β et RMSEP4 pour β=400.

	BOULEAU 2	*CALMIT 2*	*CALMIT 3*	*CALMIT 4*	*ESE*	*VIGNE*
RMSEP1 ($\mu g.cm^{-2}$)	10.17	19.56	7.96	10.32	9.72	4.75
RMSEP2 ($\mu g.cm^{-2}$)	3.96	8.13	6.04	8.30	4.47	3.54
β	400	400	400	2	400	100
RMSEP3 ($\mu g.cm^{-2}$)	4.04	8.13	6.04	7.78	4.46	3.48
β	400	400	400	400	400	400
RMSEP4 ($\mu g.cm^{-2}$)	4.04	8.13	6.04	8.27	4.46	3.51

Information a priori sur la teneur en chlorophylle et sur N : les valeurs estimées de C_{ab} convergent vers celles obtenues avec l'indice spectral SR lorsque β augmente (tableau 3.12), comme lorsque seule l'information *a priori* sur C_{ab} est utilisée. CALMIT 2 est la seule base pour laquelle une valeur de β convenablement ajustée améliore l'estimation de C_{ab} par rapport à l'application de l'indice spectral. L'estimation de la teneur en caroténoïdes a tendance à se dégrader légèrement (CALMIT 2 et CALMIT 3) à fortement (CALMIT 4).

Tableau 3.12 : utilisation d'information *a priori* sur la teneur en chlorophylle et *N* pour l'inversion des bases R. RMSEP1 est calculé après inversion sans information *a priori*, RMSEP2 après utilisation de l'indice $SR = R_{750}/R_{714}$; RMSEP3 est obtenu pour la valeur optimale de β et RMSEP4 pour β=400.

	BOULEAU 2	*CALMIT 2*	*CALMIT 3*	*CALMIT 4*	*ESE*	*VIGNE*
RMSEP1 (µg.cm^{-2})	10.17	19.56	7.96	10.32	9.72	4.75
RMSEP2 (µg.cm^{-2})	3.96	8.13	6.04	8.30	4.47	3.54
β	400	0.1	400	400	400	40
RMSEP3 (µg.cm^{-2})	3.98	6.76	6.06	8.31	4.47	3.42
β	400	400	400	400	400	400
RMSEP4 (µg.cm^{-2})	3.98	8.10	6.06	8.31	4.47	3.49

3.4. Conclusion

Dans ce chapitre, nous avons comparé les indices de la littérature avec PROSPECT en utilisant dans un premier temps, les bases de données expérimentales. Les relations mises au point pour estimer la teneur en chlorophylle avec ces indices ont souvent été présentées comme adaptées à un nombre réduit d'espèces ou d'états physiologiques ; nos résultats montrent qu'il est possible d'établir une relation unique issue d'un indice de type SR ou (Chl)RI pour un grand nombre de feuilles. Cette relation doit auparavant être étalonnée sur une base de données exhaustive en utilisant des domaines spectraux adéquats. Les indices ne s'appliquent pas aux feuilles sénescentes qui posent moins de problèmes lors de l'inversion de PROSPECT. L'utilisation d'une base de données synthétique et l'exploration des longueurs d'onde optimales pour un indice n'ont pas permis de régler ce problème. Cette base a cependant permis de déterminer des indices à la fois plus performants et plus généraux que ceux trouvés dans la littérature. L'estimation de la teneur en caroténoïdes par des indices spectraux pose plus de problèmes. Les différentes méthodes explorées sont moins performantes que PROSPECT. Les relations calculées à partir des indices dépendant des bases de données et un nombre limité de bandes spectrales est insuffisant pour estimer la teneur en caroténoïdes pour tous types de feuille à l'aide d'une relation unique.

L'information *a priori* sur *N* améliore fortement l'estimation de la teneur en pigments. Une contrainte non justifiée sur *N* peut aussi nuire à cette estimation. L"information *a priori* provenant d'un indice ne permet pas au modèle d'atteindre des performances supérieures à celles de l'indice seul. De manière générale, pour l'estimation de la chlorophylle à l'échelle de la feuille et lorsque seule la réflectance est mesurée, l'utilisation d'indices étalonnés sur des bases synthétiques est meilleure, et donc recommandée, par rapport à l'inversion simple de modèles de transfert radiatif (avec ou sans information *a priori*) sauf dans certains cas particuliers de sénescence ou de forte réflexion spéculaire.

Chapitre 4 :

Estimation de la teneur en pigments à l'échelle de la canopée.

La multiplication des capteurs hyperspectraux aéroportés (AVIRIS, HyMAP, CAO, etc.) ou spatiaux (Hyperion) a initié le développement de nouvelles méthodes d'extraction de l'information basées sur l'utilisation de modèles de transfert radiatif à l'échelle de la canopée. Les indices spectraux, tables de correspondance (LUT) ou réseaux de neurones (ANN) sont généralement préférés à l'inversion itérative en raison de temps de calcul très inférieurs. Une part importante du travail de thèse a consisté à coupler PROSPECT-5 au modèle 4SAIL de réflectance de la canopée et à optimiser le nouveau code, PROSAIL, afin de réduire la durée de l'inversion du modèle sur le spectre de réflectance de la canopée. Dans ce chapitre, nous décrivons d'abord le modèle SAIL puis réalisons une étude de sensibilité pour identifier quelles variables d'entrée du modèle contribuent le plus à la réflectance de la canopée. Nous étudions ensuite la possibilité d'estimer les pigments foliaires par inversion numérique en appliquant une méthode similaire à celle décrite à l'échelle de la feuille : dans un premier temps, nous étudions les performances de l'inversion de PROSAIL sans information *a priori*, puis nous mettons au point des modèles simples d'estimation des variables biophysiques de la canopée utilisant des indices spectraux. Les informations fournies par ces modèles sont ensuite réinvesties en tant qu'information *a priori* pour améliorer l'inversion.

4.1. Matériel et méthodes

4.1.1. Le modèle 4SAIL

Tableau 4.1 : principales variables de PROSAIL.

Modèle	Symbole	Quantité	Unité
PROSPECT-5	C_{ab}	teneur en chlorophylle foliaire	$\mu g.cm^{-2}$
	C_{xc}	teneur en caroténoïdes foliaire	$\mu g.cm^{-2}$
	C_{bp}	teneur en pigments bruns foliaire	–
	EWT	épaisseur équivalente en eau (teneur en eau)	cm
	LMA	masse surfacique foliaire	$g.cm^{-2}$
	N	paramètre de structure foliaire	–
4SAIL	LAI	indice foliaire	–
	LADF	fonction de distribution d'angles foliaires	–
	H ou s_L	paramètre de *hot spot*	–
	SKYL	pourcentage de rayonnement diffus incident	–
	ρ_s	paramètre de sol	–
	θ_s	angle zénithal solaire	degrés
	θ_o	angle zénithal d'observation	degrés
	ψ	angle azimutal	degrés

Le modèle SAIL (*Scattering by Arbitrarily Inclined Leaves*) est un modèle de transfert radiatif à quatre flux développé par Verhoef (1984, 1985). Il est basé sur le modèle de Suits (1972) lui-même construit à partir des équations de Duntley (1942) adaptées de façon à estimer la radiance au sommet de la canopée pour calculer sa réflectance bidirectionnelle. SAIL tient compte de la distribution d'angles foliaires (LADF, *Leaf Angle Distribution Function*) définie par l'utilisateur, là où le modèle de Suits considère uniquement des feuilles horizontales ou verticales. La canopée est représentée comme une couche horizontale, infiniment étendue et homogène, constituée de feuilles planes, bi-lambertiennes et de taille infinitésimale. Le fonctionnement du modèle

nécessite de renseigner différentes variables d'entrée, parmi lesquelles les propriétés optiques des feuilles composant la canopée. Celles-ci sont le plus souvent calculées par un modèle de transfert radiatif à l'échelle de la feuille comme PROSPECT. Nous allons étudier dans cette partie le modèle PROSAIL (Jacquemoud et al., 2009) qui résulte du couplage de SAIL et de PROSPECT et qui admet quatorze variables d'entrée (tableau 4.1) que l'on peut classer en quatre catégories :

Variables foliaires : ce sont les variables d'entrée de PROSPECT nécessaires pour modéliser la réflectance et la transmittance spectrale des feuilles de la canopée : C_{ab}, C_{xc}, C_{bp}, LMA, EWT et paramètre de structure N. En raison de l'absence de feuilles sénescentes dans les bases de données étudiées, à l'exception de quelques échantillons, leur prise en compte dans PROSPECT ne s'est pas avérée utile, tant en mode direct qu'inverse. On ne peut plus les négliger à l'échelle de la canopée où de telles feuilles peuvent exister. La végétation étant supposée homogène, la connaissance des propriétés optiques d'une seule feuille suffit à SAIL pour représenter le couvert végétal.

Propriétés optiques du sol : l'influence du sol sur la réflectance de la canopée varie selon la configuration de mesure et l'architecture de la canopée. Ces propriétés sont généralement connues avec imprécision, à moins de disposer d'un spectre de réflectance de sol nu. Elles sont fonction de la composition minéralogique du sol, de son humidité et de son état de surface. Si on ne les connait pas, il est possible de synthétiser un spectre de réflectance de sol à partir de deux spectres extrêmes correspondant à un état sec (forte réflectance) et un état humide (faible réflectance). Ces deux spectres sont pondérés à l'aide d'un coefficient ρ_s compris entre 0 et 1 (équation 4.1), ce qui permet d'obtenir des spectres synthétiques couvrant une large gamme des sols existants (figure 4.1) (Broge et Leblanc, 2000 ; le Maire et al., 2008). Les incertitudes associées aux propriétés optiques du sol deviennent particulièrement importantes lorsque le taux de couverture est faible (Combal et al., 2002b). Le spectre de réflectance de sol s'exprime alors :

$$R_{\text{sol}} = \rho_s \times R_{\text{sol sec}} + (1-\rho_s) \times R_{\text{sol humide}} \tag{4.1}$$

avec R_{sol} la réflectance du sol, $R_{sol\ sec}$ la réflectance d'un sol sec et $R_{sol\ humide}$ la réflectance d'un sol humide.

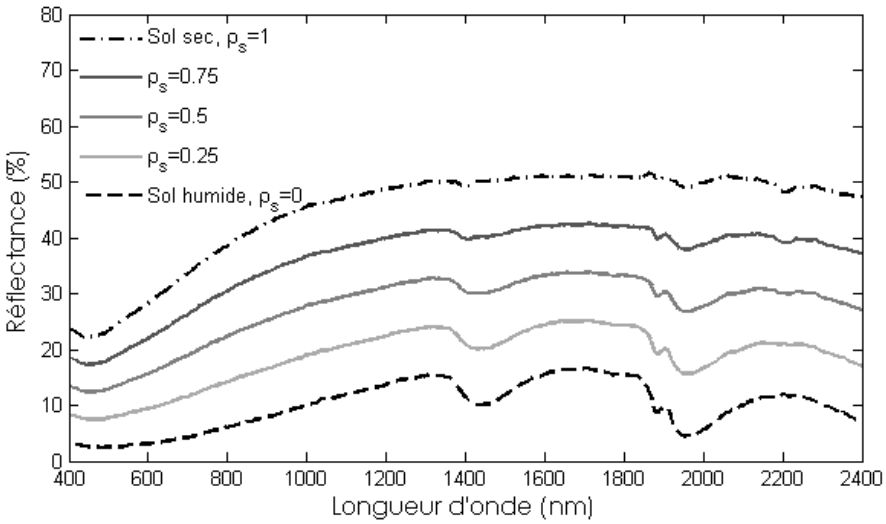


Figure 4.1 : spectres de réflectance de sols synthétisés à partir de la réflectance d'un sol humide et de celle d'un sol sec avec le coefficient de pondération ρ_s.

Structure géométrique de la canopée : elle est représentée par le paramètre de *hot spot* H, le LAI et la LADF. Ces deux dernières variables influencent le taux de couverture du sol et la fraction de sol visible par l'observateur. Le LAI est la surface foliaire totale de la canopée (faces supérieures uniquement) par unité de surface de sol. La LADF (équation 1.10) est décrite ici par une distribution ellipsoïdale : l'hypothèse de base est que les angles foliaires sont distribués comme les facettes d'un ellipsoïde de révolution. On peut obtenir toute une gamme de distributions en comprimant ou en étirant cet ellipsoïde. Le principal avantage de cette distribution est qu'elle est uniquement caractérisée par son angle moyen d'inclinaison des feuilles θ_l ou ALA (*Average Leaf Angle*). La figure 4.2 représente quelques distributions d'angles foliaires caractéristiques.

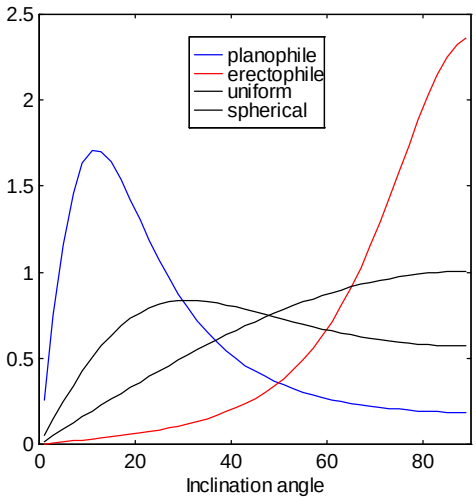


Figure 4.2 : quelques distributions d'angle foliaires caractéristiques (Campbell, 1990).

La version du modèle utilisée, baptisée 4SAIL (Verhoef et al., 2007), corrige un certain nombre d'instabilités numériques. Elle intègre l'effet de *hot spot* décrit par Kuusk (1985) et déjà pris en compte dans la version baptisée SAILH (Verhoef, 1998), et corrigé par Bréon et al. (2002). Le paramètre de *hot spot* est défini par :

$$H = \frac{\ell}{h} \tag{4.2}$$

avec ℓ la longueur de corrélation horizontale qui dépend de la taille, la forme et l'inclinaison des feuilles, et h la hauteur de la couche de végétation.

Géométrie de la prise de vue : les trois angles de prise de vue θ_o (angle zénithal d'observation), θ_s (angle zénithal solaire) et ψ (angle azimutal relatif) sont définis au premier chapitre (figure 1.26). Ils permettent de calculer l'influence du *hot spot* sur la réflectance directionnelle mesurée ainsi que la proportion de rayonnement direct / diffus reçue par la canopée. Celle-ci est représentée dans SAIL par un coefficient de pondération des spectres de rayonnement (figure 1.25b) baptisé SKYL et compris entre 0 et 1. L'impact de SKYL sur la réflectance de la canopée dépend son architecture 3D.

4.1.2. Analyse de sensibilité séquentielle de PROSAIL

La figure 4.3 représente les résultats d'une analyse de sensibilité séquentielle de PROSAIL : à partir d'une configuration de base qui reste figée au cours des simulations, l'effet induit par la variation individuelle de chacune des variables est étudié.

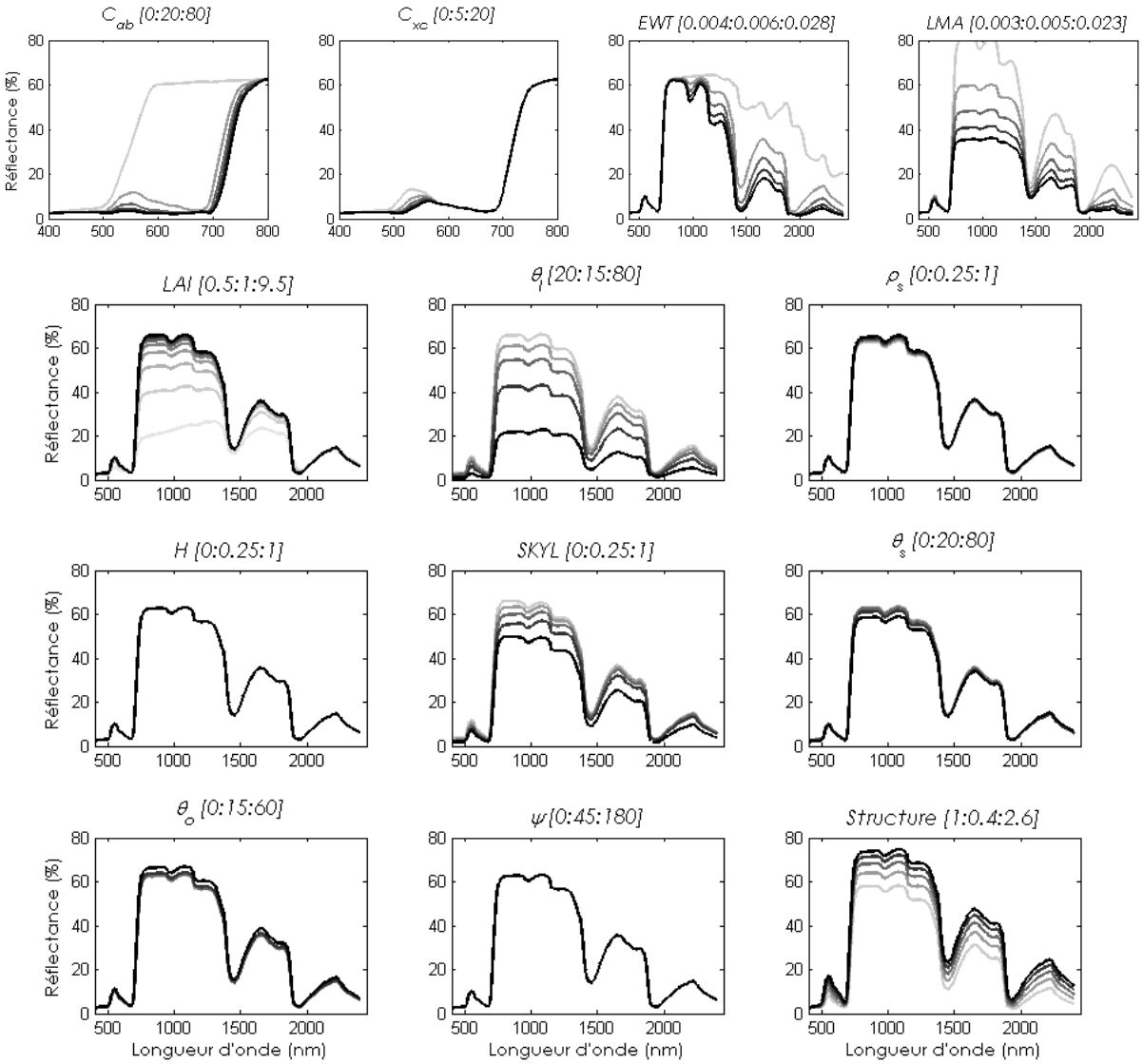


Figure 4.3 : effet des variables d'entrée de SAIL sur la réflectance ; les valeurs par défaut sont : C_{ab} = 30 µg.cm^{-2} ; C_{xc} = 8 µg.cm^{-2} ; EWT = 0.01 cm ; LMA = 0.008 g.cm^{-2} ; LAI = 5 ; θ_l = 30° ; SKYL = 0.3 ; θ_v = 0° ; θ_s = 30° ; ψ = 90° ; H = 0.25 ; valeurs entre crochets : [min:pas:max], les traits noirs correspondent aux valeurs maximales.

La réflectance est très sensible au LAI et à θ_l qui ont des effets opposés dans le NIR : une augmentation du LAI augmente la réflectance alors qu'une augmentation de l'angle foliaire la diminue. Ce phénomène de compensation pose problème lors de l'inversion de SAIL, comme le montrent Jacquemoud et Baret (1993). Bien que l'influence de ces variables soit particulièrement marquée dans le NIR où l'absorption est faible, elle peut aussi être préjudiciable pour l'estimation de la teneur en pigments. Jacquemoud et Baret (1993) montrent que si l'on fixe le LAI à une

valeur plus forte, cela a peu d'influence sur l'estimation de C_{ab}, mais leur étude porte sur un nombre limité de spectres simulés non bruités.

L'étude séquentielle des variables souffre de plusieurs limitations (Saltelli et al., 2000) :

- Elle ne permet pas de révéler de possibles interactions. Une interaction entre deux variables ν_i et ν_j existe lorsque l'effet obtenu en changeant les valeurs de l'une ou l'autre variable est différent de la somme des deux effets individuels.
- les conclusions que l'on peut tirer sur les relations entre les sorties du modèle et les variables d'entrée ne sont valides qu'autour des cas de figure de base.

La complexité d'un modèle comme PROSAIL ne peut être que partiellement appréciée avec une telle analyse en raison de la non-linéarité et du nombre important de variables d'entrée. Par exemple les composés biochimiques et la structure foliaire jouent un rôle majeur dans la modélisation de la réflectance, à l'exception de C_{xc} dont l'influence est masquée par la forte absorption. De plus, ρ_s semble avoir peu d'effet sur la réflectance parce que les valeurs par défaut de LAI et θ_l minimisent l'influence du sol. Un choix différent, par exemple LAI = 1.5 ou $\theta_l = 80°$, aurait conduit à un effet prépondérant du sol. La gamme de variation de SKYL n'est pas réaliste car une proportion excessive de rayonnement diffus correspond à des conditions peu propices à la télédétection optique. On peut donc considérer que son influence est faible pour des valeurs comprises entre 0 et 0.5. Enfin, les données hyperspectrales sont généralement acquises au midi solaire afin de maximiser le signal réfléchi, ce qui limite l'effet de *hot spot* : on peut donc considérer que cette variable est négligeable dans le contexte de cette étude. De manière générale, dans la suite de l'analyse de sensibilité, on considère que les variables (SKYL, H, θ_s, θ_o et ψ) sont fixées en raison de leur faible influence sur le signal. Afin de mieux prendre en compte tous les autres facteurs de variation et leurs interactions, une analyse multi-variée s'impose.

4.1.3. Analyse de sensibilité globale de PROSAIL

L'analyse de sensibilité globale de PROSAIL a pour but d'expliquer la réponse du modèle à ses différentes variables d'entrée.

Parmi les quatorze variables d'entrée de PROSAIL, huit contribuent au signal de manière significative : C_{ab}, C_{xc}, EWT, LMA, N, LAI, θ_l et ρ_s. Une analyse de sensibilité globale combinant toutes les variables est inenvisageable : si chacune d'elle prend sept valeurs, il est nécessaire de réaliser 7^8 simulations ! Une telle étude requerrait un temps de calcul prohibitif et conduirait à des instabilités numériques. La méthode d'échantillonnage doit donc être adaptée pour diminuer le nombre de réalisations. Bacour et al. (2002a) ont étudié la sensibilité de PROSAIL et comparé quatre modèles de réflectance de canopée à l'aide de plans d'expérience numériques. Nous reprenons cette analyse avec les dernières versions de PROSPECT et SAIL.

4.1.3.1. Plans d'expérience numériques

La méthode des plans d'expérience définit un échantillonnage de combinaisons des variables d'entrée d'une expérimentation afin de réduire le nombre d'essais recherchés tout en conservant un maximum de précision dans l'analyse de sensibilité. Au lieu de réaliser l'ensemble des combinaisons possibles, un sous-ensemble vérifiant un critère d'orthogonalité. Ce critère impose que pour deux variables disjointes ν_1 et ν_2, tous les couples de niveau (ν_1^i ,ν_2^j) apparaissent un même nombre de fois dans le plan (avec i = 1,…,m et j = 1,…,n, m et n étant le nombre de niveaux respectifs de ν_1^i et ν_2^j). La méthode et la construction des plans d'expérience sont décrites

dans Bacour (2001) et dans Benoist et al. (1994). Elle permet de diminuer le nombre d'essais, de détecter les interactions entre facteurs, mais aussi de prédire la réponse à des combinaisons de variables d'entrée non réalisées.

4.1.3.2. Echantillonnage des configurations d'entrée

Le plan d'expérience retenu est adapté à l'analyse de huit variables d'entrée pour lesquelles sept niveaux d'étude sont définis (tableau 4.2) : il se limite à 2401 simulations. Les gammes de variation qui tiennent compte des données expérimentales sont réalistes. Les valeurs prises par les variables sont équiréparties de sorte que la valeur minimale (maximale) correspond à la borne inférieure (supérieure) incrémentée de 5% de la taille de l'intervalle. Ce plan d'expérience étant limité à huit variables d'entrée, il n'a pas été possible d'étudier la sensibilité du modèle à C_{bp}. Même si la version de PROSPECT utilisée est différente, l'étude de Bacour et al. (2002b) fournit un ordre d'idée sur l'influence des pigments bruns sur le signal modélisé.

Tableau 4.2 : niveaux des variables étudiées dans le plan d'expérience.

Variable	Gamme de variation	Niveaux
C_{ab} (µg.cm^{-2})	1-80	5.0, 16.8, 28.7, 40.5, 52.4, 64.2, 76.1
C_{xc} (µg.cm^{-2})	1-20	2.0, 4.8, 7.7, 10.5, 13.4, 16.2, 19.1
EWT (cm)	0.004-0.04	0.006, 0.011, 0.017, 0.022, 0.027, 0.033, 0.038
LMA (g.cm^{-2})	0.002-0.02	0.003, 0.006, 0.008, 0.011, 0.014, 0.016, 0.019
N	1-3	1.1, 1.3, 1.6, 1.8, 2.0, 2.3, 2.5
LAI	0-8	0.4, 1.6, 2.8, 4, 5.2, 6.4, 7.6
θ_l (°)	30-70	32, 38, 44, 50, 56, 62, 68
ρ_s	0-1	0.05, 0.2, 0.35, 0.5, 0.65, 0.8, 0.95

4.1.3.3. Sensibilité du modèle aux variables d'entrée

Effet moyen : pour chaque niveau *i* étudié, l'effet moyen d'une variable ν est le pourcentage de variation de la réflectance par rapport à la réflectance moyenne de l'ensemble des simulations. Pour une longueur d'onde λ donnée, cet effet moyen s'exprime par :

$$E_{\nu i,\lambda} = \frac{\overline{\rho_{\nu i,\lambda}} - \overline{\rho_{\lambda}}}{\overline{\rho_{\lambda}}} \times 100 \qquad (4.3)$$

Un fort effet moyen associé à ν_i signifie que si ν prend la valeur du niveau *i*, la réflectance aura statistiquement une valeur plus forte que la réflectance moyenne. On remarque que la somme des effets moyens sur l'ensemble des niveaux d'une variable est nulle. La figure 4.4 présente l'effet moyen interpolé des différentes variables sur l'ensemble du spectre.

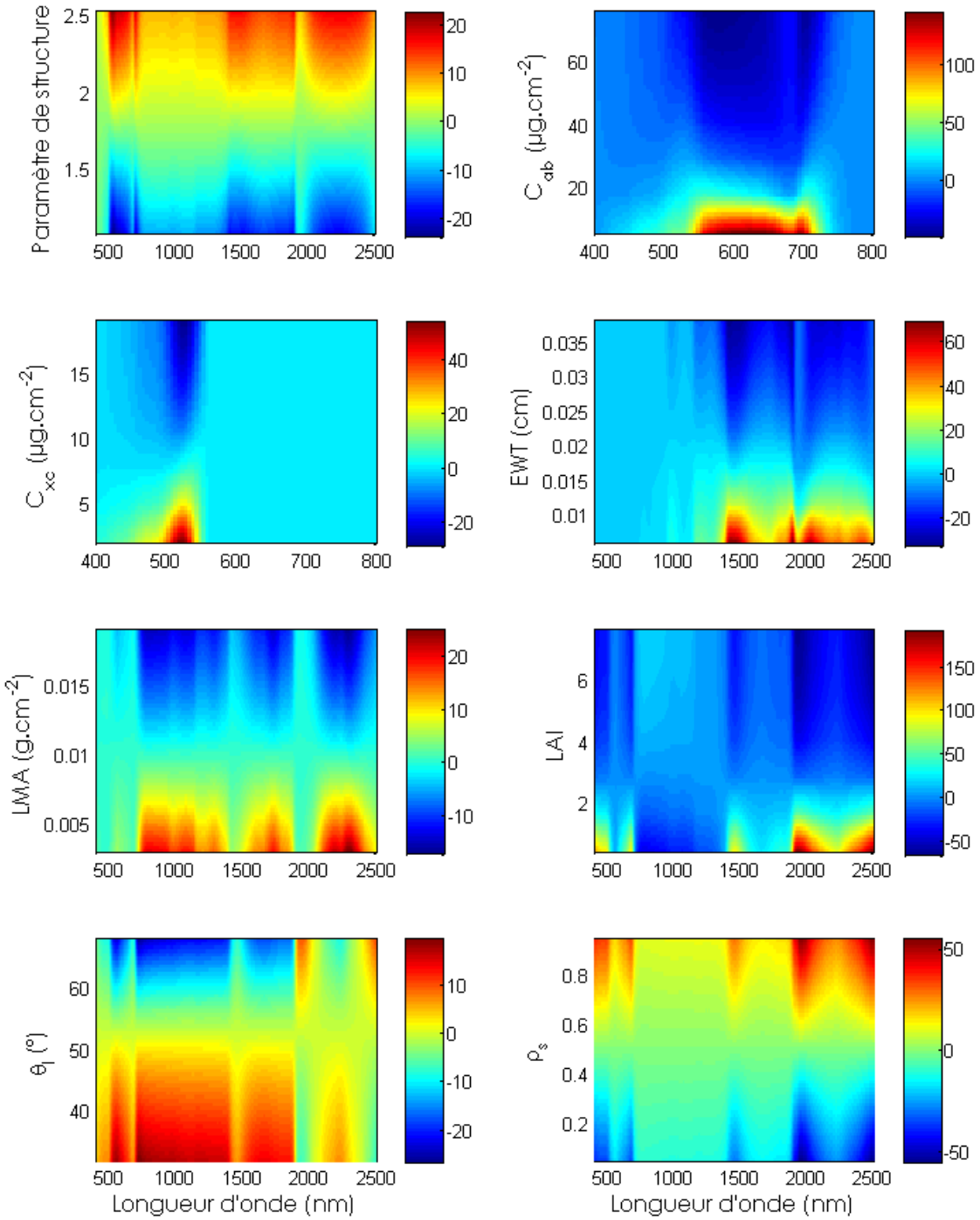


Figure 4.4 : effet moyen des différentes variables étudiées avec le plan d'expérience (l'échelle de couleurs indique un pourcentage de réflectance).

La chlorophylle est le composé biochimique foliaire dont l'influence sur la réflectance est la plus forte. Cet effet est particulièrement marqué pour les faibles teneurs : il atteint 75% à 150% entre 550 nm et 700 nm pour une valeur de C_{ab} inférieure à 10 µg.cm^{-2}. Ce domaine de longueurs d'onde reste sensible même pour des fortes valeurs de C_{ab} : un effet moyen négatif est mesuré lorsque C_{ab} dépasse 25 µg.cm^{-2} et il continue à diminuer lorsque C_{ab} augmente. Une saturation s'observe dans les pics d'absorption où l'effet moyen varie alors moins fortement (particulièrement en dessous de 500 nm). L'effet moyen de C_{xc} est logiquement nul sur la majeure partie du VIS sauf entre 500 nm et 550 nm. Les très faibles teneurs en caroténoïdes (0 µg.cm^{-2} à

5 μg.cm^{-2}) ont un effet moyen compris entre 25% et 50% et les fortes teneurs un effet moyen qui atteint −20%. Comme pour la chlorophylle, l'absorption sature rapidement en deçà de 500 nm, cependant une bande située entre 520 nm et 550 nm reste légèrement sensible aux variations de C_{xc} même à forte concentration. L'effet moyen d'EWT est très faible avant 1500 nm mais, tout comme les pigments, l'influence de l'eau est prépondérante sur la réflectance dans les zones de forte absorption au delà de 1500 nm. L'effet moyen du LMA atteint des valeurs moins importantes comprises entre −15% et +25%. Cependant il est important même entre 800 nm et 1200 nm alors que l'absorption de la matière sèche est limitée car celle-ci est le principal composé absorbant dans ce domaine. Ces résultats sont donc encourageants car ils démontrent la sensibilité de PROSAIL à une large gamme de teneurs en pigments.

Alors que la figure 4.3 met en évidence une influence du LAI principalement dans le NIR, la figure 4.4 montre que l'effet moyen de cette variable atteint des valeurs beaucoup plus importantes dans le VIS et le SWIR que dans le NIR, pour de faibles valeurs de LAI. L'interprétation de cet effet moyen nécessite alors le calcul d'un autre indicateur prenant en compte les interactions entre variables.

Interaction : l'effet moyen particulièrement important calculé pour les faibles niveaux de LAI dans le VIS et le SWIR (jusqu'a +150%) résulte de la combinaison de plusieurs variables : pour un LAI très faible, les propriétés optiques du sol influencent fortement la réflectance de la canopée. Il y a donc une interaction importante entre les variables LAI et ρ_s. Il est possible de calculer l'interaction définie comme l'effet conjoint de plusieurs variables, chacune étant fixée à un certain niveau. Le cas le plus simple reste l'interaction entre deux variables :

$$I_{vi,vj,\lambda} = \frac{\overline{\rho_{v_1^i,v_2^j,\lambda}} - \overline{\rho_\lambda}}{\overline{\rho_\lambda}} \times 100 \qquad (4.4)$$

avec $\overline{\rho_{v_1^i,v_2^j,\lambda}}$ la réflectance moyenne lorsque v_1 est au niveau *i* et v_2 est au niveau *j*. Ce calcul est généralisable à plusieurs variables mais les interactions de degré supérieur à 3 sont souvent négligeables, à moins que ces variables ne dépendent les unes des autres.

L'interaction est particulièrement forte dans le VIS et le SWIR où la réflectance est cinq à dix fois plus faible que dans le NIR. Comme l'effet moyen, l'interaction exprime un pourcentage de variation par rapport à un niveau moyen de réflectance. Elle est importante dans les domaines où la réflectance est faible, mais très variable car des variations d'amplitude plus faibles provoquent un effet moyen beaucoup plus important. La figure 4.5 compare la réflectance moyenne des simulations à celle d'un sol sec et d'un sol humide. Le sol humide réfléchit moins que la végétation dans le VIS et le SWIR, alors que le sol sec a une réflectance beaucoup plus importante dans les zones de forte absorption. Cela explique pourquoi la valeur de LAI la plus faible a un effet moyen qui augmente fortement la réflectance de la canopée. L'effet moyen de la variable ρ_s est en revanche plus faible dans le NIR car la réflectance moyenne est plus forte et varie moins en proportion que dans les zones de forte absorption. La figure 4.4 ne permet pas de rendre compte précisément de l'effet moyen du LAI dans le NIR mais une étude plus précise de ce domaine montre que l'effet moyen augmente avec la valeur du LAI, allant de −40% pour le premier niveau de LAI à +20% pour le plus haut niveau de LAI, avec une tendance à la saturation pour les fortes valeurs.

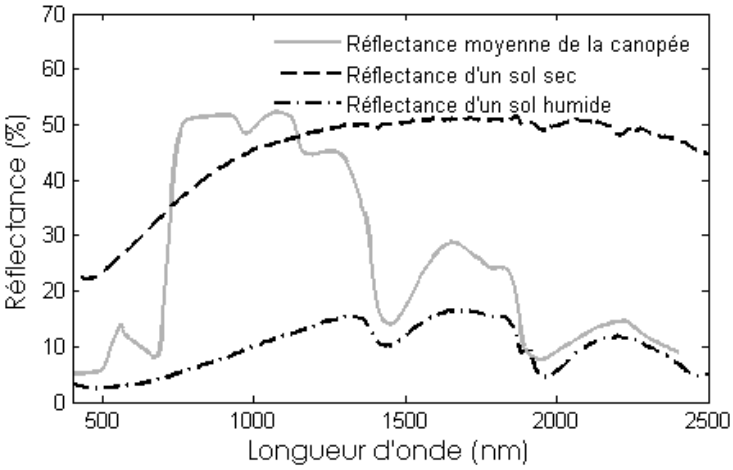


Figure 4.5 : réflectance moyenne des simulations du plan d'expérience comparée à la réflectance d'un sol sec et d'un sol humide.

Contribution : alors que l'étude de l'effet moyen des variables révèle leur sensibilité, la détermination de leur contribution relative permet de comparer l'influence de chacune sur la réflectance de la canopée. Pour chaque variable ν, l'indice de contribution C_ν représente la variance expliquée par ν :

$$C_\nu = \frac{\frac{N_s}{n} \sum_{1 \le m \le n} \left[\rho_{\nu m} - \overline{\rho} \right]^2}{\sum_{1 \le k \le N_s} \left[\rho_k - \overline{\rho} \right]^2} \times 100 \tag{4.5}$$

avec N_s le nombre de simulations et n le nombre de niveaux pour la variable ν. C_ν se calcule aussi pour les interactions entre variables. La somme des contributions est donc égale à 1. La figure 4.6 représente les contributions des différentes variables ainsi que les contributions de certaines interactions d'ordre 2 remarquables. Leur somme atteint presque 100% de la variance de la réflectance. La chlorophylle est la principale variable contribuant à la réflectance entre 500 nm et 800 nm. La contribution du LAI est importante dans le VIS, principalement entre 400 nm et 500 nm, mais aussi autour de 680 nm et à partir de 710 nm au niveau du *red edge*. Les principales variables expliquant la variance de la réflectance dans le NIR sont LAI, θ_l et LMA. N, ρ_s ainsi que l'interaction LAI-ρ_s ont une contribution de l'ordre de 5%. Dans le SWIR, la réflectance de la canopée est due à EWT et LMA qui ont la plus forte contribution. Nous avons vu précédemment que l'effet moyen important du niveau le plus faible du LAI était lié aux propriétés du sol. L'interaction LAI-ρ_s présentée dans la figure 4.6 confirme cette observation puisque sa contribution fluctue entre 5% et 20% de la réflectance sur l'ensemble du domaine spectral étudié.

La contribution des caroténoïdes est supérieure à celle des autres variables entre 515 nm et 525 nm, elle explique 19% à 23% de la variance dans ce domaine. C'est donc un résultat encourageant pour la mise au point de méthodes efficaces permettant d'estimer C_{xc} à l'échelle de la canopée. Cependant le LAI et C_{ab} ayant une contribution assez proche variant entre 15% et 18%, il faudra particulièrement tenir compte de ces variables pour l'estimation de C_{xc}, sans quoi l'imprécision du résultat sera forte.

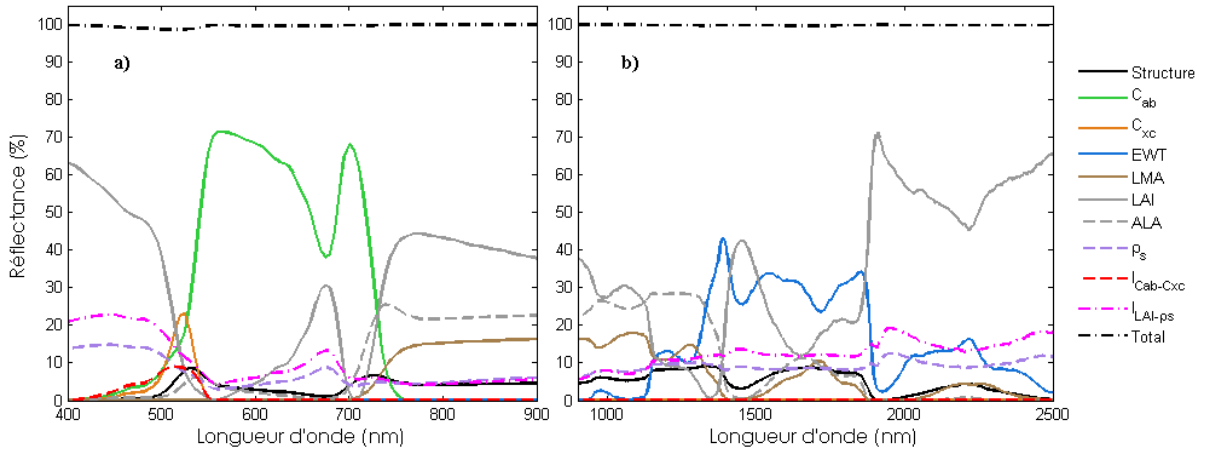


Figure 4.6 : contribution des variables et des deux interactions remarquables à la variance de la réflectance a) dans le VIS ; .b) dans l'IR

4.1.3.4. Limites du plan d'expérience

L'étude de sensibilité réalisée à l'aide d'un plan d'expérience numérique permet donc de déterminer les longueurs d'onde les plus sensibles à certaines variables de la végétation et leurs contributions. La réalisation de plusieurs essais correspondant à différentes gammes de variation des variables montre cependant une forte instabilité des résultats : par exemple, une gamme plus étendue de la variable θ_l entraîne une forte augmentation de sa contribution, qui dépasse celle du LAI sur l'ensemble du domaine étudié ! De plus l'orthogonalité des niveaux de variables nécessaire à la mise au point d'un plan d'expérience ne permet pas de prendre en compte les corrélations entre variables : de nombreuses combinaisons de variables correspondent à des cas impossibles, tels que ceux décrits au chapitre précédent. Cette méthode reste donc perfectible pour apprécier précisément l'influence des pigments sur la réflectance de la canopée. Il est malgré cela très net que la chlorophylle foliaire exerce une influence dominante sur le signal à l'échelle de la canopée entre 550 nm et 750 nm.

Nous allons à présent développer des méthodes d'estimation des propriétés biophysiques de la canopée, plus particulièrement, la teneur en chlorophylle foliaire en nous appuyant sur des données expérimentales.

4.1.4. Bases de données à l'échelle de la canopée

Les mesures acquises à l'échelle de la canopée sont caractérisées par leur résolution spatiale et leur résolution spectrale, qui sont déterminées par le capteur utilisé. Les données étudiées correspondent à des surfaces dépourvues de zones d'ombre et répondant au critère d'homogénéité du modèle. L'étude s'appuie sur trois bases de données :

FORET 1 : deux campagnes de mesures ont été réalisées en 2002 (le Maire, 2005 ; le Maire et al., 2008) sur des hêtres (*Fagus sylvatica*) en pot âgés de trois ans et sur un couvert forestier localisé dans la forêt de Hesse (France), composé de hêtre (*Fagus sylvatica*), de chêne (*Quercus petraea* et *Quercus robur*) et de charme (*Carpinus betulus*). Les 81 spectres de réflectance mesurés entre 400 nm et 2500 nm couvrent une large gamme de LAI (0 à 9.27) et de C_{ab} (0 $\mu g.cm^{-2}$ à 67.1 $\mu g.cm^{-2}$). Le bruit de mesure causé par la vapeur d'eau atmosphérique autour de 1400 nm, 1900 nm et au-delà de 2400 nm ne permet pas d'exploiter la réflectance mesurée dans ces

domaines de longueurs d'onde. Toutes les données ont été collectées par temps clair au midi solaire. C_{ab} n'étant pas disponible pour certains spectres de réflectance, seuls 73 sur 81 sont utilisables pour l'étude de cette variable.

CULTURE : trois parcelles ont été étudiées durant trois cycles de culture de 2002 à 2004 (Gitelson et al., 2005). Ce jeu de données est constitué de 277 spectres de réflectance mesurés entre 400 nm et 900 nm, auxquels sont associés une valeur C_{ab} et de LAI (tableau 4.3). Les séries temporelles permettent d'étudier l'intégralité des neuf cycles de culture avec un intervalle de temps de 3 à 10 jours. Ces données ont parfois été mesurées sous un ciel nuageux mais il n'a malheureusement pas été possible de corriger l'effet induit par ces conditions météorologiques ni de déterminer leur influence sur les résultats.

Tableau 4.3 : description des données de réflectance de la base CULTURE.

	Parcelle 1			**Parcelle 2**			**Parcelle 3**		
	2002	**2003**	**2004**	**2002**	**2003**	**2004**	**2002**	**2003**	**2004**
Type de culture	Maïs	Maïs	Maïs	Soja	Maïs	Soja	Soja	Maïs	Soja
Nombre de spectres	31	34	34	31	34	29	30	29	28

FORET 2 : ces données associent des mesures de C_{ab} et de LAI à des spectres de réflectance extraits de deux images Hyperion acquises à l'occasion de deux campagnes de mesures. La première effectuée en septembre 2004 dans la forêt de Fontainebleau (France) et la seconde effectuée en août 2006 dans la forêt de Fougères (France) rassemblent des données sur 18 sites et 33 sites, respectivement. Le satellite Hyperion opère entre 400 nm et 2500 nm avec une résolution spectrale de 10 nm et une résolution spatiale de 30 m. Les données utilisées au cours de cette étude ainsi que les prétraitements effectués sont présentés dans le Maire et al. (2008). Les deux images ont été acquises par temps clair mais celle de la forêt de Fougères présente une légère nébulosité.

La figure 4.7 présente les spectres de réflectance des bases FORET 1, CULTURE et FORET 2 dans l'espace des valeurs modélisées par PROSAIL.

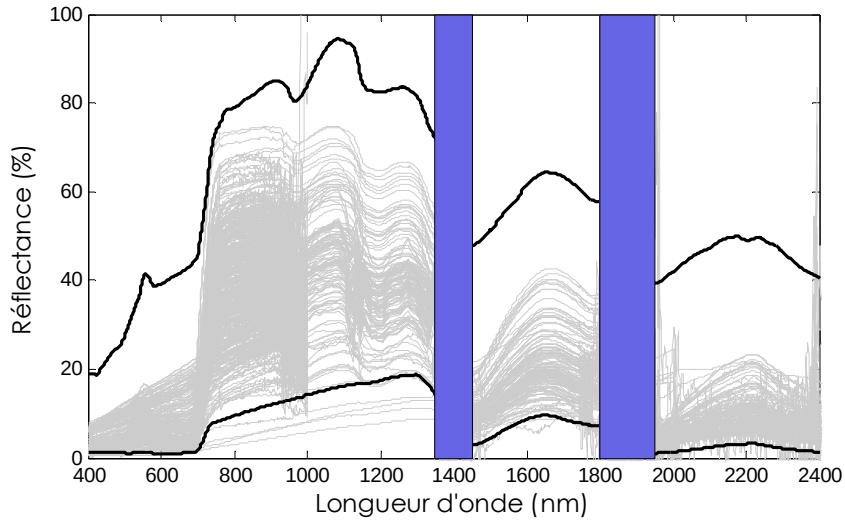


Figure 4.7 : comparaison entre l'espace des valeurs modélisées par PROSAIL et l'ensemble des mesures de réflectance de la canopée (les bandes représentent les zones d'absorption de l'eau).

La plupart sont contenus dans cet espace. Comme à l'échelle de la feuille, la réflectance de certains couverts est inférieure au minimum que peut simuler le modèle, en particulier dans le bleu et le rouge. Quelques spectres de réflectance de sols nus ou présentant un taux de couverture très faible ont un niveau très bas dans le NIR. Enfin la réflectance mesurée par Hyperion n'est pas exploitable en deçà de 480 nm en raison du mauvais rapport signal/bruit en partie lié aux corrections atmosphériques.

4.2. Inversion de PROSAIL

L'inversion de PROSAIL est dans un premier temps réalisée sans information *a priori*. Seuls le LAI et C_{ab} sont utilisés pour valider les résultats, le LMA dont les valeurs expérimentales sont aussi disponibles n'est pas étudié car le domaine spectral utilisé pour l'inversion ne permet pas une estimation fiable. Les valeurs prises par les différentes variables d'entrée de PROSAIL sont supposées totalement inconnues. Il est alors nécessaire de les fixer par défaut ou bien de les considérer comme libres lors de l'inversion. Le tableau 4.4 récapitule ces différentes variables et leur statut.

Tableau 4.4 : statut des variables d'entrée de PROSAIL lors de l'inversion.

Variable	Statut	Valeur min-max
C_{ab} (µg.cm^{-2})	libre	0.001-75
C_{xc} (µg.cm^{-2})	libre	0.001-20
C_{bp}	libre	0-2
EWT (cm)	libre	0.001-0.04
LMA (g.cm^{-2})	libre	0.001-0.03
N	libre	1-3
LAI	libre	0-10
θ_l (°)	libre	25-75
ρ_s	libre	libre : 0-1
θs (°)	fixé	mesure (défaut : 30°)
θo (°)	fixé	mesure (défaut : 0°)
ψ (°)	fixé	mesure (défaut : 100°)
SKYL	fixé	calculé à partir de θs
H	fixé	0.25

Plusieurs essais sont réalisés afin de déterminer le meilleur domaine spectral pour l'estimation de C_{ab} et LAI. Nous avons choisi de tester l'inversion sur des mesures de réflectance allant jusqu'à 800 nm, 1000 nm ou 2400 nm. Le domaine spectral débute à 480 nm dans les données Hyperion alors que celles collectées par le spectromètre de terrain sont exploitables dès 400 nm.

Les résultats de l'inversion montrent que l'estimation de C_{ab} est plus précise en utilisant les données mesurées jusqu'à 800 nm et que l'estimation du LAI est moins bonne lorsqu'on inclut le SWIR. Par souci de clarté, nous présenterons uniquement les résultats obtenus en utilisant les spectres de réflectance allant jusqu'à 800 nm.

4.2.1. Estimation de la teneur en chlorophylle foliaire

L'estimation de C_{ab} par inversion de PROSAIL est présentée dans le tableau 4.5 et la figure 4.8. La base FORET 2 montre une forte disparité entre les données de Fontainebleau et de Fougères, aussi nous la séparerons en et FOUGERES. Seuls 192 échantillons de CULTURE sont traités car certaines mesures ont été effectuées en début ou en fin de cycle cultural alors que le LAI est très faible : les données pour lesquelles il est inférieur à 0.2 ont été retirées de l'analyse.

Tableau 4.5 : estimation de C_{ab} par inversion de PROSAIL sans information *a priori*.

	FORET 1	***CULTURE***	***FOUGERES***	***FONTAINEBLEAU***
Nombre d'échantillons	73	192	33	18
RMSEP (µg.cm^{-2})	10.42	20.94	9.14	18.92
BIAS (µg.cm^{-2})	1.81	15.88	-3.95	0.39
SEPC (µg.cm^{-2})	10.26	13.65	8.25	18.92
CV (%)	35.50	27.69	21.17	35.82

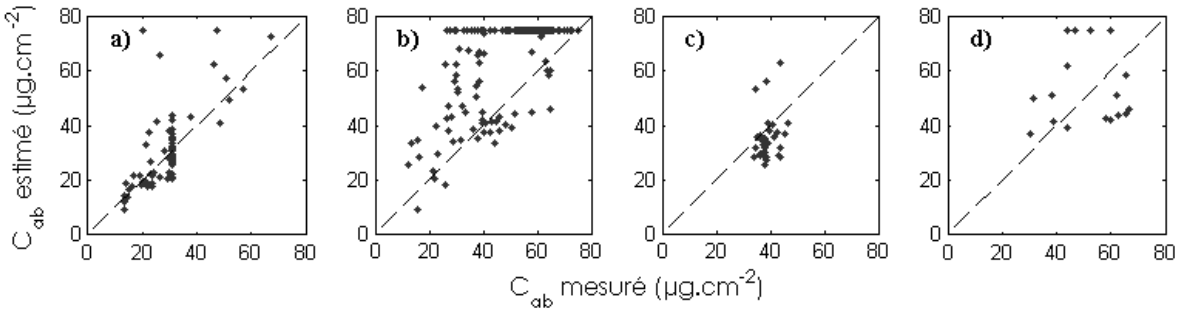


Figure 4.8 : estimation de C_{ab} par inversion de PROSAIL sur a) FORET 1, b) CULTURE, c) FOUGERES et d) FONTAINEBLEAU.

Les résultats sont encourageants sur FORET 1 et FOUGERES, vu que neuf variables sont estimées simultanément. Le RMSEP est comparable à celui obtenu avec certains jeux de données à l'échelle de la feuille, mais le CV est relativement élevé, ce qui témoigne d'une distribution de C_{ab} plus dispersée. Pour certains spectres de FORET 1 correspondant à des surfaces ayant un taux de couverture très faible, l'algorithme d'inversion n'a pas convergé vers une valeur finie de C_{ab}.

Les résultats sont beaucoup moins satisfaisants sur FONTAINEBLEAU et CULTURE : le RMSEP est élevé en raison d'une forte dispersion et les figures 4.8b et 4.8d montrent que l'algorithme d'inversion ne parvient pas à estimer C_{ab} dans une large proportion d'échantillons (respectivement 65% et 22%) pour lesquels le taux de couverture du sol n'est pas particulièrement faible. Le RMSEP de la base CULTURE reste élevé (18.92 µg.cm^{-2}) même lorsque ces échantillons sont exclus. Il est possible que cette incertitude soit liée aux conditions de mesure, un nombre indéterminé de spectres de réflectance de cette base ayant été acquis sous un ciel couvert. Les valeurs de réflectance dans le VIS étant très faibles, il est possible que des écarts de mesure réduits limitent la qualité de l'estimation de C_{ab}.

4.2.2. Estimation du LAI

L'estimation du LAI est présentée dans le tableau 4.6 et la figure 4.9. Les spectres pour lesquels le LAI est inférieur à 0.2 ont été conservés et seules les données acquises sur des sols nus ont été exclues.

Tableau 4.6 : estimation du LAI par inversion de PROSAIL sans information *a priori*.

	FORET 1	*CULTURE*	*FOUGERES*	*FONTAINEBLEAU*
Nombre d'échantillons	81	192	29	18
RMSEP (µg.cm^{-2})	2.84	1.21	1.28	2.06
BIAS (µg.cm^{-2})	-1.92	0.03	-0.67	-1.56
SEPC (µg.cm^{-2})	2.09	1.21	1.09	1.33
CV (%)	41.6	37.14	20.85	29.07

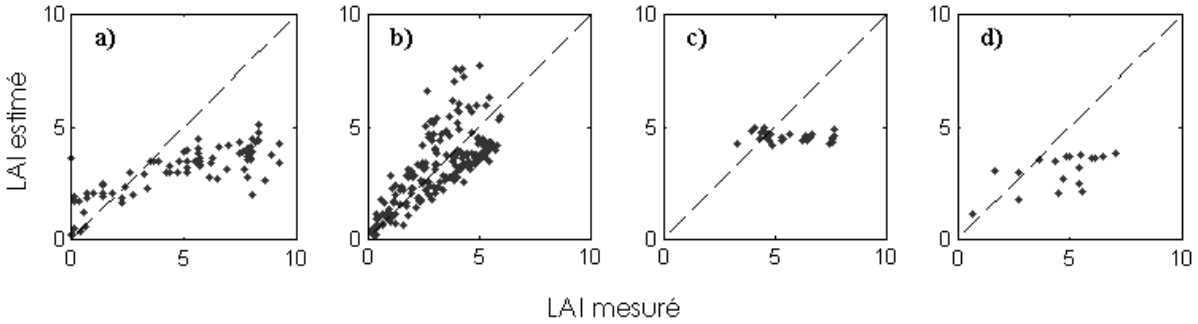


Figure 4.9 : estimation du LAI par inversion de PROSAIL sur a) FORÊT 1, b) CULTURE, c) FOUGERES et d) FONTAINEBLEAU.

Les résultats sur l'ensemble des données montrent que le LAI est fortement sous-estimé pour des valeurs supérieures à 4 pour toutes les bases, à l'exception de CULTURE. Ce phénomène de saturation n'est pas corrigé en incluant la réflectance IR lors de l'inversion. Ceci s'explique par l'effet d'agrégation (*clumping*) de la végétation provoqué par le regroupement des feuilles sur les tiges ou dans les cimes. Cet effet augmente la pénétration de la lumière dans la canopée (Chen, 1996 ; Nikolov et Zeller, 2006) et il en résulte que le LAI effectif, c'est-à-dire celui perçu par le rayonnement incident, peut être moins fort que le LAI mesuré. La version de PROSAIL utilisée ne tient pas explicitement compte de ce facteur d'agrégation et une compensation s'exerce sur les variables telles que LAI et θ_l. Ce problème de saturation du LAI n'est pas inhérent à l'inversion de PROSAIL puisque le Maire et al. (2008) et Baret (2008) le rencontrent aussi.

4.2.3. Distribution de l'ensemble des variables estimées

L'analyse de la distribution statistique des variables estimées par inversion distingue celles pour lesquelles l'inversion sans contraintes converge de celles qui sont systématiquement mal évaluées ou dont la valeur reste figée sur la borne minimum ou maximum autorisée (figure 4.10). La distribution de C_{xc} met en évidence une divergence récurrente de l'inversion avec les données Hyperion. L'utilisation des données à partir de 480 nm n'est pas en cause car, comme le montre

l'étude de sensibilité, la contribution et l'effet moyen des caroténoïdes sont particulièrement significatifs entre 500 nm et 550 nm. La raison de cette mauvaise estimation peut provenir du rapport signal/bruit trop faible et des corrections atmosphériques effectuées sur l'image. On observe en revanche une corrélation importante entre la chlorophylle et les caroténoïdes estimés sur FORET 1 (R^2=0.77), mais le rapport *Chl/Car* est faible (2.40). L'absence de mesures de C_{xc} limite l'interprétation de ces résultats mais cette première tentative est encourageante car l'algorithme converge presque systématiquement avec les données de la base FORET 1. L'acquisition d'un jeu de données renseignant sur C_{xc} est donc une priorité pour la validation des performances de PROSAIL dans l'estimation de la teneur en caroténoïdes.

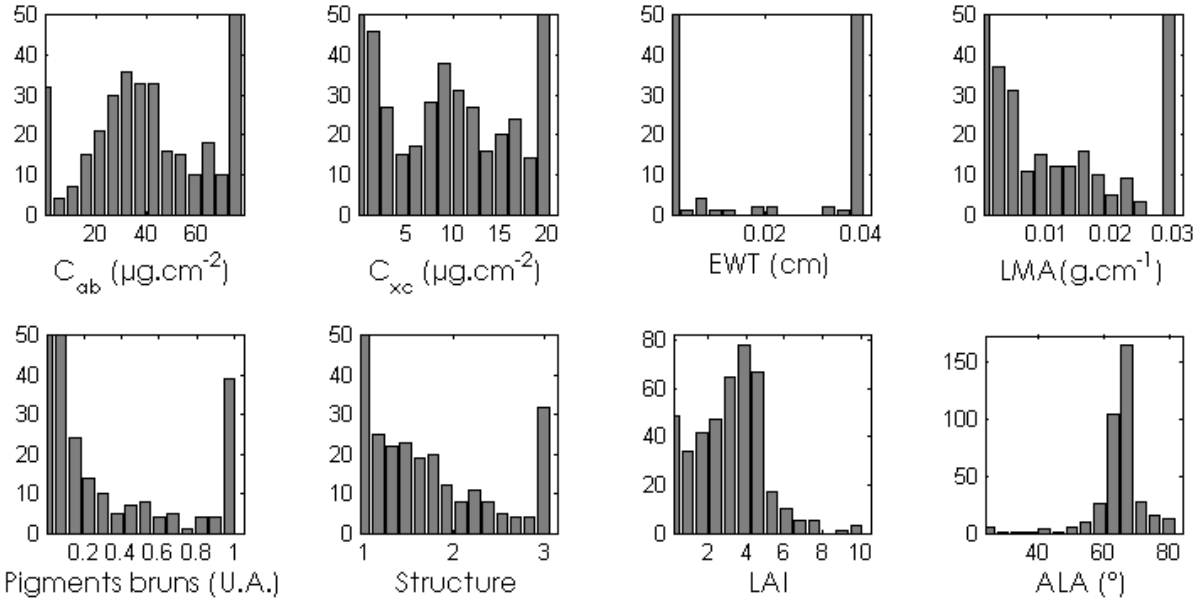


Figure 4.10 : distribution des variables estimées par inversion de PROSAIL sans information *a priori*.

Les distribution de EWT, LMA et N sont peu réalistes en raison d'une trop forte restriction du domaine spectral utilisé. Le paramètre de structure est fortement sous estimé sur l'ensemble des données alors que l'effet inverse est observé à l'échelle de la feuille, lorsque seules les réflectance sont utilisées. Les distributions de LAI et θ_l sont quasi gaussiennes mais le LAI tend à saturer autour d'une valeur comprise entre 4 et 5 pour trois bases de données sur quatre. Les valeurs de θ_l généralement supérieures à 60° sont caractéristiques d'un couvert érectophile, ce qui n'est pas le cas ici : c'est une conséquence de l'effet d'agrégation. L'importance accordée à une estimation "juste" de θ_l est souvent moins forte que celle accordée à l'estimation "juste" du LAI. Pour cette raison il est d'usage de restreindre la gamme de variation de θ_l à des valeurs élevées afin de limiter la saturation du LAI (Baret, communication personnelle).

Ces résultats montrent que l'absence d'information *a priori* est préjudiciable à une estimation réaliste de l'ensemble des variables lors de l'inversion. Nous allons maintenant décrire des méthodes basées sur les indices spectraux. Leurs performances seront comparées aux résultats obtenus par inversion, puis ces indices seront utilisés comme information *a priori* pour affiner l'inversion des données acquises à l'échelle de la canopée.

4.3. Indices spectraux

La méthodologie est la même qu'à l'échelle de la feuille : les indices de la littérature sont testés sur les bases de données expérimentales, puis une base de données synthétique est réalisée afin de mettre au point des indices plus performants. Les investigations portent sur C_{ab} et LAI, seules variables autorisant une validation. Les résultats obtenus avec C_{xc} ne sont pas présentés car peu concluants et impossibles à comparer avec des mesures de terrain.

4.3.1. Estimation de la teneur en chlorophylle foliaire

4.3.1.1. Performance des indices de la littérature

Les indices OSAVI, TCARI, MCARI, MCARI/OSAVI, TCARI/OSAVI et (Chl)RI ont été étudiés. Seul (Chl)RI adapté à l'échelle du couvert par Gitelson et al. (2005) permet d'ajuster une relation le liant à C_{ab} par un modèle polynomial de degré 2.

$$(Chl)RI = \frac{R_{840-870}}{R_{720-730}} - 1 \tag{4.6}$$

Le Maire (2005) a constaté que les indices les plus compliqués n'étaient pas forcément les plus performants et que le SR et le ND donnaient une meilleure estimation de la teneur en chlorophylle foliaire. FORET 1 sert à étalonner un modèle qui est ensuite validé avec CULTURE, FONTAINEBLEAU et FOUGERES. Bien que la résolution spectrale d'Hyperion soit moins bonne que celle d'un spectromètre de terrain, il est néanmoins possible de sélectionner des bandes spectrales proches des longueurs d'onde sélectionnées. Cette hypothèse, discutable, n'est plus valide lorsque la résolution spectrale du capteur est trop faible. Les performances de l'indice Chl(RI) sont présentées dans le tableau 4.7 et illustrées par la figure 4.11.

Tableau 4.7 : estimation de C_{ab} avec l'indice (Chl)RI (Gitelson et al., 2005).

	FORET 1	***CULTURE***	***FOUGERES***	***FONTAINEBLEAU***
Nombre d'échantillons	73	192	33	18
RMSEP (µg.cm^{-2})	6.04	13.77	3.39	20.47
BIAS (µg.cm^{-2})	0	-4.06	-0.36	-16.42
SEPC (µg.cm^{-2})	6.04	13.16	3.37	12.23
CV (%)	20.9	27.89	8.65	23.15

Les résultats obtenus avec CULTURE englobent les données dont le LAI est inférieur à 2, bien que le modèle issu de l'indice ne s'applique pas à celles-ci (figure 4.11b) : lorsqu'elles sont écartées, le RMSEP obtenu est de 9.59 µg.cm^{-2}. Il n'est pas nécessaire de procéder à un tel filtrage avec les autres bases. Ces résultats s'avèrent meilleurs que ceux obtenus lors de l'inversion de PROSAIL, particulièrement avec FOUGERES. L'écart type associé à la distribution des mesures de C_{ab} pour cette base est très réduit et les spectres de réflectance sont relativement homogènes dans le VIS ce qui explique que la valeur d'indice varie peu pour les différents échantillons et que

la dispersion de C_{ab} soit limitée. L'indice (Chl)RI semble toutefois incapable de fournir une estimation correcte de C_{ab} sur FONTAINEBLEAU, malgré la gamme importante de teneur en chlorophylle mesurée (30 µg.cm^{-2} à 80 µg.cm^{-2}) (figure 4.11c).

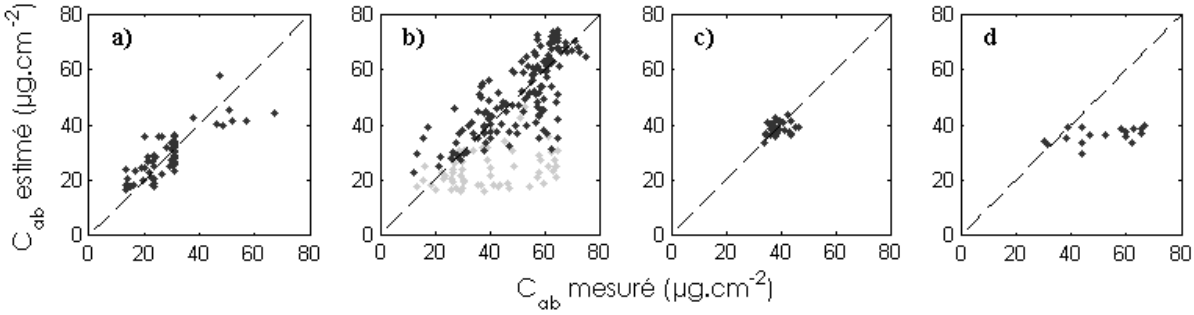


Figure 4.11 : estimation de C_{ab} avec l'indice (Chl)RI (Gitelson et al., 2005): a) FORET 1, b) CULTURE (noir : LAI≥2 ; gris : LAI<2), c) FOUGERES et d) FONTAINEBLEAU.

Bien que la précision des résultats obtenus par (Chl)RI soit meilleure qu'en inversion, cette méthode reste tributaire des bases d'étalonnage. Nous avons vu que le choix de ces bases de données est déterminant pour la mise au point d'un modèle robuste. FORET 1 possède une gamme de C_{ab} importante, mais le type de végétation ainsi que le stade phénologique et les conditions de développement sont peu variables en comparaison de la diversité des situations rencontrées. Il est probable que le modèle étalonné à partir de FORET 1 ne s'applique pas à de nombreuses situations.

4.3.1.2. Création d'indices avec une base de données synthétique

Une base de données synthétique a été générée sur le même principe qu'à l'échelle de la feuille. Outre les variables foliaires, elle doit tenir compte des variables décrivant la structure de la canopée et des conditions d'observation. Faute de données expérimentales, leurs propriétés statistiques reposent sur des informations recueillies dans la littérature. Pour θ_s, θ_o, ψ, LAI, θ_l, *H*, C_{bp} et SKYL, nous nous sommes basés sur les travaux de Baret et al. (2007) pour la mise au point des produits CYCLOPES développés pour le capteur VEGETATION. Le tableau 4.8 présente la distribution utilisée pour chacune des variables d'entrée de PROSAIL.

Tableau 4.8 : distribution des variables dans la base de données synthétique.

	Variable	Minimum	Maximum	Moyenne	Ecart-type	Distribution
Geométrie d'observation	θ_s	0	60	30	-	uniforme
	θ_o	0	30	15	-	uniforme
	ψ	30	300	180	-	uniforme
Structure de la canopée	LAI	0.5	8.5	4.5	-	uniforme
	θ_l	30	80	60	20	normale
	H	0.001	1	0.1	0.2	normale
Propriétés optiques foliaires	C_{ab}	0.001	90	33	19	normale
	C_{ar}	0.001	25	12.4	5.6	normale
	EWT	0.001	0.04	0.0127	3e-5	log-normale
	LMA	0.001	0.03	0.0075	0.0035	normale
	C_{bp}	0	1.5	0	0.2	normale
	N	1	2.5	1.5	0.25	normale
Sol	ρ_s	0	1	0.5	-	uniforme

Certaines gammes de variation ont été changées, notamment les conditions d'observation, afin de limiter l'effet du *hot spot* et de réduire l'angle d'observation maximal à 30° au lieu de 60°. La gamme de variation des variables distribuées normalement est respectée en utilisant des gaussiennes tronquées. La distribution de LAI est supposée uniforme bien qu'elle ne le soit pas *stricto sensu* car la co-distribution avec la teneur en chlorophylle est prise en compte. En effet, une forêt très dense a peu de chances d'être associée à une teneur en chlorophylle très faible. Pour cette raison, la gamme de variation de C_{ab} diminue linéairement avec la valeur du LAI selon la relation (Baret, 2008) :

$$C_{ab}^{*} = C_{ab\,\mathrm{mode}} + \left(C_{ab} - C_{ab\,\mathrm{mode}}\right) \times \frac{\left(LAI_{\mathrm{conv}} - LAI\right)}{LAI_{\mathrm{conv}}} \tag{4.7}$$

avec C_{ab} et LAI suivant des distributions uniformes indépendantes, $C_{ab\,\mathrm{mode}}$ la valeur modale de C_{ab} et LAI_{conv} la valeur de LAI pour laquelle cette valeur modale est atteinte. La figure 4.12 représente les distributions obtenues pour différentes valeurs de $C_{ab\,\mathrm{mode}}$ et LAI_{conv}.

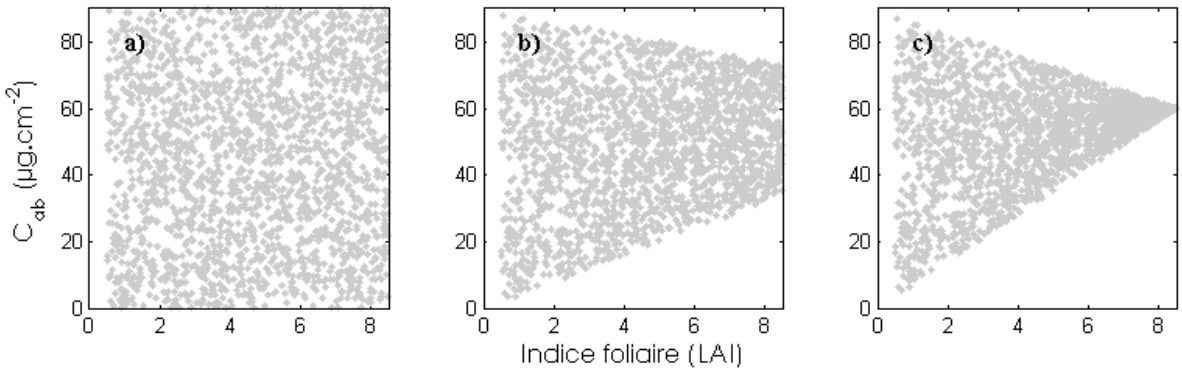


Figure 4.12 : a) distribution indépendante ; b) codistribution obtenue avec $C_{ab\ \mathrm{mode}}$=60 µg.cm^{-2} et LAI_{conv}=15 ; c) codistribution obtenue avec $C_{ab\ \mathrm{mode}}$=60 µg.cm^{-2} et LAI_{conv}=8.5.

Deux bases de données adaptées à la résolution spectrale des capteurs utilisés ont été synthétisées à partir de ces distributions. Un bruit gaussien de 0.02 de réflectance (en valeur absolue) a ensuite été appliqué aux 9000 spectres de réflectance constituant la base. Les indices mis au point pour l'estimation de C_{ab} sont généralement peu performants pour un LAI inférieur à 2 car le manque de contraste entre la réflectance VIS et NIR causé par la mauvaise définition du *red edge* tend à sous estimer C_{ab}. La distribution initialement mise au point a donc été adaptée afin d'exclure les données pour lesquelles le LAI est inférieur à 2.

4.3.1.3. Résultats

Par soucis de clarté, nous nous limiterons aux trois indices les plus performants, SR, mSR et (Chl)RI (tableau 4.9). Le RMSEP associé à (Chl)RI à l'issue de l'étalonnage est plus faible pour les mêmes raisons que celles évoquées précédemment (cf. §3.2.2.2). Le niveau du biais calculé pour les différentes bases et les différents indices est important et, à l'exception des indices SR et (Chl)RI appliqués à FONTAINEBLEAU, C_{ab} est fortement surestimé. Cela rend peu réaliste la possibilité de définir un indice applicable à une grande diversité de couverts végétaux tout en offrant une bonne précision ; cependant les échantillons de FORET 1, FOUGERES et

FONTAINEBLEAU sont compris dans l'espace défini par les points issus de la base synthétique, ce qui tend à prouver que PROSAIL est apte à simuler des spectres de réflectance réalistes (figures 4.13b et 4.13c). L'estimation de C_{ab} pour des LAI inférieurs à 2 reste peu précise avec la base CULTURE, et une partie des données de cette base n'est pas comprise dans l'espace des valeurs simulées dans le cas de l'indice (Chl)RI (figure 4.13b). L'élimination des données pour lesquelles le LAI est inférieur à 2 permet de diminuer fortement la dispersion, sans toutefois corriger le biais important. Le SEPC est alors compris entre 9.70 µg.cm^{-2} et 11.31 µg.cm^{-2} selon l'indice utilisé, tandis que CV est inférieur à celui obtenu avec FORET 1. Enfin, les longueurs d'onde sélectionnées sont proches de celles obtenues à l'échelle de la feuille alors que les modèle polynomiaux sont très différents aux deux échelles en raison de la forte dispersion à l'échelle de la canopée, due à la variabilité des situations prises en compte dans la base synthétique (figure 4.13).

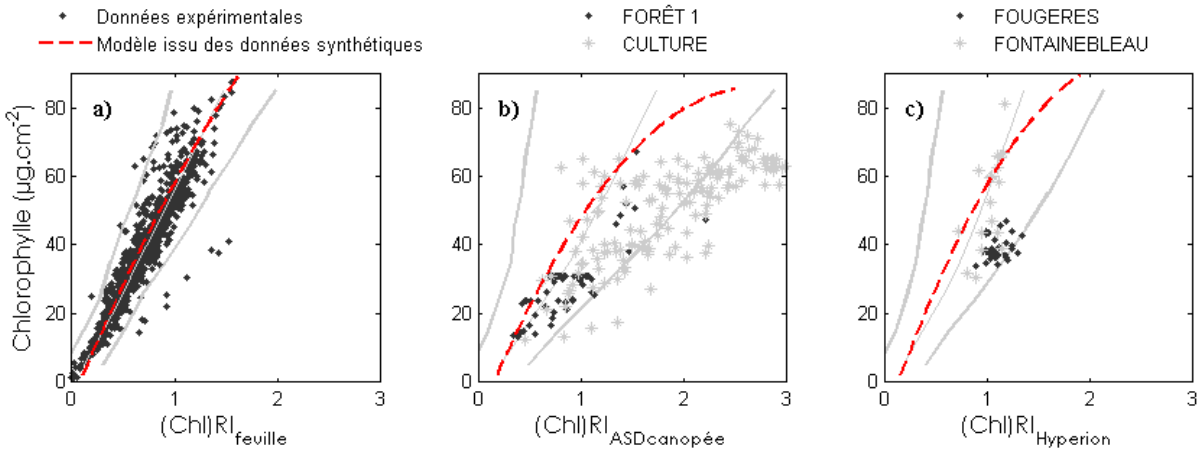


Figure 4.13 : relation entre le modèle calculé à partir de l'indice (Chl)RI et C_{ab} à l'échelle a) de la feuille, b) de la canopée (ASD) et c) de la canopée (Hyperion).

Le tableau 4.10 regroupe les résultats du réétalonnage effectué à partir de FORET 1 en utilisant les longueurs d'onde sélectionnées à l'aide du jeu de données synthétique (tableau 4.9). Les trois formes d'indices sélectionnées ont des performances équivalentes à celles de l'indice (Chl)RI de la littérature pour l'estimation de C_{ab}. L'application à FOUGERES de la relation liant la valeur de l'indice à C_{ab} fournit aussi des résultats concluants (avec un RMSEP toutefois plus élevé que celui obtenu avec l'indice de la littérature), et les modèles dérivés de mSR et (Chl)RI s'ajustent aussi mieux aux données de CULTURE. C'est sans surprise que l'application des modèles à FONTAINEBLEAU fournit des résultats biaisés. La figure 4.14 compare l'estimation de C_{ab} à la valeur mesurée après application de l'indice mSR étalonné à partir de FORET 1.

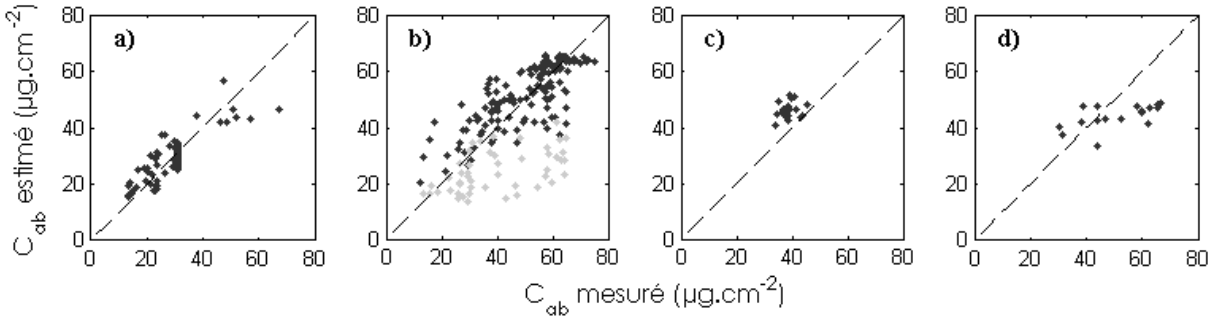


Figure 4.14 : estimation de C_{ab} avec l'indice mSR obtenu avec les données synthétiques : a) FORET 1, b) CULTURE (noir : LAI≥2 ; gris : LAI<2), c) FOUGERES ; d). FONTAINEBLEAU.

Tableau 4.9 : estimation de C_{ab} par des indices spectraux étalonnés sur la base de données synthétique.

Indices	***SR***				***mSR***				***(Chl)RI***			
λ_1	789	789	772.78	772.78	780	780	772.78	772.78	710 – 730		711.72 – 732.07	
λ_2	718	718	721.90	721.90	725	725	721.9	721.9	755 – 780		752.43 – 772.78	
λ_3	/	/	/	/	435	435	487.87	487.87	785 – 800		782.92 – 793.13	
Etalonnage												
Nb. d'échantillons	9000	9000	9000	9000	9000	9000	9000	9000	9000	9000	9000	9000
RMSEP (µg.cm^{-2})	13.08	13.08	11.15	11.15	13.66	13.66	10.3	10.3	10.90	10.90	10.61	10.61
Validation	**(1)**	**(2)**	**(3)**	**(4)**	**(1)**	**(2)**	**(3)**	**(4)**	**(1)**	**(2)**	**(3)**	**(4)**
Nb. d'échantillons	73	192	33	18	73	192	33	18	73	192	33	18
RMSEP (µg.cm^{-2})	12.38	22.20	23.67	12.12	8.32	19.15	18.17	10.88	13.11	24.05	23.65	12.18
BIAS (µg.cm^{-2})	9.46	10.02	-23.15	-5.23	4.98	9.43	-17.43	1.07	9.78	10.97	-23.08	-5.56
SEPC (µg.cm^{-2})	7.98	19.81	4.91	10.94	6.66	16.66	5.13	10.82	8.72	21.44	5.16	10.84
CV (%)	20.8	34.18	7.91	18.85	19.64	29.04	9.1	20.92	22.55	15.86	8.32	18.56

(1) : FORÊT 1 ; (2) : CULTURE ; (3) : FOUGERES ; (4) : FONTAINEBLEAU.

Tableau 4.10 : estimation de C_{ab} par des indices spectraux étalonnés sur la base FORET 1 en utilisant les longueurs d'onde sélectionnées par la base de données synthétique.

Indices	***SR***			***mSR***			***(Chl)RI***		
Etalonnage									
Nb. d'échantillons	73			73			73		
RMSEP (µg.cm^{-2})	5.68			5.49			5.69		
Validation	**(1)**	**(2)**	**(3)**	**(1)**	**(2)**	**(3)**	**(1)**	**(2)**	**(3)**
Nb. d'échantillons	192	33	18	192	33	18	192	33	18
RMSEP (µg.cm^{-2})	14.84	7.26	24.17	12.68	7.93	14.15	14.87	4.93	21.95
BIAS (µg.cm^{-2})	-6.01	-6.46	-21.06	-2.69	7.02	-8.44	-5.54	-3.52	-18.45
SEPC (µg.cm^{-2})	13.57	3.32	11.87	12.39	3.69	11.36	13.80	3.45	11.88
CV (%)	28.31	8.52	22.47	25.84	9.46	21.5	28.80	8.84	22.5

(1) : CULTURE ; (2) : FOUGERES ; (3) : FONTAINEBLEAU.

L'utilisation d'une base de données synthétique à l'échelle de la canopée améliore donc l'estimation de C_{ab} par rapport à l'inversion sans information *a priori* : les tableaux 4.5 et 4.9 montrent que l'indice mSR est le meilleur pour toutes les bases de données, à l'exception de FOUGERES. Une fois étalonné à partir de FORET 1 pour permettre la comparaison avec l'indice (Chl)RI de la littérature, l'indice mSR mis au point à l'aide des données synthétiques produit encore une fois de meilleurs résultats sur toutes les bases de données, sauf FOUGERES. L'imprécision s'explique par une estimation biaisée de C_{ab}, puisqu'une fois corrigé, le SEPC calculé pour chacun des deux indices est très proche (3.37 $\mu g.cm^{-2}$ contre 3.69 $\mu g.cm^{-2}$).

En raison du niveau d'erreur importante sur les couverts ayant un LAI inférieur à 2, il est difficile de proposer un indice étalonné sur une base synthétique et susceptible d'estimer la teneur en chlorophylle foliaire avec précision pour des couverts variés.

4.3.2. Estimation du LAI

Nous avons de même cherché à déterminer un indice sensible au LAI : après avoir présenté les indices disponibles dans la littérature, nous tentons de les améliorer à partir d'une base de données synthétique, identique à celle présentée précédemment (cf. §4.3.1 et tableau 4.8).

4.3.2.1. Performances des indices de la littérature

L'indice référent pour l'estimation du LAI est construit comme une différence de réflectances (le Maire et al., 2008) :

$$D_{LAI} = \left(R_{1725} - R_{970}\right) \tag{4.8}$$

Il ne peut pas s'appliquer aux données de la base CULTURE dont le domaine spectral est limité à 1000 nm. Les résultats obtenus après étalonnage à partir des données de FORET 1 sont présentés dans le tableau 4.11 et la figure 4.15.

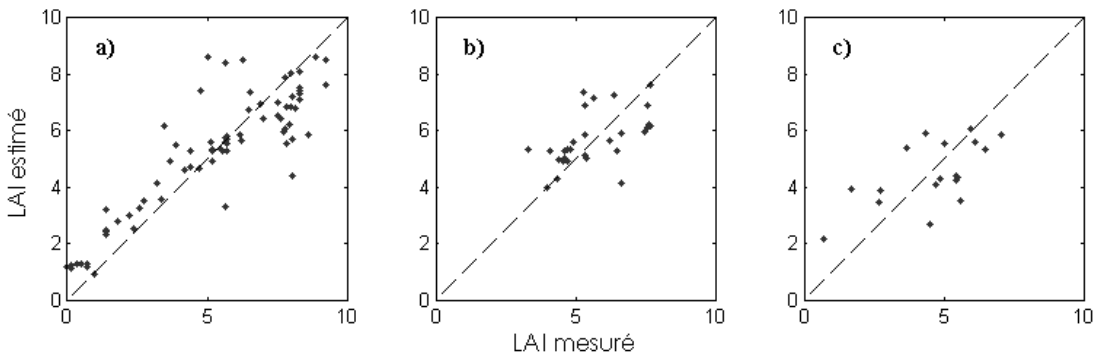


Figure 4.15 : estimation du LAI avec l'indice D_{LAI} (le Maire et al., 2008): a) FORET 1 (base d'étalonnage), b) FOUGERES et c) FONTAINEBLEAU

Ils sont meilleurs que ceux obtenus par inversion de PROSAIL (tableau 4.6) et le LAI ne sature pas pour des valeurs supérieures à 4. Cet indice pose néanmoins deux problèmes : d'une part la contribution de l'eau à 1725 nm n'est pas négligeable ce qui peut diminuer son efficacité

selon la valeur d'EWT, et d'autre part, de nombreux capteurs hyperspectraux opérationnels ou en projet (CAO α, SENTINELLE 3, VENμS) auxquels nous nous intéressons dans la suite de ce travail ne contient pas ce domaine de longueurs d'onde. Nous nous orientons donc vers un indice dont les bandes spectrales s'arrêtent à 1000 nm.

Tableau 4.11 : estimation de LAI par l'indice D_{LAI} (le Maire et al., 2008).

	FORET 1	*CULTURE*	*FOUGERES*	*FONTAINEBLEAU*
Nombre d'échantillons	81	195	29	18
RMSEP (μg.cm^{-2})	1.28	N/A	1.1	1.29
BIAS (μg.cm^{-2})	0	N/A	0.05	-0.1
SEPC (μg.cm^{-2})	1.28	N/A	1.1	1.28
CV (%)	26.24	N/A	19.57	27.93

4.3.2.2. Résultats

Les d'indices classiques (tableau 3.6) sont testés pour l'ensemble des combinaisons du domaine de longueurs d'onde compris entre 400 nm et 1000 nm. En raison de la taille importante du domaine exploré, il a été nécessaire d'appliquer des bandes spectrales étroites à l'indice (LAI)RI qui s'écrit alors :

$$(LAI)\,RI = \left(\frac{1}{R_{\lambda_1}} - \frac{1}{R_{\lambda_2}}\right) \times R_{\lambda_3} \tag{4.9}$$

Une combinaison de longueurs d'onde optimale a été déterminée pour chaque type de capteur, spectromètre de terrain et capteur Hyperion. (LAI)RI apparaît comme étant l'indice le plus performant, aussi seuls les résultats obtenus avec cet indice sont présentés (tableau 4.12 et figure 4.16).

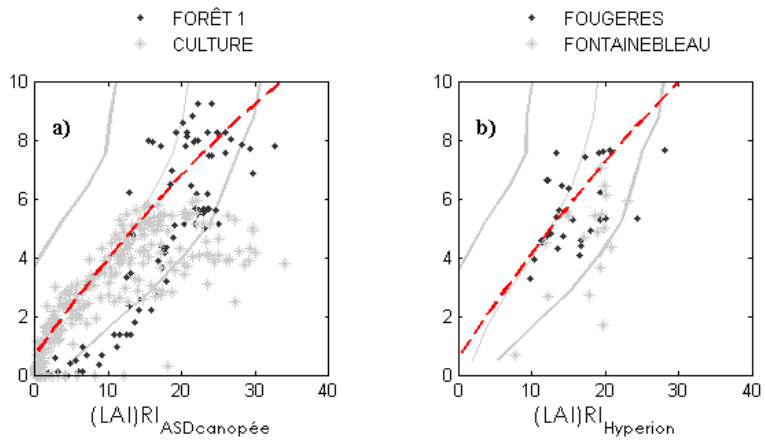


Figure 4.16 : relation entre le modèle calculé à partir de (LAI)RI et LAI pour le capteur a) ASD et b) Hyperion.

Cet indice est moins précis que celui étalonné à partir de données expérimentales (équation 4.7), même après un réajustement de l'étalonnage à partir des données expérimentales de la base FORET 1. Il fournit néanmoins une meilleure indication sur le LAI que l'inversion du modèle dans le cas FORET 1 et les résultats sont très proches pour les autres bases.

Tableau 4.12 : estimation de LAI par l'indice (LAI)RI étalonné sur la base de données synthétique.

λ1 (nm)	680		671.02	
λ2 (nm)	720		721.9	
λ3 (nm)	910		915.23	
Etalonnage				
Nombre d'échantillons	9000	9000	9000	9000
RMSEP	0.94	0.94	0.98	0.98
Validation	***FORET 1***	***CULTURE***	***FOUGERES***	***FONTAINEBLEAU***
Nombre d'échantillons	73	195	29	18
RMSEP	2.09	1.58	1.35	2.39
BIAS	-1.27	-0.85	-0.37	-1.92
SEPC	1.66	1.33	1.3	1.41
CV (%)	26.78	32.38	21.68	21.73

4.4. Inversion de PROSAIL avec information *a priori*

L'inversion du modèle PROSAIL sans information *a priori* a mis en lumière une estimation erronée de plusieurs variables. La mauvaise évaluation d'EWT a peu d'influence sur l'estimation de la teneur en pigments, mais la mauvaise détermination de variables comme le paramètre de structure *N* ou bien le LMA peut dégrader l'estimation du LAI ou de θ_l qui eux-mêmes altèrent l'estimation de la teneur en pigments. Nous allons donc utiliser les informations à notre disposition afin de mieux contraindre l'inversion.

4.4.1. Information a priori disponible

Pour définir l'information *a priori* disponible, nous supposons que les distributions associées aux variables foliaires (EWT, LMA et N) sont les mêmes à l'échelle de la feuille et de la canopée. L'estimation de C_{ab} et du LAI à l'aide des indices spectraux mis au point avec la base de données synthétique est utilisée comme information *a priori* (tableaux 4.9 et 4.12, figures 4.13 et 4.16). Bien que d'une précision limitée, cette estimation fournit une information plus précise qu'une simple distribution théorique de C_{ab} et de LAI puisqu'elle s'adapte à chaque mesure. Nous n'allons donc utiliser aucune information provenant de données expérimentales en choisissant le modèle d'estimation de C_{ab} et de LAI fourni par la base de données synthétique et les indice (Chl)RI et (LAI)RI. L'écart type associé à la valeur estimée de ces deux variables est assez élevé : il est fixé à 20 $\mu g.cm^{-2}$ pour C_{ab} et 2 pour le LAI afin de rendre compte du manque de précision de l'estimation *a priori*. Les résultats présentés sont obtenus après inversion de PROSAIL sur des spectres de réflectance jusqu'à 1000 nm et neuf variables sont estimées en même temps.

Afin de prendre en compte les différents types d'information *a priori* nous reformulons la forme de la fonction de mérite utilisée lors de l'inversion (aucune corrélation entre les différentes variables n'étant prise en compte, il est inutile d'exprimer cette fonction sous forme matricielle) :

$$\chi^2 = J_0 + \beta \left[\sum_j \left(\frac{V_D^j - \overline{V_{D,prior}^j}}{\sigma_{D,prior}^j} \right)^2 + \sum_k \left(\frac{V_{index}^k - V_{index,prior}^k}{\sigma_{index,prior}^k} \right)^2 \right] \tag{4.10}$$

où j désigne les variables pour lesquelles l'information *a priori* est définie à partir d'une distribution empirique (EWT, LMA, N, ALA, C_{bp} et θl) et k celles pour lesquelles elle provient de l'application d'un indice spectral (C_{ab} et LAI). $\overline{V_{D,prior}^j}$ désigne la valeur moyenne de la distribution expérimentale observée et $\sigma_{D,prior}^j$ son écart type. $V_{index,prior}^k$ est la valeur spécifique à chaque échantillon estimée par l'indice et $\sigma_{index,prior}^k$ représente l'écart type associé à cette estimation. Le coefficient de pondération β associé à ces deux types d'information est identique.

4.4.2. Résultats

4.4.2.1. Données mesurées avec un spectromètre de terrain

FORET 1 : l'inversion est fortement améliorée par rapport à une inversion sans information *a priori* (tableau 4.13). La figure 4.17 compare les résultats de l'estimation de C_{ab} avec et sans information *a priori* en fixant β = 2. Ils sont meilleurs que ceux de le Maire et al. (2008) qui obtiennent un RMSEP de 8.2 µg.cm^{-2} à partir du même jeu de données.

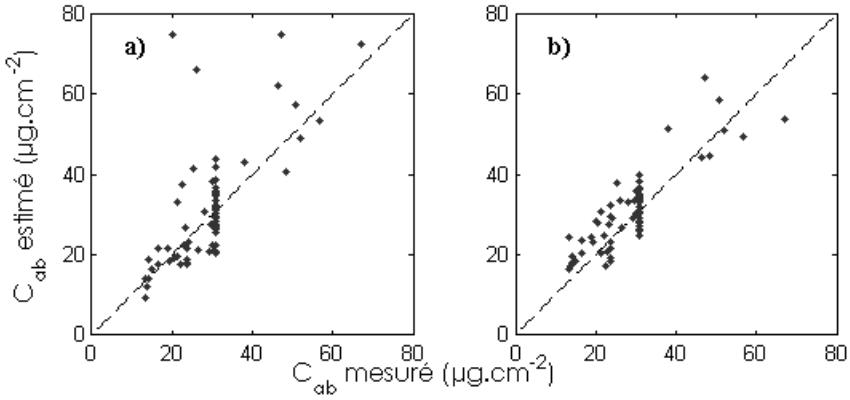


Figure 4.17 : comparaison des résultats obtenus pour l'estimation de C_{ab} a) sans information *a priori* et b) avec information *a priori*.

Tableau 4.13 : comparaison des performances des trois méthodes d'estimation de C_{ab} sur FORET 1.

Méthode	*Inversion sans information a priori*	*Indice spectral mSR*	*Inversion avec information a priori*
Nombre d'échantillons	73	73	73
RMSEP (µg.cm^{-2})	10.42	8.32	5.66
BIAS (µg.cm^{-2})	1.81	4.98	1.85
SEPC (µg.cm^{-2})	10.26	6.66	5.34
CV (%)	35.50	19.64	18.37

Les valeurs fournies pour l'estimation de C_{xc} montrent une corrélation avec C_{ab} plus faible que lors de l'inversion sans information *a priori* (R^2 = 0.38). En l'absence de vérité terrain pour C_{xc}, il n'est pas possible de conclure sur la qualité de ces estimations. Cependant le rapport *Chl/Car* obtenu avec ou sans information *a priori* laisse supposer un biais important conduisant à une surestimation de C_{xc} de l'ordre de 70% (figure 4.18). Certains facteurs non pris en compte (branches, etc.) ou mal pris en compte (sol, effets atmosphériques, etc.) par le modèle peuvent expliquer cet écart.

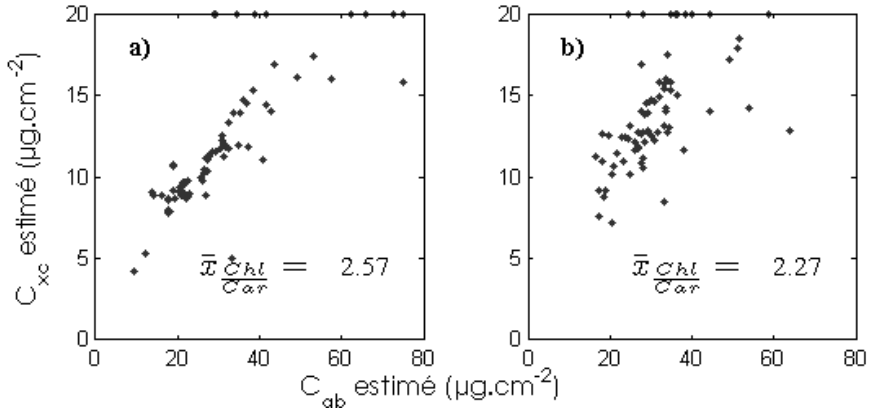


Figure 4.18 : relation entre C_{ab} à C_{xc} estimés par inversion a) sans information *a priori* et b) avec information *a priori*.

L'estimation du LAI est elle aussi améliorée puisque l'information *a priori* réduit (et même inverse légèrement) le biais et limite l'effet de saturation décrit précédemment pour des LAI supérieurs à 4 (cf. §4.2). Une surestimation du LAI est même observée pour valeurs inférieures à 4 (figure 4.19 et tableau 4.14). Le RMSEP est de 1.43 pour β = 0.75. Les performances de cette inversion sont donc très proches de celles obtenues avec l'indice D_{LAI} directement étalonné à partir de la base FORET 1 (tableau 4.11).

Tableau 4.14 : comparaison des performances des trois méthodes d'estimation du LAI sur FORET 1.

Méthode	***Inversion sans information a priori***	***Indice spectral (LAI)RI***	***Inversion avec information a priori***
Nombre d'échantillons	81	81	81
RMSEP (µg.cm^{-2})	2.67	2.09	1.43
BIAS (µg.cm^{-2})	-1.79	-1.27	0.55
SEPC (µg.cm^{-2})	1.98	1.66	1.30
CV (%)	40.43	26.78	26.94

La figure 4.20 montre l'influence de β sur le RMSEP obtenu lors de l'estimation de la teneur en chlorophylle et du LAI. La valeur optimale pour chacune de ces deux variables est située entre 0.75 et 2.

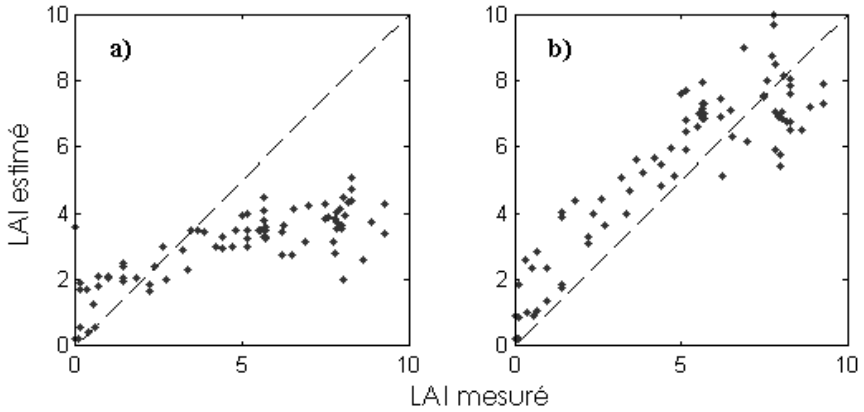


Figure 4.19 : estimation du LAI sur FORET 1 par inversion de PROSAIL a) sans information *a priori* et b) avec information *a priori*.

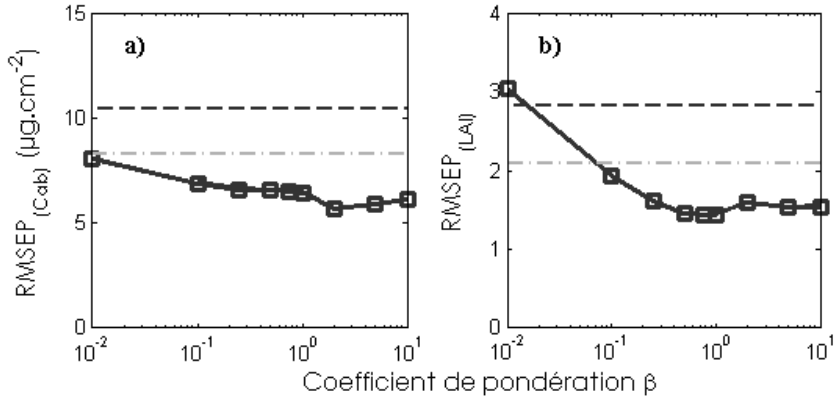


Figure 4.20 : estimation de (a) C_{ab} et de (b) LAI sur FORET 1 en fonction du coefficient β (pointillés noirs : RMSEP obtenu lors de l'inversion sans information *a priori* ; pointillés gris : RMSEP de l'information *a priori*).

CULTURE : malgré les faibles performances du modèle fixant l'information *a priori* relative à la variable C_{ab} sur la base CULTURE, les résultats de l'inversion sont bien meilleurs. D'une part la proportion de spectres de réflectance pour lesquelles l'estimation de C_{ab} converge atteint 80% (avec β = 0.01) contre 35% sans information *a priori*. De plus, le RMSEP diminue de plus de 30%. Le tableau 4.15 compile les résultats de l'estimation de C_{ab} par trois méthodes. L'inversion avec information *a priori* fournit un RMSEP plus faible que celui obtenu en utilisant un indice spectral de la littérature (cf. tableau 4.7).

Tableau 4.15 : comparaison des performances des trois méthodes d'estimation de C_{ab} sur CULTURE.

Méthode	***Inversion sans information a priori***	***Indice spectral mSR***	***Inversion avec information a priori***
Nombre d'échantillons	172	145	172
RMSEP (µg.cm^{-2})	21.07	19.34	12.98
BIAS (µg.cm^{-2})	15.88	16.74	–0.13
SEPC (µg.cm^{-2})	13.85	9.70	12.98
CV (%)	29.00	14.4	28.14

L'estimation du LAI est fortement améliorée par l'utilisation d'information *a priori* (tableau 4.16 et figure 4.21) et le RMSEP est inférieur à 1 pour une valeur de β définie entre 0.1 et 1. L'estimation optimale de LAI présentée ci-dessous est obtenue pour β = 0.25. Il est intéressant de noter que l'information *a priori* contribue fortement à cette amélioration alors que sa précision est identique à la précision de l'inversion sans information *a priori*.

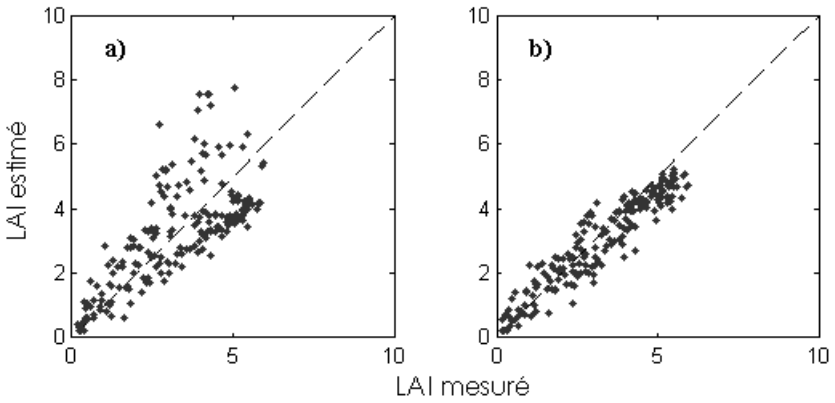


Figure 4.21 : estimation du LAI de la base CULTURE par inversion de PROSAIL a) sans information *a priori* et b) avec information *a priori*.

Tableau 4.16 : comparaison des performances des trois méthodes d'estimation du LAI sur CULTURE.

Méthode	***Inversion sans information a priori***	***Indice spectral (LAI)RI***	***Inversion avec information a priori***
Nombre d'échantillons	195	195	195
RMSEP	1.57	1.58	0.62
BIAS	0.37	-0.85	-0.22
SEPC	1.53	1.33	0.58
CV (%)	61.09	32.38	17.77

La figure 4.22 représente l'évolution du RMSEP en fonction de β lors de l'estimation de C_{ab} et LAI. La pondération optimale de l'information *a priori* pour l'estimation de C_{ab} et du LAI est donc différente. Cependant, quelle que soit la valeur fixée pour β entre 0.01 et 5, l'estimation de ces deux variables est meilleure que lorsque aucune information *a priori* n'est utilisée.

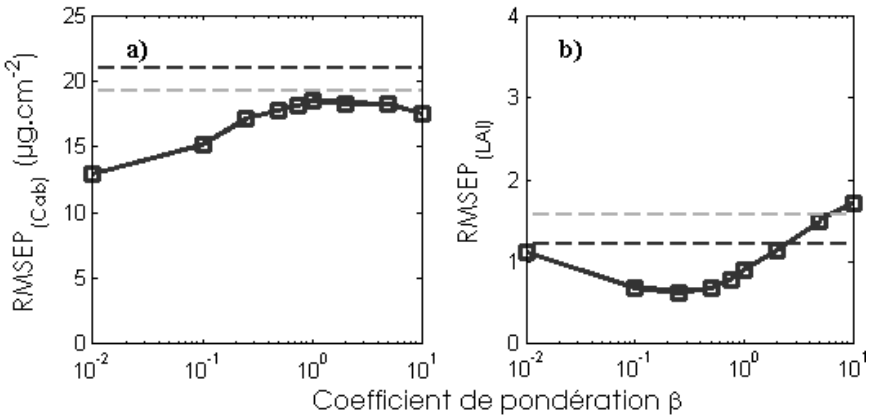


Figure 4.22 : estimation de (a) C_{ab} et de (b) LAI sur CULTURE en fonction du coefficient β (pointillés noirs : RMSEP obtenu lors de l'inversion sans information *a priori* ; pointillés gris : RMSEP de l'information *a priori*).

Les bases FORET 1 et CULTURE ont été acquises par des radiomètres similaires et ont donc la même résolution spectrale. Les incertitudes de mesure sont supposées équivalentes. On remarque malgré tout une réaction différent à l'utilisation d'information *a priori*, particulièrement pour l'estimation de C_{ab}. La couverture nuageuse importante lors de certaines mesures de CULTURE pourraient expliquer les mauvais résultats. Une valeur de β comprise entre 0.25 et 1 semble être un bon compromis pour cette résolution spectrale.

4.4.2.2. Données Hyperion

FOUGERES : contrairement aux résultats précédents, l'estimation de C_{ab} de FOUGERES en utilisant l'information *a priori* n'est pas meilleure. En effet le RMSEP reste élevé même pour une très faible valeur de β. Il existe cependant une valeur optimale estimée à 0.1 pour laquelle le RMSEP associé à l'estimation de C_{ab} atteint un minimum (tableau 4.17). Comme cela a déjà été observé en appliquant des indices, le biais est très important. Pour cette raison, la valeur du SEPC est aussi portée sur la figure 4.23. L'estimation de C_{xc} ne montre pas de corrélation significative avec C_{ab} et échoue pour plupart des données. Le tableau 4.18 montre que l'estimation du LAI n'est pas, elle aussi, améliorée par l'utilisation d'information *a priori*.

Tableau 4.17 : comparaison des performances des trois méthodes d'estimation de C_{ab} sur FOUGERES.

Méthode	*Inversion sans information a priori*	*Indice spectral mSR*	*Inversion avec information a priori*
Nombre d'échantillons	33	33	33
RMSEP (µg.cm^{-2})	9.14	18.17	14.81
BIAS (µg.cm^{-2})	–3.95	–17.43	14.08
SEPC (µg.cm^{-2})	8.25	5.13	4.61
CV (%)	21.17	9.1	11.83

Tableau 4.18 : comparaison des performances des trois méthodes d'estimation du LAI sur FOUGERES.

Méthode	*Inversion sans information a priori*	*Indice spectral (LAI)RI*	*Inversion avec information a priori*
Nombre d'échantillons	29	29	29
RMSEP	1.28	1.35	1.33
BIAS	-0.67	-0.37	0.18
SEPC	1.09	1.30	1.33
CV (%)	20.85	21.68	23.52

La figure 4.23 montre l'évolution du RMSEP pour l'estimation de C_{ab} et du LAI : $\beta = 0.1$ permet d'obtenir une estimation optimale de C_{ab} et une estimation presque optimale du LAI. On constate que la valeur du RMSEP est très importante lorsque β est très faible. Ces valeurs contradictoires avec celles de l'inversion sans information *a priori* sont dues à la valeur d'initialisation des variables lors de l'inversion : même lorsque $\beta = 0$ lors de l'inversion avec information *a priori*, la valeur initiale de C_{ab} et LAI est fixée par la valeur de l'indice associé.

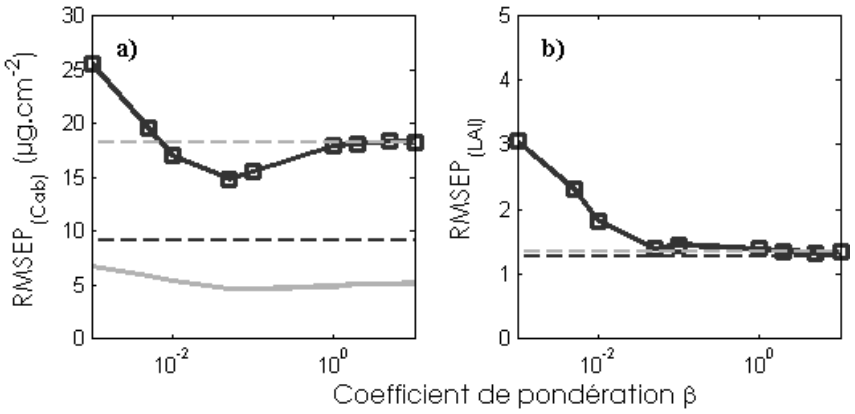


Figure 4.23 : estimation de (a) C_{ab} et de (b) LAI sur FOUGERES en fonction du coefficient β (pointillés noirs : RMSEP obtenu lors de l'inversion sans information *a priori* ; pointillés gris : RMSEP de l'information *a priori ;* trait gris : SEPC obtenu lors de l'inversion avec information *a priori*).

FONTAINEBLEAU : l'information *a priori* sur C_{ab} fournie par l'indice permet d'améliorer l'inversion mais le RMSEP n'est pas significativement différent de celui de l'indice quelle que soit la valeur de β (tableau 4.19 et figure 4.24a). L'estimation de C_{xc} ne montre pas de corrélation significative avec C_{ab} et l'inversion diverge sur la quasi-totalité des données pour cette variable. L'amélioration apportée à l'estimation du LAI est légèrement meilleure, mais là encore la valeur de β n'influe pas beaucoup sur les résultats de l'inversion (tableau 4.20 et figure 4.24b).

Tableau 4.19 : comparaison des performances des trois méthodes d'estimation de C_{ab} sur FONTAINEBLEAU.

Méthode	*Inversion sans information a priori*	*Indice spectral mSR*	*Inversion avec information a priori*
Nombre d'échantillons	18	18	18
RMSEP (µg.cm^{-2})	18.92	10.88	10.19
BIAS (µg.cm^{-2})	0.39	1.07	–0.33
SEPC (µg.cm^{-2})	18.92	10.82	10.19
CV (%)	35.82	20.92	19.28

Tableau 4.20 : comparaison des performances des trois méthodes d'estimation de LAI sur FONTAINEBLEAU.

Méthode	*Inversion sans information a priori*	*Indice spectral mSR*	*Inversion avec information a priori*
Nombre d'échantillons	18	18	18
RMSEP	2.06	2.39	1.72
BIAS	–1.56	–1.92	0.63
SEPC	1.33	1.41	1.60
CV (%)	29.07	21.73	34.96

Proposer une valeur optimale de β pour les données Hyperion est périlleux étant donné que les figures 4.23 et 4.24 ne présentent pas de similitudes évidentes. Toutefois une valeur de 0.1 améliore très nettement les résultats associés à FOUGERES sans pour autant dégrader ceux de FONTAINEBLEAU, par rapport à une inversion sans information *a priori*.

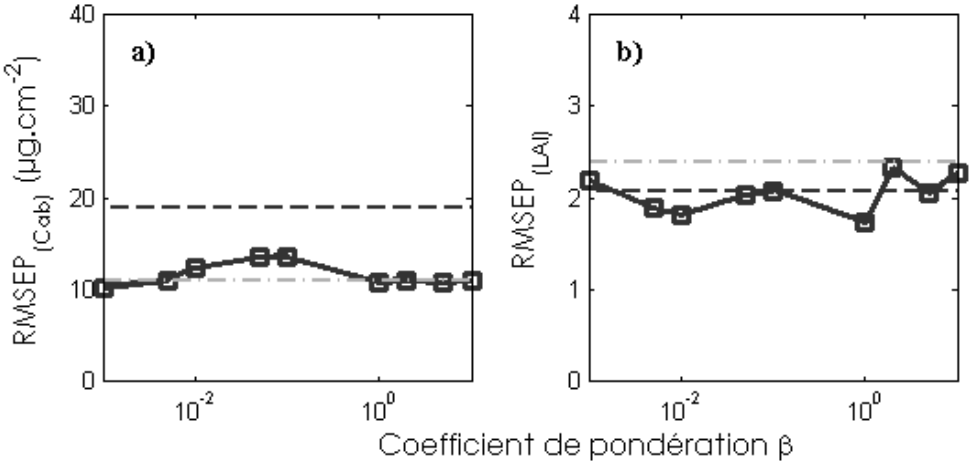


Figure 4.24 : estimation de (a) C_{ab} et de (b) LAI sur FONTAINEBLEAU en fonction du coefficient β. (pointillés noirs : RMSEP obtenu lors de l'inversion sans information *a priori* ; pointillés gris : RMSEP de l'information *a priori*).

4.5. Conclusion

Ce chapitre confirme que l'inversion de PROSAIL sur des spectres de réflectance de la canopée ne permet pas une estimation précise de nombreuses variables (LMA, N, EWT) sans l'introduction d'une information *a priori*, ce qui entraîne une moins bonne estimation de C_{ab} et LAI. La mise au point d'indices spectraux à partir d'une base de données simulée par PROSAIL fournit une information *a priori* sur C_{ab} et LAI, complétée par les distributions de EWT, LMA et *N* issues des mesures expérimentales à l'échelle de la feuille. La valeur définie *a priori* pour C_{ab} et LAI est peu précise en comparaison avec celle obtenue avec un indice spectral ajusté à partir de données expérimentales, mais meilleure dans bien des cas que l'inversion sans information *a priori*. Malgré cela, la méthode mise au point permet de s'affranchir d'un ajustement sur des mesures expérimentales qui peut lui aussi conduire à des erreurs importantes. A l'issue de ce travail, on conclut que l'utilisation de ce type d'information *a priori* améliore nettement l'estimation de C_{ab} et LAI, en particulier pour les données ayant une haute résolution spectrale.

Le choix de β pondérant l'information *a priori* est théoriquement lié la résolution spectrale du capteur. Les spectres de réflectance mesurés à l'aide d'un spectromètre de terrain (résolution spectrale = 1 nm) nécessitent une valeur β comprise entre 0.1 et 1 pour obtenir l'estimation la plus précise de C_{ab} et LAI, alors que l'inversion des données Hyperion (résolution spectrale moyenne = 12 nm) permet une estimation optimale de C_{ab} pour β compris entre 0.01 et 0.1. Les résultats obtenus pour l'estimation de C_{xc} sont peu significatifs et il semble que cette variable soit fortement surestimée lors de l'inversion. Une étude plus approfondie avec de nouvelles données s'impose pour déterminer la capacité de PROSAIL à estimer la teneur en caroténoïdes à l'échelle de la canopée.

Chapitre 5 :

Mise en place d'une méthode opérationnelle pour l'estimation de la teneur en chlorophylle foliaire et du LAI

Ce chapitre applique la méthode exposée au chapitre précédent à des images hyperspectrales aéroportées et satellite. Nous présentons d'abord les résultats obtenus avec les capteurs de la plateforme aéroportée CAO (*Carnegie Airborne Observatory*) ; nous dégradons ensuite les données CAO afin de simuler des images VENμS (*Vegetation and Environment Monitoring New Micro-Satellite*), satellite franco-israélien dont le lancement est programmé pour 2011 et SENTINELLE-3. Les deux missions s'inscrivent dans le cadre du programme GMES de surveillance globale pour l'environnement et la sécurité. Dédiées au suivi de la végétation, elles préparent la mise en place d'un observatoire opérationnel pour la surveillance de l'environnement et la gestion des ressources naturelles.

5.1. Analyse des données aéroportées CAO

5.1.1. Description des données

Les données acquises dans le cadre du projet *Spectranomics* ont été fournies par Gregory Asner (Stanford University). Elles proviennent de la plateforme aéroportée CAO (http://cao.stanford.edu/). Le système est composé de deux capteurs hyperspectraux couplés à un LiDAR : CAO α et CAO β. Ce dernier possède les mêmes caractéristiques spectrales que le capteur AVIRIS (*Airborne Visible and Infrared Imaging Spectrometer*). Lors d'une campagne de mesure effectuée entre janvier et février 2007, ces deux capteurs ont acquis une série d'images de la forêt humide hawaïenne (Asner et al., 2007). Une image capturée par chacun des capteurs sera étudiée dans ce chapitre. L'image du CAO α provient du *Hawaii Volcanoes National Park* et a une taille de 686 par 718 pixels. L'image enregistrée par le CAO β provient de la réserve forestière de *Laupahoehoe* et a une taille de 273 par 324 pixels. Seules les données radiométriques ainsi que la géométrie de prise de vue nous ont été fournies, aucune vérité terrain n'étant disponible. Le tableau 5.1 reprend les caractéristiques des deux images. Il est possible d'affiner la résolution spectrale du CAO α, comme les caractéristiques affichées sur le site internet dédié le sous-entendent, au prix d'une dégradation du rapport signal/bruit. Les figures 5.1 et 5.2 présentent les deux images ainsi que le masque associé éliminant les zones ombragées.

Tableau 5.1 : caractéristiques spectrale et spatiale des capteurs CAO α et CAO β.

	Nombre de bandes spectrales	***Domaine (nm)***	***FWHM (nm)***	***Résolution spatiale au sol (m)***
CAO α	72	368-1041	9.2-9.4	0.1-1.5
CAO β	218	366-2497	9.15-11.93	3-4

L'utilisation du masque entraîne l'élimination d'environ 50 % des pixels de l'image acquise par le CAO α et 43 % des pixels de l'image acquise par le CAO β. Malgré cela, de nombreux pixels possédant une information spectrale située en dehors de l'espace des valeurs modélisables subsistent. Leur réflectance est très faible sur l'ensemble du domaine spectral et il n'est pas possible d'inverser PROSAIL sur ces données (figure 5.3).

Figure 5.1 : image acquise par le capteur CAO α :couleurs vraies (à gauche) et masque (à droite).

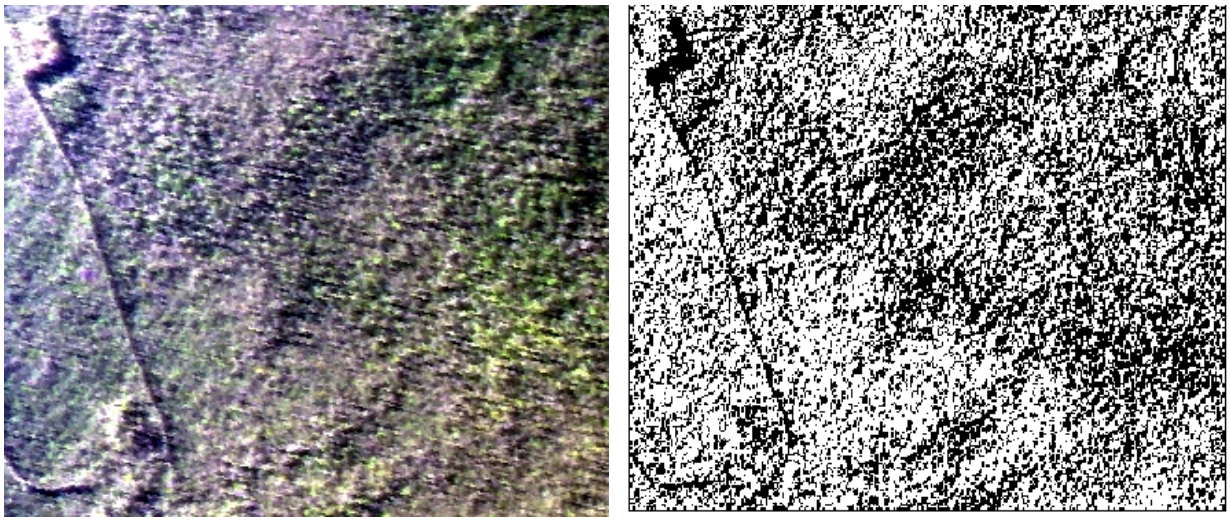


Figure 5.2 : image acquise par le capteur CAO β :couleurs vraies (à gauche) et masque (à droite).

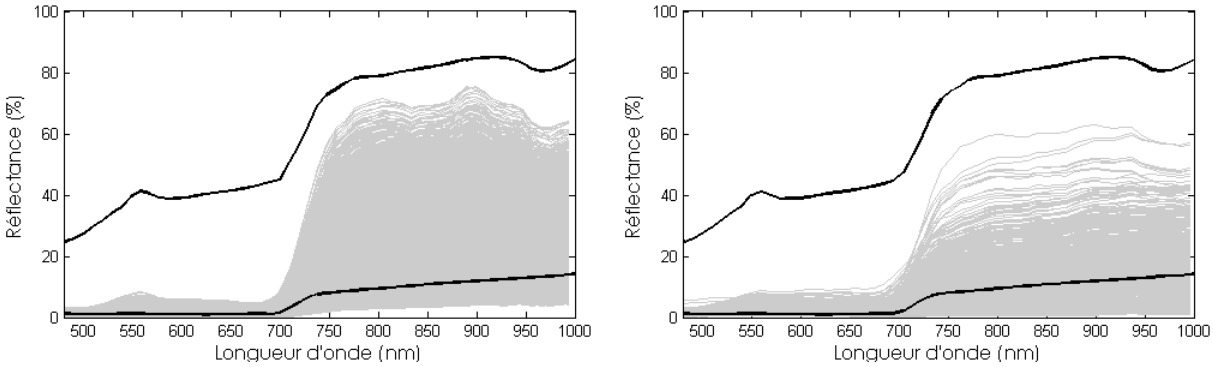


Figure 5.3 : comparaison entre l'espace des valeurs modélisées par PROSAIL et les spectres de réflectance de la canopée acquis par les capteurs CAO α (à gauche) et CAO β (à droite).

L'étude préalable des données met en évidence des niveaux de réflectance particulièrement faibles (figure 5.4). La réflectance moyenne NIR des données non masquées est de 20% à 25% pour le CAO α et elle est inférieure à 15% pour le CAO β, ce qui représente la valeur de réflectance minimum modélisable par PROSAIL. Ceci présage une inversion du modèle délicate… De plus la réflectance mesurée pour les longueurs d'onde inférieures à 500 nm est très faible, ce qui compromet l'utilisation de l'indice mSR pour définir une valeur *a priori* de C_{ab} en raison de l'utilisation ce domaine de longueurs d'onde par l'indice. C'est pourquoi un indice de la forme (Chl)RI sera préféré.

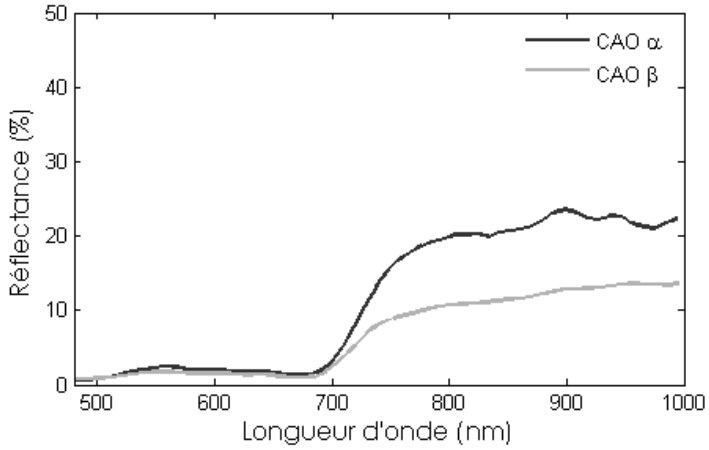


Figure 5.4 : réflectance moyenne des données acquises par les capteurs CAO.

5.1.2. Définition de l'information a priori

5.1.2.1. Estimation de la teneur en chlorophylle

Un indice spectral de la forme (Chl)RI a été mis au point pour chacun des capteurs CAO α et CAO β à partir d'un jeu de données synthétique identique à celui utilisé au chapitre précédent et adapté à la résolution spectrale des capteurs. La figure 5.5 représente les modèles d'estimation de C_{ab} issus des données synthétiques adaptés à l'indice (Chl)RI et le tableau 5.2 regroupe leurs caractéristiques pour chaque capteur. Le RMSEP calculé avec la base synthétique est de 10.56 µg.cm^{-2} pour le CAO α et 10.54 µg.cm^{-2} pour le CAO β.

Tableau 5.2 : modèles mis au point pour l'estimation de C_{ab} à partir de données du CAO α et du CAO β.

	Forme de l'indice	*Equation de l'indice*
CAO α	$\left(\frac{1}{R_{709.7-728.6}}-\frac{1}{R_{757.1-766.6}}\right)\times R_{776.1-804.5}$	$C_{ab}=-12.47\times(Chl)RI^2+70.95\times(Chl)RI-10.88$
CAO β	$\left(\frac{1}{R_{714.1-723.8}}-\frac{1}{R_{753.1-772.6}}\right)\times R_{782.4-801.9}$	$C_{ab}=-11.96\times(Chl)RI^2+67.86\times(Chl)RI-10.06$

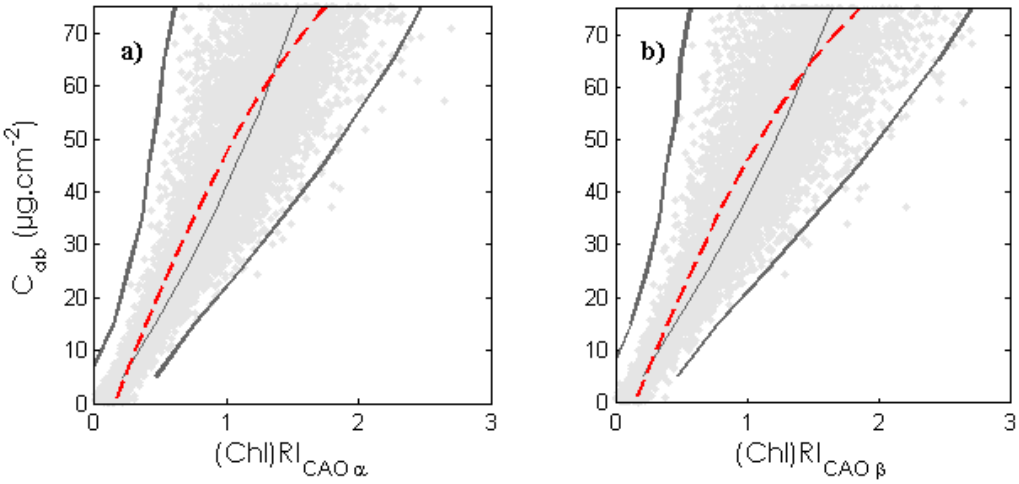


Figure 5.5 : modèle d'estimation *a priori* de C_{ab} (pointillés rouges) mis au point à partir de données synthétiques (points gris) et adapté a) au CAO α et b) au CAO β. Le trait fin représente la valeur moyenne et les traits gras délimitent l'espace défini par trois fois la valeur de l'écart type.

Les figures 5.6 et 5.7 représentent les cartes de teneur en chlorophylle foliaire dérivées des images du CAO α et du CAO β ainsi que la distribution de C_{ab} associée. Les résultats du CAO α sont concluants : bien que la valeur estimée de C_{ab} semble importante (la moyenne sur l'ensemble de la carte est de 56.4 µg.cm^{-2}), la distribution est gaussienne et la gamme de C_{ab} représentée est similaire à celle de la base de données HAWAII collectée sur la même zone. La résolution spatiale très fine du capteur permet de différencier les cimes des arbres et d'observer la variabilité au sein d'un même arbre.

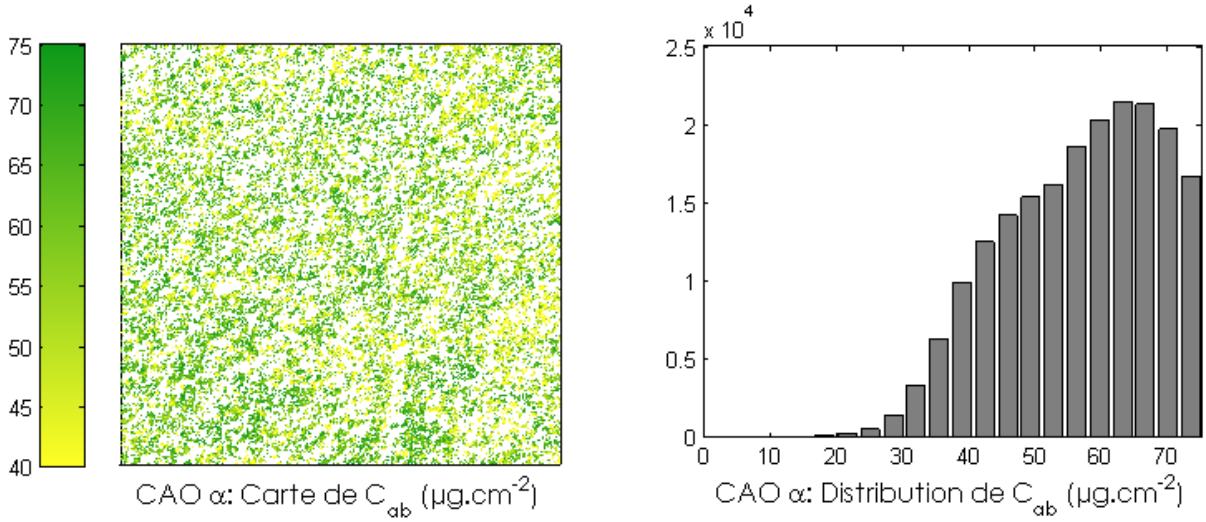


Figure 5.6 : carte et distribution de C_{ab} obtenues avec les données du CAO α en appliquant l'indice (Chl)RI étalonné sur de données synthétiques.

La résolution spatiale plus grossière du CAO β autorise une interprétation différente : plusieurs zones ressortent, caractérisées par une teneur en chlorophylle homogène. Ainsi la zone située au nord-est de l'image apparaît plus riche en chlorophylle que le secteur nord-ouest. Cette différence s'observe plus à l'œil nu sur l'image en couleurs vraies, sans qu'il soit possible

d'interpréter la pertinence de ces résultats. La distribution de C_{ab} est assimilable à une gaussienne centrée sur 52.2 µg.cm^{-2}. Cette distribution et la gamme de teneurs en chlorophylle présente sont réalistes, toujours d'après les données de la base HAWAII.

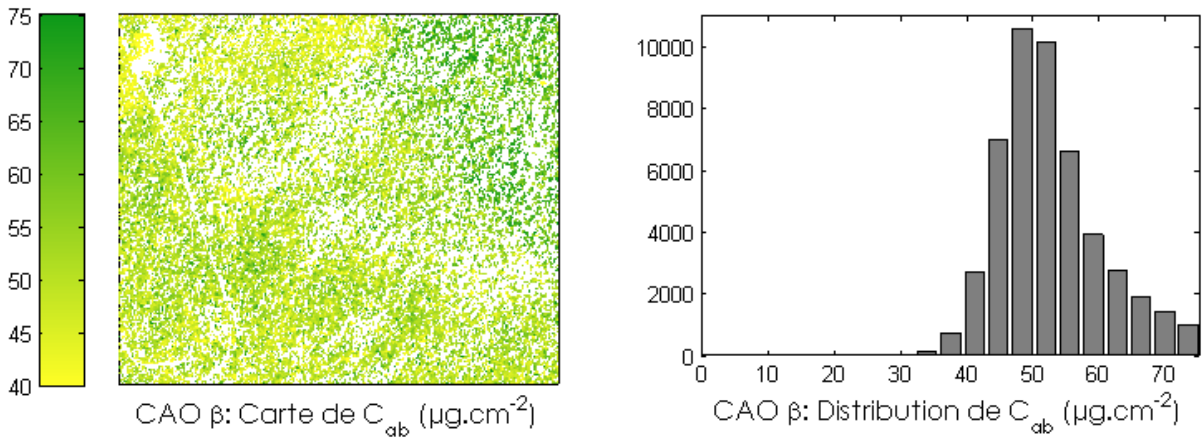


Figure 5.7 : carte et distribution de C_{ab} obtenues avec les données du CAO β en appliquant l'indice (Chl)RI étalonné sur les données synthétiques.

5.1.2.2. Estimation du LAI

Un indice spectral de la forme (LAI)RI a été mis au point pour chaque capteurs à partir du jeu de données synthétique précédent. La figure 5.8 présente les modèles d'estimation de C_{ab} adaptés à l'indice (Chl)RI et le tableau 5.3 regroupe leurs caractéristiques. Le RMSEP calculé avec la base synthétique est de 0.97 pour les deux capteurs.

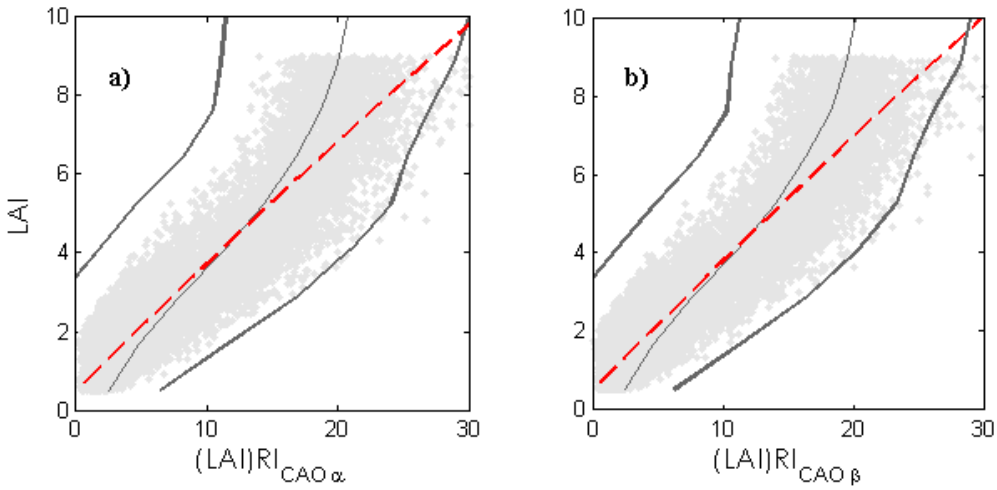


Figure 5.8 : modèle d'estimation *a priori* de LAI (pointillés rouges) mis au point à partir de données synthétiques (points gris) et adapté a) au CAO α et b) au CAO β. Le trait fin représente la valeur moyenne et les traits gras délimitent l'espace défini par trois fois la valeur de l'écart type.

Tableau 5.3 : modèles mis au point pour l'estimation de LAI à partir de données du CAO α et du CAO β.

	Forme de l'indice	*Equation de l'indice*
CAO α	$\left(\frac{1}{R_{671.7}}-\frac{1}{R_{899.2}}\right)\times R_{918.1}$	$LAI=-7e^{-4}\times(LAI)RI^{2}+0.48\times(LAI)RI+0.33$
CAO β	$\left(\frac{1}{R_{674.9}}-\frac{1}{R_{898.9}}\right)\times R_{908.6}$	$LAI=-6e^{-4}\times(LAI)RI^{2}+0.33\times(LAI)RI+0.48$

L'application de ces modèles fournit une carte et la distribution du LAI associée à chaque image (figures 5.9 et 5.10). Le LAI estimé à partir des données du CAO α a une valeur moyenne de 4.9, ce qui est réaliste pour une forêt tropicale humide (Asner et al., 2003). Comme pour C_{ab}, la haute résolution spatiale détaille finement le contraste entre les cimes et au sein d'un même individu.

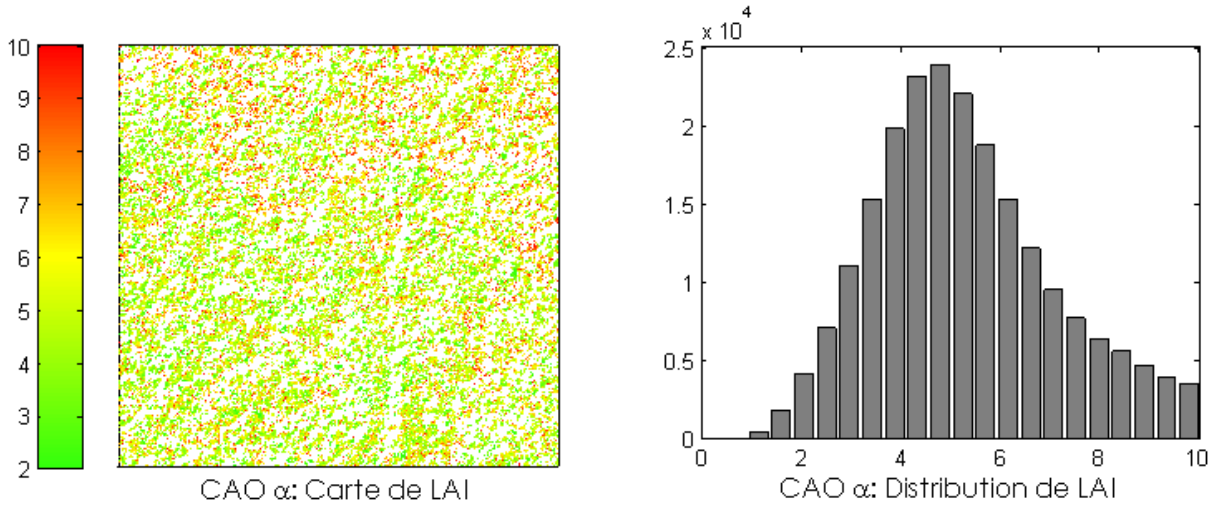


Figure 5.9 : carte et distribution de LAI obtenues avec les données du CAO α en appliquant l'indice (LAI)RI étalonné sur les données synthétiques.

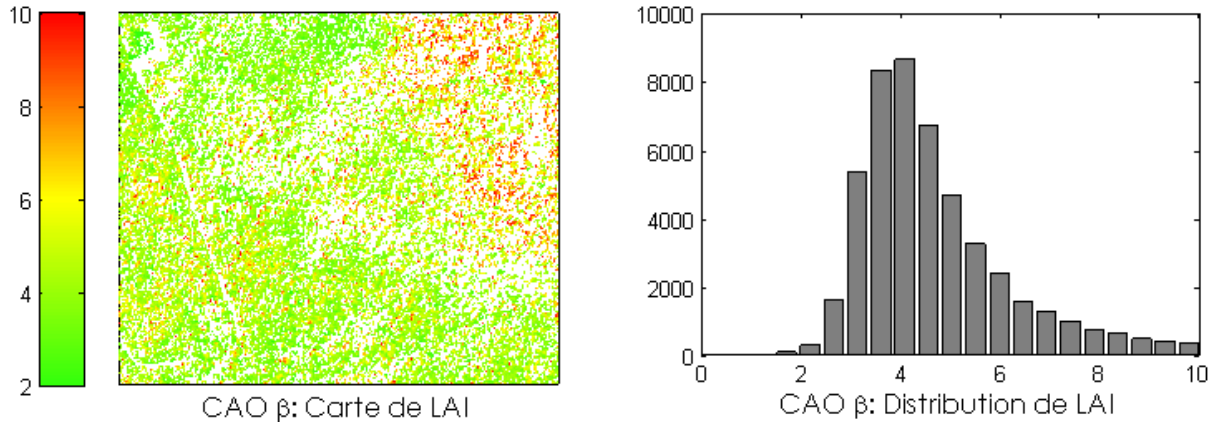


Figure 5.10 : carte et distribution de LAI obtenues avec les données du CAO β en appliquant l'indice (LAI)RI étalonné sur les données synthétiques.

On retrouve le même contraste observé précédemment entre les zones nord-est et nord-ouest. La valeur moyenne du LAI sur cette image est de 4.46.

5.1.3. Résultats de l'inversion de PROSAIL

5.1.3.1. Inversion sur l'image CAO α

Le coefficient de pondération de l'information *a priori* β est fixé à 0.1 et les données spectrométriques comprises entre 480 nm et 1000 nm. L'image acquise avec le CAO α comprend 492 548 pixels. La majorité de ces pixels ont été éliminés de l'analyse, soit après application du masque (figure 5.1), soit parce que l'algorithme d'inversion diverge. Le tableau 5.4 récapitule le nombre et la proportion de pixels conservés. L'estimation de C_{xc} n'est un succès que sur 2% des données initiales. L'estimation de C_{ab} et du LAI donne de meilleurs résultats.

Tableau 5.4 : exploitation des données CAO α.

	Total	*Application du masque*	*Estimation de C_{ab}*	*Estimation du LAI*	*Estimation de C_{xc}*
Nombre de pixels	492 548	241 532	102 608	60 850	10 853
Proportion (%)	100.0	49.0	20.8	12.4	2.2

La distribution de C_{ab} obtenue après traitement de l'image du CAO α est très semblable à celle obtenue avec l'indice (Chl)RI qui a fourni l'information *a priori*, mais aussi à la distribution de la base HAWAII. La moyenne de C_{ab} estimé par inversion est ainsi de 57.2 µg.cm^{-2}, à comparer avec la valeur de 56.4 µg.cm^{-2} pour (Chl)RI et la valeur moyenne de 50.1 µg.cm^{-2} pour la base HAWAII. La figure 5.11 présente une carte de l'estimation de C_{ab} après inversion des données du CAO α.

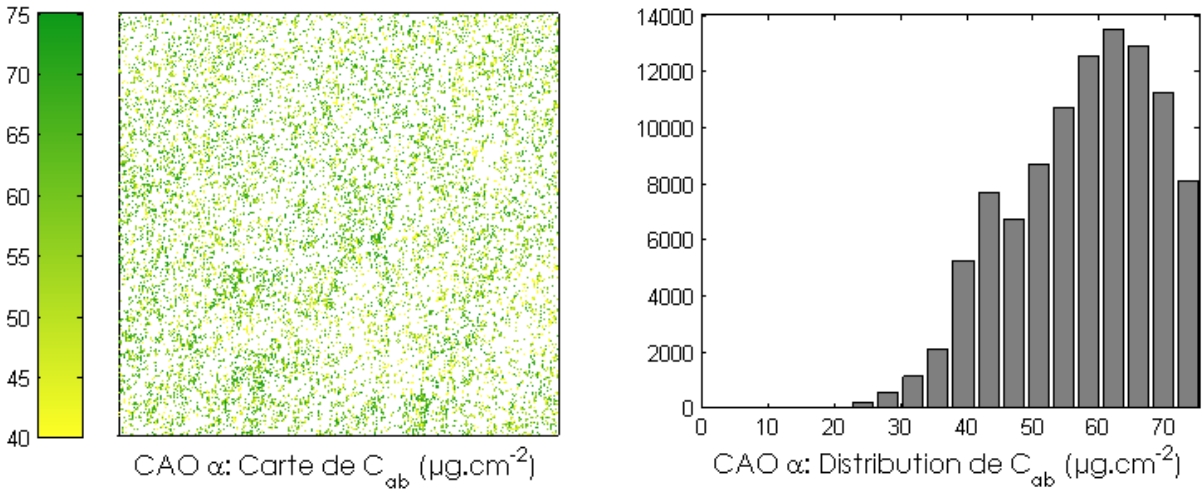


Figure 5.11 : carte et distribution de C_{ab} obtenues après inversion de PROSAIL sur les données CAO α.

Les résultats dérivés de l'indice ne sont pas corrélés à ceux obtenus par inversion, ce qui peut signifier que le poids accordé à l'information *a priori* n'est pas optimal. Le temps de traitement des

données important et le manque de vérités terrain ont empêché l'ajustement du coefficient β. Néanmoins l'acquisition de données expérimentales conjointement à une mesure du CAO permettrait rapidement de déterminer une valeur optimale de β qui réduirait l'incertitude par inversion de PROSAIL.

La corrélation entre les variables C_{ab} et C_{xc} est très faible ($R^2 = 0.16$) et seulement 2.2% des données du CAO α fournissent une estimation de C_{xc} par inversion. La distribution montre une surestimation de la variable. Ce phénomène, déjà observé dans le chapitre précédent, peut avoir des causes différentes non identifiées.

Le LAI estimé présente une distribution bimodale : la grande majorité des pixels pour lesquels l'algorithme d'inversion a convergé ont une valeur de LAI inférieure à 2. Cette estimation paraît très faible pour une forêt tropicale humide. Une faible proportion des données (de l'ordre de 1%) présente une distribution de LAI centrée autour de 5, ce qui paraît plus réaliste (figure 5.12). Le nombre important de données pour lesquelles le LAI est très faible peut s'expliquer par le niveau moyen de réflectance particulièrement bas (figure 5.4) ou bien par une valeur inadaptée du coefficient de pondération β. Cette dernière est sans doute la plus plausible étant donné que l'indice mis au point à partir des données synthétiques parvient à un résultat beaucoup plus réaliste.

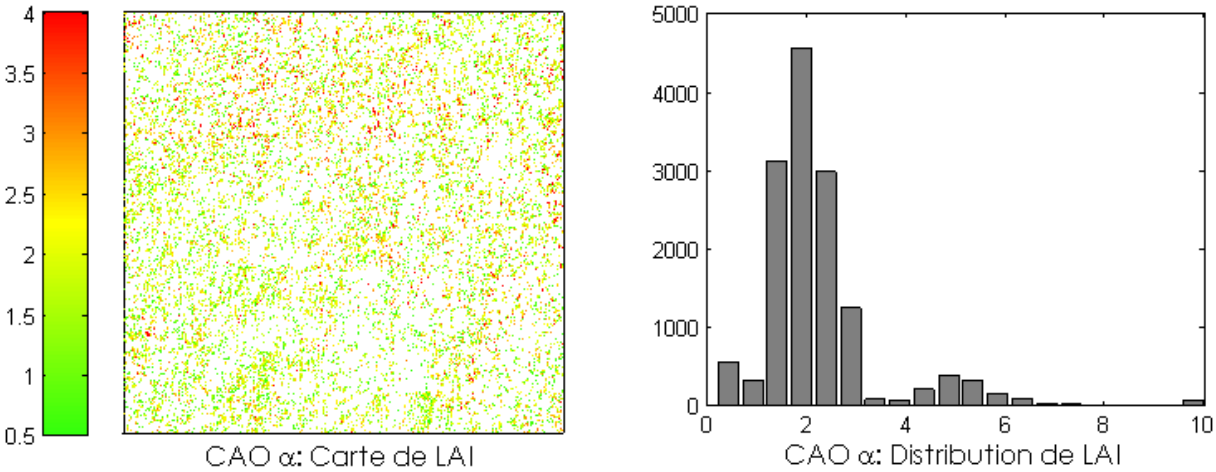


Figure 5.12: carte et distribution de LAI obtenues après inversion de PROSAIL sur les données CAO α.

5.1.3.2. Inversion sur l'image CAO β

L'image acquise avec le CAO β comprend 88 452 pixels. L'estimation de C_{xc} par inversion s'avère impossible puisque moins de 1% des données font converger l'inversion pour cette variable. Malgré cela, l'inversion permet de cartographier C_{ab} sur plus de 30% de la surface étudiée, et LAI sur plus de 20% (tableau 5.5). La valeur moyenne de C_{ab} estimé (52.1 $\mu g.cm^{-2}$) est proche de celle obtenue avec le CAO α. La cartographie de C_{ab} met en évidence une variabilité spatiale similaire à celle obtenue en appliquant un indice de végétation (figure 5.7) mais la corrélation entre les résultats obtenus pour les deux méthodes reste très faible. Le LAI est très fortement sous-estimé : à quelques exceptions près, les valeurs sont inférieures à 2 et manifestement erronées. La figure 5.13 présente une carte de l'estimation de C_{ab} et sa distribution après inversion de PROSAIL sur les données CAO β.

Tableau 5.5 : exploitation des données CAO β.

	Total	*Application du masque*	*Estimation de C_{ab}*	*Estimation du LAI*	*Estimation de C_{xc}*
Nombre de pixels	88 452	50 282	28 468	19 449	311
Proportion (%)	100.0	56.9	32.2	22.0	0.4

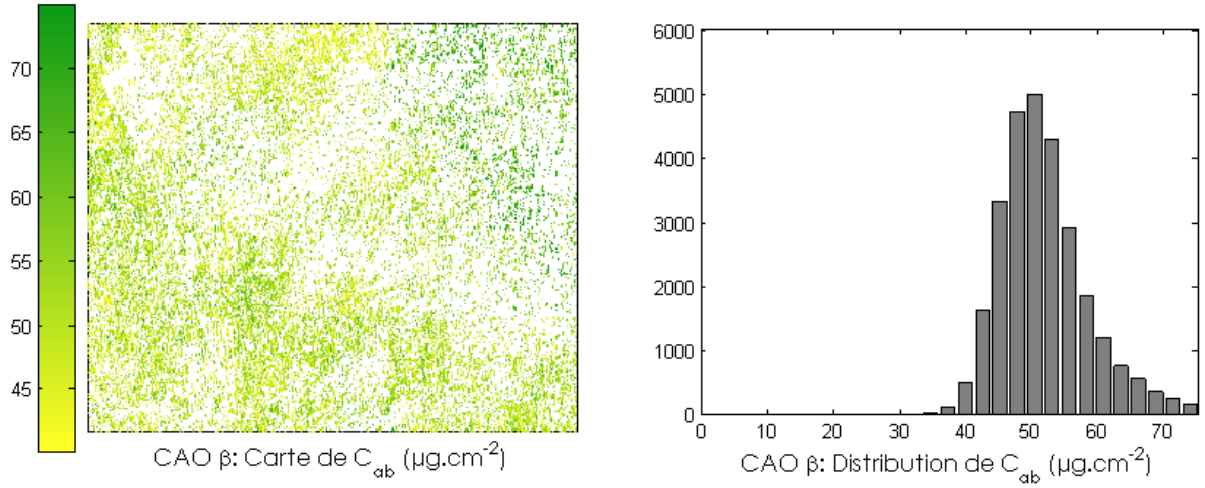


Figure 5.13 : carte et distribution de C_{ab} obtenues après inversion de PROSAIL sur les données CAO β.

5.1.4. Conclusion

L'analyse des images CAO α et CAO β constitue une première tentative d'utilisation opérationnelle du modèle PROSAIL pour estimer de la teneur en chlorophylle et en caroténoïdes foliaires, ainsi que le LAI. Les résultats obtenus pour C_{ab} sont proches de ceux obtenus en appliquant un indice en terme de distribution et la répartition spatiale des teneurs en chlorophylle est identique avec les deux méthodes. Cependant plusieurs éléments suggèrent que la valeur fixée pour la pondération de l'information *a priori* n'est pas adaptée. En effet malgré une distribution similaire, les résultats de l'inversion et de l'indice sont peu ou pas corrélés. De plus l'estimation du LAI par inversion aboutit à des valeurs irréalistes pour ce type de végétation. Il est donc nécessaire d'ajuster le coefficient β associé à l'information *a priori* comme cela a été fait dans la partie précédente. L'inversion n'a malheureusement pas permis de fournir une estimation satisfaisante de la teneur en caroténoïdes. Bien qu'il ne soit pas possible de recouper ces résultats avec des mesures au sol, la teneur en chlorophylle foliaire semble être surestimée et la variabilité du rapport *Chl/Car* s'en trouve réduite. Il serait intéressant ultérieurement d'étudier l'estimation de C_{xc} à partir de données possédant une variabilité du rapport *Chl/Car* plus importante. La mise en place opérationnelle de traitement des données du CAO par inversion de PROSAIL reste limitée par le temps de calcul : alors que l'application d'un indice se fait en quelques secondes sur un ordinateur de bureau, l'inversion de l'image du CAO β dure plusieurs heures de calcul et celle de l'image du CAO α plus d'une journée en utilisant un supercalculateur. La capacité des approches par LUT et ANN pour l'estimation de C_{xc} reste aussi à tester.

5.2. Application à quelques satellites en projet

Les agences spatiales française et européenne ont programmé plusieurs projets de satellites multi- ou hyperspectraux. Nous focaliserons notre étude sur les missions VENµS et SENTINELLE-3.

VENµS : la mission VENµS (*Vegetation and Environment monitoring on a New Micro-Satellite*) est le fruit d'une collaboration franco-israélienne (CNES/ISA) qui doit donner le jour à un satellite dédié au suivi de la végétation. Cette mission dont le lancement est programmé en 2012 prépare la mise en place de l'observatoire opérationnel GMES (*Global Monitoring for Environment and Security*). Le satellite embarquera un capteur haute résolution spectrale comprenant douze bandes spectrales étroites dans le VIS-NIR (onze différentes et deux identiques pour l'information 3D). Les caractéristiques spectrales sont fournies dans le tableau 5.6 et le tableau 5.8 répertorie les autre informations disponibles (Meygret et al., 2007). Tous les deux jours, VENµS couvrira en alternance cinquante sites représentatifs des principaux écosystèmes terrestres et côtiers. Les images VENµS seront notamment utiles pour mieux comprendre l'impact des changements climatiques sur les écosystèmes.

Tableau 5.6 : caractéristiques spectrale du capteur VENµS.

Bande spectrale	***Longueur d'onde centrale (nm)***	***FWHM (nm)***
1	420	40
2	443	40
3	490	20
4	555	20
5	638	24
6	638	24
7	672	16
8	702	16
9	742	16
10	782	16
11	865	20
12	910	20

SENTINELLE-3 : la série de satellites SENTINELLE s'inscrit aussi dans le cadre du GMES et est destinée à remplacer le satellite ENVISAT. La constellation prévoit six satellites développés par l'ESA (*European Space Agency*) en partenariat avec plusieurs industriels. Les satellites baptisés SENTINELLE-3 et SENTINELLE-3B ont pour mission de fournir des données océanographiques et de surveillance de la végétation sur les terres émergées, leur lancement est prévu en 2013 pour SENTINELLE-3 et 18 mois plus tard pour SENTINELLE-3B. Les deux satellites seront identiques et à l'opposé l'un de l'autre par rapport à la Terre pour un temps de revisite réduit. Plusieurs capteurs optiques seront embarqués, dont un capteur hyperspectral composé de 21 canaux (tableaux 5.7 et 5.8).

Tableau 5.7 : caractéristiques spectrale du capteur SENTINELLE-3.

Bande spectrale	*Longueur d'onde centrale (nm)*	*FWHM (nm)*	*Signal/Bruit*
1	400	15	2239
2	412.5	10	2006
3	442.5	10	2087
4	490	10	1683
5	510	10	1629
6	560	10	1481
7	620	10	1131
8	665	10	1022
9	681.25	7.5	829
10	708.75	10	956
11	753.75	7.5	673
12	761.25	2.5	317
13	764.375	3.75	440
14	773.75	5	2157
15	781.25	10	810
16	862.5	15	688
17	872.5	5	1582
18	885	10	417
19	900	10	312
20	940	20	230
21	1020	40	146

Tableau 5.8 : informations complémentaires disponibles sur les missions VENµS et SENTINELLE 3.

	Résolution spatiale au sol (m)	*Temps de revisite (jours)*	*Durée de vie (années)*	*Altitude (km)*	*Inclinaison (°)*
VENµS	5.3	2	3.5	720	98.27
SENTINELLE-3	300	2	12	814.5	98.65

Afin de simuler les données des différents satellites, nous avons dégradé l'image CAO α pour atteindre une résolution spatiale de l'ordre de 5 m et une résolution spectrale correspondant aux spécifications des différents capteurs. Aucun masque n'a été appliqué aux données dans cette partie, bien qu'il aurait été possible d'en réaliser un à partir de celui utilisé pour le CAO α. Des traitements par indices spectraux et par inversion ont ensuite été appliqués à ces images.

La méthode mise au point précédemment a été appliquée afin de déterminer les longueurs d'onde optimales pour l'estimation des variables LAI et C_{ab} pour chaque satellite. Les indices spectraux (Chl)RI et (LAI)RI sont sélectionnés dans un premier temps pour l'estimation de C_{ab} et LAI, puis comme information *a priori* lors de l'inversion.

5.2.1. Application des indices

5.2.1.1. Estimation de C_{ab}

La comparaison des cartes de C_{ab} réalisées à l'aide de (Chl)RI pour chaque capteur (tableau 5.9) montre un biais de l'ordre de 5 µg.cm^{-2} entre les résultats obtenus avec les deux capteurs, SENTINELLE-3 ayant tendance à sous-estimer C_{ab}. Cependant, les valeurs sont très corrélées entre les deux cartes (R=0.98) qui présentent des teneurs en chlorophylle plus faibles dans le quart sud-est (figures 5.14 et 5.15).

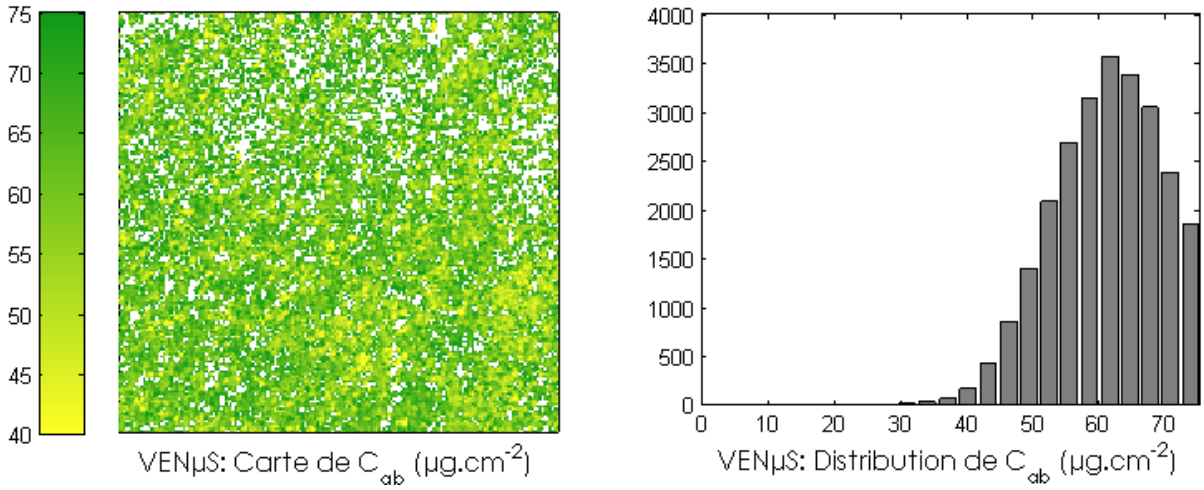


Figure 5.14 : carte et distribution de C_{ab} obtenues avec les données VENµS en appliquant l'indice (Chl)RI étalonné sur les données synthétiques.

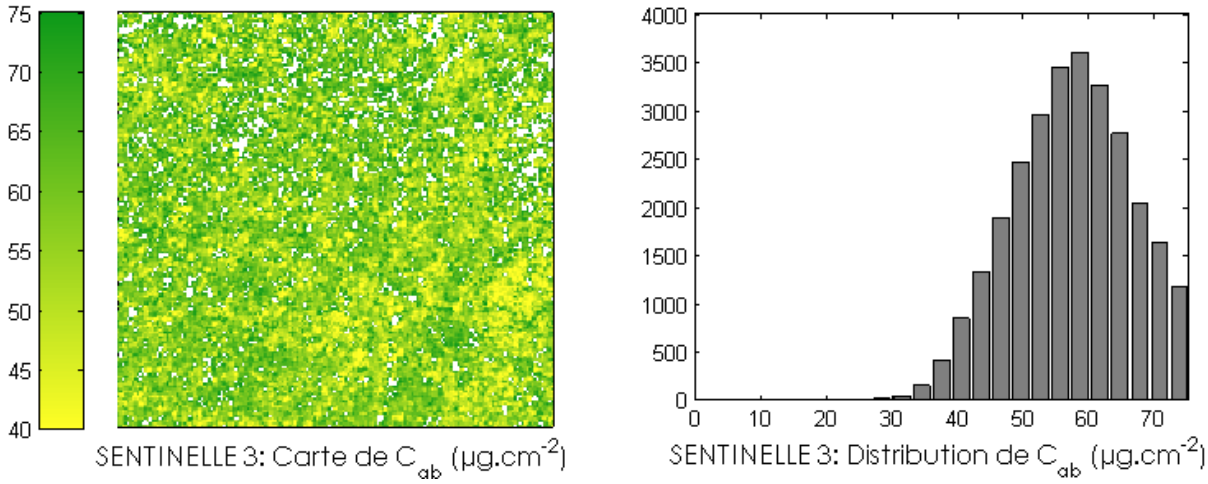


Figure 5.15 : carte et distribution de C_{ab} obtenues avec les données de SENTINELLE-3 en appliquant l'indice (Chl)RI étalonné sur les données synthétiques.

Tableau 5.9 : modèles mis au point pour l'estimation de C_{ab} à partir de données VENµS et SENTINELLE-3.

	Forme de l'indice	*Equation de l'indice*
VENµS	$\left(\frac{1}{R_{702-742}}-\frac{1}{R_{742-782}}\right)\times R_{742-782}$	$Chl=3.1\times(Chl)RI^2$ $-15.9\times(Chl)RI+87.8$
SENTINELLE-3	$\left(\frac{1}{R_{708.75-753.75}}-\frac{1}{R_{753.75-781.25}}\right)\times R_{753.75}$	$Chl=38.9\times(Chl)RI^2$ $-10.8\times(Chl)RI+87.7$

5.2.1.2. Estimation de LAI

L'estimation de LAI par simulation des données acquises avec les deux satellites est elle aussi cohérente entre les deux capteurs, et les distributions et la répartition spatiale sont comparables aux résultats obtenus avec le CAO α (figures 5.16 et 5.17, tableau 5.10). La distribution spatiale du LAI montre des valeurs plus élevées dans la moitié nord de l'image. L'interprétation de ces données ne peut aller plus loin en raison de l'absence de vérité terrain. Cependant le LAI semble estimé de la même manière pour les différentes résolutions spatiales et spectrales étudiées.

Tableau 5.10 : modèles mis au point pour l'estimation de LAI à partir de données VENµS et SENTINELLE-3.

	Forme de l'indice	*Equation de l'indice*
VENµS	$\left(\frac{1}{R_{667}}-\frac{1}{R_{702}}\right)\times R_{865}$	$LAI=-9e^{-3}\times(LAI)RI^2+0.67\times(LAI)RI+0.57$
SENTINELLE-3	$\left(\frac{1}{R_{665}}-\frac{1}{R_{708}}\right)\times R_{900}$	$LAI=-5e^{-3}\times(LAI)RI^2+0.61\times(LAI)RI+0.45$

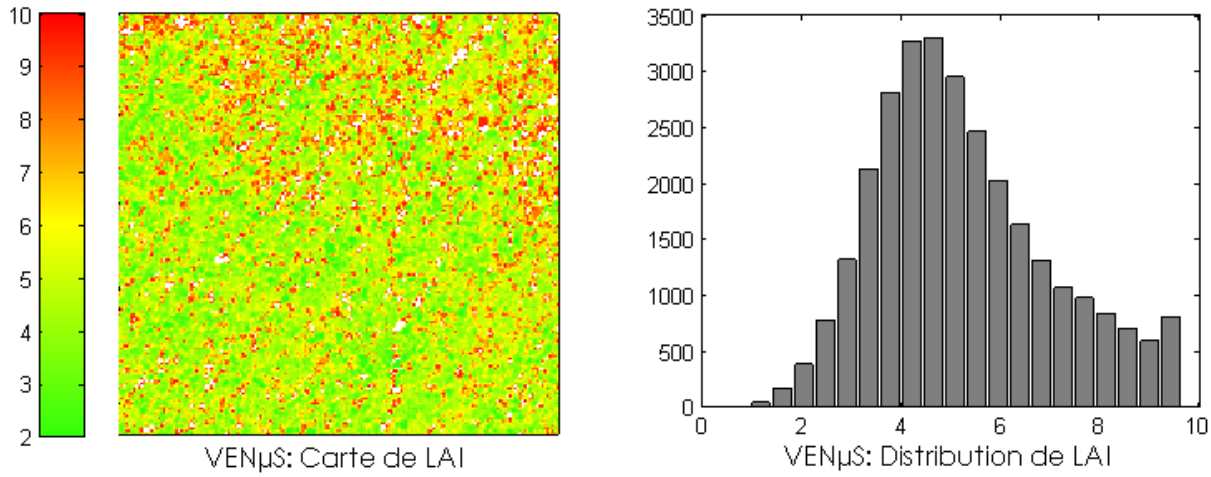


Figure 5.16 : carte et distribution de LAI obtenues avec les données VENµS en appliquant l'indice (LAI)RI étalonné sur les données synthétiques.

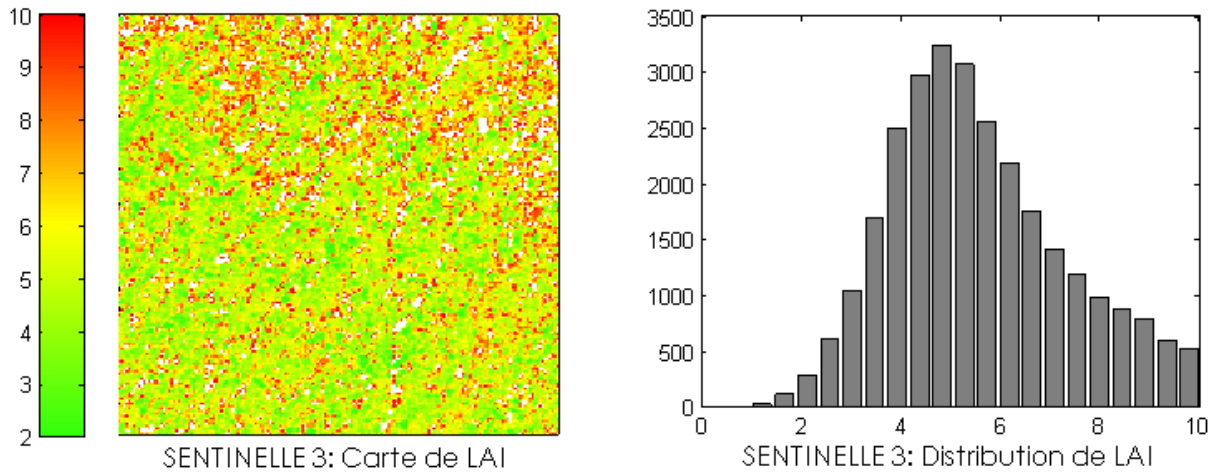


Figure 5.17 : carte et distribution de LAI obtenues avec les données SENTINELLE-3 en appliquant l'indice (LAI)RI étalonné sur les données synthétiques.

5.2.2. Inversion de PROSAIL sur les données satellite

5.2.2.1. Estimation de C_{ab}

Le coefficient de pondération de l'information a priori β est fixé à 0.01 en raison du nombre réduit de longueurs d'onde. Les résultats obtenus pour VENµS (figure 5.18) et SENTINELLE-3 (figure 5.19) sont très différents : la proportion de pixels pour lesquels l'inversion a convergé vers une valeur finie de C_{ab} est faible pour les données VENµS (35.8% des pixels) que pour les données SENTINELLE-3. De plus la distribution de C_{ab} est déplacée vers les fortes valeurs. Il est donc possible que les longueurs d'onde sélectionnées pour la mise au point du capteur ne soient pas optimales ou bien qu'il soit nécessaire de réaliser un ajustement des valeurs fournies par PROSAIL à cause d'un biais éventuel.

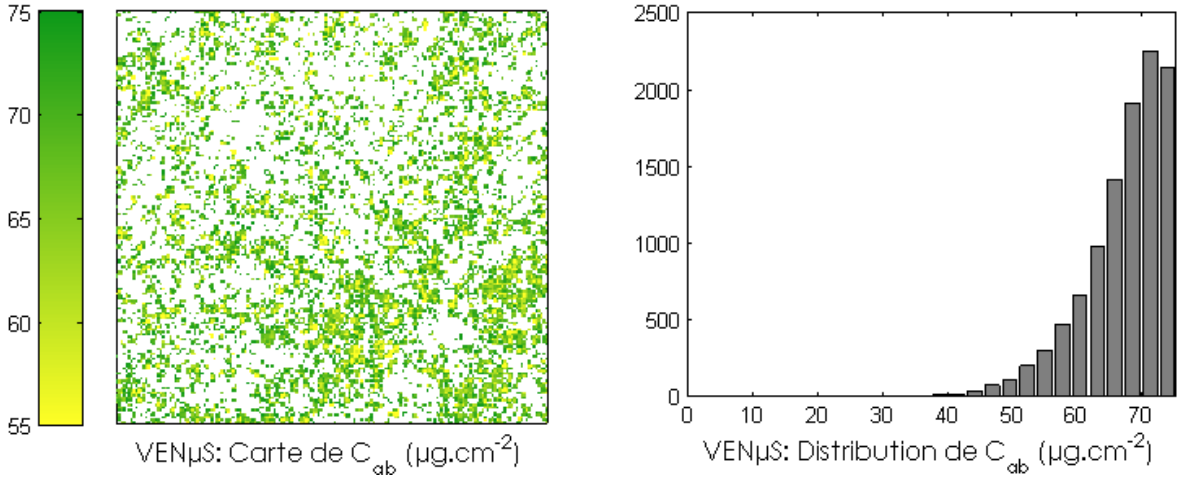


Figure 5.18 : cartographie de C_{ab} obtenu par inversion de PROSAIL sur les données VENµS.

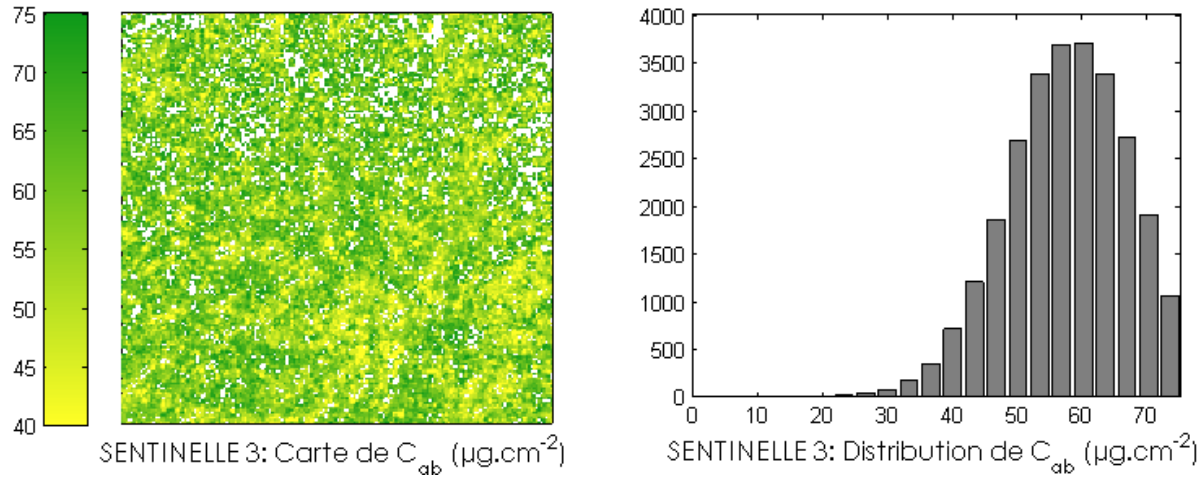


Figure 5.19 : cartographie de C_{ab} obtenu par inversion de PROSAIL sur les données SENTINELLE-3.

Les résultats obtenus avec SENTINELLE-3 montrent que l'inversion a été réalisée avec succès sur près de 90% des données. La valeur moyenne de C_{ab} estimée est de 57.1 µg.cm^{-2}, ce qui est identique aux résultats obtenus lors de l'inversion des données du CAO α.

5.2.2.2. Estimation de LAI

L'inversion du modèle PROSAIL a été réalisée avec succès sur la plus grande partie de la surface étudiée et de manière comparable pour chacun des deux satellites (64.1% des pixels pour VENµS et 65.9% pour SENTINELLE-3) (figures 5.20 et 5.21). Une fois encore, l'inversion tend à sous-estimer fortement le LAI puisque la moyenne est de 1.65 pour VENµS et 1.56 pour SENTINELLE-3. On remarque que les fortes valeurs sont plus présentes dans la partie nord de l'image mais d'interpréter il n'est pas possible d'interpréter l'image. Une partie des zones pour lesquelles l'inversion échoue correspond aux zones éliminées par le masque du CAO.

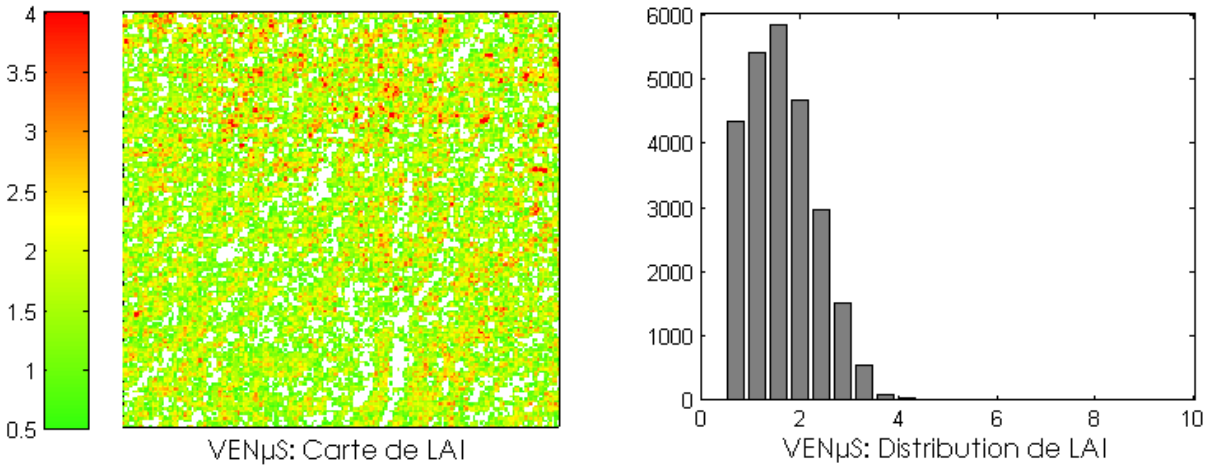


Figure 5.20 : cartographie de LAI obtenu par inversion de PROSAIL sur les données VENµS.

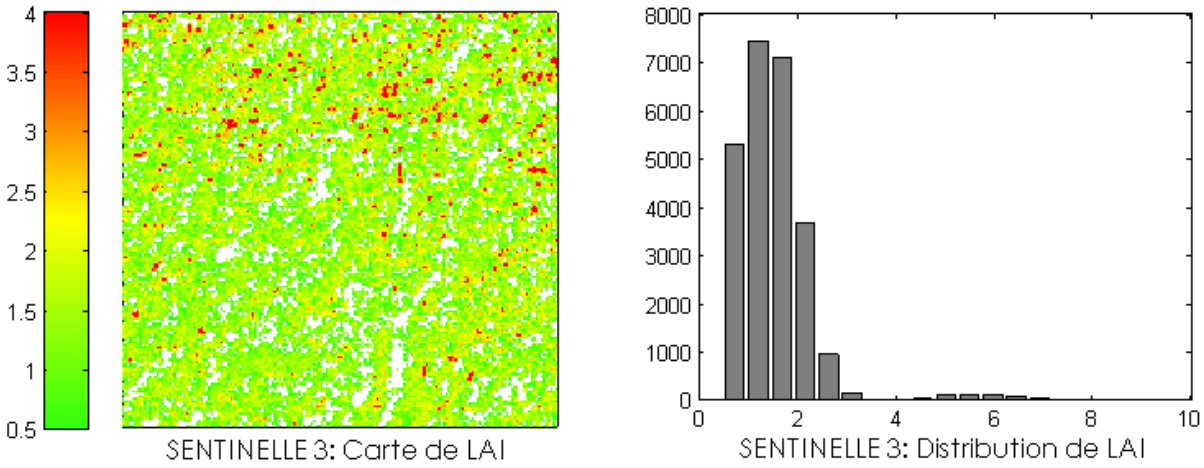


Figure 5.21 : cartographie de LAI obtenu par inversion de PROSAIL sur les données SENTINELLE-3.

5.3. Conclusion

L'étude des données CAO montre que les indices spectraux créés à partir d'une base de données synthétique modélisée avec PROSAIL fournissent des résultats réalistes qui nécessitent maintenant une validation. Néanmoins les distributions de C_{ab} et du LAI concordent avec des mesures expérimentales effectuées sur le même type de végétation (base de données HAWAII, Asner et al., 2003). Les résultats mitigés obtenus par inversion, particulièrement lors de l'estimation du LAI, laissent supposer que l'information *a priori* n'est pas pondérée de manière adéquate. De plus l'estimation de la teneur en caroténoïdes n'a pas rencontré le succès espéré lors de l'inversion… Pour tester les capacités de PROSAIL à estimer C_{xc}, il est nécessaire d'effectuer des mesures sur des surfaces pour lesquelles le rapport *Chl/Car* de la végétation est plus contrasté.

L'étude réalisée sur les données simulées des futurs satellites VENµS et SENTINELLE-3 montre aussi que les résultats obtenus en appliquant directement des indices est plus pertinente que lorsque ces indices sont utilisés comme information *a priori*. Si l'estimation du LAI par l'indice (LAI)RI concorde pour les différents capteurs CAO α, VENµS et SENTINELLE-3, on montre que l'estimation de C_{ab} est différente, SENTINELLE-3 fournissant des valeurs inférieures aux autres capteurs. Les résultats de l'inversion montrent, comme pour le CAO, que le LAI est fortement sous-estimé pour les deux capteurs et que C_{ab} est fortement surestimé avec VENµS. La valeur de la pondération de l'information *a priori* peut être mise en cause dans un premier temps en attendant de réaliser une validation à partir de données expérimentales.

L'étude de ces données permet tout de même de fournir des informations spatialisées cohérentes et différentes selon la résolution spatiale. Les indices spectraux mis au point grâce au modèle PROSAIL représentent actuellement la solution la plus réaliste pour l'estimation opérationnelle de C_{ab} et du LAI au vu des performances et des temps de calcul.

Conclusion générale

La mise au point de méthodes non destructives d'estimation de la teneur en pigments foliaires est un défi scientifique et économique abordé avec plus ou moins de succès. En raison de sa contribution majeure aux propriétés optiques foliaires dans le VIS, la chlorophylle peut être estimée à l'échelle de la feuille avec une précision de l'ordre de 10% à 20% sur une gamme de valeurs allant de 0 $\mu g.cm^{-2}$ à 100 $\mu g.cm^{-2}$, représentative des conditions naturelles. Nos résultats montrent que l'information nécessaire à une estimation précise de ce pigment à l'échelle de la feuille peut s'extraire à partir de la combinaison d'un nombre restreint de mesures de réflectances sous la forme d'un indice spectral. Lorsqu'ils sont ajustés à partir d'une base de données adéquate, les modèles issus de ces indices spectraux s'appliquent à une large variété d'espèces et de stades physiologiques foliaires. Néanmoins la plupart des études publiées à ce jour n'ont pu valider ces indices de manière suffisamment poussée, et le manque de variabilité des bases de données utilisées pour l'étalonnage est source d'un manque de robustesse de la méthode. Le travail effectué dans cette thèse apporte deux types de réponses à ce problème. D'une part le nouveau modèle PROSPECT-5 est capable de synthétiser les propriétés optiques foliaires de manière très réaliste, et peut alors pallier le défaut de variabilité rencontré avec des données expérimentales. Ces données permettent ainsi de calculer les combinaisons optimales de longueurs d'onde formant des indices plus précis pour l'estimation de la teneur en chlorophylle. Une fois ces indices caractérisés, la validation effectuée sur une méta-base données de près de mille cinq cent échantillons a démontré les qualités du modèle et le bon fonctionnement de la méthode. Les indices les plus performants sont ainsi de la forme SR, ND et (Chl)RI.

Les investigations réalisées pour l'estimation de la teneur en caroténoïdes à l'échelle de la feuille ont démontré que les méthodes basées sur les indices de végétation sont peu fiables et manquent de robustesse : les relations fournies par les indices varient selon le stade phénologique des plantes, rendant une phase d'étalonnage absolument nécessaire avant l'application d'un modèle dérivé d'un indice. En revanche, le modèle PROSPECT-5 ne montre pas ces défauts et son utilisation permet une bonne estimation de ce pigment malgré la moins bonne précision que pour l'estimation de la chlorophylle.

La comparaison des capacités de prédiction de PROSPECT-5 avec les indices foliaires pour l'estimation de la teneur en chlorophylle nous a permis de mettre en évidence les points forts et les défauts de chaque méthode : si l'inversion de modèle s'avère plus précise, elle requiert des spectres de réflectance et de transmittance qui ne sont pas toujours disponibles, alors que les indices se contentent de très peu d'information spectrale. La teneur en chlorophylle estimée par un indice spectral associée à la distribution obtenue expérimentalement pour les autres variables utilisées par le modèle ont alors contribué à la création d'information *a priori* pour contraindre l'inversion. Cette information *a priori* a ainsi permis à l'inversion d'améliorer l'estimation des variables tout en utilisant une quantité limitée de données spectrales.

Une stratégie similaire a été adoptée à l'échelle de la canopée après le couplage de PROSPECT-5 avec 4SAIL. L'utilisation de la base de données synthétique de réflectances de canopée a abouti à la fabrication d'un indice pour l'estimation de la teneur en chlorophylle foliaire et un indice pour l'estimation du LAI qui ont ensuite été investis comme information *a priori* pour l'inversion à l'échelle de la canopée. Cette méthode basée uniquement sur des spectres synthétiques peut s'avérer moins performante que des indices ajustés à partir de données expérimentales, mais elle a l'avantage d'être théoriquement beaucoup plus robuste. Malgré le manque de précision relatif de l'information obtenue, elle a permis de réduire fortement

l'incertitude associée à l'estimation de ces deux variables par inversion. L'absence d'informations disponibles sur la teneur en caroténoïdes limite les conclusions quant à la capacité d'estimer ce pigment à l'échelle de la canopée, cependant il semble que les valeurs obtenues soient fortement surestimées.

Le dernier chapitre ouvre une perspective opérationnelle et applique la méthode mise au point précédemment à des images hyperspectrales acquises par le CAO α et CAO β, deux capteurs à haute résolution spectrale et spatiale, ainsi que des images comparables à celles qui seront mesurées par les futurs satellites VENμS et SENTINELLE-3. Cette tentative met en évidence les limitations de l'inversion de PROSAIL en raison du temps de calcul très important. Les résultats obtenus par l'utilisation des indices spectraux ne concordent pas avec ceux obtenus par inversion, mais le manque de mesures effectuées sur le terrain ne permet pas de conclure à la validité d'une méthode par rapport à une autre.

Ces résultats confortent l'avantage de la modélisation pour l'estimation de composés minoritaires par rapport aux méthodes limitant l'information utilisée à un nombre restreint de longueurs d'onde. Les résultats très prometteurs obtenus pour l'estimation de la teneur en caroténoïdes totaux à l'échelle de la feuille encouragent à poursuivre le travail de séparation d'autres pigments comme les anthocyanes, les différentes formes de chlorophylles ou encore les différentes familles de caroténoïdes. Cette perspective nécessite la collecte d'une base de données expérimentale incluant la variabilité nécessaire dans la teneur en différents pigments foliaires, mais les limitations techniques sont similaires à celles rencontrées au cours de cette étude. Le modèle PROSPECT-5 a d'ailleurs déjà été utilisé avec succès pour la mise au point du modèle FluorMODleaf, un modèle d'émission de la fluorescence de la chlorophylle *a*. Le projet FLEX (*FLuorescence Explorer*) destiné à étudier le cycle du carbone grâce à un capteur mis au point par l'ESA représente ainsi une des applications dont la mise au point repose en partie sur PROSPECT-5.

Les investigations doivent être poursuivies à l'échelle de la canopée afin de déterminer la possibilité de séparer chlorophylle et caroténoïdes à l'aide de mesures fournies par satellite ou capteur aéroporté, comme cela a été démontré à l'échelle de la feuille. Cela suppose l'acquisition de vérité terrain associée aux mesures de télédétection.

Enfin l'utilisation de méthodes alternatives (ANN, LUT, PLS, etc.) n'a pas été testée pour l'estimation de la teneur en pigments avec les nouvelles versions de PROSPECT et de PROSAIL. Ces méthodes, moins couteuses en temps que l'inversion par une méthode de minimisation, peuvent constituer une solution plus réaliste pour la mise en place d'un produit satellite opérationnel applicable à de fortes quantités de données.

ANNEXE A : extraction et dosage des pigments en laboratoire

Il existe deux méthodes principales permettant de doser les pigments foliaires en laboratoire : la spectrophotométrie et la chromatographie en phase liquide à haute performance (HPLC). Nous ne développerons pas les méthodes de dosage par fluorométrie, qui ne concernent que la chlorophylle *a*. Ces techniques permettent de déterminer la teneur en pigments d'un mélange obtenu après extraction par un solvant adapté.

1. Méthode d'extraction des pigments

Afin d'extraire la plus grande quantité de pigments possible à partir d'un échantillon de feuille, sans le dénaturer, il est généralement conseillé de procéder en plusieurs étapes et d'utiliser des solvants ou mélanges de solvants adaptés. Les principaux solvants utilisés sont le méthanol et l'acétone, purs ou mélangés à une fraction d'eau variable. D'autres solvants comme le DMF (N,N'-diméthylformamide) ou le DMSO (diméthylsulfoxide) sont aussi utilisés, mais leur toxicité rend leur utilisation moins pratique (Porra, 2002). Le DMSO est malgré cela très populaire (Richardson et al., 2002) car la technique d'extraction de la chlorophylle présente deux avantages : elle est tout d'abord plus rapide, car elle ne nécessite ni broyage ni centrifugation, et les extraits chlorophylliens conservés dans le DMSO sont plus stables qu'avec les autres solvants. Hiscox et Israelstam (1979) rapportent que les extraits conservés dans le DMSO sont stables jusqu'à 5 jours alors que la chlorophylle commence à se dégrader immédiatement dans les autres solvants. Ces auteurs estiment cependant que le spectre d'absorption des chlorophylles est identique après extraction au DMSO et à l'acétone 90%, et ils préconisent l'utilisation des équations d'Arnon (1949), ce que de nombreux auteurs continuent à faire malgré une nouvelle estimation des équations par Wellburn (1994).

Dunn et al. (2004) passent en revue les méthodes d'extraction des pigments. Elles différencient deux catégories de méthodologies selon que le solvant utilisé est le méthanol ou l'acétone. La catégorie utilisant l'acétone peut aussi être divisée en deux sous-groupes : ceux qui utilisent l'acétone pur en première extraction, suivi d'acétone aqueux à 80%, et ceux qui utilisent de l'acétone aqueux à 85% suivi d'acétone pur. Généralement, deux à trois extractions sont réalisées avec l'acétone, car une unique extraction avec l'acétone aqueux à 80-85% ne permet pas d'extraire tout le β-carotène. En cas d'extraction à l'acétone sur des plantes à forte teneur en eau comme les plantes à métabolisme CAM, il est conseillé de réaliser l'extraction initiale avec de l'acétone pure. L'extraction au méthanol a initialement été mise au point et validée sur des algues qui n'ont pas le même équipement pigmentaire que les végétaux supérieurs. En particulier, les pigments du cycle des xanthophylles et les carotènes sont absents. Les carotènes, pigments les moins polaires, sont susceptibles d'être moins bien extraits avec le méthanol qu'avec l'acétone.

Les résultats de Dunn et al. (2004) montrent que l'extraction simple ne permet pas l'extraction complète de tous les pigments, quel que soit le solvant utilisé. Les chlorophylles et les caroténoïdes les moins polaires (β-carotènes) sont les pigments les plus affectés par la méthode d'extraction, l'acétone étant le meilleur solvant pour ces derniers. D'autres pigments, comme la

néoxanthine, sont assez peu sensibles à la méthode d'extraction L'acétone pur semble être le plus efficace pour l'extraction de ces pigments en cas de simple extraction. Néanmoins il est recommandé de réaliser une extraction multiple à l'acétone, le méthanol étant moins performant pour l'extraction des β-carotènes. En cas d'extraction multiple, l'ordre d'utilisation de l'acétone aqueux n'est pas important pour la plupart des pigments, excepté pour le β-carotène qui est mieux extrait lorsque l'acétone pur est utilisé en première extraction.

2. Dosage par spectrophotométrie

La spectrophotométrie se base sur une relation simple entre les propriétés optiques d'un élément en solution, sa concentration et l'absorbance de la solution. Les propriétés optiques d'un élément sont définies par son coefficient d'extinction spécifique ($\alpha \equiv l.g^{-1}.cm^{-1}$) ou son coefficient d'extinction molaire ($\varepsilon \equiv l.mol^{-1}.cm^{-1}$). Ce coefficient est déterminé précisément pour un élément après purification par chromatographie, mesure du composé pur en solution, puis dosage précis du composé par spectrométrie d'absorption atomique par exemple. Cette spectrométrie d'absorption est réalisée sur le magnésium dans le cas de la chlorophylle. Une fois déterminé le coefficient d'extinction de chaque élément, la loi de Beer-Lambert est appliquée à la solution. La loi de Beer-Lambert établit une proportionnalité entre la concentration d'une entité chimique en solution, l'absorbance de celle-ci et la longueur du trajet parcouru par la lumière dans la solution (figure A.1). le principe de dosage par spectrophotométrie est tiré de Bousquet (2007).

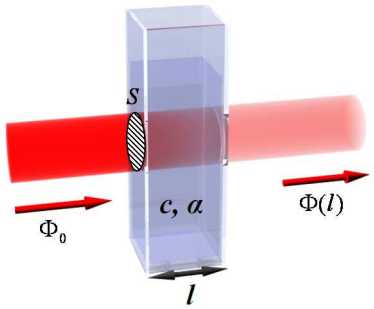


Figure A.1 : illustration de la loi de Beer-Lambert.

Considérons un milieu homogène, absorbant et non diffusant. Soit une portion cylindrique de section S et de longueur l et de volume $V_{tot} = S\ l$. Ce volume contient une masse m de substance absorbante. Pour un parcours de longueur infinitésimale dx, la quantité de flux absorbée $d\Phi$ est supposée proportionnelle au flux lumineux Φ, au coefficient linéique d'absorption α et à la longueur dx:

$$d\Phi = -\alpha\ \Phi\ dx \qquad \text{(A.1)}$$

Le coefficient linéique d'absorption α caractérise le milieu et la substance absorbante qu'il contient. Puisque le milieu est homogène, α est constant. En intégrant cette équation entre 0 et l, on établit que :

$$\Phi(l) = \Phi_0 \, e^{-\alpha l} \tag{A.2}$$

où l'on a posé $\Phi(x=0) \equiv \Phi_0$. Notons que $e^{-\alpha l} = a^{-\alpha l/\ln a}$ et que l'on peut choisir une autre base que le nombre e pour l'exponentielle. Les biochimistes utilisent parfois la base 10.

Le coefficient α dépend de la concentration massique de la substance absorbante dans le milieu. C'est une quantité extensive. On définit une quantité intensive K, propre à la substance absorbante dans le milieu considéré :

$$K = \frac{\alpha}{m/V_{tot}} \tag{A.3}$$

K est le coefficient spécifique d'absorption de la substance ($m^{-1}.m^3.kg^{-1}$). C'est le coefficient d'absorption linéique du milieu par unité de concentration massique de la substance dans le milieu.

Supposons que la substance absorbante soit en entités dénombrables à l'échelle microscopique. Soit N le nombre d'entité et $n = N/N_a$ le nombre de moles (N_a est le nombre d'Avogadro). On définit ε, le coefficient d'absorption linéique par unité de concentration molaire dans le milieu, par :

$$\varepsilon = \frac{\alpha}{n/V_{tot}} \tag{A.4}$$

On définit aussi la section efficace d'absorption σ d'une entité :

$$\sigma = \frac{\alpha}{N/V_{tot}} \tag{A.5}$$

ε et σ s'expriment simplement en fonction de K :

$$\varepsilon = K \times M \tag{A.6}$$

$$\sigma = K \frac{M}{N_a} \tag{A.7}$$

où M est la masse molaire de la substance. Si l'on sait estimer la section géométrique s des entités absorbantes, alors on introduit le facteur d'efficacité Q tel que :

$$\sigma = Q\ s \tag{A.8}$$

Cas d'une substance pure et d'un mélange

Soit V le volume occupé par la substance absorbante. Dans la limite où le volume V_{tot} est fait de cette seule substance, on a $V = V_{tot}$ et l'équation A.3 peut alors s'écrire comme suit :

$$K = \frac{\alpha}{m/V} = \frac{\alpha}{\rho} \tag{A.9}$$

où ρ est la masse volumique de la substance. Si plusieurs substances $\{i\}$ coexistent dans le volume V_{tot}, chacune avec la masse m_i, alors les coefficients d'absorption linéique α_i sont additifs (Comar et Zcheile, 1942) et l'équation A.3 s'écrit :

$$\alpha = \sum_i \alpha_i = \sum_i K_i \frac{m_i}{V_{tot}} \tag{A.10}$$

Lien avec l'électromagnétisme

Considérons une onde plane de période T se propageant vers les z croissants. L'amplitude complexe du champ électrique E peut s'écrire :

$$E(z,t) = A\ \exp\left(i\,2\pi\left(\frac{\tilde{n}\,z}{cT} - \frac{t}{T}\right)\right) \tag{A.11}$$

où c désigne la vitesse de la lumière dans le vide, A l'amplitude réelle du champ et :

$$\tilde{n} = n + i\,k \tag{A.12}$$

où $i^2 = -1$. On a en développant l'indice complexe $\tilde{n}$:

$$E(z,t) = A\exp\left(i\,2\pi\left(\frac{n\,z}{cT} - \frac{t}{T}\right)\right)\exp\left(\frac{-2\pi\,k\,z}{cT}\right) \tag{A.13}$$

L'intensité I de l'onde étant proportionnelle au carré du champ, on a :

$$I(z,t) \propto E\,E^* \propto A^2 \exp\left(\frac{-4\pi k z}{cT}\right) \tag{A.14}$$

L'exponentielle modélise la décroissance de l'onde. En identifiant avec la loi de Beer-Lambert, on déduit :

$$\alpha = \frac{4\pi k}{cT} \tag{A.15}$$

Notons que la relation de Kramers-Kronig fournit une relation entre l'indice de réfraction n et l'indice d'absorption k (cf. §2.2.2.3).

<u>Mesure de l'absorption dans un milieu non diffusant</u>

Pour quantifier une substance telle que la chlorophylle, on la met en solution dans un solvant (méthanol, éthanol, acétone, etc.) après l'avoir extraite de la plante. Cette solution est versée dans une cuvette pour analyse spectroscopique (figure A.1). On souhaite déterminer son coefficient linéique d'absorption α'. Ce dernier est généralement noté α mais il devient ici α' pour éviter les confusions avec l'absorptance α. Les biochimistes mesurent l'absorbance A_a en base a définie par :

$$A_a = -\log_a(1-\alpha) = -\log_a\left(1-\frac{\Phi_{abs}}{\Phi_0}\right) = \log_a\left(\frac{\Phi_0}{\Phi_0-\Phi_{abs}}\right) \tag{A.16}$$

où α est l'absorptance, rapport du flux absorbé Φ_{abs} au flux incident Φ_0. Généralement a est la base 10 et l'absorbance A_{10} est définie par :

$$A_{10} = \log_{10}\left(\frac{\Phi_0}{\Phi_0-\Phi_{abs}}\right) \tag{A.17}$$

Les deux absorbances A_e et A_{10} se déduisent l'une de l'autre par :

$$\begin{aligned} A_e &= -\log_e(1-\alpha) = -\log_e\left(10^{-A_{10}}\right) = A_{10}\log_e 10 = A_{10}\times 2,306 \\ A_{10} &= A_e \log_{10} e = A_e \times 0,4343 \end{aligned} \tag{A.18}$$

On rappelle les valeurs numériques suivantes :

log10(10) = 1

loge(e) = 1

e = 2,7183

loge(10) = 1/log10(e) = 2,3026

log10(e) = 0,4343

Connaissant l'absorbance en base e ou 10 et l'épaisseur l de solution, on déduit le coefficient d'absorption linéique α' par :

$$\alpha' = \frac{A_e}{l} = \frac{A_{10} \times 2,3026}{l} \qquad \text{(A.19)}$$

Ce coefficient linéique d'absorption est caractéristique de la solution étudiée. Il se peut que α' dans l'équation A.19 ne prenne pas une valeur indépendante de l. Dans ce cas, les hypothèses du modèle de Beer-Lambert ne sont pas vérifiées et un modèle plus précis est nécessaire. Notons enfin que lorsque les expérimentateurs utilisent systématiquement des solutions dont l'épaisseur l vaut un centimètre, la relation numérique suivante est vérifiée :

$$\alpha' = A_e \, cm^{-1} \qquad \text{(A.20)}$$

Dans le cas général où l'atténuation d'un faisceau lumineux dans une direction peut être due à plusieurs phénomènes comme l'absorption, la réflexion ou la diffusion, on calcule une quantité x semblable à l'absorbance définie par :

$$x = -\log(\tau) \qquad \text{(A.21)}$$

où τ est la transmission, rapport du flux transmis au flux incident. A partir de x, on calcule alors des coefficients d'atténuation ou extinction qui diffèrent des coefficients d'absorption bien que de nombreux auteurs confondent les deux. Dans le cas particulier où la diffusion est négligeable alors l'atténuation ou extinction est entièrement due à l'absorption, ce qui se traduit par :

$$\tau = 1 - \alpha \qquad \text{(A.22)}$$

où α est l'absorptance, rapport du flux absorbé au flux incident. Dans ce cas, la quantité x est bien égale à l'absorbance :

$$x = -\log(\tau) = -\log(1-\alpha) = A \qquad \text{(A.23)}$$

Un exemple est fourni dans Braun et Smirnov (1993) : la valeur minimale de l'absorbance d'une solution est de 0,04 alors qu'elle devrait être nulle. Cela est dû à la réflexion spéculaire du faisceau lumineux sur les parois du récipient contenant la solution. Cette réflexion, de l'ordre de 5% de l'énergie incidente, contribue à l'atténuation du faisceau transmis et pourrait être interprétée comme de l'absorption.

Les première méthodes de spectrophotométrie mises au point par Comar et Zscheile (1942) ou Arnon (1949) se basent sur les coefficients d'extinction de la chlorophylle *a* et *b* mesurés par McKinney (1941). Ces méthodes furent les premières à proposer un dosage simple et rapide des chlorophylles *a* et *b* et de la chlorophylle totale, à partir d'un système d'équation reposant sur trois longueurs d'onde. Ces équations sont encore régulièrement utilisées actuellement. Cependant à partir des années 1980, Lichtenthaler (1987) et Porra et al. (1989) ont montré que les spectrophotomètres modernes permettaient une mesure beaucoup plus précise des coefficients d'extinction que ceux mesurés par McKinney (1941). Les principales imprécisions révélées par les auteurs concernent la mesure du rapport *Chl/Car*. Lichtenthaler (1987) propose aussi une équation permettant de déterminer la teneur en caroténoïdes totale par spectrophotométrie. Porra et al. (1989) propose un facteur de correction à appliquer aux données étudiées avec les coefficients de McKinney (1941) et les équations d'Arnon (1949).

Lichtenthaler (1987) et Porra et al. (1989) prennent en compte le type de solvant utilisé pour leur extraction, et déterminent ainsi les équations correspondant à chacune des méthodes d'extraction utilisée. Une équation est aussi proposée pour déterminer la teneur en anthocyanes totales des feuilles par cette méthode, en veillant à corriger les valeurs d'absorption mesurées de l'effet de la chlorophylle et des caroténoïdes (Murray et Hackett, 1991 ; Sims et Gamon, 2002).

La spectrophotométrie est donc une méthode efficace pour le dosage de la chlorophylle *a*, la chlorophylle *b*, des caroténoïdes totales et des anthocyanes totales. Néanmoins elle ne permet pas de réaliser un dosage précis des différents caroténoïdes ni des différentes anthocyanes en raison de la trop forte similitude de leurs propriétés optiques.

3. Dosage par HPLC

La HPLC permet de séparer les constituants d'un mélange même très complexe et ainsi de quantifier les différents caroténoïdes et anthocyanes mis en solution après extraction foliaire. La figure A.2 illustre le dispositif nécessaire à la réalisation d'une HPLC. L'échantillon à analyser est poussé par un fluide appelé phase mobile et parcourt une colonne appelée phase stationnaire. Cette colonne peut contenir des "granulés" poreux (colonne remplie) ou être recouverte à l'intérieur d'un film mince (colonne capillaire). A l'instant initial, le mélange à séparer est injecté à l'entrée de la colonne où il se dilue dans la phase mobile qui l'entraîne à travers la colonne. Si la phase stationnaire a été bien choisie, les constituants du mélange, ou solutés, sont inégalement retenus lors de la traversée de la colonne. Il résulte de cette rétention que les constituants du

mélange injecté se déplacent tous moins vite que la phase mobile et que leurs vitesses de déplacement sont différentes. Ils sont ainsi élués de la colonne les uns après les autres et donc séparés. Un détecteur placé à la sortie de la colonne couplé à un enregistreur permet d'obtenir un tracé appelé chromatogramme qui dirige sur un enregistreur un signal constant appelé ligne de base en présence du fluide porteur seul ; au passage de chaque soluté séparé il conduit dans le temps à l'enregistrement d'un pic. Dans des conditions chromatographiques données, le "temps de rétention" (temps au bout duquel un composé est élué de la colonne et détecté), caractérise qualitativement une substance. L'amplitude de ces pics, ou encore l'aire limitée par ces pics et la prolongation de la ligne de base permet de mesurer la concentration de chaque soluté dans le mélange injecté.

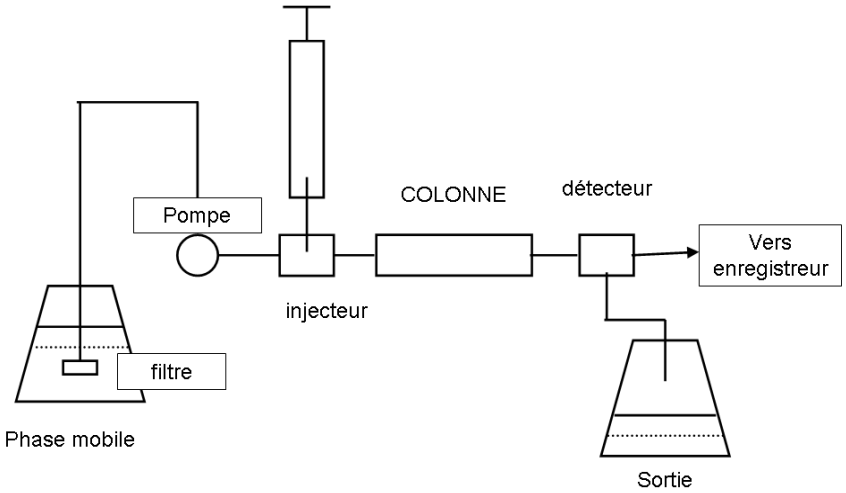


Figure A.2 : Principe de fonctionnement de l'HPLC.

ANNEXE B : présentation détaillée des bases de données expérimentales à l'échelle de la feuille

1. Bases de données RT

ANGERS : le nouvel étalonnage de PROSPECT utilise cette base (Féret et al., 2008), qui a été constituée dans le cadre d'une manipulation réalisée par l'INRA d'Angers avec la participation de multiples collaborateurs. La base de données utilisée ne contient pas l'ensemble des 323 échantillons initialement mesurés. En effet la base originale est constituée en grande partie d'échantillons d'érable, certains très riches en anthocyanes. La présence d'anthocyanes risquant de perturber l'étude des caroténoïdes chez certains échantillons, il a été décidé de les retirer.

- Extraction des pigments : extraction simple à l'éthanol (95 %).
- Dosage : effectué par spectrophotométrie à l'aide des équations proposées par Lichtenthaler et al. (1987).
- Matériel spectrométrique: ASD FieldSpec FR

BOULEAU 1 : cette base de données a été fournie par Cinzia Panigada. Elle n'a pas encore fait l'objet de publications.

CALMIT 1 : cette base contient 43 feuilles d'érable et 6 feuilles de noisetier (Gitelson et al., 2002).

- Extraction des pigments : acétone ou méthanol à 100 %.
- Dosage : effectué par spectrophotométrie à l'aide des équations proposées par Lichtenthaler et al. (1987).
- Matériel spectrométrique: Hitachi 150-20

CHENE 1 : cette base de données a aussi été fournie par Cinzia Panigada. Les données ont été collectées en Italie du 2 au 4 juillet 2003 dans le cadre d'une campagne de suivi forestier par télédétection (Rossini et al., 2006).

- Extraction des pigments : acétone ou méthanol à 100 %.
- Dosage : effectué par spectrophotométrie à l'aide des équations proposées par Lichtenthaler et al. (1987).
- Matériel spectrométrique: UV2101PC, Shimadzu, Kyoto, Japan

CHENE 2 : ces échantillons ont été fournis par Juliette Louis (ESE) et n'ont pas fait l'objet de publications.

HETRE : les données comportent des feuilles de deux stades physiologiques distincts : 28 échantillons ont été collectés lors de la seconde repousse au début du mois d'août de l'année 2000 (Gitelson et al., 2002), et 18 échantillons ont été collectés au stade sénescent à la fin de l'été 2000.

- Extraction des pigments : elle a été réalisée à partir d'acétone ou de méthanol à 100 %.
- Dosage : effectué par spectrophotométrie à l'aide des équations proposées par Lichtenthaler et al. (1987).
- Matériel spectrométrique: Shimatzu 2101 PC

EUCALYPTUS : constitué par Karen Barry, ce jeu de données contient des échantillons juvéniles et adultes d'eucalyptus, collectés en Australie (Barry et al., 2009). Une vingtaine de feuilles adultes ont été écartées de la base de données initiale en raison de la trop forte teneur en caroténoïdes laissant supposer une erreur de dosage.

- Extraction des pigments : triple extraction à partir d'acétone à 100 % (Martin et al., 2007).
- Dosage : effectué par spectrophotométrie à l'aide des équations proposées par Lichtenthaler et Buschmann (2001).
- Matériel spectrométrique: ASD FieldSpec Pro FR.

FIGUIER : les échantillons ont été collectyés durant l'hiver 1995-1996 au Sede-Boker Campus of Ben-Gurion (Université de Negev, Israël) (Gitelson et Merzlyak, 1997).

- Extraction des pigments : extraction à partir d'acétone à 100 %.
- Dosage : effectué par spectrophotométrie à l'aide des équations proposées par Lichtenthaler et al. (1987).
- Matériel spectrométrique: LI-1800

HAWAII: ce jeu de données a été constitué par Gregory Asner dans le cadre du projet Spectranomics. Il a été collecté en 2007 à Hawaii et ne fait pas encore l'objet de publications spécifiques, mis à part celle réalisée dans le cadre de cette étude (Féret et al., 2008).

- Extraction des pigments : triple extraction à partir d'acétone à 100 %.
- Dosage : effectué par spectrophotométrie à l'aide des équations proposées par Lichtenthaler et Buschmann (2001).
- Matériel spectrométrique: ASD FieldSpec Pro FR

LOPEX: le projet LOPEX'93 (*Leaf Optical Properties Experiment*) a permis la constitution d'une base de données de propriétés optiques foliaire mise à disposition pour la communauté scientifique (http://teledetection.ipgp.jussieu.fr/opticleaf/lopex.htm). Ce projet mis en place par la communauté européenne et coordonné par l'Institute for Remote Sensing Applications du

Joint Research Center (Ispra – Italie) regroupe les mesures biochimiques et structurales effectuées sur plus de 50 espèces végétales. Environ soixante-dix échantillons foliaires ont été analysés à l'état frais et sec pour permettre d'étudier différents phénomènes dont la photosynthèse, la production primaire et la décomposition foliaire. La distribution de ce jeu de données au sein de la communauté scientifique a largement contribué à l'essor de la télédétection de la végétation, notamment par son utilisation comme base d'étalonnage de PROSPECT. Grâce à l'étude d'un nombre important de données d'origines variées, l'étude présentée aujourd'hui est en mesure d'affirmer que les mesures effectuées sur la teneur en pigments foliaires rapportées par LOPEX présentent un problème de précision important qu'il est impossible de corriger actuellement. Cependant les mesures effectuées pour obtenir l'EWT, le LMA et la teneur en différents éléments constituant la matière sèche restent valables.

- Extraction des pigments : 100 % acétone.
- Dosage : effectué par spectrophotométrie à l'aide des équations proposées par Lichtenthaler (1987).
- Matériel spectrométrique: Perkin Elmer Lambda 19

NOISETIER: les échantillons de noisetier ont été collectés et utilisées par Anatoly Gitelson (Gitelson et al., 1994).

- Extraction des pigments : 80 % acétone.
- Dosage : effectué par spectrophotométrie à l'aide des équations proposées par Lichtenthaler et al. (1982).
- Matériel spectrométrique: Hitachi 150-20.

2. Bases de données R

BOULEAU 2 : ces données ont été utilisées par Richarsdon et al. (2002) et ont été mesurées sur des feuilles de bouleau à papier ayant grandi sous serre. Elles incluent des feuilles sénescentes ou en situation de stress, ainsi que des feuilles maintenues sous un rayonnement UV de forte intensité afin de stimuler la dégradation de la chlorophylle.

- Extraction des pigments : extraction par dimethyl sulphoxide (DMSO)
- Dosage : effectué par spectrophotométrie à l'aide des équations proposées par Arnon et al. (1949).
- Matériel spectrométrique: UniSpec Spectral Analysis System (PP Systems, Haverhill, Massachusetts, USA)

CALMIT 2: contient 38 échantillons de hêtre, 9 échantillons d'orme et 19 échantillons de vigne sauvage (Gitelson et al., 1999) collectés en 1996.

- Extraction des pigments : acétone à 100 %.
- Dosage : effectué par spectrophotométrie à l'aide des équations proposées par Lichtenthaler et al. (1987).

- Matériel spectrométrique: UV2101PC, Shimadzu, Kyoto, Japan

CALMIT 3 : contient 20 échantillons de noisetier et 25 échantillons d'érable collectés entre 1992 et 1998 (Gitelson et al., 2003). Initialement issus du même jeu que CALMIT 2, ils ont été mis à part en raison du domaine spectral plus restreint.

- Extraction des pigments : acétone à 100 %.
- Dosage : effectué par spectrophotométrie à l'aide des équations proposées par Lichtenthaler et al. (1987).
- Matériel spectrométrique: Hitachi 150–20

CALMIT 4 : contient 20 échantillons de soja et 20 échantillons de maïs collectés en 2004 au cours d'une campagne de suivi de parcelles cultivées (Gitelson et al., 2006a).

- Extraction des pigments : acétone à 80 %.
- Dosage : effectué par spectrophotométrie à l'aide des équations proposées par Porra et al. (1989).
- Matériel spectrométrique: Ocean Optics USB2000

ESE : Cette base de données est en partie utilisée (53 feuilles) par le Maire et al. (2004).

- Extraction des pigments : acétone à 80 %.
- Dosage : effectué par spectrophotométrie à l'aide des équations proposées par Porra et al. (1989).
- Matériel spectrométrique: Perkin Elmer Lambda 18 UV/VIS.

VIGNE : les données proviennent de deux cépages (Edelweiss et St Croix) et ont été publiées par Steele et al. (2008).

ANNEXE C

1. ANGERS

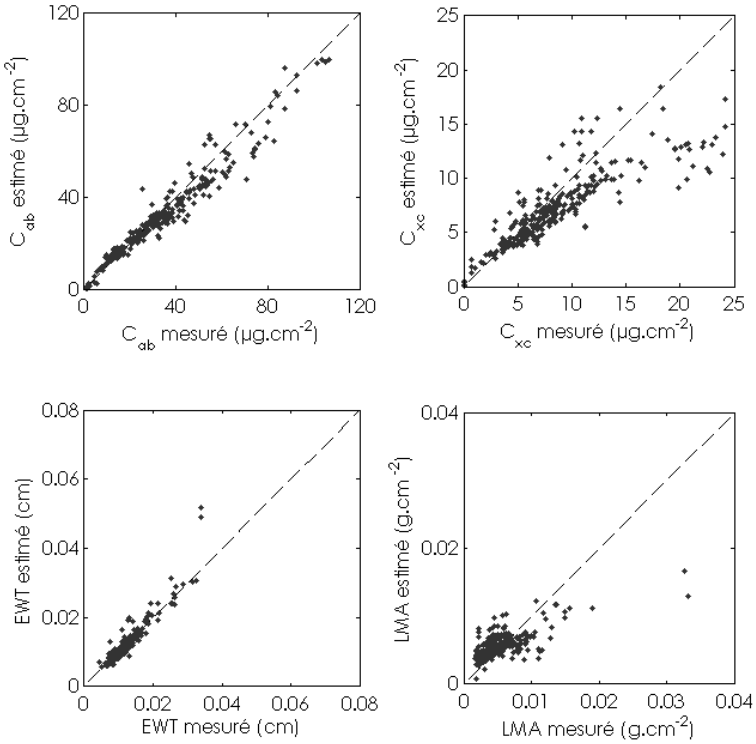


Figure C.1 : estimation des différents constituants disponibles par l'inversion de PROSPECT-5.

Tableau C.1 : estimation des différents constituants disponibles par l'inversion de PROSPECT-5.

	C_{ab} (µg.cm^{-2})	C_{xc} (µg.cm^{-2})	EWT (cm)	LMA (µg.cm^{-2})
RMSEP	5.41	3.11	0.0020	0.0026
BIAS	-1.8	-1.42	-0.0001	0.0003
SEPC	5.1	2.76	0.0020	0.0026
CV (%)	15.15	32.12	17.1	50.06

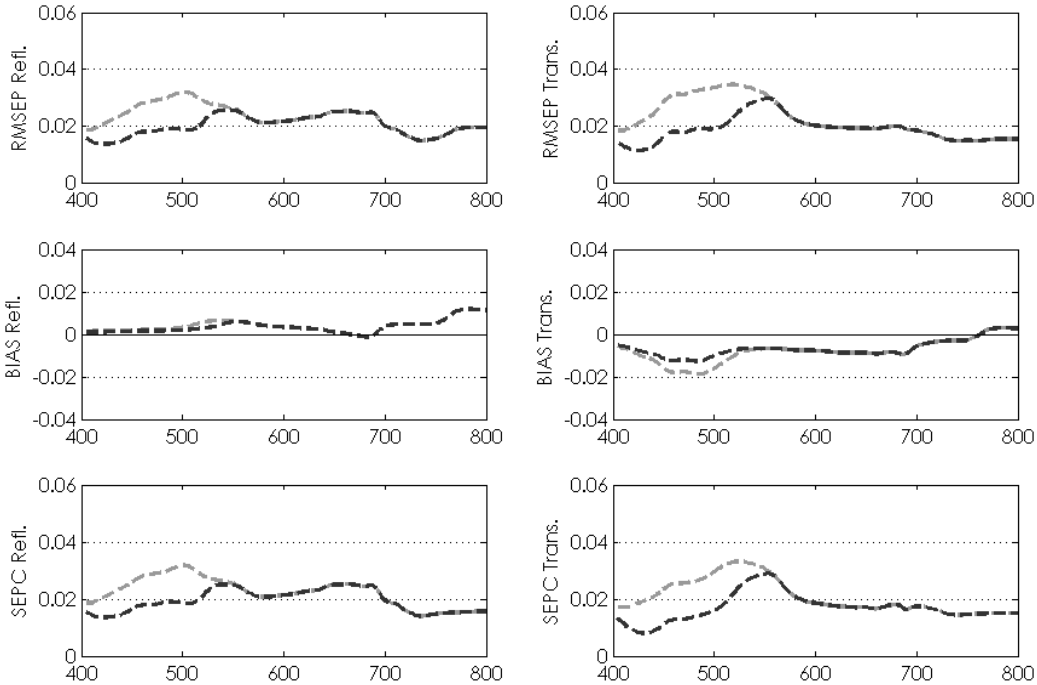


Figure C.2 : modélisation des propriétés optiques VIS en sens direct (gris : PROSPECT-4 ; noir : PROSPECT-5).

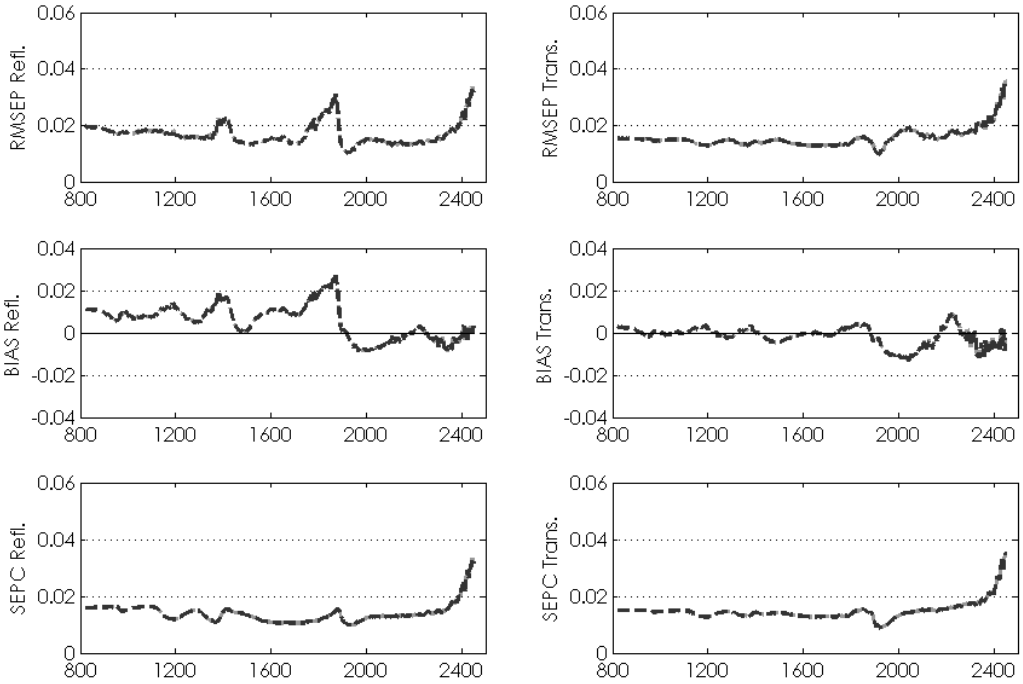


Figure C.3 : modélisation des propriétés optiques IR en sens direct (gris : PROSPECT-4 ; noir : PROSPECT-5).

2. BOULEAU 1

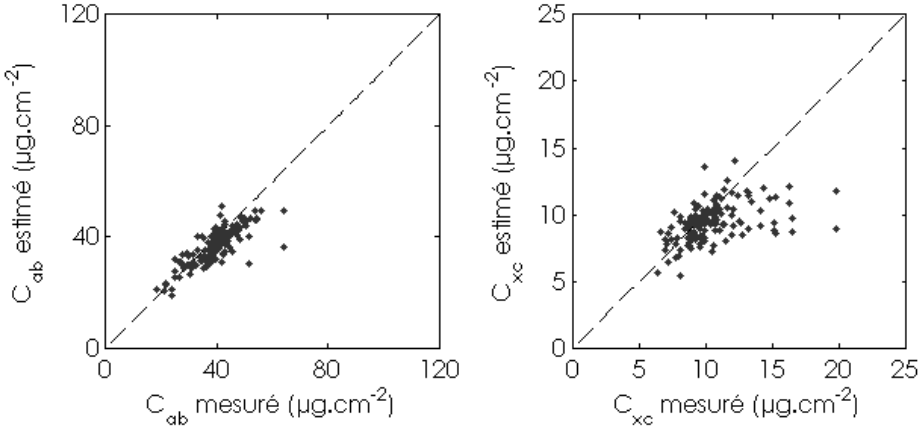


Figure C.4 : estimation des différents constituants disponibles par l'inversion de PROSPECT-5

Tableau C.2 : estimation des différents constituants disponibles par l'inversion de PROSPECT-5.

	C_{ab} (µg.cm^{-2})	C_{xc} (µg.cm^{-2})	EWT (cm)	LMA (µg.cm^{-2})
RMSEP	5.49	2.37	N/A	N/A
BIAS	-2.68	-1.02	N/A	N/A
SEPC	4.79	2.14	N/A	N/A
CV (%)	12.15	20.61	N/A	N/A

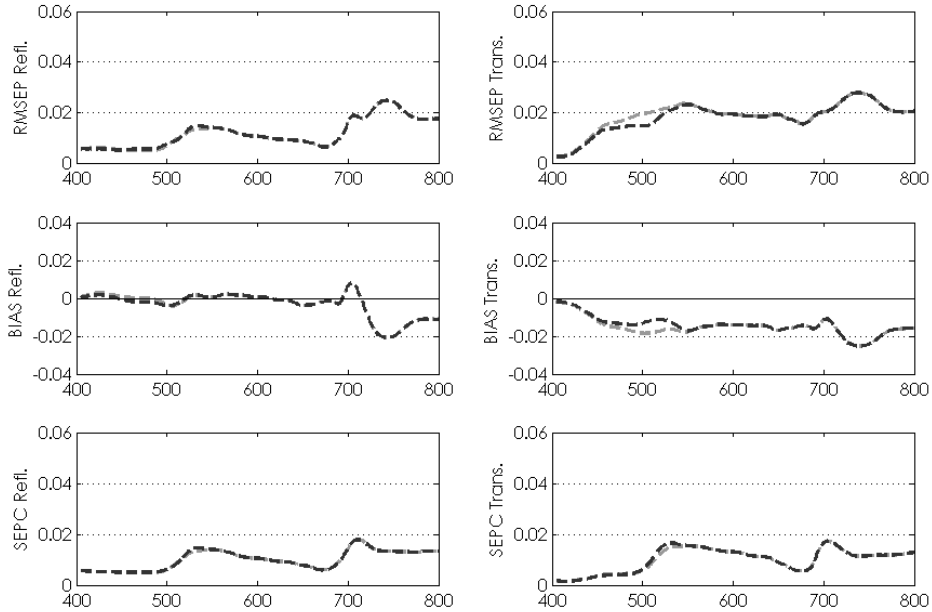


Figure C.5 : modélisation des propriétés optiques VIS en sens direct (gris : PROSPECT-4 ; noir : PROSPECT-5).

3. BOULEAU 2

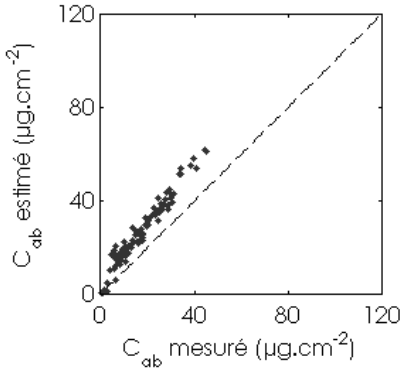


Figure C.6 : estimation des différents constituants disponibles par l'inversion de PROSPECT-5

Tableau C.3 : estimation des différents constituants disponibles par l'inversion de PROSPECT-5.

	C_{ab} (µg.cm^{-2})	C_{xc} (µg.cm^{-2})	EWT (cm)	LMA (µg.cm^{-2})
RMSEP	10.17	N/A	N/A	N/A
BIAS	9.06	N/A	N/A	N/A
SEPC	4.61	N/A	N/A	N/A
CV (%)	28.05	N/A	N/A	N/A

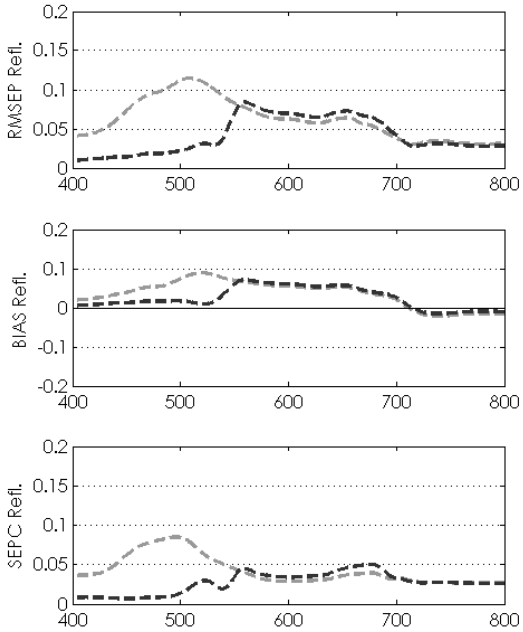


Figure C.7 : modélisation des propriétés optiques VIS en sens direct (gris : PROSPECT-4 ; noir : PROSPECT-5).

4. CALMIT 1

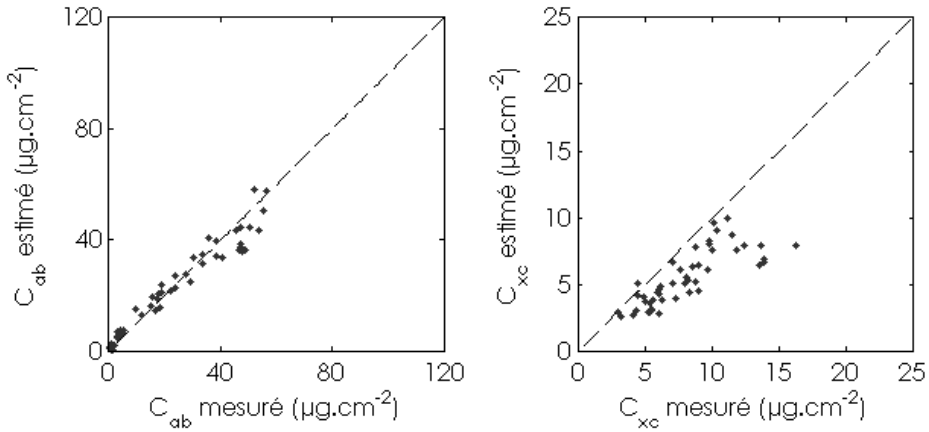


Figure C.8 : estimation des différents constituants disponibles par l'inversion de PROSPECT-5

Tableau C.4 : estimation des différents constituants disponibles par l'inversion de PROSPECT-5.

	C_{ab} (µg.cm^{-2})	C_{xc} (µg.cm^{-2})	EWT (cm)	LMA (µg.cm^{-2})
RMSEP	4.95	3.2	N/A	N/A
BIAS	-1.09	-2.56	N/A	N/A
SEPC	4.82	1.92	N/A	N/A
CV (%)	19.5	23.83	N/A	N/A

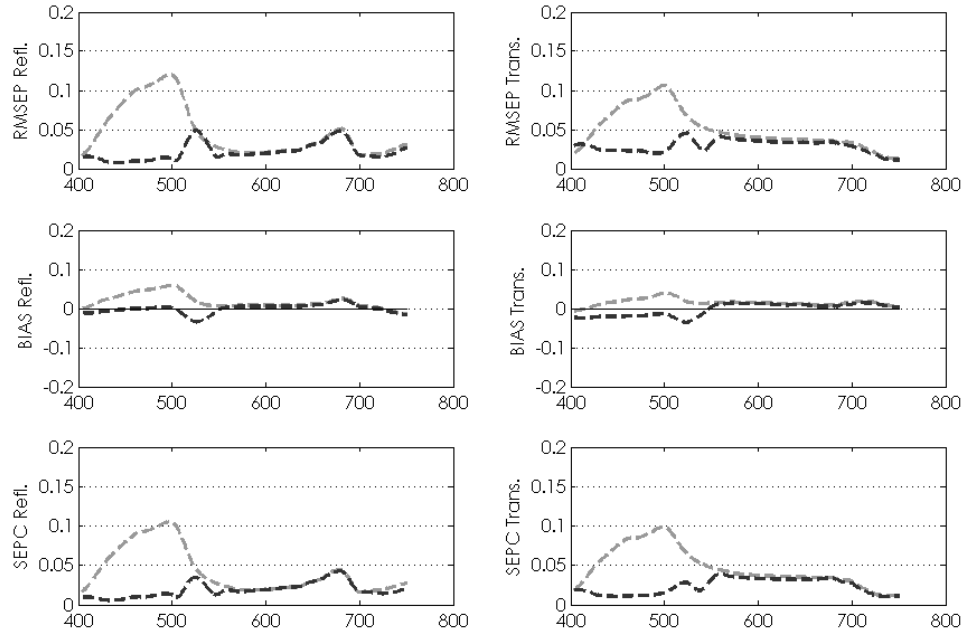


Figure C.9 : modélisation des propriétés optiques VIS en sens direct (gris : PROSPECT-4 ; noir : PROSPECT-5).

5. CALMIT 2

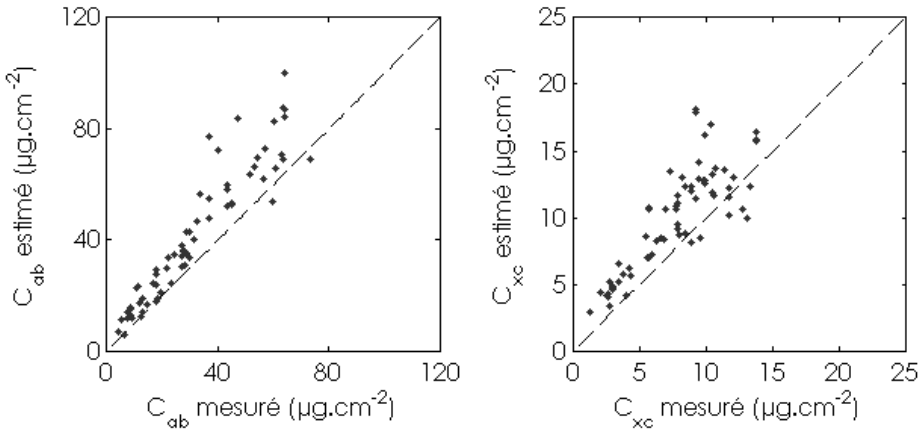


Figure C.10 : estimation des différents constituants disponibles par l'inversion de PROSPECT-5

Tableau C.5 : estimation des différents constituants disponibles par l'inversion de PROSPECT-5.

	C_{ab} (µg.cm^{-2})	C_{xc} (µg.cm^{-2})	EWT (cm)	LMA (µg.cm^{-2})
RMSEP	14.5	3.14	N/A	N/A
BIAS	10.66	2.28	N/A	N/A
SEPC	9.83	2.16	N/A	N/A
CV (%)	30.77	28.01	N/A	N/A

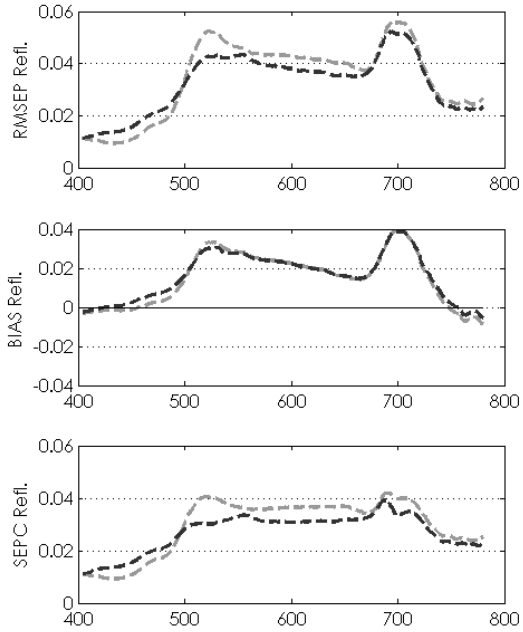


Figure C.11 : modélisation des propriétés optiques VIS en sens direct (gris : PROSPECT-4 ; noir : PROSPECT-5).

6. CALMIT 3

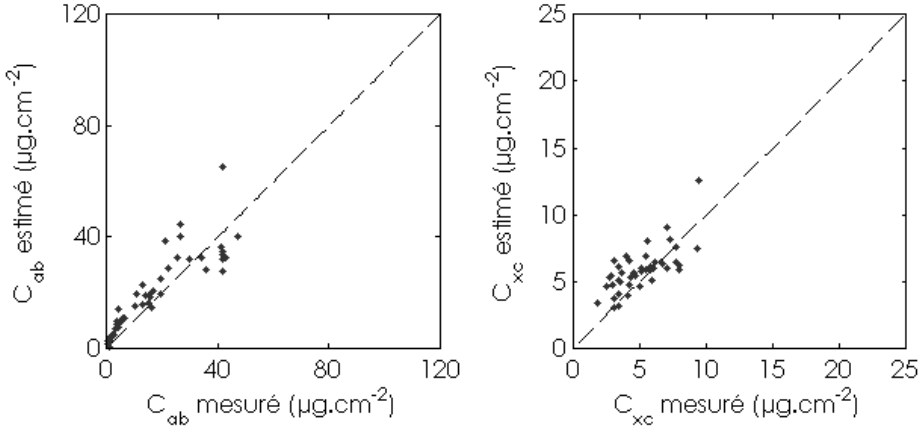


Figure C.12 : estimation des différents constituants disponibles par l'inversion de PROSPECT-5

Tableau C.6 : estimation des différents constituants disponibles par l'inversion de PROSPECT-5.

	C_{ab} (µg.cm^{-2})	C_{xc} (µg.cm^{-2})	EWT (cm)	LMA (µg.cm^{-2})
RMSEP	7.77	1.56	N/A	N/A
BIAS	2.73	0.76	N/A	N/A
SEPC	7.27	1.36	N/A	N/A
CV (%)	41.69	26.63	N/A	N/A

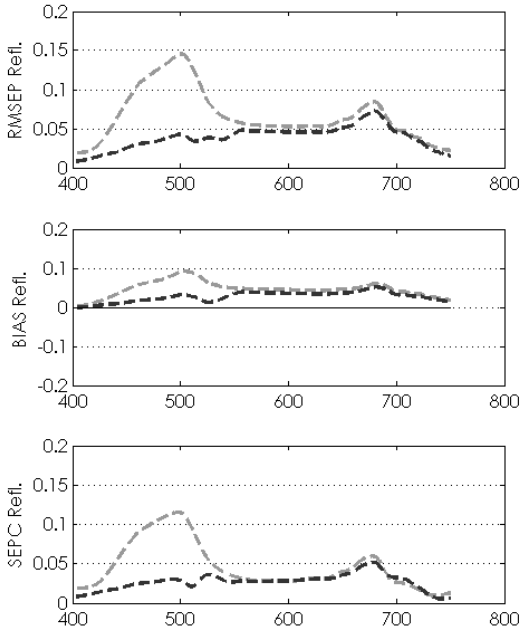


Figure C.13 : modélisation des propriétés optiques VIS en sens direct (gris : PROSPECT-4 ; noir : PROSPECT-5).

7. CALMIT 4

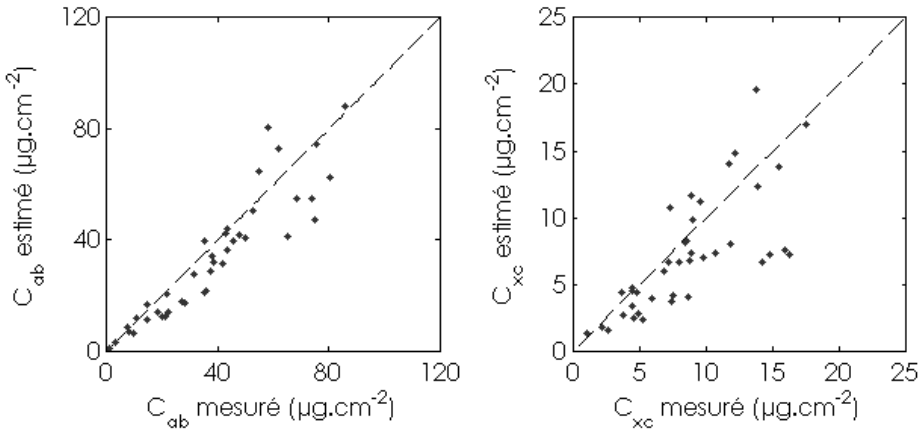


Figure C.14 : estimation des différents constituants disponibles par l'inversion de PROSPECT-5

Tableau C.7 : estimation des différents constituants disponibles par l'inversion de PROSPECT-5.

	C_{ab} (µg.cm^{-2})	C_{xc} (µg.cm^{-2})	EWT (cm)	LMA (µg.cm^{-2})
RMSEP	10.32	3.38	N/A	N/A
BIAS	-4.98	-1.41	N/A	N/A
SEPC	9.04	3.07	N/A	N/A
CV (%)	23.43	35.67	N/A	N/A

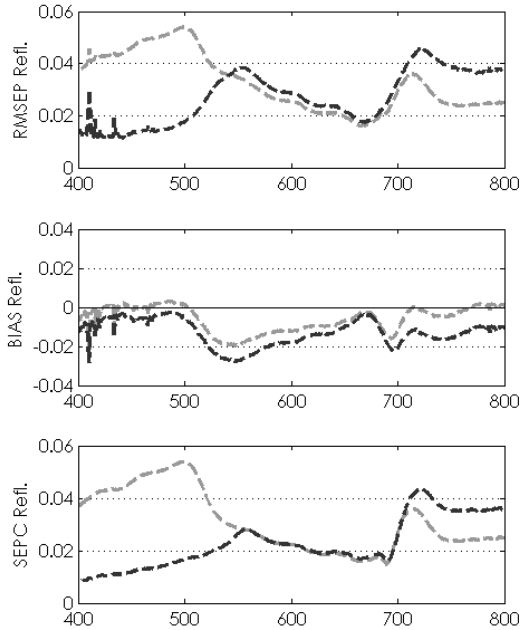


Figure C.15 : modélisation des propriétés optiques VIS en sens direct (gris : PROSPECT-4 ; noir : PROSPECT-5).

8. CHENE 1

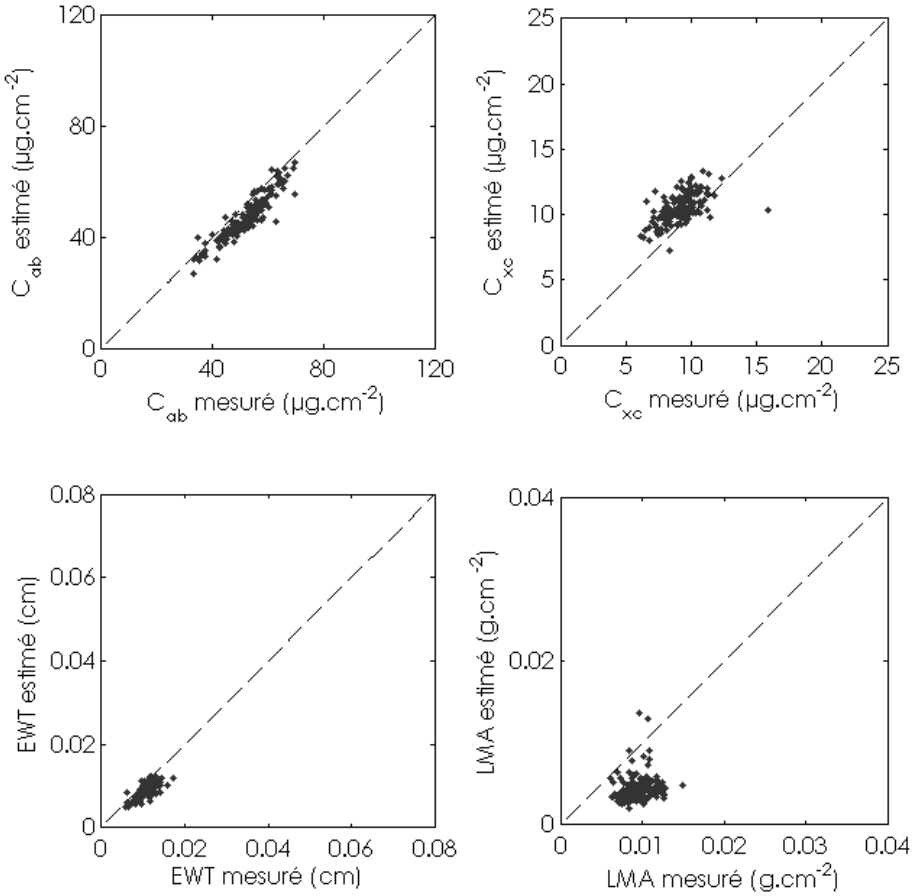


Figure C.16 : estimation des différents constituants disponibles par l'inversion de PROSPECT-5

Tableau C.8 : estimation des différents constituants disponibles par l'inversion de PROSPECT-5.

	C_{ab} (µg.cm^{-2})	C_{xc} (µg.cm^{-2})	EWT (cm)	LMA (µg.cm^{-2})
RMSEP	5.66	1.78	0.0022	0.0057
BIAS	-4.71	1.36	-0.0017	-0.0053
SEPC	3.15	1.15	0.0014	0.0021
CV (%)	6.11	12.61	13.12	22.1

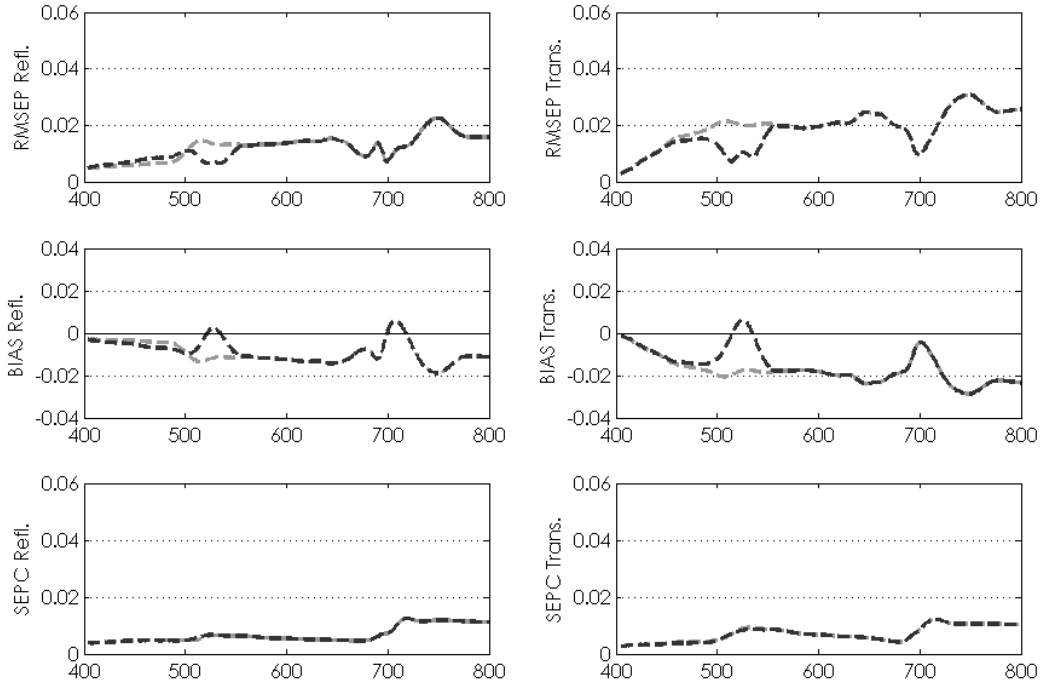


Figure C.17 : modélisation des propriétés optiques VIS en sens direct (gris : PROSPECT-4 ; noir : PROSPECT-5).

9. CHENE 2

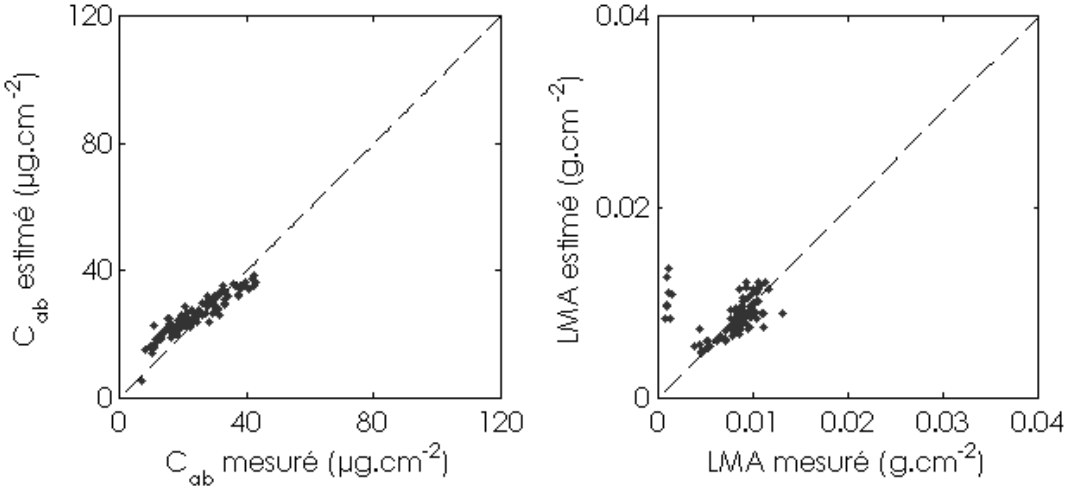


Figure C.17 : estimation des différents constituants disponibles par l'inversion de PROSPECT-5

Tableau C.9 : estimation des différents constituants disponibles par l'inversion de PROSPECT-5.

	C_{ab} (µg.cm^{-2})	C_{xc} (µg.cm^{-2})	EWT (cm)	LMA (µg.cm^{-2})
RMSEP	4.47	N/A	N/A	0.0029
BIAS	2.18	N/A	N/A	0.0006
SEPC	3.9	N/A	N/A	0.0029
CV (%)	16.85	N/A	N/A	36.36

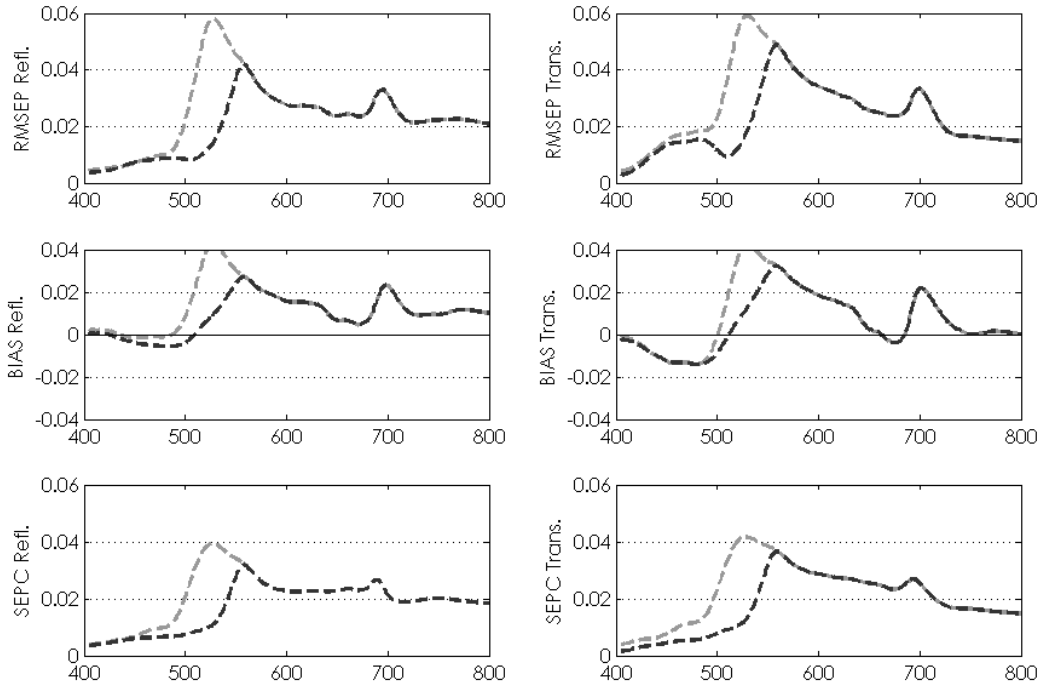


Figure C.18 : modélisation des propriétés optiques VIS en sens direct (gris : PROSPECT-4 ; noir : PROSPECT-5).

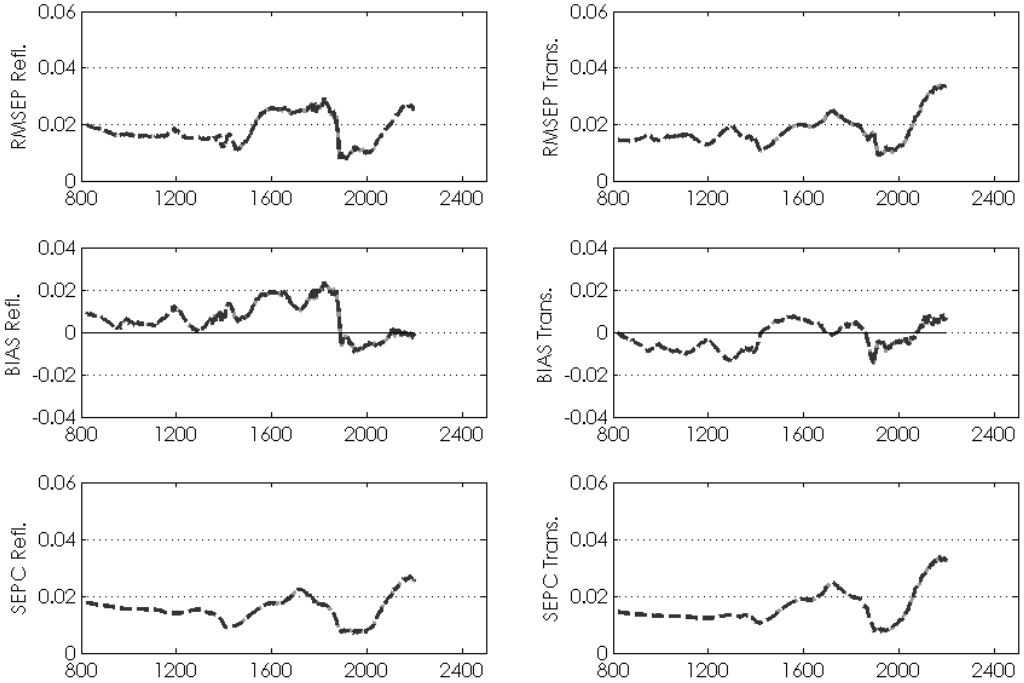


Figure C.19 : modélisation des propriétés optiques IR en sens direct (gris : PROSPECT-4 ; noir : PROSPECT-5).

10. ESE

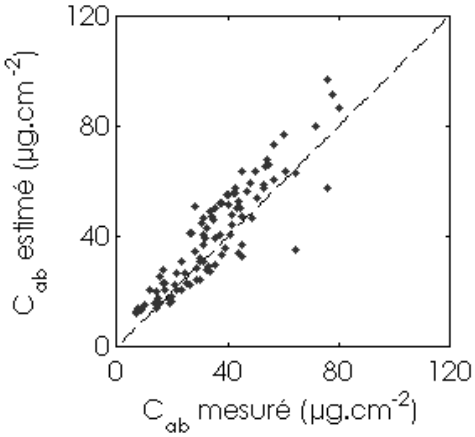


Figure C.20 : estimation des différents constituants disponibles par l'inversion de PROSPECT-5

Tableau C.10 : estimation des différents constituants disponibles par l'inversion de PROSPECT-5.

	C_{ab} (µg.cm^{-2})	C_{xc} (µg.cm^{-2})	EWT (cm)	LMA (µg.cm^{-2})
RMSEP	9.72	N/A	N/A	N/A
BIAS	4.92	N/A	N/A	N/A
SEPC	8.38	N/A	N/A	N/A
CV (%)	23.86	N/A	N/A	N/A

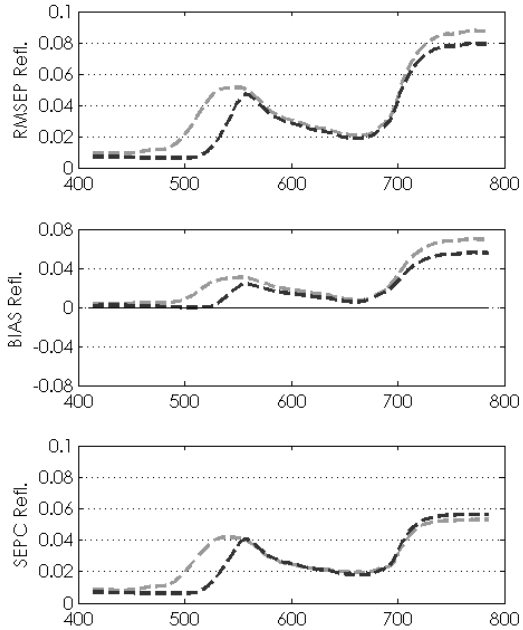


Figure C.21 : modélisation des propriétés optiques VIS en sens direct (gris : PROSPECT-4 ; noir : PROSPECT-5).

11. EUCALYPTUS

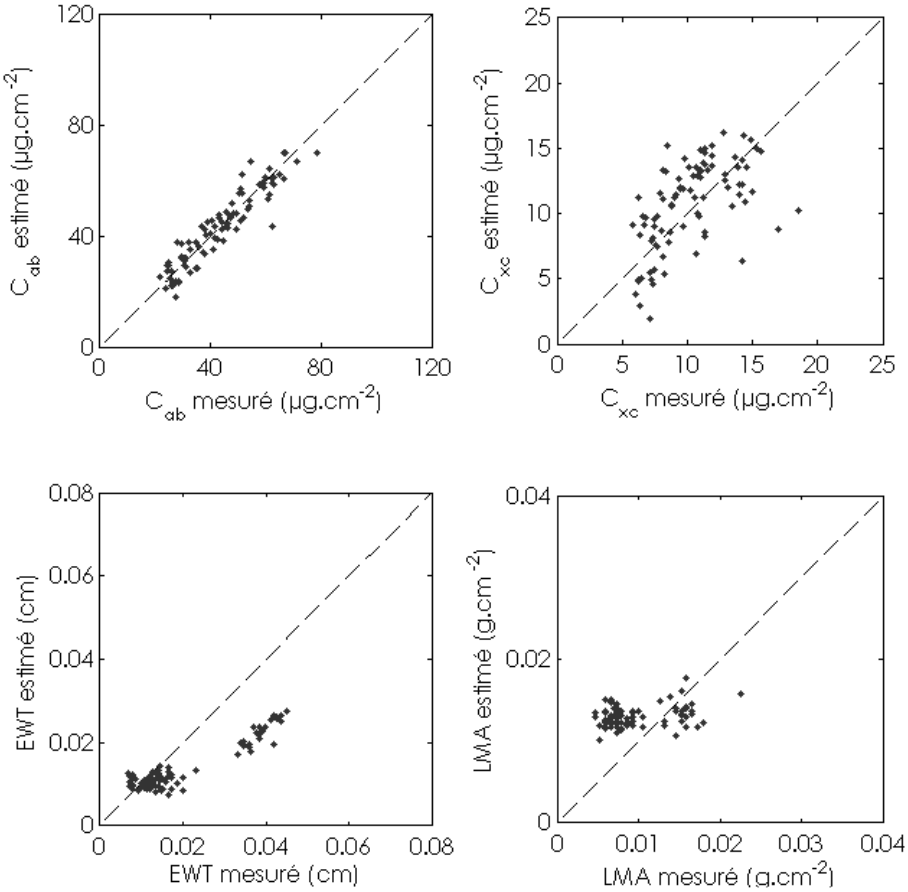


Figure C.22 : estimation des différents constituants disponibles par l'inversion de PROSPECT-5

Tableau C.11 : estimation des différents constituants disponibles par l'inversion de PROSPECT-5.

	C_{ab} (µg.cm^{-2})	C_{xc} (µg.cm^{-2})	EWT (cm)	LMA (µg.cm^{-2})
RMSEP	4.92	2.94	0.0093	0.0050
BIAS	-0.27	0.44	-0.0060	0.0034
SEPC	4.91	2.9	0.0071	0.0038
CV (%)	11.28	28.3	35.9	39.03

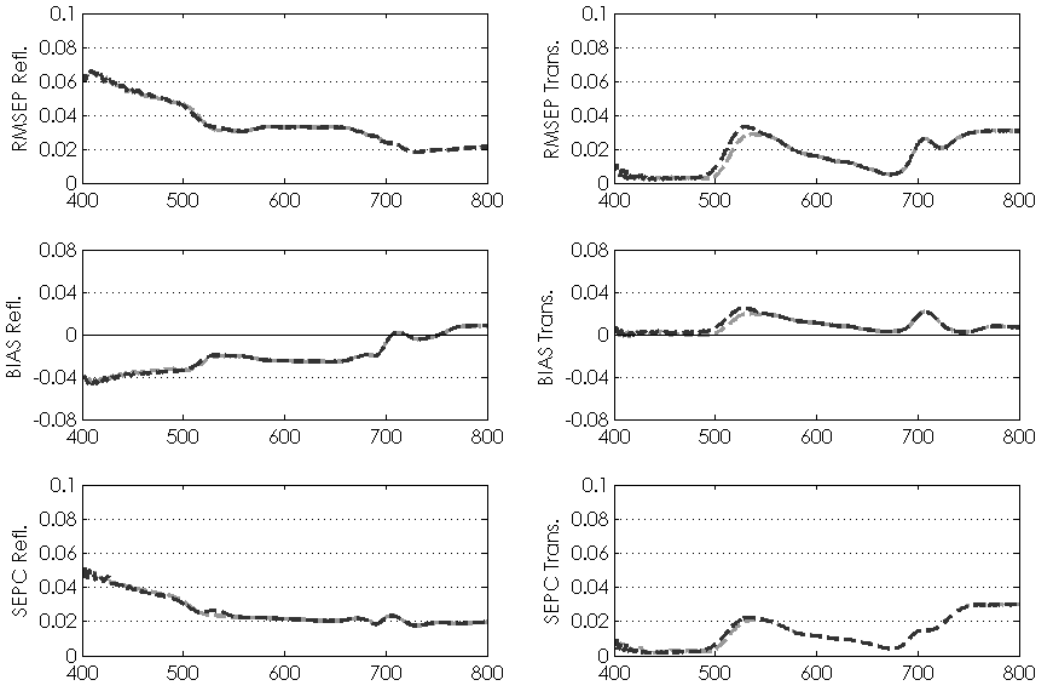


Figure C.23 : modélisation des propriétés optiques VIS en sens direct (gris : PROSPECT-4 ; noir : PROSPECT-5).

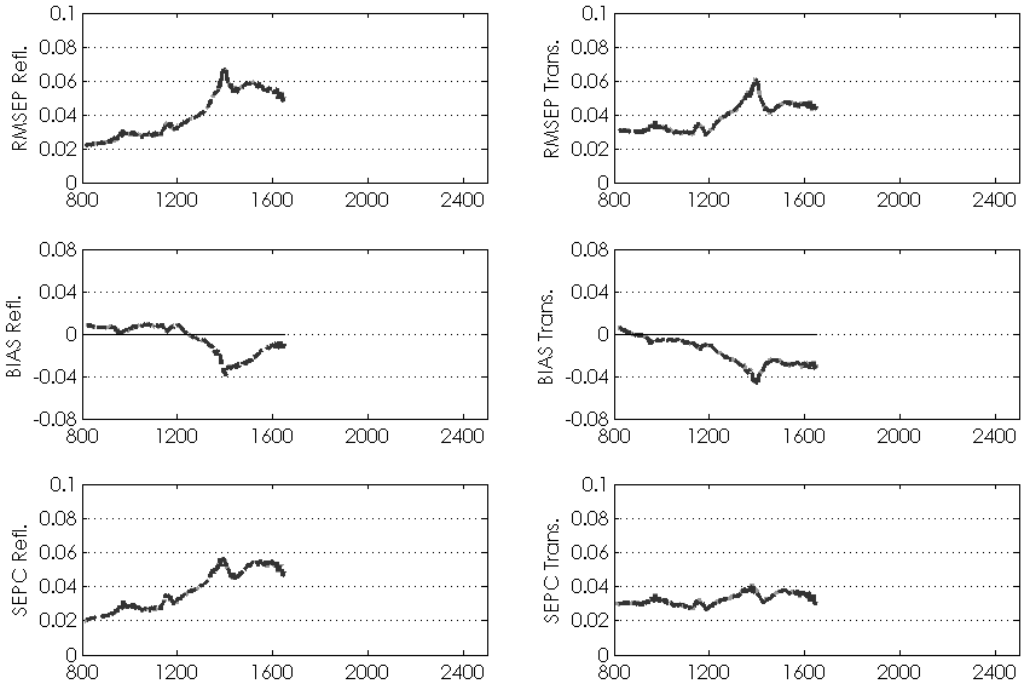


Figure C.24 : modélisation des propriétés optiques IR en sens direct (gris : PROSPECT-4 ; noir : PROSPECT-5).

12. FIGUIER

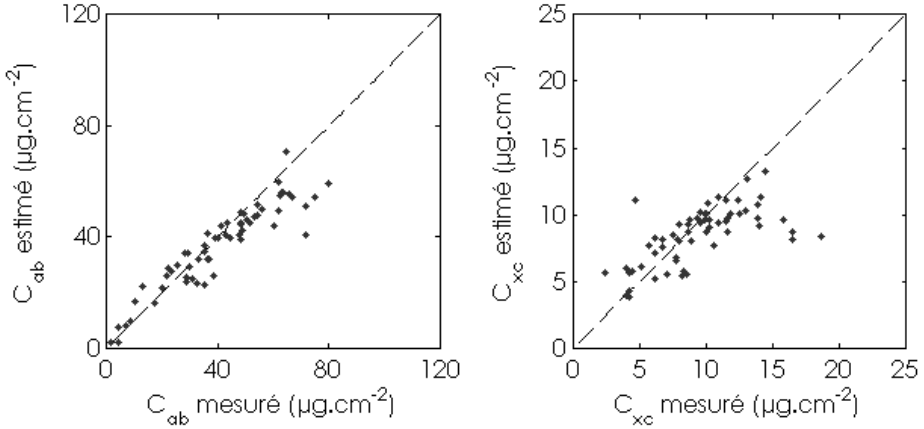


Figure C.25 : estimation des différents constituants disponibles par l'inversion de PROSPECT-5

Tableau C.12 : estimation des différents constituants disponibles par l'inversion de PROSPECT-5.

	C_{ab} (µg.cm^{-2})	C_{xc} (µg.cm^{-2})	EWT (cm)	LMA (µg.cm^{-2})
RMSEP	8.59	2.86	N/A	N/A
BIAS	-3.85	-0.96	N/A	N/A
SEPC	7.68	2.69	N/A	N/A
CV (%)	18.8	28.52	N/A	N/A

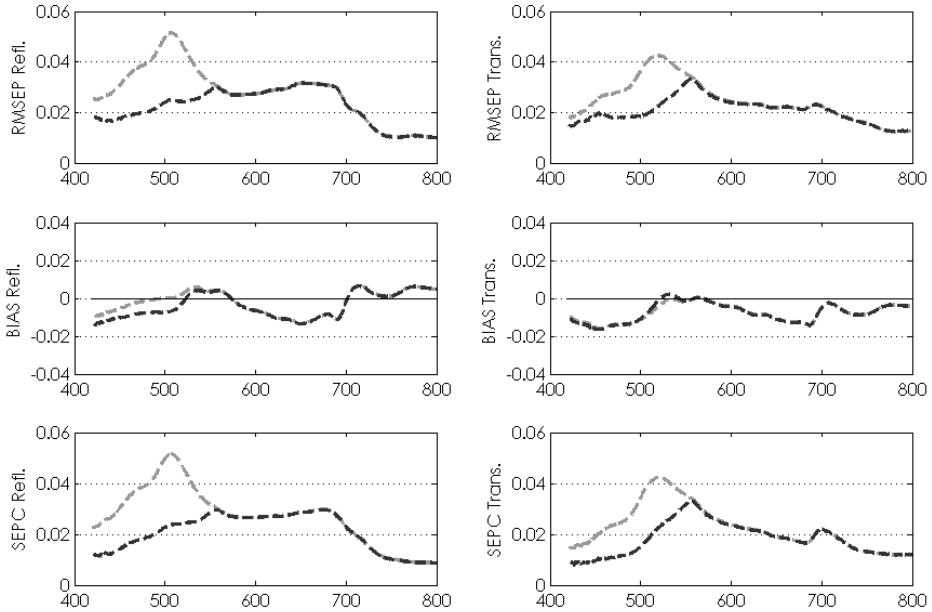


Figure C.26 : modélisation des propriétés optiques VIS en sens direct (gris : PROSPECT-4 ; noir : PROSPECT-5).

13. HAWAII

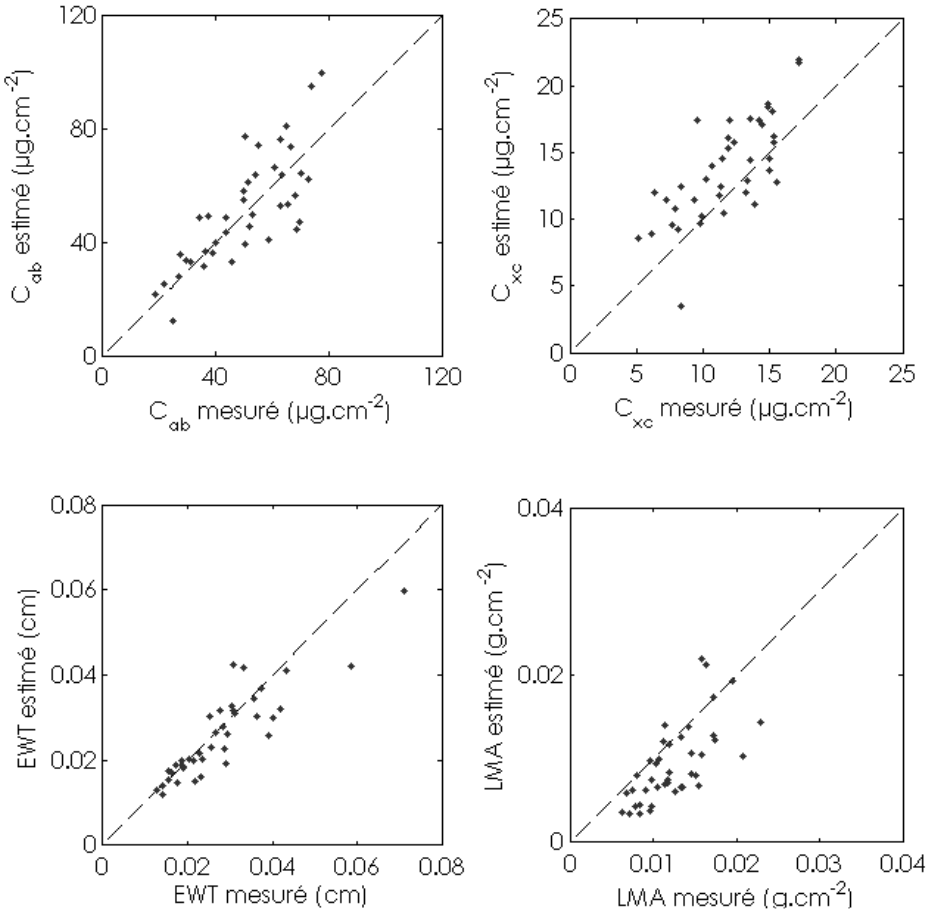


Figure C.27 : estimation des différents constituants disponibles par l'inversion de PROSPECT-5

Tableau C.13 : estimation des différents constituants disponibles par l'inversion de PROSPECT-5.

	C_{ab} (µg.cm^{-2})	C_{xc} (µg.cm^{-2})	EWT (cm)	LMA (µg.cm^{-2})
RMSEP	11.96	3.25	0.0058	0.0047
BIAS	1.62	2.04	-0.0021	-0.0032
SEPC	11.85	2.53	0.0054	0.0035
CV (%)	23.65	21.4	19.58	27.93

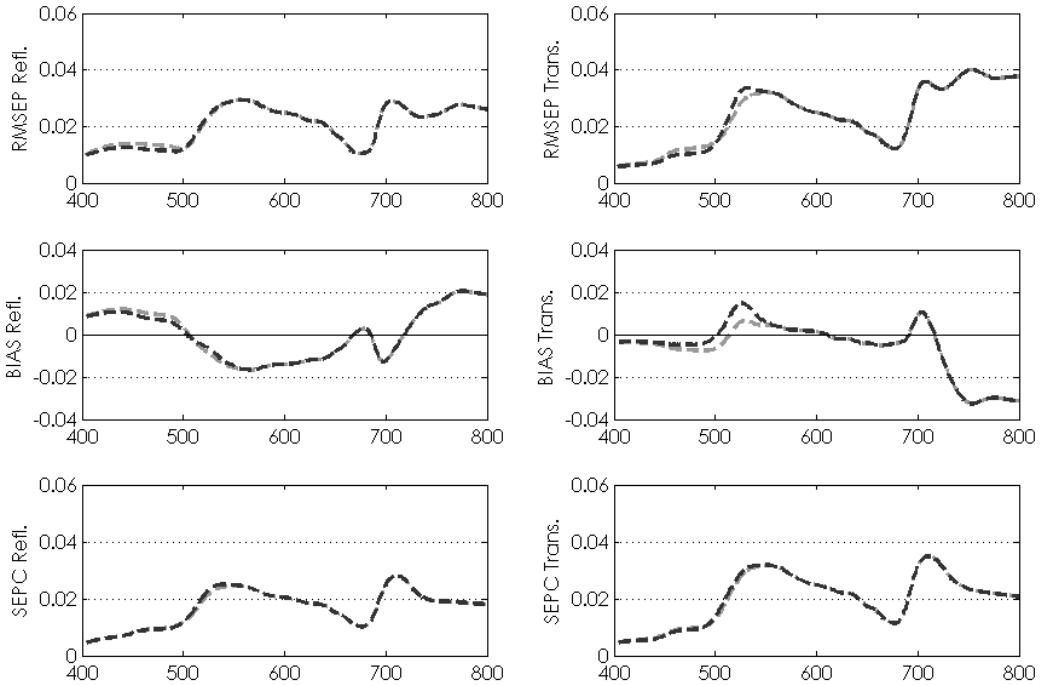


Figure C.28 : modélisation des propriétés optiques VIS en sens direct (gris : PROSPECT-4 ; noir : PROSPECT-5).

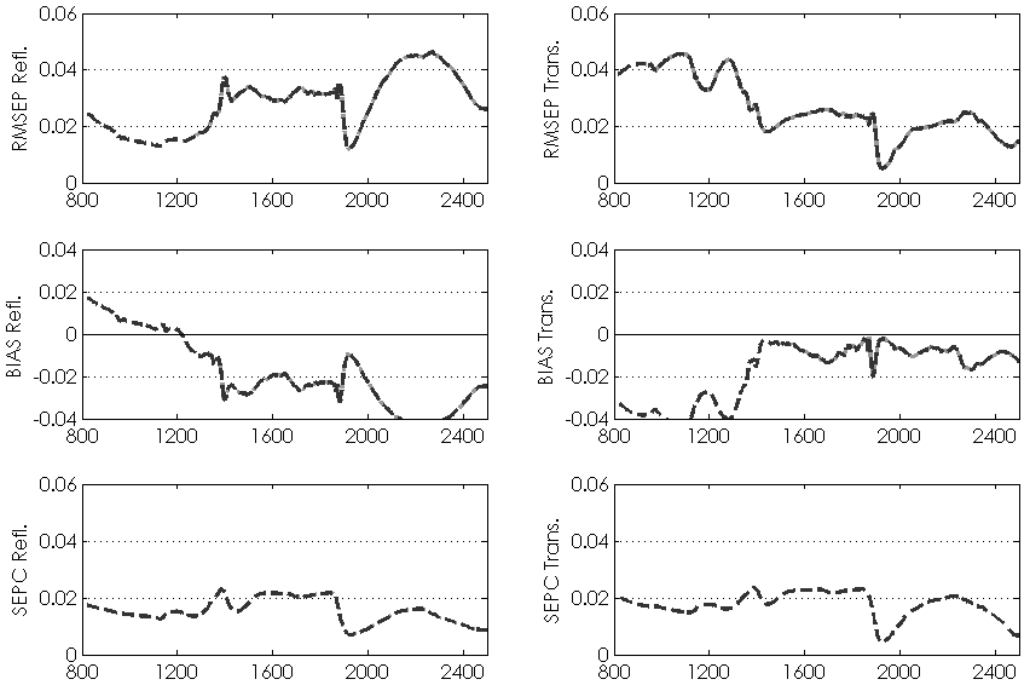


Figure C.29 : modélisation des propriétés optiques IR en sens direct (gris : PROSPECT-4 ; noir : PROSPECT-5).

14. HETRE

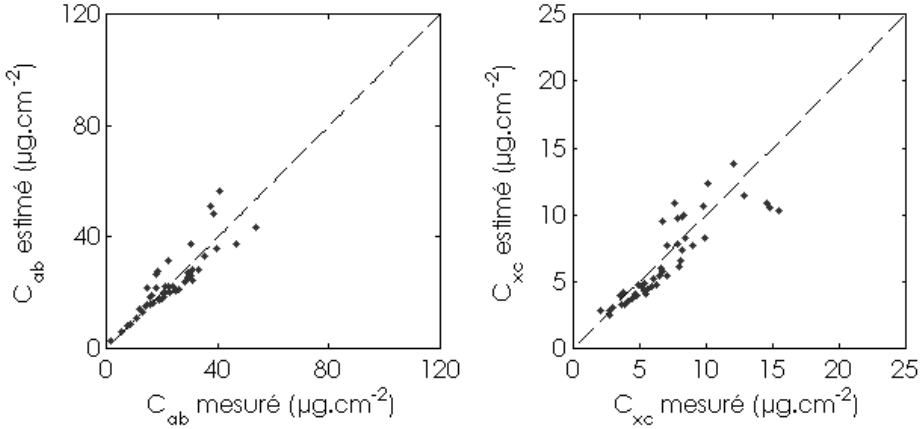


Figure C.30 : estimation des différents constituants disponibles par l'inversion de PROSPECT-5

Tableau C.14 : estimation des différents constituants disponibles par l'inversion de PROSPECT-5.

	C_{ab} (µg.cm^{-2})	C_{xc} (µg.cm^{-2})	EWT (cm)	LMA (µg.cm^{-2})
RMSEP	5.35	1.66	N/A	N/A
BIAS	0.41	-0.46	N/A	N/A
SEPC	5.33	1.6	N/A	N/A
CV (%)	23.59	23.05	N/A	N/A

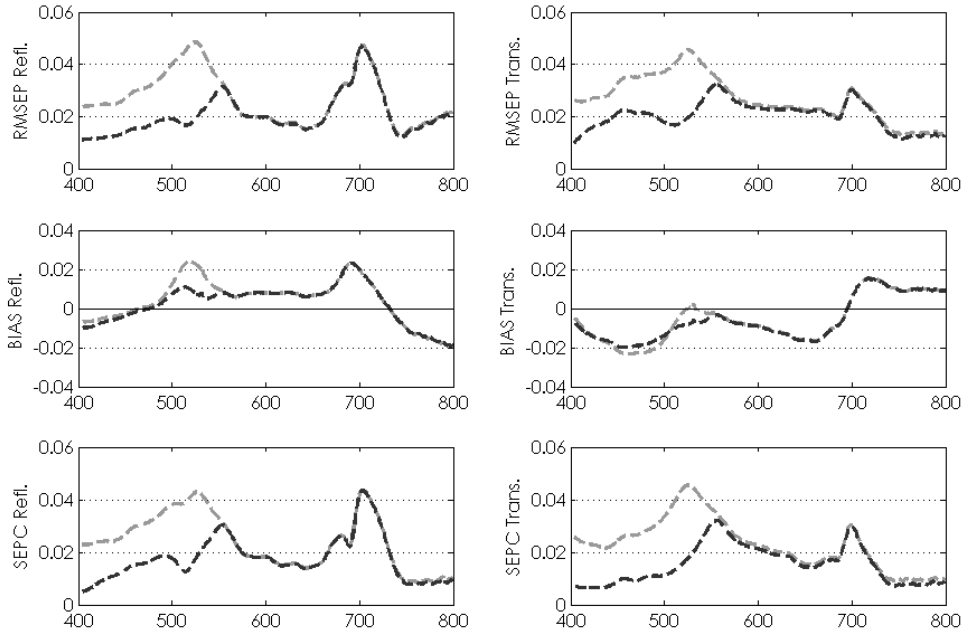


Figure C.31 : modélisation des propriétés optiques VIS en sens direct (gris : PROSPECT-4 ; noir : PROSPECT-5).

15. LOPEX

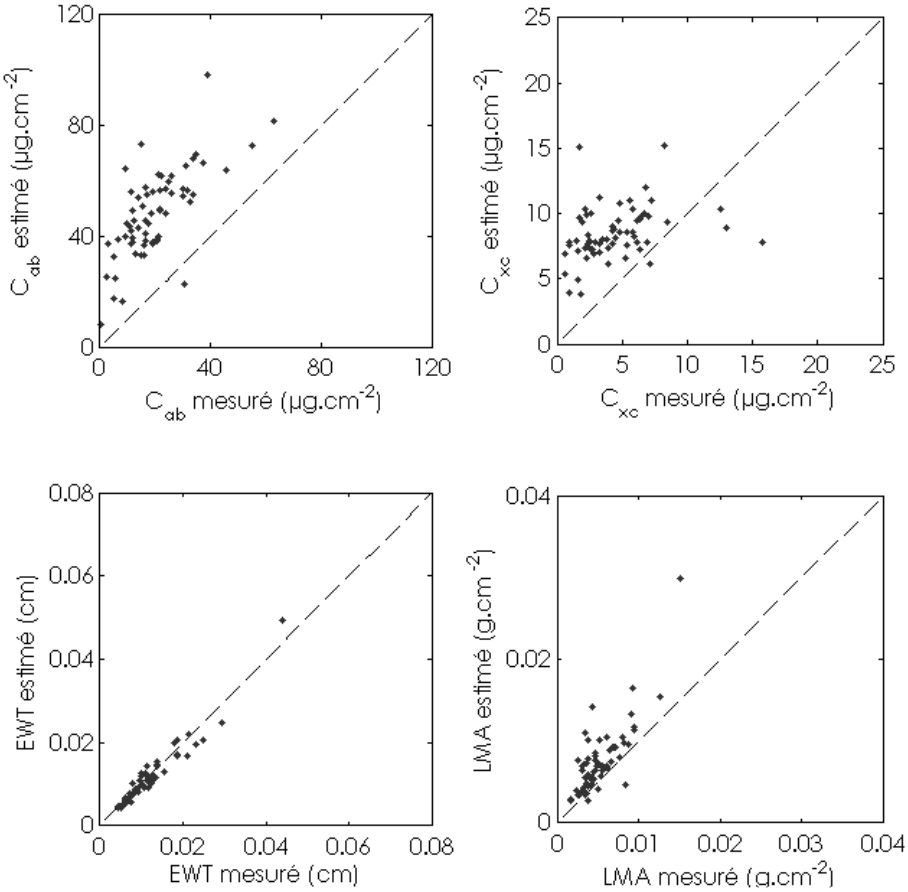


Figure C.32 : estimation des différents constituants disponibles par l'inversion de PROSPECT-5

Tableau C.14 : estimation des différents constituants disponibles par l'inversion de PROSPECT-5.

	C_{ab} (µg.cm^{-2})	C_{xc} (µg.cm^{-2})	EWT (cm)	LMA (µg.cm^{-2})
RMSEP	30.55	5.04	0.0017	0.0035
BIAS	28.4	4.06	-0.0004	0.0023
SEPC	11.26	2.99	0.0017	0.0027
CV (%)	56.81	67.68	15.18	50.2

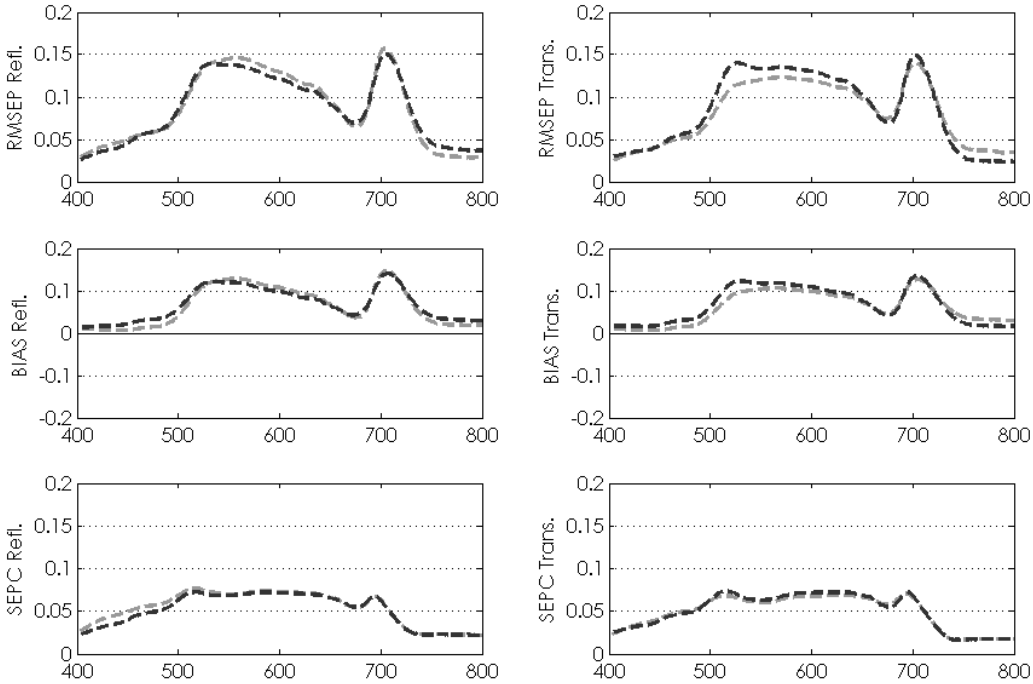


Figure C.33 : modélisation des propriétés optiques VIS en sens direct (gris : PROSPECT-4 ; noir : PROSPECT-5).

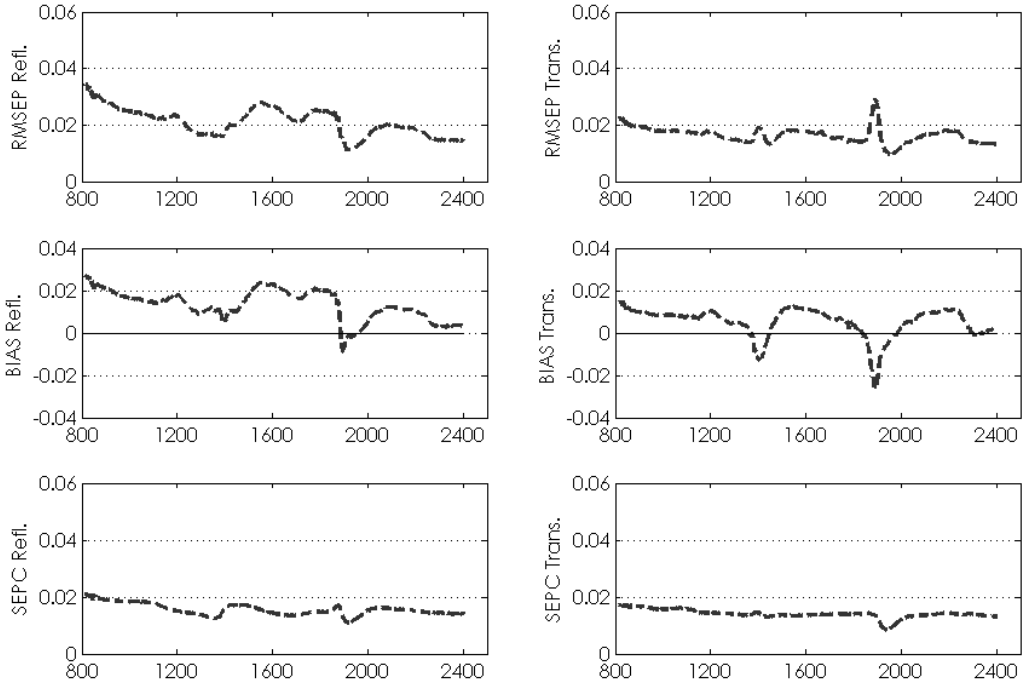


Figure C.34 : modélisation des propriétés optiques IR en sens direct (gris : PROSPECT-4 ; noir : PROSPECT-5).

16. NOISETIER

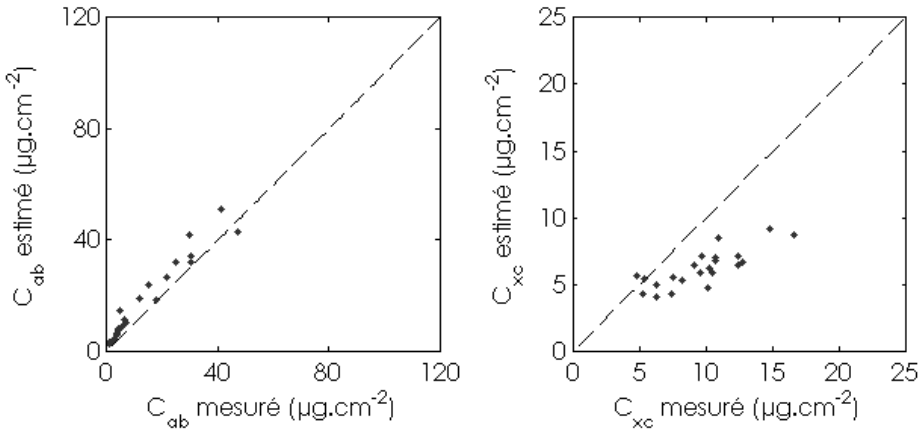


Figure C.35 : estimation des différents constituants disponibles par l'inversion de PROSPECT-5

Tableau C.16 : estimation des différents constituants disponibles par l'inversion de PROSPECT-5.

	C_{ab} (µg.cm^{-2})	C_{xc} (µg.cm^{-2})	EWT (cm)	LMA (µg.cm^{-2})
RMSEP	5.58	4.01	N/A	N/A
BIAS	4.22	-3.42	N/A	N/A
SEPC	3.64	2.09	N/A	N/A
CV (%)	25.51	21.83	N/A	N/A

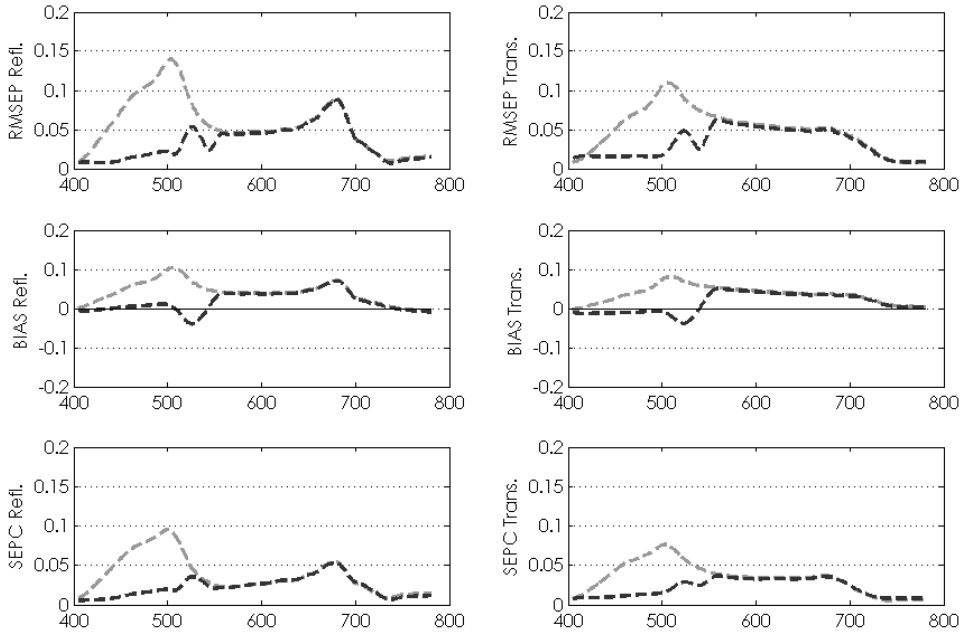


Figure C.36 : modélisation des propriétés optiques VIS en sens direct (gris : PROSPECT-4 ; noir : PROSPECT-5).

17. VIGNE

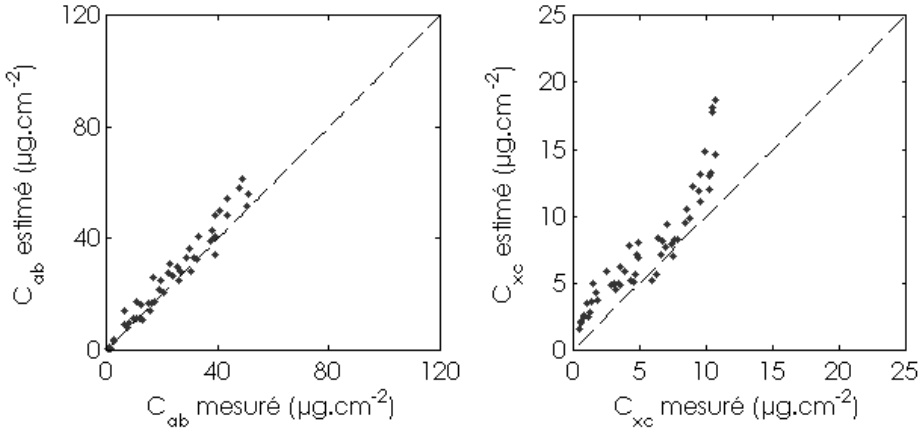


Figure C.37 : estimation des différents constituants disponibles par l'inversion de PROSPECT-5

Tableau C.16 : estimation des différents constituants disponibles par l'inversion de PROSPECT-5.

	C_{ab} (µg.cm^{-2})	C_{xc} (µg.cm^{-2})	EWT (cm)	LMA (µg.cm^{-2})
RMSEP	4.75	2.77	N/A	N/A
BIAS	2.79	2.14	N/A	N/A
SEPC	3.85	1.76	N/A	N/A
CV (%)	17.76	31.83	N/A	N/A

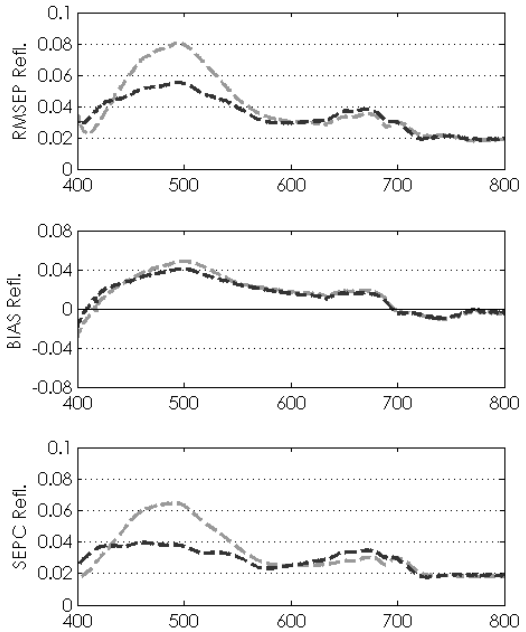


Figure C.38 : modélisation des propriétés optiques VIS en sens direct (gris : PROSPECT-4 ; noir : PROSPECT-5).

Bibliographie

Allen W.A. et Richardson A.J. (1968). "Interaction of light with a plant canopy", *Journal of the Optical Society of America*, **58(8)**:1023-1028.

Allen W.A., Gausman H.W., Richardson A.J. et Thomas J.R. (1969). "Interaction of isotropic light with a compact plant leaf", *Journal of the Optical Society of America*, **59(10)**:1376-1379.

Allen W.A., Gausman H.W. et Richardson A.J. (1970). "Mean effective optical constants of cotton leaves", *Journal of the Optical Society of America,* **60(4)**:542-547.

Allen W.A., Gausman H.W. et Richardson A.J. (1973). "Willstätter-Stoll theory of leaf reflectance evaluated by ray tracing", *Applied Optics,* **12(10)**:2448-2453.

Alves P.L. da C.A., Magalhães A.C.N. et Barja P.R. (2002). "The phenomenon of photoinhibition of photosynthesis and its importance in reforestation", *The Botanical Review*, **68(2)**:193-208.

Andersen R.A., Vaughn T.H. et Lowe R.H. (1970). "Brown pigment in tobacco leaf during air-curing", *Journal of Agricultural and Food Chemistry*, **18(5)**:940-942.

Arnon D.I. (1949). "Copper enzymes in isolated chlorophlasts and polyphenol oxidase in *Beta vulgaris*", *Plant Physiology*, **24**:1-15.

Arsalane W., Rousseau B. et Thomas J.C. (1992). "Isolation and characterization of native pigment-protein complexes from two *Eustigmatophyceae*", *Journal of Phycology*, **28**:32-36.

Asner G.P., Scurlock J.M.O. et Hicke J.A. (2003). "Global synthesis of leaf area index observations: implications for ecological and remote sensing studies", *Global Ecology & Biogeography*, **12**:191-205.

Asner G.P., Knapp D.E., Kennedy-Bowdoin T., Jones M.O., Martin R.E., Boardman J. et Field C.B. (2007). "Carnegie Airborne Observatory: In-flight fusion of hyperspectral imaging and waveform light detection and ranging (LiDAR) for three-dimensional studies of ecosystems", *Journal of Applied Remote Sensing*, **1**:013536.

Asner G.P. et Martin R.E. (2008) "Spectral and chemical analysis of tropical forests: scaling from leaf to canopy levels", *Remote Sensing of Environment*, **112**:3958-3970.

Asner G.P. et Martin R.E. (2009). "Airborne spectranomics: mapping canopy chemical and taxonomic diversity in tropical forests", *Frontiers in Ecology and the Environment*, **7(5)**:269-276.

Asner G.P., Martin R.E., Ford A.J., Metcalfe D.J. et Liddell M.J. (2009). "Leaf chemical and spectral diversity in Australian tropical forests", *Ecological Applications*, **19(1)**:236-253.

Atzberger C. (2004). "Object-based retrieval of biophysical canopy variables using artificial neural nets and radiative transfer models", *Remote Sensing of Environment*, **93(1-2)**:53-67.

Bacour C. (2001). *Contribution a la determination des parametres biophysiques des couverts vegetaux par inversion de modeles de reflectance : analyses de sensibilite comparatives et configurations optimales*, Thèse de doctorat, Spécialité Méthodes physiques en télédétection, Université Paris Diderot, 206 pp.

Bacour C., Jacquemoud S., Tourbier Y., Dechambre M. et Frangi J.P. (2002a). "Design and analysis of numerical experiments to compare four canopy reflectance models", *Remote Sensing of Environment*, **79**:72-83.

Bacour C., Baret F. et Jacquemoud S. (2002b). "Information content of HyMap hyperspectral imagery", in Proc. *1st International Symposium on Recent Advances in Quantitative Remote Sensing*, Valencia (Spain), 16-20 September 2002, pp. 503-508.

Bacour C., Baret F., Béal D., Weiss M. et Pavageau K. (2006). "Neural network estimation of LAI, fAPAR, fCover and LAI×Cab, from top of canopy MERIS reflectance data: Principles and validation", *Remote Sensing of Environment*, **105(4)**:313-325.

Bagard M., Le Thiec D., Delacote E, Hasenfratz-Sauder M.-P., Banvoy J., Gerard J., Dizengremel P. et Jolivet Y. (2008). "Ozone-induced changes in photosynthesis and photorespiration of hybrid poplar in relation to the developmental stage of the leaves", *Physiologia Plantarum*, **134**:559-574.

Bailey S., Walters R.G., Jansson S. et Horton P. (2001). "Acclimation of *Arabidopsis thaliana* to the light environment: the existence of separate low light and high light responses", *Planta,* **213**:794-801.

Baranoski G.V.G. et Rokne J.G. (2001). "Efficiently simulating scattering of light by leaves", *Visual Computer*, **17(8)**:491-505.

Baret F. et Fourty T. (1997). "Estimation of leaf water content and specific leaf weight from reflectance and transmittance measurements", *Agronomie*, **17**:455-464.

Baret F., Hagolle O., Geiger B., Bicheron P., Miras B., Huc M., Berthelot B., Niño F., Weiss M., Samain O., Roujean J.L. et 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.

Baret F. (2008). "Improving CYCLOPES products. Final report", *INRA, VALERI, POSTEL, EMMAH*. 42 pp.

Barry K.M., Newnham G.J. et Stone C. (2009). "Estimation of chlorophyll content in Eucalyptus globulus foliage with the leaf reflectance model PROSPECT", *Agricultural and Forest Meteorology*, **149(6-7)**:1209-1213.

Behera R.K. et Choudhury N.K. (2002). "High irradiance induced pigment degradation and loss of photochemical activity of wheat chloroplasts", *Biologia Plantarum*, **45(1)**:45-49.

Benedict H.M. et Swidler R. (1961). "Nondestructive method for estimating chlorophyll content of leaves", *Science*, **133(3469)**:2015-2016.

Benoist D., Tourbier Y. et Germain-Tourbier S. (1994), "*Plans d'expériences : construction et analyse*", collection Tec & Doc, Lavoisier, Paris. 693 pp.

Berthier, S. (1993). "*Optique des milieux composites*", Polytechnica. 300 pp.

Biswal B. (1995). "Carotenoid catabolism during leaf senescence and its control by light", *Journal of Photochemistry and Photobiology B: Biology*, **30**:3-13.

Blackburn G.A. (1998). "Spectral indices for estimating photosynthetic pigment concentrations: a test using senescent tree leaves", *International Journal of Remote Sensing*, **19(4)**:657-675.

Blackburn G.A. (2007a). "Hyperspectral remote sensing of plant pigments", *Journal of Experimental Botany*, **58(4)**:855-867.

Blackburn G.A. (2007b). "Wavelet decomposition of hyperspectral data: a novel approach to quantifying pigment concentrations in vegetation", *International Journal of Remote Sensing*, **28(12)**:2831-2855.

Blackburn G.A. et Ferwerda J.G. (2008). "Retrieval of chlorophyll concentration from leaf reflectance spectra using wavelet analysis", *Remote Sensing of Environment*, **112(4)**:1614-1632.

Blanchfield A.L., Robinson S.A., Renzullo L.J. et Powell K.S. (2006). "Phylloxera-infested grapevines have reduced chlorophyll and increased photoprotective pigment content - Can leaf pigment composition aid pest detection?", *Functional Plant Biology*, **33(5)**:507-514.

Bonham-Carter G.F., Rencz A.N. et Gauthier R.P. (1986). "*Characterizing spectral shift due to vegetation stress in airborne MEIS data: Update on the site in Algonquin Park. Ontario*", Proceedings 5th Thematic Conference. Remote Sensing for Exploration Geology, Reno. Nevada.

Bonham-Carter G.F. (1988). "Numerical procedures and computer program for fitting an inverted gaussian model to vegetation reflectance data", *Computers and Geosciences*, **14(3)**:339-356.

Bousquet L., Lachérade S., Jacquemoud S. et Moya I. (2005). "Leaf BRDF measurements and model for specular and diffuse components differentiation", *Remote Sensing of Environment*, **98(2-3)**:201-211.

Bousquet L. (2007), *Mesure et modélisation des propriétés optiques spectrales et directionnelles des feuilles*, Thèse de doctorat, Spécialité Méthodes physiques en télédétection, Université Paris Diderot, 203 pp.

Braun C. L. et Smirnov S. N. (1993). "Why is water blue ?", *Journal of Chemical Education*, **70**:612-614.

Bréon F.M., Maignan F., Leroy M. et Grant I. (2002). "Analysis of hot spot directional signatures measured from space", *Journal of Geophysical Research*, **107**:D16,4282.

Britton, G. (1995). "Structure and properties of carotenoids in relation to function", *The FASEB Journal*, **9(15)**:1551-1558.

Broge N.H. et Leblanc E. (2000). "Comparing prediction power and stability of broadband and hyperspectral vegetation indices for estimation of green leaf area index and canopy chlorophyll density", *Remote sensing of environment*, **76**:156-172.

Brown F.B.H. (1920). "The refraction of light in plant tissues", *Bulletin of the Torrey Botanic Club* **47(6)**:243-260.

Buiteveld H., Hakvoort J.H.M. et Donze M. (1994), "Optical properties of pure water", in *Proceedings of Ocean Optics XII*, Bergen, Norway, SPIE, pp. 174-183.

Campbell G.S. (1990). "Derivation of an angle density function for canopies with ellipsoidal leaf angle distributions", *Agricultural and Forest Meteorology*, **49(3)**:173-176.

Carter G.A. et Knapp A.K. (2001). "Leaf optical properties in higher plants: linking spectral characteristics to stress and chlorophyll concentration", *American Journal of Botany,* **88(4)**:677-684.

Castro-Esau K.L., Sanchez-Azofeifa G.A. et Caelli T. (2004). "Discrimination of lianas and trees with leaf-level hyperspectral data", *Remote Sensing of Environment*, **90**:353-372.

Cerovic Z.G., Ounis A., Cartelat A., Latouche G., Goulas Y., Meyer S. et Moya I. (2002). "The use of chlorophyll fluorescence excitation spectra for the nondestructive in situ assessment of UV-absorbing compounds in leaves", *Plant, Cell and Environment*, **25**:1663-1676.

Cerovic Z.G., Moise N., Agati G., Latouche G., Ben Ghozlen N. et Meyer S. (2008). "New portable optical sensors for the assessment of winegrape phenolic maturity based on berry fluorescence", *Journal of Food Composition and Analysis*, **21**:650-654.

Chalker.-Scott L. (1999). "Environmental significance of anthocyanins in plant stress responses", *Photochemistry and Photobiology*, **70**:1-9.

Chappelle E.W., Kim M.S. et McMurtrey J.E. (1992). "Ratio analysis of reflectance spectra (RARS): An algorithm for the remote estimation of the concentrations of chlorophyll A, chlorophyll B, and carotenoids in soybean leaves", *Remote Sensing of Environment*, **39(3)**:239-247.

Chandrasekhar S. (1960). "*Radiative transfert*", Dover, 393 pp.

Chen J.M. (19996). "Optically-based methods for measuring seasonal variation of leaf area index in boreal conifer stands", *Agricultural and Forest Meteorology*, **80**:135-163.

Cho M.A. (2007). *Hyperspectral remote sensing of biochemical and biophysical parameters: the derivate red-edge "double-peak feature", a nuisance or an opportunity?* ITC Dissertation Wageningen Nederlands (no. 142), 206 pp.

Ciganda V., Gitelson A.A. et Schepers J. (2008). "Vertical profile and temporal variation of chlorophyll in maize canopy: quantitative 'crop vigor' indicator by means of reflectance-based techniques", *Agronomy Journal*, **100**:5.

Ciganda V., Gitelson A.A. et Schepers J. (2009). "Non-destructive determination of maize leaf and canopy chlorophyll content", *Journal of Plant Physiology*, **166**:157-167.

Clark D.B., Castro C.S., Alvarado L.D.A. et Read J.M. (2004). "Quantifying mortality of tropical rain forest trees using high-spatial-resolution satellite data", *Ecology Letters*, **7**:52-59.

Clark D.B., Roberts D.A. et Clark M.L. (2005). "Hyperspectral discrimination of tropical rain forest tree species at leaf to crown scales", *Remote Sensing of Environment,* **96(3)**:375-398.

Clijsters H. et Van Assche F. (1985). "Inhibition of photosynthesis by heavy metals", *Photosynthesis Research*, **7(1)**:31-40.

Cochrane M.A. (2000). "Using vegetation reflectance variability for species level classification of hyperspectral data", *International Journal of Remote Sensing*, **21(10)**:2075-2087.

Coley P.D. et Aide T.M. (1989) "Red coloration of tropical young leaves: a possible antifungal defence?", *Journal of Tropical Ecology*, **5(3)**:293-300.

Comar C.L. et Zscheile F.P. (1942). "Analysis of plant extracts for chlorophylls *a* and *b* by a photoelectric spectrophotometric method", *Plant Physiology*, **17**:198-209.

Combal B., Baret F., Weiss M., Trubuil A., Mace D., Pragnere A., Myneni R., Knyazikhin Y. et Wang L. (2002a). "Retrieval of canopy biophysical variables from bidirectional reflectance - Using prior information to solve the ill-posed inverse problem", *Remote Sensing of Environment*, **84**:1-15.

Combal B., Baret F. et Weiss M. (2002b). "Improving canopy variables estimation from remote sensing data by exploiting ancillary information. Case study on sugar beet canopies", *Agronomie*, **22(2)**:205-215.

Cook R.L. et Torrance K.E. (1981). "A reflectance model for computer graphics". *Proceedings of the 8th Annual Conference on Computer Graphics and Interactive Techniques*. Dallas, Texas. **15**:307-316.

Curcio J.A. et Petty C.C. (1951). "The near infrared absorption spectrum of liquid water", *Journal of the Optical. Society of America*, **41(5)**:302-302.

Curran P.J., Windham W.R. et Gholz H.L. (1995). "Exploring the relationship between reflectance red edge and chlorophyll concentration in slash pine leaves", *Tree Physiology*, **15**:203-206.

Dainese P. et Bassi R. (1991). "Subunit stoichiometry of the chloroplast photosystem-II antenna system and aggregation state of the component chlorophyll-a/b binding proteins", *Journal of Biological Chemistry*, **266**:8136-42.

Dall'Osto L., Lico C., Alric J., Giuliano G., Havaux M. et Bassi R. (2006). "Lutein is needed for efficient chlorophyll triplet quenching in the major LHCII antenna complex of higher plants and effective photoprotection in vivo under strong light", *BMC Plant Biology*, **6**:32.

Das M., Rabinowitch E., Szalay L. et Papageorgiou G. (1967). ""Sieve-effect" in Chlorella suspensions", *The Journal of Physical Chemistry*, **71(11)**:3543-3549.

Datt B. (1998). "Remote sensing of chlorophyll *a*, chlorophyll *b*, chlorophyll *a+b*, and total carotenoid content in eucalyptus leaves - Charactization and applications", *Remote Sensing of Environment*, **66**:111-121.

Daughtry C.S.T., Walthall C.L., Kim M.S., De Colstoun E.B. et McMurtrey J.E. (2000) "Estimating corn leaf chlorophyll concentration from leaf and canopy reflectance", *Remote sensing of environment*, **74(2)**:229-239.

Dawson T.P., Curran P.J. et Plummer S.E. (1998a). "The biochemical decomposition of slash pine needles from reflectance spectra using neural networks", *International Journal of Remote Sensing*, **19(7)**:1433-1438.

Dawson T.P., Curran P.J. et Plummer S.E. (1998b), LIBERTY - Modeling the effects of leaf biochemical concentration on reflectance spectra, *Remote Sensing of Environment*, **65(1)**:50-60.

Demarez V. (1999). "Seasonal variation of leaf chlorophyll content of a temperate forest. Inversion of the PROSPECT model", *International Journal of Remote Sensing*, **20(5)**:879-894.

Demarez V. et Gastellu-Etchegorry J.P. (2000). "A modeling approach for studying forest chlorophyll content", *Remote Sensing of Environment*, **71**:226-238.

Demetriades-Shah T., Steven M.D. et Clark J.A. (1990). "High resolution derivative spectra in remote sensing", *Remote Sensing of Environment*, **33**:55-64.

Demmig B., Winter K., Kruger A. et Czygan F.C. (1987), "Photoinhibition and zeaxanthin formation in intact leaves : a possible role of the xanthophyll cycle in the dissipation of excess light energy", *Plant Physiology*, **84(2)**:218-224.

Deming-Adams B., Gilmore A.M. et Adams III W.W. (1996). "*In vivo* functions of carotenoids in higher plants", *the FASEB Journal*, **10**:403-412.

Deroles S. (2009). "Anthocyanin biosynthesis in plant cell cultures: a potential source of natural colourants", *Anthocyanins: Biosynthesis, Functions, and Applications* (Gould K., Davies K. et Winefield C., eds), Springer, pp.1-61.

Ding P. (2006). "Use of nondestructive spectroscopy to assess chlorophyll and nitrogen in fresh leaves", PhD thesis, Oregon State University (U.S.A.). 203 pp.

Di Vittorio A.V. (2009). "Enhancing a leaf radiative transfer model to estimate concentrations and *in vivo* specific absorption coefficients of total carotenoids and chlorophylls *a* and *b* from single-needle reflectance and transmittance", *Remote Sensing of Environment*, **113(9)**:1948-1966.

Dobek A., Paillotin G., Gapinski J., Breton J., Leibl W. et Trissl H.W. (1994). "Amplitude and polarity of the light gradient photovoltage from chloroplasts", *Journal of Theoretical Biology*, **170(2)**:129-143.

Dufrêne E., Davi H., François C., le Maire G., Le Dantec V. et Granier, A. (2005). "Modelling carbon and water cycles in a beech forest. Part I : Model description and uncertainty analysis on modelled NEE", *Ecological Modelling*, **185**:407-436.

Dukes J.S. et Mooney H.A. (1999). "Does global change increase the success of biological invaders?" *Trends in Ecology and Evolution,* **14**:135-139.

Dunn J.L., Turnbull J.D. et Robinson S.A. (2004). "Comparison of solvent regimes for the extraction of photosynthetic pigments from leaves of higher plants", *Functional Plant Biology*, **31(2)**:195-202.

Dutton H.J. (1997). "Carotenoid-sensitized photosynthesis: Quantum efficiency, fluorescence and energy transfer", *Photosynthesis Research*, **52(2)**:175-185.

Emberson L. (2003). "Air pollution impacts on crops and forests: an introduction", *Air pollution impacts on crops and forests* (Emberson L., Ashmore M.R. et Murray F., eds), World Scientific Publishing Company. 300 pp.

Eng D. et Baranoski G.V. (2007). "The application of photoacoustic absorption spectral data to the modeling of leaf optical properties in the visible range", *Transactions on Geosciences and Remote Sensing*, **45**:4077-4086.

Esteve P. (1998). *Inversion du modele de transfert radiatif DART*, Doctorat de 3ème cycle, Université Paul Sabatier De Toulouse (France), 140 pp.

Féret J.-B., François C., Asner G.P., Gitelson A.A. , Martin R. , Bidel L.P.R., Ustin S.L., le Maire G. et Jacquemoud S.(2008) "PROSPECT-4 and 5: advances in the leaf optical properties model separating photosynthetic pigments", *Remote Sensing of Environment*, **112**:3030-3043.

Filella I. et Penuelas J. (1994). "The red edge position and shape as indicators of plant chlorophyll content, biomass and hydric status", *International Journal of Remote Sensing*, **15(7)**:1459-1470.

François C., Ottlé C., Olioso A., Prevot L., Bruguier N. et Ducros Y. (2002). "Conversion of 400-1100 nm vegetation albedo measurements into total shortwave broadband albedo using a canopy radiative transfer model", *Agronomie*, **22(6)**: 611-618.

Fourty T., Baret F., Jacquemoud S., Schmuck G. et Verdebout J. (1996). "Leaf optical properties with explicit description of its biochemical composition: direct and inverse problems", *Remote Sensing of Environment*, **56**:104-117.

Fritschi F. et Ray J. (2007). "Soybean leaf nitrogen, chlorophyll content, and chlorophyll a/b ratio", *Photosynthetica*, **45**:92-98.

Fukshansky L. (1991). Photon transport in leaf tissue: applications in plant physiology. In *Photon-Vegetation Interactions, Applications in Optical Remote Sensing and Plant Ecology* (Myneni, R.B. et Ross, J., Eds) Springer, pp. 253-302.

Fukshansky L., Fukshansky-Kazarinova N. et von Remisowsky A.M. (1991). "Estimation of optical parameters in a living tissue by solving the inverse problem of the multiflux radiative transfer", *Applied Optics*, **30(22):**3145-3153.

Fukshansky L. et von Remisowsky A.M. (1992). "A theoretical study of the light microenvironment in a leaf in relation to photosynthesis", *Plant science*, **86(2)**:167-182.

Galston A.W. (1994). *Life processes of plants*, New York, Scientific American Library. 246 pp.

Gamon J.A., Field C.B., Bilger W., Björkman O., Fredeen A.L. et Peñuelas 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. et Field C.B. (1992). "A narrow-waveband spectral index that tracks diurnal changes in photosynthetic efficiency", *Remote Sensing of Environment*, **41(1)**:35-44.

Ganapol B.D., Johnson L.F., Hammer P.D., Hlavka C.A. et Peterson D.L. (1998). "LEAFMOD: a new within-leaf radiative transfer model", *Remote Sensing of Environment*, **63(2)**:182-193.

Ganapol B.D., Johnson L.F., Hlavka C.A., Peterson D.L. et Bond B. (1999). "LCM2 - A coupled leaf/canopy radiative transfer model", *Remote Sensing of Environment*, **70**:153-166.

Gapinski J., Dobek A., Paillotin G., Breton J., Leibl W. et Trissl H.W. (1994), "Light gradient in photosynthetic systems: theory and experiment", *Laser Physics*, **4**:191-198.

Gastellu-Etchegorry J.P., Demarez V., Pinel V. et Zagolski F. (1996). "Modeling radiative transfer in heterogeneous 3-D vegetation canopies", *Remote Sensing of Environment*, **58**:131-156.

Gausman H.W., Allen W.A. et Escobar D.E. (1974). "Refractive index of plant cell walls", *Applied Optics*, **13(1)**:109-111.

Gitelson A.A. et Merzlyak M.N. (1994). "Spectral reflectance changes associated with autumn senescence of *Aesculus hippocastanum L.* and *Acer platanoides L.* leaves. Spectral features and relation to chlorophyll estimation", *Journal of Plant Physiology*, **143**:286-292.

Gitelson A.A. et 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. et Lichtenthaler H.K. (1999). "The chlorophyll fluorescence ratio F735/F700 as an accurate measure of the chlorophyll content in plants - Experiments with autumn chestnut and maple leaves", *Remote Sensing of Environment*, **69**:296-302.

Gitelson A.A., Zur Y., Chivkunova O.B. et Merzlyak M.N. (2002). "Assessing carotenoid content in plant leaves with reflectance spectroscopy", *Photochemistry and Photobiology*, **75(3)**:272-281.

Gitelson A.A., Gritz Y. et Merzlyak M.N. (2003). "Relationships between leaf chlorophyll content and spectral reflectance and algorithms for non-destructive chlorophyll assessment in higher plant leaves", *Journal of Plant Physiology*, **160**:271-282.

Gitelson A.A. et Merzlyak M.N. (2004). Non-destructive assessment of chlorophyll, carotenoid and anthocyanin content in higher plant leaves: Principles and algorithms, In *Remote Sensing for Agriculture and the Environment* (S. Stamatiadis, J.M. Lynch, J.S. Schepers, Eds). Ella (Greece), pp.78-94.

Gitelson A.A., Viña A., Ciganda V., Rundquist D.C. et Arkebauer T.J. (2005). "Remote estimation of canopy chlorophyll content in crops", G*eophysical Research Letters*, **32**:L08403, doi:10.1029/2005GL022688.

Gitelson A.A., Keydan G.P. et Merzlyak M.N. (2006a). "Three-band model for noninvasive estimation of chlorophyll, carotenoids, and anthocyanin contents in higher plant leaves", *Geophysical Research Letters*, **33**:L11402 doi:10.1029/2006Gl026457.

Gitelson, A.A., Viña A., Verma S.B., Rundquist D.C., Arkebauer T.J., Keydan G., Leavitt B., Ciganda V., Burba G.G. et Suyker A.E. (2006b). "Relationship between gross primary production and chlorophyll content in crops: Implications for the synoptic monitoring of vegetation productivity", *Journal of Geophysical Research*, **111**:D08S11.

Goel N. et Grier T. (1988). "Estimation of canopy parameters for inhomogeneous vegetation canopies from reflectance data: III TRIM: A model for radiative transfer in heterogeneous three-dimensional canopies", *Remote Sensing of Environment*, **25**:255-293.

Govaerts Y., Jacquemoud S., Verstraete M.M. et Ustin S.L. (1996). "Three-dimensional radiation transfer modeling in a dicotyledon leaf", *Applied Optics*, **35(33)**:6585-6598.

Goulas Y., Cerovic Z.G., Cartelat A. et Moya I. (2004). "Dualex: a new instrument for field measurements of epidermal ultraviolet absorbance by chlorophyll fluorescence", *Applied Optics*, **43(23)**:4488-4496.

Grant L. (1987). "Diffuse and specular characteristics of leaf reflectance", *Remote Sensing of Environment*, **22**:309-322.

Green B.R. (1988). "The chlorophyll-protein complexes of higher plant photosynthetic membranes, or just what green band is that?" *Photosynthesis Research*, **15**:3-32

Green B.R. et Durnford D.G. (1996). "The chlorophyll-carotenoid proteins of oxygenic photosynthesis", *Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology*, **47(1)**:685.713

Griffiths H. (2003). "Air Pollution on Agricultural Crops*", Ministère de l'agriculture, de l'alimentation et des affaires rurales de l'Ontario,* http://www.omafra.gov.on.ca/english/crops/facts/01-015.htm

Grumbach K.H. et Lichtenthaler H.K. (1982). "Chloroplast pigments and their biosynthesis in relation to light intensity", *Photochemistry and Photobiology*, **35**:209-212.

Guyot S., Cheynier V. et Vercauteren J. (1996). "Structural determination of colourless and yellow dimers resulting from (+)-catechin coupling catalysed by grape polyphenoloxidase", *Phytochemistry*, **42**:1279-1288.

Haboudane D., Miller J.R., Tremblay N., Zarco-Tejada P.J. et Dextraze L. (2002). "Integrated narrow-band vegetation indices for prediction of crop chlorophyll content for application to precision agriculture", *Remote Sensing of Environment*, **81**:416-426.

Hale G.M. et Querry M.R. (1973). "Optical constants of water in the 200-nm to 200-µm wavelength region", *Applied Optics*, **12(3)**:555-563.

Hartel H. et Grimm B. (1998). "Consequences of chlorophyll deficiency for leaf carotenoid composition in tobacco synthesizing glutamate 1-semialdehyde aminotransferase antisense RNA: dependency on developmental age and growth light", *Journal of Experimental Botany*, **49(320)**:535-546.

Heath R. (1994). "Possible mechanisms for the inhibition of photosynthesis by ozone", *Photosynthesis Research*, **39(3)**:439-451.

Heckathorn S.A., Delucia E.H. et Zielinski R.E. (1997). "The contribution of drought-related decreases in foliar nitrogen concentration to decreases in photosynthetic capacity during and after drought in prairie grasses", *Physiologica Plantarum,* **101**:173-182.

Hendry G.A.F., Houghton J.D. et Brown S.B. (1987). "The degradation of chlorophyll - a biological enigma", *New Phytologist,* **107**:255-302.

Hernández I., Alegre L., Van Breusegem F. et Munné-Bosch S. (2009). "How relevant are flavonoids as antioxidants in plants?" *Trends in Plant Science*, **14(3)**:125-132.

Hiscox J.D. et Israelstam G.F. (1979). "A method for the extraction of chlorophyll from leaf tissue without maceration", *Canadian Journal of Botany*, **57**:1332-1334.

Hörtensteiner S. et Feller U. (2002). "Nitrogen metabolism and remobilization during senescence", *Journal of Experimental Botany*, **53(370)**:927-937.

Huete R., Jackson R.D. et Post D.F. (1985). "Spectral response of a plant canopy with different soil backgrounds", *Remote Sensing of Environment*, **17(1)**:37-53.

Hughes N.M., Vogelmann T.C. et Smith W.K. (2008). "Optical effects of abaxial anthocyanin on absorption of red wavelengths by understorey species: revisiting the back-scatter hypothesis", *Journal of Experimental Botany*, **59(12)**:3435-3442.

Iwashita K., Asaka T., Nishikawa H., Kondoh T. et Tahara, T. (2006). "Vegetation biomass change of the Bosoh Peninsula impacted by the volcano fumes from the Miyakejima", *Advances in Space Research*, **37**:734-740.

Jacquemoud S. et Baret F. (1990). "PROSPECT: a model of leaf optical properties spectra", *Remote Sensing of Environment*, **34**:75-91.

Jacquemoud S. (1992); *Utilisation de la haute resolution spectrale pour l'étude des couverts végétaux: développement d'un modèle de réflectance spectrale,* thèse de doctorat, Spécialité Méthodes physiques en télédétection, Université Paris VII, 93 pp.

Jacquemoud S., Baret F. et Hanocq J.F. (1992). "Modeling spectral and bidirectional soil reflectance", *Remote Sensing of Environment*, **41**:123-132.

Jacquemoud S. (1993). "Inversion of the PROSPECT+SAIL canopy reflectance model from AVIRIS equivalent spectra: theoretical study", *Remote sensing of environment*, **44(2-3)**:281-292.

Jacquemoud S. et Baret F. (1993). Estimating vegetation biophysical parameters by inversion of a reflectance model on high spectral resolution data, In *Crop structure and light microclimate: Characterization and applications* (Varlet-Grancher C., Bonhomme R. et Sinoquet H., eds.), Paris (France) INRA pp. 339-350.

Jacquemoud S., Baret F., Andrieu B., Danson F.M. et Jaggard K. (1995). "Extraction of vegetation biophysical parameters by inversion of the PROSPECT+SAIL model on sugar beet canopy reflectance data - Application to TM and AVIRIS sensors", *Remote Sensing of Environment*, **52:**163-172.

Jacquemoud S., Ustin S.L., Verdebout J., Schmuck G., Andreoli G. et Hosgood B. (1996). "Estimating leaf biochemistry using the PROSPECT leaf optical properties model", *Remote Sensing of Environment*, **56**:194-202.

Jacquemoud S., Bacour C., Poilvé H. et Frangi J.P. (2000). "Comparison of four radiative transfer models to simulate plant canopies reflectance: direct and inverse mode", *Remote Sensing of Environment*, **74(3)**:471-481.

Jacquemoud S. et Ustin S.L. (2008). "Modeling leaf optical properties", Photobiological Sciences Online (http://www.photobiology.info/Jacq_Ustin.html, project director: Kendric Smith), Stanford University.

Jacquemoud S., Verhoef W., Baret F., Bacour C., Zarco-Tejada P., Asner G.P., François C. et Ustin S. (2009). "PROSPECT+SAIL models: A review of use for vegetation characterization", *Remote Sensing of Environment*, **113:**S56-S66.

Karacan M.S. (2006). "Monitoring of changing chlorophyll content of B*uxus empervirens* and E*uonymus japonica* leaves affected with air pollutants in Ankara", *World Journal of Agricultural Science*, **2(2)**:213-216.

Kempeneers P., De Backerb S., Zarco-Tejada P.J., Delalieux S., Sepulcre-Cantó G., Morales F., Sagardoy R., Van Aardt J.A.N., Coppin P. et Scheunders P. (2006). Chlorophyll retrieval from canopy reflectance over orchards using hyperspectral techniques, *2nd International Symposium on Recent Advances in Quantitative Remote Sensing. Torrent*, Valencia (Spain) 25-29 septembre 2006, pp.289-295.

Khamis S., Lamaze T. Lemoine Y. et Foyer C. (1990). "Adaptation of the photosynthetic apparatus in maize leaves as a result of nitrogen limitation: relationships between electron transport and carbon assimilation", *Plant Physiology*, **94(3)**:1436-1443.

Kikuzawa K. (1995). "The basis for variation in leaf longevity of plants", *Plant Ecology*, **121(1)**:89-100.

Kimes D.S. et Kirchner J.A. (1982). "Radiative transfer model for heterogeneous 3-D scenes", *Applied Optics*, **21**:4119-4129.

Kimes D., Gastellu-Etchegorry J.-P. et Esteve P. (2002). "Recovery of forest canopy characteristics through inversion of a complex 3D model", *Remote Sensing of Environment*, **79**:320-328.

Knipling E.B. (1970) "Physical and physiological basis for the reflectance of visible and near-infrared radiation from vegetation", *Remote Sensing of Environment*, **1**:155-159.

Knudson L.L., Tibbitts, T.W. et Edwards G.E. (1977). "Measurement of ozone injury by determination of leaf chlorophyll concentration", *Plant Physiology*, **60**:606-608.

Kou L., Labrie D. et Chylek P. (1993). "Refractive indices of water and ice in the 0.65- to 2.5-µm spectral range", *Applied Optics*, **32(19)**:3531-3540.

Krawczyk S. (1989). "The effects of hydrogen bonding and coordination interaction in visible absorption and vibrational spectra of chlorophyll *a*", *Biochimica et Biophysica Acta*, **976**:140-149.

Krekov G., Krekova M., Lisenko A. et Sukhanov A. (2009). "Radiative characteristics of plant leaf", *Atmospheric and Oceanic Optics*, **22(2)**:241-256.

Kubelka P. et Munk F. (1931), "Ein beitrag zur Optik der Farbanstriche,", *Zeitschrift fur Technische Physik*, **12**:593-601.

Kumar R. et Silva L. (1973). "Light ray tracing through a leaf cross section", *Applied Optics*, **12(12)**:2950-2954.

Kursar T.A. et Coley P.D. (1992). "Delayed greening in tropical leaves: An anti-herbivore defense?" *Biotropica*, **24**:256-262.

Kuusk A. (1985). "The hot spot effect of a uniform vegetation cover", *Soviet Journal of Remote Sensing*, **3**:645-658

Kuusk A. (1995). "A fast, invertible canopy reflectance model", *Remote Sensing of Environment*, **51**:342-350.

Kuusk A. (1998). "Monitoring of vegetation parameters on large areas by the inversion of a canopy reflectance model", *International Journal of Remote Sensing*, **19(15)**:2893-2905.

Latimer P. (1983). "The deconvulation of absorption spectra of green plant materials-improved corrections for the sieve effect", *Photochemistry and photobiology*, **38**:731-734.

Lauriano J.A., Ramalho J.C., Lidon F.C. et Matos M do C. (2006). "Mechanisms of energy dissipation in peanut under water stress", *Photosynthetica,* **44(3)**:404-410.

le Maire G., Francois C. et Dufrêne E. (2004). "Towards universal broad leaf chlorophyll indices using PROSPECT simulated database and hyperspectral reflectance measurements", *Remote Sensing of Environment*, **89**:1-28.

le Maire G. (2005). *Détermination du bilan de carbone de la forêt de Fontainebleau : apport de la télédétection pour la spatialisation des paramètres d'entrée.* Thèse de Doctorat en Sciences, Université Paris-Sud, 201 pp.

le Maire G., François C., Soudani K., Berveiller D., Pontailler J.-Y., Bréda N., Genet H., Davi H. et Dufrêne E. (2008). "Calibration and validation of hyperspectral indices for the estimation of broadleaved forest leaf chlorophyll content, leaf mass per area, leaf area index and leaf canopy biomass", *Remote Sensing of Environment*, **112(10):**3846-3864.

Lemeur R. (1973). "A method for simulating the direct solar radiation regime in sunflower, Jerusalem artichoke, corn, and soybean canopies using actual stand structure data", *Agricultural Meteorology*, **12**:.229-247.

Lichtenthaler H.K., Bach T.J. et Wellburn A.K. (1982). Cytoplasmic and plastidic isoprenoid compounds of oat seedlings and their distinct labeling from ^{14}C-mevalonate, *Biochemistry and metabolism of plant lipids* (J.F.G.M. Wintermans et P.J. Kuiper, Eds). Elsiever, Amsterdam, pp. 489-500.

Lichtenthaler H.K. (1987). "Chlorophylls and carotenoids: pigments of photosynthetic biomembranes", *Methods in Enzymology*, **148**:350-382.

Lichtenthaler H.K. et Buschmann C. (2001). Chlorophylls and carotenoids: measurement and characterization by UV-VIS spectroscopy, In *Current protocols in food analytical chemistry*. Wiley, New York, pp F4.3.1–F4.3.8

Ma K, Baret F., Barroy P. et Bousquet L. (2007). A leaf optical properties model accounting for differences between the two faces. Proceedings of *10th International Symposium on Physical Measurements and Spectral Signatures in Remote Sensing (ISPMSRS'07)*, Davos (Swidzerland), 12-14 March 2007.

Maier S.W. (2000). *Modeling the radiative transfer in leaves in the 300 nm to 2.5 μm wavelength region taking into consideration chlorophyll fluorescence - The leaf model SLOPE*, Doctorat de 3ème cycle, Technische Universität München, Deutsches Fernerkundungstagsdatenzentrum, Oberpfaffenhofen (Germany), 110 pp.

Malenovsky Z., Albrechtova J., Lhotakova Z., Zurita-Milla R., Clevers J.G.P.W., Schaepman M.E. et Cudlin P. (2006). "Applicability of the PROSPECT model for Norway spruce needles", *International Journal of Remote Sensing*, **27(24)**:5315-5340.

Malenovsky Z., Zurita Milla R., Homolova L., Martin E., Schaepman M.E., Gastellu-Etchegory J.P., Pokorny R. et Clevers J.G.P.W. (2007). Retrieval of coniferous canopy chlorophyll content from high spatial resolution hyperspectral data, Proceedings of the *10th International Symposium on Physical Measurements and Spectral Signatures in Remote Sensing (ISPMSRS'07)*, Davos (CH), 12-14 March 2007.

Malhotra S.S. (1977). "Effects of aqueous sulphur dioxide on chlorophyll destruction in *Pinus contorta*", *New physiologist*, **78**:101-109.

Mandre M. et Tuulmets L. (1997). "Pigment changes in Norway spruce induced by dust pollution", *Water, Air, & Soil Pollution*, **94(3)**:247-258.

Martens H. et Naes T. (1989). *Multivariate Calibration*, *Wiley, New York.*

Martin E. (2006). *DART : modèle 3D multispectral et inversion d'images optique de satellite - application aux couverts forestiers* -, Doctorat de 3ème cycle, Université Paul Sabatier De Toulouse (France), 195 pp.

Martin R.E. Asner G.P. et Sack L. (2007). "Genetic variation in leaf pigment, optical and photosynthetic function among diverse phenotypes of *Metrosideros polymorpha* grown in a common garden", *Oecologia*, **151**:387-400.

Matile P. (2000). "Biochemistry of Indian summer: physiology of autumnal leaf coloration", *Experimental Gerontology*, **35**:145-158.

McKinney G. (1941). "Absorption of light by chlorophyll solutions", *Journal of Biology and Chemistry*, **140**:315–322.

Merzlyak M.N. et Gitelson A.A. (1995). "Why and what for the leaves are yellow in autumn? On the interpretation of optical spectra of senescing leaves (*Acer platanoides L.*)", *Journal of Plant Physiology*, **145**:315-320.

Meyer S., Cerovic Z.G., Goulas Y., Montpied P., Demotes-Mainard S., Bidel L.P.R., Moya I. et Dreyer E. (2006). "Relationships between optically assessed polyphenols and chlorophyll contents, and leaf mass per area ratio in woody plants: a signature of the carbonnitrogen balance within leaves?" *Plant, Cell and Environment*, **29**:1338-1348.

Meygret A., Hagolle O., Hillairet E., Dedieu G., Crebassol P. et Ferrier P. (2007) VENµS (vegetation and environment monitoring on a new micro satellite) image quality. *Proceedings of SPIE*, **6677**:66771D.

Munden R., Curran P.J. et Catt J.A. (1994). "The relationship between red edge and chlorophyll concentration in the Broadbalk winter wheat experiment at Rothamsted", *International Journal of Remote Sensing*, **15(3)**:705-709.

Murchie E.H et Horton P. (1997). "Acclimation of photosynthesis to irradiance and spectral quality in British plant species: Chlorophyll content, photosynthetic capacity and habitat preference", *Plant, Cell and Environment*, **20**:438-448.

Murray J.R. et Hackett W.P. (1991). "Difydroflavonol reductase activity in relation to differential anthocyanin accumulation in juvenile and mature phase *Hedera helix L*", *Plant Physiology*, **97**:343-351.

Myers N., Mittermeier R.A., Mittermeier C.G., da Fonseca G.A.B. et Kent J. (2000). "Biodiversity hotspots for conservation priorities", *Nature*, **403(6772)**:853-858.

Nikolov N. et Zeller K. (2006). "Efficient retrieval of vegetation leaf area index and canopy clumping factor from satellite data to support pollutant deposition assessments", *Environmental Pollution*, **141(3)**:539-549.

Norby R.J., Richter D.D et Luxmoore R.J. (1985). "Physiological processes in soybean inhibited by gaseous pollutants but not by acid rain", *New Physiologist*, **100**:79-85.

Paillotin G., Dobek A., Breton J., Leibl W. et Trissl H.W. (1993). "Why does the light-gradient photovoltage from photosynthetic organelles show a wavelength-dependent polarity?" *Biophysical Journal*, **65(1)**:379-385.

Paillotin G., Leibl W., Gapinski J., Breton J. et Dobek A. (1998). "Light gradients in spherical photosynthetic vesicles", *Biophysical Journal*, **75(1)**:124-133.

Pålsson L.O., Tjus S.E., Andersson B. et Gillbro T. (1995). "Ultrafast energy transfer dynamics resolved in isolated spinach light-harvesting complex I and the LHC I-730 subpopulation", *Biochimica et Biophysica Acta*, **1230**:1-9.

Pavan G., Jacquemoud S., Bidel L., Francois C., De Rosny G. et Frangi J.-P. (2004). "RAMIS: A new portable field radiometer to estimate leaf biochemical content", *Proceedings 7th International Conference on Precision Agriculture and Other Precision Resources Management*, 25-28 July 2004, Minneapolis, USA.

Peguero-Pina J., Morales F., Flexas J. Gil-Pelegrin E. et Moya I. (2008). "Photochemistry, remotely sensed physiological reflectance index and de-epoxidation state of the xanthophyll cycle in *Quercus coccifera* under intense drought", *Oecologia*, **156(1)**:1-11.

Penuelas J., Filella I., Lloret P., Muoz F. et Vilajeliu M. (1995). "Reflectance assessment of mite effects on apple trees", *International Journal of Remote Sensing*, **16(14)**:2727-2733.

Peter G.F. et Thornber J.P. (1991). "Biochemical evidence that the higher plant photosystem II core complex is organized as a dimer", *Plant and Cell Physiology*, **32**:1237-50.

Pinty B., Gobron N., Widlowski J.-L., Gerstl S.A.W., Verstraete M.M., Antunes M., Bacour C., Gascon F., Gastellu J.-P., Goel N., Jacquemoud S., North P., Qin W. et Thompson R. (2001), "The Radiation Transfer Model Intercomparison (RAMI) exercise", *Journal of Geophysical Research*, **106**:11937-11956.

Pinty B., Gobron N., Widlowski J.L, Lavergne T. et Verstraete M.M. (2004a). "Synergy between 1-D and 3-D radiation transfer models to retrieve vegetation canopy properties from remote sensing data", *Journal of Geophysical Research*, **109**, D21205, doi:10.1029/2004JD005214.

Pinty B., Widlowski J.L., Taberner M., Gobron N., Verstraete M.M., Disney M., Gascon F., Gastellu J.P., Jiang L., Kuusk A., Lewis P., Li X., Ni-Meister W., Nilson T., North P., Qin W., Su L., Tang S., Thompson R., Verhoef W., Wang H., Wang J., Yan G. et Zang H. (2004b). "The Radiation Transfer Model Intercomparison (RAMI) exercise: Results from the second phase", *Journal of Geophysical Research*, **109**, D06210, doi:10.1029/2003JD004252.

Phillips O.L., Malhi Y., Higuchi N., Laurance W.F., Nunez P.V., Vasquez R.M. Laurance S.G. , Ferreira L.V., Stern M., Brown S. et Grace J. (1998). "Changes in the carbon balance of tropical forests: evidence from long-term plots", *Science*, **282**:439-442.

Porra R.J., Thomson W.A., et Kriedmann P.E. (1989). "Determination of accurate extinction coefficients and simultaneous equations for assaying chlorophylls *a* and *b* extracted with four different solvents: Verification of the concentration of chlorophyll standards by atomic absorption spectroscopy", *Biochimica et Biophysica Acta*, **975**:384-394.

Porra R.J. (2002). "The chequered history of the development and use of simultaneous equations for the accurate determination of chlorophylls *a* and *b*", *Photosynthesis Research*, **73**:149-156.

Pourcel L., Routaboul J.-M., Cheynier V., Lepiniec L. et Debeaujon I. (2007). "Flavonoid oxidation in plants: from biochemical properties to physiological functions", *Trends in Plant Science*, **12(1)**:29-36.

Powles S.B. (1984). "Photoinhibition of Photosynthesis induced by visible light", *Annual Review of Plant Physiology*, **35**:15-44

Preiss S., Peter G.F., Anandan S. et Thornber J.P. (1993). "The multiple pigmentproteins of the photosystem-I antenna", *Photochemistry and Photobiology*, **57**:152-57.

Press W.H., Flannery B.P., Teukolsky S.A. et Vetterling W.T. (1992). *Numerical recipes in FORTRAN: The art of scientific computing*, Cambridge University Press 992 pp.

Reich P.B., Walters M.B. et Ellsworth D.S. (1992). "Leaf life-span in relation to leaf, plant, and stand characteristics among diverse ecosystems", *Ecological Monographs,* **62(3)**:365-392.

Richardson A.D., Duigan S.P. et Berlyn G.P. (2002). "An evaluation of noninvasive methods to estimate foliar chlorophyll content", *New Phytologist*, **153**:185-194.

Richter T. et Fukshansky L. (1996). "Optics of a bifacial leaf: 1. A novel combined procedure for deriving the optical parameters", *Photochemistry and photobiology*, **63(4)**:507-516.

Roger J.M. (2005) *Développements chimiométriques pour améliorer la robustesse des mesures spectrométriques appliquées aux agro-procédés*, Mémoire d'Habilitation à Diriger des Recherches, Université de Montpellier II, 60 pp.

Rondeaux G., Steven M. et Baret F. (1996). "Optimization of Soil-Adjusted Vegetation Indices", *Remote Sensing of Environment*, **55**:95-107.

Ross J. (1981). *The radiation regime and architecture of plant stands*. (Junk W. Ed), The Hague (The Netherlands).

Rossini M., Panigada C., Meroni M. et Colombo R. (2006). "Assessment of oak forest condition based on leaf biochemical variables and chlorophyll fluorescence", *Tree Physiology*, **26(11)**:1487-1496.

Rouse J.W. J., Harrs R.W., Schell J.A., Deering D.W. et Harlan J.C. (1974). *Monitoring the vernal advancement and retrogradation (green wave effect) of natural vegetation*, NASA/GSFC Type III Final Report, Greenbelt, MD, 317 pp.

Running S.W. et Coughlan J.C. (1988). "A general model of forest ecosystem processes for regional applications, I. Hydrologic balance, canopy gas exchange and primary production processes", *Ecological Modelling*, **42**:125-154.

Running S.W. et Gower S.T. (1991). "FOREST-BGC, a general model of forest ecosystem processes for regional applications, II. Dynamic carbon allocation and nitrogen budgets", *Tree Physiology*, **9**:147-160.

Saltelli A., Chan K. et Scott E. M. (2000). *Sensitivity analysis*, Wiley, Chichester, 475 pp.

Sandmann G., Römer S. et Fraser P.D. (2006). "Understanding carotenoid metabolism as a necessity for genetic engineering of crop plants", *Metabolic Engineering*, **8(4)**: 291-302.

Saquib M. (2008). "Effect of coal smoke pollution on the biomass and chlorophyll pigments of *Brassica juncea*", *Ecoprint*; **15**:1-6.

Schaper H. et Chacko E.K. (1991). "Relation between extractable chlorophyll and portable chlorophyll meter readings in leaves of eight tropical and subtropical fruit-tree species", *Journal of Plant Physiology,* **138**:674-677.

Schaepman M., Ustin S., Plaza A., Painter T., Verrelst J. et Liang S. (2009). "Earth system science related imaging spectroscopy - An assessment", *Remote Sensing of Environment*, **113**:S123-S137.

Scharf P. C., Schmidt J.P., Kitchen N.R., Sudduth K.A., Hong S.Y., Lory J.A. et Davis J.G. (2002). "Remote sensing for nitrogen management", *Journal of Soil and Water Conservation*, **57(6)**:518-524.

Scharf P.C., Brouder S.M. et Hoeft R.G. (2006). "Chlorophyll meter readings can predict nitrogen need and yield response of corn in the North-Central USA", *Agronomy Journal*, **98(3)**:655-665.

Seyfried M. et Fukshansky L. (1983). "Light gradients in plant tissue", *Applied Optics*, **22(9)**:1402-1408.

Shimazaki K., Sakaki T., Kondo N. et Sugahara K. (1980). "Active oxygen participation in chlorophyll destruction and lipid peroxidation in SO_2-fumigated leaves of spinach", *Plant and Cell Physiology*, **21(8)**:1193-1204.

Shull C.A. (1929). "A spectrophotometric study of reflection of light from leaf surfaces", *Botanical Gazette*, **87(5)**:583-607.

Sims D.A. et Gamon J.A. (2002). "Relationship between pigment content and spectral reflectance across a wide range of species, leaf structures and developmental stages", *Remote Sensing of Environment*, **81**:337-354.

Smith J. A. (1993). "LAI inversion using a back-propagation neural network trained with a multiple scattering model", *IEEE Transactions on Geoscience and Remote Sensing*, **31**:1102−1106.

Spitters C.J.T. (1986). "Separating the diffuse and direct component of global radiation and its implications for modeling canopy photosynthesis Part II. Calculation of canopy photosynthesis", *Agricultural and Forest Meteorology*, **38(1-3)**:231-242.

Steele M.R., Gitelson A.A. et Rundquist D.C. (2008). "A Comparison of two techniques for nondestructive measurement of chlorophyll content in grapevine leaves", *Agronomy Journal*, **100(3)**:779-782.

Stokes G.G. (1862). "On the intensity of the light reflected from or transmitted through a pile of plates", *Proceedings of the Royal Society of London. Series B*, **11**:545-556.

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

Terashima I. et Saeki T. (1983). "Light Environment within a Leaf I. Optical Properties of Paradermal Sections of Camellia Leaves with Special Reference to Differences in the Optical Properties of Palisade and Spongy Tissues", *Plant and Cell Physiology*, **24(8)**:1493-1501.

Thomas J.R. et Gausman H.W. (1977). "Leaf reflectance *vs.* leaf chlorophyll and carotenoid concentrations for eight crops", *Agronomy Journal*, **69(5)**:799-802.

Trojan A. et Gabrys H. (1996). "Chloroplast Distribution in Arabidopsis thaliana (L.) Depends on Light Conditions during Growth", *Plant Physiology*, **111(2)**:419-425.

Tucker C.J. et Garratt M.W. (1977). "Leaf optical system modeled as a stochastic process", *Applied Optics*, **16(3)**:635-642.

Ustin S., Sanderson E., Grossman Y. et Hart Q. (1993). Relationships between pigment composition variation and reflectance for plant species from a coastal savannah in California, *JPL, Summaries of the 4th Annual JPL Airborne Geoscience Workshop*. **1:** *AVIRIS Workshop* pp. 181-184.

Ustin S.L., Jacquemoud S. et Govaerts Y. (2001). "Simulation of photon transport in a three-dimensional leaf: implications for photosynthesis", *Plant, Cell and Environment*, **24**:1095-1103.

Ustin S., Gitelson A.A., Jacquemoud S., Schaepman M., Asner G.P., Gamon J.A., et Zarco-Tejada P. (2009). "Retrieval of foliar information about plant pigment systems from high resolution spectroscopy", *Remote Sensing of Environment*. **113**:S67-S77.

Van Assche F. et Clijsters H. (1986). "Inhibition of photosynthesis in *Phaseolus vulgaris* by treatment with toxic concentrations of zinc: effects on electron transport and photophosphorylation", *Physiologia Plantarum*, **66**:717-721.

Varvel G.E., Schepers J.S. et Francis D.D. (1997). "Ability for in-season correction of nitrogen deficiency in corn using chlorophyll meters", *Soil Science Society of America Journal*, **61(4)**:1233-1239.

Verhoef W. (1984). "Light scattering by leaf layers with application to canopy reflectance modeling: The SAIL model", *Remote Sensing of Environment*, **16(2)**:125-141.

Verhoef W. (1985). "Earth observation modeling based on layer scattering matrices", *Remote Sensing of Environment*, **17(2)**:165-178.

Verhoef W. (1998). *Theory of radiative transfer models applied in optical remote sensing of vegetation canopies*, Ph.D. dissertation, Wageningen Agricultural Univ., Wageningen, The Netherlands.

Verhoef W., Jia L., Xiao Q., Su Z. (2007). "Unified optical-thermal four-stream radiative transfer theory for homogeneous vegetation canopies", *IEEE Transactions on Geoscience and Remote Sensing*, **45(6)**:1801-1822.

Vieira Santos C. (2004). "Regulation of chlorophyll biosynthesis and degradation by salt stress in sunflower leaves", *Scientia Horticulturae,* **103**:93-99.

Viña A et Gitelson A.A. (2005). "New developments in the remote estimation of the fraction of absorbed photosynthetically active radiation in crops", *Geophysical Research Letters*, **32**:L17403.

Vogelmann T.C. (1993). "Plant tissue optics", *Annual Review of Plant Physiology and Molecular Biology*, **44**:231-251.

Weiss M., Baret F., Leroy M., Hautecoeur O., Bacour C., Prévot L. et Bruguier N. (2002). "Validation of neural net techniques to estimate canopy biophysical variables from remote sensing data", *Agronomie*, **22(6)**:547-553.

Wellburn A. (1994). "The spectral determination of chlorophylls *a* and *b*, as well as total carotenoids, using various solvents with spectrophotometers of different resolution", *Journal of Plant Physiology*, **144 (3)**:307-313

Wessman C.A., Aber J.D. et Peterson D.L. (1989). "An evaluation of imaging spectrometry for estimating forest canopy chemistry", *International Journal of Remote Sensing*, **10(8)**:1293-1316.

Wessman C.A. (1990), *Evaluation of canopy biochemistry, in Remote Sensing of Biosphere Functioning* (R.J. Hobbs & H.A. Mooney, Eds), Springer-Verlag, New York, pp. 135-156.

West J.S., Bravo C., Oberti R., Lemaire D., Moshou D. et Mccartney H.A. (2003). "The potential of optical canopy measurement for targeted control of field crop diseases", *Annual Review of Phytopathology*, **41(1)**:593.

Widlowski J.L., Taberner M., Pinty B., Bruniquel-Pinel V., Disney M., Fernandes R., Gastellu-Etchegorry J.P., Gobron N., Kuusk A., Lavergne T., Leblanc S., Lewis P.E., Martin E., Mõttus M., North P.R.J., Qin W., Robustelli M., Rochdi N., Ruiloba R., Soler C., Thompson R., Verhoef W., Verstraete M.M. et Xie D. (2007). "The third RAdiation transfer Model Intercomparison (RAMI) exercise: documenting progress in canopy reflectance modeling", *Journal of Geophysical Research,* **112**.

Wieliczka D.M., Weng S. et Querry M.R. (1989). "Wedge shaped cell for highly absorbent liquids: infrared optical constants of water", *Applied Optics*, **28(9)**:1714-1719.

Wilkinson D.M., Sherratt T.N., Phillip D.M., Wratten S.D., Dixon A.F.G. et Young A.J. (2002). "The adaptive significance of autumn leaf colours", *Oikos*, **99**:402-407.

Williams P.C. (1987). Variables affecting near-infrared reflectance spectroscopic analysis. In: *Near-infrared Technology in the Agricultural and Food Industries*, (Williams P.C. et Norris K.H., Eds), American Association of Cereal Chemists, St. Paul (MN), pp. 143-167.

Winkel-Shirley B. (2001). "Flavonoid biosynthesis. A colorful model for genetics, biochemistry, cell biology, and biotechnology", *Plant Physiology*, **126(2)**:485-493.

Winkel-Shirley B. (2002). "Biosynthesis of flavonoids and effects of stress", *Current Opinion in Plant Biology*, **5(3)**:218-223.

Winkel B. (2006). The biosynthesis of flavonoids, In *The Science of Flavonoids*, Springer pp. 71-95.

Woodall G. et Stewart G. (1998). "Short communication. Do anthocyanins play a role in UV protection of the red juvenile leaves of Syzygium?" *Journal of Experimental Botany*, **49(325)**:1447-1450.

Woodall G.S., Dodd I.C. et Stewart G.R. (1998): "Contrasting leaf development within the genus *Syzygium*", *Journal of Experimental Botany*, **49**:79-87.

Woodward R.B. (1941). "Structure and the absorption spectra of α,β-unsaturated ketones", *Journal of the American Chemical Society*, **63(4)**:1123-1126.

Woolley J.T. (1971). "Reflectance and transmittance of light by leaves", *Plant Physiology*, **47(5)**:656-662.

Woolley J.T. (1975). "Refractive index of soybean leaf cell walls", *Plant Physiology*, **55(2)**:172-174.

Wu C., Niu Z., Tang Q. et Huang W. (2008). "Estimating chlorophyll content from hyperspectral vegetation indices: Modeling and validation", *Agricultural and Forest Meteorology*, **148(8-9)**:1230-1241.

Yadava U.L. (1986). "A rapid nondestructive method to determine chlorophyll in intact leaves", *Horticultural Science*, **21(6)**:1449-1450.

Yamada N. et Fujimura S. (1991). "Nondestructive measurement of chlorophyll pigment content in plant leaves from three-color reflectance and transmittance", *Applied Optics*, **30(27)**:3964-3973.

Yeh P. (2005). "*Optical Waves in Layered Media*", Wiley, 406 pp.

Zarco-Tejada P.J., Miller J.R., Noland T.L., Mohammed G.H. et Sampson P.H. (2001). "Scaling-up and model inversion methods with narrow-band optical indices for chlorophyll content estimation in closed forest canopies with hyperspectral data", *IEEE Transactions on Geosciences and Remote Sensing*, **39(7)**:1491-1507.

Zarco-Tejada P.J., Miller J.R., Morales A., Berjón A. et Agüera J. (2004). "Hyperspectral indices and model simulation for chlorophyll estimation in open-canopy tree crops", *Remote Sensing of Environment*, **90(4)**:463-476.