HAL
open science

Modélisation des relations entre la diversité et le fonctionnement de couverts prairiaux à flore complexe

Jean-François J.-F. Soussana, Vincent V. Maire, Nicolas Gross, T. Reinhold, H. Dahring, L.S. Pontes, Catherine Picon-Cochard, Sébastien Fontaine, Loic L. Pagès, C. Wirth

To cite this version:

Jean-François J.-F. Soussana, Vincent V. Maire, Nicolas Gross, T. Reinhold, H. Dahring, et al.. Modélisation des relations entre la diversité et le fonctionnement de couverts prairiaux à flore complexe. Fourrages, 2008, 195, pp.259-274. hal-02666699

HAL Id: hal-02666699

https://hal.inrae.fr/hal-02666699

Submitted on 31 May 2020

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

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

Copyright

Fourrages (2008) 195, 259-274

Modélisation des relations entre la diversité et le fonctionnement de couverts prairiaux à flore complexe

J.-F. Soussana[1], V. Maire[1], N. Gross[1], T. Reinhold[2], H. Dähring[2], L.-S. Pontes[1], C. Picon-Cochard[1], S. Fontaine[1], L. Pagès[3], C. Wirth[2]

La mise au point d'un modèle mécaniste pour simuler le fonctionnement de prairies à flore complexe est un projet ambitieux, synthétisant divers travaux de recherche en agronomie, zootechnie et écologie fonctionnelle, qui concerne la gestion des prairies, le rôle de la biodiversité et la simulation des impacts du changement climatique.

RÉSUMÉ

Le projet DISCOVER étudie sur une longue durée les relations entre la biodiversité et le fonctionnement de couverts prairiaux à flore complexe, afin de paramétrer et d'évaluer un modèle mécaniste (GEMINI) qui simule la dynamique des espèces végétales et ses conséquences pour la production végétale, la qualité de l'herbe et le fonctionnement du sol. Pour des plantes en compétition, GEMINI calcule la capture de lumière et d'azote, ainsi que la morphologie des parties aériennes et des racines. Les effets du nombre et du type d'espèce pour la productivité de la prairie ont été simulés, en tenant compte de la plasticité de forme et de fonction des plantes. Des exemples de résultats sont donnés.

MOTS CLÉS

Biodiversité, composition fonctionnelle, dicotylédone, graminée, mélange fourrager, méthode, modélisation, nutrition azotée, prairie, production fourragère, sol, struture de la végétation, surface foliaire, végétation.

KEY-WORDS

Biodiversity, dicotyledon, forage mixture, forage production, functional composition, grass, grassland, leaf area, method, modelling, nitrogen nutrition, soil, sward struture, vegetation.

AUTEURS

1 : INRA, Unité de Recherche sur l'Ecosystème Prairial (UREP), 234, Av. du Brézet, F-63100 Clermont-Ferrand ; soussana@clermont.inra.fr

2 : Max Planck Institute for Biogeochemistry, Jena (Allemagne)

3 : INRA Unité de recherche Plantes et Systèmes de Culture Horticoles, INRA Domaine Saint-Paul, Site Agroparc, F-84914 Avignon cedex 9

Les couverts prairiaux à flore complexe correspondent à des prairies permanentes, dont la richesse spécifique varie d'une dizaine à une centaine d'espèces végétales par hectare, ou encore à des associations semées plurispécifiques. La gestion de cette biodiversité a un impact zootechnique, lié au rôle de la diversité floristique pour la valeur alimentaire et la souplesse d'utilisation de la ressource herbagère (Cruz *et al.*, 2002). Les caractéristiques pédoclimatiques, les structures paysagères et agricoles, ainsi que les modes de gestion, agissent comme autant de filtres qui ne laissent s'exprimer au niveau de la parcelle qu'une partie du pool d'espèces végétales disponibles au niveau régional. La dynamique de la végétation dépend à la fois d'interactions biotiques locales (plante - plante, plante - micro-organismes, plante - sol, plante - herbivore) et d'interactions spatiales à l'échelle de la parcelle (déplacements et choix alimentaires des troupeaux d'herbivores, dispersion des propagules, colonisation végétative par des espèces traçantes ou rhizomateuses) (Soussana et Duru, 2007).

De façon plus générale, **les prairies plurispécifiques constituent un modèle utile pour tenter de répondre à l'une des questions majeures de l'écologie scientifique : quel est le rôle de la biodiversité dans le fonctionnement des écosystèmes ?** En effet, ces écosystèmes modèles peuvent facilement être manipulés expérimentalement et répondent rapidement aux changements de facteurs d'environnement ou de gestion. Ces raisons expliquent qu'une partie significative des connaissances sur le fonctionnement des écosystèmes, en lien avec la biodiversité et le changement global, ait été acquise sur des milieux à dominante herbacée comme les prairies ou les parcours.

1. Méthodes d'approche de la biodiversité des prairies multispécifiques

Deux expériences de grande ampleur et de longue durée ont été lancées pour étudier les interactions entre la biodiversité et les cycles biogéochimiques de prairies à flore complexe. Ces deux expériences sont complémentaires :

- **L'expérience ORE ACBB** ("Agro-écosystèmes, Cycles Biogéochimiques et Biodiversité" ; www.ore.fr) manipule les facteurs de gestion (abandon, pâturage de faible ou forte intensité, bovins ou ovins, fauche, nutrition N, P-K), à même diversité biologique initiale, en prairie permanente (Theix) ou temporaire (Lusignan).

- **L'expérience de biodiversité de Iéna** manipule la diversité végétale, pour une même gestion ("Grassland Biodiversity Experiment" à Iéna en Allemagne ; www.the-jena-experiment.de) en analysant un gradient de diversité spécifique (de 1 à 60 espèces végétales) et fonctionnelle (de 1 à 4 types fonctionnels) (Röscher *et al.*, 2004).

Le projet de l'**ANR Biodiversité DISCOVER** ("DIverSité biologique et fonctionnement des éCOsystèmes : Interpréter et éValuER des expériences clés en prairie grâce à une modélisation

mécaniste") **étudie dans ces dispositifs plusieurs composantes de la biodiversité** - diversité spécifique, diversité fonctionnelle et diversité génétique - et analyse leurs conséquences pour des processus clés de l'écosystème, tels que la productivité primaire. Les données expérimentales permettent de **paramétrer et** d'**évaluer un modèle (GEMINI) mécaniste qui simule les dynamiques de populations** (ou de types fonctionnels) d'organismes résidents (plantes et micro-organismes du sol) **et leurs conséquences** pour des processus comme la productivité, la décomposition et l'herbivorie.

Le modèle GEMINI ("Grassland Ecoystem Model with Individual ceNtred Interactions") a été développé dans un langage informatique en C++ (environ 25 000 lignes de code) dans la plate-forme de modélisation UNIF. Ce modèle permet de simuler une arborescence de classes correspondant à des populations végétales, couplées ou non à un sol et à des herbivores. Le modèle de végétation simule la croissance et la morphogenèse aérienne et souterraine de populations végétales, paramétrées par leurs traits fonctionnels et partageant des ressources (lumière, azote) (Soussana *et al.*, 2000a, b). Le modèle de sol décrit la dynamique de quatre pools de matière organique (Loiseau *et al.*, 1998), sous l'effet de deux types fonctionnels microbiens de décomposeurs (Fontaine et Barot, 2005). Les interactions avec les herbivores, la gestion de la prairie (coupe, fertilisation, pâturage) et le microclimat sont prises en charge par des modules additionnels.

L'objectif de ce modèle est d'étudier les bases mécanistes des effets de la biodiversité sur le fonctionnement de l'écosystème prairial. Dans ce but, plusieurs hypothèses simplificatrices ont été utilisées :

- seules les interactions abiotiques et biotiques locales, à l'échelle d'une zone supposée homogène dans le plan horizontal, sont décrites ;

- tous les individus d'une même population végétale sont supposés identiques. La diversité intrapopulation n'est donc pas simulée.

Le modèle GEMINI adopte une approche volontairement réductionniste et mécaniste. Il opère ainsi une synthèse entre des disciplines scientifiques complémentaires : l'écologie des communautés et des écosystèmes, l'agronomie de la prairie, la zootechnie (interactions avec les herbivores au pâturage), et la science du sol (organismes résidents du sol et cycles biogéochimiques).

Nous présentons ici quelques étapes du développement du modèle GEMINI. Puis, à partir des premiers résultats du projet ANR DISCOVER, nous illustrons des applications possibles du modèle, en soulignant également les limites pratiques de cette approche de modélisation.

2. GEMINI : Un modèle développé pour les mélanges d'espèces fourragères semées

Dynamiques de populations et cycle de l'azote : le cas des associations semées graminée - légumineuse

Les premiers travaux de modélisation ont porté sur le cas simplifié des associations semées graminée - trèfle (Soussana et Oliveira-Machado, 2000a). Les travaux de Schwinning et Parsons (1996) avaient fourni un cadre théorique permettant de comprendre les bases de la coexistence entre ces espèces, en montrant que les graminées bénéficiaient de la fixation symbiotique du trèfle, mais avaient en même temps la capacité de supprimer la croissance de la légumineuse *via* la compétition pour la lumière (Soussana *et al.*, 1995 ; Faurie *et al.*, 1996). Ce mécanisme "d'exploitation" serait à la base d'oscillations temporelles de la proportion de trèfle dans les associations (Schwinning et Parsons, 1996), oscillations qui régulent le cycle de l'azote dans ces mélanges (Loiseau *et al.*, 2000).

Ces mécanismes théoriques ont été testés dans un premier temps grâce au module végétation (CANOPT) de **GEMINI, qui simule de manière explicite les étapes de capture, de conversion et d'allocation des ressources aériennes (lumière) et souterraines (azote) pour chaque espèce en compétitio**. Le modèle simule des réactions d'évitement (photomorphogenèse) et de tolérance (baisse de la teneur en azote des limbes) à l'ombrage des plantes. Ces réponses à la compétition retardent l'exclusion compétitive de l'espèce ombragée, qui convertit également de manière plus efficace le rayonnement absorbé utile à la photosynthèse (Soussana et Oliveira-Machado, 2000a). La compétition pour l'azote entraîne des réponses contrastées des deux espèces : la graminée répond en combinant évitement (allocation accrue aux racines et dé-répression des transporteurs racinaires) et tolérance (réduction de la teneur en azote des tissus aériens). La légumineuse esquive la contrainte azotée en accroissant la fixation symbiotique dès que son absorption d'azote fléchit (Soussana *et al.*, 2002). L'incorporation de ces différents mécanismes a permis de simuler de manière réaliste les réponses à court terme (un an) à la fréquence de coupe, à la fertilisation azotée et à l'augmentation du CO_2 atmosphérique des associations trèfle - graminée (Soussana et Oliveira-Machado, 2000a). **Le principal apport du modèle a été de montrer que la coexistence de la graminée et de la légumineuse était renforcée par leur plasticité morphologique et physiologique** (Soussana et Lafarge, 1998).

Modéliser les interactions avec le sol

Une étape supplémentaire a consisté à coupler, dans le cadre de GEMINI, le module de végétation (CANOPT) avec un module de sol (SOILOPT, Loiseau *et al.*, 1998). Ce module simule le devenir de trois formes d'apports organiques au sol : exsudats racinaires (solubles), litières dégradables et litières résistantes. Ces apports, issus du

peuplement végétal, subissent une décomposition par deux populations microbiennes et sont, en partie, stabilisés dans l'humus. Ce processus de décomposition s'accompagne de flux de minéralisation et d'immobilisation d'azote qui conditionnent la fourniture nette par le sol d'azote minéral au peuplement prairial.

La simulation pendant 10 ans des flux C et N dans des associations graminée - trèfle a permis d'expliquer les fluctuations temporelles du taux de trèfle après semis. Conformément à l'observation (Loiseau *et al.*, 2000), le modèle montre que le délai nécessaire à la minéralisation des litières de la légumineuse (enrichies en azote fixé) et les interactions avec la décomposition de l'humus sont à l'origine d'oscillations quasi cycliques du taux de trèfle après un semis (Soussana et Loiseau, 2002). A l'inverse, lorsqu'une association de deux graminées est simulée, un équilibre est atteint en moins de deux ans aussi bien pour la fourniture d'azote minéral par le sol que pour la proportion de chaque espèce végétale dans le mélange (Soussana et Loiseau, 2002).

Ce résultat a permis de souligner l'importance du pouvoir de fourniture en azote du sol - et donc du turn-over des matières organiques (MO) - pour les interactions compétitives entre espèces végétales dans les prairies plurispécifiques. Toutefois, **la dynamique des MO est souvent représentée de manière trop simplifiée dans les modèles**. Le *priming effect*, c'est-à-dire la surminéralisation de la MO du sol par les micro-organismes après un apport de MO fraîche, est contrôlé par la compétition entre populations microbiennes du sol (Fontaine *et al.*, 2004). Un modèle théorique a été proposé par Fontaine et Barot (2005) montrant que la décomposition de l'humus est limitée par un manque d'énergie pour l'activité de communautés spécialisées de décomposeurs microbiens. Cette hypothèse a permis une première scientifique, en montrant qu'il était possible de réactiver la décomposition de la MO du sol profond grâce à un apport de MO fraîche aux décomposeurs du sol (Fontaine *et al.*, 2007).

Dans le cadre du projet DISCOVER, GEMINI a donc été modifié pour intégrer les principales hypothèses du modèle de Fontaine et Barot (2005). **Le modèle de sol a été implémenté par couche**. La première couche de sol a comme entrées les matières organiques fraîches des feuilles et des racines mortes. Les couches inférieures ont seulement les racines mortes et les exsudats de la couche en entrées. Les racines présentes dans une couche absorbent l'azote minéral qui s'y trouve. Un couplage complet plante - sol est donc réalisé dans chaque couche, ce qui permet d'étudier les effets de différences de profondeur d'enracinement des espèces prairiales.

Des simulations ont été réalisées en couplant sol et végétation sur une période de 10 ans. Les deux types de décomposeurs microbiens ont des activités contrastées de minéralisation et d'immobilisation de l'azote. Le groupe spécialisé sur les MO fraîches, immobilise en général plus qu'il ne minéralise. Le groupe spécialisé sur les MO humifiées minéralise en général plus qu'il n'immobilise, puisqu'il consomme des MO riches en N. L'équilibre entre ces deux types microbiens détermine la minéralisation nette d'azote du sol, qui

varie de positive (printemps, automne, hiver) à négative (en été). Avec ces hypothèses, le modèle a des propriétés émergentes nouvelles : **tant que l'azote n'est pas limitant, le modèle prédit, en accord avec la théorie** (Fontaine et Barot, 2005), **une augmentation durable de la taille du pool de C dans les compartiments stabilisés du sol**. Ces hypothèses se traduisent aussi par un couplage plus stable entre sol et végétation (données non présentées).

■ Modéliser les interactions locales avec les herbivores au pâturage

Les herbivores au pâturage modifient **l'équilibre entre espèces végétales** dans les prairies à flore complexe. On peut en effet montrer (Carrère *et al.*, 2000) que cet équilibre **dépend au pâturage** non seulement **des taux relatifs de croissance et de sénescence de chaque espèce, mais aussi de leur taux relatif de défoliation par l'herbivore**.

Bien que le pâturage soit un processus aléatoire à l'échelle de la bouchée, nous avons utilisé une approche déterministe qui reprend la démarche de Parsons *et al.* (1994). La défoliation s'arrête soit lorsque l'ingéré potentiel a été atteint, soit lorsque le temps disponible pour le pâturage est dépassé. La masse de la bouchée est calculée comme le produit de la profondeur de bouchée (proportionnelle à la hauteur du couvert), de la surface de la bouchée (qui varie avec la profondeur de la bouchée) et de la densité volumique du couvert végétal dans les strates pâturées. La durée du pâturage inclut un temps de préhension, de mastication et de tri entre les composantes du mélange. Le tri est fonction de la qualité, indexée sur la teneur en fibres (NDF, *Neutral Detergent Fibers*).

Pour une graminée pure, les résultats des simulations ont confirmé, en accord avec Mazzanti *et al.* (1994), que l'apport d'azote augmente la densité des talles et non la longueur des feuilles en cas de pâturage continu. **Le modèle a ensuite permis de simuler la compétition entre deux populations de graminées ne différant que par leur phyllochrone**. On a ainsi montré - toutes choses égales par ailleurs - qu'à faible chargement animal une vitesse lente d'émission des feuilles constitue un avantage compétitif, grâce à des feuilles plus longues et plus hautes. En revanche, en cas de chargement animal élevé, l'intervalle entre deux défoliations successives étant bref, une vitesse rapide d'émission des feuilles confère un avantage compétitif en augmentant la surface foliaire résiduelle et en favorisant ainsi la tolérance à la défoliation (Soussana et Oliveira-Machado, 2000b).

3. Comment généraliser au cas des prairies à flore complexe ?

Le modèle GEMINI avait été initialement conçu pour des mélanges semés, constitués par quelques espèces fourragères très étudiées et par conséquent assez faciles à paramétrer dans un

modèle. **L'ambition du projet DISCOVER est de pouvoir appliquer ce modèle à une flore complexe, constituée par des espèces natives moins bien connues et en plus grand nombre**. Deux obstacles de natures différentes doivent donc être levés : disposer d'études détaillées permettant de paramétrer le modèle pour les principales espèces des flores étudiées ; et améliorer la robustesse du modèle, de façon à ce qu'il puisse simuler la coexistence locale d'un nombre suffisant d'espèces végétales.

Les différentes étapes mises en œuvre pour une application à des couverts complexes sont ici présentées et les enseignements déjà fournis au cours de ce travail sont soulignés.

Paramétrer les espèces à partir des valeurs de leurs traits fonctionnels

Les traits fonctionnels sont définis comme des caractéristiques morphologiques, phénologiques, physiologiques ou de composition chimique des espèces (Lavorel *et al.*, 1997). Certains traits des espèces prairiales (les traits de réponse) favorisent leur dominance dans des conditions données de gestion ou d'environnement (Cruz *et al.*, 2002 ; Louault *et al.*, 2005).

On peut également montrer que certains traits des espèces dominantes (les traits d'effet) affectent la productivité, la qualité et les interactions avec le sol de la végétation prairiale (Garnier *et al.*, 2004 ; Pontes *et al.*, 2007b ; Al Haj Khaled, 2006). Cependant, on ne connaît pas actuellement de manière mécaniste le rôle des traits fonctionnels pour ces processus, la plupart des études entre traits et dominance dans les communautés - ou entre traits et processus de l'écosystème - étant simplement corrélatives. De plus, certains traits sont suffisamment coordonnés pour qu'ils puissent former des axes quasi universels de différenciation fonctionnelle des végétaux terrestres, comme cela a été montré sur l'exemple des traits foliaires (Wright *et al.*, 2004). Il peut être difficile de comprendre le rôle d'un trait donné, puisqu'il co-varie généralement avec d'autres traits. Enfin, on peut noter qu'il existe une plasticité plus ou moins forte des traits (Pontes *et al.*, 2007a), ce qui complique également l'interprétation de leur rôle fonctionnel.

L'objectif de la modélisation consiste donc à faire varier un ou plusieurs traits et à étudier - toutes choses égales par ailleurs - les conséquences de ces variations pour des processus végétaux, ou encore pour des processus à l'interface avec le sol et avec l'herbivore (Soussana *et al.*, 2005). De manière complémentaire, on peut vouloir simuler les conséquences d'une variation des traits végétaux pour la dominance d'une espèce.

Comme tous les modèles mécanistes, le modèle GEMINI nécessite un grand nombre de paramètres. Ces paramètres se répartissent par espèce végétale entre la morphogenèse aérienne (14 paramètres), la morphogenèse racinaire (16), la dynamique de la population (4), la composition chimique des tissus (7), la physiologie de la plante (25). Au total, **66 paramètres sont ainsi nécessaires**. Il faut également initialiser 9 variables d'état par population végétale.

On voit ainsi apparaître une difficulté majeure pour la généralisation du modèle : pour chaque paramètre, il faut disposer de jeux de données caractérisant plusieurs dizaines d'espèces prairiales dans des conditions réalistes de terrain. La démarche retenue a consisté à **utiliser les traits pour calculer les valeurs correspondantes des paramètres du modèle**. Un traitement expérimental maximisant la croissance aérienne (faible rythme de coupe, disponibilité non limitante en nutriments et en eau) a permis de définir le potentiel de croissance de l'espèce. De nombreux traits fonctionnels (foliaires, racinaires ou de phénologie) mesurés dans ce traitement ont ainsi permis de paramétrer directement le modèle. Cependant, pour traduire dans le langage du modèle les valeurs de traits mesurées, il a parfois été nécessaire de faire appel à des coefficients de régressions statistiques. Grâce au projet DISCOVER et à sa collaboration avec l'expérience de biodiversité de Iéna, il a été possible d'accéder aux mesures réalisées sur une quarantaine d'espèces en culture pure. Des données complémentaires ont également été obtenues en culture pure dans le cadre d'une étude des traits fonctionnels de 13 espèces de graminées prairiales (Pontes *et al.*, 2007a et b). Le paramétrage de la photosynthèse a été réalisé grâce à un jeu de données (Wohlfahrt *et al.*, 1999) publié dans le cadre d'un projet Européen sur les prairies de montagne.

Nous avons ainsi pu fournir les données détaillées pour 54 paramètres. Huit autres paramètres correspondent à des constantes biochimiques, qui ont la même valeur pour toutes les espèces étudiées. Enfin, des valeurs plausibles ont été choisies pour 4 paramètres de démographie racinaire, pour lesquels les données mesurées n'ont pas encore été analysées.

Une analyse de sensibilité a mis en évidence **un couplage étroit entre processus aériens et souterrains**, se traduisant par le fait que plusieurs variables aériennes d'état sont influencées par des paramètres souterrains et réciproquement. Cette analyse a également montré qu'il était **difficile de simplifier le modèle** puisqu'il n'existe pas de paramètre sans effet sensible sur les sorties du modèle.

Modéliser le rôle des traits fonctionnels pour la production

Nous nous sommes intéressés en priorité à des traits foliaires. Leur rôle pour la productivité végétale des graminées prairiales natives a été montré dans des conditions de culture pure (Pontes *et al.*, 2007a) qui permettent de standardiser les comparaisons entre espèces. La production annuelle de matière sèche (MS) était corrélée à deux traits foliaires : teneur en MS (TMS) spécifique à saturation en eau et teneur en azote (TN) des limbes (Pontes *et al.*, 2007a). Cependant, les écarts de production annuelle entre graminées n'étaient pas reliés à la surface spécifique foliaire (SSF, m^2/kg MS).

La teneur en MS des limbes est un paramètre de GEMINI. Nous avons modélisé le rôle de la TMS pour la productivité aérienne de 8 espèces de graminées prairiales natives étudiées par Pontes *et al.* (2007a, b). Chaque espèce a été simulée pendant 10 ans dans les

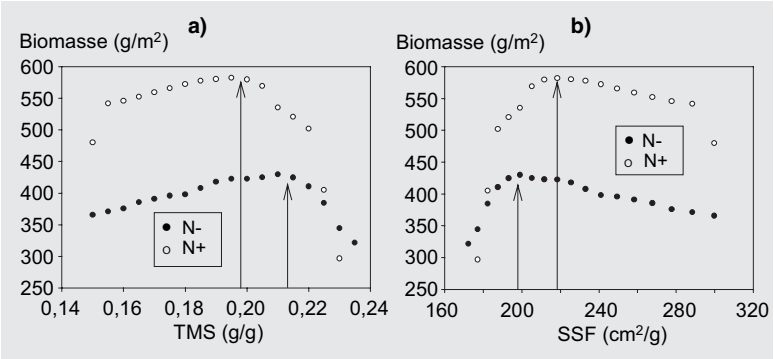


FIGURE 1 : **Simulation par le modèle GEMINI des effets d'une variation de 2 traits foliaires** (a : TMS et b : SSF) **sur la biomasse aérienne du ray-grass anglais à faible** (N-) **et à fort** (N+) **apport d'azote.**

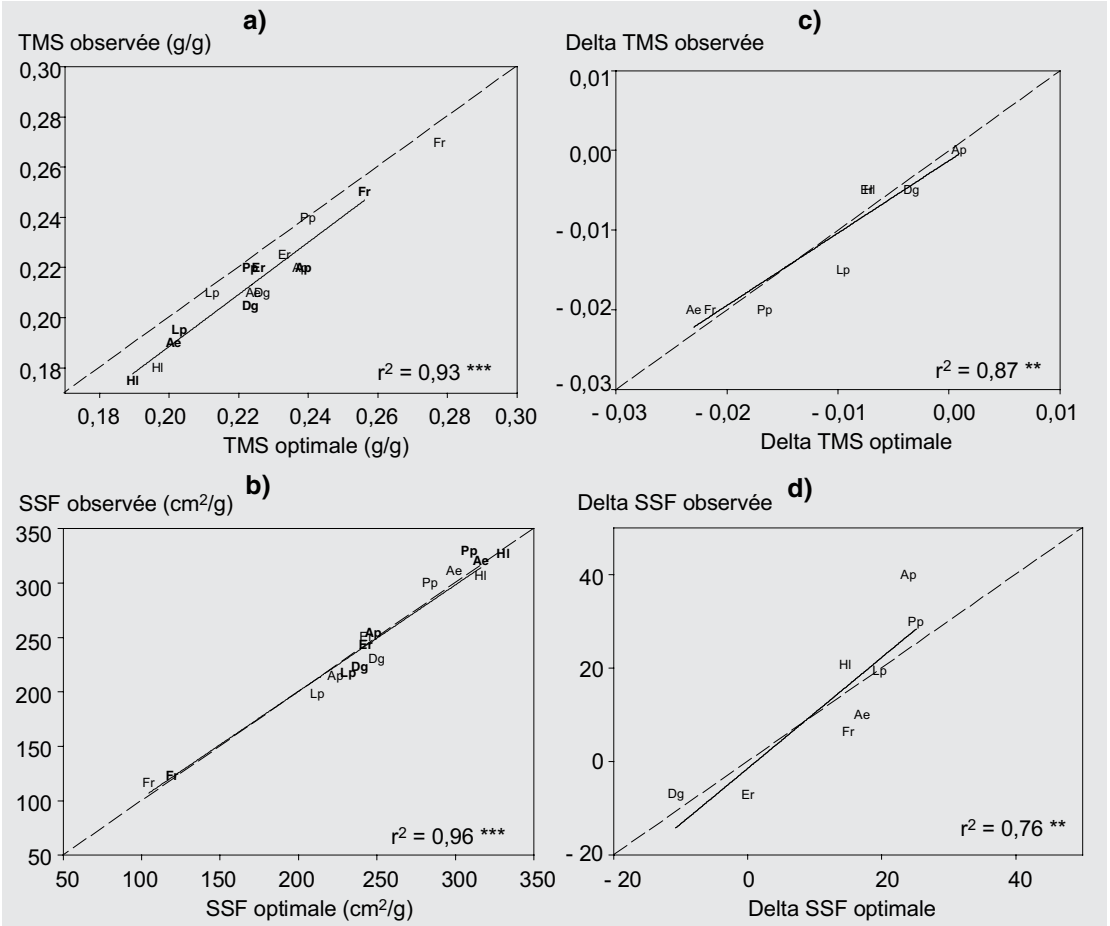
FIGURE 1 : ***Simulation by the GEMINI model of the effects of the variation of 2 foliar features*** *(a : TMS, dry matter content, and b : SSF, specific leaf area)* ***on the above-ground bio-mass of a Perennial ryegrass sward , with a light*** *(N-)* ***and a heavy*** *(N+)* ***nitrogen dressing****.*

mêmes conditions environnementales (culture pure, recevant 120 ou 360 kg N/ha/an et coupée trois fois par an) avec les valeurs standards (mesurées ou ajustées) de l'ensemble des paramètres, à l'exception de la TMS que l'on a fait varier systématiquement de 0,15 à 0,25 g MS/g Matière Fraîche.

Les résultats de ces simulations sont illustrés pour le ray-grass anglais dans la figure 1. On observe, pour chaque traitement azoté, une valeur de TMS maximisant la croissance aérienne du ray-grass. Pour chaque niveau d'azote, cette valeur est très proche de celle observée expérimentalement (figurée par une flèche). Ce résultat peut être généralisé aux 8 graminées étudiées, puisque la corrélation entre TMS mesurée et TMS maximisant la croissance est hautement significative ($n = 16$, $P < 0,0001$) avec un biais faible (figure 2). La teneur en MS optimale de chaque espèce serait donc celle qui maximiserait, dans les conditions de l'expérience, sa croissance aérienne. Pour cette valeur optimale de TMS, le modèle montre que l'absorption de rayonnement par les feuilles est également maximisée (données non présentées).

La surface spécifique des limbes (SSF) est calculée par le modèle. Elle varie en raison inverse de la TMS et dépend à la fois de la longueur et du rapport entre volume et surface de la feuille. Par conséquent, un maximum de croissance est simulé pour un couple donné TMS / SSF, comme le montre l'exemple du ray-grass anglais (figure 1). Pour les 8 espèces, la SSF mesurée est hautement corrélée ($n = 16$, $P < 0,0001$) et pratiquement égale à la SSF optimale qui maximise, d'après le modèle, la croissance aérienne dans les conditions de l'expérience.

L'optimum simulé du couple TMS / SSF dépend de la fertilisation azotée. Pour la plupart des espèces, le modèle montre que la valeur optimale de TMS diminue - et que celle de SSF augmente - avec la fertilisation azotée. Les variations observées des traits foliaires en réponse à l'azote sont hautement corrélées aux variations simulées. Par conséquent, **GEMINI prédit la plasticité de ces traits en réponse à l'azote et montre que cette plasticité maximise la croissance aérienne**. Il est remarquable que la plasticité observée de la TMS et de la SSF soit si proche de celle prédite par le modèle (figure 2). Ceci suggère que **la réponse à l'azote des traits foliaires tend à maximiser la productivité chez les graminées étudiées**.



Le r^2 correspond au coefficient de détermination de la régression linéaire entre les variables observées et les variables prédites. TMS, teneur en MS des limbes ; SSF, surface spécifique foliaire. Les espèces sont figurées par leurs abréviations : AE, *Arrhenatherum elatius* ; AL, *Alopecurus pratensis* ; DG, *Dactylis glomerata* ; ER, *Elytrigia repens* ; FR, *Festuca rubra* ; HL, *Holcus lanatus* ; LP, *Lolium perenne* ; PP, *Poa pratensis*.

FIGURE 2 : **Corrélations (a et b) entre les valeurs de traits maximisant la croissance aérienne** (valeur optimale) **selon le modèle GEMINI et les valeurs de traits mesurées en culture pure chez 8 espèces de graminées prairiales à faible** (N-) **ou à fort** (N+ en gras) **apport d'azote. Les figures c et d comparent la variation des traits en réponse à un apport accru d'azote** (N+) simulée par GEMINI et observée expérimentalement.

Ces résultats soulignent **le rôle central des traits pour l'adaptation des espèces prairiales à leur environnement**. Une forte corrélation entre TMS et SSF a été observée entre espèces de graminées prairiales (PONTES *et al.*, 2007a). Nos résultats montrent que cette corrélation n'est pas fortuite, mais qu'elle permettrait une adaptation fine aux conditions environnementales. Selon certains auteurs, comme WRIGHT *et al.* (2004), chaque espèce représenterait en effet une combinaison unique de traits correspondant à un compromis fonctionnel.

Ces premiers résultats nous encouragent à poursuivre l'exploration du rôle des traits des graminées prairiales pour leur productivité, leur qualité et leurs interactions avec l'herbivore et avec le sol. La prochaine étape consistera à étudier les effets pour la productivité d'un jeu étendu de traits, incluant la taille des plantes, des traits foliaires et des traits racinaires. On peut en effet supposer que le modèle permettra de mieux comprendre la cause des compromis entre traits qui sont observés expérimentalement.

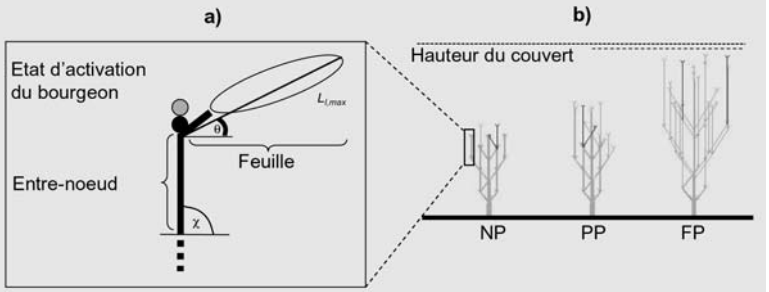
FIGURE 2 : ***Correlations (a and b) between the features maximising the above-ground growth*** *(optimal values)* ***according to the GEMINI model and the values of these features measured in pure swards of 8 grass species with a light*** *(N-)* ***or a heavy*** *(N+, bold type)* ***nitrogen dressing. Figures c and d compare the variation of these features in response to an increased*** *(N+)* ***supply of nitrogen, simulated by GEMINI and observed experimentally****.*

Généraliser l'architecture des parties aériennes à l'ensemble des dicotylédones herbacées

La généralisation de GEMINI à l'ensemble des dicotylédones herbacées a nécessité le **développement d'un modèle générique d'architecture, basé sur une représentation de type phytomère.**

Chaque phytomère est défini par des variables d'état comme le rang, la hauteur d'insertion, les longueurs des limbes et de l'entre-nœud et l'état d'induction des bourgeons secondaires (figure 3). Une plante se développe habituellement en empilant des phytomères les uns au dessus des autres. Durant la croissance normale, le développement d'un phytomère commence lorsque les bourgeons apicaux et les bourgeons potentiels sur les branches secondaires sont activés. L'activation dépend de l'état du phytomère parent, de la quantité de carbone disponible pour la croissance et du phyllochrone. La ramification peut intervenir quand les bourgeons secondaires sont activés. La probabilité d'activation est fonction de la fraction transmise au sol du rayonnement incident (une approximation du rapport rouge clair - rouge sombre) (GAUTIER *et al.*, 2000). En effet, de nombreuses espèces augmentent leur ramification lorsque le rayonnement incident est élevé. L'élongation dépend de la disponibilité en carbone (DROUET et PAGÈS, 2003) et d'une morphogenèse potentielle fonction de la température.

Une douzaine de paramètres sont nécessaires pour chaque espèce pour faire fonctionner ce module. Les valeurs de ces paramètres ont été déterminées sur la plupart des 60 espèces qui font partie de l'expérience de biodiversité de Iéna. Une nouvelle version du modèle est en cours de test et un premier paramétrage complet de l'architecture aérienne a été réalisé pour quelques espèces de dicotylédones.



a) Les phytomères forment l'unité architecturale de base des herbacées et consistent en une ou plusieurs feuilles et bourgeons, avec un entrenoeud. Cette modularité est nécessaire pour simuler la plasticité des espèces végétales. Chaque phytomère est défini par un certain nombre de variables d'état. Rond noir : bourgeons aériens primaires ; Rond gris : bourgeon floral.

b) Exemple de l'architecture de *Galium mollugo* se développant dans un couvert formé par une graminée (*Alopecurus pratensis*). La hauteur de surface du couvert de graminée est figurée par une ligne en pointillés. *G. mollugo* a été initialisé avec trois niveaux contrastés de plasticité en réponse à l'évitement de l'ombrage, modifiant ainsi les longueurs de l'entrenoeud (NP = pas de plasticité, PP = plasticité partielle et FP = plasticité complète).

FIGURE 3 : **Eléments utilisés pour le modèle d'architecture : a) représentation d'un phytomère, b) exemple de l'architecture de *Galium mollugo* se développant dans un couvert de graminée** (*Alopecurus pratensis*).

FIGURE 3 : ***Elements utilized for the architectural model : a) representation of a phytomere; example of the architecture of Gallium mollugo growing under the cover of a grass*** *(Alopecurus pratensis).*

Cette approche modulaire de l'architecture permet en particulier d'étudier les réponses plastiques des plantes à des modifications de leur environnement. Le développement d'une dicotylédone (*Galium mollugo*) a été simulé (figure 3) dans un couvert formé par une graminée (*Alopecurus pratensis*). La population de *G. mollugo* a été initialisée avec trois niveaux contrastés de plasticité en réponse à l'évitement de l'ombrage, modifiant ainsi les longueurs des entre-nœuds. On observe que **les plantes qui ne sont pas plastiques demeurent petites en conditions d'ombrage, alors que les populations à forte plasticité peuvent presque atteindre le sommet du couvert**. La plasticité permettant d'augmenter l'absorption du rayonnement (Soussana *et al.*, 1995), les plantes les plus plastiques atteignent une taille plus élevée. L'élongation de l'entre-nœud est obtenue sans coût additionnel en carbone, *via* une réduction de son diamètre, ce qui est typiquement observé dans le cas des plantes étiolées.

Modéliser le rôle de la diversité spécifique pour la productivité

Un débat important en écologie ces dernières années a concerné la relation entre la diversité et le fonctionnement des écosystèmes (Loreau *et al.*, 2001), souvent à partir de données concernant les prairies. La manipulation expérimentale de la diversité des espèces végétales dans des prairies non fertilisées a montré qu'une augmentation de la diversité spécifique permet souvent d'augmenter la productivité, du fait d'un ensemble de mécanismes (Loreau et Hector, 2001) : facilitation, complémentarité de niche, effet d'échantillonnage ou de sélection. Le rôle de la diversité des prairies pour la rétention des nutriments a également été mis en évidence (Tilman *et al.*, 1997).

L'expérience de biodiversité de Iéna a confirmé cet effet de la diversité végétale tant spécifique (nombre d'espèces végétales) que fonctionnelle (nombre de types fonctionnels) pour la biomasse aérienne (Röscher *et al.*, 2004), en montrant qu'il était en partie dû à des effets de complémentarité entre espèces. Afin d'expliquer ces effets, une expérience préliminaire de simulation des relations diversité - fonctionnement a été réalisée. Au total 93 communautés végétales virtuelles ont été créées, qui contrastent en termes de nombre d'espèces et de types fonctionnels. Le nombre de communautés (figure 4a) a été ajusté pour parvenir à des nombres approximativement égaux d'espèces par type fonctionnel.

Les groupes fonctionnels simulés correspondent à des graminées, des légumineuses et des dicotylédones non fixatrices de faible ou de forte stature. Les densités initiales ont été ajustées pour tenir compte des différences de taille entre plantes. Des pseudo-espèces ont été créées dans chaque groupe fonctionnel en tirant au hasard des valeurs dans des distributions statistiques de paramètres végétaux, typiques des groupes fonctionnels respectifs. Une simulation de 200 jours a été réalisée (avec une coupe à 90 jours), correspondant à une saison de croissance, avec des conditions climatiques typiques du site de l'expérience de Iéna.

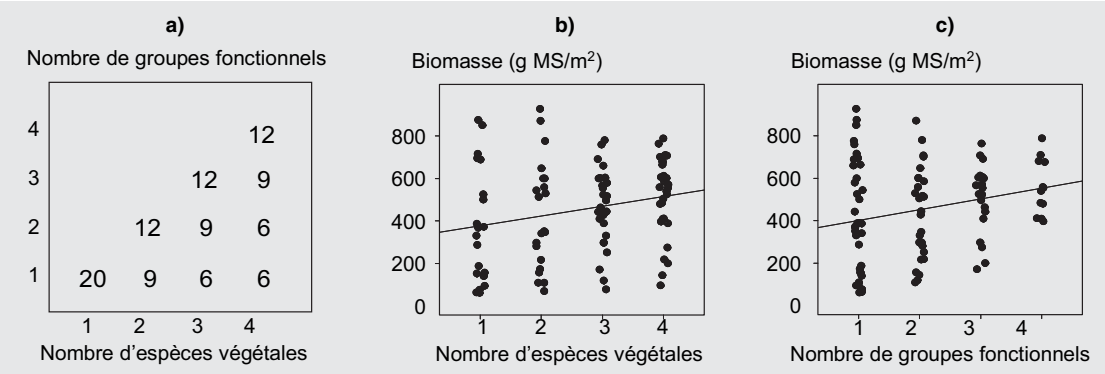


FIGURE 4 : **Expérience virtuelle croisant le nombre d'espèces végétales et de groupes fonctionnels et permettant d'étudier les effets sur la production de biomasse. (a) 93 communautés végétales qui contrastent par le nombre d'espèces et de types fonctionnels. Biomasse simulée en fonction du nombre d'espèces végétales (b) et du nombre de groupes fonctionnels (c).**

*FIGURE 4 : **Virtual experiment combining the number of grass species and the number of functional groups, to study the effects on the biomass production. (a) 93 plant communities contrasting by the number of species and of functional groups. Simulated bio-mass according to (b) the number of plant species, and (c) the number of functional groups.***

Malgré une dispersion considérable, la biomasse simulée augmente significativement avec la richesse spécifique (r^2 = 0,18 ; figure 4b). **La réponse de la biomasse simulée à une augmentation du nombre de groupes fonctionnels est plus prononcée** (r^2 = 0,24 ; figure 4c). Une analyse plus détaillée montre que les mélanges comprenant des graminées ont une productivité plus élevée que la moyenne. Nous avons également observé, dans les mélanges simulés, une augmentation de la masse moyenne des talles des graminées, ces graminées devenant dominantes et produisant ainsi plus qu'en culture pure.

Ce type d'analyse sera poursuivi de manière à étudier aussi bien le rôle de la diversité spécifique que de la diversité fonctionnelle pour la productivité et la qualité des prairies à flore complexe.

Conclusion

La mise au point d'un modèle mécaniste permettant de simuler des prairies à flore complexe constitue une tâche de longue haleine, qui nécessite des aller et retour répétés avec l'expérimentation. La constitution de bases de données, aussi bien pour les traits fonctionnels des espèces végétales que pour les relations diversité végétale - fonctionnement, constitue une opportunité majeure pour le développement de ce type de modélisation. On attend de cette approche des progrès théoriques et une intégration des connaissances sur les relations entre diversité et fonctionnement des prairies à flore complexe. Cette modélisation est certainement trop détaillée pour servir directement au pilotage de la gestion. Cependant, elle peut déboucher sur une compréhension générique des mécanismes locaux qui orientent la dynamique de végétation en prairie et qui contrôlent les services écologiques de la prairie (production, qualité, stockage de carbone dans le sol...). Une autre application, qui commence à être étudiée, concerne la modélisation des effets de l'augmentation du CO_2 atmosphérique et du changement climatique sur la diversité et le fonctionnement de la prairie.

Intervention présentée aux Journées de l'A.F.P.F.,
"Prairies multispécifiques. Valeur agronomique et environnementale",
les 26-27 mars 2008.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

Al Haj Khaled R., Duru M., Theau J.P. *et al.* (2006) : "Variation in leaf traits through seasons and N-availability levels and its consequences for ranking grassland species", *J. of Vegetation Sci.*, 16, 391-398.

Carrère P., Louault F., Soussana J.F., de Faccio Carvalho P.C., Lafarge M. (2000) : "How does the vertical and horizontal structure of a perennial ryegrass and white clover sward influence grazing ?", *Grass and Forage Sci.*, 56, 118-130.

Cruz P., Duru M., Thérond O., Theau J.P., Ducourtieux C., Jouany C., Al Haj Khaled R., Anquer P. (2002) : "Une nouvelle approche pour caractériser les prairies naturelles et leur valeur d'usage", *Fourrages*, 172, 335-54.

Drouet J.L., Pagès L. (2003) : "GRAAL-CN : A model of GRowth, Architecture and ALlocation of Carbon and Nitrogen dynamics within whole plants formalised at the organ level", *Ecological Modelling*, 3-4, 231-249.

Faurie O., Soussana J.F., Sinoquet H. (1996) : "Radiation interception, partitioning and use in grass-clover mixtures", *Annals of Botany*, 77, 35-45.

Fontaine S., Barot S. (2005) : "Size and functional diversity of microbe populations control plant persistence and long-term soil carbon accumulation", *Ecology Letters*, 8, 1075-1087.

Fontaine S., Bardoux G., Abbadie L., Mariotti A. (2004) : "Carbon input to soil may decrease soil carbon content", *Ecology Letters*, 7, 314-320.

Fontaine S., Barot S., Barré P., Bdioui N., Mary B., Rumpel C. (2007) : "Stability of organic carbon in deep soil layers controlled by fresh carbon supply", *Nature*, 450, 277-281.

Garnier E., Cortez J., Billes G., Navas M.L., Roumet C., Debussche M., Laurent G., Blanchard A., Aubry D., Bellmann A., Neill C., Toussaint J.P. (2004) : "Plant functional markers capture ecosystem properties during secondary succession", *Ecology*, 85, 2630-2637.

Gautier H., Mech R., Prusinkiewicz P., Varlet-Grancher C. (2000) : "3D architectural modelling of aerial photomorphogenesis in white clover (*Trifolium repens* L.) using L-systems", *Annals of Botany*, 85, 359-370.

Lavorel S., McIntyre S., Landsberg J. *et al.* (1997) : "Plant functional classifications: from general groups to specific groups based on response to disturbance", *Trends in Ecology and Evolution*, 12, 474-478.

Loiseau P., Williams B., Bergia Y. (1998) : "SOILOPT, a model of coupled C and N fluxes in grassland soils", *Proc. of COST 619 meeting*, Clermont-Ferrand, France.

Loiseau P., Soussana J.F., Louault F., Delpy R. (2000) : "Soil N contributes to the oscillations of the white clover content in mixed stands under simulated grazing. (*Lolium perenne, Trifolium repens*)", *Grass and Forage Sci.*, 56, 205-217.

Loreau M., Hector A. (2001) : "Partitioning selection and complementarity in biodiversity experiments", *Nature*, 412, 72-76.

Loreau M., Naeem S., Inchausti P., Bengtsson J., Grime J.P., Hector A., Hooper D.U., Huston M.A., Raffaelli D., Schmid B., Tilman D., Wardle D.A. (2001) : "Diversity and ecosystem functioning. Current knowledge and future challenges", *Science*, 294, 804-809.

Louault F., Pillar V.D., Aufrère J., Garnier E., Soussana J.F. (2005) : "Plant traits and functional types in response to reduced disturbance in a semi-natural grassland", *J. of Vegetation Sci.*, 16, 151-160.

Mazzanti A., Lemaire G., Gastal F. (1994) : "The effect of nitrogen fertilization upon the herbage production of tall fescue swards continuously grazed with sheep. 1. Herbage growth dynamics", *Grass Forage Sci.*, 49(2), 111-120.

Parsons A.J., Thornley J.H.M., Newman J., Penning P.D. (1994) : "A Mechanistic Model of Some Physical Determinants of Intake Rate and Diet Selection in a 2-Species Temperate Grassland Sward", *Funct. Ecol.*, 8 (2), 187-204.

Pontes L.D.S., Soussana J.F., Louault F., Andueza D., Carrère P. (2007a) : "Leaf traits affect the above-ground productivity and quality of pasture grasses", *Functional Ecology*, 21, 844-853.

PONTES L.S.P., CARRÈRE P., LOUAULT F., ANDUEZA D., SOUSSANA J.F. (2007b) : "Seasonal productivity and nutritive value of native temperate grasses. Responses to cutting frequency and N supply", *Grass and Forage Sci.*, 162, 485-496.

RÖSCHER C., SCHUMACHER J., BAADE J., WILCKE W., GLEIXNER G., WEISSER W. *et al.* (2004) : "The role of biodiversity for element cycling and trophic interactions: an experimental approach in a grassland community", *Basic and Applied Ecology*, 2045, 107-21.

SCHWINNING S., PARSONS A.J. (1996) : "Analysis of the coexistence mechanisms for grasses and legumes in grazing systems", *J. of Ecology*, 84, 799-813.

SOUSSANA J.F., LAFARGE M. (1998) : "Competition for resources between neighbouring species and patch scale vegetation dynamics in temperate grasslands", *Annales de Zootechnie*, 47, 371-382.

SOUSSANA J.F., OLIVEIRA-MACHADO A. (2000a) : "Modelling the dynamics of grasses and legumes in cut mixtures", *Grassland ecophysiology and grazing ecology* (J. Hodgson, G. Lemaire et A. de Moraes, éd.), CAB International Pub., Oxon UK, 169-190.

SOUSSANA J.F., OLIVEIRA-MACHADO A. (2000b) : "Modelling the dynamics of pure and mixed grasses under continuous grazing", *Grassland Science in Europe*, 5, 331-334.

SOUSSANA J.F., LOISEAU P. (2002) : "A grassland ecosystem model with individual based interactions (GEMINI) simulates fluctuations in the clover content of sown mixtures", *Proc. 9th Eur. Grassland Fed.,* La Rochelle, France, 27-30 May 2002, *Multi-function grasslands, Grassland Science in Europe*, vol. 6, 358-359.

SOUSSANA J.F., DURU M. (2007) : "Grassland science in Europe facing new challenges: biodiversity and global environmental change", *CAB Reviews: Perspectives in Agriculture, Veterinary Science, Nutrition and Natural Resources*, 272, 11 p.

SOUSSANA J.F., VERTÈS F., ARREGUI M.C. (1995) : "The regulation of clover shoot growing points density and morphology during clover decline in mixed swards", *European J. of Agronomy*, 4, 205-215.

SOUSSANA J.F., TEYSSONNEYRE F., THIÉRY J. (2000A) : "Un modèle dynamique d'allocation basé sur l'hypothèse d'une co-limitation de la croissance végétale par les absorptions de lumière et d'azote", *Fonctionnement des peuplements végétaux et environnement* (R. Bonhomme, P. Maillard éds.), INRA Editions, 87-116.

SOUSSANA J.F., TEYSSONNEYRE F., THIÉRY J. (2000b) : "Un modèle simulant les compétitions pour la lumière et pour l'azote entre espèces herbacées à croissance clonale", *Fonctionnement des peuplements végétaux et environnement* (R. Bonhomme, P. Maillard éds.), INRA Editions, 325-350.

SOUSSANA J.F., MINCHIN F.R. *et al.* (2002) : "A simple model of feedback regulation for nitrate uptake and N_2 fixation in contrasting phenotypes of white clover", *Annals of Botany*, 90,139-147.

SOUSSANA J.F., WITZMANN S., LOISEAU P., FONTAINE S., CARRÈRE P., PICON-COCHARD C., LOUAULT F. (2005) : "Linking community and ecosystem ecology by developing a grassland ecosystem model (GEMINI) with interactions between plant, herbivore and soil microbial populations", *XXth Int. Grassland Congr.*, O'Mara F.P., Wilkins R.J., t'Mannetje L., Lovett D.K., Rogers P.A.M. et Boland T.M. éds., Dublin, Ireland, 648.

TILMAN D., WEDIN D., KNOPS J. (1997) : "Productivity and sustainability influenced by biodiversity in grassland ecosystems", *Nature*, 379, 718-720.

WOHLFAHRT G., BAHN M., HAUBNER E., HORAK I., MICHAELER W., ROTTMAR K., TAPPEINER U., CERNUSCA A. (1999) : "Inter-specific variation of the biochemical limitation to photosynthesis and related leaf traits of 30 species from mountain grassland ecosystems under different land use", *Plant Cell and Environment*, 22, 1281-1296.

WRIGHT I.J., REICH P.B., WESTOBY M., ACKERLY D.D. *et al.* (2004) : "The worldwide leaf economics spectrum", *Nature*, 428, 821-827.

SUMMARY

Modelling the relationships between the diversity and the functioning of pasture swards with a complex floristic composition

Within the framework of the 'DISCOVER' project (ANR Bio-diversity), the relationships between the bio-diversity and the functioning of pasture swards with a complex floristic composition are being studied in long-duration experiments. The data supply parameters and the means of evaluation for setting-up a mechanical model (GEMINI) that simulates the dynamics of the plant species and its consequences on the production and the quality of the herbage, and also on the workings of the soil. For the plants competing among themselves within the sward, GEMINI calculates the interception of light and of nitrogen, as well as the morphology of the above-ground parts and of the roots. The first modelling studies had borne on the simplified case of sown grass-clover associations. The present ambition of DISCOVER is to apply the model to swards with a complex floristic make-up, constituted by voluntary species, generally less well known. The effects of the number and of the type of species on the productivity of the pastures have been simulated, taking into account their plasticity of form and of function. Three examples of results are given. They concern : the role of the plasticity of leaf features in the response of grasses to nitrogen; the role of etiolation in the response of a dicotyledon to shade; and the role of the number of species and of functional groups in the productivity of the pasture. The applications of the model concern the role of bio-diversity in the ecological benefits of pastures with a complex floristic composition, and the simulation of the impacts of the climatic change.