



HAL
open science

Introduction de la croissance végétale annuelle dans un modèle biogéochimique d'interactions trophiques (C, N) entre micro-organismes du sol et les plantes

Damien Reiller

► **To cite this version:**

Damien Reiller. Introduction de la croissance végétale annuelle dans un modèle biogéochimique d'interactions trophiques (C, N) entre micro-organismes du sol et les plantes. *Ecologie, Environnement*. 2024. hal-04728665

HAL Id: hal-04728665

<https://hal.inrae.fr/hal-04728665v1>

Submitted on 9 Oct 2024

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.



Distributed under a Creative Commons Attribution 4.0 International License

Introduction de la croissance végétale annuelle dans un modèle biogéochimique d'interactions trophiques (C, N) entre micro-organismes du sol et les plantes :

Conséquences sur la régulation des cycles biogéochimiques et l'efficacité énergétique et nutritive dans l'écosystème.

Damien Reiller

Résumé

Le réchauffement climatique et la perte de biodiversité sont deux défis majeurs pour les écosystèmes terrestres. Les prairies, qui couvrent 40 % de la surface globale, jouent un rôle crucial dans le cycle du carbone et des nutriments. Elles peuvent agir à la fois comme puits et sources de carbone, en fonction de leur gestion et du contexte environnemental. Pour mieux comprendre ces dynamiques, ce travail s'inscrit dans le cadre du projet MODIMIV, qui vise à modéliser les flux de carbone et d'azote dans les prairies en tenant compte de la diversité végétale et microbienne.

Le modèle de départ repose sur un couplage entre ModVege, qui simule la biomasse aérienne, et SYMPHONY, représentant les dynamiques du carbone dans le sol. L'objectif de ce stage était d'intégrer un compartiment racinaire au modèle afin d'améliorer la représentation des échanges entre racines, sol et micro-organismes. Cette intégration a permis de simuler de nouveaux flux et d'identifier un point de blocage lié à la disponibilité de l'azote. Cependant, des ajustements restent nécessaires pour affiner la précision, notamment au niveau du taux de mortalité racinaire.

Ce travail constitue une avancée vers un modèle mécaniste complet, capable de simuler l'effet de la diversité végétale sur les flux biogéochimiques du carbone et de l'azote. À terme, ce modèle pourrait être utilisé pour proposer des stratégies de gestion durable des prairies, contribuant ainsi à mieux appréhender le rôle de la biodiversité dans les écosystèmes.

Mots-clés : Modélisation, Modèle, Croissance, Racine, Cycle, Carbone, Azote, Matière organique, Micro-organisme, Flux, Interaction

Abstract

Climate change and biodiversity loss are two major challenges for terrestrial ecosystems. Grasslands, which cover 40% of the global surface, play a crucial role in the carbon and nutrient cycles. They can act as both carbon sinks and sources, depending on their management and environmental context. To better understand these dynamics, this work is part of the MODIMIV project, which aims to model carbon and nitrogen flows in grasslands while accounting for plant and microbial diversity.

The initial model is based on a coupling between ModVege, which simulates aboveground biomass, and SYMPHONY, which represents soil carbon dynamics. The objective of this study was to integrate a root compartment into the model to improve the representation of interactions between roots, soil, and microorganisms. This addition enabled the simulation of new flows and helped identify a bottleneck related to nitrogen availability. However, further adjustments are required to refine precision, especially regarding the root mortality rate.

This work is a step towards a comprehensive mechanistic model capable of simulating the effect of plant diversity on the biogeochemical fluxes of carbon and nitrogen. Ultimately, this model could be used to propose sustainable management strategies for grasslands, thereby improving our understanding of the role of biodiversity in ecosystems.

Keywords : Modeling, Model, Growth, Root, Cycle, Carbone, Nitrogen, Organic matter, Microorganism, Flux, Interaction

Remerciements

Avant tout développement sur cette expérience professionnelle, il me paraît opportun de commencer ce rapport avec des remerciements.

En premier lieu, j'aimerais remercier sincèrement Ana Romeo Olivan pour m'avoir accompagné durant ce stage et la rédaction de ce rapport.

Il me semble essentiel de remercier vivement Raphaël Martin et Gianni Bellocchi, mes encadrants, qui ont fait tout leur possible pour que mon stage au sein de l'UREP se déroule sans encombre.

Je suis très reconnaissant envers Louise Adam, future thésarde pour m'avoir soutenu lors de la réalisation de mon stage, pour m'avoir co-encadré et pour m'avoir aidé durant la rédaction de ce rapport.

Un grand merci à Gaël Alvarez, mon collègue et colocataire de bureau pour son accueil et ses conseils avisés.

Je tenais également à remercier sincèrement tous les membres de l'UREP stagiaires, techniciens et chercheurs pour leur accueil et leur convivialité.

Table des matières

Introduction générale.....	7
1 Contexte	9
1.1 Changement climatique et cycle du carbone	9
1.2 La prairie, un écosystème crucial.....	11
1.3 La modélisation au service de la biologie	13
1.4 Modélisation des flux de carbone dans le sol : la matière organique et les micro-organismes	17
1.5 L'importance de la diversité végétale.....	20
1.6 Les Racines	23
1.7 Objectif et problématique	25
2 Matériel et Méthode	28
2.1 ModVege.....	28
2.2 SYMPHONY.....	31
2.3 Le couplage	32
2.4 Intégration de la croissance racinaire.....	33
2.5 Préparation du modèle à l'intégration d'un compartiment racinaire	34
2.6 Yin.....	35
2.7 Lingra.....	37
2.8 Intégration de la mortalité racinaire.....	38
2.9 Méthode d'analyse des résultats.....	39
3 Résultat.....	41
3.1 Validation du Compartiment Racinaire.....	41
3.1.1 Biomasse Racinaire.....	41
3.1.2 <i>Shoot/Root</i> Ratio	41
3.2 Analyse et comparaison de la biomasse aérienne.....	43
3.3 Dynamique microbienne et comportement du sol	46
4 Perspectives et discussion.....	48
4.1 Mobilisation des réserves	48
4.2 Amélioration du compartiment racinaire	49
4.3 Paramétrage de SYMPHONY.....	52
4.4 Impact de la gestion.....	52
4.5 Comparaison à ModVege.....	52
Conclusion	53
Bibliographie.....	54
Annexes	67

Annexe 1 :	67
Annexe 2 :	68
Annexe 3 :	69

Introduction générale

Le réchauffement climatique et la perte de biodiversité : deux défis majeurs et le rôle de la prairies

La lutte contre le réchauffement climatique et la perte de biodiversité sont des défis majeurs pour l'humanité. L'accélération des activités humaines, stimulée par la croissance démographique et l'essor technologique (comme l'usage intensif des énergies fossiles, le numérique et l'agriculture intensive), provoquent une émission massive de gaz à effet de serre dans l'atmosphère. Ainsi, ces gaz contribuent de manière significative à l'augmentation des températures mondiales (Arneeth et al., 2019; Soussana, 2013). Il est donc crucial d'étudier le stockage et le déstockage de carbone pour établir des stratégies efficaces visant à limiter le réchauffement climatique. Le changement de l'utilisation des terres, l'expansion de leur utilisation, la perte d'habitat et le réchauffement climatique sont autant de facteurs qui ont contribué à une extinction massive des espèces vivantes, réduisant la biodiversité, essentielle pour la santé de l'écosystème, notamment en prairies (Maire, 2009). Elle favorise notamment la production de biomasse mais aussi le stockage de carbone et augmente la résilience. Les prairies au sens large représentent 40% de la surface du globe en excluant le Groenland et l'Antarctique (White, 2000). Des études ont démontré que le sol des prairies pourraient stocker de grandes quantités de carbone (Soussana et al., 2007). Cependant, les quantités de carbone stockées sont variables en fonction du type de prairies, de la gestion (pâturage, fertilisation) et du contexte pédoclimatique (type de sol, pluviométrie...) (Soussana et al., 2010). La capacité du sol à stocker de la matière organique et l'exportation de carbone via la respiration font que les prairies sont à la fois des puits et des sources de carbone pour l'atmosphère. La compréhension des dynamiques de stockage et d'émission du carbone dans ces écosystèmes est primordiale pour élaborer des solutions permettant de contenir le réchauffement climatique, mais elle n'en reste pas moins complexe de par le nombre de processus et interactions impliqués dans ce phénomène. Une solution pour mieux comprendre cet écosystème peut être la modélisation.

La modélisation : un outil pour comprendre et prédire

La modélisation consiste à créer une représentation simplifiée, mais quantitative, d'un système réel à l'aide d'équations mathématiques et d'algorithmes informatiques. L'objectif est de simuler le comportement du système et d'étudier son évolution dans le temps. Les modèles mécanistes sont particulièrement utiles pour comprendre les mécanismes sous-jacents au fonctionnement d'un système. Ils s'appuient sur des connaissances théoriques solides et cherchent à reproduire les processus d'un système. Cependant, leur complexité croissante peut limiter leur capacité à fournir des explications simples et générales. En effet, la multiplication des paramètres et des interactions rend

difficile l'identification des facteurs les plus influents. Dans le domaine de la biomasse végétale, les modèles existants ont souvent négligé l'importance de la diversité biologique. Or, les diversités végétales et microbiennes jouent un rôle crucial dans les cycles des nutriments.

Les objectifs du stage

Le projet MODIMIV (2024-2025), dont ce travail de stage fait partie, est un projet interdisciplinaire ayant pour but de modéliser les relations entre la diversité microbienne et végétale. Le projet MODIMIV s'appuie sur les travaux du projet DIMIVEA qui avait pour objectif d'intégrer ces diversités à un modèle unique. Un premier modèle a été développé pour répondre à ce défi (Adam, 2023). L'objectif de ce stage est de poursuivre le développement de ce modèle.

L'enjeu de ce travail est donc de proposer un modèle biogéochimique capable de simuler les flux de nutriments dans une prairie permanente, en tenant compte de la diversité végétale et microbienne.

Le modèle actuel est un couplage entre ModVege et SYMPHONY. Ce dernier, un modèle de sol, simule les dynamiques du carbone et intègre déjà une diversité microbienne. ModVege quant à lui est un modèle visant initialement à prédire une biomasse aérienne et sa digestibilité. Ce modèle a été choisi car il permet de simuler la biomasse de façon relativement fiable tout en restant assez simple pour pouvoir être couplé avec un autre modèle. A ce jour, ModVege a été validé par plusieurs études pour la prédiction de production de biomasse aérienne. Bien que le couplage de ModVege et SYMPHONY soit une première étape prometteuse, cette approche présente certaines limites. En effet, la représentation des processus du sol dans ModVege reste sommaire, notamment en ce qui concerne les interactions entre les racines et le sol. Cependant, pour mieux représenter les flux de nutriments dans le sol et mettre en évidence les différentes stratégies d'acquisition des ressources des plantes, il est indispensable d'intégrer un compartiment racinaire à ModVege. Les racines jouent un rôle crucial dans les échanges entre la plante et le sol, notamment en absorbant les nutriments. Un tel compartiment permettrait de simuler plus finement les processus d'absorption, de translocation et de relargage des nutriments, ainsi que les interactions entre les racines et les micro-organismes du sol.

1 Contexte

1.1 Changement climatique et cycle du carbone

Enrayer le réchauffement global est un des enjeux majeurs actuel pour l'humanité. L'intensification des activités humaines du à la croissance démographique et au développement de nouvelles technologies (i.e. utilisation des énergies fossiles, numérique, intensification agricole) entraînent une libération massive de gaz à effet de serre dans l'atmosphère et ceux-ci sont en partie responsable de l'augmentation significative de la température moyenne sur notre planète (Arneth et al., 2019; Soussana, 2013). Le dioxyde de carbone à lui seul représente 75% de tous les gaz à effet de serre (Ministère de la transition énergétique, 2023). Ainsi, la bonne compréhension du cycle de carbone est essentielle pour concevoir des stratégies efficaces visant à limiter le réchauffement climatique (figure 1).

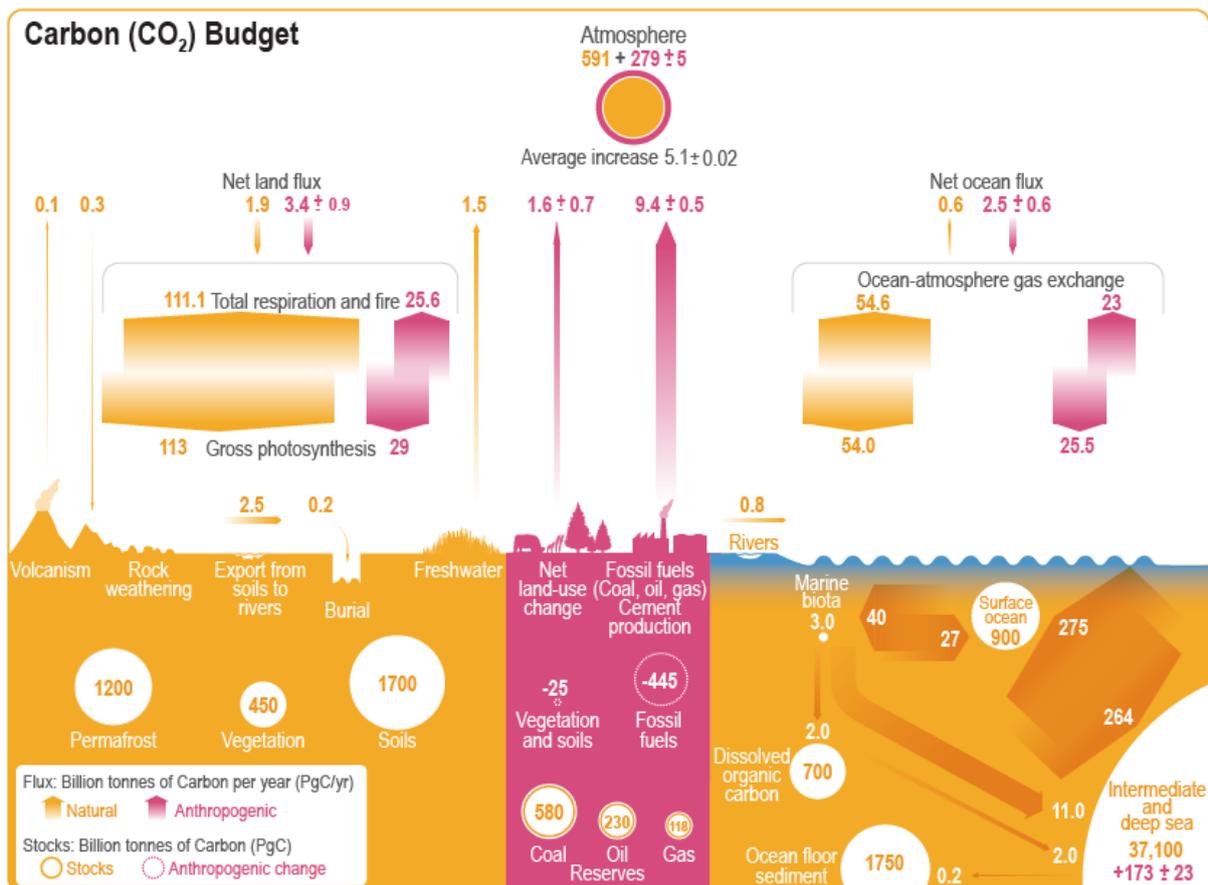


Figure 1 : schéma simplifié du cycle du carbone (IPCC AR6, 2021)

Dans ce but, il est nécessaire d'étudier les mécanismes de séquestration (le stockage) et de libération (le déstockage) du carbone. Le carbone circule entre plusieurs compartiments dont l'atmosphère, l'océan et la pédosphère qui correspond aux sols marins et terrestres (Figure 1). Il est estimé que les activités anthropiques, telles que la combustion d'énergies fossiles, les pratiques agricoles plutôt intensives avec forte utilisation d'intrant ou bien la déforestation, sont responsables d'environ 11 Gt

C (soit environ 40 Gt CO₂) par an d'émissions de carbone dans l'atmosphère (IPCC AR6, 2021). L'atmosphère contient environ 870 Gt C de carbone, tandis que le stock de carbone dans les sols est estimé à environ 1700 Gt, dont environ 60 % se trouvent dans le premier mètre de profondeur (Stockmann et al., 2013a). En comparaison, le stock de carbone de la biosphère, qui comprend les matières organiques vivantes et mortes, est d'environ 450 Gt. Ce stock de carbone de la biosphère est donc environ deux fois moins important que celui des sols. L'océan détient le plus grand stock de carbone, avec environ 38173 Gt. Ce chiffre est environ 44 fois plus élevé que le stock de carbone atmosphérique et plus de 22 fois le stock des sols. Ces chiffres (Figure 1 ; IPCC AR6, 2021) illustrent les énormes réserves de carbone présentes dans les différents réservoirs de carbone de la planète et soulignent l'importance relative de chaque réservoir dans le cycle global du carbone environ 44 fois plus important que celui de l'atmosphère. Bien que le stock de carbone dans l'atmosphère soit bien inférieur à celui des sols et des océans, l'atmosphère reçoit des entrées continues de carbone à partir de diverses sources, dont la combustion des combustibles fossiles et la déforestation, qui dépassent les puits naturels. Ainsi, le bilan global des flux de carbone montre un excès d'émissions vers l'atmosphère. Avec un total d'émissions de CO₂ de 832 Gt CO₂ (soit environ 227 Gt C) par an (Figure 1), dont 40 Gt CO₂ proviennent des activités anthropiques, et un taux d'augmentation du volume de CO₂ atmosphérique de 2,5 ppmv par an, les émissions anthropiques représentent environ 4,8 % du total des émissions de CO₂. Bien que les puits naturels absorbent 813 Gt CO₂ (soit environ 222 Gt C) par an, le stock atmosphérique continue d'augmenter en raison du surplus d'émissions totales (naturelles et anthropiques) par rapport à l'absorption naturelle

Au sein de la biosphère, plusieurs écosystèmes sont considérés comme des puits de carbone. Cela signifie qu'ils stockent plus de carbone qu'ils n'en émettent. C'est le cas en particulier des tourbières, des forêts et des prairies. Les forêts stockent une quantité importante de carbone dans leur biomasse aérienne, tandis que les prairies jouent un rôle clé dans le stockage du carbone dans le sol. Selon (Bonan, 2008), les forêts boréales et tropicales sont particulièrement importantes pour le stockage du carbone à l'échelle mondiale. Le sol des prairies, riche en matière organique, constitue par ailleurs un réservoir de carbone important. Des études, comme celles de Soussana et al. (2007), ont montré que les prairies permanentes européennes peuvent stocker d'importantes quantités de carbone dans les premiers centimètres de sol. En revanche, (Xiao et al., 2014) ont signalé l'importance des prairies nord-américaines dans la séquestration du carbone, soulignant que les taux de stockage varient en fonction des conditions climatiques et de la gestion des terres. Une étude menée dans le Minnesota (Hungate et al., 2017) a également confirmé l'importance de la diversité des espèces végétales et de la gestion de la végétation pour optimiser le stockage du carbone dans les prairies.

1.2 La prairie, un écosystème crucial

Les prairies sont des écosystèmes terrestres d'une grande diversité, elles se déploient sur de vastes étendues de terre dans diverses régions du monde, offrant des habitats uniques pour une multitude de plantes, d'animaux et de micro-organismes. La définition d'une prairie varie en fonction de l'échelle spatiale et du référentiel employé. Cela est dû à la grande diversité de gestion, d'usage, de végétation, d'origine des prairies et de contextes pédoclimatiques. Pour un écologue, la prairie est un écosystème avec une communauté végétale dominée par des espèces herbacées, tandis que selon un agriculteur ce sera plutôt une surface destinée à la production fourragère, nourrissant un système un système d'élevage (Soulat et al., 2018).

L'estimation de la surface occupée par des prairies est donc complexe. Ainsi, on compte parmi les prairies au sens large : les steppes eurasiennes, les prairies nord-américaines, la pampa sud-américaine, les savanes africaines, ainsi que certains déserts et toundras boisés à base d'arbustes et diverses prairies artificielles et pâturages dans le monde entier (White, 2000). On peut les classer en plusieurs types principaux, notamment les prairies de steppes, les prairies humides, les prairies alpines et les prairies tempérées. Chacun de ces types présente des caractéristiques distinctes en termes de climat, de végétation et de biodiversité. Les prairies au sens large représentent 40% de la surface terrestre du globe en excluant le Groenland et l'Antarctique (White, 2000). En France, ce type d'écosystème représente entre 20% et 25% du territoire (Mauchamp et al., 2012; Soulat et al., 2018) tandis qu'à l'échelle régionale, ces prairies représentent 85% du territoire du Massif Central (Soulat et al., 2018).

En milieu tempéré, où les conditions pédoclimatiques permettent une évolution du couvert jusqu'au stade forestier, la prairie n'est pas un écosystème naturel mais un écosystème secondaire entretenu par des perturbations qui peuvent être des processus climatiques (le feu, la sécheresse, le vent, le froid), du pâturage ou des pratiques de gestion (fauches, labour) (Dixon et al., 2014). Les prairies sont confrontées à de nombreuses menaces, notamment la conversion des terres pour l'agriculture et le développement urbain qui induisent par la même occasion une émission conséquente de GES. D'autres menaces sont aussi à considérer comme : la surexploitation par le pâturage excessif et l'introduction d'espèces envahissantes. La conservation et la gestion durable des prairies sont donc essentielles pour garantir la survie de ces écosystèmes uniques et pour préserver les services écosystémiques qu'ils fournissent à l'humanité et à la nature.

Les prairies assurent une grande diversité de services écosystémiques (SE) : bénéfiques ou avantages que les hommes tirent du fonctionnement des écosystèmes. Les SE sont le résultat du fonctionnement de l'écosystème et donc le résultat des interactions biotiques et abiotiques du milieu.

D'après (Soulat et al., 2018), les SE peuvent être classés selon 4 catégories :

- Support
- Production
- Régulation
- Culturels.

La fonction de support est assurée par exemple par la biodiversité qui au sein d'une prairie va augmenter la résilience du système. La production elle, provient du lait ou de la viande issue des animaux qui ont pâturé. La régulation représente l'impact positif sur le bien être des organismes habitant ce milieu. Enfin, les services culturels concernent les bénéfices non-matériels que l'homme peut tirer de l'écosystèmes.

Sur le plan écologique, les prairies jouent un rôle crucial dans la régulation du climat et la conservation de la biodiversité. Leurs vastes étendues agissent comme des puits de carbone, absorbant le dioxyde de carbone de l'atmosphère et contribuant ainsi à atténuer les effets du changement climatique.

Selon le bilan entre flux entrants et sortants, les prairies peuvent être à la fois des puits et des sources de carbone pour l'atmosphère (Gac et al., 2020) (Figure2). Le carbone va principalement entrer dans le sol via la production primaire, c'est-à-dire via les plantes qui vont par photosynthèse fixer du carbone dans leurs biomasses (feuilles, racines) puis se décomposer pour former la matière organique du sol (Amiaud & Carrère, 2012). Le principal flux sortant de carbone se fait via la respiration. Toutefois, la quantité de carbone stockée dans le sol d'une prairie est fortement influencée par le type de prairies, la gestion (pâturage, fertilisation) et le contexte pédoclimatique (type de sol, pluviométrie) (Jones & Donnelly, 2004; Soussana et al., 2010). La PAC (politique d'agriculture commune) distingue, pour exemple, les prairies permanentes et les prairies temporaires (Bengtsson et al., 2019). Les prairies permanentes doivent être restées en place depuis plus de 5 ans (Cattan, 2014). Les prairies temporaires peuvent être, par exemple, des prairies semées en rotation avec des cultures où le sol est travaillé avant de semer à nouveau une culture. Or, le stock de carbone est d'autant plus important qu'une prairie sera âgée.

D'autres types de gestion ponctuelle influent sur le stockage du carbone. Une prairie va stocker plus de carbone lorsqu'elle sera fertilisée par de l'azote organique ou inorganique (Fornara et al., 2016). Ce sont des types de gestion combinée croisées avec les facteurs pédoclimatiques qui vont nous permettre de favoriser le stockage du carbone.

La Figure 2 illustre les flux de carbone au sein d'une prairie pâturée. La végétation va fixer du carbone via la photosynthèse et rejeter du carbone via la respiration, et les herbivores vont faire partie intégrante du cycle du carbone car ils émettent des gaz et apporte au sol de la matière organique sous forme de fèces tout en consommant la végétation. Enfin, le sol reçoit les apports de matière organique

des animaux et des plantes tout en rejetant du CO₂ lors de la respiration des micro-organismes contenu dans le sol. Nous constatons ici que le cycle du carbone est complexe et qu'il est régi par de nombreux mécanismes. Pour comprendre, quantifier puis prédire ces mécanismes, nous allons les mettre en équations dans des modèles.

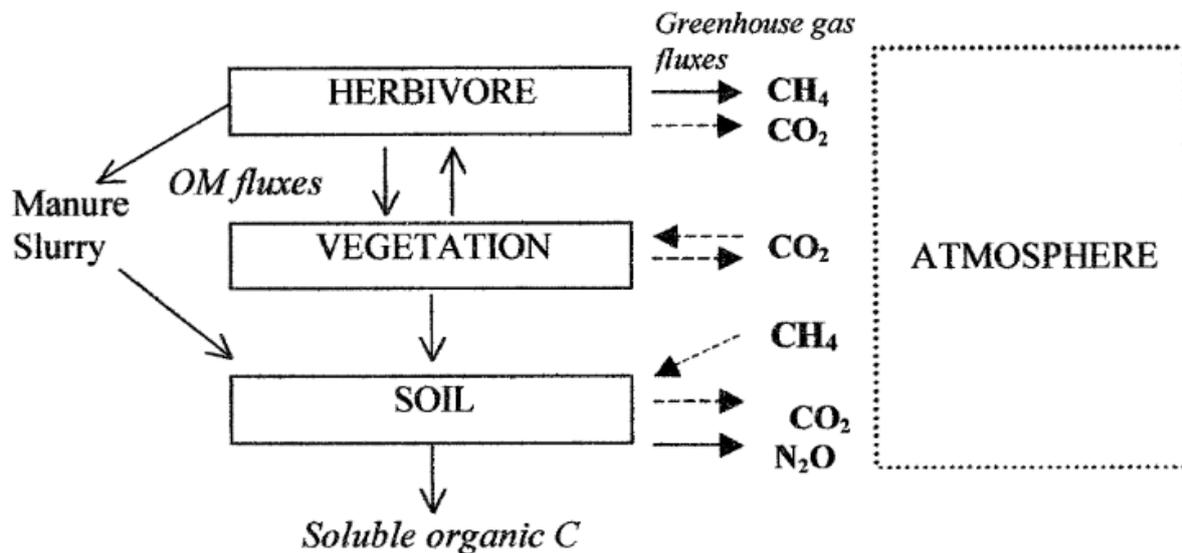


Figure 2 : Schéma simplifié des flux de carbone (stockage et déstockage) au sein d'une prairie pâturée (Soussana et al., 2004)

1.3 La modélisation au service de la biologie

La modélisation consiste à l'utilisation, la conception et à la production d'un ou plusieurs modèles dans un but précis (Varenne, 2016). Au sens large, un modèle est une représentation symbolique de certains aspects d'un objet ou d'un phénomène du monde réel selon (Pave, 1994). Selon (Csàki, 1985), la simulation est une expérience dont l'objectif est d'établir des relations plus ou moins proches de celles du monde réel dans le but de prédire le comportement probable d'objets ou d'êtres vivants dans des conditions réalistes. Pour (Delattre & Tellier, 1979), un modèle est un intermédiaire à qui nous déléguons la fonction de connaissance, plus précisément de réduction de l'encore énigmatique, en présence d'un champ d'étude dont l'accès, pour des raisons diverses, nous est difficile. En résumé, la modélisation et la simulation représentent la reconstruction d'une part de la réalité dans le but de comprendre plus profondément un ou plusieurs phénomènes.

Les modèles ont de multiples utilités. Une des grandes fonctions des modèles est de faciliter une observation ou une expérimentation (Varenne, 2016), par exemple, en confectionnant une maquette pour rendre visible ou mémorisable un phénomène par exemple le système solaire. Une autre fonction des modèles peut être de faciliter l'explication ou la compréhension d'un phénomène, c'est souvent le cas dans les domaines de la physique et de l'écologie. De plus, les modèles permettent aussi un

accès à la théorisation. L'élaboration de théories, leurs illustrations et leurs applications peuvent être permises par la conception de modèles. Enfin, la modélisation intervient aussi dans la médiation entre représentation et action. C'est le cas en particulier pour les modèles d'aide à la décision comme lors de la période de la pandémie de la COVID-19 (Saltelli et al., 2020).

Les modèles existent depuis longtemps, comme en témoigne l'exemple de la suite de Fibonacci, introduite par le mathématicien italien Léonard de Pise dans son ouvrage *Liber abaci* en 1202. Cette suite est une séquence de nombres dans laquelle chaque nombre est la somme des deux précédents. Bien qu'elle ait été utilisée pour modéliser la croissance des populations de lapins, elle correspond plus précisément au système de reproduction des abeilles (Scott & Marketos, 2014). Bien que les modèles existent depuis des siècles, c'est au cours du 20^{ème} siècle que leur approche va radicalement changer. Un premier tournant s'est opéré entre les années 1920 et 1940, lorsque, les modèles se dématérialisent, devenant ainsi plus abstraits et formalisés par des représentations mathématiques (Varenne, 2010, 2013, 2014, 2014, 2016, 2018).

Il est indéniable que l'arrivée de l'ordinateur marque un tournant dans l'histoire de la modélisation. Lorsque l'ordinateur en tant que dispositif de stockage de données et de calculs apparaît dans les années 1950, les simulations numériques vont être de plus en plus fréquentes. Si les modèles mathématiques existaient déjà avant, leur résolution est grandement facilitée par la puissance de calcul des ordinateurs et le temps nécessaire est lui aussi réduit. Une des conséquences de ces tournants est la complexification constante des modèles. Cependant, on est en droit de se demander si l'augmentation constante de la puissance de calcul des ordinateurs est favorable ou non à la modélisation. Dans le but d'améliorer l'analyse et la synthèse de données, l'augmentation de la puissance de calcul est nécessaire. C'est le cas, par exemple, dans les laboratoires et bureaux d'études qui cherchent à traiter un grand nombre de données dans un intervalle de temps le plus court possible. Cependant, lorsqu'on cherche à expliquer et comprendre un phénomène, il est essentiel d'identifier les processus impliqués ainsi que leurs conséquences directes et indirectes. Cela amène à penser que la complexification des modèles, rendue possible par l'augmentation de la puissance de calcul, n'est pas systématiquement souhaitée.

En biologie, un modèle joue un rôle crucial dans l'étude, la compréhension et la prédiction des phénomènes biologiques. On distingue conventionnellement les modèles empiriques des modèles mécanistes, bien que cette distinction soit en réalité un gradient, avec des éléments des deux approches souvent intégrés dans un même modèle. Les modèles de nature empirique sont basés sur l'observation et les relations statistiques pour faire des prédictions sur les événements futurs ou sur des systèmes observés. Bien que ces modèles puissent offrir des prévisions avec une certaine précision, ils ne fournissent pas d'explications détaillées sur les mécanismes sous-jacents qui génèrent les phénomènes observés (Grosjean et al., 2024). Par exemple, un modèle de régression basé sur les

données historiques de croissance de plantes peut prédire la croissance future mais ne décrit pas les processus physiologiques responsables. Les modèles de nature mécaniste, en revanche, sont conçus de manière pour expliquer les mécanismes sous-jacents d'un phénomène. Ils cherchent à comprendre et à représenter les interactions entre les différents composants d'un système, en se fondant sur des théories et des connaissances sur les processus biologiques et physiques. Les modèles de nature mécaniste peuvent être plus complexes et difficiles à établir, car il est nécessaire une compréhension approfondie des interactions et des lois qui régissent le système (Delattre & Tellier, 1979 ; Pellerin et al., 2020). Dans le cas des prairies permanentes, les modèles mécanistes se basent sur les processus physiologiques des plantes et autres organismes vivants ainsi que sur les facteurs environnementaux et leurs interactions.

Bien que les modèles mécanistes soient d'excellents outils pour comprendre le fonctionnement d'un système biologique, ils tendent à intégrer une grande quantité de processus et de paramètres. Cela compromet le principe de parcimonie, réduisant la portée des explications apportées par le modèle, et d'identifiabilité, c'est-à-dire de s'assurer qu'à un résultat du modèle mathématique correspond un seul jeu de paramètres et donc garantir les résultats numériques sur les paramètres (Verdière, 2022). Le principe de parcimonie. Le principe de parcimonie, souvent associé au rasoir d'Occam (soit l'élimination des explications non nécessaires d'un phénomène, d'après le philosophe anglais du XIVe siècle Guillaume d'Occam), stipule qu'un modèle devrait être aussi simple que possible tout en restant suffisamment complexe pour expliquer les phénomènes observés. Lorsque les modèles mécanistes intègrent trop de processus et de paramètres, ils peuvent devenir trop compliqués, rendant difficile la compréhension et l'interprétation des résultats. Une complexité excessive peut réduire la portée des explications offertes par le modèle et rendre difficile la communication de ses résultats. L'identifiabilité se réfère à la capacité de déterminer de manière unique les valeurs des paramètres du modèle à partir des données observées. Dans les modèles trop complexes avec des nombreux paramètres, il peut être difficile d'assurer que chaque résultat numérique correspond à un seul ensemble de paramètres. Cela peut compromettre la validité et la fiabilité des prévisions du modèle. Dans la mesure où, l'objectif est d'expliquer les fonctions propres aux systèmes étudiés, il est important de choisir parmi les divers mécanismes élémentaires qui composent le système, ceux qui lui sont nécessaires et suffisants pour répondre à la problématique spécifique (Delattre & Tellier, 1979). Un des principaux enjeux dans la conception de modèle mécaniste est donc de déterminer quels processus sont essentiels pour résoudre une question précise, comme prédire la biomasse pour la nutrition animale ou comprendre les cycles des nutriments. Cette sélection permet de créer des modèles plus ciblés, chacun répondant à un besoin spécifique et variant en complexité en fonction des processus pris en compte. Ainsi, bien que de nombreux modèles existent, chacun est conçu pour répondre à des besoins particuliers, en équilibrant la complexité et la simplicité pour maximiser l'utilité et la précision du modèle.

La modélisation est donc un outil puissant permettant de simplifier et comprendre des systèmes complexes en offrant une représentation abstraite de la réalité. En biologie, elle joue un rôle important pour interpréter les interactions propres à un système ainsi que les dynamiques des processus impliquées dans ce dernier.

Les modèles biologiques peuvent être classés en quatre catégories principales, chacune ayant une fonction spécifique :

- Modèles populationnels. Ces modèles se concentrent sur la dynamique des populations d'organismes. Ils examinent comment les populations croissent, déclinent ou se maintiennent en fonction de divers facteurs tels que la reproduction, la mortalité, la migration et les interactions entre individus. Les modèles populationnels peuvent aider à prédire les tendances démographiques, à évaluer les impacts des perturbations environnementales, et à gérer les ressources naturelles.
- Modèles écosystémiques. Ces modèles intègrent les interactions entre différentes espèces et leurs environnements pour étudier le fonctionnement global des écosystèmes. Ils peuvent inclure des aspects tels que les flux de nutriments, les cycles biogéochimiques, et les relations trophiques. Les modèles écosystémiques sont essentiels pour comprendre la résilience des écosystèmes, les impacts des changements environnementaux et les processus de régulation écologique.
- Modèles biochimiques et physiologiques. Ces modèles se concentrent sur les processus biochimiques et physiologiques au niveau des cellules, des tissus, et des organes. Ils examinent comment les réactions chimiques et les fonctions biologiques influencent le comportement des organismes. Ces modèles sont utilisés pour étudier des phénomènes tels que le métabolisme, la signalisation cellulaire et les réponses physiologiques aux stress environnementaux.
- Modèles d'interactions espèces-environnement. Ces modèles explorent comment les espèces interagissent avec leur environnement et comment ces interactions influencent les caractéristiques et le comportement des espèces. Ils peuvent inclure des études sur les adaptations écologiques, les réponses aux changements climatiques et les effets des perturbations environnementales sur les relations entre espèces.

En résumé, la modélisation en biologie permet non seulement de simplifier la complexité des systèmes biologiques, mais aussi de fournir des outils pour prédire les comportements futurs, évaluer les impacts des changements environnementaux, et guider les stratégies de gestion et de conservation. Les différentes catégories de modèles offrent des perspectives variées et complémentaires sur les systèmes biologiques, chacune contribuant à une compréhension plus complète des processus

biologiques complexes. Un domaine particulièrement crucial où la modélisation joue un rôle vital est l'étude des impacts du changement climatique sur les écosystèmes terrestres. En particulier, la modélisation du cycle du carbone est essentielle pour comprendre comment les écosystèmes réagissent aux variations climatiques. La matière organique, qui joue un rôle central dans le cycle du carbone, est au cœur de cette analyse. En utilisant des modèles pour simuler les flux de carbone et les interactions entre la biomasse, le sol et l'atmosphère, les scientifiques peuvent prédire comment les écosystèmes pourraient évoluer en réponse aux changements climatiques. Ces modèles permettent d'évaluer les conséquences potentielles sur la séquestration du carbone, les émissions de GES et la santé des écosystèmes, fournissant ainsi des informations cruciales pour les politiques de gestion agro-environnementale.

1.4 Modélisation des flux de carbone dans le sol : la matière organique et les micro-organismes

Afin de comprendre les mécanismes régissant le cycle du carbone dans la prairie nous allons recourir à la modélisation, concernant le carbone dans le sol, voici l'état actuel des connaissances dans ce domaine.

L'une des entrées principales du carbone dans le sol se fait par l'apport de matière organique au sol (MO). La MO est une composante du sol à différents stades de décomposition, ce qui en fait un mélange hétérogène avec une gamme très diversifiée de matériaux chimiques et physiques (Kumada, 1988). La Chambre d'Agriculture d'Occitanie estime que la MO représente en moyenne entre 1% et 5% du sol en France (Chambre Agriculture Occitanie, 2022). En réalité, il est relativement difficile d'estimer la quantité moyenne de matière organique (MO) dans un sol en raison de la diversité des définitions qu'on peut lui attribuer. Comme pour les prairies, il existe une pluralité de définitions au sein de la communauté scientifique. Certains chercheurs incluent la litière dans la MO, tandis que d'autres ne le font pas. Par ailleurs, le terme anciennement utilisé pour désigner la MO, "humus", est aujourd'hui remis en question par de nombreux scientifiques. Le carbone qui constitue cette matière organique est appelé le carbone organique du sol (SOC), il est lié à d'autres éléments, pour former des

molécules ou des polymères diverses (Stockmann et al., 2013). La matière organique du sol provient de diverses sources :

- les résidus de biomasse végétale (la biomasse aérienne morte se dépose sur le sol tandis que la biomasse racinaire reste enfouie)
- les déchets organiques d'animaux de grande taille (comme les excréments, l'urine et les cadavres d'animaux morts)
- les restes des microfaunes et macrofaunes (débris d'organismes vivants dans le sol après leur mort, tels que des protozoaires, des nématodes, des insectes microscopiques, des vers de terre, des arthropodes et d'autres invertébrés)
- les exsudats racinaires (sécrétion par la racine de composés organiques qui se diffusent dans le sol, majoritairement du carbone sous forme de sucre) (Kuzakov & Domanski, 2000).

La MO est composée de 95% de MO morte et 5% d'organismes vivants que sont les bactéries, champignons, faunes et racines du sol (Pellerin et al., 2020).

Lorsqu'il est entré dans le sol, le SOC va être modulé par le processus de décomposition, qui comprend un ensemble de transformation dû à l'activité biologique et aux conditions environnementales. Le stockage du carbone dans le sol dépend finalement de sa persistance dans le sol au cours du temps (Schmidt et al., 2011). En effet, ce carbone une fois dans le sol peut être immédiatement ingéré et respiré par les organismes vivants ou bien être progressivement transformé en molécules difficilement décomposables et accessibles pour les consommateurs (Herfurth, 2015; Six et al., 2002). La matière organique du sol joue un rôle clé dans la libération des nutriments, le maintien de la structure du sol, les émissions de gaz à effet de serre et le cycle global du carbone. Il existe un lien entre les cycles du carbone et de l'azote. En effet, la décomposition de la MO est soumise à des processus trophiques de besoins stœchiométriques. Certaines bactéries et micro-organismes ont besoin d'azote pour décomposer la MO.

Ces transformations vont varier en fonction du climat et des organismes auxquels est exposé la MO en décomposition. En plus des transformations physiques, biologiques et chimiques induites par les micro-organismes du sol entre autres, la matière organique (MO) dans le sol est soumise à des processus non linéaires (les entrées ne sont pas forcément proportionnelles aux sorties. Leurs sorties dépendent d'interactions complexes ou de boucle de rétroaction entre les entrées) qui modifient la vitesse à laquelle elle se dégrade et se décompose. L'un de ces processus non linéaires, désormais reconnu comme important pour la déstabilisation de la MO, est appelé "*priming effect*" (effet d'amorçage). Cet effet désigne la stimulation de la minéralisation de la matière organique du sol (MOS) suite à un apport de carbone, entraînant un flux de minéralisation supérieur à la somme de la minéralisation du sol sans ajout et de la minéralisation du carbone provenant de l'ajout. L'apport de substrats complexes décomposables (plutôt que de simples molécules comme le glucose) fournit aux

micro-organismes les ressources énergétiques nécessaires pour biodégrader les MO stabilisées. En conséquence, le temps de résidence des MOS est plus court dans les parties du sol qui reçoivent de nombreux apports, notamment en surface (Bernard et al., 2022; Fontaine et al., 2003; Pellerin et al., 2020; Perveen et al., 2014). Un sol qui a été géré de manière à maintenir ou à augmenter sa teneur en matière organique est susceptible d'avoir des propriétés physiques supérieures à celles d'un sol similaire dont la teneur en matière organique a diminué (Powlson et al., 2013).

Il existe au moins deux catégories de modèles qui tentent de simuler la MO, les modèles biogéochimiques (C+ N) et les modèles de simulation de la biomasse. Les modèles biogéochimiques prennent en compte le cycle du carbone en relation avec celui d'autres nutriments (Louis et al., 2016; Manzoni & Porporato, 2009). La plupart des modèles qui simule la MO la représente par le biais de plusieurs compartiments définis en fonction de sa taille et du temps de résidence (figure 3) (Jones & Donnelly, 2004). Il y a une corrélation entre ces deux paramètres, les MO sont dégradées plus rapidement lorsqu'elles sont grosses et le temps de résidence augmente avec la finesse des particules (Jones & Donnelly, 2004; von Lützow et al., 2007). En effet, les POM (Particulate organic matter) sont les *pools* de carbone et d'azote les plus réactives au sein du sol (Gosling et al., 2013). La nature des POM est conditionnée par celle de la litière qui est apportée au sol par les végétaux, ce qui induit que la décomposition des POM va dépendre des caractéristiques biochimiques (ratio C/N, lignine...) du couvert végétal (Soussana et al., 2007).

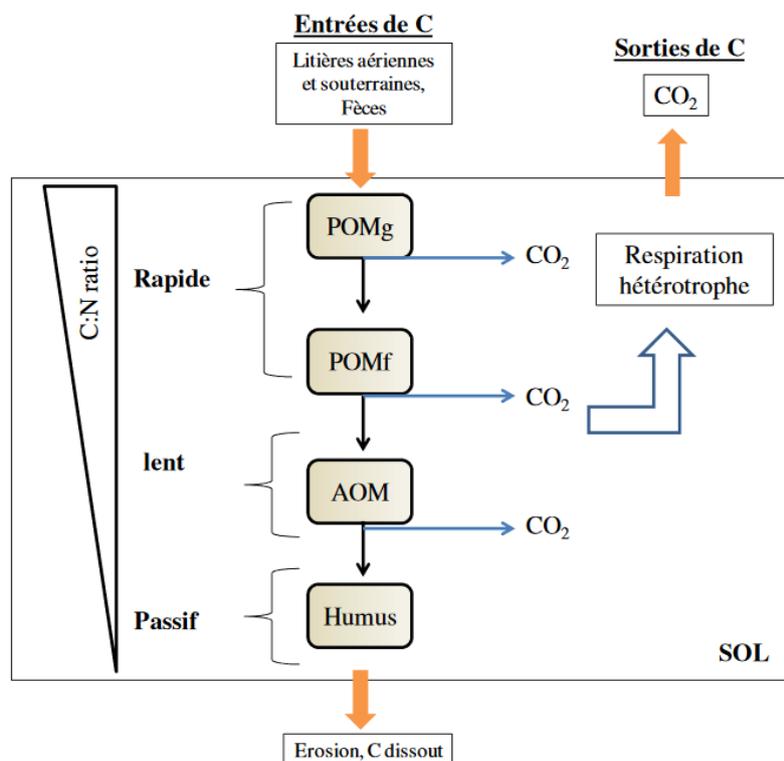


Figure 3 : Classification de la matière organique du sol (Herfurth, 2015)

La compartimentation de la MO se fait selon les besoins et la précision du modèle. Dans le modèle de Herfuth (2015), les POMg (particules de matière organique grossière) et POMf (particules de matière organique fines) sont les matières les plus imposantes, elles sont comprises respectivement entre plus de 1 mm et entre 0.2 mm et 1 mm. Viennent ensuite les matières organiques agrégées aux particules minérales du sol (AOM). Enfin, la matière organique la plus stable et la plus fine est l'humus (Herfurth, 2015). Tous ces groupes sont décomposés par les micro-organismes du sol au cours du temps. Lors de la dégradation, les micro-organismes dégagent du CO₂ dû à leur respiration. Les POM ont des temps de résidence relativement courts (1 à 10 ans) en comparaison aux AOM (10 à 100ans) qui sont protégés de l'activité enzymatique des micro-organismes grâce à leurs liaisons avec les particules minérales du sol (Christensen, 1995). Pour l'humus, cet intervalle atteint même les milliers d'années.

Parmi les exemples très utilisés pour quantifier le service de séquestration du carbone simulant la MO à l'aide de compartiment, nous pouvons citer le modèle RothC (Coleman & Jenkinson, 1996; Jenkinson & Rayner, 1977) et le modèle CENTURY (Parton, 1996; Parton et al., 1987, 1988). Ces modèles permettent d'estimer la dynamique de la MO et la séquestration du carbone en prenant en compte différents aspects du cycle du carbone et des nutriments. RothC se concentre exclusivement sur les flux de carbone dans le sol. Il intègre une composante biotique, prenant en compte l'activité des micro-organismes, mais ne modélise pas directement les flux d'azote. CENTURY divise la MO en cinq compartiments, chacun ayant un temps de résidence spécifique. En plus de modéliser le carbone, il intègre également la limitation par l'azote, ce qui permet de mieux comprendre les interactions entre le carbone et les nutriments dans le sol.

Bien que ces modèles permettent de simuler de manière satisfaisante la MO du sol, ils présentent tous deux un désavantage. Comme la plupart des modèles de MO, ils requièrent une grande quantité d'information pour les initialiser comme la taille des différents compartiments et leur taux de renouvellement respectifs (Jones & Donnelly, 2004). En effet, les mesures expérimentales sont complexes en raison de la distribution spatiale et temporelle hétérogène du carbone du sol. La modélisation de la décomposition de la MO dans le sol est essentielle pour comprendre les cycles du carbone et des nutriments. Cependant, cette dynamique est fortement influencée par la diversité végétale. En effet, elle affecte directement la qualité et la quantité de matière organique dans le sol. Et cette diversité végétale est très peu présente dans les modèles actuels. Pour simuler avec précision les processus de la matière organique, il est donc indispensable d'intégrer la diversité végétale dans les modèles et c'est l'un des objectifs du projet qui m'a été confié.

1.5 L'importance de la diversité végétale

La diversité végétale est capitale pour l'écosystème prairial. Elle permet d'augmenter la stabilité et la résilience du système (Van Oijen et al., 2020a). Elle diversifie les interactions écologiques et améliore les processus fonctionnels (Díaz & Cabido, 2001; Hooper & Vitousek, 1997; Tilman et al., 1997), optimisant l'utilisation des ressources, réduisant les risques de maladies et améliorant l'adaptation aux variations environnementales (Eisenhauer et al., 2019).

On distingue la diversité végétale taxonomique à celle dite fonctionnelle. La diversité taxonomique est utilisée dans les modèles simulant des cultures qui comportent peu d'espèces. La diversité fonctionnelle repose elle sur la variété des traits biologiques et écologiques des espèces. Le principe est de regrouper les plantes par trait fonctionnel (par exemple, la façon d'acquérir des nutriments) (Cruz et al., 2002; Laureto et al., 2015). Dans les prairies, une diversité fonctionnelle élevée favorise une meilleure utilisation des ressources disponibles, notamment l'eau et les nutriments, et donc une production de biomasse plus importante, contribuant à la séquestration du carbone (Hooper, et al., 2005; Tilman et al., 2006). Les prairies riches en légumineuses par exemple, jouent un rôle crucial en enrichissant le sol en azote, stimulant la croissance des autres espèces et augmentant la séquestration du carbone (Gross et al., 2009). Les systèmes racinaires profonds contribuent à stocker le carbone en profondeur, hors de portée des processus de décomposition, ce qui favorise un stockage plus durable (Mokany et al., 2005).

En effet, la variété des espèces va permettre à la prairie de mieux résister aux périodes de sécheresse, aux maladies ou aux attaques d'insectes. En plus de représenter un habitat pour la faune, les prairies avec une diversité élevée sont plus productives grâce à la complémentarité des espèces (Gross et al., 2009; Hooper, et al., 2005). La diversité végétale dans les prairies encourage aussi plusieurs services éco-systémiques, comme la production de fourrage et la séquestration de carbone. Cette séquestration du carbone se fait par le biais de l'absorption et la décomposition de la MO issue des plantes qui possèdent leurs propriétés spécifiques respectives.

Les méthodes pour mesurer les diversités végétales sont diverses, on peut relever les campagnes d'échantillonnage et les inventaires floristiques qui permettent d'établir des indices de diversité comme l'indice de Shannon représenté sur la figure 4 (Djedi, 2021; Shannon et al., 1950) l'indice de Simpson (Simpson, 1949) ou encore l'indice de richesse spécifique. L'indice de Shannon est le plus employé parmi les indices de diversité. Il décrit la probabilité de rencontrer une espèce précise comprise dans un ensemble d'espèces présentes. Il varie généralement entre 1 et 5 même s'il n'y a pas de maximum. Plus l'indice est élevé, plus la diversité spécifique est importante (Guillaume, 2020). Sur la figure 4 chaque carré représente un individu auquel on attribue une espèce en fonction de sa couleur. Le nombre d'espèce dans la population est le S tandis que le H représente l'indice de Shannon.

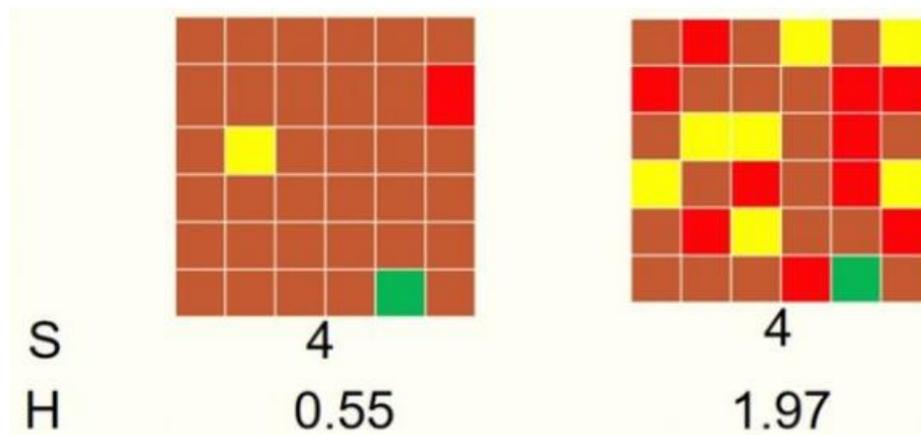


Figure 4: L'indice de Shannon, chaque couleur représente une espèce et le H représente la diversité

L'interaction entre la diversité végétale et les processus microbiens est également cruciale pour le cycle du carbone dans les prairies. Une diversité végétale élevée favorise une gamme plus large de substrats et de conditions écologiques, enrichissant ainsi l'activité microbienne, la structure du sol et sa capacité de stockage du carbone (Anderson, 2011). Les plantes, via leurs exsudats racinaires, fournissent des substrats pour les micro-organismes du sol, qui décomposent la matière organique et facilitent le cycle des nutriments (Hooper et al., 2000). Cette dynamique enrichit la structure du sol et renforce les réserves de carbone, tout en permettant une complémentarité entre les espèces végétales pour l'utilisation des ressources comme l'eau et les nutriments (Loreau et al., 2001).

La diversité végétale se traduit par la variété des espèces présentes, les légumineuses, les graminées, des dynamiques différentes avec des plantes annuelles ou pérennes, des complexités structurelles avec une hétérogénéité spatiale et de riches différences morphologiques comme la taille ou encore la forme. Pourtant, celle-ci n'est que rarement incluse dans les modèles biogéochimiques qui simulent le carbone au sein des prairies (Van Oijen et al., 2020). En effet, l'ajout de groupe fonctionnel vient explicitement complexifier les modèles et altère alors leur compréhension.

(Ostle et al., 2009) ont examiné les modèles dynamiques de végétation globale (MGVD) dans lesquels des traits fonctionnels végétaux (TFP) sont utilisés pour décrire la diversité fonctionnelle des plantes, mais ils sont généralement utilisés pour des petits groupes sans interaction entre eux. Des tentatives ont été proposées. Développé pour prédire la croissance de la végétation dans les prairies permanentes du centre de la France, ModVege utilise des groupes fonctionnels pour simuler la croissance des prairies permanentes (Calanca et al., 2016; Joven et al., 2006a, 2006b). On peut citer un autre exemple avec le DYNAGRAM (basé sur ModVege) qui représente la concurrence entre les plantes pour les ressources en nutriments et en lumière mais avec un sol très simplifié représentant uniquement de l'azote. CoSMo est un autre modèle qui permet de gérer une diversité végétale avec des facteurs d'adéquation. Malgré le fait que les plantes ont un effet sur le renouvellement des SOM et des SOC et qu'il y a une boucle de rétroaction du sol sur la dynamique des plantes et la diversité

végétale, il y a un manque d'intégration de celles-ci dans les modèles de SOM et SOC (Van Oijen et al., 2020).

Bien que ces modèles aient permis des progrès, comprendre la diversité végétale dans une prairie ne se limite pas à observer les espèces présentes et leurs interactions en surface. Une composante essentielle et souvent invisible de cette diversité réside sous terre : les racines. Les racines jouent un rôle fondamental dans l'acquisition des ressources, la stabilisation du sol, et le soutien de la diversité fonctionnelle, autant de paramètres qui influencent la profondeur et la durabilité du stockage de carbone (Bardgett et al., 2014). Pour simuler de manière précise la diversité végétale et les dynamiques d'une prairie, il est nécessaire de représenter et d'étudier les systèmes racinaires des plantes.

1.6 Les Racines

Les racines sont des organes végétatifs souterrains des plantes. Elles jouent un rôle primordial dans l'ancrage de la plante au sol et dans l'extraction des ressources. Elles sont l'interface entre le sol et la plante. Les racines contribuent à la diversité végétale de par la manière dont elles acquièrent les ressources, structurent le sol et interagissent avec leur environnement. Les racines interagissent notamment avec leur environnement par le biais des exsudats racinaires. L'exsudation correspond à la sécrétion de différents composés organiques par les racines qui se diffusent ensuite dans le sol. Ils ont un rôle particulièrement important dans la décomposition de la MO dans la mesure où ils sont utilisés comme source d'énergie par certaines bactéries du sol.

La diversité végétale se traduit donc également par des différences morphologiques et physiologiques significatives au niveau des racines (figure 5). Ces variations incluent des différences dans la taille, la forme, la profondeur, la structure mais aussi la capacité d'assimilation de l'azote. La figure 5 ci-dessous illustre comment les plantes adoptent différentes stratégies pour prélever efficacement les nutriments nécessaires à leur croissance.

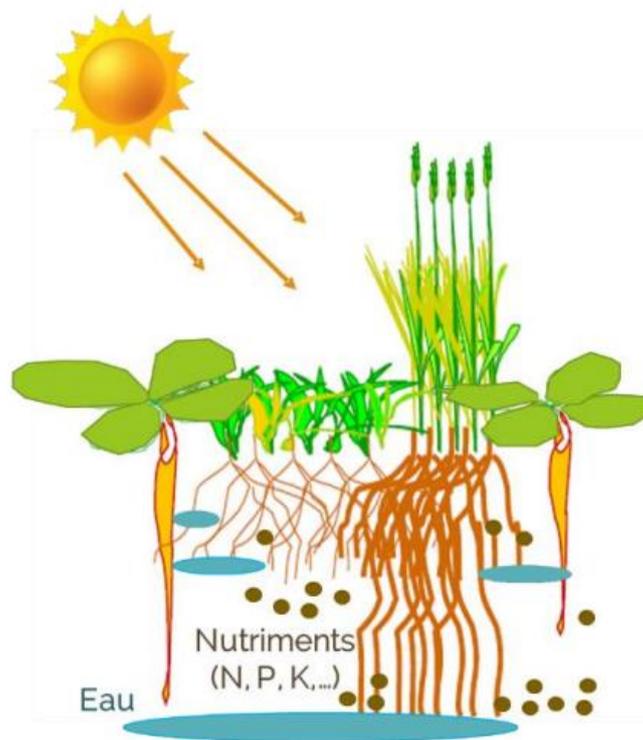


Figure 5 : Différentes stratégies de prélèvement des ressources (Soulat et al., 2018)

Les racines jouent un rôle essentiel en favorisant la décomposition, en contribuant à l'apport de MO au sol, en structurant le sol et en permettant de nombreuses interactions symbiotiques avec les micro-organismes du sol (Jones et al., 2009). Cette contribution est particulièrement significative dans le cycle du carbone. Les racines favorisent la décomposition de la litière racinaire ce qui constitue un déterminant clé du cycle du carbone dans les écosystèmes de prairie. La qualité de la litière et l'activité de la rhizosphère qui dépendent de l'espèce végétale dont elle est issue, sont influencées respectivement par les attributs des racines mortes et vivantes. (Personeni & Loiseau, 2004). En effet, les racines, en apportant des exsudats et des débris, jouent un rôle crucial en enrichissant le sol en carbone et en nutriments, ce qui contribue à la fertilité du sol et au soutien des écosystèmes. De plus, les racines agissent comme un puits de ressources, car elles consomment pour leur croissance, tout en étant une source de nutriments pour d'autres organismes du sol grâce à la libération de composés organiques et à la décomposition de la matière racinaire. Ainsi, les racines sont à la fois consommatrices et contributrices dans le cycle des éléments nutritifs du sol, soulignant leur rôle central dans l'équilibre écologique des systèmes terrestres. Cependant, les racines ne sont que très peu représentées dans les modèles. Dans le modèle proposé en amont de ce stage, les racines manquent.

La conservation et la gestion durable des prairies sont donc essentielles pour garantir leur survie et maximiser leur contribution à la lutte contre le changement climatique. La complexité de la

modélisation des prairies, souligne les défis liés à la sélection des processus essentiels pour comprendre et prédire leur fonctionnement dans le cadre de l'objectif fixé.

1.7 Objectif et problématique

Le projet MODIMIV, dont ce stage fait partie, est un projet exploratoire interdisciplinaire visant à modéliser les flux de carbone et de nutriments dans le système sol-plante-atmosphère en intégrant les relations entre la diversité microbienne et végétale, deux des facteurs explicatifs des cycles géochimiques (C, N). Ce projet fait suite au projet DIMIVEA qui avait pour but d'évaluer l'intégration de ces diversités dans un modèle. Un premier modèle a été proposé pour répondre à ce défi (Adam, 2023). Mon rôle est donc de poursuivre ce travail en proposant un modèle biogéochimique intégrant les diversités végétales et microbiennes permettant d'appréhender les flux journaliers de nutriments au sein d'une prairie permanente.

L'objectif final du stage est de disposer d'un modèle mécaniste biogéochimique simulant les flux de carbone et d'azote dans un système sol plante en interaction trophique permettant de mettre en évidence les conséquences de la biodiversité sur ces flux. Pour ce faire, le modèle proposé doit remplir plusieurs critères que nous avons sélectionnés :

1. Simulation des apports de matière organique des plantes vers les sols :
 - Le modèle doit bien simuler les apports de matière organique fraîche des plantes vers les sols.
 - Il doit prendre en compte les différentes sources de matière organique, telles que les racines, les feuilles et les différentes quantités et qualités selon la diversité du couvert végétal, en prenant en compte les facteurs environnementaux qui les influencent.
 - Les valeurs de sorties doivent être cohérentes avec les données expérimentales disponibles et la bibliographie. Le cas échéant, le modèle doit au moins représenter des dynamiques similaires.

2. Dynamique de Stockage/Déstockage du carbone organique du sol :
 - Le modèle doit prendre en compte les flux de sorties (respiration) et d'entrées (matière organique, rhizodéposition) du carbone dans le sol pour nous permettre de faire un bilan de stockage et de déstockage du carbone organique du sol en fonction des processus impliqués (changement de type de plante, perturbation annuelle de la croissance des plantes).
 - Il doit représenter l'impact de la gestion sur le système (fauche, fertilisation).

3. Dynamique annuelle du cycle de l'azote :

- Le modèle doit simuler la dynamique annuelle de la minéralisation principalement réalisée par les micro-organismes, le lessivage de l'azote, sa disponibilité pour les plantes au fil du temps et surtout son rôle limitant dans l'écosystème et sur le carbone.
- Il doit tenir compte du rapport C/N des différents compartiments.

4. *Priming effect* :

- Le modèle doit représenter le *Priming effect*, soit le fait que l'apport de matière organique fraîche augmente la minéralisation du carbone organique du sol. Ainsi la stimulation des micro-organismes par les plantes va pouvoir provoquer une libération d'azote minéral dans le système.

5. Dynamique intra-annuelle des flux de biomasse végétale :

- Le modèle doit représenter une dynamique intra-annuelle plausible des flux de biomasse végétale dont fait partie la croissance des tissus selon la météo et la photosynthèse, mais aussi le partitionnement de ce potentiel de croissance entre les parties aérienne et racinaire d'une prairie permanente, potentiellement fauchée et fertilisée, pour des graminées à l'échelle d'une année.
- Il doit nous permettre d'avoir des paramètres ajustables pour plusieurs type fonctionnel ou espèces de plantes en terme de phénologie, résistance aux conditions pédoclimatiques et stratégie.

En résumé, ce modèle biogéochimique doit non seulement conserver les objectifs atteints par le modèle proposé par Louise Adam, future doctorante au sein de l'équipe, mais aussi améliorer certains aspects pour mieux représenter les apports de matière organique, la dynamique de stockage et de déstockage du carbone, la minéralisation de l'azote, le *Priming effect*, et la dynamique intra-annuelle des flux de biomasse végétale.

Le modèle dont j'ai hérité est un couplage entre deux modèles, ModVege et SYMPHONY. Ce dernier est un modèle de sol faisant le lien avec le compartiment plante dont le but est de comprendre les dynamiques du carbone. C'est un modèle qui intègre déjà une diversité microbienne. ModVege quant à lui est un modèle visant initialement à prédire une biomasse aérienne et sa digestibilité. Ce modèle a été choisi car il permet de simuler la biomasse de façon relativement fiable tout en restant assez simple pour pouvoir être couplé avec un autre modèle.

A ce jour, ModVege a été validé par plusieurs études pour la prédiction de production de biomasse aérienne. Cependant, ce modèle ne représente pas le compartiment racinaire des plantes. Comme évoqué précédemment, les racines sont un composant majeur de la MO des plantes qui est alloué au sol. De plus, dans la mesure où elles jouent à la fois le rôle de puits et de sources de nutriments, il apparaît cohérent de vouloir les intégrer aux modèles.

2 Matériel et Méthode

Les modèles sont établis avec un pas de temps journalier et paramétré dans le cadre d'une prairie permanente typique du Massif Central en France. L'échelle spatiale utilisé est celle de la parcelle en admettant que celle-ci est homogène. Les modèles font partie d'une banque de modèle sur un gitlab privé INRAE codé en langage R. En plus des packages basiques de Rstudio, les packages deSolve, readsdr, tictoc, ggplot2 et dyplr ont été utilisés. Le but de ce modèle est d'analyser les mécanismes et les processus impliqués dans les interactions trophiques au sein de la prairie. Durant ce stage, nous avons créé un comité de pilotage pour discuter des défis rencontrés et des méthodes à adopter. Lors de la première réunion fin avril, l'objectif était de valider les actions prévues pour améliorer le couplage initial. Une seconde réunion, mi-mai, s'est concentrée sur la validation de la méthode d'intégration des racines et la sélection des modèles et équations qu'il convenait d'utiliser. Enfin, une réunion s'est tenue à la fin de ce stage à la fin du mois de juillet pour examiner ensemble les résultats du modèle et explorer les perspectives futures.

2.1 ModVege

L'objectif initial de ce modèle est de simuler la croissance de la biomasse aérienne des plantes, la qualité et la digestibilité des plantes et l'effet de différentes pratiques de gestion sur ces paramètres. Les données de ModVege devaient ensuite être implémentées à un modèle de gestion de troupeau. Ce modèle de gestion de troupeau s'appuie sur les processus physiologiques jugés les plus essentiels à la croissance d'une plante (Jouven et al., 2006a). Les équations qui représentent les flux sont différentielles et expliquées dans la publication de Jouven. Ce modèle a dans un second temps été validé en comparant les simulations à un jeu de données expérimentales (Jouven et al., 2006b). La validité du modèle a aussi été étudié par plusieurs chercheurs externes à l'INRAE en comparant les résultats de ModVege avec des données expérimentales (Bittar et al., 2018; Calanca et al., 2016). D'après ces études, le modèle est relativement précis et permet dans la majeure partie des cas de prédire efficacement la production de biomasse aérienne.

ModVege se compose de deux parties (figure 6): une partie plante (à droite) et une partie représentant les facteurs influant sur la croissance de cette plante (à gauche).les rectangles représentent les variables d'état, les flèches et les ronds sont des flux, les losanges sont des fonctions de réponses et les octogones sont les données d'entrée.

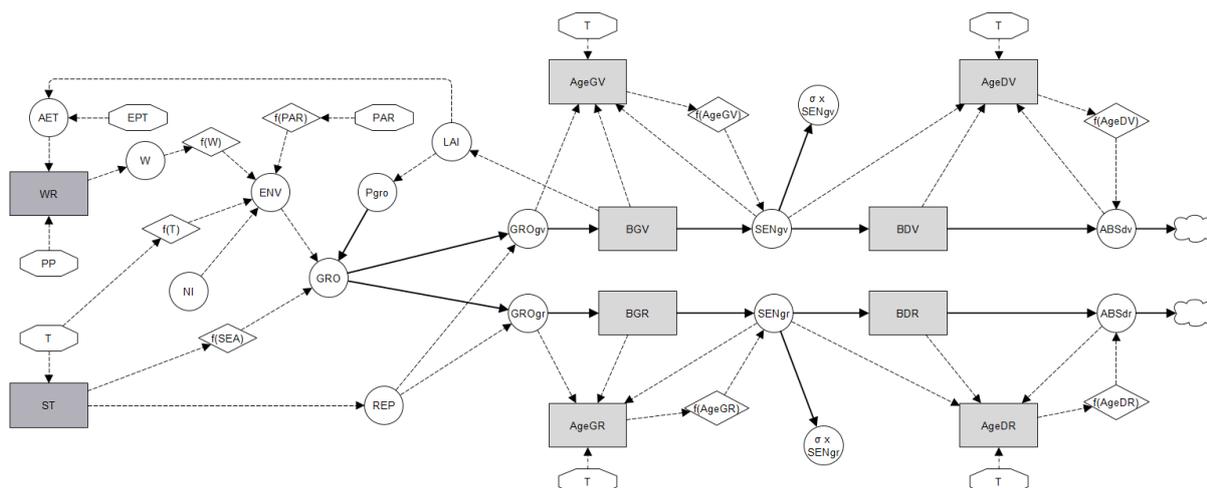


Figure 6: Schéma de la structure du modèle ModVege

Le compartiment plante représentant la biomasse aérienne est divisé en 4 parties selon 2 critères l'âge de la plante et son utilité (végétatif ou reproducteur). On a donc :

- la biomasse végétative verte (BGV)
- biomasse végétative sèche (BDV)
- biomasse reproductive verte (BRV)
- biomasse végétative sèche (BGR)

La croissance est une fonction de l'intensité de la lumière photosynthétiquement active (PAR) de l'inde de surface foliaire (LAI) et est limitée par des facteurs environnementaux (ENV). Les facteurs environnementaux rassemblent :

- l'eau et sa disponibilité
- la température de l'air
- l'inhibition de la lumière
- la fertilité du sol

L'allocation de la biomasse entre la partie végétative (BV) et la partie reproductive (BR) est régulée par un seuil thermique : lorsque la somme des degrés-jours atteint une valeur critique (REP), une partie de la biomasse est allouée à la reproduction. Enfin ; les processus de sénescence (SEN) et d'abscission (ABS) sont déterminés en fonction de l'âge des différents compartiments, lui-même calculé à partir de la somme des degrés-jour (ST).

ModVege repose sur les 5 hypothèses suivantes :

- 1) Les compartiments et leurs digestibilités sont affectés par l'âge qui est calculé selon la somme des températures.
- 2) Le fonctionnement de la prairie peut être expliqué par la valeur moyenne des attributs biologiques des groupes de graminées qui la composent.

- 3) Les changements de qualité végétale sont expliqués par la proportion de 4 compartiments végétaux (jeune, vieux, reproducteur ou végétatif)
- 4) La fertilité du sol est constante et limite la croissance aérienne
- 5) Les flux sont modélisés par un *pattern* saisonnier qui est pris comme trait fonctionnel représentant la mise en réserve ou la mobilisation de ces réserves

Une analyse bibliographique a été réalisée pour savoir dans quel contexte le modèle avait été testé et quels flux ont été validés. Les flux qui nous intéressent sont les flux de sénescence et de croissance en dynamique au cours de l'année. Dans la mesure où nous utilisons ModVege pour simuler les entrées de carbone dans le sol, la digestibilité des fourrages ne nous intéresse pas.

Le modèle est plutôt précis si les données d'entrées sont correctement renseignées (Zhang et al., 2022). Parmi ces données, les traits fonctionnels sont ceux qui définissent la communauté d'espèces. ModVege simule la croissance d'une communauté d'espèces et non pas d'une espèce en particulier. Cela provient de l'hypothèse 2, selon laquelle le fonctionnement d'une prairie permanente peut être expliqué par la valeur moyenne des traits fonctionnels de la communauté qui la compose (Jouven et al., 2006a). Les traits sont les attributs morphologiques, physiologiques, biochimiques ou phénologiques d'une plante, espèce ou communauté (Maire, 2009). Pour calibrer ModVege il faut donc les traits fonctionnels de la communauté. Pour ce faire, une étude propose une classification de l'herbe dans quatre groupes distincts selon ses traits (Cruz et al., 2002), la communauté est ensuite défini en fonction de la proportion de chacun des groupes.

L'hypothèse 4 est vivement critiquée par Bittar et al., 2018 et Calanca et al., 2016. En effet la quantité et la disponibilité de N dans le sol est variable au cours du temps. Dans ModVege, le NI représente l'indice de nutrition de la plante. Le NI est constant, ce qui veut dire que la plante prélève de l'azote minéral en quantité suffisante pour satisfaire le seuil fixé sans prendre en compte la potentielle indisponibilité de l'azote dans le sol.

On peut se questionner aussi sur l'équation de la photosynthèse qui ne rend compte uniquement de la biomasse aérienne.

De plus, l'hypothèse 5 fait état d'une dynamique de mobilisation et de mise en réserves de ressources. Cet effet saisonnier est modélisé dans le modèle sous la forme d'un facteur empirique (SEA) qui varie au cours du temps équation n°1. Cet effet saisonnier influe directement sur la croissance selon l'équation :

$$GRO = PGRO \times ENV \times SEA \quad (1)$$

Où GRO est la croissance, PGRO est la croissance potentielle, ENV est l'ensemble des facteurs environnementaux limitant la croissance et SEA est l'effet saisonnier.

Cet effet a été établi par Jouven et al., 2006a selon la littérature (Bausenwein et al., 2001; Thornton et al., 1993, 1994; Thornton & Bausenwein, 2000; Volenec et al., 1996). L'effet de la saison limite la

croissance lorsque l'effet est inférieur à 1 et l'accroît lorsqu'il est supérieur à 1. Les seuils qui permettent à l'effet saisonnier de changer peuvent varier en fonction des plantes mais correspondent globalement aux saisons. Le SEA est bas à partir du 1er janvier jusqu'au début du printemps où il augmente progressivement puis il baisse à partir d'un certain seuil correspondant approximativement à l'été, après la phase de croissance reproductive.

Cependant, il n'est pas précisé d'où provient cette mobilisation et où partent les ressources mise en réserves. En effet, les racines ne sont pas modélisées par ModVege.

Au vu de ces questionnements, on est en droit de remettre en cause la capacité de ModVege à simuler de manière réaliste la matière organique.

2.2 SYMPHONY

Le modèle SYMPHONY est aussi un modèle mécaniste. Il étudie le *Priming effect* (PE) (Perveen et al., 2014). L'objectif est de simuler la minéralisation de la matière organique dans le sol en fonction de la biodiversité microbienne (figure 7). Les flux d'azote (N) et de matière organique (MO) représentés dans la Figure 7 sont respectivement représentés par des flèches rouges et bleus tandis que les flux entrants et sortants du système sont représentés par les nuages.

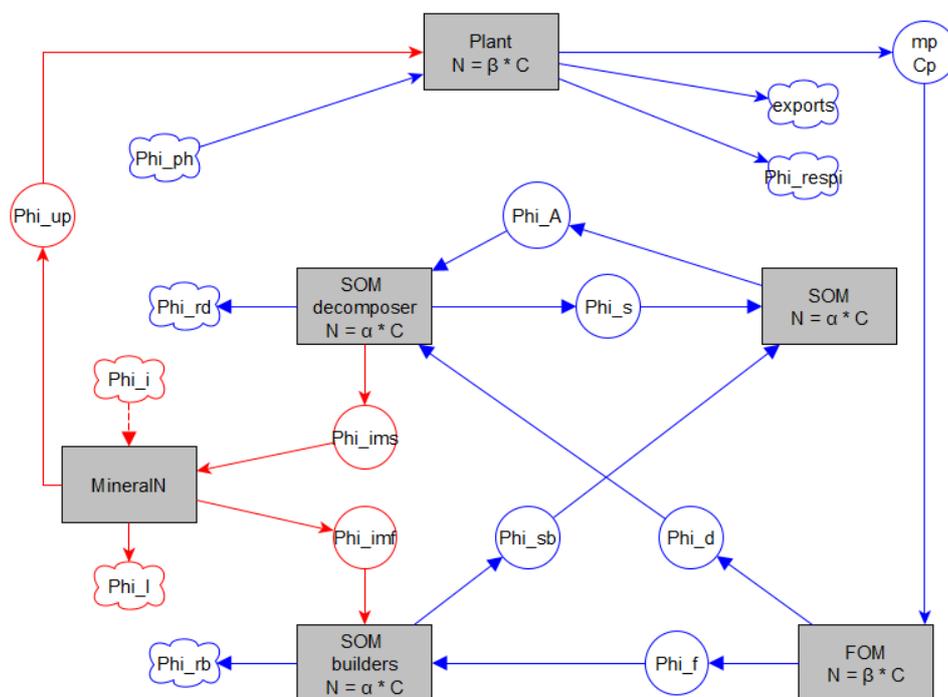


Figure 7 : Schéma du modèle SYMPHONY. Les rectangles sont des stocks, les ronds contiennent le nom des flux internes et les nuages le nom des flux entrants ou sortants. Le bleu est utilisé pour les flux de carbone et le rouge pour les flux d'azote.

La diversité microbienne est intégrée sous la forme de deux groupes fonctionnels, les SOM builders et les SOM decomposers. L'idée est que les SOM builders décomposent seulement de la MO fraîche (FOM) et la transforment en MO plus stable (SOM) en consommant de l'azote minéral tandis que les SOM decomposers sont capables eux de transformer et décomposer la SOM et la FOM en produisant de l'azote minéral. Cependant les SOM builders sont plus compétitifs pour décomposer la FOM que les SOM decomposers.

Le *priming effect* repose sur l'hypothèse que, un apport de matière organique fraîche augmente le taux de minéralisation de la matière organique récalcitrante du sol (Bingeman et al., 1953; Perveen et al., 2014).

Lors d'un apport de FOM au sol (lors de la mort de la plante par exemple) les micro-organismes sont stimulés. Les deux groupes fonctionnels de micro-organismes ont pour rôle d'immobiliser de la MO pour les SOM builders et de minéraliser de l'azote pour les SOM decomposers. Le compartiment représentant la plante est relativement simple, la croissance est modélisée en fonction de la photosynthèse et du prélèvement de N (respectivement Phi_ph et Phi_up). Le modèle représente tous les compartiments selon leur rapport N/C. Ces ratios sont tous stables sauf pour la FOM.

A l'inverse de ModVege, SYMPHONY n'a pas été validé par comparaison avec des données expérimentales.

2.3 Le couplage

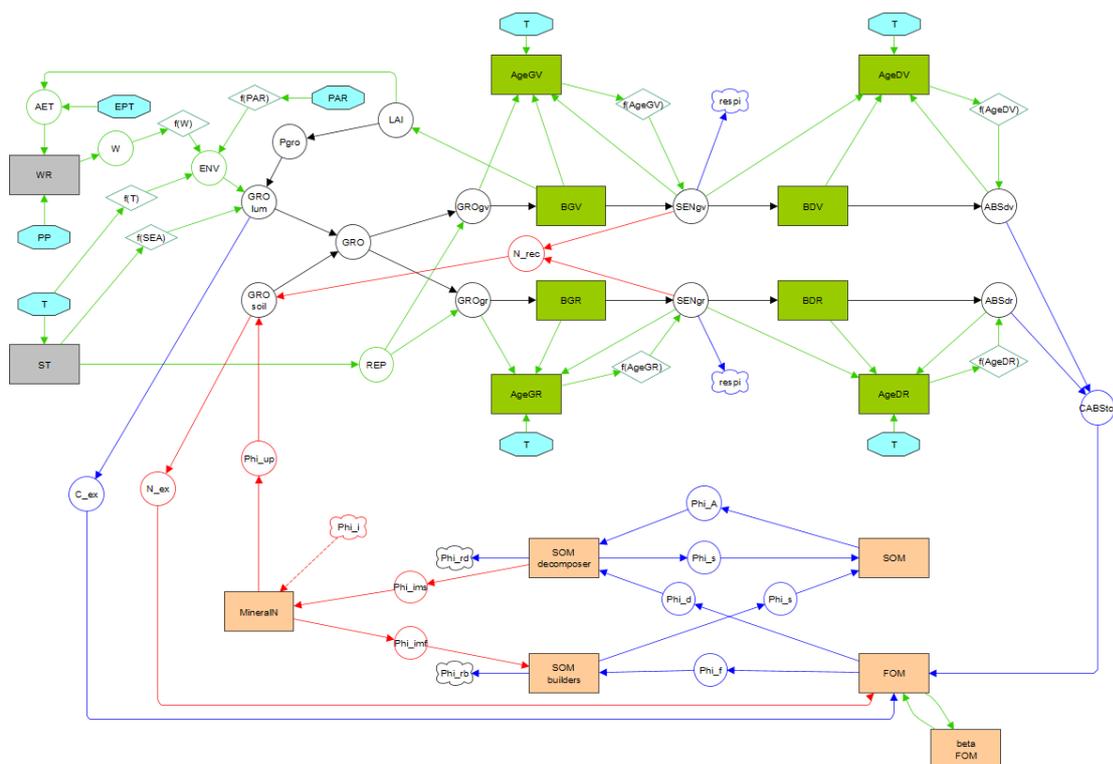


Figure 8 : Schéma du couplage proposé par (Adam, 2023)

La figure 8 représente le modèle couplé proposé par Louise Adam à l'issue de son stage. Ce modèle couplé permet de simuler le cycle du carbone dans son intégralité, on y retrouve dans la partie supérieure ModVege et dans la partie inférieure SYMPHONY. Les deux modèles de bases communiquent par le biais de la biomasse absoute convertit en FOM et la demande en azote minéral(Adam, 2023). Pour assurer le bon fonctionnement du modèle, il est nécessaire de renseigner une série de données d'entrée, qui sont importées depuis des tableaux Excel disponibles en annexe. Tout d'abord, tous les stocks (BGV, BDV, BGR, BDR, FOM_C, FOM_N, etc.) doivent être initialisés. Les données climatiques, telles que les précipitations et la transpiration sur une période de 8 ans, proviennent également d'un tableau Excel. Enfin, les paramètres, comme les valeurs seuils ou les ratios carbone/azote des différents compartiments, sont renseignés dans un troisième tableau Excel. Ces paramètres peuvent être modifiés afin de simuler des populations végétales ou microbiennes possédant des caractéristiques spécifiques, permettant ainsi d'ajuster les interactions entre les différents compartiments.

Le modèle présente plusieurs limitations qui affectent la précision de ses prédictions. Tout d'abord, le SEA repose sur un facteur empirique, ce qui introduit une incertitude, car ce paramètre est difficile à généraliser et peut ne pas représenter de manière fiable les conditions réelles. De plus, la partie racinaire est absente du modèle, limitant la compréhension globale des interactions souterraines, essentielles pour capturer les échanges entre la plante et le sol. Par ailleurs, la biomasse aérienne simulée est significativement inférieure aux valeurs obtenues expérimentalement, ce qui suggère un biais dans la modélisation de la croissance de la plante. Enfin, il semble que le modèle surestime l'apport de carbone via les exsudats, alors qu'une partie de ce carbone pourrait être utilisée par les racines elles-mêmes. Ces problèmes nécessitent une révision pour améliorer la précision du modèle et sa capacité à refléter fidèlement les dynamiques biologiques réelles.

2.4 Intégration de la croissance racinaire

Pour intégrer les racines, nous nous sommes basé sur la bibliographie disponible afin d'établir quels sont les modèles candidats qui pourrait être couplé au modèle en notre possession. Il existe en effet, plusieurs modèles qui intègrent déjà des racines. L'enjeu est donc de choisir parmi ces modèles, les équations les mieux adaptés à ModVege et à nos objectifs.

Comme évoqué précédemment, il existe, plusieurs moyens pour modéliser les racines, on peut par exemple citer l'ajout d'un coefficient de croissance constant, la paramétrisation d'un ratio fixe entre la biomasse racinaire et la biomasse aérienne(Lohier et al., 2014). Cependant, ces deux méthodes bien que relativement efficaces pour prédire les biomasses produites par le système source, ne permettent

pas réellement de comprendre les processus dans la mesure où elles sont basées sur des facteurs empiriques. Un autre moyen de modéliser les racines au sein du système peut être d'intégrer un facteur de croissance variable en fonction de la concentration de la plante en nutriments comme le propose (Darrah et al., 2006). En revanche, le modèle proposé par (Darrah et al., 2006) repose sur la concentration des nutriments, or notre modèle ModVege se base lui sur une répartition homogène. Le modèle proposé par (Raynaud et al., 2006) couple les cycle de N et C et est basé sur l'interaction entre les plantes, les bactérie du sol et leurs interactions. Il intègre un compartiment racinaire et semble proche des hypothèses du modèle SYMPHONY qu'on utilise pour le couplage. Cependant, il implique d'ajouter la solubilité des nutriments et leur forme (différentes formes de N présentent dans le sol). Cela pourrait contribuer à la complexification de notre modèle. Une autre approche consiste à représenter les racines en intégrant un facteur de répartition qui divise le carbone fixé par la photosynthèse entre les compartiments racinaires et aériens. Cette méthode a été adoptée à travers les deux modèles présentés ci-dessous.

Les équations du modèle de (Yin & Schapendonk, 2004) et celle du modèle de (Schapendonk et al., 1998) ont été retenues lors du second conseil de pilotage. (Jouven et al., 2006a) s'est inspiré du modèle de Lingra pour créer ModeVege, cependant, ce dernier ne présente plus de compartiment racinaire contrairement au modèle proposé par Lingra. Malgré la nécessité de revoir plusieurs facteurs empiriques, le couplage entre le modèle Lingra et notre modèle, une version dérivée de ModeVege, nous a paru relativement simple. Les équations du modèle de Yin nous ont attiré car elles permettent de simuler l'allocation au compartiment aérien et racinaire en fonction des propriétés stœchiométriques des ratios C/N de ces derniers. Cette approche est différente de celle utilisée par Lingra mais reste relativement simple comparée aux autres modèles. De plus, le prélèvement de l'azote ϕ_{up} dans notre couplage repose sur l'équilibre stœchiométrique entre le carbone fixé et l'azote pour respecter les ratios C/N des différents compartiments voir ModeVege. C'est pourquoi, il nous a semblé pertinent d'intégrer ces équations à notre modèle. Nous avons choisi deux modèles basés sur des approches différentes, afin de les comparer ultérieurement. Cette comparaison permettra de décider de ne conserver qu'un seul modèle ou de continuer à perfectionner les deux versions, si elles se révèlent toutes deux concluantes.

2.5 Préparation du modèle à l'intégration d'un compartiment racinaire

L'un des défis consiste à préparer correctement le modèle existant avant d'y intégrer de nouveaux flux. Le premier point que nous avons identifié concerne la photosynthèse. Comme mentionné, les produits de la photosynthèse doivent être répartis entre les compartiments aériens et racinaires. Nous devons d'abord déterminer si la photosynthèse intégrée dans le couplage ModVege-SYMPHONY et dans

ModVege représente l'ensemble de la photosynthèse, allouée intégralement à la croissance aérienne, ou si elle ne concerne qu'une partie de cette croissance. Si ce dernier cas se confirme, il sera nécessaire de réviser la modélisation de la photosynthèse pour augmenter les résultats et ainsi alimenter les deux compartiments sans réduire la biomasse aérienne. Ainsi, en analysant le modèle à l'origine de ModeVege (Schapendonk et al., 1998), nous avons identifié une différence notable entre les équations (figure 9).

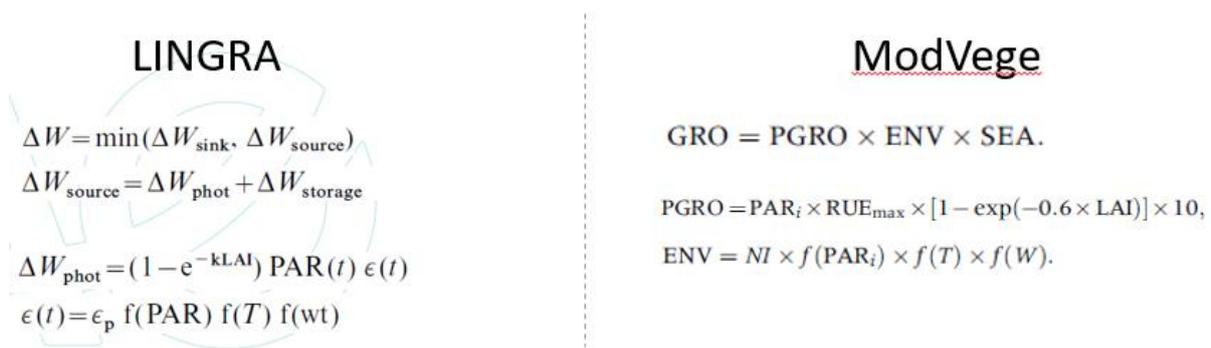


Figure 9: Comparaison des équations de la photosynthèse entre ModVege et Lingra

On remarque ici que la photosynthèse allouée à la partie racinaire dans Lingra a été remplacée par un facteur saisonnier empirique. Après discussion sur l'origine et la signification de ce SEA, nous avons émis l'hypothèse que ce dernier servait de limitant de la photosynthèse, mais aussi à simuler la remobilisation des réserves, en remplacement de la croissance racinaire. En supprimant ce facteur empirique et en ajoutant les racines, nous devrions rétablir un équilibre sans modifier la photosynthèse. Cependant, il faudra prendre en compte qu'en supprimant le SEA, nous nous privons aussi du potentiel effet favorable qu'il représente sur la croissance en simulant la remobilisation des réserves. Il sera intéressant de comparer les croissances du couplage ModVege-SYMPHONY et de nos nouveaux modèles pour identifier si ce processus venait à manquer.

Maintenant que nous avons identifié et corrigé les facteurs qui empêchaient l'intégration des racines, nous sommes prêts à examiner de manière approfondie les deux modèles sélectionnés.

2.6 Yin

Le modèle simule un système mettant en scène des cultures et leurs interactions avec le sol ainsi que les réponses du système aux changements environnementaux (Yin et al., 2001; Yin & Schapendonk, 2004). Ce modèle adopte une philosophie qui recherche un algorithme simple avec le moins de relations empiriques possibles. Dans le cadre de ce travail j'ai été particulièrement attentif à la façon dont ce modèle partitionne l'azote et le carbone entrant dans le système. Cette allocation est basée sur deux hypothèses majeures (Yin et al., 2001; Yin & Schapendonk, 2004):

- Un équilibre fonctionnel entre l'absorption d'azote par les racines et la fixation photosynthétique du carbone par les feuilles.
- Le contrôle par les plantes de la répartition entre les compartiments aériens et racinaires de sorte qu'elles maximisent le taux de croissance.

La première hypothèse repose sur le fait que l'azote est crucial pour la croissance de la plante et la construction de tissu foliaire et qu'il est impliqué indirectement dans le processus de photosynthèse. Ce même processus permet l'absorption de carbone et donc la fabrication des glucides essentiels entre autres à la croissance racinaire. A leur tour, les racines permettront d'absorber et prélever de l'azote. S'il y a un déséquilibre entre ces deux processus alors la croissance de la plante s'en trouve limitée.

La seconde hypothèse fait référence à la maximisation du taux de croissance relatif. Les plantes régulent activement la répartition de leur biomasse aux compartiments aériens et racinaires pour maximiser la croissance globale. Elles contrôlent donc cette allocation en fonction des besoins qu'elles ont et des conditions environnementales.

La répartition du carbone photo-synthétisé se fait sous la forme de biomasse via l'équation n°2:

$$\lambda_{W,S} = \frac{1}{1 + \frac{f_N}{\sigma_C} \frac{d\sigma_C}{dF_N}} \quad (2)$$

Où, $\lambda_{W,S}$ est le coefficient d'allocation du carbone sous forme de biomasse à la partie aérienne de la plante. f_N représente la fraction d'azote dans la biomasse nouvellement formée. σ_C est l'activité spécifique des feuilles, soit la photosynthèse divisée par la biomasse aérienne. Enfin, $\frac{d\sigma_C}{dF_N}$ est le changement de carbone fixé sous forme de biomasse s'il y a une légère modification de la fraction d'azote dans la biomasse totale, F_N . Cette dérivée a été relativement complexe à appréhender dans la mesure où il s'agit d'un facteur empirique (Yin & Schapendonk, 2004). Voici notre interprétation de cette dérivée:

Quelle serait la nouvelle photosynthèse si, avec une biomasse totale identique, on avait un ratio C/N globale différent ? L'expression strictement mathématique de la dérivée est la suivante équation n°3 :

$$\frac{d\sigma_C}{dF_N} = \frac{(\sigma_{C(F_N+\Delta F_N)} - \sigma_{C(F_N)})}{\Delta F_N} \quad (3)$$

Or, l'activité des feuilles $\sigma_{C(F_N)}$ est la photosynthèse totale divisée par la biomasse aérienne équation n°4, on en déduit donc la nouvelle activité des feuilles $\sigma_{C(F_N+\Delta F_N)}$ équation n°5.

$$\sigma_{C(F_N)} = \left(\frac{\Delta C}{\Delta t} \right) / W_S \quad (4)$$

$$\sigma_{C(F_N + \Delta F_N)} = \left(\frac{\Delta C}{\Delta t} \right)' / W_S' \quad (5)$$

Il s'agit maintenant de calculer la nouvelle photosynthèse et la nouvelle biomasse aérienne. Dans notre modèle, la photosynthèse dépend de la biomasse verte (BGV). Nous allons donc dans un premier temps déterminer la nouvelle biomasse aérienne. À partir de l'expression de F_N équation n°6, on en déduit F_N' équation n°7. En émettant l'hypothèse que la biomasse totale est constante, on obtient de nouvelles biomasses aériennes et racinaires équation n°8. On en conclut ainsi l'expression de la nouvelle biomasse aérienne équation n°9.

$$F_N = \frac{(N_R + N_S)}{(W_R + W_S)} \quad (6)$$

$$F_N' = F_N + \Delta F_N = \frac{W_S' * F_{N_S} + W_R' * F_{N_R}}{W_{tot}} \quad (7)$$

$$W_S' + W_R' = W_{tot} \quad (8)$$

$$W_S' = \frac{W_{tot} * (F_N' - F_{N_R})}{(F_{N_S} - F_{N_R})} \quad (9)$$

Ensuite, nous devons calculer la nouvelle photosynthèse qui dépend de cette biomasse. L'expression de la photosynthèse dans notre couplage dépend de la quantité de biomasse présente dans le compartiment BGV. Grâce aux précédents calculs, nous avons pu établir la nouvelle biomasse aérienne. Toutefois, dans la mesure où il n'y a pas dans le modèle de Yin une distinction de la biomasse aérienne selon l'âge et la fonction de celle-ci (reproducteur ou végétative) mais plutôt selon la structure (les feuilles, les tiges et les graines), nous avons fait l'hypothèse que la répartition de cette légère différence de biomasse affecte uniquement les compartiments jeunes, soit BGV et BGR de notre modèle et cela dans la proportion où ils sont présents sans la modification de F_N .

Après avoir renommé les variables précédemment présentées, nous avons intégré les coefficients $\lambda_{W,S}$ et $\lambda_{W,R}$ au sein du couplage pour permettre une croissance racinaire.

2.7 Lingra

Ce modèle vise à prédire la productivité des prairies d'une espèce en particulier, le ray-grass (Lolium pérenne L.). La croissance des plantes est limitée soit par la fonction de puits soit de source. La fonction de puits est basée sur les besoins de la plante pour croître tandis que la source représente

l'efficacité de la plante à utiliser la lumière pour la photosynthèse (Schapendonk et al., 1998). À chaque pas de temps, on compare la demande en glucide à la quantité potentiellement synthétisable. La croissance de la plante est déterminée par le minimum des deux. Si la fonction de source est supérieure à celle de puits alors l'excédent est stocké dans un compartiment de réserve qui pourra être mobilisé lorsque la source est inférieure au puits (Schapendonk et al., 1998).

L'allocation de la biomasse synthétisable aux compartiments aériens et racinaires est déterminée par une fonction du stress hydrique équation n°10, où $f(lv)$ est le coefficient d'allocation au compartiment aérien, T_a l'actuelle transpiration et T_p la transpiration potentielle.

$$f(lv) = 0.735 + 0.1 * (T_a/T_p) \quad (10)$$

L'actuelle transpiration vaut $T_a = T_p * f_w$, où f_w est le minimum entre le ratio voir LINGRA et 1, tandis que la T_p est calculée grâce à la makking formula source équation n°11.

$$T_p = K_c * E_{mak} * (1 - e^{-0.75*k*LAI}) \quad (11)$$

De même que pour les équations de Yin, nous avons commencé par renommer les variables en fonction de ce qui était déjà présent dans notre modèle, ensuite nous avons pu les intégrer au couplage.

Après avoir exposé en détail l'implémentation de la croissance racinaire dans notre modèle, nous allons maintenant nous pencher sur les processus de sénescence et d'abscission des racines. Cette étape est cruciale pour comprendre comment les racines vieillissent et se détachent de la plante, influençant ainsi la dynamique globale du système racinaire et son interaction avec les autres composantes du modèle

2.8 Intégration de la mortalité racinaire

La mortalité a dans un premier temps été implémentée sous la forme d'un taux fixe en considérant que le temps de résidence moyen des racines dans le sol est de 3 ans (Reid et al., 2015; Wang et al., 2019). Par la suite, ce taux a été modifié empiriquement pour avoir à l'équilibre une biomasse racinaire avoisinant les valeurs expérimentales trouvées par (Amato & Giménez, 2022), soit un temps de résidence de 2 ans.

Malheureusement, nous n'avons pas eu le temps d'intégrer un taux de sénescence évolutif, par exemple, en fonction de la somme des températures (ST) comme pour la partie aérienne.

Enfin pour ce qui concerne l'abscission des racines, une fois mortes, elles alimentent directement la FOM de la même manière que BDR et BDV voir plus haut la section 2.3.

2.9 Méthode d'analyse des résultats

Dans un premier temps, nous vérifierons si les modèles fonctionnent correctement et si les résultats relatifs aux racines sont cohérents avec les données expérimentales ou issues de la bibliographie. Pour ce faire, on a créé une "année type" en calculant la moyenne pour chaque jour, c'est-à-dire la moyenne des 1^{ers} janvier, des 2 janvier, etc., sur une période de huit ans. Ces résultats seront ensuite comparés aux données expérimentales et bibliographiques. Enfin, nous étudierons le comportement des trois modèles pour en évaluer les performances.

Pour permettre une comparaison des trois modèles (ModVege, ModVege-SYMPHONY et ModVege-SYMPHONY-Lingra), nous avons lancé chacun d'eux avec les mêmes paramètres initiaux sur une simulation de 16 ans, en supposant que cette durée serait suffisante pour atteindre un état d'équilibre. Étant donné que nous disposons uniquement des données météorologiques pour une période de 8 ans, la simulation continue après les huit premières années en réutilisant les données météorologiques du début de la période. Les paramètres de sortie des trois modèles à l'état d'équilibre sont considérés comme les nouveaux paramètres initiaux, et ce sont les résultats des huit années suivantes qui seront comparés (figure 10).

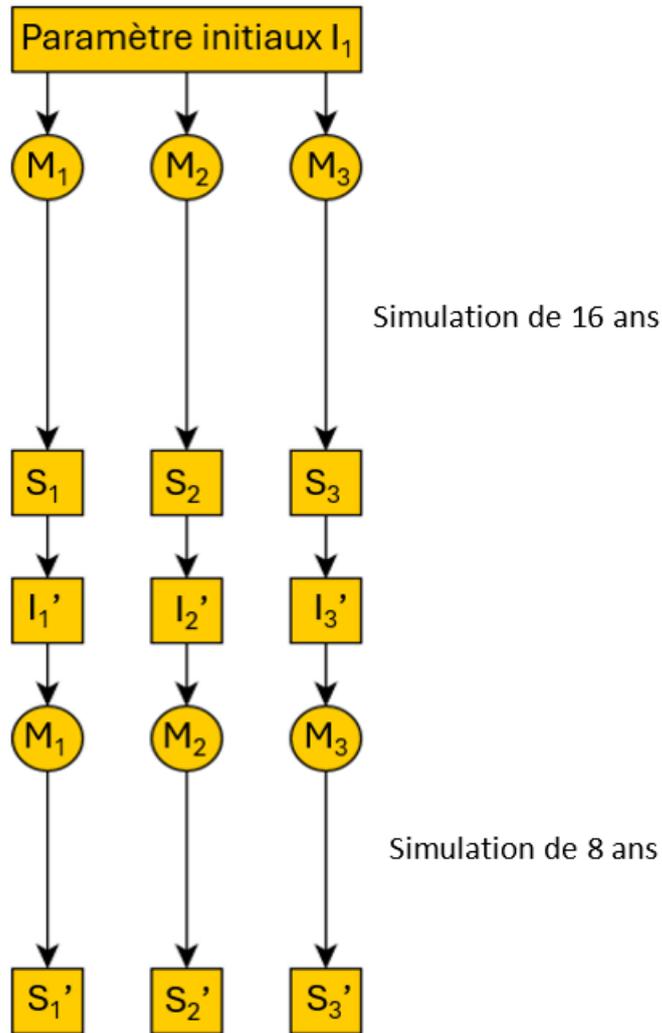


Figure 10: Schéma de la préparation des modèles

De la même manière que pour les racines, une "année type" va être créée afin de comparer, dans un premier temps, les biomasses et les croissances aériennes entre les trois modèles. Cette comparaison vise à évaluer les résultats des modèles, en tenant compte du fait que les données de ModeVege ont déjà été validées par plusieurs études expérimentales, comme mentionné précédemment. Ensuite, nous analyserons les différences observées entre les compartiments souterrains des couplages ModVege-SYMPHONY et ModVege-SYMPHONY-Lingra, en cherchant à comprendre les raisons de ces différences. De plus, on étudiera dans cette partie si le nouveau modèle respecte les hypothèses de SYMPHONY et répond au point de blocage évoqués par (Adam, 2023).

3 Résultat

3.1 Validation du Compartiment Racinaire

3.1.1 Biomasse Racinaire

La biomasse racinaire est estimée à environ 4000 kg/ha (Gibson & Newman, 2019). La figure 11 ci-dessous montre l'évolution de la biomasse racinaire dans notre système. La dynamique annuelle de ce compartiment est cohérente avec une forte augmentation lors du printemps. Cependant, la courbe varie entre $6,5t \cdot ha^{-1}$ et $7,5t \cdot ha^{-1}$, ce qui est largement supérieur aux données trouvées dans la bibliographie (Gibson & Newman, 2019).

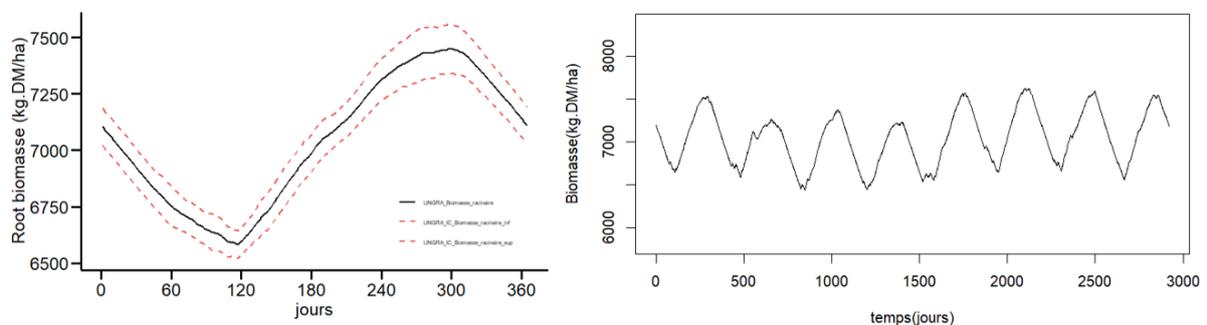


Figure 11: Biomasse racinaire d'une année "type" (à gauche) et sur l'ensemble de la simulation (à droite)

3.1.2 Shoot/Root Ratio

L'ordre de grandeur de notre compartiment racinaire n'est pas réaliste mais la dynamique de celui-ci reste tout de même cohérente. Nous allons maintenant analyser les valeurs et les comportements du ratio entre la biomasse aérienne et la biomasse racinaire. La figure 12 présente le *shoot/root* ratio lors d'une année « type » ainsi que sur l'ensemble de la simulation. Premièrement, on remarque que ce ratio varie entre 0.3 et 0.5 or d'après les études de 12 dans un système prairial réel il varie entre 1 et 3 . Cependant, on remarque une dynamique annuelle marquée avec une augmentation du ratio lors des périodes de fortes croissances des plantes comme au printemps et au début d'été.

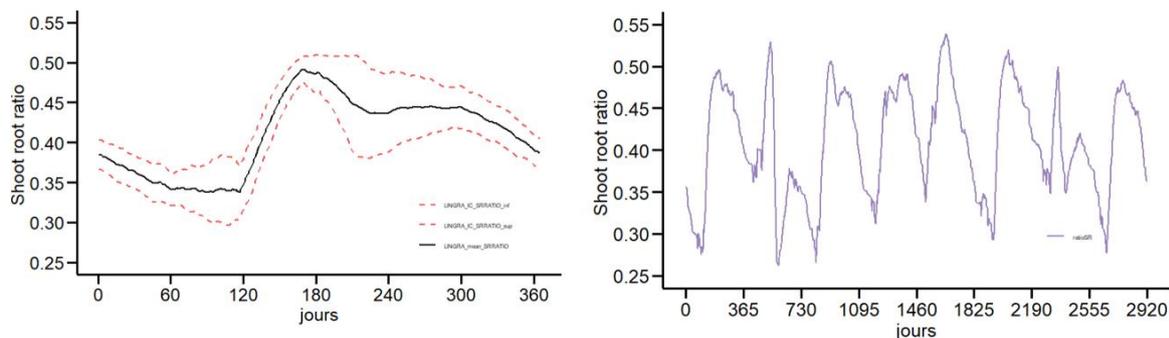


Figure 12 :Shoot-Root Ratio d'une année "type" (à gauche) et sur l'ensemble de la simulation (à droite)

De plus, il est rapporté dans xx que le ratio shoot-root (figure 13, en vert) est fortement impacté par les périodes de sécheresse durant lesquelles les plantes favorisent la croissance racinaire par rapport à la croissance aérienne. On s'attend donc à voir une diminution du ratio lors des périodes où les plantes sont en stress hydrique, et cela d'autant plus que le facteur d'allocation entre les compartiments aériens et racinaires de notre modèle repose sur la disponibilité en eau. Sur la figure 13 on s'aperçoit que, lors de la deuxième année de simulation, on a un effondrement du ratio qui n'est pas présent sur les autres années. Cette année a, en effet, été marquée par une forte sécheresse.

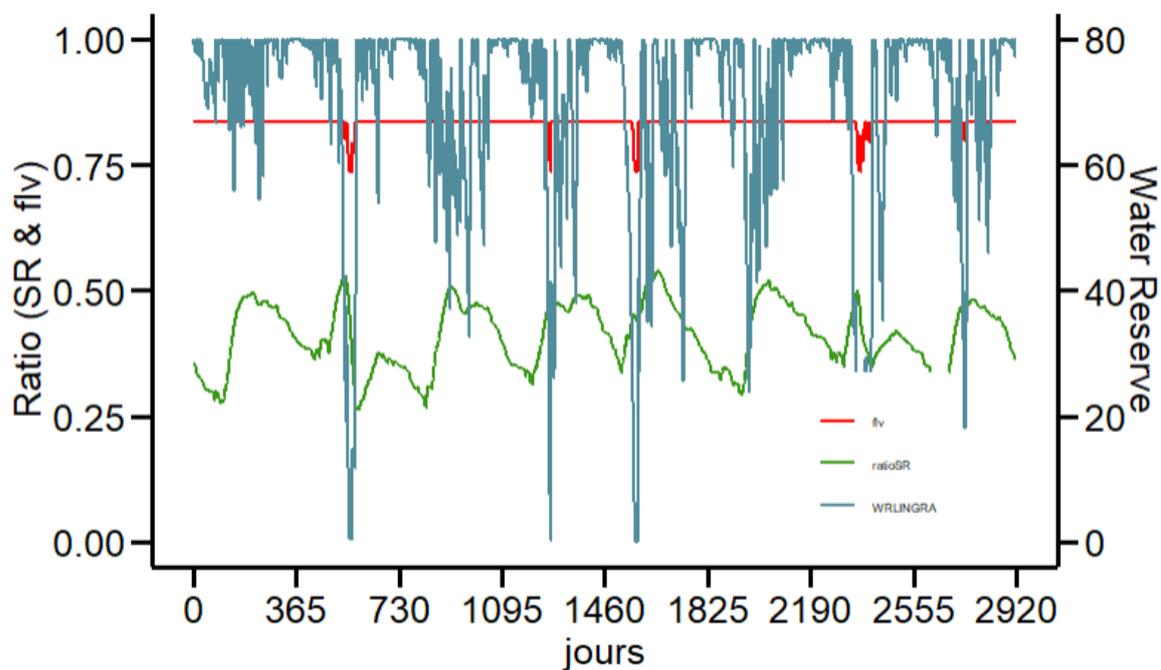


Figure 13 : Shoot/Root Ratio (vert), coefficient d'allocation au compartiment aérien (rouge) et réserve en eau de la prairie en mm.ha⁻¹(bleu) sur l'ensemble de la simulation

On remarque sur cette figure que lorsque la *Water Reserve* chute on a dans le même temps une diminution du facteur d'allocation (figure 13, en rouge) qui induit donc une augmentation de la croissance racinaire. En effet les pics de la courbe rouge correspondent à une chute dans le *Shoot/Root* ratio en vert.

Ainsi, notre compartiment racinaire présente des dynamiques cohérentes que ce soit dans la biomasse annuelle ou bien au niveau des réponses du *shoot-root* ratio aux facteurs environnementaux. En revanche, l'ordre de grandeur n'est pas du tout réaliste, la révision de la mortalité pourrait permettre d'améliorer la cohérence de notre modèle en ayant à l'équilibre une quantité de racine moindre. Notre hypothèse est que l'augmentation du *turn over* racinaire va induire une diminution de la biomasse racinaire à l'équilibre.

3.2 Analyse et comparaison de la biomasse aérienne

Dans un premier temps, nous allons comparer les biomasses aériennes de nos trois modèles (figure 14). On remarque que l'amplitude de ModVege est largement supérieure par rapport à celle des deux autres modèles. (Adam, 2023) avait obtenu des résultats similaires. Par ailleurs, les courbes du couplage ModVege-SYMPHONY et du couplage ModVege-SYMPHONY-Lingra semblent quasiment

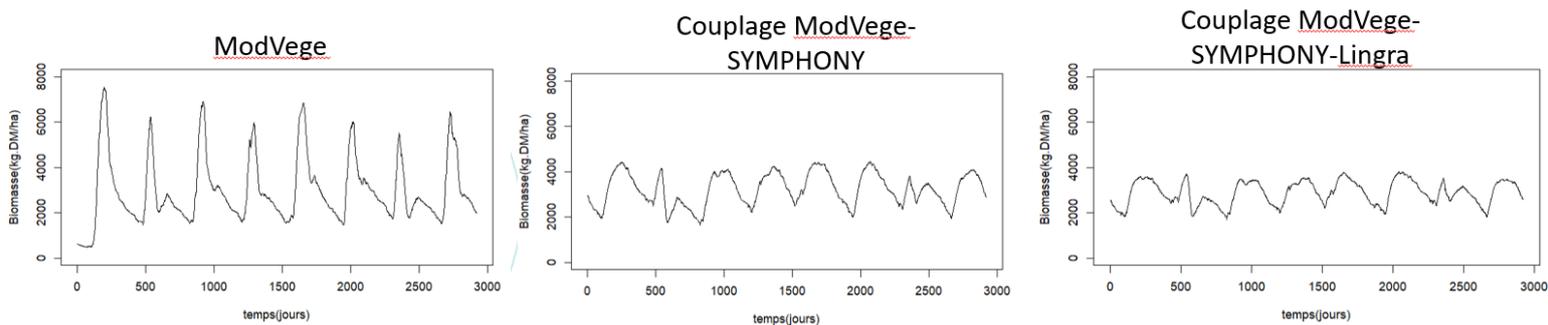


Figure 14 : Evolution de la biomasse aérienne sur l'ensemble de la simulation pour les 3 modèles

identiques. Le pic de biomasse lié à la forte croissance des plantes est fortement marqué figure 15.

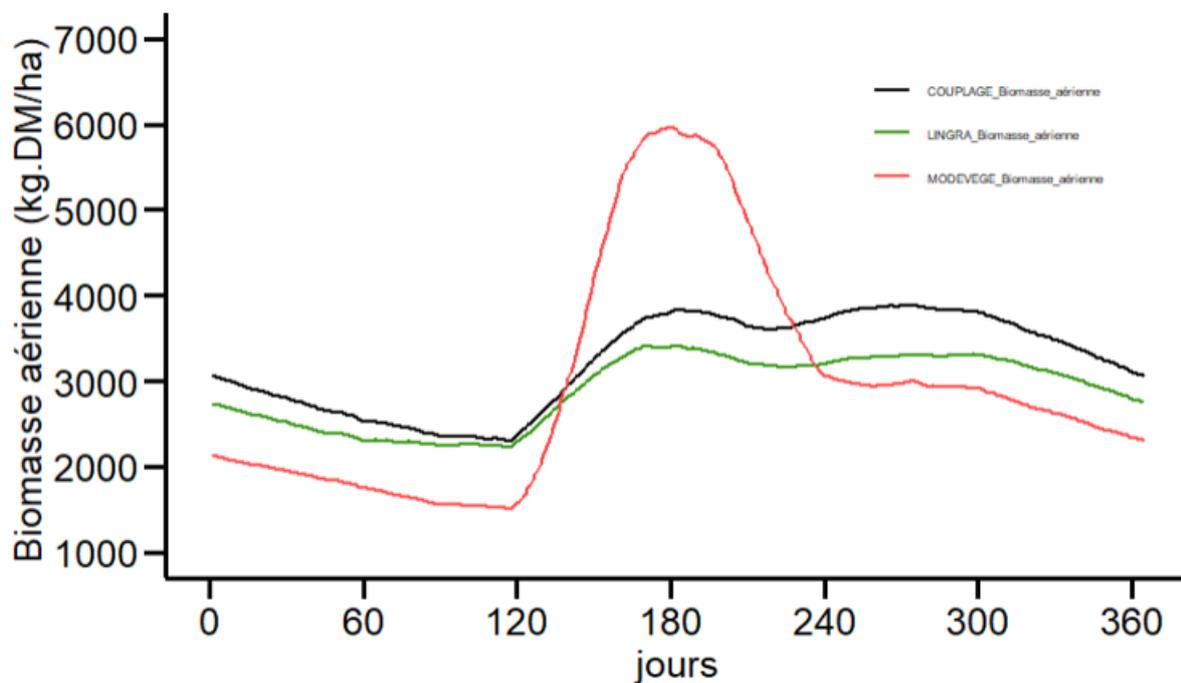


Figure 15: Biomasse aérienne d'une année "type" de ModeVege(Rouge), ModVege-Symphony(noir) et ModVege-SYMPHONY-Lingra(vert)

On remarque aussi que les courbes des deux modèles couplés sont similaires mais présentent un léger écart.

Les graphiques ci-dessus ne représentent que la biomasse présente à un instant T donc un stock à un moment particulier. C'est pourquoi nous allons maintenant nous attarder sur les flux d'entrées et de sorties de la biomasse aérienne soit la croissance, la respiration et l'abscission.

Pour comparer les croissances, nous avons cumulé à chaque pas de temps la valeur de la croissance du jour J avec la somme des croissances des jours précédents. Une forte pente indique une période de forte croissance. De même pour les pertes de biomasse une forte pente indique une période où il y a beaucoup d'abscission et/ou de respiration. Le graphique des pertes de biomasse représente en effet l'ensemble des sorties de biomasse aérienne soit le carbone respiré et le carbone absorbé voir schémas xxx. Enfin, la biomasse moyenne annuelle représente la biomasse moyenne présente durant toute une année. D'après la figure 16, on s'aperçoit que la croissance et les pertes de biomasse sont plus importantes dans ModVege, ce qui peut expliquer que malgré une croissance plus importante que celle du couplage ModVege-SYMPHONY on obtient une biomasse moyenne inférieure à ce dernier.

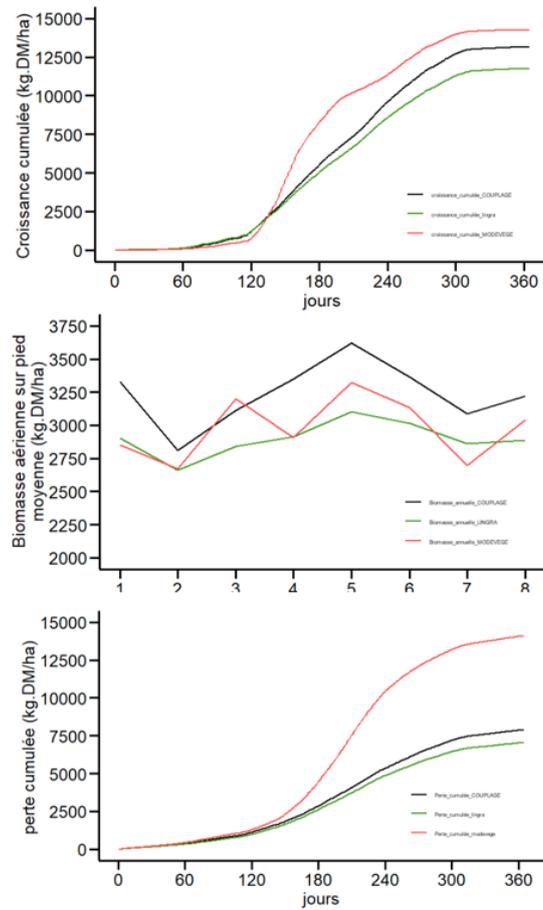


Figure 16 : Evolution des croissances aériennes cumulées, biomasse moyenne annuelle et sortie de croissance cumulée au cours d'une année "type"

Une des raisons qui pourraient expliquer l'écart de croissance entre nos couplages et ModVege est la disponibilité de l'azote qui vient limiter la croissance, c'est le facteur NI. Dans ModVege la limitation de l'azote est constante et fixée à 0.75 tandis que dans les couplages le ratio azote disponible /azote demandé est variable figure 17.

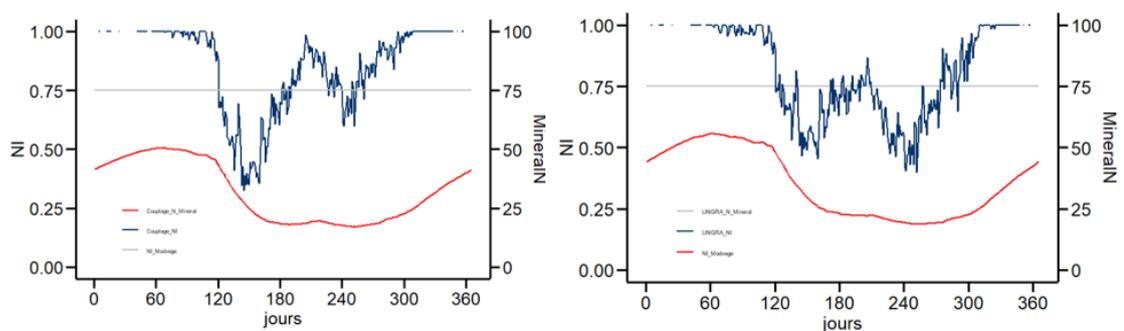


Figure 17: Nutrition Index (en bleu) du couplage ModVege-SYMPHONY (droite) et ModVege-SYMPHONY-Lingra (gauche), Pool d'azote minéral (rouge), Nutrition Index de ModVege (gris)

La courbe bleue représente le ratio entre l'azote disponible pour la plante et l'azote demandé par la plante. Une valeur de 1 signifie que la plante obtient autant d'azote qu'elle en a besoin pour satisfaire

sa croissance. S’il n’y a pas de demande, le facteur NI n’est pas défini. On voit sur ces graphiques que pour nos deux modèles, la disponibilité de l’azote est un facteur limitant important. En comparant, on peut observer que la limitation de ModVege est plus forte en début et fin d’année. Ainsi afin de pouvoir mieux comparer la disponibilité de l’azote de nos modèles avec le NI de ModVege, nous avons calculé un NI pondéré par la croissance si elle n’était pas limitée par l’azote équation n°12. De cette manière, on représentera mieux les cas où on a une forte limitation par l’azote mais que la demande est très faible et inversement les cas où même une petite limitation par l’azote influence grandement la biomasse car la croissance est très élevée.

$$NI \text{ pondéré} = \frac{\sum NI * Croissance \text{ non limitée par } N}{\sum Croissance \text{ non limitée par } N} \quad (12)$$

	ModVege	ModVege-SYMPHONY	ModVege-SYMPHONY - Lingra
NI pondéré =	0,75	0,61	0,59

Figure 182: Tableau des NI pondéré par la croissance des 3 modèles

Le NI de ModVege est donc de manière générale supérieur à ceux des modèles figure 18. Cela explique l’importante différence entre les croissances de nos modèles couplés et ModVege. Cependant, le NI pondéré des deux modèles est presque similaire alors que l’on a une variation significative des valeurs de la croissance aérienne figure 16. Notre hypothèse est que le facteur SEA que nous avons supprimé dans le couplage ModVege-SYMPHONY-Lingra était responsable de la croissance racinaire et du processus de remobilisation des réserves. Nous avons implémenté la croissance racinaire mais le processus de remobilisation des réserves, qui favorisent la croissance lors des fortes périodes de croissance, n’est pas présent. Cela pourrait expliquer l’écart de croissance observé dans nos données. Maintenant que nous avons vu les flux de biomasse concernant le compartiment aérien, nous allons nous attarder sur les flux au sein du sol.

3.3 Dynamique microbienne et comportement du sol

Dans cette partie sont présentées les comportements et valeurs des compartiments souterrains des deux couplages (ModVege-SYMPHONY et ModVege-SYMPHONY-Lingra) lors d’une année « type ». Ainsi, lorsque l’on compare les ratios entre les différents groupes microbiens figure 19, on s’aperçoit que pour les deux modèles, les courbes sont relativement similaires. Pour rappel, nos modèles sont basés sur la séparation des microbes du sol selon leur fonction, d’un côté les SOM builders qui décomposent de la matière organique fraîches (FOM) mais sont incapables de décomposer la matière organique stable (SOM) et d’un autre côté, les SOM decomposers qui eux peuvent décomposer la SOM.

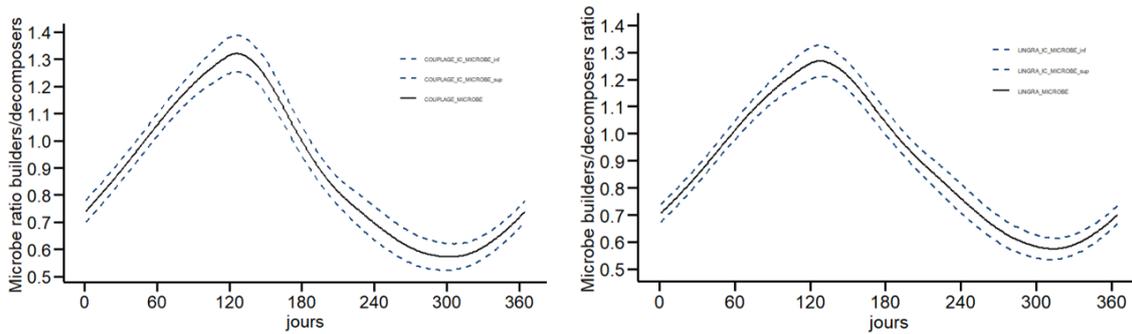


Figure 19: Evolution des ratios builders/decomposers sur une année "type" pour ModVege-SYMPHONY- (gauche) et ModVege-SYMPHONY-Lingra (droite)

En comparant les ratios microbiens avec l'azote minéral et la croissance des plantes qui représente la demande en azote figure 20, on s'aperçoit que le moment où l'azote minéral chute correspond non seulement au moment de forte croissance des plantes mais aussi à une chute du ratio builders/decomposers. Cela signifie une augmentation de l'abondance relative des microbes décomposer de la SOM qui peuvent minéraliser l'azote organique du sol.

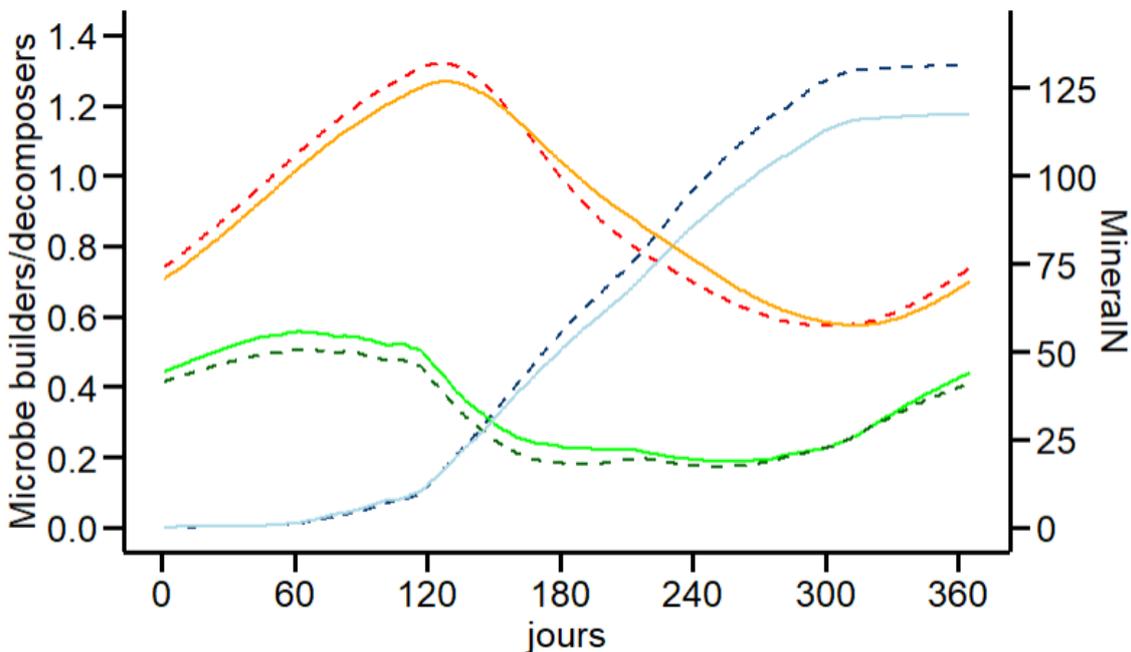


Figure 20: Ratio microbien (rouge et orange), azote minérale (vert et vert foncé) et croissance (bleu et bleu foncé) des modèles ModVege-SYMPHONY (traits en pointillés) et ModVege-SYMPHONY-Lingra (traits pleins)

On voit ainsi que le système réagit à la diminution de l'azote en augmentant la population relative de microbes pouvant apporter de l'azote minéral. Cependant, on remarque que la courbe de ce dernier n'augmente qu'en fin d'année ce qui correspond à la période où les plantes n'ont plus une demande élevée en azote minérale. On peut donc s'interroger sur la réactivité de notre système. C'est un des points que nous allons aborder dans les perspectives à venir du modèle.

4 Perspectives et discussion

4.1 Mobilisation des réserves

Nous avons émis l'hypothèse que la différence de croissance observée entre les modèles ModVege-SYMPHONY-Lingra et ModVege-SYMPHONY est due à la suppression du facteur saisonnier SEA. En effet, lors de la préparation du couplage avec l'intégration du compartiment racinaire, ce facteur a été retiré car il était considéré comme une contrainte compensatoire à l'absence de système racinaire. Nous pensons cependant que ce facteur contribue également à la remobilisation des réserves, favorisant ainsi une croissance plus soutenue. Une piste d'amélioration serait donc d'ajouter un nouveau processus au modèle ModVege-SYMPHONY-Lingra dans le compartiment représentant la plante, permettant la remobilisation des réserves pour compenser les limitations en azote pendant les périodes de forte croissance.

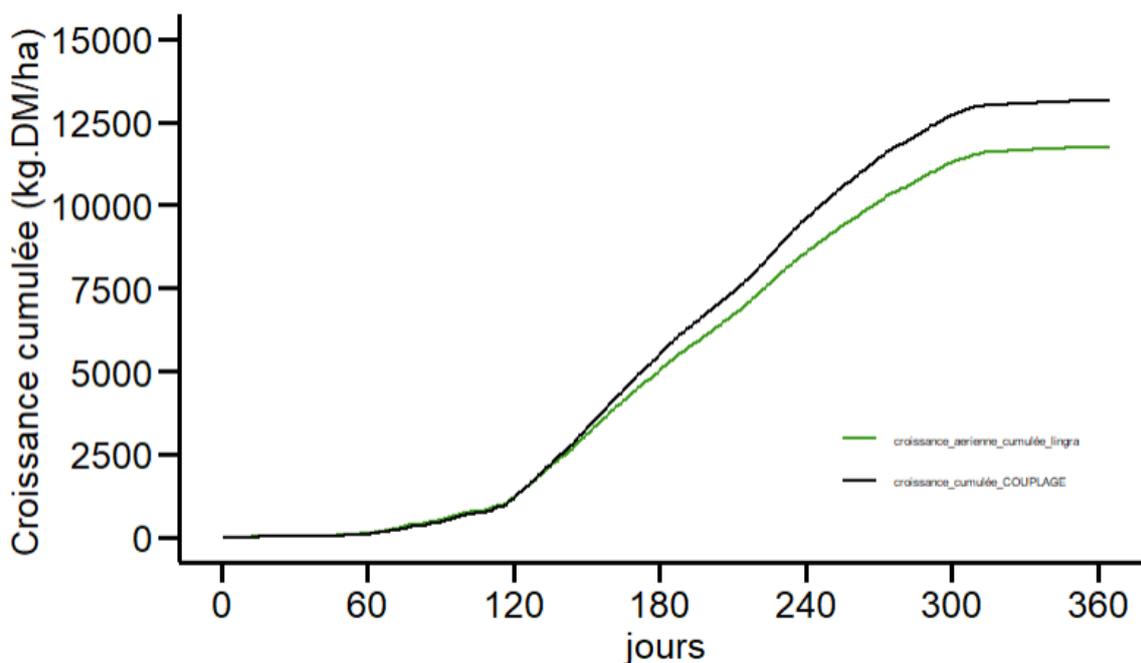


Figure 21: Croissance cumulée des modèles ModVege-SYMPHONY (noir) et ModVege-SYMPHONY-Lingra (vert) durant une année "type"

4.2 Amélioration du compartiment racinaire

Afin d'étudier les variations de la biomasse racinaire nous avons analysé le comportement du modèle lorsque l'on modifie de manière totalement empirique le coefficient d'allocation et le taux de mortalité des racines figure 22.

X	Coeff partage racine/aérien - 10%	Coeff partage racine/aérien	Coeff partage racine/aérien +10%
Taux de renouvellement des racines – 2ans	0.001369863 0.6615	0.001369863 0.735	0.001369863 0.8085
Taux de renouvellement des racines – 3 ans	0.000913 0.6615	0.000913 0.735	0.000913 0.8085
Taux de renouvellement des racines – 4 ans	0.0006849315 0.6615	0.0006849315 0.735	0.0006849315 0.8085

Figure 22 : Tableau de simulation du taux de mortalité et du coefficient de partage entre les compartiments aérien et racinaire

Pour l'analyse de ces résultats les graphiques suivants sont construits de la sorte :

Les courbes bleues en trait plein, ainsi que les courbes vertes et oranges en pointillées représentent respectivement les temps de résidence des racines de 2ans, 3 ans et 4 ans. Dans chacun des cas, la courbe la plus foncée représente le modèle avec une augmentation du coefficient d'allocation à la partie aérienne de 10%. A l'inverse, la courbe avec la couleur la plus claire représente le modèle initial, la dernière courbe représente les résultats du modèle avec un coefficient d'allocation diminué de 10%. On constate que le coefficient de partage et le taux de mortalité impactent tous deux la biomasse racinaire sur une année type. D'après la figure 23, la quantité de racine à l'équilibre est fortement influencée par le temps de résidence des racines dans le sol. On a ainsi une biomasse racinaire à l'équilibre avoisinant le $3t.ha^{-1}$ avec un temps de résidence de 2 ans contre $8t.ha^{-1}$ avec un temps de résidence de 4 ans soit plus du double. La biomasse aérienne quant à elle n'est impactée uniquement par le coefficient de partage avec une amplitude de $1t.ha^{-1}$.

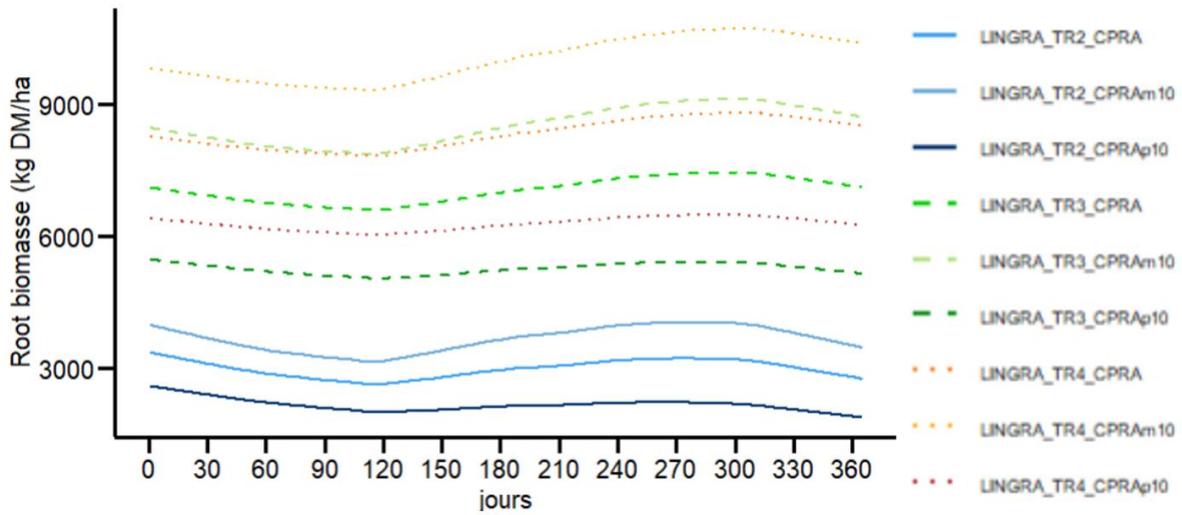


Figure 23: Biomasse racinaire en fonction du coefficient d'allocation et du taux de mortalité des racines

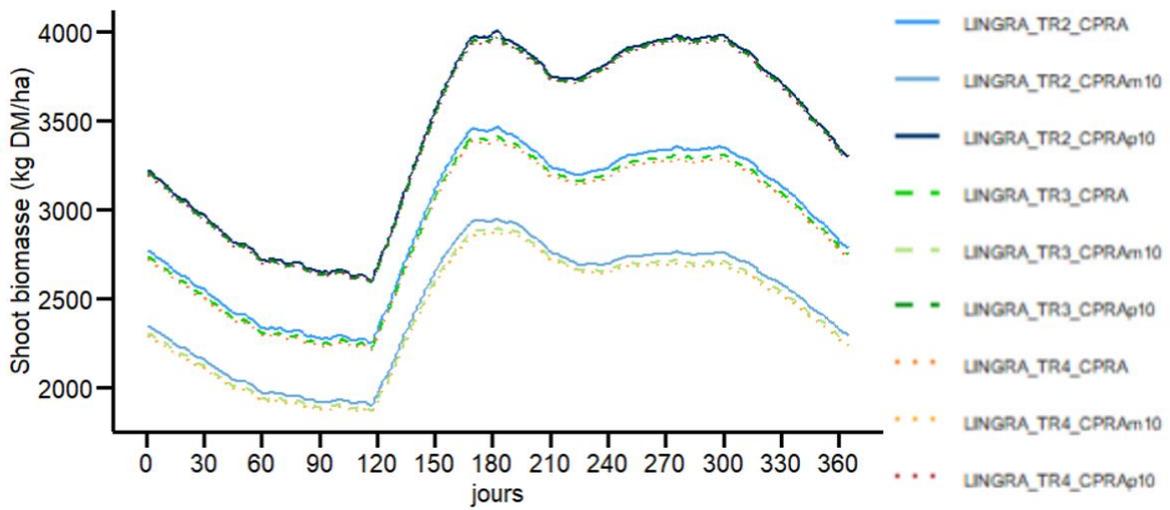


Figure 24: Biomasse aérienne en fonction du coefficient d'allocation et du taux de mortalité des racines

On a ensuite analysé l'effet de ces changements sur la FOM et le *pool* de minéral N. Il apparaît que la modification du taux de mortalité racinaire et le coefficient de partage n'affectent pas les stocks d'azote minéral figure 26. Le stock de FOM lui est légèrement affecté figure 25.

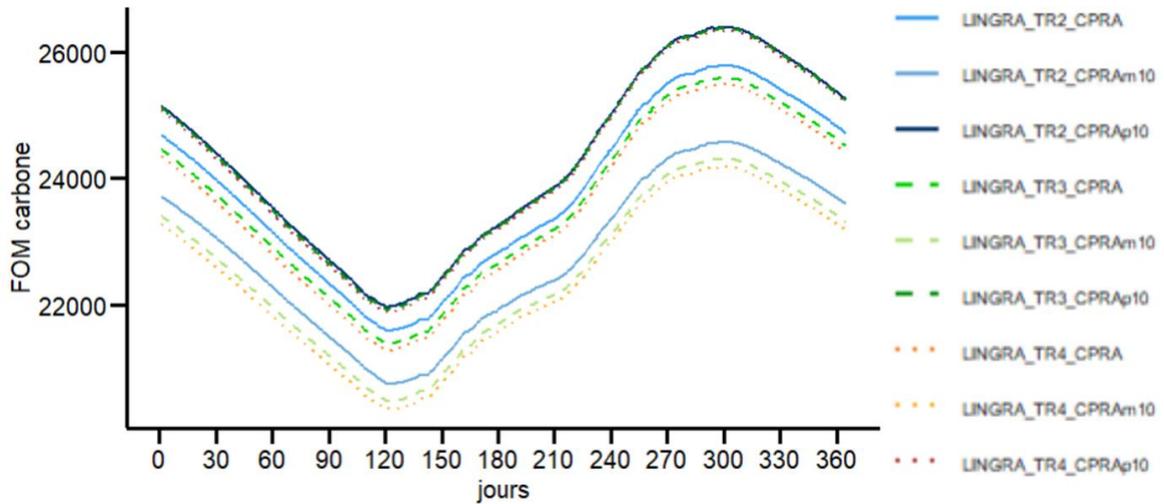


Figure 25: Stock de FOM en fonction du coefficient d'allocation et du taux de mortalité des racines

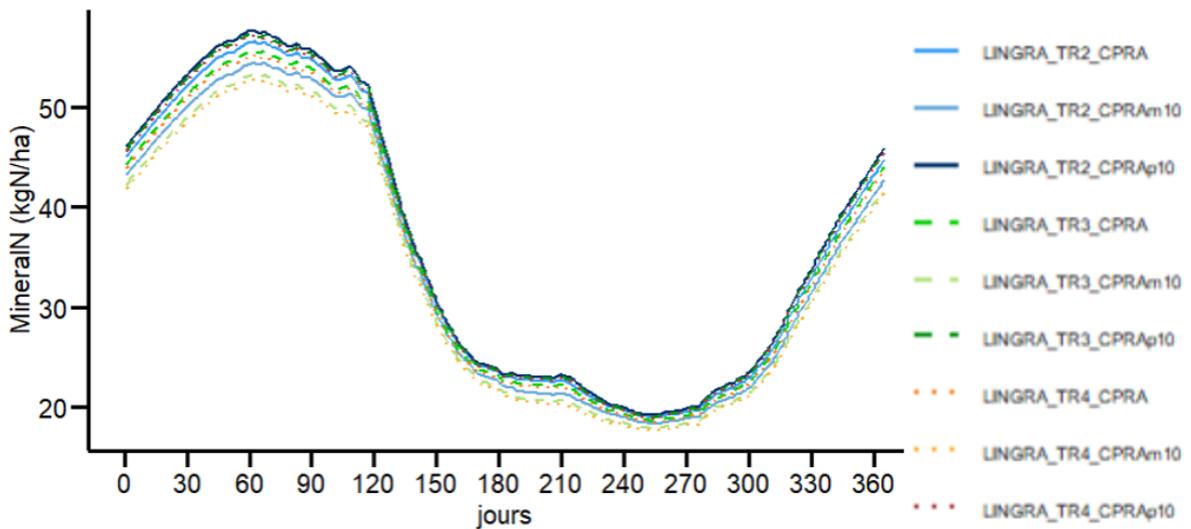


Figure 26: Stocks d'azote minéral en fonction du coefficient d'allocation et du taux de mortalité des racines

La modification du coefficient de partage vient donc affecter Les biomasses aériennes, racinaires et modifie légèrement la quantité de FOM dans le système. Le taux de mortalité lui n'affecte que la biomasse racinaire. La différence entre la biomasse racinaire observé et celle simulé par notre modèle peut être réduite en modifiant le taux de mortalité. A long termes, la mortalité des racines devra être réévaluée pour intégrer une mortalité variable et un vieillissement des racines. La nature des racines influence aussi leur C/N et leur temps de résidence dans le sol.

4.3 Paramétrage de SYMPHONY

On constate un écart significatif d'amplitude entre le pic de biomasse et de croissance de ModVege en comparaison avec ceux du COUPLAGE et de Lingra. Cet écart provient visiblement de l'incapacité de nos modèles à fournir l'azote minéral nécessaire à la bonne croissance des plantes. Dans ces deux modèles, les plantes sont fournies en azote grâce au compartiment MineralN, l'ensemble des compartiments sous-terrain sont régis par les processus de SYMPHONY. Dans sa conception, SYMPHONY a été paramétré à l'état d'équilibre du système avec une croissance végétale monotone. Or, dans nos modèles, cette demande évolue grandement au cours de l'année. Une piste d'amélioration du modèle couplé avec Lingra est la re-paramétrisation du sub-model SYMPHONY. En raison de la complexité relative du modèle et du manque de temps disponible, certaines analyses n'ont pas pu être réalisées.

Comme étudié précédemment, les deux modèles couplés peinent à fournir de l'azote pour la plante. Dans le but de favoriser la minéralisation, on peut envisager la modification des paramètres de SYMPHONY et ainsi espérer avoir des courbes de croissance similaires à celles de ModVege, cependant, il ne faut pas oublier de comparer ces données avec des données expérimentales. En effet, il faut analyser la bibliographie pour en déduire des temps de réaction et des valeurs de limitations par l'azote moyen.

4.4 Impact de la gestion

Durant ce stage, nous avons analysé les données de modèles dans le cadre d'une prairie avec un traitement dit d'abandon, c'est-à-dire une prairie non fertilisée et non fauchée ou pâturée. Il serait intéressant alors d'analyser la réponse du modèle ModVege-SYMPHONY-Lingra notamment la réponse des racines en période de fauche ou l'impact de la fertilisation sur celle-ci.

4.5 Comparaison à ModVege

Pour l'exploitation de ces résultats, nous avons comparé les biomasses et croissances aériennes des 3 modèles entre eux en prenant comme référence ModVege car ces données ont déjà été validées dans le passé (Bittar et al., 2018; Calanca et al., 2016b; Jouven et al., 2006d). Cependant il serait intéressant de comparer directement les données issues de nos modèles couplés avec des données expérimentales dans la mesure où ModVege a été validé dans des conditions particulières qui sont celles d'une prairie fertilisée et fauchée, or nous l'avons exploité ici dans le cadre d'une prairie à l'abandon.

Conclusion

Pour conclure, ce travail a permis d'intégrer un tout nouveau compartiment au sein d'un modèle déjà existant.

De nouveaux flux et stocks associés fonctionnent correctement en interaction avec les autres compartiments du modèle. Nous avons pu identifier et expliquer un des points de blocages du modèle lié à la disponibilité de l'azote. Bien que plusieurs paramètres, comme le taux de mortalité racinaire, nécessitent encore d'être ajustés pour affiner la précision des résultats, notre étude constitue une avancée notable dans la modélisation de ces processus.

Ce travail permet d'entrevoir de nombreuses perspectives d'amélioration dans la compréhension de l'impact des différents processus comme la mobilisation des réserves ou la réactivité d'un système d'interaction entre plantes et microbes pour pallier à de potentielles carences en azote.

Pour renforcer la validité de nos simulations, il est impératif de croiser nos données avec des observations expérimentales. Une telle validation permettra de consolider notre approche et d'identifier les aspects à perfectionner.

En outre, l'intégration des racines dans le modèle nous rapproche de notre objectif final : simuler l'effet de la diversité végétale sur les interactions trophiques du carbone et de l'azote dans l'écosystème prairial.

Ce travail pourrait à terme ouvrir de nouvelles voies pour explorer le rôle de la diversité végétale dans d'autres écosystèmes ou sous d'autres contraintes environnementales, contribuant ainsi à une gestion plus durable des écosystèmes agricoles.

Bibliographie

- Adam, L. (2023). Conception d'un modèle prototype pour l'étude de la productivité et de la séquestration du carbone en lien avec la diversité dans les prairies permanentes : Le cas de la dynamique interannuelle légumineuses/graminées (p. 55 p.) [Other, Université de Rennes 1]. <https://hal.inrae.fr/hal-04225254>
- Amato, M. T., & Giménez, D. (2022). Quantifying root turnover in grasslands from biomass dynamics : Application of the growth-maintenance respiration paradigm and re-analysis of historical data. *Ecological Modelling*, 467, 109940. <https://doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2022.109940>
- Amiaud, B. B., & Carrère, P. P. (2012). La multifonctionnalité de la prairie pour la fourniture de services écosystémiques.
- Anderson, L. J. (2011). Aboveground-belowground linkages : Biotic interactions, ecosystem processes, and global change. *Eos, Transactions American Geophysical Union*, 92(26), 222-222. <https://doi.org/10.1029/2011EO260011>
- Bardgett, R. D., Mommer, L., & De Vries, F. T. (2014). Going underground : Root traits as drivers of ecosystem processes. *Trends in Ecology & Evolution*, 29(12), Article 12. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2014.10.006>
- Bausenwein, U., Millard, P., & Raven, J. A. (2001). Remobilized old-leaf nitrogen predominates for spring growth in two temperate grasses. *New Phytologist*, 152(2), 283-290. <https://doi.org/10.1046/j.0028-646X.2001.00262.x>
- Bengtsson, J., Bullock, J. M., Egoh, B., Everson, C., Everson, T., O'Connor, T., O'Farrell, P. J., Smith, H. G., & Lindborg, R. (2019). Grasslands—More important for ecosystem services than you might think. *Ecosphere*, 10(2), e02582. <https://doi.org/10.1002/ecs2.2582>
- Bernard, L., Basile-Doelsch, I., Derrien, D., Fanin, N., Fontaine, S., Guenet, B., Karimi, B., Marsden, C., & Maron, P. (2022). Advancing the mechanistic understanding of the priming effect on soil organic matter mineralisation. *Functional Ecology*, 36(6), 1355-1377. <https://doi.org/10.1111/1365-2435.14038>

- Bingeman, C. W., Varner, J. E., & Martin, W. P. (1953). The Effect of the Addition of Organic Materials on the Decomposition of an Organic Soil. *Soil Science Society of America Journal*, 17(1), 34-38. <https://doi.org/10.2136/sssaj1953.03615995001700010008x>
- Bittar, A., Meisser, M., Mosimann, E., & Calanca, P. (2018). Simulation of grass growth and pasture yields with ModVege. *Agrarforschung Schweiz*, 9, 186-191.
- Bonan, G. B. (2008). Forests and Climate Change : Forcings, Feedbacks, and the Climate Benefits of Forests. *Science*, 320(5882), 1444-1449. <https://doi.org/10.1126/science.1155121>
- Calanca, P., Deléglise, C., Martin, R., Carrère, P., & Mosimann, E. (2016a). Testing the ability of a simple grassland model to simulate the seasonal effects of drought on herbage growth. <https://nextcloud.inrae.fr/apps/files/?dir=/couplageCycleSolPlante/bibliographie&openfile=137633093>
- Calanca, P., Deléglise, C., Martin, R., Carrère, P., & Mosimann, E. (2016b). Testing the ability of a simple grassland model to simulate the seasonal effects of drought on herbage growth. <https://nextcloud.inrae.fr/apps/files/?dir=/couplageCycleSolPlante/bibliographie&openfile=137633093>
- Cattan, A. (2014). La préservation des prairies dans la PAC : Les raisons d'une illusion. *Le Courrier de l'environnement de l'INRA*, 64(64), 91-104.
- Chambre Agriculture Occitanie. (2022). Les matières organiques du sol.
- Christensen, B. T. (1995). Carbon in Primary and Secondary Organomineral Complexes. In *Structure and Organic Matter Storage in Agricultural Soils*. CRC Press.
- Coleman, K., & Jenkinson, D. S. (1996). RothC-26.3—A Model for the turnover of carbon in soil. In D. S. Powlson, P. Smith, & J. U. Smith (Éds.), *Evaluation of Soil Organic Matter Models* (p. 237-246). Springer. https://doi.org/10.1007/978-3-642-61094-3_17
- Cruz, P., Duru, M., Therond, O., Theau, J., Ducourtieux, C., Jouany, C., Khaled, R., & Ansquer, P. (2002). Une nouvelle approche pour caractériser les prairies naturelles et leur valeur d'usage. *Fourrages*, 172, 335-354.

- Csàki, C. (1985). Simulation and systems analysis in agriculture.
- Darrah, P. R., Jones, D. L., Kirk, G. J. D., & Roose, T. (2006). Modelling the rhizosphere : A review of methods for 'upscaling' to the whole-plant scale. *European Journal of Soil Science*, 57(1), 13-25. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2389.2006.00786.x>
- Delattre, P., & Tellier, M. (1979). Elaboration et justification des modèles.
- Dixon, A. P., Faber-Langendoen, D., Josse, C., Morrison, J., & Loucks, C. J. (2014). Distribution mapping of world grassland types. *Journal of Biogeography*, 41(11), 2003-2019. <https://doi.org/10.1111/jbi.12381>
- Díaz, S., & Cabido, M. (2001). Vive la différence : Plant functional diversity matters to ecosystem processes. *Trends in Ecology & Evolution*, 16(11), 646-655. [https://doi.org/10.1016/S0169-5347\(01\)02283-2](https://doi.org/10.1016/S0169-5347(01)02283-2)
- Djedi, T. (2021). Effet de la diversité générationnelle sur le besoin en espaces verts. L'indice de Shannon outil de lecture, de mesure et d'évaluation. *urbe. Revista Brasileira de Gestão Urbana*, 13, e20200037. <https://doi.org/10.1590/2175-3369.012.e20200037>
- Eisenhauer, N., Schielzeth, H., Barnes, A. D., Barry, K. E., Bonn, A., Brose, U., Bruehlheide, H., Buchmann, N., Buscot, F., Ebeling, A., Ferlian, O., Freschet, G. T., Giling, D. P., Hättenschwiler, S., Hillebrand, H., Hines, J., Isbell, F., Koller-France, E., König-Ries, B., ... Jochum, M. (2019). Chapter One—A multitrophic perspective on biodiversity–ecosystem functioning research. In N. Eisenhauer, D. A. Bohan, & A. J. Dumbrell (Éds.), *Advances in Ecological Research* (Vol. 61, p. 1-54). Academic Press. <https://doi.org/10.1016/bs.aecr.2019.06.001>
- Fontaine, S., Mariotti, A., & Abbadie, L. (2003). The priming effect of organic matter : A question of microbial competition? *Soil Biology and Biochemistry*, 35(6), 837-843. [https://doi.org/10.1016/S0038-0717\(03\)00123-8](https://doi.org/10.1016/S0038-0717(03)00123-8)
- Fornara, D., Wasson, E., Christie, P., & Watson, C. (2016). Long-term nutrient fertilization and the carbon balance of permanent grassland : Any evidence for sustainable intensification? *Biogeosciences Discussions*, 13, 1-17. <https://doi.org/10.5194/bg-13-4975-2016>

- Gac, A., Dollé, J.-B., Gall, A. L., Klumpp, K., Tallec, T., Mousset, J., Eglin, T., & Bispo, A. (2020). Le stockage de carbone par les prairies.
- Gibson, D. J., & Newman, J. A. (2019). Grasslands and climate change : An overview. In D. J. Gibson & J. A. Newman (Éds.), *Grasslands and Climate Change* (p. 3-18). Cambridge University Press.
<https://doi.org/10.1017/9781108163941.003>
- Gosling, P., Parsons, N., & Bending, G. D. (2013). What are the primary factors controlling the light fraction and particulate soil organic matter content of agricultural soils? *Biology and Fertility of Soils*, 49(8), 1001-1014. <https://doi.org/10.1007/s00374-013-0791-9>
- Grosjean, P., Engels, G., & Conotte, R. (2024). 2.5 Modèle empirique et mécaniste | Science des données biologiques II. <https://wp.sciviews.org/sdd-umons2-2022/mod%C3%A8le-empirique-et-m%C3%A9caniste.html>
- Gross, N., Bloor, J. M. G., Louault, F., Maire, V., & Soussana, J.-F. (2009a). Effects of land-use change on productivity depend on small-scale plant species diversity. *Basic and Applied Ecology*, 10(8), Article 8. <https://doi.org/10.1016/j.baae.2009.09.001>
- Gross, N., Bloor, J. M. G., Louault, F., Maire, V., & Soussana, J.-F. (2009b). Effects of land-use change on productivity depend on small-scale plant species diversity. *Basic and Applied Ecology*, 10(8), 687-696. <https://doi.org/10.1016/j.baae.2009.09.001>
- Guillaume. (2020, juin 8). Les indices de diversité en écologie des écosystèmes. Louernos Nature. <https://louernos-nature.fr/indices-de-diversite-ecologie-ecosystemes/>
- Herfurth, D. (2015). Impact des pratiques de gestion sur le stockage du carbone dans le sol des écosystèmes prairiaux (p. 203 p.) [Phdthesis, Université Blaise Pascal (Clermont Ferrand 2)]. <https://hal.inrae.fr/tel-02801938>
- Hooper, D. U., Bignell, Brown, Brussard, Dangerfield, Wall, Wardle, D. A., Giller, Lavelle, Van der Putten, De Rooter, Rusek, Silver, Tiedje, & Wolters. (2000). Interactions between Aboveground and Belowground Biodiversity in Terrestrial Ecosystems : Patterns,

Mechanisms, and Feedbacks | BioScience | Oxford Academic.

<https://academic.oup.com/bioscience/article/50/12/1049/222941>

- Hooper, D. U., Chapin III, F. S., Ewel, J. J., Hector, A., Inchausti, P., Lavorel, S., Lawton, J. H., Lodge, D. M., Loreau, M., Naeem, S., Schmid, B., Setälä, H., Symstad, A. J., Vandermeer, J., & Wardle, D. A. (2005). Effects of Biodiversity on Ecosystem Functioning : A Consensus of Current Knowledge. *Ecological Monographs*, 75(1), 3-35. <https://doi.org/10.1890/04-0922>
- Hooper, D. U., Chapin III, F. S., Hector, A., Ewel, J. J., Inchausti, P., Lavorel, S., Lawton, J. H., Lodge, D. M., Loreau, M., Naeem, S., Schmid, B., Setälä, H., Symstad, A. J., Vandermeer, J., & Wardle, D. A. (2005). EFFECTS OF BIODIVERSITY ON ECOSYSTEM FUNCTIONING: A CONSENSUS OF CURRENT KNOWLEDGE - Hooper—2005—*Ecological Monographs*—Wiley Online Library. <https://esajournals.onlinelibrary.wiley.com/doi/abs/10.1890/04-0922>
- Hooper, D. U., & Vitousek, P. M. (1997). The Effects of Plant Composition and Diversity on Ecosystem Processes. *Science*, 277(5330), 1302-1305. <https://doi.org/10.1126/science.277.5330.1302>
- Hungate, B. A., Barbier, E. B., Ando, A. W., Marks, S. P., Reich, P. B., van Gestel, N., Tilman, D., Knops, J. M. H., Hooper, D. U., Butterfield, B. J., & Cardinale, B. J. (2017). The economic value of grassland species for carbon storage. *Science Advances*, 3(4), e1601880. <https://doi.org/10.1126/sciadv.1601880>
- Jenkinson, D. S., & Rayner, J. H. (1977). THE TURNOVER OF SOIL ORGANIC MATTER IN SOME OF THE ROTHAMSTED CLASSICAL EXPERIMENTS. *Soil Science*, 123(5), 298.
- Jones, D. L., Nguyen, C., & Finlay, R. D. (2009). Carbon flow in the rhizosphere : Carbon trading at the soil–root interface. *Plant and Soil*, 321(1), 5-33. <https://doi.org/10.1007/s11104-009-9925-0>
- Jones, M. B., & Donnelly, A. (2004). Carbon sequestration in temperate grassland ecosystems and the influence of management, climate and elevated CO₂. *New Phytologist*, 164(3), 423-439. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2004.01201.x>

- Jouven, M., Carrère, P., & Baumont, R. (2006a). Model predicting dynamics of biomass, structure and digestibility of herbage in managed permanent pastures. 1. Model description. *Grass and Forage Science*, 61(2), Article 2. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2494.2006.00515.x>
- Jouven, M., Carrère, P., & Baumont, R. (2006b). Model predicting dynamics of biomass, structure and digestibility of herbage in managed permanent pastures. 1. Model description. *Grass and Forage Science*, 61(2), 112-124. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2494.2006.00515.x>
- Jouven, M., Carrère, P., & Baumont, R. (2006c). Model predicting dynamics of biomass, structure and digestibility of herbage in managed permanent pastures. 2. Model evaluation. *Grass and Forage Science*, 61(2), Article 2. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2494.2006.00517.x>
- Jouven, M., Carrère, P., & Baumont, R. (2006d). Model predicting dynamics of biomass, structure and digestibility of herbage in managed permanent pastures. 2. Model evaluation. *Grass and Forage Science*, 61(2), 125-133. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2494.2006.00517.x>
- Kumada, K. (1988). *Chemistry of Soil Organic Matter*. Elsevier.
- Kuzyakov, Y., & Domanski, G. (2000). Carbon Input by Plants into the Soil. Review. *Journal of Plant Nutrition and Soil Science*, 163, 421-431. [https://doi.org/10.1002/1522-2624\(200008\)163:43.O.CO;2-R](https://doi.org/10.1002/1522-2624(200008)163:43.O.CO;2-R)
- Laureto, L. M. O., Cianciaruso, M. V., & Samia, D. S. M. (2015). Functional diversity : An overview of its history and applicability. *Natureza & Conservação*, 13(2), 112-116. <https://doi.org/10.1016/j.ncon.2015.11.001>
- Lohier, T., Jabot, F., Meziane, D., Shipley, B., Reich, P. B., & Deffuant, G. (2014). Explaining ontogenetic shifts in root–shoot scaling with transient dynamics. *Annals of Botany*, 114(3), 513-524. <https://doi.org/10.1093/aob/mcu128>
- 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). Biodiversity and Ecosystem Functioning : Current Knowledge and Future Challenges. *Science*, 294(5543), 804-808. <https://doi.org/10.1126/science.1064088>

- Louis, B., Maron, P.-A., Viaud, V., Leterme, P., & Menasseri-Aubry, S. (2016). Soil C and N models that integrate microbial diversity. *Environmental Chemistry Letters*, 14.
<https://doi.org/10.1007/s10311-016-0571-5>
- Maire, V. (2009). Des traits des graminées au fonctionnement de l'écosystème prairial : Une approche de modélisation mécaniste [Phdthesis, Université Blaise Pascal - Clermont-Ferrand II ; Université d'Auvergne - Clermont-Ferrand I]. <https://theses.hal.science/tel-00725487>
- Manzoni, S., & Porporato, A. (2009). Soil carbon and nitrogen mineralization : Theory and models across scales. *Soil Biology and Biochemistry*, 41(7), 1355-1379.
<https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2009.02.031>
- Mauchamp, L., Gillet, F., Mouly, A., & Badot, P.-M. (2012). IV. Les services écosystémiques des prairies. In *Les prairies : Biodiversité et services systémiques* (p. 61-82). Presses universitaires de Franche-Comté. <https://doi.org/10.4000/books.pufc.12917>
- Ministère de la transition énergétique. (2023). Panorama mondial des émissions de GES. Chiffres clés du climat 2023. <https://www.statistiques.developpement-durable.gouv.fr/edition-numerique/chiffres-cles-du-climat-2023/5-panorama-mondial-des-emissions-de.php>
- Mokany, Raison, & Prokushkin. (2005). *Global Change Biology | Environmental Change Journal | Wiley Online Library*. <https://onlinelibrary.wiley.com/doi/10.1111/j.1365-2486.2005.001043.x>
- Ostle, N. J., Smith, P., Fisher, R., Ian Woodward, F., Fisher, J. B., Smith, J. U., Galbraith, D., Levy, P., Meir, P., McNamara, N. P., & Bardgett, R. D. (2009). Integrating plant–soil interactions into global carbon cycle models. *Journal of Ecology*, 97(5), 851-863.
<https://doi.org/10.1111/j.1365-2745.2009.01547.x>
- Parton, W. J. (1996). The CENTURY model. In D. S. Powlson, P. Smith, & J. U. Smith (Éds.), *Evaluation of Soil Organic Matter Models* (p. 283-291). Springer. https://doi.org/10.1007/978-3-642-61094-3_23

- Parton, W. J., Schimel, D. S., Cole, C. V., & Ojima, D. S. (1987). Analysis of Factors Controlling Soil Organic Matter Levels in Great Plains Grasslands. *Soil Science Society of America Journal*, 51(5), 1173-1179. <https://doi.org/10.2136/sssaj1987.03615995005100050015x>
- Parton, W. J., Stewart, J. W. B., & Cole, C. V. (1988). Dynamics of C, N, P and S in grassland soils : A model. *Biogeochemistry*, 5(1), 109-131. <https://doi.org/10.1007/BF02180320>
- Pave, A. (1994). *Modélisation en Biologie et en Ecologie*.
- Pellerin, S., Bamière, L., Launay, C., Martin, R., Schiavo, M., Angers, D., Augusto, L., Balesdent, J., Basile-Doelsch, I., Bellassen, V., Cardinael, R., Cécillon, L., Ceschia, E., Chenu, C., Constantin, J., Daroussin, J., Delacote, P., Delame, N., Gastal, F., ... Rechauchère, O. (2020). Stocker du carbone dans les sols français, quel potentiel au regard de l'objectif 4 pour 1000 et à quel coût ? (p. 114 p.) [Report, Agence de l'Environnement et de la Maîtrise de l'Energie]. <https://doi.org/10.15454/1.5433098269609653E12>
- Personeni, E., & Loiseau, P. (2004). How does the nature of living and dead roots affect the residence time of carbon in the root litter continuum? *Plant and Soil*, 267(1), 129-141. <https://doi.org/10.1007/s11104-005-4656-3>
- Perveen, N., Barot, S., Alvarez, G., Klumpp, K., Martin, R., Rapaport, A., Herfurth, D., Louault, F., & Fontaine, S. (2014). Priming effect and microbial diversity in ecosystem functioning and response to global change : A modeling approach using the SYMPHONY model. *Global Change Biology*, 20(4), 1174-1190. <https://doi.org/10.1111/gcb.12493>
- Raynaud, X., Lata, J.-C., & Leadley, P. (2006). Soil microbial loop and nutrient uptake by plants : A test using a coupled C:N model of plant-microbial interactions. *Plant and Soil*, 287, 95-116. <https://doi.org/10.1007/s11104-006-9003-9>
- Reid, J. b., Gray, R. a. j., Springett, J. a., & Crush, J. r. (2015). Root turnover in pasture species : Chicory, lucerne, perennial ryegrass and white clover. *Annals of Applied Biology*, 167(3), 327-342. <https://doi.org/10.1111/aab.12228>

- Saltelli, A., Bammer, G., Bruno, I., Charters, E., Di Fiore, M., Didier, E., Nelson Espeland, W., Kay, J., Lo Piano, S., Mayo, D., Pielke Jr, R., Portaluri, T., Porter, T. M., Puy, A., Rafols, I., Ravetz, J. R., Reinert, E., Sarewitz, D., Stark, P. B., ... Vineis, P. (2020). Five ways to ensure that models serve society : A manifesto. *Nature*, 582(7813), 482-484. <https://doi.org/10.1038/d41586-020-01812-9>
- Schapendonk, A. H. C. M., Stol, W., van Kraalingen, D. W. G., & Bouman, B. A. M. (1998). LINGRA, a sink/source model to simulate grassland productivity in Europe. *European Journal of Agronomy*, 9(2), Article 2. [https://doi.org/10.1016/S1161-0301\(98\)00027-6](https://doi.org/10.1016/S1161-0301(98)00027-6)
- Schmidt, M. W. I., Torn, M. S., Abiven, S., Dittmar, T., Guggenberger, G., Janssens, I. A., Kleber, M., Kögel-Knabner, I., Lehmann, J., Manning, D. A. C., Nannipieri, P., Rasse, D. P., Weiner, S., & Trumbore, S. E. (2011). Persistence of soil organic matter as an ecosystem property. *Nature*, 478(7367), 49-56. <https://doi.org/10.1038/nature10386>
- Scott, T., & Marketos, P. (2014). On the Origin of the Fibonacci sequence. 1-46.
- Shannon, C. E., Weaver, W., & Wiener, N. (1950). The Mathematical Theory of Communication. *Physics Today*, 3(9), 31-32. <https://doi.org/10.1063/1.3067010>
- Simpson, E. H. (1949). Measurement of Diversity. *Nature*, 163(4148), 688-688. <https://doi.org/10.1038/163688a0>
- Soulat, J., Carrere, P., & Bonsacquet, E. (2018). Les services écosystémiques des prairies, importance et stratégies de maintien. <https://www.clusterherbe.fr/wp-content/uploads/2020/03/Synthese-Les-services-ecosystemiques-des-prairies.pdf>
- Soussana, J. F., Allard, V., Pilegaard, K., Ambus, P., Amman, C., Campbell, C., Ceschia, E., Clifton-Brown, J., Czobel, S., Domingues, R., Flechard, C., Fuhrer, J., Hensen, A., Horvath, L., Jones, M., Kasper, G., Martin, C., Nagy, Z., Neftel, A., ... Valentini, R. (2007). Full accounting of the greenhouse gas (CO₂, N₂O, CH₄) budget of nine European grassland sites. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 121(1), 121-134. <https://doi.org/10.1016/j.agee.2006.12.022>

- Soussana, J. F., Tallec, T., & Blanfort, V. (2010). Mitigating the greenhouse gas balance of ruminant production systems through carbon sequestration in grasslands. *Animal*, 4(3), 334-350.
<https://doi.org/10.1017/S1751731109990784>
- Soussana, J.-F. (2013). Prairies et changement climatique.
- Soussana, J.-F., Loiseau, P., Vuichard, N., Ceschia, E., Balesdent, J., Chevallier, T., & Arrouays, D. (2004). Carbon cycling and sequestration opportunities in temperate grasslands. *Soil Use and Management*, 20(2), 219-230. <https://doi.org/10.1111/j.1475-2743.2004.tb00362.x>
- Stockmann, U., Adams, M. A., Crawford, J. W., Field, D. J., Henakaarchchi, N., Jenkins, M., Minasny, B., McBratney, A. B., Courcelles, V. de R. de, Singh, K., Wheeler, I., Abbott, L., Angers, D. A., Baldock, J., Bird, M., Brookes, P. C., Chenu, C., Jastrow, J. D., Lal, R., ... Zimmermann, M. (2013a). The knowns, known unknowns and unknowns of sequestration of soil organic carbon. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 164, 80-99.
<https://doi.org/10.1016/j.agee.2012.10.001>
- Stockmann, U., Adams, M. A., Crawford, J. W., Field, D. J., Henakaarchchi, N., Jenkins, M., Minasny, B., McBratney, A. B., Courcelles, V. de R. de, Singh, K., Wheeler, I., Abbott, L., Angers, D. A., Baldock, J., Bird, M., Brookes, P. C., Chenu, C., Jastrow, J. D., Lal, R., ... Zimmermann, M. (2013b). The knowns, known unknowns and unknowns of sequestration of soil organic carbon. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 164, 80-99.
<https://doi.org/10.1016/j.agee.2012.10.001>
- Thornton, B., & Bausenwein, U. (2000). Seasonal protease activity in storage tissue of the deciduous grass *Molinia caerulea*. *New Phytologist*, 146(1), 75-81. <https://doi.org/10.1046/j.1469-8137.2000.00619.x>
- Thornton, B., Millard, P., & Duff, E. I. (1994). Effects of nitrogen supply on the source of nitrogen used for regrowth of laminae after defoliation of four grass species. *New Phytologist*, 128(4), 615-620. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.1994.tb04025.x>

- Thornton, B., Millard, P., Duff, E. I., & Buckland, S. T. (1993). The relative contribution of remobilization and root uptake in supplying nitrogen after defoliation for regrowth of laminae in four grass species. *New Phytologist*, 124(4), 689-694.
<https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.1993.tb03859.x>
- Tilman, D., Knops, J., Wedin, D., Reich, P., Ritchie, M., & Siemann, E. (1997). The Influence of Functional Diversity and Composition on Ecosystem Processes. *Science*, 277(5330), 1300-1302. <https://doi.org/10.1126/science.277.5330.1300>
- Tilman, D., Reich, P. B., & Knops, J. M. H. (2006). Biodiversity and ecosystem stability in a decade-long grassland experiment. *Nature*, 441(7093), 629-632. <https://doi.org/10.1038/nature04742>
- Van Oijen, M., Barcza, Z., Confalonieri, R., Korhonen, P., Kröel-Dulay, G., Lellei-Kovács, E., Louarn, G., Louault, F., Martin, R., Moulin, T., Moredi, E., Picon-Cochard, C., Rolinski, S., Viovy, N., Wirth, S. B., & Bellocchi, G. (2020a). Incorporating Biodiversity into Biogeochemistry Models to Improve Prediction of Ecosystem Services in Temperate Grasslands : Review and Roadmap. *Agronomy*, 10(2), Article 2. <https://doi.org/10.3390/agronomy10020259>
- Van Oijen, M., Barcza, Z., Confalonieri, R., Korhonen, P., Kröel-Dulay, G., Lellei-Kovács, E., Louarn, G., Louault, F., Martin, R., Moulin, T., Moredi, E., Picon-Cochard, C., Rolinski, S., Viovy, N., Wirth, S. B., & Bellocchi, G. (2020b). Incorporating Biodiversity into Biogeochemistry Models to Improve Prediction of Ecosystem Services in Temperate Grasslands : Review and Roadmap. *Agronomy*, 10(2), Article 2. <https://doi.org/10.3390/agronomy10020259>
- Varenne, F. (2010). Formaliser le vivant : Lois, théorie, modèles?
- Varenne, F. (2013). Modèles et simulations dans l'enquête scientifique : Variétés traditionnelles et mutations contemporaines.
- Varenne, F. (2014). Épistémologie des modèles et des simulations : Tour d'horizon et tendances. In *Les modèles, possibilités et limites* (p. 13-46). Éditions Matériologiques.
<https://doi.org/10.3917/edmat.levy.2014.01.0013>

- Varenne, F. (2016). Histoire de la modélisation : Quelques jalons. In E. et publié en ligne par l'Académie des Technologies (Éd.), "Modélisation, succès et limites". CNRS and Académie des Technologies. <https://hal.science/hal-02495473>
- Varenne, F. (2018). Histoire de la modélisation : Quelques jalons.
- Verdière, N. (2022). Etudes qualitatives et quantitatives de modèles paramétriques. De la théorie à la pratique avec un exemple en sciences humaines. [Thesis, Université du Havre (ULH)]. <https://hal.science/tel-03947466>
- Volenec, Ourry, & Joern. (1996). A role for nitrogen reserves in forage regrowth and stress tolerance—Volenec—1996—*Physiologia Plantarum*—Wiley Online Library. <https://onlinelibrary.wiley.com/doi/10.1111/j.1399-3054.1996.tb00496.x>
- von Lützow, M., Kögel-Knabner, I., Ekschmitt, K., Flessa, H., Guggenberger, G., Matzner, E., & Marschner, B. (2007). SOM fractionation methods : Relevance to functional pools and to stabilization mechanisms. *Soil Biology and Biochemistry*, 39(9), 2183-2207. <https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2007.03.007>
- Wang, J., Sun, J., Yu, Z., Li, Y., Tian, D., Wang, B., Li, Z., & Niu, S. (2019). Vegetation type controls root turnover in global grasslands. *Global Ecology and Biogeography*, 28(4), 442-455. <https://doi.org/10.1111/geb.12866>
- White, R. (2000). Pilot analysis of global ecosystems : Grassland ecosystems. <https://www.wri.org/research/pilot-analysis-global-ecosystems-grassland-ecosystems>
- Xiao, J., Ollinger, S. V., Frohling, S., Hurtt, G. C., Hollinger, D. Y., Davis, K. J., Pan, Y., Zhang, X., Deng, F., Chen, J., Baldocchi, D. D., Law, B. E., Arain, M. A., Desai, A. R., Richardson, A. D., Sun, G., Amiro, B., Margolis, H., Gu, L., ... Suyker, A. E. (2014). Data-driven diagnostics of terrestrial carbon dynamics over North America. *Agricultural and Forest Meteorology*, 197, 142-157. <https://doi.org/10.1016/j.agrformet.2014.06.013>
- Yin, X., & Schapendonk, A. H. C. M. (2004). Simulating the partitioning of biomass and nitrogen between roots and shoot in crop and grass plants.

Yin, X., Verhagen, J., Jongschaap, R. E. E., & Schapendonk, A. (2001). A model to simulate responses of the crop-soil system in relation to environmental change. Wageningen : Plant Research International B.V., 2001. - (Nota 129).

Zhang, Y., Huang, J., Huang, H., Xuecao, L., Jin, Y., Hao, G., Feng, Q., & Zhao, Y. (2022). Grassland Aboveground Biomass Estimation through Assimilating Remote Sensing Data into a Grass Simulation Model. *Remote Sensing*, 14. <https://doi.org/10.3390/rs14133194>

Annexes

Annexe 1 :

Cette annexe contient le tableau utilisé pour renseigner les stocks initiaux. Dans la colonne de gauche, on retrouve les différents éléments tels que la somme des degrés-jours, l'âge des compartiments aériens, les biomasses des compartiments aériens, ainsi que les quantités de carbone et d'azote dans les compartiments souterrains. On y trouve également les quantités de carbone présentes dans les *pools* microbiens, le *pool* d'azote minéral et la quantité d'eau. Les colonnes suivantes correspondent aux différents stocks initiaux associés à chacun de ces éléments pour représenter des populations différentes.

Name	Sensib_analysis_cut3	tes_N_nonlimitant	tes_N_nonlimitant2	tes_N_nonlimitant3	STOCKEQ
ST	0	0	0	0	0
AgeGV	736	736	736	736	542,0948
AgeGR	801	801	801	801	1761,4038
AgeDV	505	505	505	505	445,8913
AgeDR	320	320	320	320	1090,216
BGV	41	41	41	41	1210,5126
BGR	265	265	265	265	31,96525
BDV	105	105	105	105	1321,4177
BDR	281	281	281	281	381,9163
FOM_C	100	100	100	100	21166,83
FOM_N	1,42857	1,42857	1,42857	1,42857	203,823
SOM_builder	100	100	100	100	290,4765
SOM_C	10000	10000	10000	10000	7592,974
SOM_decomp	100	100	100	100	415,2331
MineralN	100	200	1000	800	40,43156
WR	80	80	80	80	80

Annexe 2 :

Cette annexe présente le tableau de données climatiques utilisé, qui constitue un extrait de la base de données couvrant une période de 8 ans. La première colonne indique les valeurs de précipitation. La deuxième colonne correspond à l'évapotranspiration potentielle. La troisième colonne représente la température moyenne de la canopée, tandis que la colonne "RG" affiche le rayonnement global. Enfin, la dernière colonne précise les dates associées à chaque mesure.

RR	ETPP	TMC	RG	date
0	0	-2.8	300.70011621	01/01/1993
0	1	-2.3	751	02/01/1993
0 0.4		-6.7	711	03/01/1993
0 0.4		-5.4	541	04/01/1993
0 0.6		-0.5	430	05/01/1993
0 0.5844916721			5 492	06/01/1993
0	0	4.8	505	07/01/1993
0.2	0.0595594525		3 84	08/01/1993
0	0.3021445982	1.6	385	09/01/1993
0.2	0.6	4.2	565	10/01/1993
0.4	1.1	7.1	181	11/01/1993
8.6	0.1479874703	6.5	62	12/01/1993
0 0.1		6.7	511	13/01/1993
2 0.2639079896		6.1	171	14/01/1993
0 0.8		7.9	709	15/01/1993
0 1.6		6.6	770	16/01/1993
0 0.9733141052		5.3	819	17/01/1993
0 0.8072438969		3.3	792	18/01/1993
0 0.3534787899		2.1	413	19/01/1993
0 0.1		2.2	438	20/01/1993
0	0	4.7	781	21/01/1993
0 0.7457260833			2 819	22/01/1993
2 0.1296847402		2.4	174	23/01/1993
3 0.0993239872		3.6	103	24/01/1993
4.8	0.2661185422	2.6	302	25/01/1993
0.4	0.3	-2.2	802	26/01/1993
1.2		0 -1.1	98	27/01/1993
0 0.3920407572		1.8	468	28/01/1993
0 0.5		3.4	773	29/01/1993

Annexe 3 :

Cette annexe contient le tableau utilisé pour renseigner les paramètres. Dans la colonne de gauche, on retrouve les différents paramètres. Ils permettent d'établir les interactions et les valeurs seuils. Les colonnes suivantes correspondent aux différents paramètres associés à chacun de ces éléments pour représenter des populations différentes.

Name	group_A	Test_Param_SYMPHONY
alpha	0.0909091	0.0909091
beta_1	0.03333333	0.03333333
beta_2	0.0142857	0.0142857
a_e	0.0289652	0.0289652
a_s	0.016906	0.016906
a_r	0.0368857	0.0368857
a_u	0.00929094	0.00529094
a_y	0.000422868	0.001822868
a_i	0.0110068	0.0110068
a_l	0	0
a_A	0.0317917	0.0317917
Phi_i	0	0
aK_GV	0.0020	0.0020
aK_GR	0.0010	0.0010
aT0	4.0000	4.0000
aT1	10.0000	10.0000
aT2	20.0000	20.0000
aLLS	790.0000	790.0000
aOMD_DV	0.4500	0.4500
aOMD_DR	0.4000	0.4000
amax_OMD_c	0.8800	0.8800
amin_OMD_c	0.6600	0.6600
amax_OMD_c	0.8800	0.8800
amin_OMD_c	0.4900	0.4900
aST2	1450.0000	1450.0000
aST1	775.0000	775.0000
apercent_LAN	0.6800	0.6800
aSLA	0.0256	0.0256
agamma_GV	0.4	0.4
agamma_GR	0.2	0.2
aKIDV	0.0010	0.0010
aKIDR	0.0005	0.0005
aminSEA	0.6700	0.6700
amaxSEA	1.3300	1.3300
aBDGV	1025.0000	1025.0000
aBDGR	1150.0000	1150.0000
aBDDV	250.0000	250.0000
aBDDR	225.0000	225.0000
aRUEmax	3.0000	3.0000
aWHC	80.0000	80.0000
amaxT	40.0000	40.0000
c_croi	0.6	0.6
Ferti_boolear	0	0