



**HAL**  
open science

## Modélisation des interactions entre dynamique de la diversité végétale et impacts du changement climatique sur les prairies

Anne-Isabelle Graux, Jean-François J.-F. Soussana, Romain Lardy, David Hill

► **To cite this version:**

Anne-Isabelle Graux, Jean-François J.-F. Soussana, Romain Lardy, David Hill. Modélisation des interactions entre dynamique de la diversité végétale et impacts du changement climatique sur les prairies. Changements climatiques et biodiversité, Vuibert, 282 p., 2010, 978-2-311-00026-9. hal-02813630

**HAL Id: hal-02813630**

**<https://hal.inrae.fr/hal-02813630v1>**

Submitted on 6 Jun 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.

# Modélisation des interactions entre dynamique de la diversité végétale et impacts du changement climatique sur les prairies

Les prairies occupent aujourd'hui près d'un quart de la superficie française. Il s'agit en grande majorité de prairies permanentes et reconnues comme des habitats à forte biodiversité végétale et animale. Le changement climatique est un phénomène susceptible d'affecter cette biodiversité (figure 1). Il agit en effet directement sur le fonctionnement de la prairie

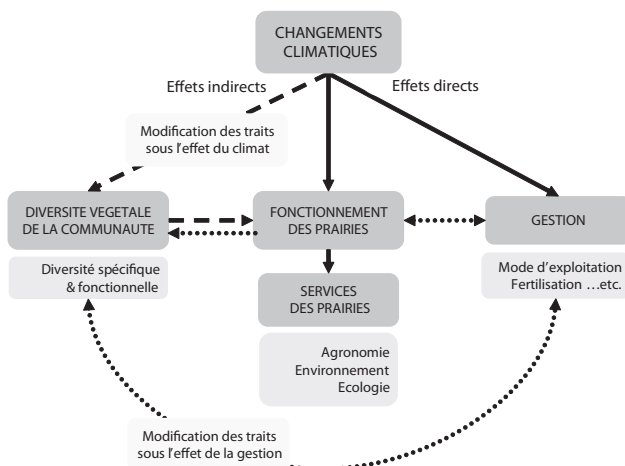


Figure 1. Rôle de la diversité végétale dans le fonctionnement et les services (production fourragère, stockage de carbone, etc.) rendus par les prairies.

en affectant la réalisation de processus biologiques et physico-chimiques (effets directs) ; mais aussi de manière indirecte en affectant la diversité végétale (effets indirects) : nature et abondance des espèces (diversité spécifique), traits (ou caractéristiques) fonctionnels (diversité fonctionnelle). Une évaluation correcte des impacts du changement climatique sur les prairies nécessite donc de prendre en compte ces deux types d'effet.

Un trait fonctionnel est une caractéristique génétique, morphologique ou écophysologique d'une plante ou d'une espèce [référence 1], qui permet de prédire les réponses d'une population (groupe d'individus de la même espèce, vivant à un endroit donné et à un instant donné) ou plus largement d'une communauté végétale (regroupant plusieurs populations végétales) aux facteurs environnementaux biotiques et abiotiques, ainsi que les effets qui en découlent sur l'écosystème [2]. Par exemple, les teneurs en azote et eau des feuilles sont des traits fonctionnels, dans la mesure où ils traduisent la réponse de la plante à la disponibilité en eau et en azote du sol, et où ils conditionnent la qualité des fourrages distribués aux animaux. De nombreux travaux soutiennent l'idée que l'on peut représenter la diversité fonctionnelle par des traits fonctionnels à l'échelle de la communauté végétale. L'hypothèse centrale est que des espèces ayant des traits fonctionnels similaires vont avoir une même réponse à un facteur de l'environnement et un même effet sur l'écosystème [2 à 8]. Les espèces partageant un même rôle fonctionnel pour l'écosystème peuvent être regroupées en types fonctionnels de plantes. Les changements de la diversité végétale des prairies peuvent donc être analysés, au travers de traits fonctionnels et de types fonctionnels de plantes, notamment en calculant des traits agrégés (trait fonctionnel moyenné pour l'ensemble) à l'échelle de la communauté [9].

Les années 2003 et 2005 ont rappelé la sensibilité des prairies à la sécheresse estivale et à la canicule. De tels événements climatiques, considérés aujourd'hui comme exceptionnels, pourraient, à la fin du siècle, se reproduire plus fréquemment. Connaître les impacts du changement climatique pour les systèmes fourragers est de fait une préoccupation forte de la profession agricole, à laquelle la Recherche tente de donner des réponses.

Pour étudier les impacts à long terme du changement climatique sur les prairies, nous avons eu recours à la modélisation. Le modèle utilisé

PaSim [10 à 13] est un modèle de simulation des prairies, qui permet de simuler les effets directs du changement climatique. En revanche, les effets indirects liés à des modifications de la diversité végétale sont peu représentés au sein du modèle. En effet, PaSim ne permet pas de simuler chaque individu de la végétation et ne prend donc pas en compte la diversité spécifique. C'est un modèle dit « de végétation » où le couvert est représenté par une plante « moyenne » : il simule donc une communauté végétale. En revanche, il pourrait prendre en compte le rôle de la diversité végétale pour le fonctionnement et les services rendus par la prairie, si les paramètres<sup>1</sup> de la végétation ne demeuraient pas constants au cours de la simulation et pouvaient évoluer en réponse au climat et à la gestion.

Les objectifs de cette étude sont : 1) d'améliorer le modèle pour qu'il puisse prendre en compte le rôle de la diversité fonctionnelle végétale sur le fonctionnement et les services rendus par la prairie, 2) de simuler, pour une douzaine de sites français, des scénarios de changement climatique avec et sans intégration de ces améliorations, et 3) d'estimer le poids de cette intégration sur la prévision des impacts du changement climatique. Dans cet article, nous proposons une démarche, innovante et généralisable, de prise en compte de la diversité fonctionnelle végétale dans un modèle mécaniste (où la représentation des processus est basée sur des hypothèses de fonctionnement) d'écosystème.

## Présentation du modèle

PaSim simule le fonctionnement d'une prairie aux échelles de la parcelle et de la demi-heure, mais le modèle peut-être utilisé pour faire des simulations de longue durée. Il simule le microclimat, le sol, la végétation, les herbivores (vaches allaitantes et leurs veaux ou vaches laitières) et les

- 
1. Par exemple, dans PaSim, la hauteur du couvert ( $H$ ) est une fonction d'une variable (LAI : *Leaf Area Index*, servant, par exemple, à prédire la production photosynthétique) et est calculée à partir de deux paramètres : la hauteur maximale du couvert ( $H_{\max}$ ) et un autre paramètre ( $H_{1/2}$ ).

On écrit : 
$$H = \frac{H_{\max}}{(1 + e^{(H_{1/2} - LAI)})}$$

échanges avec l'atmosphère. Les entrées du modèle concernent le climat, le sol, la végétation et la gestion de la parcelle (fertilisation, fauches, pâturage). Le modèle simule le fonctionnement de la prairie (flux de carbone, d'azote, d'eau et d'énergie), les services agronomiques (production et qualité fourragère, ingestion par les herbivores, performances animales, etc.) et écologiques (stockage de carbone dans le sol, bilan hydrique, flux de gaz à effet de serre, etc.) de la prairie.

La dynamique des tissus végétaux (croissance, sénescence) est représentée en distinguant les compartiments aériens (limbes, tiges, épis) et les racines, par classe d'âge. À la conception de ce modèle, la végétation a été paramétrée pour simuler des prairies permanentes productives (bien gérées). Ces paramètres étaient fixes. En outre, le modèle calculait jusqu'à présent la fixation biologique d'azote atmosphérique, en fonction d'une abondance constante des légumineuses dans la communauté végétale.

Afin de prendre en compte le rôle de la diversité fonctionnelle végétale, deux améliorations ont été apportées au modèle : a) simuler la dynamique des légumineuses, b) simuler la dynamique des traits fonctionnels végétaux.

## *Modélisation de la diversité fonctionnelle végétale*

### *Dynamique des légumineuses*

Pour représenter la dynamique des légumineuses fixatrices d'azote, nous avons introduit des équations qui reposent sur les hypothèses suivantes :

1. L'équilibre entre plantes fixatrices (légumineuses) et plantes non fixatrices d'azote (graminées) dépend des ressources carbonées (C) et azotées (N), exprimées au travers du ratio C/N [14] de la prairie ; ce ratio permet de définir une fraction de points de croissance (ensemble de cellules indifférenciées en croissance qui constitueront de futurs bourgeons, eux même à l'origine d'éventuelles ramifications ou axes) de légumineuses dans la population totale (figure 2). Cette proportion peut être réduite en cas de compétition pour la lumière entre légumineuses et graminées [15 à 17].

2. Lorsque les conditions du milieu (température) sont favorables, les points de croissance de légumineuses formés donnent naissance à des axes (ramifications). En revanche, le développement des points de croissance de graminées n'est pas contraint par leur milieu.
3. La fraction de légumineuses simulée tend vers son potentiel, défini par la fraction d'axes de légumineuses, en fonction de la vitesse de croissance de la communauté végétale.

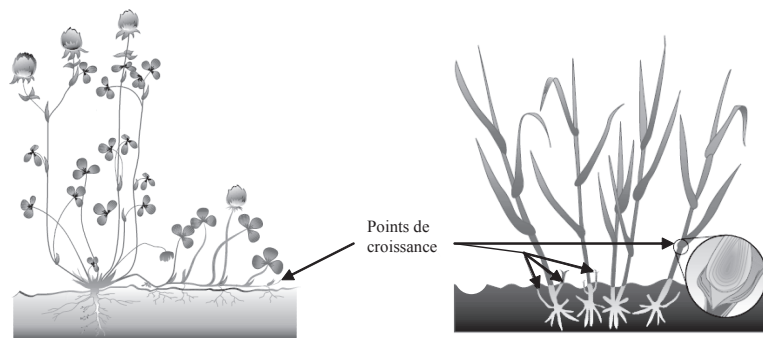


Figure 2. Identification des points de croissance d'une légumineuse, (trèfle à gauche) et d'une graminée (à droite).

### *Dynamique des traits fonctionnels végétaux*

Un premier travail a été de définir, parmi les 200 paramètres de la végétation de PaSim, ceux pouvant correspondre à des traits fonctionnels agrégés à l'échelle de la communauté. Une quinzaine de paramètres ont ainsi été retenus à partir d'une analyse de sensibilité du modèle et au regard de leur importance d'après la littérature. Ces traits fonctionnels sont en rapport avec la composition chimique de la plante, sa morphologie, sa physiologie ou sa phénologie<sup>2</sup>. Dans cet article, nous ne présentons de résultats que pour deux traits fonctionnels (tableau 1) :

2. Variations annuelles des événements périodiques (par exemple la floraison et la feuillaison) de la vie végétale, en fonction du climat.

Tableau 1. Exemple de deux paramètres de PaSim identifiés comme des traits fonctionnels d'intérêt (MS : matière sèche).

Description	Unité
Teneur maximale en azote dans la plante ( $N_{\text{plant}_{\text{max}}}$ )	kg N.kg <sup>-1</sup> MS
Surface aérienne spécifique maximale ( $SLA_{\text{max}}$ )	m <sup>2</sup> .kg <sup>-1</sup> MS

Une fois ces traits fonctionnels identifiés, nous avons proposé des lois d'évolution simples de leur valeur sous l'effet de quatre gradients (ou facteurs) environnementaux, représentés chacun par une variable d'état<sup>3</sup> (tableau 2).

Tableau 2. Définition des gradients environnementaux et des variables d'état associées.

Gradient environnemental	Variable d'état représentative
Perturbation (P) : Intensité d'exploitation de la prairie (fauches : fréquence et nombre ; pâturage : chargement animal, fréquence et durée des périodes)	Taux ( $V_p$ ) d'utilisation de la production primaire brute (quantité totale de matière organique issue de la photosynthèse, GPP) par la fauche et le pâturage
Disponibilité en azote du sol (N)	Bilan azoté ( $V_N$ ) entre fertilisation et exportations de la prairie
Disponibilité en eau du sol ( $H_2O$ )	Rapport ( $V_{H_2O}$ ) entre évapotranspiration réelle et potentielle
Concentration atmosphérique en dioxyde de carbone ( $CO_2$ )	Concentration atmosphérique en $CO_2$ ( $V_{CO_2}$ )

Une analyse bibliographique [18 à 23] et une base de données expérimentales non publiée nous ont permis d'ajuster des régressions linéaires des traits fonctionnels sur chacun de ces gradients.

Sur cette base, nous avons construit un algorithme de dérive des traits fonctionnels en réponse à ces gradients. Cet algorithme repose sur deux hypothèses fortes : 1) les gradients n'interagissent pas entre eux et ont le

3. Variable représentative de l'état du système à un instant donné. Par exemple, la hauteur du couvert.

même poids sur l'évolution d'un trait donné ; 2) les traits fonctionnels évoluent de manière linéaire avec les gradients.

Les variables d'état simulées ( $V_P$ ,  $V_N$ ,  $V_{H_2O}$  et  $V_{CO_2}$ ) évoluent avec le climat et la gestion renseignés en entrée du modèle. Au 1<sup>er</sup> janvier de chaque année, l'algorithme calcule les nouvelles valeurs de  $V_P$ ,  $V_N$ ,  $V_{H_2O}$  et  $V_{CO_2}$ , et en conséquence, les valeurs potentielles des traits fonctionnels de la végétation. L'atteinte de ces valeurs potentielles (ou cibles) est fonction de la vitesse de croissance de la prairie. Pour l'instant, la réponse des traits végétaux au bilan hydrique n'est pas encore calibrée. Des données complémentaires [24] et une base de données internationale (TRY) sont en effet en cours d'acquisition et d'analyse. La figure 3 illustre le fonctionnement de l'algorithme. Dans cet exemple, l'ensemble des variables d'état augmente d'une année sur l'autre, entraînant la dérive des traits fonctionnels de la végétation selon le cheminement représenté.

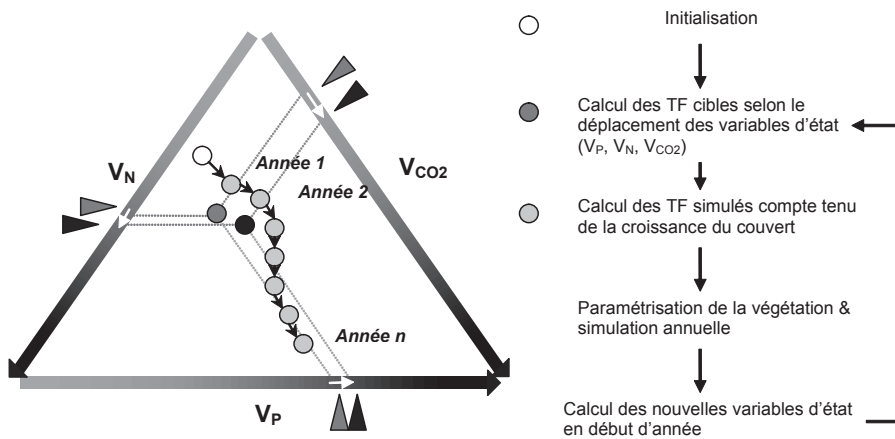


Figure 3. Schéma conceptuel de la dérive annuelle des traits en réponse aux facteurs environnementaux et de gestion (la flèche blanche indique la modification des variables environnementales de l'année 1 à l'année 2).

## Simulations

### Dynamique des légumineuses

Afin de tester les équations introduites, nous avons simulé avec PaSim la dynamique des légumineuses pour le dispositif FACE (*Free Air CO<sub>2</sub>*



*Enrichment*, Enrichissement de la concentration en CO<sub>2</sub> atmosphérique à l'air libre) situé à Eschikon (Suisse). Cette expérimentation offre un suivi de dix ans de la fraction de légumineuses dans une association graminées – légumineuses pour différentes concentrations atmosphériques en CO<sub>2</sub> et différentes fertilisations N.

### *Dynamique des traits fonctionnels végétaux*

Afin de tester notre algorithme de dérive des traits fonctionnels, nous avons tout d'abord analysé la réponse du modèle à un changement de gestion (fauches, pâturage, fertilisation N) sans modification du climat, puis la réponse au changement climatique sans modification de la gestion. Dans les deux cas, nous avons paramétré la végétation en initialisant chaque trait fonctionnel à sa valeur actuelle dans le modèle, puis en le laissant dériver durant dix ans vers la valeur d'équilibre correspondant au trait fonctionnel cible.

#### Dérive des traits sous l'effet d'un changement de gestion

Ces simulations ont été réalisées sur deux sites : Oensingen (Suisse) et Laqueuille (France), respectivement fauché et pâturé (tableau 3), en fixant la composition de l'atmosphère et le climat (concentration atmosphérique en CO<sub>2</sub> fixée à 380 ppm, année climatique 2002 répétée en boucle sur soixante ans). L'effet du climat n'intervient donc pas ici sur la dérive des traits. Nous avons testé l'effet d'un changement de la gestion, en comparant la végétation en équilibre avec la gestion intensive ( $V_P$  et  $V_N$  faibles) ou extensive ( $V_P$  et  $V_N$  élevés) du site en 2002, puis la végétation hors équilibre lors du passage d'une gestion extensive à une gestion intensive et inversement.

#### Dérive des traits sous l'effet du changement climatique

Nous avons simulé le changement climatique à Colmar et Toulouse de 1950 à 2100, pour une prairie permanente, fauchée au printemps et pâturée à l'automne, non fertilisée et comportant initialement 20 % de légumineuses. Nous avons comparé une gestion théorique constante 1) sans changement climatique (simulation en boucle de l'année 1950) ou 2) avec changement climatique selon le scénario d'émission A1B du GIEC (Groupe intergouvernemental d'experts sur l'évolution du climat)

Tableau 3. Descriptif des deux sites expérimentaux simulés. Les chiffres correspondent à des moyennes annuelles pour six années de mesures.

Site	Laqueuille		Oensingen	
	extensive	intensive	extensive	intensive
Fauche (F), Pâtûre (P)	P	P	F	F
Chargement (UGB.ha <sup>-1</sup> )	0,98	1,63	-	-
Nombre de fauches / an	-	-	3	4
Fertilisation (kg N ha <sup>-1</sup> )	-	174	39	111
Légumi- neuses (%)	12	15	25	25

issu du modèle ARPEGE-climat (Modèle de circulation général global et spectral développé et utilisé par le CNRM, Centre national de recherches météorologiques, pour la prévision numérique du temps). Dans ce scénario, la concentration en CO<sub>2</sub> évolue de 310 ppm en 1950 à plus de 700 ppm à la fin du XXI<sup>e</sup> siècle, et la température moyenne annuelle augmente d'environ 3 °C d'ici à la fin du siècle.

## Résultats

### *Dynamique des légumineuses*

Quel que soit le type de traitement (fertilisation N, fréquences des fauches, enrichissement de l'atmosphère en CO<sub>2</sub>) considéré, PaSim permet de reproduire la dynamique des légumineuses observée (figure 4). La prise en compte de l'effet de compétition pour la lumière permet d'affiner cette dynamique (résultats non montrés).

En outre, l'introduction d'une dynamique des légumineuses joue naturellement sur la fixation symbiotique d'azote (BNF) simulée et permet de gagner en fiabilité sur les prévisions du modèle en termes, par exemple, de production fourragère.

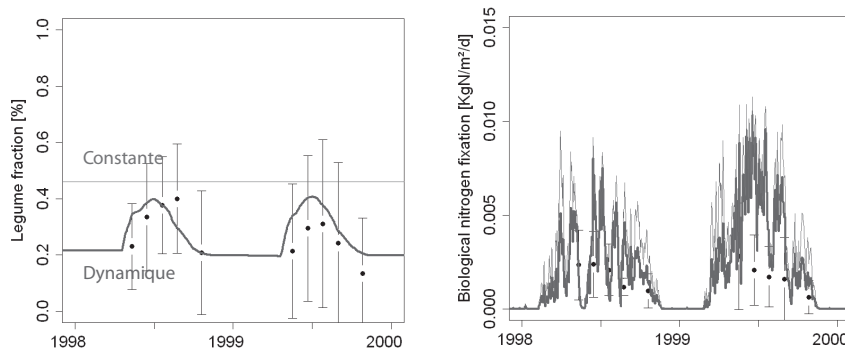


Figure 4. A) Comparaison de la simulation de la fraction de légumineuses à deux années de mesure à concentration en  $\text{CO}_2$  ambiante, pour une fertilisation annuelle de  $140 \text{ kg} \cdot \text{ha}^{-1}$  et un rythme de fauches de cinq fauches annuelles, et B) conséquence pour la fixation symbiotique d'azote (BNF).

### *Dynamique des traits fonctionnels végétaux*

#### Dérive des traits sous l'effet d'un changement de gestion

La surface spécifique des feuilles (surface de feuilles rapportée à l'unité de masse,  $\text{SLA}$ ) dépend de la valeur du trait fonctionnel  $\text{SLA}_{\text{max}}$  (tableau 1). La figure 5 compare les surfaces spécifiques simulées pour une  $\text{SLA}_{\text{max}}$  en équilibre avec une gestion constante (pointillés), ou pour une  $\text{SLA}_{\text{max}}$  dérivant sous l'effet d'un changement de gestion (traits pleins). Pour les deux sites, un changement de gestion entraîne une dérive de la  $\text{SLA}_{\text{max}}$  et par conséquent, une dérive de la surface spécifique du couvert. La surface spécifique converge au bout d'une dizaine d'années vers des valeurs correspondant à un équilibre avec une gestion constante (figure 5 A-B). Le modèle simule ainsi la dynamique des traits agrégés à l'échelle de la communauté sous l'effet de la gestion. Cette dynamique a des effets non linéaires sur le fonctionnement de l'écosystème, puisque la production primaire brute (GPP) passe par un maximum (ou un minimum) lors d'un changement de gestion, avant de tendre vers un équilibre (figure 5 C-D) avec la gestion.

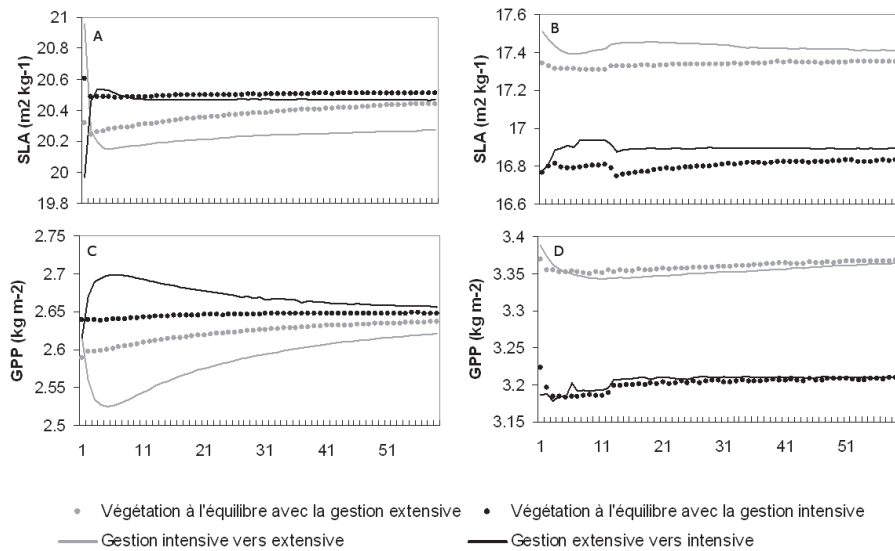


Figure 5. Effet d'un changement de gestion sur : A, B) la surface spécifique (SLA) ; C, D) la production primaire brute (GPP). Comparaison des sites d'Oensingen et de Laqueuille.

### Dérive des traits sous l'effet du changement climatique

Les effets du changement climatique, avec ou sans dérive des traits, sont comparés à une simulation témoin sans effet du climat (figure 6). Seul l'effet de l'augmentation de la concentration atmosphérique en CO<sub>2</sub> (V<sub>CO2</sub>) est ici pris en compte (gestion constante) pour la dérive des traits fonctionnels (SLA<sub>max</sub> et Nplant<sub>max</sub>). Sans dérive des traits fonctionnels (figure 6 A-D), la SLA et la teneur en azote du couvert augmentent au cours de la période simulée (1950 à 2100). Ces évolutions ne correspondent pas à certaines expériences d'enrichissement en CO<sub>2</sub> à l'air libre [20, 23] qui ont montré que les valeurs de ces traits diminuaient avec l'augmentation du CO<sub>2</sub>. Inversement, avec dérive des traits, on retrouve les conclusions de ces expériences, à savoir des réductions de la teneur en azote du couvert et de la surface spécifique (ou pas de variation de cette dernière selon les expériences). Le changement climatique augmente la production primaire brute, du fait de l'enrichissement en CO<sub>2</sub> de l'atmosphère (figure 6

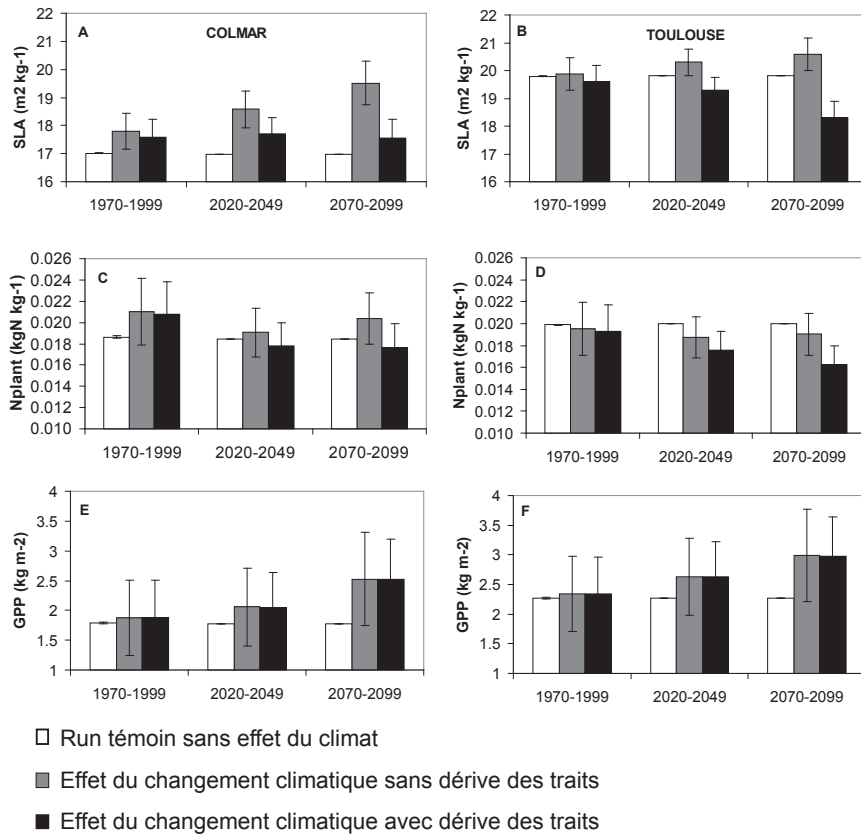


Figure 6. Effet du changement climatique sur A, B) la surface spécifique (SLA), C, D) la teneur en azote du couvert (Nplant) et E, F) la production primaire brute (GPP) de l'écosystème, moyennés sur les trois périodes 1970-1999, 2020-2049 et 2070-2099, à Colmar et à Toulouse.

E-F). La dérive des traits a peu d'effet sur la production primaire brute, vraisemblablement car la baisse de la teneur en azote et de la surface spécifique sont compensées par une augmentation de la capacité photosynthétique, en accord avec les observations [25].

## Conclusion

Ce travail de modélisation montre la nécessité de tenir compte de la diversité végétale dans la modélisation des impacts du changement cli-

matique sur les prairies. L'utilisation des traits fonctionnels de la communauté végétale en tant que paramètres du modèle permet de simuler, de manière implicite, les effets de la dynamique de la biodiversité sur les services écologiques et agronomiques de la prairie dans un contexte de changement climatique. La dynamique des traits est modifiée à la fois par la gestion et par les variables environnementales. Les interactions entre : 1) les impacts directs du changement climatique sur la prairie, 2) les impacts indirects via des changements de diversité, et 3) les impacts indirects via des changements de gestion peuvent ainsi être simulés.

Les résultats présentés ici par cette démarche de simulation doivent être affinés, évalués et complétés. En effet, la simulation de la dynamique annuelle des légumineuses ne prend pas en compte la sélection alimentaire des herbivores au pâturage, d'une part, et les effets du déficit hydrique, d'autre part. L'algorithme de dérive des traits ne permet pas quant à lui d'intégrer les effets liés à la diversité spécifique (complémentarité, facilitation, etc.) et ne permet donc pas de représenter dans son intégralité le rôle fonctionnel de la biodiversité. Cet algorithme doit encore être complété en introduisant les effets du gradient de disponibilité en eau, qui constitue une dimension clé du changement climatique. En outre, des incertitudes demeurent concernant les réponses des traits des communautés à des gradients multiples, et nous n'avons pas connaissance de données expérimentales permettant de pondérer entre eux les effets des quatre gradients pris en compte par l'algorithme.

Les perspectives de ce travail concernent les impacts du changement climatique sur les écosystèmes prairiaux à l'échelle de la France. Dans ce but, nous comparerons plusieurs scénarios climatiques régionalisés permettant d'obtenir une meilleure représentation de la variabilité climatique et des incertitudes associées.

#### Références

- [1] Lavorel, S., McIntyre, S., *et al.* (1997) Plant functional classifications: from general groups to specific groups based on response to disturbance. *Trends Ecol. Evol.*, 12, p. 474-478.
- [2] Lavorel, S. & Garnier, E. (2002) Predicting changes in community composition and ecosystem functioning from plant traits: revisiting the Holy Grail. *Funct. Ecol.*, 16, p. 545-556.

- [3] Suding, K.N., Goldberg, D.E. *et al.* (2003) Relationships among species traits: Separating levels of response and identifying linkages to abundance. *Ecology*, 84, p. 1-16.
- [4] Ackerly, D.D. (2004) Functional strategies of chaparral shrubs in relation to seasonal water deficit and disturbance. *Ecol. Monogr.*, 74, p. 25-44.
- [5] Ackerly, D.D. (2004) Adaptation, niche conservatism, and convergence: Comparative studies of leaf evolution in the California chaparral. *Am. Nat.*, 163, p. 654-671.
- [6] Wright, I.J., Groom, P.K., *et al.* (2004) Leaf trait relationships in Australian plant species. *Funct. Plant Biol.*, 31, p. 551-558.
- [7] McGill, B.J., Enquist, B.J., *et al.* (2006) Rebuilding community ecology from functional traits. *Trends Ecol. Evol.*, 21, p. 178-185.
- [8] Lavorel, S., Grigulis K. *et al.* (2008) Assessing functional diversity in the field – methodology matters ! *Functional Ecology*, 22, p. 134-147
- [9] Garnier, E., Cortez, J. *et al.* (2004). Plant functional markers capture ecosystem properties during secondary succession. *Ecology*, 85 (9), p. 2630-2637.
- [10] Riedo, M., Grub, A. *et al.* (1998) A pasture simulation model for dry matter production and fluxes of carbon, nitrogen, water and energy. *Ecological Modelling*, 105 (2-3), p. 141-183.
- [11] Riedo, M., Gyalistras, D. *et al.* (2000) Net primary production and carbon stocks in differently managed grasslands: simulation of site-specific sensitivity to an increase in atmospheric CO<sub>2</sub> and to climate change. *Ecological Modelling*, 134(2-3), p. 207-227.
- [12] Schmid, M., Neftel, A. *et al.* (2001) Process-based modelling of nitrous oxide emissions from different nitrogen sources in mown grassland. *Nutrient Cycling in Agroecosystems*, 60 (1-3), p. 177-187.
- [13] Vuichard, N., Soussana, J.F. *et al.* (2007) Estimating the greenhouse gas fluxes of European grasslands with a process-based model: 1. Model evaluation from in situ measurements. *Global Biogeochemical Cycles*, 21, GBXXXX, doi:10.1029/2006GB002611.
- [14] Thornley, J.H.M. (2001) Simulating grass-legume dynamics: a phenomenological submodel. *Annals of Botany*, 88 (5), p. 905-913.
- [15] Faurie, O., Soussana, J.F. *et al.* (1996) Radiation interception, partitioning and use in grass-clover mixtures. *Annals of Botany*, 77, p. 35-45.
- [16] Soussana, J.F., Vertès, F. *et al.* (1995) The regulation of clover shoot growing points density and morphology during short-term clover decline in mixed swards. *Eur. J. Agron.*, 4 (2), p. 205-215.
- [17] Woledge J., Davidson, K. *et al.* (1992) Growth and photosynthesis of tall and short cultivars of white clover with tall and short grasses. *Grass and Forage Science*, 47, p. 230-238.
- [18] Wohlfahrt, G., Bahn, M. *et al.* (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, p. 1281-1296.
- [19] Pontes, L.D.S., Soussana, J.F. *et al.* (2007) Leaf traits affect the above-ground productivity and quality of pasture grasses. *Functional Ecology*, 21 (5), p. 844-853.
- [20] Allard, V., Robin, C., Newton, P.C.D., Lieffering, M. & Soussana, J.F. (2006) Short and long-term effects of elevated CO<sub>2</sub> on *Lolium perenne* rhizodeposition and its consequences on soil organic matter turnover and plant N yield. *Soil Biology & Biochemistry*, 38, p. 1178-1187.
- [21] Louault, F., Pillar, V.D. *et al.* (2005) Plant traits and functional types in response to reduced disturbance in a semi-natural grassland. *Journal of Vegetation Science*, 16 (2), p. 151-160.
- [22] Farruggia, A., Theau, J.P., *et al.* (2007) Comprendre les effets des modalités de gestion sur les dynamiques de la flore des prairies permanentes – Application aux prairies de moyenne montagne. Journées AFPF – Intérêt des prairies multispécifiques – 26-27 mars 2008 – p. 115-128.
- [23] Picon-Cochard C., Teyssonneyre F., *et al.* (2004) Effects of elevated CO<sub>2</sub> and cutting frequency on the productivity and herbage quality of a semi-natural grassland. *European J. of Agronomy*, 20, p. 363-377.
- [24] De Bello, F., Leps, J. *et al.* (2005) Predictive value of plant traits to grazing along a climatic gradient in the Mediterranean. *Journal of Applied Ecology*, 42 (5), p. 824-833.
- [25] Ainsworth E.A. & Rogers A. (2007) The response of photosynthesis and stomatal conductance to rising [CO<sub>2</sub>]: mechanisms and environmental interactions. *Plant, Cell and Environment*, 30, p. 258-270.

Les auteurs : Anne-Isabelle Graux, Jean-François Soussana, Romain Lardy, INRA, Unité de recherche sur l'Écosystème prairial (UREP, UR0874), Clermont-Ferrand, et David Hill, Laboratoire d'informatique, de modélisation et d'optimisation des systèmes (LIMOS), UMR CNRS 6158, Université Blaise Pascal, Clermont-Ferrand.