

Modélisation des impacts du changement climatique sur les écosystèmes prairiaux. Voies d'adaptation des systèmes fourrragers

Anne-Isabelle Graux

▶ **To cite this version:**

Anne-Isabelle Graux. Modélisation des impacts du changement climatique sur les écosystèmes prairiaux. Voies d'adaptation des systèmes fourrragers. Sciences agricoles. Université Blaise Pascal - Clermont-Ferrand II, 2011. Français. NNT : 2011CLF22104 . tel-00653360

HAL Id: tel-00653360

https://theses.hal.science/tel-00653360

Submitted on 19 Dec 2011

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.

Université Blaise Pascal

N ° D.U 2104

UNIVERSITE D'AUVERGNE
CLERMONT-FD1

Ecole Doctorale: Sciences et Vie, Santé, Agronomie, Environnement
N° d'ordre 541

THESE

Pour l'obtention du grade de

Docteur d'université
Spécialité : Ecologie

Modélisation des impacts du changement climatique sur les écosystèmes prairiaux

Voies d'adaptation des systèmes fourragers

Modelling climate change impacts on grassland ecosystems
Ways to adapt forage systems

Par

Anne-Isabelle GRAUX

Soutenue publiquement le 26 janvier 2011

Composition du jury:

Président	Nadine BRISSON	Directeur de recherche, INRA
Rapporteur	Patrick COQUILLARD	Maître de conférences, Université de Nice
Rapporteur	Sylvain PLANTUREUX	Professeur, INPL
Rapporteur	Nicolas VIOVY	Chargé de recherche, CEA
Examinateur	André LE GALL	Chef de département, Institut de l'élevage
Directeur de thèse	Jean-François SOUSSANA	Directeur de recherche, INRA
Codirecteur de thèse	David HILL	Professeur, Université Blaise Pascal

Thèse préparée au sein de l'unité de recherche sur l'écosystème prairial (UREP, UR 874) de l'INRA de Clermont-Ferrand

« *L'objet de la recherche n'est plus la nature en soi, mais la nature livrée à l'interrogation humaine, et dans cette mesure l'homme ne rencontre ici que lui-même*. » W. Heisenberg

« *Nous ignorons comment sont réellement les choses et* […] *nous n'en connaissons que la représentation que nous en faisons.* » A. Einstein

« Le futur a été créé pour être changé. » P. Coelho

« Le futur appartient à ceux qui voient les possibilités avant qu'elles ne deviennent évidentes. » T. Levitt

« Il n'y a qu'un passé et il n'existe qu'un seul présent, par contre il y a une multitude de futurs, mais seul l'un d'eux se réalise. » P. Geluck


CAUTION
THESIS
WRITING
IN PROGRESS
CHAPTER ONE...
...OF HIS THESIS.
JORGE CHAM © 2004
www.phdcomics.com
SCRATCH
MAYBE I'LL START WITH THE ACKNOWLEDGEMENTS...
JORGE CHAM ©THE STANFORD DAILY
phd.stanford.edu/comics
CLICK
YES!!
FINISHED ANOTHER PARAGRAPH, DID WE?
I AM A WRITING GOD!
JORGE CHAM © 2003
www.phdcomics.com
OK, SO YOU FINISHED A PARAGRAPH. HOW'S THE REST OF THAT THESIS COMING ALONG?
I LIKE TO TAKE SOME TIME TO APPRECIATE MY RARE MOMENTS OF PRODUCTIVITY.
CLICK
JORGE CHAM © 2003
www.phdcomics.com

Remerciements

En commençant cette thèse, il était difficile d'envisager à quoi elle aboutirait après presque quatre années. La proposition de thèse était à l'origine très vaste et sa réalisation ambitieuse. Les projections d'impacts à l'échelle de la France n'ont été réalisées qu'en une douzaine de stations et n'ont pas couvert l'ensemble du territoire métropolitain ni européen comme c'était à l'origine notre souhait. D'autres objectifs, n'ont pas pu aboutir faute de données et du fait de l'état des connaissances actuelles mais, je l'espère vivement, pourront porter leurs fruits plus tard ! Ces quatre années ont tout de même permis de répondre à bon nombre de nos objectifs initiaux et serviront là encore de base pour de nombreux travaux de recherche dont certains sont déjà en route.

L'appropriation du modèle m'a permis de lever certaines limites à son utilisation pour la réalisation des objectifs de cette thèse, qui nous ont conduits dans un premier temps à le développer et à le rendre plus robuste. Cette première étape a été pour moi l'occasion d'apprivoiser le modèle, d'approfondir mes connaissances en zootechnie, et d'acquérir les concepts clés de l'écologie fonctionnelle. Elle m'a également permis de développer des partenariats avec l'unité de recherche sur les herbivores de l'INRA de Theix et l'unité de recherche en production laitière de l'INRA de Rennes. Un merci particulier à *Jacques Agabriel* pour avoir accepté de participer aux discussions visant à développer la partie allaitante du module animal et à *Rémy Delagarde* et *Luc Delaby* pour m'avoir assistée dans le développement de la partie laitière. Merci aussi à tous pour votre éclairage en matière de zootechnie. Je voudrais également remercier *Pierluigi Calanca*, pour son accueil chaleureux au sein de l'ETH de Zurich et sa collaboration au développement de la partie végétale du modèle PaSim, qu'il connaît bien pour en avoir développé une version dérivée.

La réalisation des projections d'impacts s'est enrichie des discussions et réflexions organisées dans le cadre du projet CLIMATOR (ANR 2006 Vulnérabilité, milieux et climats). Participer à ce projet, qui vient de donner naissance à un livre vert destiné avant tout à informer la communauté agricole sur les impacts potentiels des changements climatiques, a été pour moi une source d'enrichissements qui va au-delà des objectifs de cette thèse. Ce projet a été également l'occasion pour moi de revoir la communauté des STICSsiens de l'INRA d'Avignon, mais également de rencontrer des personnalités de tous horizons (INRA, ARVALIS, Chambre d'Agriculture, Institut de l'élevage) et s'intéressant à des domaines de recherche très différents (modélisation du climat, agriculture, hydrologie, écologie des

espèces etc.), ce qui n'en fut que plus enrichissant ! Merci à *Nadine Brisson* pour avoir coordonné ce projet avec enthousiasme et ténacité. Merci également à tous les participants. Enfin, la modélisation des adaptations au changement climatique ne couvre qu'une partie très restreinte des questions posées aujourd'hui sur la flexibilité future des systèmes d'élevage. J'ai choisi d'aborder cette question des adaptations en proposant l'optimisation comme voie d'adaptation. Ce travail, bien que limité et très ciblé, nous a permis de faire émerger les limites conceptuelles du modèle à son utilisation pour raisonner les adaptations, mais nous a néanmoins permis d'alimenter la réflexion autour de cette thématique, en offrant une représentation parcimonieuse de la gestion du système fourrager.

Cette thèse n'aurait pas pu aboutir sans le concours de nombreuses personnes. Par conséquent, je voudrais remercier en tout premier lieu *Patrick Coquillard*, *Nicolas Viovy* et Sylvain *Plantureux* pour avoir accepté de rapporter ma thèse, ainsi que les autres membres du jury : *Nadine Brisson* et *André Le Gall*. Je souhaiterais bien évidement remercier mon directeur de thèse, *Jean-François Soussana*, pour m'avoir proposé ce projet, m'avoir fait confiance pour le mener à termes et pour ses idées, toujours innovantes. Un vif merci aussi à mon co-encadrant, *David Hill*, pour sa disponibilité, son écoute, le partage de son expérience de la recherche et pour avoir tenu ses engagements, même en se sentant parfois en peu éloigné de mon sujet de thèse, et aussi pour ses déjeuners en ville entre thésards, toujours très appréciés ! Last but not least, je voudrais remercier également chaleureusement *Gianni Bellocchi*, arrivé en février dernier pour prendre le relais de Jean-François, et qui a accepté de m'accompagner dans cette rédaction de thèse. Ses connaissances et son expérience en matière de modélisation des systèmes de culture lui ont permis de m'aider tout particulièrement dans l'analyse des résultats des projections d'impacts dont la synthèse n'était pas évidente. Je voudrais aussi remercier les deux informaticiens sans lesquels cette aventure n'aurait pas été possible: *Romain Lardy* et *Michael Gaurut*. Merci de m'avoir familiarisée à la programmation et au traitement de données, mais également de m'avoir assistée dans les développements qui m'importaient. La confrontation de nos points de vue a toujours été riche et permis de pousser plus loin la réflexion. Un merci tout particulier à *Romain* pour ses talents de pâtissier qui ont le fait le bonheur de mon estomac et de bien d'autres !

Je tiens à remercier également l'ensemble des membres de l'équipe UREP, tout d'abord pour leur accueil à mon arrivée à Clermont-Ferrand. Merci à *Antoine, Katja, Laïse, Rémi et Vincent M.* pour leur accueil et les ballades au sein de Monts d'Auvergne ! Un merci particulier à *Vincent M.* qui m'a convaincue de reprendre le flambeau ASICT, association au sein de laquelle j'ai pu rencontrer beaucoup de monde et dont je garde de très bons souvenirs. Un

grand merci à *Amélie*, ma co-bureau, qui a partagé cette aventure avec moi et en particulier cette fin de thèse. Merci pour son « savoir relativiser en toutes circonstances » et pour avoir été (toujours) là, tout simplement. Merci aussi pour ses soirées filles mémorables ! Un grand merci aussi à *Tiphaine* pour ses conseils avisés et pour avoir toujours été partante pour aller courir, qu'il vente, qu'il pleuve ou qu'il neige ; toujours partante aussi pour faire un bon dîner entre collègues. Merci aussi pour sa contribution à la relecture du manuscrit dans la dernière ligne droite ! Merci à *Marine* pour sa bonne humeur, sa générosité et son entrain ! Merci d'avoir su me changer les idées quand j'en avais besoin. Merci aussi à *Juliette* pour sa disponibilité, son sens de la rigueur et ses conseils en statistiques. Merci bien-sûr à tous les autres : *Catherine, Frédérique, Jean-Luc, Mathilde, Michel, Olivier, Raphaël, Robert, Sébastien, Sylvie, Tanvir et Vincent G*. Je pense aussi à ceux qui nous ont quittés pour d'autres aventures : *Amandine*, *Daniel, Nicolas D.*, *Nicolas G. Murielle* et *Romain D.* Enfin, un merci particulier à notre gestionnaire et notre secrétaire, *Annick* et *Yvonick*, pour leur accueil, leur disponibilité, leur très grande patience et leur soutien ! *Yvonick,* bonne retraite ! Enfin, merci à notre nouveau directeur d'unité, *Pascal Carrère*, qui a su se rendre disponible pour répondre à mes questions et pour avoir participé à l'organisation et la planification de cette fin de thèse. Enfin, merci à *Patricia S.* qui, depuis Paris, m'a relayée auprès de Jean-François pendant cette fin de thèse.

Un grand merci à *Marie Launay,* qui m'a encadrée lors de mon stage de DEA et qui a su, je crois, me donner le goût de la recherche. Merci d'avoir toujours été là pour me conseiller et m'écouter. Merci Marie ! Je tiens également à remercier mes parents, *Simone* et *Jacques*, pour m'avoir toujours soutenue et accompagnée dans mes choix, quels qu'ils soient. Merci de toujours répondre présents ! Un merci particulier à ma grande-sœur, *Claire-Hélène* dont les conseils sont toujours bons à prendre et qui m'a fait bénéficier de son expérience passée de doctorante. Merci à eux de m'avoir offert gîte et couvert lorsque j'avais besoin de prendre l'air et de me concentrer sur mon travail ! Un merci général au reste de la famille pour leurs encouragements !

Pour terminer, un grand merci à *Alexis*, qui partage ma vie et qui occupe mon cœur depuis quelques années déjà, et que j'espère garder auprès de moi jusqu'à nos vieux jours. Merci pour m'avoir accompagnée dans cette aventure et pour avoir tenu bon ! Merci pour ton amour, ta joie de vivre, ta sensibilité et tes efforts de tous les jours.

MERCI à tous!

Sommaire

Remerciements 5

Résumé 13

Abstract 15

Introduction générale 19

Chap. 1. Ecosystèmes prairiaux et changement climatique: état de l'art 25

1. Les écosystèmes prairiaux 25
2. Réponses des écosystèmes prairiaux au changement climatique 39
3. La modélisation, un outil nécessaire 52
4. Une méthodologie ensembliste pour appréhender les incertitudes 65

Chap. 2. Problématique, objectifs et démarche de la thèse 77

1. Problématique et objectifs 77
2. Démarche et choix méthodologiques 78
3. Contenu et plan du manuscrit de thèse 85

Chap. 3. Development of the Pasture Simulation Model for assessing livestock production under climate change 93

1. Introduction 95
2. Model description 97
3. Model evaluation 109
4. Discussion 123
5. Conclusions 129

Chap. 4. Modélisation des interactions entre dynamique de la diversité végétale et impacts du changement climatique sur les prairies 157

1. Introduction 159
2. Matériel et méthodes 162
3. Résultats 173

4. Discussion 176

5. Conclusion 181

Chap. 5. Ensemble modelling of climate change risks and opportunities for managed grasslands in France 207

1. Introduction 210

2. Methodology 212

3. Results 224

4. Discussion 242

5. Conclusion 252

Chap. 6. Adaptations of French grassland-based livestock systems to increasing climatic hazards 281

1. Introduction 283

2. Methodology 285

3. Results 298

4. Discussion 311

5. Conclusion 316

Discussion générale : bilan et perspectives 325

1. Bilan de la thèse 325

2. Perspectives de recherche 330

Annexes du chapitre 5 372

Annexes du chapitre 6 444

Description du modèle 489

1. Les forçages 489

2. La végétation 491

3. Les animaux 507

4. Le sol 511

5. La gestion des prairies 518

Les projets CLIMATOR et VALIDATE _____ 525

Curriculum vitae _____ 527

Valorisation des travaux de recherche _____ 528

Résumé

Les prairies assurent différents services auprès de l'agriculture et de la société, dont les plus fondamentaux sont de produire le lait et la viande que nous consommons, mais également d'atténuer les émissions de gaz à effet de serre (GES) en piégeant une partie du carbone atmosphérique dans leurs sols. L'anticipation des risques associés à la continuité de ces services, dans le contexte de changement climatique (CC) et démographique futur, est l'un des enjeux agricole et sociétal de demain. Dans ce cadre, cette thèse vise à i) modéliser les impacts du CC sur les services et le bilan de GES des prairies, en tenant compte de la variabilité climatique accrue prédite par les modèles climatiques, mais également ii) à fournir des pistes d'adaptations du système fourrager dans le cas de systèmes d'élevage bovin herbagers. Pour cela, nous avons développé les modules animal et végétal de PaSim afin, d'une part, de représenter de façon mécaniste les performances animales et les émissions de méthane entérique au pâturage et, d'autre part, de rendre compte des interactions de la diversité végétale avec le CC et la gestion des prairies. PaSim a ensuite été utilisé pour simuler, en 12 sites français, les impacts du CC sur des prairies mono ou plurispécifiques, dans différentes conditions pédoclimatiques et de gestion. Le modèle a été forcé par des scénarios climatiques à haute résolution couvrant la période 1950-2100 et issus de différents scénarios socio-économiques, modèles climatiques et méthodes de régionalisation/initialisation. Les conséquences du CC sont globalement assez favorables, hormis pour la production fourragère estivale et la restitution d'eaux aux nappes, pour lesquels les risques d'une diminution significative sont accrus. Les sites plus arides ne sont pas nécessairement ceux qui connaîtront la plus forte évolution négative, même si, en absolu, ils restent ceux présentant les déficits fourragers et hydriques les plus forts. De nouvelles opportunités pour la production fourragère s'offrent aux saisons autres que l'été, laissant présager de changements saisonniers importants qui nécessiteront fatalement une adaptation des systèmes d'élevage de ruminants. Une étude de cas, centrée sur les bassins de production breton et du Massif Central, a permis de montrer que ces changements pourraient s'accompagner de modifications de la distribution de fourrages et de concentré en complément de l'herbe pâturée, avec parfois, une exclusion des troupeaux de la pâture l'été. Des systèmes fourragers offrant une certaine flexibilité face à l'aléa climatique pourraient permettre d'exploiter à son maximum l'herbe pâturée, avec des temps de pâturage plus longs et davantage de surfaces allouées au pâturage, et par conséquent des chargements plus élevés.

Ces adaptations ne devraient pas nuire au bilan net de GES à l'échelle du système, exprimé par UGB jour. En revanche, afin de soutenir le potentiel de production, elles pourraient nécessiter un recours plus important à l'azote et, de fait, augmenter les pollutions azotées à l'échelle du système.

Abstract

Grasslands ensure a variety of services to the agricultural community and the society as a whole. Dairy and beef production are the major objectives of grassland management. However, they are also effective to mitigate greenhouse gas (GHG) emissions by sequestering the atmospheric carbon into the soil. Considering the challenges of demographic and climate changes (CC), anticipating the risks associated to the continuity of these services is to date a major societal concern (and is likely to remain a topic of public concern in the foreseeable future). In this context, the thesis aimed at: i) modelling the impacts of CC on grassland services (including the GHG budget), while accounting for the increased variability of future climate as projected by climate models; ii) identifying pathways to CC adaptation of pasture-based livestock systems. By considering such goals, novel animal and plant modules were developed for the Pasture Simulation model (PaSim) that allowed, on the one hand, a mechanistic representation of the animal performance and methane emissions at pasture and, on the other hand, assessing interactions between vegetation diversity, CC and pasture management. PaSim has been used to simulate the impacts of CC on monocultures and multispecies grasslands run at 12 French sites across a range of soil, climate and management conditions. The model has been forced by high-resolution climate projections over 1950-2100, as generated by a set of socio-economic scenarios, climate models, and regionalization/initialization methods. Overall, the projected consequences of CC on French grasslands are not severe. Major concerns refer to summer forage deficit and water table depletion, for which significant risks of reduction may arise. If the most arid sites will not necessarily experience the worst CC impacts, they remain affected by the most critical conditions of forage and water deficit. Some opportunities for forage production that may arise for other seasons than summer involve important seasonal changes, which may also require the adaptation of pasture-based livestock production systems. A case study on two major production districts – Brittany and Massif Central – showed that CC will affect accompanied by the need of modifying forage and concentrate distribution to complement the grazed pastures. Moreover summer grazing will not be possible in some years. Flexible systems will allow better exploiting grazed grasslands. This may be achieved by extending the grazing periods and increasing the area allocated to pasture, while also increasing the animal density. Such adaptation measures proved not to worsen the GHG budget of the system, per

livestock unit day. In contrast, increased supplies of nitrogen fertilizers to match the increased productivity potential may increase nitrate leaching.

INTRODUCTION GENERALE

Introduction générale

Pour plusieurs variables clés, le système climatique s'éloigne d'ores et déjà de la configuration liée à la variabilité naturelle du climat dans laquelle notre société s'est développée et a prospéré. Il existe un risque significatif que beaucoup de ces tendances s'accélèrent, aboutissant à des évènements climatiques extrêmes et à un risque accru de revirements soudains et irréversibles du climat (IPCC, 2007a). La modification de la répartition et de l'intensité des pluies, l'augmentation de la fréquence et de l'intensité des évènements extrêmes ainsi que les modifications de la distribution des maladies et de leurs vecteurs (Tubiello et al., 2007) pourraient, à titre d'exemple, conduire à une plus grande variabilité de la production agricole, à une augmentation de la volatilité des prix et à des modifications des échanges commerciaux (Lobell et al., 2008). Dans ce contexte, les pays en voie de développement sont considérés comme les plus vulnérables (Parry et al., 2001 ; Nelson et al., 2009). Cependant, même dans les régions tempérées, on observe déjà les signes avant-coureurs des effets d'un réchauffement sur les rendements des cultures telles que le blé. Par exemple, depuis les années 1990, les rendements du blé d'hiver ont augmenté de façon nettement moins rapide en France que lors des précédentes décennies et ce changement a été attribué pour partie à une augmentation de la variabilité climatique (Brisson et al., 2010).

Le groupement intergouvernemental d'experts sur le climat (IPCC, 2007b) a fait la synthèse des projections d'impacts modélisées à l'échelle de la parcelle. Un réchauffement modéré (i.e. dans la première moitié du XXIème siècle) pourrait profiter à la production des prairies et des cultures en conditions tempérées, alors qu'il devrait diminuer leurs rendements dans les régions semi-arides et tropicales. Un réchauffement plus prononcé devrait avoir des conséquences négatives quelle que soit la région. Ces conclusions sont basées sur des travaux de modélisation qui ne prennent généralement pas correctement en compte les impacts de l'augmentation de la variabilité climatique (Tubiello et al., 2007 ; Orlandini et al., 2008). Cette dernière tend à être associée à davantage d'évènements extrêmes, tels que les vagues de chaleur et les sécheresses (IPCC, 2007a), dont les effets n'ont pas encore été pleinement étudiés, réduisant ainsi la confiance associée aux projections régionales et globales réalisées. De plus, plusieurs interactions clés sont pour le moment peu décrites et implémentées dans les modèles de prairies et de cultures et, à savoir : (i) la non-linéarité et les effets de seuils en réponse aux évènements extrêmes, (ii) les modifications liées à l'incidence des ravageurs, des

maladies et des adventices, (iii) la réponse en conditions réelles (au champ) des prairies et des cultures à une augmentation de la concentration en CO_2, et enfin, (iv) les interactions entre le climat, la gestion et la diversité fonctionnelle végétale des agro-systèmes avec les concentrations en CO_2 élevées (Tubiello et al., 2007). Il est donc impératif d'améliorer la connaissance fondamentale de la réponse des prairies et des cultures au changement climatique, de réduire les incertitudes associées aux projections d'impacts et d'évaluer le plus consciencieusement possible les risques futurs (IPCC, 2007a).

En l'absence d'adaptations, l'augmentation de l'occurrence de ces évènements extrêmes pourrait compromettre la viabilité économique des systèmes d'élevage (Thornton et al., 2009). Les acteurs du monde agricole et les décideurs politiques sollicitent de plus en plus la recherche sur les voies possibles d'adaptation des pratiques agricoles aux changements climatiques futurs (Howden, et al., 2007). S'adapter requiert une compréhension détaillée et une anticipation des impacts probables du changement climatique à l'échelle d'une petite région agricole. Parmi les systèmes de production existants, les systèmes d'élevage de ruminants, et en particulier les systèmes herbagers, sont fortement sensibles aux aléas climatiques dont les effets sur la production peuvent entraîner un déséquilibre entre l'offre et la demande fourragère (Andrieu et al., 2004). L'adaptation de ces systèmes repose sur les capacités adaptatives des couverts prairiaux, des cultures et des animaux mais également sur les facultés d'anticipation/planification et de pilotage/ajustement des règles de décision par l'éleveur (Coléno et Duru, 1999, 2002). Trouver des voies d'adaptation des systèmes d'élevage à l'augmentation de la variabilité climatique et des extrêmes est d'autant plus complexe que ces systèmes sont multifonctionnels (Hervieu et al., 2002 ; Huygue, 2008, 2009) et doivent continuer d'assurer les services, par exemple, de production alimentaire, d'entretien des territoires, de conservation de la biodiversité et de séquestration du carbone atmosphérique. Face aux nouveaux enjeux d'une production suffisante pour répondre à une demande alimentaire croissante et plus exigeante, et d'une flexibilité permettant d'anticiper et/ou de faire face aux aléas climatiques, les pressions exercées sur les systèmes d'élevage risquent de s'accentuer. L'avenir de ces systèmes se mesurera donc à leur capacité à s'adapter à un monde très changeant et plus incertain.

Prendre en compte l'ensemble des capacités d'adaptation des systèmes d'élevage devient essentiel pour accompagner leurs transformations. C'est un défi pour la recherche qui doit réévaluer sa conception, son analyse et son évaluation du fonctionnement dynamique des systèmes d'élevage. Outre les connaissances acquises de part les expériences passées, l'anticipation de voies d'adaptation possibles des systèmes d'élevage au changement

climatique doit s'appuyer sur la modélisation. Le recours à des modèles mécanistes, simulant les processus biophysiques et décisionnels et permettant de rendre compte des nombreuses interactions existantes et du potentiel de flexibilité des systèmes d'élevage dans la modélisation des impacts du changement climatique, semble requis.

ETAT DE L’ART

Sommaire

1. Les écosystèmes prairiaux 25

1.1. Les prairies 25

1.2. Le système fourrager 32

1.3. Le système d'élevage 34

2. Réponses des écosystèmes prairiaux au changement climatique 39

2.1. Les changements climatiques anticipés 39

2.2. Effets d'un réchauffement sur la production fourragère 41

2.3. Effets d'une atmosphère enrichie en CO_2 42

2.4. Interactions entre [CO_2] élevée et facteurs abiotiques 43

2.5. Interactions biotiques sous [CO_2] élevée et changement climatique 44

2.6. Incidence des évènements extrêmes : vagues de chaleur et sécheresse 45

2.7. Flexibilité des écosystèmes prairiaux face aux aléas climatiques 47

2.8. Pistes d'adaptation des systèmes fourragers et des systèmes d'élevage 50

3. La modélisation, un outil nécessaire 52

3.1. La démarche de modélisation 52

3.2. Tour d'horizon des modèles d'écosystème prairial 55

3.3. Les modèles actuels peuvent-ils simuler les impacts du changement climatique sur les prairies ? 61

4. Une méthodologie ensembliste pour appréhender les incertitudes 65

4.1. Scénarios d'émissions 65

4.2. Modèles climatiques globaux et régionaux 67

4.3. Méthodes de régionalisation 69

4.4. Modèles d'impacts 71

Chap. 1. Ecosystèmes prairiaux et changement climatique: état de l'art

1. Les écosystèmes prairiaux

De manière générale, un écosystème peut se définir comme une communauté biologique caractéristique d'une aire géographique et/ou physique donnée, composés d'être vivants échangeant de la matière et de l'énergie, et en interaction avec l'environnement physique (i .e. avec les facteurs abiotiques). Les écosystèmes prairiaux, objets de notre étude, sont formés de plusieurs composantes, en interaction entre elles et avec leur environnement : un couvert herbacé (la prairie), un sol et éventuellement des herbivores. Ces écosystèmes dont le fonctionnement est intimement lié aux activités agricoles sont souvent désignés sous le nom d'« agro-écosystèmes » (Bryant et Snow, 2008), si bien que l'homme peut y être intégré comme composante supplémentaire. Les écosystèmes prairiaux peuvent donc être appréhendés à différentes échelles, par exemple de la prairie au système d'élevage, en passant par le système fourrager. Ces différentes échelles d'étude font l'objet de cette section et sont décrites pour la France.

1.1. Les prairies

1.1.1. Définitions

Hormis dans les alpages et dans les zones humides, peu de prairies sont naturelles (formations primaires), l'homme participant depuis longtemps à leur entretien par ses activités de fauches et de pâturage (Huygue, 2009b), sans lesquelles les prairies retourneraient à l'état de friches puis de forêts (développement climacique[1]). Les prairies correspondent à des formations mono ou plurispécifiques, généralement composées majoritairement de graminées, mais aussi de légumineuses et/ou dicotylédones.

La gestion des prairies par l'homme a fait émerger plusieurs définitions de la prairie, importantes dans le cadre de cette étude.

[1] Succession écologique d'états aboutissant une végétation en équilibre avec son milieu.

On distingue :

a. les **prairies permanentes** ou **surfaces toujours en herbe** (**STH**), qui désignent communément des prairies plurispécifiques semées depuis un cinq ou six ans, voire engazonnées naturellement (prairies naturelles). Ce nombre d'années ne fait pas consensus. Dans le cadre de la politique agricole commune (PAC), les prairies permanentes sont définies depuis 2005, comme des surfaces consacrées à la production d'herbe et d'autres plantes fourragères, en place depuis cinq ans au moins. Alors que les statistiques françaises considèrent comme permanents les couverts âgés de six ans au minimum. Et pour certains agronomes, ces prairies n'acquièrent leur caractère « permanent » que plus tardivement,

b. les **prairies temporaires et artificielles**, qui rassemblent *a contrario* des prairies semées et généralement retournées (labour), rentrant généralement dans un système d'assolement. Ces prairies peuvent également être implantées par semis direct.

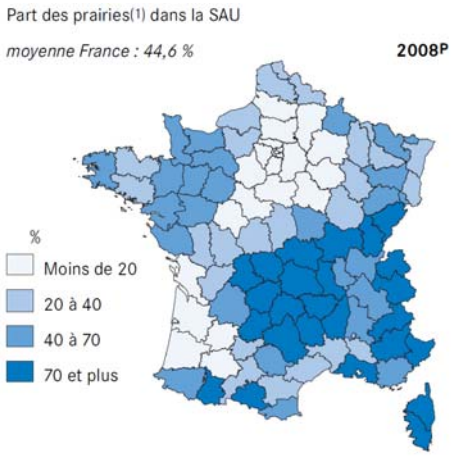


Fig. 1. Part des prairies artificielles, temporaires et permanentes dans la SAU française (source: Agreste, 2008a).

Ces deux types de prairie se distinguent par leur composition botanique: les **prairies artificielles** présentent une flore limitée à quelques espèces excellentes d'un point de vue fourrager. Ces prairies sont généralement dominées par les légumineuses (> 80%). Il s'agit par exemple de prairies de trèfle, de sainfoin, de luzerne etc. ; les **prairies temporaires** correspondent à des couverts de graminées pures ou en mélange avec des légumineuses fourragères.

La France présente une grande diversité de conditions pédoclimatiques qui ont façonné l'activité agricole, les paysages et la place des prairies et des cultures fourragères. Fréquemment positionnées sur des sols difficiles à mécaniser ou à cultiver, les prairies sont

très présentes à l'échelle du territoire français, avec 11 millions d'hectares en 2008, soit 24 % de la superficie du territoire national et 45% de la surface agricole utile (SAU) (Fig. 1). Les couverts permanents y sont prédominants avec près de 8 millions d'hectares soit 76 % des surfaces en herbe (Agreste, 2008a). Les prairies temporaires et les fourrages annuels couvrent quant à eux respectivement 2,8 et 1,6 million d'hectares (Agreste, 2008a).

1.1.2. Modes de conduite

Par les caractéristiques biologiques des espèces qui les composent, l'importance des surfaces concernées et leur filière de production, les prairies assurent différentes fonctions ou **services**, envers l'agriculture et la société (Hopkins et Holz, 2006 ; Lemaire et al., 2005 ; Huygue, 2008, 2009a). Au premier rang figure la fourniture de fourrages, qui contribue à l'alimentation des ruminants domestiques, produisant eux-mêmes le lait et la viande que nous consommons (Huygue, 2008).

Les modes de conduite des prairies (modes de récolte et de fertilisation), varient d'une région à l'autre selon les conditions climatiques, le potentiel agronomique des sols et le type de prairies, permanentes ou temporaires.

1.1.2.1. Exploitation de la production d'herbe

En Europe, les prairies sont non seulement pâturées, mais aussi fauchées afin de constituer des stocks de fourrages conservés qui assureront en partie l'alimentation des animaux à l'étable et éventuellement à la pâture en complément de l'herbe pâturée. Trois voies de conservation de l'herbe fauchée sont employées : (i) la **voie sèche**, où l'herbe fauchée est séchée au sol ou préfanée puis séchée en grange pour la constitution de foin ; (ii) la **voie humide**, où l'herbe fauchée est stockée sous forme d'ensilage d'herbe. Cette voie de conservation des fourrages s'est particulièrement développée ces 50 dernières années car elle permet de constituer rapidement des stocks, directement à partir de fourrages verts hachés, et ce potentiellement, sans fanage préalable (Huygues, 2009b) ; (iii) une **voie intermédiaire** entre les voies sèche et humide pour la constitution de fourrages enrubannés (entourés de films plastiques) conservés à l'abri de l'air. Cette voie autorise un temps de séchage au sol court et produit des fourrages de grande qualité, et convient notamment aux légumineuses fourragères difficiles à ensiler à des teneurs en eau élevées. Les modes de conservation des fourrages ont un impact considérable sur la valeur alimentaire de ces derniers, l'herbe pâturée et le foin ventilé en grange offrant l'assurance d'une bonne qualité (Baumont et al., 2009).

Ces modes d'exploitation peuvent être combinés au cours de l'année sur une même prairie. Par exemple, une première coupe de printemps, destinée à la production d'ensilage, peut être suivie d'une ou plusieurs coupes pour le foin. Et à l'automne, lorsque la prairie produit moins, elle peut être laissée en pâture aux animaux.

Suivant l'intensité de la fertilisation et de l'exploitation par la fauche ou le pâturage, on peut distinguer plusieurs niveaux d'intensification (et donc de productivité) des prairies. Les statistiques agricoles (Agreste, 2000) ont ainsi proposé une classification des modes de gestion suivant quatre niveaux d'intensification des pratiques: intensif, semi-intensif, modéré et extensif.

Prairies permanentes

Selon les statistiques agricoles[2], le nombre d'exploitations des prairies permanentes varie de 2,5 à 3,5 passages (Agreste, 2000). Ces prairies sont dans leur grande majorité (deux tiers des surfaces) utilisées uniquement pour le pâturage (Agreste, 2010a). Les prairies à la fois fauchées et pâturées ne couvrent qu'un peu plus d'un quart des surfaces, le reste étant uniquement fauché (Agreste, 2010a). Ces prairies produisent en moyenne de 5 à 6 tonnes de matières sèche par hectare (t MS ha^{-1}) (Agreste, 2000).

A) B)

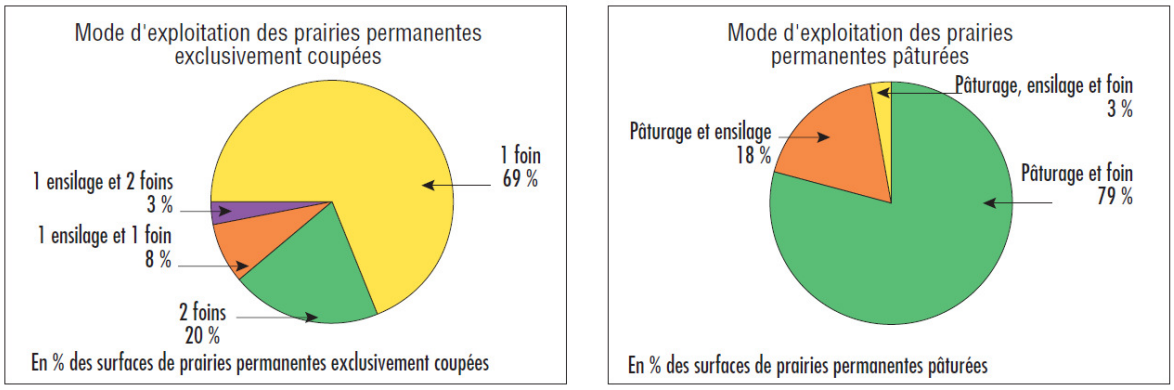


Fig. 2. Modes d'exploitation des prairies permanentes A) exclusivement fauchées ou bien B) fauchées et pâturées (Agreste, 2010a).

[2] Dans cette enquête, le rendement des prairies de fauches a été estimé, à chaque coupe, selon les déclarations des exploitants. Le rendement des prairies en pâture a été calculé, à chaque passage, à partir de la durée de séjour des animaux sur la parcelle, du nombre d'animaux présents et de la consommation journalière théorique de chaque catégorie d'animaux. Le rendement total a été calculé comme la somme des rendements des prairies de fauche et des pâtures. Ces estimations sont donc entachées d'incertitudes.

Plus des deux tiers des surfaces exclusivement fauchées sont utilisées pour réaliser des foins qui approvisionnent le stock de fourrages (Fig. 2 A). Une très faible part de ces surfaces est ensilée au cours de la première coupe.

Les prairies à la fois fauchées et pâturées sont pour les trois quarts des surfaces valorisées en dehors du pâturage par un foin (Fig. 2 B). Pour moins du quart des surfaces intervient, en plus du pâturage, une coupe destinée à l'ensilage.

Prairies temporaires

Les prairies temporaires sont quant à elles exploitées 3 à 4 fois dans l'année (Agreste, 2000). Ces prairies sont pour la moitié des surfaces utilisées à la fois pour le pâturage et la coupe, le reste étant également réparti entre une exploitation exclusive par la fauche ou par le pâturage (Agreste, 2010b). Les modes d'exploitation varient selon l'âge des prairies, les prairies âgées étant préférentiellement destinées à une utilisation exclusive pour le pâturage (Agreste, 2010b). La productivité moyenne des prairies temporaires s'échelonne de 8 à 9 t MS/ha tous modes de gestion confondus (Agreste, 2000).

Un peu plus de la moitié des surfaces de prairies temporaires exclusivement fauchées est utilisée pour réaliser des foins (Fig. 3 A). Une part quasi équivalente des surfaces est uniquement ensilée ou ensilée et fauchée. La coupe qui intervient avant le pâturage est pour un peu plus des deux tiers des surfaces destinée à la production de foin (Fig. 3 B). Les prairies temporaires qui sont renouvelées fréquemment (prairies de 1 an) sont utilisées pour les deux tiers de leurs surfaces pour produire de l'ensilage.

A) B)

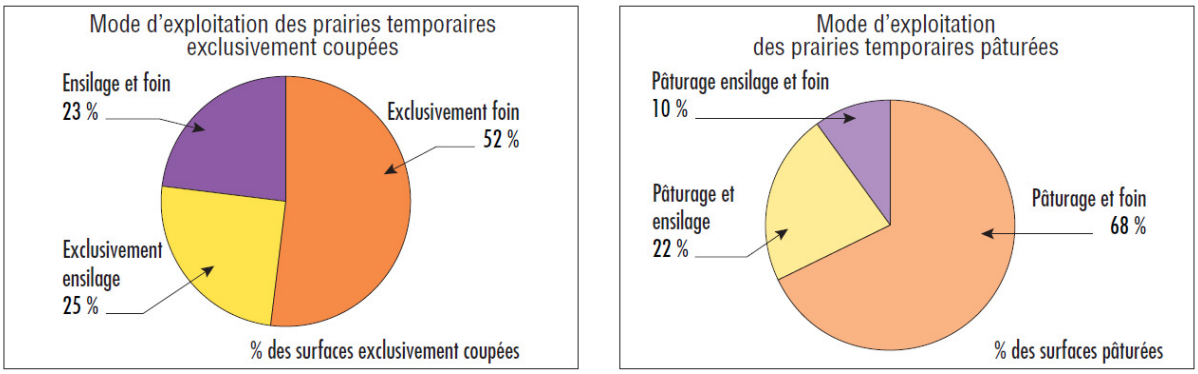


Fig. 3. Modes d'exploitation des prairies temporaires A) exclusivement fauchées ou bien B) fauchées et pâturées (Agreste, 2010b).

Dans le cas des prairies permanentes comme des prairies temporaires, la date de première coupe intervient de la mi-avril à la mi-juillet (Agreste, 2010a, b).

1.1.2.2. Fertilisation

La fertilisation azotée, élément majeur de la croissance des espèces prairiales, permet de gérer la production d'herbe pour adapter l'offre aux besoins animaux et influence la qualité de l'herbe et des fourrages conservés. Lorsque les apports augmentent, la teneur en matières azotées totales tend en effet à augmenter alors que la digestibilité de la matière organique tend à diminuer, du fait de l'accumulation de matière sèche (Protin et al., 2009). Les éleveurs apportent des amendements sous forme minérale et/ou organique, et peuvent également jouer sur la fixation symbiotique d'azote atmosphérique par les légumineuses pour contribuer aux besoins en azote de leurs prairies.

Pour se développer la prairie a également besoin de deux autres éléments minéraux essentiels : le phosphore et la potasse. Comme l'azote, ces éléments sont disponibles naturellement dans le sol ou apportés par les engrais.

Amendements

D'après les statistiques agricoles, les prairies temporaires sont fertilisées en moyenne à hauteur de 85 ± 40 kg N ha^{-1} (Agreste, 2000) sous forme minérale. En moyenne, les trois quarts des surfaces reçoivent de l'azote minéral et un tiers des surfaces reçoit également de l'azote organique. 16% des surfaces en prairies temporaires ne sont pas fertilisées (Agreste, 2000). Pour la moitié des surfaces, l'agriculteur ne fait qu'un seul apport (Agreste, 2010b).

En ce qui concerne les prairies permanentes, environ 70 ± 20 kg N ha^{-1} est apporté sous forme minérale (Agreste, 2000). Deux tiers des surfaces en prairies permanentes reçoivent de l'azote minéral (Agreste, 2010a).

Niveau d'intensification	Parcelles fertilisées en azote en 1998 (%)	Dose moyenne d'azote apportée en 1998 (kg/ha)	Parcelles ne recevant jamais d'azote (%)	Nombre annuel moyen de coupes ou passages d'animaux	Rendement moyen (q/ha)
Prairies temporaires					
Intensif	**91**	**130**	**5**	**3,9**	**91**
Semi-intensif	87	97	10	3,3	79
Modéré	78	72	17	3,3	72
Extensif	58	41	32	2,9	76
Prairies permanentes					
Intensif	**82**	**91**	**14**	**3,3**	**69**
Semi-intensif	68	75	21	2,6	59
Modéré	61	56	24	2,9	55
Extensif	46	51	44	2,5	50

Tab. 1. Fertilisation, exploitation et productivité des prairies en France (source : Agreste, 2000). Seule la fertilisation minérale est prise en compte dans cette classification.

La fertilisation organique ne concerne quant à elle que 15% des surfaces, les apports d'effluents d'élevage étant plutôt réalisés sur les cultures, comme le maïs fourrage. 26% des surfaces en prairies permanentes ne reçoivent aucun amendement (Agreste, 2000).

Le tableau 1 résume les pratiques de fertilisation et d'exploitation de l'herbe, ainsi que la productivité des prairies en France, en faisant la distinction entre le type de prairies (temporaires vs. permanentes) et le niveau d'intensification.

Fixation symbiotique d'azote

Les légumineuses, via une symbiose racinaire avec des bactéries fixatrices d'azote (*Bradyrhizobium* sp., *Sinorhizobium* sp.), apportent une source supplémentaire d'azote à la prairie. Pour un taux au moins égal à 20%, cette fourniture d'azote par les légumineuses peut suffire à couvrir l'entièreté des besoins en azote de la prairie (Schvartz et al., 2005). La part des légumineuses dans la composition botanique des prairies permanentes varie beaucoup selon des facteurs de climat, de sol et de gestion (Loiseau et al., 1998). Dans le cas des prairies permanentes, trois quarts des surfaces sont composés de moins de 20% de légumineuses et de 80% de graminées, le cinquième des surfaces incluant entre 20 et 40% de légumineuses (Agreste, 2010a). Dans le cas des prairies temporaires, les deux tiers des surfaces semées comprennent moins de 20% de légumineuses (Agreste, 2010b), le taux de légumineuses ayant cependant tendance à augmenter avec la durée d'implantation de ces prairies.

En résumé, les prairies temporaires sont en général exploitées de manière plus intensive que les prairies permanentes. Elles sont en proportion plus nombreuses à recevoir de l'azote sous forme minérale et les doses à l'hectare sous plus élevées que les prairies permanentes (ou artificielles), et ce, quel que soit le mode de récolte de l'herbe au cours de l'année. Le nombre de coupes effectué à l'année est en moyenne plus élevé et surtout, les prairies temporaires offrent un rendement moyen largement supérieur à celui des prairies permanentes. Dans le cas des prairies permanentes comme des prairies temporaires, la majorité des coupes est destinée à la production de foin.

1.1.3. Place de l'herbe dans l'alimentation des bovins

Le pâturage, s'il est bien conduit, peut permettre une production d'herbe intéressante en quantité et en qualité. L'herbe pâturée est en effet un fourrage de valeur alimentaire élevée, assez bien équilibrée en énergie et en azote (en moyenne 0.90 UFL par UEL et 100g PDIE par UFL) (Delaby et Peyraud, 2009). Aujourd'hui, l'herbe pâturée et les fourrages conservés qui en sont issus (foin, ensilage d'herbe) constituent l'essentiel de la ration des herbivores (représentant 57% de la MS ingérée, Fig. 4), le reste reposant sur d'autres fourrages conservés (e.g. le maïs fourrager) et sur des concentrés. Depuis 30 ans, la composition de la ration des vaches laitières a évolué avec l'augmentation des performances animales, par un

accroissement de la part de fourrages conservés et de concentrés aux dépens de la part de pâturage. Cette diminution de la part des prairies dans la ration des vaches laitières est aussi à relier avec une volonté de réduire la charge de travail et d'augmenter la sécurité sur la ressource fourragère disponible.

En comparaison aux vaches laitières, la ration fourragère des troupeaux allaitants comprend une part plus importante de prairies pérennes pâturées et en particulier de prairies permanentes. Bien que les pratiques soient hétérogènes d'une exploitation à l'autre, le pâturage représente globalement une place deux fois plus importante dans l'alimentation des troupeaux allaitants que dans celle des troupeaux laitiers (Normand, 2006).

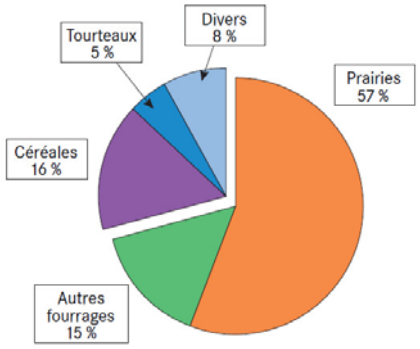


Fig. 4. Part de l'herbe et des autres aliments dans la ration des animaux d'élevage (Agreste, 2007a).

L'ensemble des surfaces destinées à l'alimentation des animaux (prairies permanentes, temporaires et artificielles, cultures fourragères) définissent la **surface fourragère principale** (SFP). Ce sont l'ensemble de ces surfaces qui contribuent au système fourrager.

1.2. Le système fourrager

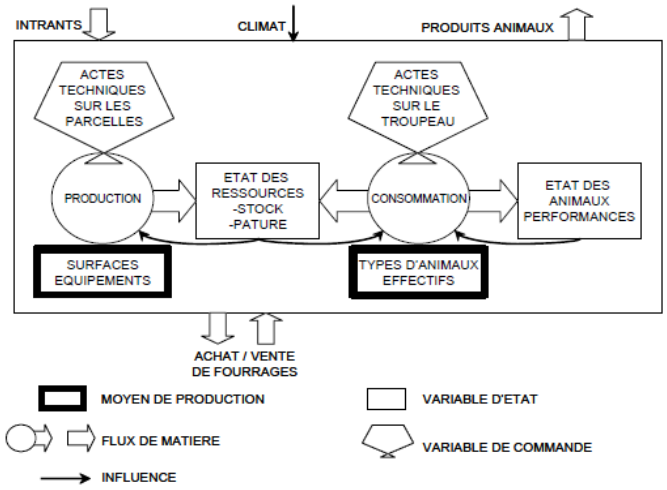
Initialement défini comme l'ensemble organisé de moyens destinés à produire des fourrages, le **système fourrager** tend à évoluer vers une notion plus dynamique, à savoir un « ensemble d'informations et de décisions visant à équilibrer les besoins et les ressources en fourrages en vue de répondre à un objectif de production dans un cadre de contraintes donné » (comme le contexte climatique, les prix des productions agricoles, etc.) (Moreau et al., 2010, Fig. 5).

La difficulté réside donc dans la nécessité de gérer un ensemble de surfaces de façon à disposer en permanence, et à moindre coût, d'une ressource alimentaire suffisante pour les animaux.

Ce système fourrager peut être représenté par un ensemble structuré en entités de gestion appelées **ateliers de productions** (Coléno et Duru, 1998). Les ateliers correspondent aux tâches et aux savoir-faire concourant à l'élaboration d'un ou plusieurs aliments et services, chacun correspondant à des logiques de production et à des temporalités différentes (Coléno, 2002).

Le système fourrager comprend ainsi des ateliers « troupeau » qui transforment les ressources fourragères en lait et/ou en viande, et des ateliers « fourragers » (pâtures ou stocks de fourrages conservés) qui produisent à partir des terres et des intrants les aliments destinés au troupeau.

A)



B)

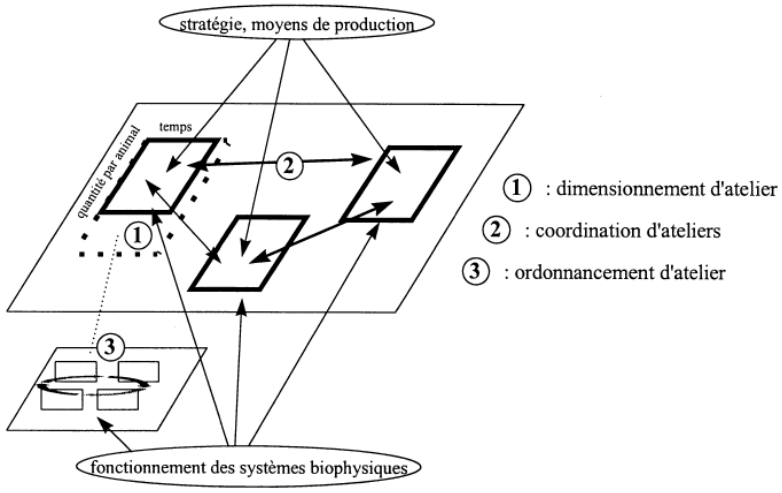


Fig. 5. A) Représentation schématique du système fourrager : facteurs conditionnant les flux et les états (adapté de Duru et al., 1988 par Martin, 2009) ; B) Représentation schématique d'ateliers de production (rectangles) faisant apparaître les composantes de gestion (dimensionnement, coordination, ordonnancement) analysées à l'interface entre les stratégies de production et le fonctionnement biophysique des écosystèmes prairiaux (d'après Coléno et Duru, 1988).

Cette représentation du système fourrager sous forme d'ateliers permet de définir quatre types de règles (Coléno et Duru, 1998):

- le **dimensionnement** des ateliers de production, qui détermine pour chaque atelier sa période calendaire, sa durée, ainsi que les quantités de ressources à lui allouer (intrants, surfaces etc.); par exemple : le dimensionnement des ateliers fauches et pâture,

- la **coordination** entre ateliers de production, qui permet de gérer les enchaînements des différentes ressources fourragères au cours du temps au sein d'une campagne et entre campagnes, et d'éviter des excès ou manques de ressources ou des compétitions pour les ressources entre les différents ateliers ; par exemple : la création de stocks de fourrages à partir des ateliers fourragers pour subvenir aux besoins du troupeau à l'étable,
- l'**ordonnancement** qui correspond à l'organisation de la succession des tâches au sein d'un atelier ; par exemple, l'ordre d'utilisation des parcelles pour la fauche ou le pâturage en fonction de la portance des sols et de la production de biomasse,
- la **mise en œuvre des interventions** sur les cultures ou sur le troupeau, par exemple, la fertilisation des parcelles fauchées ou l'insémination des femelles du troupeau.

C'est la conjugaison de cet ensemble de règles qui régit le système fourrager.

1.3. Le système d'élevage

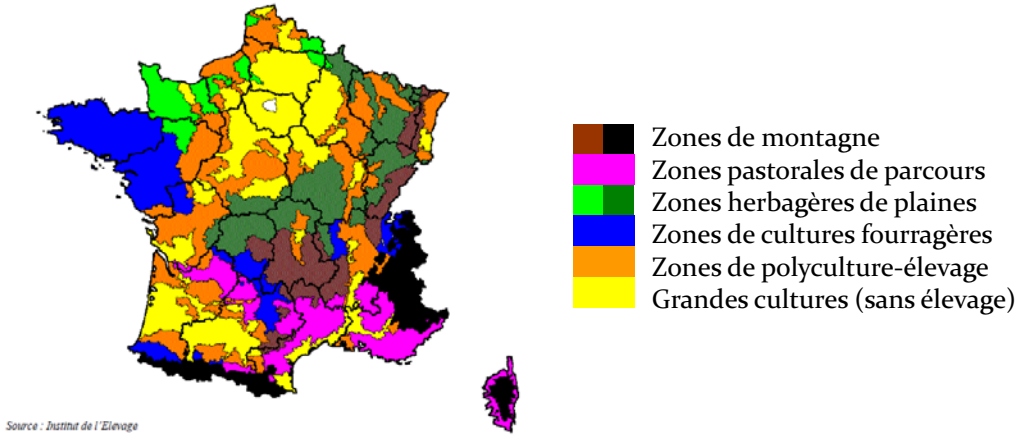
Le système fourrager constitue la base du fonctionnement des systèmes d'élevage de bovins allaitants et laitiers, auquel nous nous intéressons plus particulièrement dans le cadre de cette étude. Le **système d'élevage** est défini par le triptyque « *éleveur* (son projet, ses décisions), *troupeau* (ensemble des animaux) qui produit et se reproduit, *ressources* (fourrages, main d'œuvre, matériel, terres)» (Landais, 1987 ; Gibon et al., 1996). C'est un système complexe, piloté, qui combine les décisions humaines finalisées par un projet et les fonctionnements biologiques des animaux et des végétaux. Pour raisonner la planification et le pilotage de son système d'élevage, l'éleveur doit prendre en considération les contraintes internes ou externes ou aléas multiples, notamment climatiques (Andrieu et al., 2004). La France offre une grande diversité de systèmes d'élevage de bovins que la partie suivante présente succinctement, en détaillant néanmoins les bassins de production majeurs en production laitière et allaitante.

1.3.1. Importance et régionalisation de l'élevage bovin français

Premier éleveur bovin de l'Union Européenne (UE), l'élevage français occupe de fait une place importante au plan européen. La France rassemble à elle seule un cinquième du cheptel bovin européen, avec plus de 19 millions de têtes en 2008 (Eurostat, 2006). Parmi les pays membres de l'UE, la France est en tête de la production de viande bovine avec 22% de la production totale (1.7 million tonnes équivalent carcasse), suivi de l'Allemagne et du Royaume-Uni. Pour ce qui est de la production laitière, la France se place ainsi en deuxième position derrière l'Allemagne, aussi bien pour son cheptel de vaches laitières que pour sa

production laitière évaluée à 23 milliards de litres en 2008 (Agreste, 2009). L'élevage tient également une place importante au plan national : 60% des exploitations agricoles françaises élèvent des herbivores, dont 75% sont des bovins (Agreste, 2007b).

A)



B)

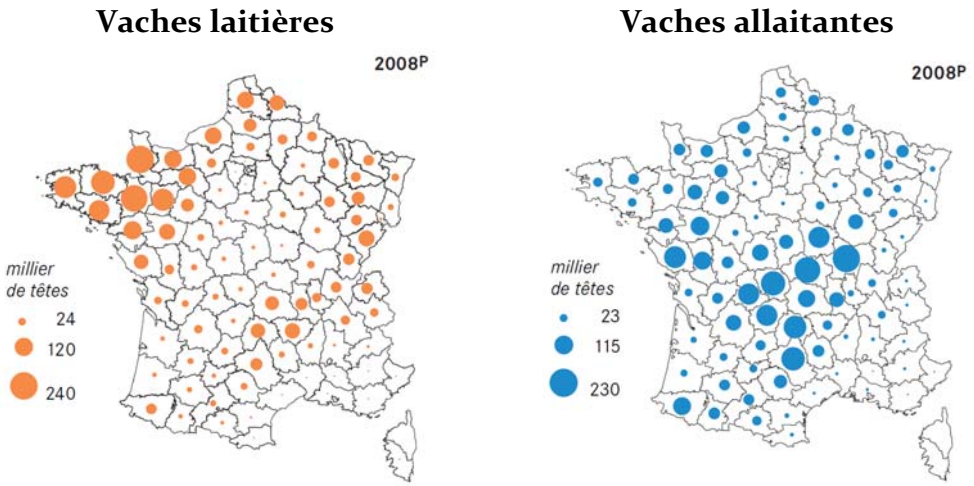


Fig. 6. A) Régionalisation de l'élevage bovin français (source : Institut de l'élevage, 2002) ; B) Répartition des effectifs des vaches laitières et allaitantes en 2008 (en milliers de tête) (Agreste, 2008b).

Dans son dossier « Economie de l'élevage », l'Institut de l'Elevage (2007) a proposé un zonage de l'élevage d'herbivores en cinq grandes régions (Fig. 6), classées selon leur caractéristiques pédoclimatiques, en allant des milieux à fortes contraintes où l'herbe est obligatoire, aux milieux favorables aux grandes cultures: **1)** les **zones de montagne** (Vosges, Jura, Massif Central, Alpes et Pyrénées), où la prairie permanente s'impose du fait de l'altitude, de la pente, des sols peu profonds et des affleurements rocheux.; **2)** les **zones pastorales de parcours** s'étendant du Périgord jusqu'aux Piémonts méditerranéens du Massif central et des Préalpes, incluant les Causses et la majeure partie de la Corse. ; **3)** les **zones herbagères de plaines** englobant la moitié Nord de la France (Normandie, Ardennes, Lorraine, Nord du massif central) et à base de prairies permanentes ; **4)** Les **cultures**

fourragères de l'Ouest et des piémonts, où la prairie temporaire et le maïs fourrage constituent la base du système fourrager; **5)** Les régions de **polyculture-élevage** (périphérie du bassin parisien, bassin aquitain, région du Poitou à la Lorraine), zones de transition entre régions spécialisées dans l'élevage et zones de cultures.

Le chargement animal moyen en France est aujourd'hui de 1,2 UGB/ha de surface fourragère principale (SFP) (Institut de l'Elevage, 2007). Cette moyenne nationale cache de grandes disparités entre systèmes de production et entre régions.

1.3.2. Focus sur les principaux bassins de production

1.3.2.1. En système allaitant

L'élevage bovin allaitant se concentre dans les zones herbagères et notamment de montagne, dont les produits bénéficient d'une bonne image et sont reconnus pour leur typicité. Dans presque 75% des exploitations allaitantes, les systèmes d'élevage rencontrés sont essentiellement de type naisseurs, avec productions de broutards[3], donc sans valorisation des jeunes bovins mâles en production de viande (taurillon, bœufs) (Normand, 2006). Le bassin allaitant le plus important, en surface comme en cheptel, se situe au centre de la France et se superpose pratiquement au Massif Central. Près de la moitié du troupeau national de vaches allaitantes s'inscrit dans ce territoire géographique (Fig. 6) qui englobe (1) la zone charolaise (Allier, Nièvre et Saône et Loire), (2) la zone limousine (Haute-Vienne, Corrèze), (3) la zone d'élevage des races rustiques auvergnates[4] (Cantal, Nord-Aveyron, Nord-Lozère) et enfin, (4) les ségalas aveyronnais et tarnais. L'ensemble de ce bassin de production se caractérise par (Normand, 2006 ; Tab. 2) :

- des systèmes naisseurs en zone herbagère obligatoire[5] (zone charolaise, zones d'élevage des races rustiques auvergnates) où seule la production d'animaux (broutards et jeunes bovins[6]) maigres[7], destinés à la vente, est possible et où la production d'herbe (de 2,5 à 7 t

[3] Les broutards sont des veaux nourris à l'herbe (totalement ou en partie) âgés de 8 à 13 mois et pesant de 300 à 450 kg vif à la vente.

[4] Races Aubrac, Salers et Gasconne.

[5] Moins de 5% de la surface est cultivable (Normand, 2006).

[6] Mâles non castrés âgés d'un an et demi à deux ans.

[7] Non engraissés c'est-à-dire nourris entièrement à l'herbe, par opposition aux animaux « gras », recevant du concentré en complément de l'herbe pâturée.

MS ha^{-1}) conduit à des chargements n'excédant pas 1,1 UGB ha^{-1} SFP. Les vêlages sont groupés sur 3 à 4 mois de décembre à février-mars. Les animaux sont rentrés environ 5 à 6 mois à l'étable (de septembre à février-mars) ce qui nécessite des besoins en fourrages importants (2000 à 2300 kg MS UGB^{-1} an^{-1}). Il s'agit généralement de foin, qui constitue bien souvent la seule ressource d'une alimentation hivernale très simple, complétée éventuellement avec du concentré (235 kg MS UGB^{-1} an^{-1}).

	% de prairies dans la SFP	Chargement (UGB ha^{-1} SFP)	Durée du pâturage (jours)	Foin (kg MS UGB^{-1})	Ensilage herbe (kg MS UGB^{-1})	Ensilage maïs (kg MS UGB^{-1})	Concentré (kg UGB^{-1})	Type de production
Systèmes naisseurs en zone herbagère obligatoire	100	0.4 - 1.1	200	2150	-	-	235	animaux maigres: Br. et JB
Systèmes naisseurs en plaine herbagère	95	0.9 - 1.5	230	1500		200	455	animaux gras: Br., G. et VR

Tab. 2. Caractéristiques des systèmes allaitant du Massif Central (adapté de Normand, 2006). Br : broutard, JB : jeunes bovins, G. : génisses, VR : vache de réformes.

- des systèmes naisseurs en plaine herbagère (zone charolaise, zone limousine et ségala aveyronnais et tarnais) où la proportion de cultures peut atteindre 15% de la surface agricole utile (SAU), ce qui autorise une activité de finition de broutards gras plus ou moins importante selon les ressources fourragères : les broutards sont vendus « légers » à 8-9 mois ou « lourds » à 11-13 mois. Le potentiel de production fourragère conduit à des chargements compris le plus souvent entre 0,9 et 1,5 UGB ha^{-1} SFP. La durée d'hivernage dure 4 à 5 mois (de décembre à mars-avril), période pendant laquelle ont lieu les vêlages, et requiert une quantité de fourrages grossiers, généralement du foin, de l'ordre 1400 à 1600 kg MS UGB^{-1} an^{-1}, éventuellement complétée par un apport d'ensilage de maïs (200 kg MS UGB^{-1} an^{-1}). La finition des animaux nécessite en outre environ 455 kg MS UGB^{-1} an^{-1} de concentré.

1.3.2.2. En système laitier

L'élevage bovin laitier occupe principalement les zones de cultures fourragères de l'Ouest et des piémonts, ainsi que dans les zones herbagères de plaine, qui profitent d'une bonne pousse de l'herbe. La Bretagne est la première région productrice de lait en France (Fig. 6). Brocard et al. (2008) font la synthèse des caractéristiques des élevages laitiers de cette région, mettant en évidence la grande diversité de système rencontrés liée à l'alternative entre maïs et herbe. Six systèmes fourragers sont identifiés sur la base du nombre de jours de pâturage seul[8] et décrits par les Chambres d'Agriculture pour leur surface pâturée, l'ingestion d'herbe par les

[8] Nombre de jours de pâturage où les vaches ne sont nourries qu'à l'herbe.

animaux à la pâture, les stocks pour la période hivernale, les quantités de concentrés éventuellement apportées et la production laitière associée. Ces systèmes vont de systèmes « tout herbe » à des systèmes « tout maïs » (Tab. 3), les systèmes les plus représentés se caractérisant par un nombre de jours de pâturage seul s'échelonnant de 0 à 100 jours (soit une proportion de jours pâturés et complémentés de 65 à 100% dans 60% des cas).

- Les systèmes « tout herbe » (sans concentré au pâturage) se caractérisent par une grande surface allouée au pâturage (70 ares UGB^{-1}), un nombre de jours pâturés et une ingestion d'herbe élevés (avec respectivement plus de 300 jours pâturés et 4000 kg MS UGB^{-1} an^{-1}) et des stocks limités (1450 kg MS UGB^{-1} an^{-1}). Ces systèmes produisent moins de 6500 kg lait UGB^{-1} an^{-1}.

	Surface pâturée (ares UGB^{-1})	Mise à l'herbe	Fin pâturage	Durée totale du pâturage (jours)	Pâture (kg MS UGB^{-1})	Stocks (kg MS UGB^{-1})	Lait brut (kg UGB^{-1})	Concentrés (g kg^{-1} lait)
Tout maïs	25	01-mars	10-nov	255	1800	4050	8025	143
70 jours de pâturage seul	30	20-févr	20-nov	275	2350	3500	7590	128
100 jours de pâturage seul	35	20-févr	30-nov	285	2750	3000	7355	122
150 jours de pâturage seul	45	10-févr	30-nov	295	3300	2150	6915	109
210 jours de pâturage seul	60	20-janv	10-déc	325	3750	1750	6135	90
Tout herbe	> 70	20-janv	20-déc	335	3950	1450	< 5635	0

Tab. 3. Caractéristiques des systèmes laitiers bretons (adapté de Brocard et al., 2008 et Seuret et al., 2004). Les jours de pâturage seul correspondent aux jours où les vaches ne reçoivent pas de concentré en complément de l'herbe pâturée.

- Les systèmes « tout maïs » où la surface allouée au pâturage, la durée du pâturage et l'ingestion d'herbe à l'année sont limitées (avec respectivement, 20-25 ares UGB^{-1}, 280 jours pâturés et 1800 kg MS UGB^{-1} an^{-1}) et où les vaches sont continuellement complémentées durant le pâturage, à raison de 145g kg^{-1} lait produit (soit 1160 kg UGB^{-1} an^{-1}). La production annuelle de lait y est élevée avec un peu plus de 8000 kg lait UGB^{-1} an^{-1}.

Dans les tous cas, les auteurs (Brocard et al., 2008) mettent en évidence une exploitation maximale de l'herbe, avec une durée moyenne de pâturage de 290 jours, les animaux étant mis à l'herbe en moyenne mi-février et rentrés à l'étable en décembre. Ces systèmes sont peu chargés (en moyenne 1,5 UGB ha^{-1} SFP), et présentent une production laitière peu pénalisée par l'augmentation de la part de l'herbe dans la ration et une bonne efficience de l'utilisation des concentrés avec le niveau le plus faible en France de complémentation ramené au kg de lait produit. Les vêlages sont généralement centrés sur l'automne (de septembre à décembre) (Normand, 2006). Ces systèmes se situent dans le territoire de prédilection du ray-grass anglais, cultivé seul ou en association avec du trèfle blanc (Peyraud et al., 2009).

1.3.3. Atouts et inconvénients des systèmes herbagers

Les systèmes herbagers, souvent associés à des prairies permanentes et dont l'essentiel de l'alimentation des animaux reposent sur l'herbe pâturée, sont aujourd'hui fortement plébiscités pour les multiples services qu'ils assurent (production alimentaire de viande et de produits laitiers, entretien du territoire et des paysages, conservation de la biodiversité, stockage de carbone etc.) (Huygue, 2008, 2009a) et la bonne image qu'ils véhiculent. Cela s'est notamment traduit ces dernières années par des mesures réglementaires et incitatives en faveur des zones herbagères, telles que la prime à l'herbe (Dobremez et al., 2008). Ces systèmes sont d'autant plus intéressants que l'herbe pâturée autorise facilement une production laitière journalière de 20 à 30 kg de lait par vache laitière sans aucun apport de concentré et surtout sans apport de concentré protéique (Delaby et al., 1999). Tout l'enjeu des systèmes herbagers est donc d'utiliser au maximum cette ressource économe et renouvelable. Cela passe par une maximisation de la part de l'herbe pâturée dans l'alimentation annuelle des vaches et de fait par une maximisation de la durée de la saison de pâturage. Dans un contexte où la croissance démographique et les attentes sociales sont croissantes, les sollicitations pour des systèmes exclusivement ou davantage herbagers pourraient devenir plus fortes. Pour de tels systèmes, où les conditions de production sont le plus souvent extensives, la disponibilité des ressources fourragères est très dépendante des conditions climatiques (Andrieu et al., 2004 ; Lemaire et Pflimlin, 2007), ce qui suppose que les règles de gestion du système fourrager (et plus largement du système d'élevage) intègrent différent outils et procédures autorisant une flexibilité suffisante face à un contexte climatique anticipé plus variable et plus accidentel (Andrieu et al., 2008). Ce contexte climatique est d'autant plus important qu'à la différence des systèmes de cultures, le climat influe sur les systèmes d'élevage à la fois sur la production de ressources aux différentes saisons, mais également sur les besoins en ressources en fonction des durées relatives de l'hiver et de l'été.

2. Réponses des écosystèmes prairiaux au changement climatique

2.1. Les changements climatiques anticipés

Depuis 1860, la température moyenne de surface a augmenté de 0,6° C (avec une incertitude en plus ou moins 0,2° C). Le XXe siècle a probablement été le siècle le plus chaud depuis 1 000 ans et la décennie 1990 a connu le réchauffement le plus important de ce siècle. Les données purement climatiques sont corroborées par des observations sur des indicateurs qui

en dérivent directement : diminution de la surface de couverture neigeuse et des glaciers de montagne ou de la glace de mer, élévation du niveau de la mer, etc. La confrontation des scénarios climatiques pour le XXIème siècle avec les observations récentes permet maintenant d'attribuer les changements climatiques récemment observés, au-delà des facteurs naturels, à l'accroissement de l'effet de serre par l'action anthropique (IPCC, 2007a).

Par ailleurs, même s'il est généralement très délicat d'isoler l'action éventuelle de l'homme dans le réchauffement global du climat, de celui d'un grand nombre d'autres facteurs, il est possible d'observer des impacts sur les écosystèmes cultivés ou naturels, en particulier au niveau de leur phénologie[9] (pour la France, dates de floraison des arbres fruitiers, de vendange et de semis du maïs) mais aussi, dans certains cas, de leur productivité (forêts) (Seguin, 2007). Ils attestent de la réalité d'un climat actuel significativement différent de celui des années 1940-1970 et très vraisemblablement en cours d'évolution sous l'action de l'augmentation de la concentration des gaz à effet de serre (GES) dans l'atmosphère (Seguin, 2007).

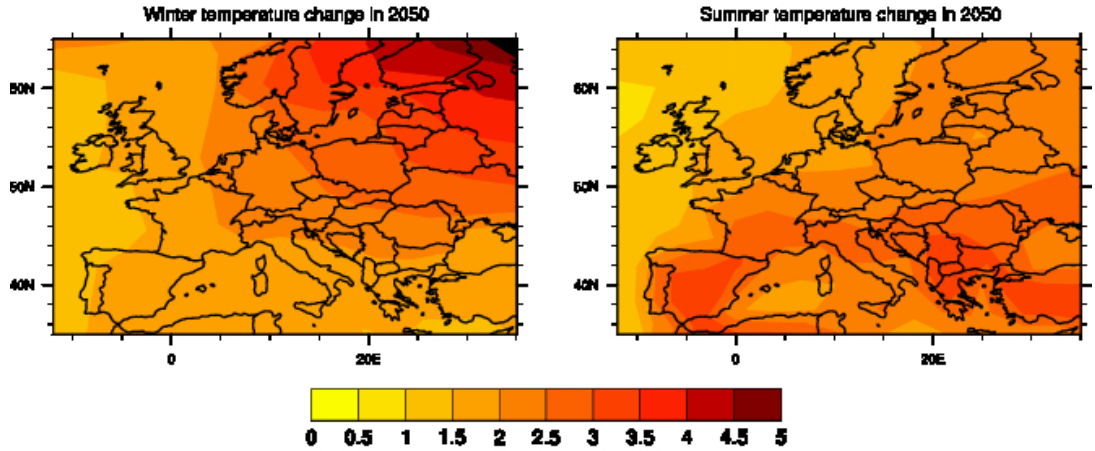


Fig. 7. Anomalies de température en Europe en 2050 telles que simulées par le multi-modèle IPCC (21 modèles) et suivant le scénario d'émission A1B (voir partie 4.1).

Pour la fin du siècle, les modèles anticipent une concentration atmosphérique en CO_2 comprise entre 540 et 950 ppm, à comparer avec une concentration préindustrielle de 280 ppm et une concentration actuelle d'environ 380 ppm. Cette augmentation de la concentration des GES dans l'atmosphère devrait se traduire par une augmentation moyenne de la

[9] Apparition d'évènements périodiques déterminés par les variations saisonnières du climat. Par exemple, la phénologie des graminées fourragères peut se caractériser par une phase d'élongation foliaire et de tallage en d'hiver et au début du printemps (stades « feuillu ») puis par une phase de développement des tiges et des épis à la fin du printemps-début de l'été (stades « épis 10cm » , « début épiaison », « épiaison », « pleine épiaison », « fin épiaison ») suivi de la floraison (stade « floraison ») en été.

température de surface, estimée, d'après les simulations réalisées dans le cadre du 4ème rapport de l'IPCC (*Intergouvernemental Panel on Climate Change*, ou Groupe d'experts Intergouvernemental sur l'Evolution du Climat (GIEC) en français), à 1,8 - 4° C de 1990 à 2100. Ce réchauffement serait sans précédent depuis les 10 000 dernières années. Il est presque certain que toutes les surfaces continentales se réchaufferont plus rapidement que la moyenne. Les prédictions concernant la pluviométrie sont un peu plus incertaines, mais elles font état en général d'une légère augmentation de la moyenne annuelle, avec une tendance à la diminution de la pluviométrie estivale dans les zones tempérées de moyenne latitude, qui serait nettement plus marquée autour du pourtour méditerranéen. En plus de ces variations de climat moyen, il est vraisemblable que le changement climatique s'accompagne d'un accroissement de la variabilité temporelle et spatiale des extrêmes (Déqué, 2007).

Les conséquences de ces changements sur les écosystèmes prairiaux et les systèmes fourragers en France sont encore incertaines, mais elles peuvent être approchées à partir de résultats expérimentaux et d'études concernant :

- Les effets d'un réchauffement sur la prairie,
- Les effets de l'enrichissement en CO_2,
- Les interactions de l'enrichissement en CO_2 avec les facteurs abiotiques (température, eau, nutriments) et biotiques (maladies, ravageurs, espèces compétitrices pour les ressources),
- Les incidences d'événements extrêmes (vagues de chaleur et sécheresse).

Les sections suivantes donnent un aperçu des connaissances acquises dans ces domaines.

2.2. Effets d'un réchauffement sur la production fourragère

Chez les graminées, la croissance foliaire repose sur la vitesse d'apparition des feuilles successives sur les talles[10], ainsi que sur la vitesse d'élongation et de sénescence des feuilles ; et la colonisation du milieu se fait par tallage[11]. Dans les conditions naturelles de la période automne-hiver-début de printemps, Lemaire (1987) a montré que la réponse de l'élongation foliaire à la température était de nature exponentielle. L'accélération de l'élongation foliaire est liée au passage des apex du stade végétatif au stade reproducteur. La date à laquelle cette

[10] Selon Gillet (1979), une talle se définit comme un « empilement de segments de tiges portant une feuille, un bourgeon et une couronne de racines adventives ». Chaque talle constitue un nouvel axe de ramification.

[11] Processus de ramification chez les Poacées (graminées) qui leur permet de produire de talles à partir de la plantule initiale assurant ainsi la formation d'une touffe dense.

accélération se produit est fonction de la vernalisation[12] des talles et est variable selon le génotype considéré. Cette accélération de l'élongation foliaire s'accompagne d'une augmentation de la capacité photosynthétique des feuilles. Alors que la réponse de la vitesse d'apparition des feuilles à la température reste inchangée, cette accélération se traduit par une augmentation importante de la taille (et donc de la surface) des feuilles. Conjuguée à l'augmentation de la densité de talles, cette augmentation de la surface foliaire contribue à une augmentation rapide de l'indice foliaire[13] de la prairie, à une plus grande captation de l'énergie solaire et donc à une accélération de la production de matière sèche.

A partir du mois de mai, c'est la quantité de rayonnement, et non les températures, qui devient le facteur limitant de la production de matière sèche des prairies. En été, la production est surtout limitée par la disponibilité des ressources en eau. Cependant les fortes températures peuvent aussi limiter la croissance des graminées. Les seuils de température au-delà desquels la croissance des différentes espèces est fortement ralentie ne sont pas déterminés avec précision du fait des interférences avec la sécheresse. Pour le ray-grass anglais on peut indiquer 20-22 °C comme une température optimum tandis que des espèces comme la fétuque élevée et le dactyle ont un optimum aux alentours de 25 °C (Soussana et Lemaire, 2007).

Ainsi, on peut anticiper qu'un réchauffement global puisse avoir tendance à augmenter fortement la production des prairies au printemps, mais aussi à la diminuer en période estivale, augmentant ainsi l'irrégularité saisonnière de la production (Soussana et Lemaire, 2007).

2.3. Effets d'une atmosphère enrichie en CO_2

Les réponses des principales espèces cultivées à une augmentation de la concentration atmosphérique en CO_2 ($[CO_2]$) ont été étudiées expérimentalement depuis une trentaine d'années. A partir de la fin des années 1980, de nouvelles techniques d'enrichissement en $[CO_2]$ de l'atmosphère des cultures ont vu le jour. Les dispositifs d'enrichissement en $[CO_2]$ à l'air libre (*Free Air CO_2 enrichment* ou FACE en anglais) permettent de réaliser une fumigation contrôlée en CO_2 d'un écosystème, et constituent aujourd'hui la technique de référence pour étudier la réponse des prairies, des cultures et des forêts à une augmentation de la concentration en CO_2. Une douzaine de dispositifs FACE de grande dimension aux USA et

[12] Accumulation de températures froides.

[13] Surface de feuille par unité de surface au sol.

un en Europe (à Zürich, en Suisse) ont été consacrés à l'étude de la réponse des plantes fourragères à un enrichissement en [CO_2] (http://public.ornl.gov/face/global_face.shtml). Dans le climat continental de Zürich, les résultats obtenus indiquent une augmentation de 7% environ du rendement d'une graminée fourragère comme le ray-grass anglais lorsque la concentration atmosphérique en CO_2 est portée à 550 ppm (Daepp et al., 2000). Ce chiffre est représentatif de la fourchette généralement observée pour les prairies (+15% pour un doublement du [CO_2], Campbell et Smith., 2000) mais ils sont nettement plus faibles que ceux qui avaient été publiés initialement en conditions contrôlées (Ainsworth et Long, 2005).

2.4. Interactions entre [CO_2] élevée et facteurs abiotiques

L'ampleur de la réponse de la végétation à une augmentation du [CO_2] est dépendante de l'espèce considérée et est fortement influencée par les autres facteurs environnementaux tels que la température, l'intensité lumineuse et la disponibilité en eau et en nutriments (Baker et Allen, 1994). L'optimum thermique de l'activité photosynthétique est variable suivant l'espèce considérée, de la voie métabolique empruntée (C3 vs. C4) et de l'environnement de croissance (Bunce, 2000). Pour les plantes en C3, il varie de 20 à 30 °C (von Caemmerer et al., 2009). Dans la mesure où une augmentation des températures stimule la photorespiration des plantes en C3 (Long et al., 1991), les effets positifs d'une augmentation du [CO_2] sur la photosynthèse sont généralement plus importants pour des températures élevées, même s'ils peuvent diminuer au-delà de l'optimum thermique de la photosynthèse.

De nombreuses études ont montré que les plantes non limitées par l'azote et par d'autres nutriments répondaient plus fortement à une élévation du [CO_2] atmosphérique que les plantes cultivées dans des milieux peu fertiles et/ou recevant peu de nutriments (Poorter, 1998 ; Soussana et Lüscher, 2007). Les expérimentations menées avec des dispositifs FACE ont confirmé ces conclusions (Nowak et al., 2004 ; Schneider et al., 2004), mettant en évidence le rôle de l'azote comme facteur limitant de la réponse du couvert à une augmentation du [CO_2]. Cette limitation peut être levée par un apport considérable d'azote et/ou, lorsque les autres nutriments ne sont pas limitants, par une augmentation de la fixation symbiotique d'azote par les légumineuses, permise par l'augmentation du [CO_2] (Gifford, 1994). La croissance et le rendement des légumineuses sous [CO_2] élevée est en effet dépendante de la disponibilité de nutriments autre que l'azote, tels que le phosphore (Almeida et al., 2000 ; Stöcklin et al., 1998).

Concernant les interactions du CO_2 avec la disponibilité des ressources en eau, la stimulation de la photosynthèse sous [CO_2] élevée, conjuguée à une diminution de la transpiration, est

connue pour améliorer l'efficience d'utilisation de l'eau et la productivité des plantes en C3 et en C4 (Casella et Soussana, 1997 ; Drake et al., 1997 ; Aranjuelo et al., 2005). L'augmentation du [CO_2] pourrait de plus permettre une réduction de l'épuisement de la réserve utile des sols (Morgan et al., 2004) en conditions sèches. Ces résultats sont en accord avec le fait que de fortes concentrations atmosphériques en CO_2 pourraient réduire la sensibilité des écosystèmes prairiaux à de faibles précipitations (Volk et al., 2000 ; Morgan et al., 2004).

2.5. Interactions biotiques sous [CO_2] élevée et changement climatique

Les facteurs biotiques que sont les espèces végétales compétitrices pour les ressources, les ravageurs et les maladies peuvent réduire voire entraver la croissance des prairies, les performances animales et la viabilité économique des fermes d'élevage (Goldson et al., 2005 ; Tubiello et al., 2007). A titre d'exemple, en Nouvelle-Zélande, le charançon du trèfle blanc peut causer des pertes financières considérables en diminuant largement les bénéfices économiques tirés de la fixation symbiotique (i.e réduction des coûts associés à l'achat d'intrants) (Bryant et Snow, 2008). Les interactions entre [CO_2] et température sont reconnues comme un facteur clé des dommages engendrés par les ravageurs et les maladies. De même, les interactions entre [CO_2] et précipitations sont déterminantes (Staceys et Fellows, 2002 ; Zvereva et Kozlov, 2006). L'augmentation des évènements extrêmes pourrait également promouvoir l'apparition de nouvelles maladies et de nouveaux ravageurs (Alig et al., 2002 ; Gan et al., 2004).

Toutefois, en conditions tempérés, les conséquences négatives des maladies et des ravageurs sur les prairies restent limitées, la dynamique de végétation constituant une interaction biotique de premier ordre en prairie plurispécifique.

Les réponses des espèces aux changements globaux, telles que l'augmentation du [CO_2] et des températures, sont susceptibles de modifier la structure[14] des communautés prairiales en altérant la dynamique des populations d'espèces qui les composent, cette modification pouvant en retour modifier le fonctionnement de l'écosystème (Diaz et Cabido, 2001 ; Lavorel et Garnier, 2002). Les processus impliqués dans la réponse des espèces en

[14] La structure d'une communauté est caractérisée par des attributs comme le nombre d'espèces (richesse spécifique), les types d'espèces présentes et leur abondance relative (diversité spécifique), les caractéristiques physiques de la végétation et les relations trophiques entre les populations interagissant dans cette communauté (Ricklefs et Miller, 2005)

monoculture aux concentrations en CO_2 élevées sont connus. Néanmoins, ces connaissances ne peuvent être généralisées aux couverts plurispécifiques. Lors d'études menées sur plusieurs espèces de graminées en mélange, il a été montré que les espèces présentant une efficience élevée d'interception du rayonnement et/ou d'utilisation de l'azote présentaient un avantage compétitif sous [CO_2] élevée par rapport aux autres espèces (Soussana et al., 2005).

De plus, dans les prairies fertiles (non carencées en phosphore et en soufre), les légumineuses profitent davantage de l'augmentation du [CO_2] atmosphérique que les espèces non fixatrices de l'azote atmosphérique (Hebeisen et al., 1997 ; Lüscher et al., 1998). La proportion de légumineuses, mais aussi de dicotylédones non fixatrices, dont les limbes sont plus digestibles que ceux des graminées (Søegaard et al., 1993 ; Duru et al., 1997), pourrait donc augmenter aux dépends des graminées (Teyssonneyre et al., 2002). L'augmentation du [CO_2] est susceptible de diminuer la valeur alimentaire des fourrages récoltés en augmentant le ratio énergie/protéines (Soussana et Hartwig, 1996 ; Korner, 2000), avec pour conséquences probables, d'amoindrir les performances animales et d'augmenter les émissions de méthane entérique associées. Une augmentation de la proportion de légumineuses dans le couvert pourrait accroître significativement la fixation symbiotique d'azote (Soussana et Hartwig, 1996 ; Zanetti et al., 1997) et compenser ainsi le déclin de la teneur en protéines des fourrages (Soussana et Lüscher, 2007), sécurisant les productions animales et limitant leur impact sur l'environnement.

De plus, l'augmentation du [CO_2] conjuguée à une aridité plus forte pourrait également favoriser l'invasion des prairies par des adventices ou par de nouvelles espèces (William et al., 2007 ; Gilgen et al., 2010).

2.6. Incidence des évènements extrêmes : vagues de chaleur et sécheresse

Une augmentation future de la fréquence, de l'intensité et de la durée des vagues de chaleur est anticipée pour le continent européen (Beniston et al., 2007). Les conséquences des anomalies de températures (jusqu'à + 6 °C) et du déficit des précipitations (jusqu'à - 300 mm) en Europe durant l'été 2003 laissent présager des conséquences néfastes de tels épisodes pour l'avenir (Ciais et al., 2005). Une perte de production fourragère considérable, de l'ordre de - 20% à - 36% selon les régions affectées, a été enregistrée, sans que la viabilité économique des systèmes d'élevage ne soit nécessairement affectée (RICA, 2003 ; Veysset et al., 2007). Dans beaucoup de régions tempérées, les températures les plus chaudes actuellement

enregistrées pourraient devenir la norme des températures estivales à la fin du 21ème siècle (Battisti et Naylor, 2009). A l'échelle de la France, les modèles climatiques prévoient notamment pour la fin du siècle une extension de la période estivale, une multiplication par 10 de la fréquence des vagues de chaleur (Déqué, 2007) et une augmentation de 20 à 40% de la variabilité des températures estivales (Déqué et al., 2007 ; Fischer et Schär, 2007; Parey, 2008). Le stress thermique causé par les vagues de chaleur peut induire des modifications du métabolisme et du comportement des ruminants, comme une réduction de l'ingestion animale et par conséquent un déclin de la productivité des systèmes d'élevage (Thornton et al., 2009 ; Tubiello et al., 2007). En outre, les vagues de chaleur de ces 20 dernières années ont engendré des phénomènes de mortalité considérables dans les troupeaux du nord de l'Europe et aux Etats Unis (Thornton et al., 2009).

D'autre part, l'amplification du cycle hydrologique due au réchauffement climatique pourrait conduire à des régimes de précipitations intra-annuels extrêmes, caractérisés par des épisodes pluvieux plus intenses et des intervalles de temps plus longs entre deux évènements successifs de pluies (IPCC, 2007a). A titre d'exemple en France, le nombre de jours présentant des précipitations supérieures à 10 mm pourrait augmenter de 25% en hiver à la fin du siècle (Déqué, 2007). La répartition plus épisodique des pluies au sein de l'année pourrait augmenter la durée et la sévérité des épisodes de sécheresse (Knapp et al., 2008). Ces épisodes sont particulièrement néfastes aux prairies, et aux systèmes d'élevage dans une plus large mesure. La sécheresse peut en effet engendrer une dégradation durable du couvert végétal (Briske et al., 2005) et augmenter les besoins en fourrages pour nourrir le bétail pendant ces périodes où l'herbe pâturée devient insuffisante.

Face à la sécheresse, les plantes ont développées des stratégies d'évitement et de tolérance au stress, variables suivant les espèces et le génotype considérés. Par exemple, pour survivre à des épisodes de sécheresse sévère, la plupart des espèces prairiales pérennes témoignent d'une combinaison de réponses, incluant (i) une sénescence accélérée des tissus aériens matures permettant une diminution de la transpiration de surface des feuilles, (ii) un développement de l'appareil racinaire en profondeur, autorisant un prélèvement d'eau à des potentiels hydriques faibles (Durand et al., 2007) et un délai à la déshydratation, (iii) l'accumulation de sucres solubles et de déhydrines dans les tissus de base, incluant les bourgeons et les méristèmes, permettant de tolérer la déshydratation dans ces organes de survie (Volaire, 2002), (iv) le développement de stolons et rhizomes par les espèces dites « traçantes » qui assurent un développement végétatif en situation de sécheresse (Jouany et al., 2009) et enfin, (v) une stratégie de dormance estivale, reconnue comme la plus efficace parmi les stratégies énoncées

pour tolérer des conditions d'aridité sévère (Norton et al., 2008, 2009). L'ensemble de ces stratégies témoigne de la multiplicité des voies d'adaptation inter- et intra-spécifiques à la sécheresse.

Les effets de la sécheresse portent également sur les interactions entre le couvert végétal et le sol. La sécheresse peut par exemple diminuer la biomasse microbienne des sols, conduisant à une accumulation continue de l'azote sous forme soluble et à une absorption racinaire élevée au retour des pluies (Lemaire et Denoix, 1987). Les effets sur le long terme seront dépendants de la concentration atmosphérique en CO_2 (Loiseau et Soussana, 2000 ; Pinay et al., 2007) et pourraient inclure (i) des changements de la composition fonctionnelle des populations microbiennes (e.g. nitrifiantes, dénitrifiantes) (Barnard et al., 2006), (ii) une accentuation des pertes en nutriments, et par conséquent (iii) des modifications des cycles biogéochimiques et de la capacité des sols à stocker du carbone.

En l'absence d'ajustements de leur gestion, ce contexte climatique, anticipé plus extrême et plus incertain, pourrait compromettre la viabilité économique des systèmes d'élevage (Thornton et al., 2009). L'expérience acquise des évènements extrêmes passés fournit déjà des pistes d'adaptation (Lemaire et Pflimlin, 2007). Pour nourrir notre réflexion, il convient d'identifier où se trouvent les leviers de sécurisation de ces systèmes, c'est-à-dire à quel niveau ces systèmes peuvent faire preuve de souplesse face à l'aléa climatique.

2.7. Flexibilité des écosystèmes prairiaux face aux aléas climatiques

2.7.1. Notion de flexibilité

La réponse adaptative des systèmes de production agricole aux perturbations peut suivre différentes trajectoires qualifiées de rigide, flexible, élastique ou encore plastique (Fig. 8, Sauvant et Martin, 2010). Alcaras et Lacroux (1999) proposent de définir ces quatre notions par l'aptitude de la perturbation à modifier la structure et/ou la finalité du système considéré. Ils définissent ainsi quatre types de systèmes suivant leurs modalités de réponse à une perturbation :

- Les **systèmes rigides**, incapables, sous l'action d'une contrainte, de modifier ni leur structure et ni leur finalité cette rigidité pouvant conduire à un point de rupture témoignant d'une perte partielle ou totale de fonctionnalité du système.
- Les **systèmes élastiques**, qui s'adaptent en modifiant transitoirement leur structure et leur finalité.

- Les **systèmes plastiques**, qui s'adaptent grâce à leur capacité à modifier leur structure et à se refinaliser sur un nouvel objectif.
- Les **systèmes flexibles**, qui s'adaptent grâce à leur double capacité à modifier durablement leur structure sans changer de finalité et inversement à viser un nouvel objectif sans altérer leur structure.

La flexibilité est le concept à adopter dans le cadre de l'étude de la capacité adaptative des systèmes d'élevage aux aléas, de manière à pouvoir étudier les différentes composantes de cette capacité et à les étudier sur le court et long terme (Dedieu et al., 2008a).
La flexibilité des systèmes d'élevage est à la fois i) biologique, car reposant sur les propriétés des couverts prairiaux et des animaux d'élevage, et ii) décisionnelle, car ayant trait aux décisions et aux actions de l'éleveur.

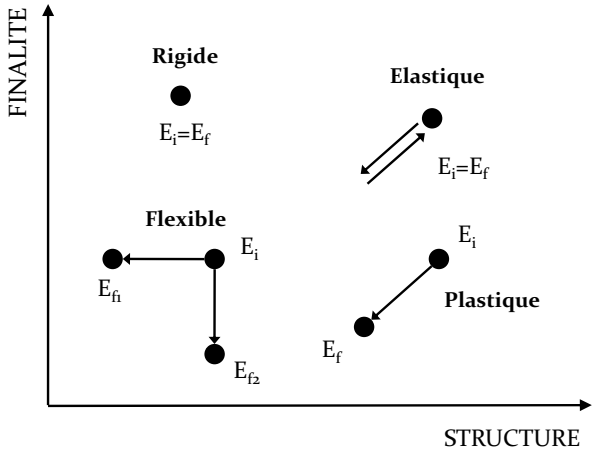


Fig. 8. Modalités des réponses d'un système à une perturbation. (Source : Sauvant et Martin, 2010) ; E_i, état initial et E_f, état final après perturbation.

2.7.2. Flexibilité biologique

Ce sont les caractéristiques fonctionnelles du couvert qui confèrent à la gestion sa flexibilité, en définissant une gamme de régimes de défoliation, d'intensité d'exploitation et de fertilisation, qui détermine en retour la structure et la diversité fonctionnelle du couvert (Duru et al. 2008). Pour une prairie présentant une structure et une diversité fonctionnelle données, modifier occasionnellement les pratiques de gestion peut permettre de constituer une ressource alimentaire présentant des caractéristiques nutritionnelles différentes mais utiles pour la campagne en cours (Duru et al. 2008). Ces modifications de la gestion doivent être réfléchies pour ne pas occasionner sur le long terme des changements majeurs ou difficilement réversibles de la structure des communautés prairiales. L'étude de la flexibilité

de la conduite des couverts prairiaux nécessite donc de considérer des échelles de temps longues (pluriannuelles).

Les herbivores domestiques confèrent également une partie de sa flexibilité au système. En effet, en situation de contraintes, les potentiels adaptatifs des ruminants, qu'ils soient comportementaux ou physiologiques, accompagnent les décisions et les possibilités d'action de l'éleveur (Blanc et al., 2008). Ce potentiel adaptatif des animaux est lié à leurs caractéristiques propres: race, sexe, parité[15], stade physiologique, état nutritionnel (Cournut, 2001). A titre d'exemple, l'aptitude des animaux, d'une part, à mobiliser leurs réserves corporelles en situation de restriction alimentaire modérée ou d'augmentation des besoins énergétiques, et d'autre part, à reconstituer leurs réserves avec le retour d'une alimentation suffisante et cela, sans pénalisation des performances, peut servir les objectifs de l'éleveur (Coulon et Rémond, 1991). L'élevage d'animaux adaptés à des conditions changeantes ou contraignantes constitue un réel enjeu de recherches finalisées visant à proposer des systèmes d'élevage pérenne et durables (Blanc et al., 2008).

2.7.3. Flexibilité décisionnelle

La flexibilité décisionnelle renvoie aux décisions d'organisation du système fourrager et fait appel aux règles énoncées plus haut de dimensionnement, coordination, ordonnancement et mise en œuvre des interventions sur la végétation et le troupeau (Andrieu et al., 2008). Pour faire face aux contraintes qui pèsent sur son système, l'éleveur doit planifier, c'est-à-dire attribuer un objectif et des ressources à chaque atelier. Il s'agit pour lui de se préparer à saisir des opportunités ou bien à se prémunir de situations jugées défavorables (Sébillote et Soler, 1990). Pour cela, il s'appuie sur les enseignements tirés des années passées (Coléno et Duru, 2005). Il programme à la fois les **décisions générales** correspondant au déroulement souhaité des opérations et les **adaptations planifiées** ou solutions de rechange (surfaces de sécurité, distribution de stocks au pâturage) permettant de faire face si nécessaire aux variations de l'environnement (Duru et al., 1988 ; Chatelin et al., 1993 ; Fleury et al., 1996) et notamment du climat (Coléno et Duru, 1999). Pour le dimensionnement, planifier signifie pour l'éleveur de choisir les surfaces de bases (Bellon et al., 1999) qui seront affectées de façon prioritaire aux différents ateliers, et de garder des parcelles sans préaffectation définitive comme

[15] La parité d'une vache désigne le nombre de veaux que la vache a mis bas jusque là. Une vache primipare est gestante de son premier veau ou n'a mis bas qu'un seul veau. Une vache multipare a déjà mis bas au moins deux veaux.

surfaces de sécurité (Guérin et Bellon, 1990 ; Bellon et al., 1999), de façon à s'adapter aux conditions particulières de l'année. En cours de campagne, l'éleveur va devoir mettre en adéquation ses adaptations planifiées avec la gestion courante du système afin de répondre au mieux à ses objectifs stratégiques. C'est le concept de **pilotage**. Ce pilotage sera plus ou moins complexe en fonction du nombre d'adaptations planifiées par l'éleveur. Cette grille de lecture du système fourrager (règles, décisions générales, adaptation planifiées, pilotage) est un outil précieux pour l'analyse des modes de gestion et la comparaison des systèmes fourragers et des systèmes d'élevage dans une plus large mesure (Andrieu et al. 2008).

2.8. Pistes d'adaptation des systèmes fourragers et des systèmes d'élevage

Dans leur analyse comparative de la réponse des systèmes fourragers à la contrainte climatique, de nombreux travaux (Andrieu et al., 2004, Dedieu et al 2008c) ont montré que les adaptations d'ordre organisationnel (dimensionnement, ordonnancement) sont largement spécifiques aux systèmes fourragers étudiés.

Ainsi, dans les systèmes fourragers avec cultures, la flexibilité repose sur la possibilité de faire varier entre années les surfaces ensemencées en cultures (prairie ou culture fourragère annuelle) ou bien sur l'allocation entre parcelles pâturées ou destinées à la constitution de fourrages conservés. Ces ajustements de dimensionnement sont bien connus (Duru et al., 1988).

Dans les systèmes exclusivement herbagers (sans cultures annuelles), les leviers de sécurisation portent sur les reports de fourrages conservés d'une année sur l'autre, et sur l'ordre d'utilisation des parcelles (ordonnancement) (Andrieu et al., 2004 ; Moreau et al., 2010). Ce dernier type d'ajustement est permis par la flexibilité offerte par les couverts prairiaux (i.e. la diversité des végétations entre parcelles). Un autre levier de sécurisation possible consiste en un pâturage surdimensionné. Ce dernier présente l'avantage d'assurer une ingestion d'herbe suffisante tout en simplifiant le travail, mais a l'inconvénient de dégrader la ressource en herbe en qualité et en quantité si l'éleveur ne pratique pas, en complément, des pratiques dites de rattrapage (Dobremez et al., 2008). Il n'en reste pas moins que le report de fourrages conservés reste la voie principale de réduction des effets des variations climatiques dans ces systèmes fourragers basés sur l'herbe.

Au-delà de ces ajustements d'ordre organisationnel, d'autres alternatives en matière de production fourragère (Faidherbe et al., 2007 ; Lorgeou et al., 2007) ont été proposées pour

faire face aux aléas climatiques et notamment aux épisodes de sécheresse. Quel que soit le système fourrager considéré, une des voies d'adaptation aux risques de sécheresse suppose d'élargir la panoplie des fourrages cultivés au-delà du couple maïs-herbe (Faidherbe et al., 2007 ; Gomas, 2008). En l'absence d'irrigation, le sorgho peut par exemple se substituer partiellement au maïs. En outre, l'ensilage ou le fanage de céréales immatures associées ou non à des protéagineux fournit une production de matière sèche appréciable en période de pénurie fourragère, grâce à une récolte précoce permettant d'esquiver la sécheresse (Protin et al., 2009). Certaines associations graminées-légumineuses (e.g. dactyle-luzerne) offrent également des capacités de résilience élevées face aux épisodes de sécheresse sévères. En outre, dans un contexte où le cours des productions céréalières est attendu plus instable (Lobell et al., 2008), les systèmes d'élevage autonomes d'un point de vue de la production alimentaire du bétail pourraient se révéler plus flexibles (Delaby et Peyraud, 2009). Pour les élevages laitiers, le recours à des légumineuses ensilées, fanées ou déshydratées comme complément nutritionnel de l'ensilage de maïs et comme substitut à l'achat de tourteau de soja américain est l'une des voies envisagée pour gagner en autonomie alimentaire (Delaby et Peyraud, 2009). Pour ces systèmes, choisir la voie des fourrages (sans concentré) suppose d'accepter de ne pas être au maximum de potentiel de production des vaches et des surfaces, mais permet de sécuriser le système et de réduire sa dépendance vis-à-vis du cours des marchés (Delaby et Peyraud, 2009).

D'autres alternatives concernant la conduite de l'animal et des troupeaux sont envisagées visant soit à diminuer les effets négatifs de la sécheresse lorsqu'elle survient (**stratégie d'esquive** ou adaptation tactique), ou encore à penser le système, de façon à s'affranchir des conséquences négatives des épisodes de sécheresse par anticipation (**stratégie d'évitement** ou adaptation stratégique) (Lemaire et Pflimlin, 2007 ; Pottier et al., 2007). La première stratégie (i.e. l'esquive) repose sur des ajustements de la gestion annuelle et saisonnière du système d'élevage et du système fourrager, en fonction de l'évolution climatique subie. Ces ajustements sont permis par les capacités adaptatives des animaux (mobilisation des réserves corporelles, croissance compensatrice des génisses), par la baisse temporaire des besoins alimentaires du troupeau (monotraite, sevrage précoce des veaux allaitants, tarissement précoce des vaches laitières, anticipation des ventes d'animaux) et bien-sûr par le recours aux stocks de fourrages de l'exploitation ou par l'achat de fourrages et/ou de concentrés. La seconde stratégie (i.e. l'évitement) vise à intégrer les conséquences possibles des aléas climatiques dans la conception du système d'élevage et du système fourrager. Cette stratégie peut s'appuyer, par exemple, sur le choix de la période de mise de bas ou du type de

production animale, mais également, toujours à titre d'exemple, sur une extension de la période de pâturage en fin d'automne et en hiver, sur la création de surfaces de sécurité et sur la baisse du chargement de l'exploitation.

L'avenir des systèmes d'élevage bovin dans les différentes zones françaises dépendra de la dynamique des filières de production, du contexte économique, de la demande de la filière en produits qualifiés, du prix de l'énergie et du poids des contraintes environnementales (nitrates, pesticides, émissions de gaz à effet de serre et stockage de carbone par les prairies, disponibilité en eau pour l'irrigation etc.) ainsi que de l'impact des évolutions climatiques. Tous ces éléments vont impacter les systèmes d'élevage à des degrés divers. Aussi est-il difficile de diagnostiquer des évolutions certaines.

La conception de systèmes innovants, permettant une production économiquement viable, respectueuse de l'environnement, et flexible face aux nouveaux enjeux climatiques, démographique et socio-économique est un des défis de la recherche pour l'avenir des systèmes d'élevage. Concevoir des systèmes d'élevage ayant une double finalité environnementale et de production suppose de trouver des voies d'entente et sans doute de revoir la finalité productiviste actuelle des systèmes d'élevage qui consiste à maximiser les chargements animaux (Moreau et al., 2010). Quoiqu'il en soit, concevoir de tels systèmes suppose de prendre en considération leur fonctionnement sur une échelle pluriannuelle (Dobremez et al., 2008) et la manière dont le corps décisionnel et le système de pilotage peuvent intégrer la variabilité climatique future, à laquelle ces systèmes sont déjà particulièrement sensibles. Cet ajustement des règles de pilotage sera déterminant pour le devenir des systèmes d'élevage sous contrainte de changement climatique. Afin d'anticiper les modifications à venir, il convient de modéliser les réponses au changement climatique des écosystèmes prairiaux.

3. La modélisation, un outil nécessaire

3.1. La démarche de modélisation

L'utilisation de modèles offre plusieurs avantages vis-à-vis de l'expérimentation en conditions réelles. Par exemple, dans une simulation, il est facile de modifier les variables exogènes et le paramétrage du modèle et ainsi de contrôler l'environnement de simulation. En outre, les modèles permettent de simuler des écosystèmes complexes mettant en jeu de nombreuses interactions entre les composantes constitutives du système et avec les facteurs biotiques ou abiotiques du milieu (Thornley, 2001a). De fait, la simulation peut souvent

fournir une information que l'expérimentation seule n'aurait pas pu offrir, parce que contrainte par le temps et les ressources nécessaires (Hirooka, 2010). Cela est particulièrement vrai dans les études d'impacts du changement climatique où la modélisation est un moyen évidemment nécessaire pour répondre aux questions de recherche posées (Thornley, 2001a; Soussana et al., 2010).

Un modèle peut se définir comme une représentation simplifiée et idéalisée de la réalité, construite sur la base d'un ensemble ordonné d'hypothèses relatives à un phénomène observable et mesurable, et ayant pour but de reproduire au mieux le comportement du système réel étudié, en fonction de la problématique posée et des objectifs du modélisateur (définition adaptée de Coquillard et Hill, 1997). Les modèles peuvent être déterministes ou stochastiques, dynamiques ou statiques, mécanistes ou empiriques. Un modèle déterministe est un modèle dont les prédictions ne reposent pas sur des distributions de probabilité, contrairement au modèle stochastique dont les prédictions intègrent de fait un caractère aléatoire (Thornley, 2001a). Un modèle dynamique utilise généralement un ensemble d'équations différentielles fonctions du temps, alors qu'un modèle statique est par définition indépendant du temps (Thornley, 2001a). Un modèle empirique est construit sur la base d'équations statistiques ou mathématiques qui n'ont pas pour volonté d'être explicatives des processus modélisés mais justes d'être prédictives (Thornley, 2001a; Hammer et al., 2002). Ces équations sont établies sur la base de régressions à partir de données expérimentales (Hammer et al., 2002). *A contrario*, un modèle mécaniste est basé sur une certaine idée de comment le système fonctionne, sur les éléments à considérer comme importants dans la modélisation et sur les interactions qui lient ces derniers. Ce type de modèle fournit un certain degré de compréhension et d'explication des mécanismes modélisés, en mettant en évidence, au travers des équations utilisées, des relations de causalité entre les quantités et les processus modélisés à un niveau d'organisation donné et les phénomènes observés à un niveau d'organisation supérieur (Thornley, 2001a). En réalité les modèles mécanistes contiennent toujours une part d'empirisme, leurs équations reposant en partie sur des régressions des données expérimentales. De même, les modèles empiriques les plus simples emploient des variables biologiques ayant un caractère explicatif. La distinction entre les approches descriptive (modèle empirique) et explicative (modèle mécaniste) des modèles réside donc davantage dans le degré d'intégration de la compréhension des mécanismes dans les équations utilisées, que dans la présence ou l'absence de tout caractère explicatif (Hammer et al., 2002).

Les modèles complexes renvoient à des modèles où l'approche cartésienne ne suffit plus, ou l'approche systémique devient obligatoire pour la représentation de l'objet d'étude, constitué

d'un ensemble d'éléments en interaction dynamique, organisés en fonction d'une finalité donnée (de Rosnay, 1975). Afin d'étudier les interactions et interdépendances entre les éléments du système, les modèles de simulation systémiques sont dynamiques, le plus souvent déterministes et mécanistes. Ils sont organisés sur la base de sous-modèles et consistent en un ensemble (parfois considérable) de variables d'état, d'équations différentielles et de paramètres. Ces modèles sont à même de considérer beaucoup de facteurs en lien avec le système étudié et permettent de dégager le comportement d'ensemble du système en réponse à ces facteurs.

L'élaboration d'un modèle dépend étroitement des objectifs du modélisateur (et de la problématique de l'étude) ainsi que de sa connaissance du système étudié et des données expérimentales dont il dispose. L'ensemble de ces contraintes permet de définir les échelles spatiale et temporelle du modèle, le niveau de détail (i.e les processus à modéliser), et la méthode de modélisation à employer (Coquillard et Hill, 1997).

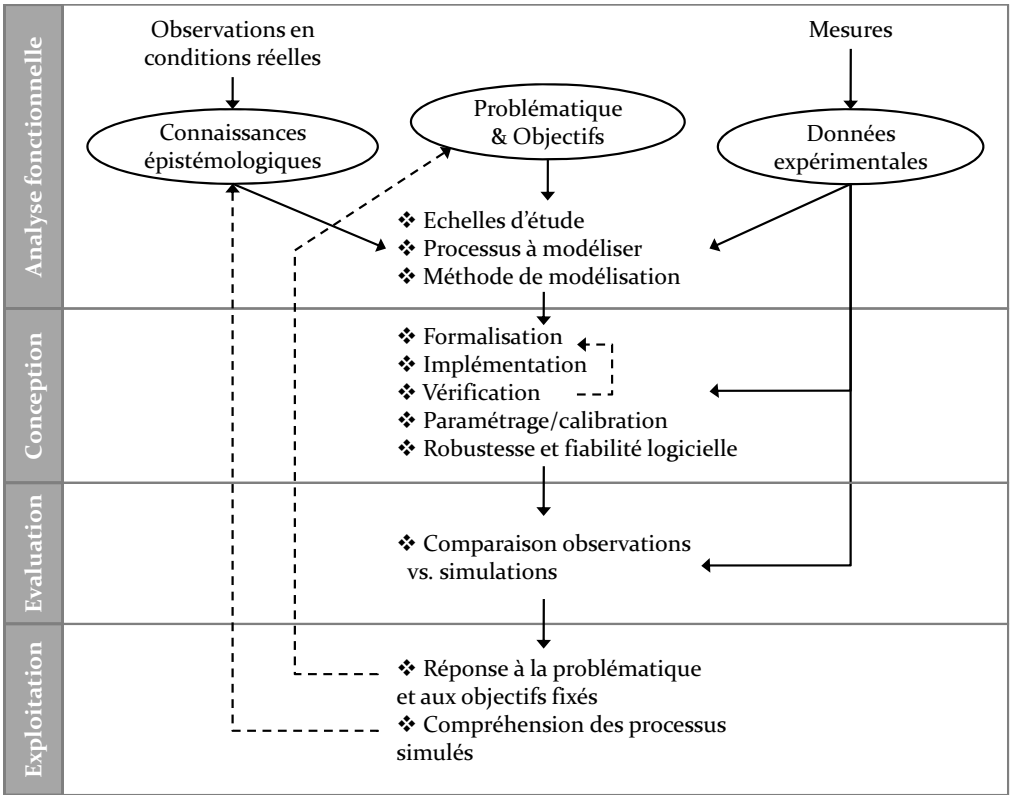


Fig. 9. Etapes de la démarche de modélisation (d'après Coquillard et Hill, 1997 ; Hirooka, 2010)

L'utilité de l'introduction d'une complexité additionnelle dans les modèles n'est pas évidente (Hakanson, 1995), la vrai vertu du modélisateur résidant dans sa capacité à représenter le système étudié avec parcimonie. Très souvent, l'échelle d'étude choisie (spatiale et temporelle) oriente les concepteurs de modèles vers une approche essentiellement descriptive (modèles empiriques) ou bien au contraire principalement explicative (modèles mécanistes)

des processus biophysiques identifiés comme important à modéliser pour l'échelle d'étude considérée (Bolte, 2006). Cela conditionne aussi souvent le degré de complexité de ces modèles. La connaissance du système est également déterminante pour le choix de la représentation du fonctionnement du système. Ainsi, dans les situations pour lesquelles les mécanismes sont encore peu compris, des modèles simples et essentiellement empiriques peuvent fournir des prévisions plus fiables que des modèles complexes et plus mécanistes (Bolte, 2006).

Une fois le modèle conçu, il convient d'évaluer ou « critiquer » les sorties du modèle (Thornley, 2001a). Cette étape est essentielle à la démarche de modélisation et repose sur la comparaison des valeurs simulées aux données expérimentales. La validation d'un modèle vise à quantifier les situations (e.g. pédoclimatiques) où les prédictions de ce modèle sont « valides », c'est-à-dire proches des observations mesurées en conditions réelles. Cela permet de définir le domaine de validité du modèle ainsi que sa robustesse. Une fois le modèle évalué voire validé, les valeurs simulées peuvent servir à appréhender le fonctionnement des systèmes étudiés et à répondre à la problématique posée. Les étapes de la démarche de modélisation sont résumées dans la figure 9). La modélisation est par conséquent un outil puissant dans la mesure où elle permet d'organiser les connaissances actuelles autour du fonctionnement d'un système donné et d'identifier ce qui fait défaut à notre compréhension de ce fonctionnement.

L'étude sur le long terme du fonctionnement des écosystèmes prairiaux en réponse au changement climatique, et notamment à l'augmentation anticipée de la variabilité climatique et des évènements extrêmes doit nécessairement s'appuyer sur la modélisation. La section suivante introduit les principaux modèles d'écosystème prairial.

3.2. Tour d'horizon des modèles d'écosystème prairial

Comme explicité dans la section précédente, le développement d'un modèle dépend nécessairement de sa finalité et du public auquel il se destine. Ces contraintes conditionnent les hypothèses de simulation ainsi que les échelles d'étude (temps, espace) choisies. La simulation des écosystèmes prairiaux en est une bonne illustration puisque les modèles existants couvrent une large gamme de finalités, de public et donc d'échelles à la fois spatiales (de la parcelle de prairie à la biosphère) et temporelles (de l'heure à l'année). Les publics auxquels ces modèles se destinent sont en effet multiples: i) les porteurs d'enjeux, principalement les agriculteurs et les conseillers agricoles, mais également les décideurs politiques, qui sollicitent une aide pour le raisonnement de la gestion des agro-écosystèmes

(outils d'aide à la décision, OAD), ii) les chercheurs, qui souhaitent répondre à des questions de recherche ciblées grâce à des outils suffisamment intégrateurs du fonctionnement des ces écosystèmes (outil de recherche, OR), iii) les enseignants, qui espèrent des modèles un support pour leur enseignement (outil d'enseignement, OE).

Les OR développés depuis une trentaine d'années sont généralement plus complexes et le plus souvent plus mécanistes que les outils d'aide à la décision ou d'appui à l'enseignement.

La gamme d'échelle d'études adoptée par ces différents modèles est vaste, allant d'une représentation parcellaire jusqu'à la biosphère terrestre. De plus, les finalités de ces modèles sont également très variables.

A l'instar de la présentation des modèles de cultures de Wageningen (van Ittersum et al., 2003), cette présentation des modèles d'écosystèmes prairiaux se base sur trois critères :

- Le niveau d'abstraction de ces modèles. Six niveaux peuvent être identifiés : la parcelle de prairie, le système fourrager, le système d'élevage et à plus grande échelle encore la région, le continent et la biosphère,
- A quel public se destinent ces modèles : OR, OAD, OE,
- Leur(s) finalité(s), qui se reflètent très souvent au travers de leur utilisation principale, cette dernière pouvant être appréhendée au travers des publications utilisant le modèle concerné.

Sans vouloir être exhaustives, les sous-sections suivantes donnent un aperçu des modèles existants en insistant davantage sur les échelles parcellaire et du système fourrager. Une description résumée des différents modèles, incluant le niveau d'abstraction, les publications et l'utilisation principale des modèles est disponible en annexe de ce chapitre.

3.2.1. Les modèles de parcelle

Parmi les modèles de parcelle, on recense notamment les modèles **DayCent**, **DNDC**, **GRASIM**, **HPM**, **PaSim** et **STICS**. Tous ces modèles sont mécanistes, déterministes et dynamiques. STICS est un modèle à visée agronomique, destiné principalement à simuler la production fourragère des prairies. Générique et simulant de nombreuses cultures, il est habituellement utilisé comme outil de recherche mais sert également d'outil d'aide à la décision dans le cadre du système d'information ISOP (Information et Suivi Objectif des Prairies, Ruget et al., 2006). Ce système, qui vise à modéliser la production fourragère dans le but de caractériser la variabilité interannuelle de la production des prairies et à fournir des estimations objectives de rendement à l'échelle de petites régions françaises. En outre, STICS

ne simule que des prairies temporaires (et non permanentes) fauchées (et non pâturées).Les autres modèles sont des modèles biogéochimiques, principalement utilisés pour simuler les cycles du carbone et de l'azote en prairie et en particulier les émissions de gaz à effet de serre présents à l'état de traces dans l'atmosphère et la dynamique de la matière organique des sols, éventuellement dans un contexte de changement climatique. Néanmoins, parmi ces modèles, DayCent et DNDC n'offrent pas de représentation détaillée des processus végétaux et animaux, et ne permettent pas de simuler, à titre d'exemple, les processus de sélection de l'ingéré par les herbivores au pâturage ni les émissions de méthane entérique associées. En outre, la plante y est représentée comme un compartiment unique. Contrairement à ces deux modèles, les modèles HPM et PaSim représentent de manière plus détaillée les mécanismes liés aux fonctionnements animal et végétal. De plus, contrairement au HPM, PaSim représente la phénologie du couvert (certes de manière simplifiée), les herbivores au pâturage de façon plus mécaniste, mais également, de manière simplifiée, les émissions de méthane entérique, et, de manière détaillée, les processus du sol sur plusieurs horizons (au lieu d'un pour le HPM), incluant la dynamique de la matière organique sur la base des formalismes du modèle CENTURY (Parton et al., 1987, 1988). Certains de ces modèles, tels que DayCent, DNDC et PaSim peuvent être utilisés pour simuler le fonctionnement des prairies à une échelle territoriale plus large que la parcelle de prairie (*upscaling*). Toutefois cette possibilité reste limitée du fait de l'hétérogénéité dans la distribution des processus et de la non-linéarité des réponses aux variables environnementales.

3.2.2. Les modèles de systèmes fourragers

A l'échelle du système fourrager, plusieurs modèles ont été identifiés, à savoir le **modèle de Coléno et Duru** (1999), le **modèle d'Andrieu** et al. (2004) ainsi que les modèles **PaSim**, **Pâtur'IN**, **SEBIEN** et **SEPATOU**. Hormis PaSim (OR), ces modèles sont tous des OAD, ayant été développés afin d'aider en temps réel à la gestion du système fourrager, selon les objectifs de l'éleveur et le contexte pédoclimatique. Le modèle Pâtur'IN est en outre un OE (Delaby et al., 2002). La plupart de ces modèles permettent à l'éleveur de planifier sa gestion du pâturage en prenant en compte l'évolution du couvert végétal et l'utilisation de l'herbe par les animaux via la simulation de la croissance végétale et de l'ingestion animale. Néanmoins, tous ces modèles n'offrent pas une vision complète de la gestion du système fourrager (modèle de Coléno et Duru, SEPATOU, Pâtur'IN), leur simulation se limitant aux parcelles pâturées uniquement. En revanche, les modèles SEBIEN et le modèle d'Andrieu et al. permettent une représentation plus complète de la gestion de l'ensemble des surfaces et des

stocks de fourrages conservés, en mettant en jeu des règles de dimensionnement, de coordination et d'ordonnancement des surfaces pâturées et fauchées et des ateliers de production. Toutefois, ces modèles sont construits dans l'optique de répondre à une question précise : quelles pratiques appliquer pour (i) une gestion flexible du système fourrager face aux aléas climatiques (modèle d'Andrieu et al.), ou pour (ii) la préservation de la diversité végétale (SEBIEN). De plus, ces modèles se bornent à simuler le fonctionnement du système fourrager sur la base d'une représentation souvent simple du fonctionnement du couvert végétal et ne simulent pas nécessairement les interactions avec le sol. Ce n'est pas le cas de PaSim, modèle biogéochimique (décrit dans la section précédente), et qui permet, *via* une procédure automatique, d'optimiser les surfaces en prairie fauchée et pâturée ainsi que le chargement animal à l'échelle du système (Vuichard et al., 2007b). Toutefois, la représentation dans ce modèle du pilotage du système fourrager se limite à une optimisation des règles de dimensionnement des surfaces de manière « globale », dans un objectif restreint de maximisation de la production. De plus, les systèmes étudiés se bornent à des systèmes exclusivement herbagers, autonomes d'un point de vue de l'alimentation animale et ne mettent pas en œuvre de gestion mixte des parcelles de prairies (fauche et pâturage).

3.2.3. Les modèles de fermes d'élevage

Les modèles de ferme sont généralement construits par assemblage de différents modèles[16], dont les approches de modélisation peuvent être très différentes. C'est pourquoi les modèles de ferme englobent généralement des approches de modélisation à la fois empirique et mécaniste, dont l'une est toutefois généralement dominante (Bryant et al., 2008). En outre, les finalités de ces modèles sont multiples (analyse des systèmes pâturés, bilan environnemental, économique de la ferme) et par rapport aux échelles inférieures, on compte davantage de modèles, ce qui rend cette synthèse difficile.

Bryant et Snow (2008) ont récemment fait la synthèse des modèles existants appliqués à la gestion du pâturage et les plus couramment utilisés dans ce domaine, à savoir **APSIM**, **GrazeMod, FASSET**, **GPFARM**, **IFSM**, le **Dexcel WFM** et **GRAZPLAN**, mettant en évidence les points forts de chacun d'entre eux. Ainsi, parmi cet ensemble, le Dexcel WFM

[16] A titre d'exemple, le modèle FARMSIM est construit sur la base de l'agrégation des modèles PASIM, pour la simulation des prairies, et CERES (Gabrielle et al., 2006), pour la simulation des grandes cultures, auxquels se rajoute un troisième module qui simule le fonctionnement de la ferme et les fonctionnalités concernant la phase hors-sol du système élevage (Voir l'annexe de la thèse pour plus de détails). Les modèles GrazeMod, GRAZPLAN et LADSS sont aussi issus du couplage ou de l'agrégation de plusieurs modèles.

offre la meilleure représentation des processus animaux. Les modèles GRAZPLAN, Dexcel WFM permettent une représentation détaillée de la gestion alors que les modèles APSIM, FASSET, GrazeMod sont les plus performants dans leur représentation de la dynamique des nutriments du sol, de la production fourragère et animale, et de la représentation spatiale des propriétés du sol. Le modèle IFSM (anciennement DAFOSYM) offre une représentation détaillée du machinisme agricole et des coûts associés à l'intensification des systèmes agricoles. GPFARM peut-être utilisé pour modéliser la production fourragère de différents groupes fonctionnels.

Dans un autre domaine d'application, Schils et al. (2007) ont fait la synthèse des modèles de ferme permettant d'étudier les possibilités d'atténuation des émissions de gaz à effet de serre par les fermes d'élevage laitier. Cette synthèse s'appuie sur l'analyse de quatre modèles : **DairyWise**, **FarmGHG**, **SIMS$_{DAIRY}$** et **FarmSim**. Tous ces modèles permettent de calculer les émissions de CH_4 et de N_2O mais présentent des différences dans leur habilité à calculer les émissions de CO_2 et le bilan économique de la ferme (Bryant et al., 2008). En outre, contrairement aux modèles DairyWise et FarmGHG dont l'approche est empirique, les modèles SIMS$_{DAIRY}$ et FarmSim offrent une approche semi-mécaniste.

Aux modèles de ces deux synthèses, nous pourrions ajouter les modèles **SEDIVER et LADSS**. L'originalité de SEDIVER tient dans son couplage du pilotage du système d'élevage avec une représentation du potentiel de flexibilité offert par la diversité des prairies plurispécifiques et par les capacités adaptatives des animaux, permettant à l'utilisateur d'être conseillé sur la meilleure exploitation des prairies à adopter à l'échelle de la ferme.

Le modèle LADSS permet d'optimiser l'allocation des surfaces à l'échelle de la ferme, en fonction du contexte environnemental (données issues de systèmes d'information géographique) et politique, et d'évaluer les impacts environnementaux, sociaux et financiers associés. Cet outil d'aide à la décision a été récemment utilisé pour étudier les impacts du changement climatique et pour raisonner des pratiques de gestion de la ferme plus durables.

3.2.4. Les modèles à l'échelle du biome et de la biosphère

Les échelles spatio-temporelles impliquées dans l'étude des biomes[17] et les contraintes logistiques liées au recueil de données à ce niveau, ont mené au développement de modèles dynamiques globaux de végétation (*Dynamic Global Vegetation Model (DGVM)*, en anglais), aujourd'hui largement employés dans les études écologiques et biogéographiques conduites à grande échelle. Les *DGVM* constituent les outils actuellement les plus avancés pour prédire les impacts des changements globaux sur le fonctionnement des écosystèmes terrestres et pour examiner les rétroactions associées (Ostle et al., 2009). Ils peuvent être couplés avec des modèles climatiques globaux (*Global Climate Models* ou *GCM* en anglais, voir partie 4.2) afin de simuler de manière explicite les interactions entre la biosphère et l'atmosphère. Ces modèles s'appuient sur une représentation de la végétation basée sur des types fonctionnels de plante (*Plant Functional Types* ou *PFT* en anglais) afin de représenter la diversité des biomes existants et leur réactivité vis-à-vis du climat. Chaque *PFT* représente une classe de végétation telle que les prairies ou bien les forêts de feuillus, et est paramétré pour un nombre limité de processus physiologiques (photosynthèse, respiration, transpiration) et écologiques (phénologie, mortalité, compétition). En outre, dans ces modèles, la distinction fonctionnelle des types de prairies se limite à la voie photosynthétique empruntée (C3 ou C4) et la dynamique de la végétation globale n'est simulée qu'à un pas de temps annuel. Parmi les *DGVM* existants et communément utilisés pour simuler des couverts prairiaux, on recense, par exemple, les *DGVM* **LPJ** et **ORCHIDEE**.

De manière générale, ces modèles restent relativement simples par comparaison aux modèles paramétrés à l'échelle de la parcelle. En revanche, ils sont plus adaptés pour simuler le fonctionnement des écosystèmes à une échelle spatiale large, telle que les régions, les continents ou encore la biosphère terrestre.

En conclusion, différents niveaux d'abstraction sont possibles afin d'appréhender le fonctionnement des écosystèmes prairiaux. Plus le degré d'abstraction est fort (vers une échelle globale) plus la représentation du fonctionnement tend vers une approche descriptive (à dominante empirique), avec toutefois des exceptions, et inversement.

[17] Le biome, aussi appelé aire biotique, écozone ou écorégion, est un ensemble d'écosystèmes caractéristique d'une aire biogéographique et nommé à partir de la végétation et des espèces animales qui y prédominent et y sont adaptées. Il est l'expression des conditions écologiques du lieu à l'échelle régionale ou continentale auquel il correspond.

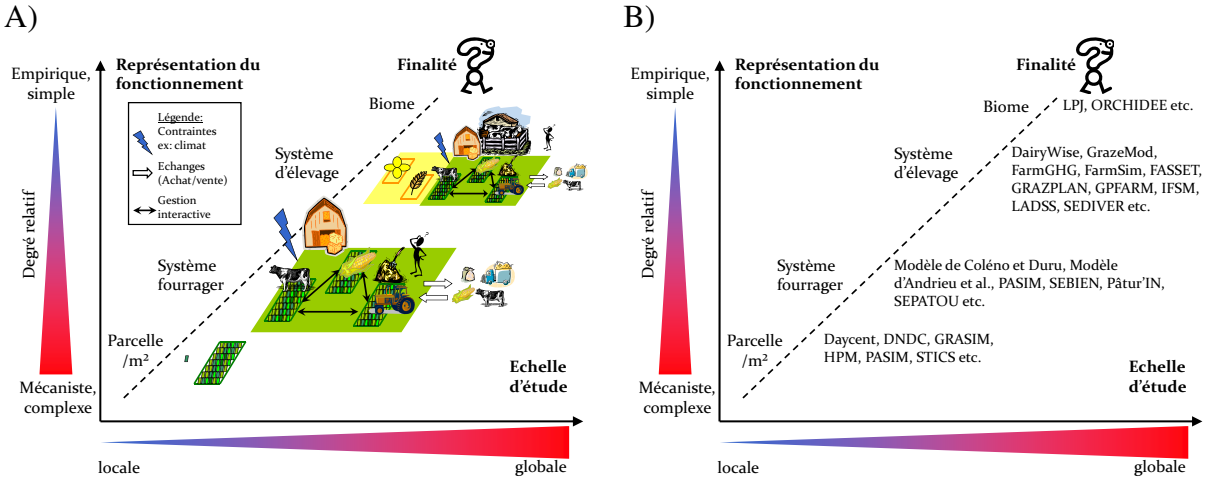


Fig. 10. A) Relation entre l'échelle spatiale adoptée (du mètre carré à la région) pour la représentation de l'écosystème prairial et le degré d'explicativité des processus étudiés (modèle empirique vs. mécaniste) et de complexité des modèles; B) Un échantillon des modèles existant aux différentes échelles. Cette figure se veut illustrative et n'a pas pour vocation de classer les différents modèles identifiés. Des différences existent dans le degré d'empirisme et de complexité des modèles au sein d'une même famille (i.e. à même niveau d'abstraction) : les modèles LPJ et ORCHIDEE choisis en exemple sont principalement mécanistes, mais restent toutefois plus simples sur certains aspects que les modèles de plus petite échelle.

Le degré d'abstraction choisi par le modélisateur pour représenter le fonctionnement du système qu'il étudie dépend nécessairement de ce qui l'intéresse, c'est-à-dire de la finalité de son étude. De manière générale, quel que soit le niveau d'abstraction considéré, ces modèles présentent toujours certaines limites à la simulation des impacts du changement climatique. Une récente revue (Soussana et al., 2010) nous a permis de préciser ces principales limites.

3.3. Les modèles actuels peuvent-ils simuler les impacts du changement climatique sur les prairies ?

3.3.1. Modélisation de l'incidence des évènements extrêmes

Les effets des évènements extrêmes sur le métabolisme et le comportement des herbivores, sur la mortalité du couvert végétal et les stratégies adaptatives des plantes, ainsi que sur la réponse du sol en interaction avec le couvert sont encore trop souvent absentes ou mal représentées par les modèles d'impacts utilisés dans les études de changement climatique (Soussana et al., 2010). Par ailleurs, certaines rétroactions potentielles de la réponse interactive de la végétation et du sol sur le climat pourraient accentuer la vulnérabilité des écosystèmes cultivés au stress hydrique. Par exemple, l'ouverture du couvert végétal et le déclin de la matière organique des sols, résultant de l'association de vagues de chaleur et

d'épisodes de sécheresse, pourraient augmenter le ruissellement et réduire la reconstitution de la réserve utile des sols. Des réponses contrastées pourraient émerger suivant la prise en compte ou non par les modèles d'impacts de modifications des remontées capillaires et du niveau de la nappe souterraine. Ces rétroactions n'ont pas été encore simulées à l'échelle d'un bassin versant. Toutefois, représenter les processus de ruissellement, d'infiltration, de redistribution de l'eau des sols à une échelle supérieure de celle du champ est difficile (Schulze, 2000). Le couplage de modèles hydrologiques aux modèles d'impacts pourrait être envisagé pour remédier à ce problème.

En outre, la connaissance des effets de la variabilité des évènements extrêmes sur le rendement et la qualité de la production des écosystèmes cultivés (prairies et grandes cultures) est encore très sommaire. Des expérimentations étudiant la réponse des couverts prairiaux à des évènements extrêmes représentatifs de ceux anticipés par les scénarios climatiques régionalisés sont d'ores et déjà en cours (projet VALIDATE, ANR VMC 2007 http://www1.clermont.inra.fr/validate) et devraient permettre d'améliorer les connaissances en la matière ainsi que la représentation de ces phénomènes par les modèles d'impacts.

3.3.2. Modélisation des interactions entre [CO_2] élevée et facteurs abiotiques

Puisque, dans de nombreuses régions, les températures risquent d'excéder l'optimum photosynthétique des plantes à la fin de ce siècle (Lobell et al., 2008), il conviendrait de mener davantage de recherches sur la réponse des prairies à une conjugaison d'un enrichissement du [CO_2] avec des températures supérieures à l'optimum photosynthétique, afin de pouvoir mieux représenter ces interactions dans les modèles d'impact (von Caemmerer et al., 2009).

De plus, l'ensemble des expérimentations menées à ce jour montrent la nécessité de pouvoir modéliser le cycle de nutriments sous changement climatique et pas seulement la croissance des plantes. Le moyen le plus sur d'y parvenir est, selon Thornley et Cannell (2000), de coupler les modèles de croissance de la végétation avec des modèles de sol.

La plupart des modèles de prairies intègrent dans leurs simulations l'existence d'interactions entre [CO_2] atmosphérique, disponibilité en eau et en azote du sol. Néanmoins, on ne sait toujours pas si de fortes [CO_2] sont susceptibles ou non de réduire la mortalité du couvert et de faciliter sa résilience lors de stress hydrique et thermique sévères. Mener des recherches dans ce domaine est donc réellement une nécessité afin de mieux simuler les impacts de tels épisodes sur les prairies et les cultures (Soussana et al., 2010).

3.3.3. Modélisation des interactions biotiques sous [CO_2] élevée et changement climatique

L'impact de facteurs biotiques a longtemps été ignoré dans les études de changement climatique (Coakley et al., 1999), *a fortiori* dans le cas de la simulation de couverts prairiaux moins sujets à l'impact de ces facteurs que les grandes cultures, surtout en conditions tempérées (Tubiello et al., 2007). Bien que le développement des maladies et des ravageurs soit fortement dépendant des conditions climatiques et atmosphériques, la plupart des études de changement climatique continuent d'étudier de manière indépendante les effets de la concentration atmosphérique en CO_2 et du climat (Soussana et al., 2010). En outre, la représentation des facteurs abiotiques, incluant les pathogènes et les ravageurs est souvent absente des modèles d'impacts, même si des travaux ont déjà été entrepris en ce sens (Barlow et al., 1987). Le manque de données concernant la distribution géographique de ces facteurs, l'existence de relations non linéaires et de seuils dans la réponse épidémiologique aux variables climatiques, ainsi que la possibilité d'adaptation de la végétation et des pathogènes, rend l'inclusion de ces phénomènes dans les modèles difficile. Ces effets de seuil et ces stratégies adaptatives ne sont de fait toujours pas pris en compte dans les projections (Scherm et al., 2004).

De plus, l'ensemble des travaux menés sur la réponse des espèces au changement global suggèrent la nécessité de la prise en compte par les modèles d'impacts du rôle de la diversité fonctionnelle végétale pour les cycles biogéochimiques (Soussana et al., 2010). La modélisation des processus, par exemple, de capture des ressources et de réponse au stress, qui définissent les stratégies fonctionnelles des plantes, et de compétition/facilitation entre espèces, ainsi que la distinction de types fonctionnels[18] pourrait permettre de simuler la dynamique des espèces au sein de couverts plurispécifiques en réponse à l'enrichissement de la concentration en CO_2, aux changements climatiques et aux modes de gestion (Soussana et Oliveira Machado, 2000 ; Lazzarotto et al., 2009).

3.3.4. Modélisation de la flexibilité des écosystèmes prairiaux

Les avancées réalisées depuis les années 1990 en terme de modélisation du fonctionnement des troupeaux et des systèmes fourragers ont permis d'explorer la sensibilité des composantes

[18] Les types fonctionnels regroupent les espèces ayant un même rôle pour l'écosystème. On distingue les groupes de réponse, qui témoignent des mêmes réponses aux facteurs de l'environnement et les groupes d'effets sur les autres espèces ou bien sur une fonction de l'écosystème.

de systèmes d'élevage à différentes stratégies de conduite (Dedieu et al, 2008b): sensibilité de la production animale à différentes conduites de la reproduction et du renouvellement, sensibilité de la disponibilité fourragère à des différentes conduites de la production d'herbe sous l'influence de la variabilité climatique (Andrieu et al., 2004).

La nécessité d'un outil permettant une analyse critique de la flexibilité des systèmes d'élevage sous toutes ces formes fait émerger de nouvelles demandes auprès des modélisateurs, l'idéal étant (Dobremez et al., 2008 ; Dedieu et al., 2008b) de pouvoir intégrer:

- l'ensemble de la diversité des entités de gestion (lots d'animaux, blocs, parcelles), des ressources (surfaces, fourrages, etc.), des décisions d'ordre général et des pratiques d'ajustement face aux aléas,
- les différentes échelles de temps (de journalier à pluriannuel) et d'espace, en jeu dans le fonctionnement et le pilotage du système.

Le couplage d'un modèle biophysique, simulant des phénomènes biologiques en réponse aux conditions physiques du milieu (e.g. le contexte pédoclimatique), à un modèle décisionnel semble donc nécessaire pour pouvoir quantifier la flexibilité de l'organisation du système d'élevage, du process au produit (Andrieu et al. 2008 ; Drobremez et al., 2008), en situations de contraintes.

De telles propriétés du système à modéliser ont conduit au développement de simulateurs à évènements discrets fondés sur des modèles orientés objet (Cournut et Dedieu, 2004 ; Martel et al., 2008), intéressants dans ce cadre pour leur caractère discret. Ces propositions n'ont de sens qu'en regard de la finalité de la modélisation, et paraissent sans doute trop ambitieuses pour un seul et même modèle lorsqu'il s'agit aussi de simuler les cycles biogéochimiques en prairie.

A notre connaissance, il n'existe aucun modèle d'écosystème prairial permettant à ce jour de simuler à la fois, de manière mécaniste, le fonctionnement biophysique des écosystèmes prairiaux, incluant la dynamique sur le long terme des cycles biogéochimiques en prairie, ainsi qu'un pilotage rendant compte des différentes règles de dimensionnement, coordination et d'ordonnancement des ateliers de production. La solution se trouve sans doute dans le couplage de modèles mécanistes, à l'origine indépendants, ciblés sur l'un ou l'autre de ces aspects.

4. Une méthodologie ensembliste pour appréhender les incertitudes

De manière générale, les valeurs simulées à l'aide des modèles sont entièrement dépendantes de nos connaissances épistémologiques vis-à-vis du système étudié et modélisé, et des hypothèses de simulation adoptées. Elles s'accompagnent donc d'incertitudes souvent importantes qu'il convient de considérer et d'analyser.

4.1. Scénarios d'émissions

Dans son rapport spécial sur les scénarios d'émissions (ou *Special Report on Emission Scenarios*, SRES en anglais), l'IPCC a proposé quatre canevas nommés : A1, A2, B1 et B2, représentant une évolution mondiale différente de la croissance démographique, du développement socio-économique, des avancées technologiques, et de l'utilisation des terres (forces motrices). Pour chacun de ces quatre canevas, plusieurs scénarios d'émissions de gaz à effet de serre par les activités humaines ont été élaborés par différents modèles. L'avantage de cette approche multi-modèles est que les 40 scénarios qui en découlent englobent l'éventail actuel des incertitudes liées aux modèles utilisés et à l'évolution future des émissions de gaz à effet de serre (GES). Tous les scénarios appartenant au même canevas sont regroupés sous une même famille.

Le canevas de scénarios A1 décrit un monde futur dans lequel la croissance économique sera très rapide, la population mondiale atteindra un maximum au milieu du siècle pour décliner ensuite et de nouvelles technologies plus efficaces seront développées. Les principaux thèmes sous-jacents sont la convergence entre régions, le renforcement des capacités et des interactions culturelles et sociales accrues, avec une réduction substantielle des différences régionales dans le revenu par habitant. La famille de scénarios A1 se scinde en trois groupes qui décrivent des directions possibles de l'évolution technologique dans le système énergétique : forte intensité de combustibles fossiles (**A1FI**), sources d'énergie autres que fossiles (**A1T**) et équilibre entre les sources d'énergie (**A1B**). Cette distinction suggère que les avancées technologiques pourraient être un facteur déterminant des émissions futures de GES, avant même l'évolution de la population mondiale et le développement économique.

Le canevas de scénarios A2 décrit un monde très hétérogène. Le thème sous-jacent est l'autosuffisance et la préservation des identités locales. Les schémas de fécondité entre régions convergent très lentement, avec pour résultat un accroissement continu de la

population mondiale. Le développement économique a une orientation principalement régionale, et la croissance économique par habitant et l'évolution technologique sont plus fragmentées et plus lentes que dans les autres canevas.

Le canevas de scénarios B1 décrit un monde convergent avec la même population mondiale culminant au milieu du siècle et déclinant ensuite, comme dans le canevas A1, mais avec des changements rapides dans les structures économiques vers une économie de services et d'information, avec des réductions dans l'intensité des matériaux et l'introduction de technologies propres et utilisant les ressources de manière efficiente. L'accent est sur des solutions mondiales orientées vers une viabilité économique, sociale et environnementale, y compris une meilleure équité, mais sans initiatives supplémentaires pour gérer le climat.

A)

Finalité / Mondialisation	Economie	Environnement
Globalisation (monde homogène)	**A1** Croissance économique rapide (groupes: A1T, **A1B**, A1F1) 1.4 - 6.4 °C	**B1** Durabilité environnementale globale 1.1 - 2.9 °C
Régionalisation (monde hétérogène)	**A2** Développement économique régionalisé 2.0 – 5.4 °C	**B2** Durabilité environnementale locale 1.4– 3.8 °C

B)

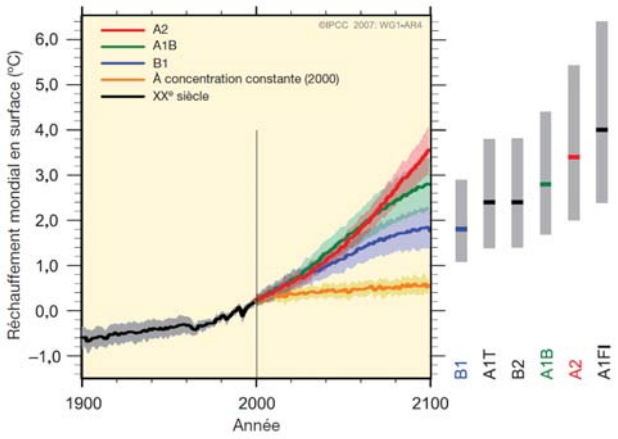


Fig. 11. A) Les quatre canevas SRES sont représentés ici très simplement selon la finalité du développement mondial et le degré de mondialisation. En réalité, ces canevas sont inclus dans un espace défini par davantage de dimensions (i.e. population, équité, technologie) (IPCC, 2007a). B) Moyennes mondiales multimodèles (courbes en trait plein) du réchauffement en surface pour les scénarios A2, A1B et B1 du SRES (par rapport à la période 1980-1999). A droite du graphique sont indiquées les valeurs les plus probables du réchauffement moyen (lignes horizontales) et les incertitudes associées (zones grises) selon les six scénarios SRES de référence pour la fin du siècle (IPCC, 2007a). Ces valeurs moyennes et ces fourchettes tiennent compte des projections établies à l'aide des modèles de la circulation générale couplés atmosphère-océan (MCGAO) ainsi que des résultats d'une hiérarchie de modèles indépendants et des contraintes liées à l'observation.

Le canevas de scénarios B2 décrit un monde où l'accent est mis sur des solutions locales dans le sens de la viabilité économique, sociale et environnementale. La population mondiale s'accroît de manière continue mais à un rythme plus faible que dans A2, il y a des niveaux intermédiaires de développement économique et l'évolution technologique est moins rapide et plus diverse que dans les canevas et les familles de scénarios B1 et A1. Les scénarios sont également orientés vers la protection de l'environnement et l'équité sociale, mais ils sont axés sur des niveaux locaux et régionaux.

Ces scénarios socio-économiques projetant les émissions de gaz à effet de serre (GES) sont aujourd'hui les piliers des études d'impacts des changements climatiques sur les activités humaines, parmi lesquelles l'agriculture (Parry et al., 2005). Ces scénarios ne sont ni des prédictions ni des prévisions au sens traditionnel du terme, ce sont plutôt des représentations possibles du futur (Nakićenović, 2000). Des scénarios d'atténuation des émissions, faisant l'hypothèse de concentrations atmosphériques en CO_2 stabilisées à la fin de ce siècle, peuvent également être utilisés comme alternative dans les études d'impacts (Arnell et al., 2002 ; Tubiello et Fischer, 2007).

4.2. Modèles climatiques globaux et régionaux

La prédiction des changements climatiques à partir des scénarios d'émissions de GES repose sur l'utilisation de modèles climatiques. Ces modèles peuvent être définis comme des représentations mathématiques du système climatique, basées sur des lois physiques et chimiques, voire biologiques. Les équations dérivées de ces lois sont si complexes qu'elles doivent être résolues de manière numérique. Pour leur résolution, les surfaces immergées et émergées, ainsi que l'atmosphère sont modélisés à l'aide une grille tridimensionnelle recouvrant le globe.

Les échanges verticaux et horizontaux sont simulés en chaque point de grille. Les modèles climatiques fournissent donc une solution discrète dans le temps et l'espace, les résultats obtenus représentant des moyennes à une échelle de temps spécifique et à l'échelle de régions, dont la taille dépend de la résolution des mailles de la grille du modèle climatique (de 150 à 300 km). Parmi ces modèles, le meilleur outil se révèle être le modèle de circulation générale couplé atmosphère-océan (MCGAO, ou *AOGCM* en anglais) (Giorgi et Mearns, 2002). La composante atmosphérique d'un *AOGCM* (le GCM atmosphérique) est couplée avec un schéma d'utilisation des terres et utilisée pour prédire les modifications des variables d'état représentatives des terres émergées (comme l'humidité du sol).

Les modèles climatiques globaux (*Global Circulation Model* en anglais, *GCM)* calculent les changements climatiques futurs sous forçage anthropogénique, i.e. les émissions actuelles et futures des émissions de GES (IPCC, 2001a). Leur utilisation dans les études d'évaluation des impacts des changements climatiques est largement répandue (IPCC, 2001b ; Reilly et al., 2001). Ces modèles fournissent des dynamiques internes du climat cohérentes, en résolvant à une échelle globale les équations pertinentes et explicatives des processus physiques liés au climat.

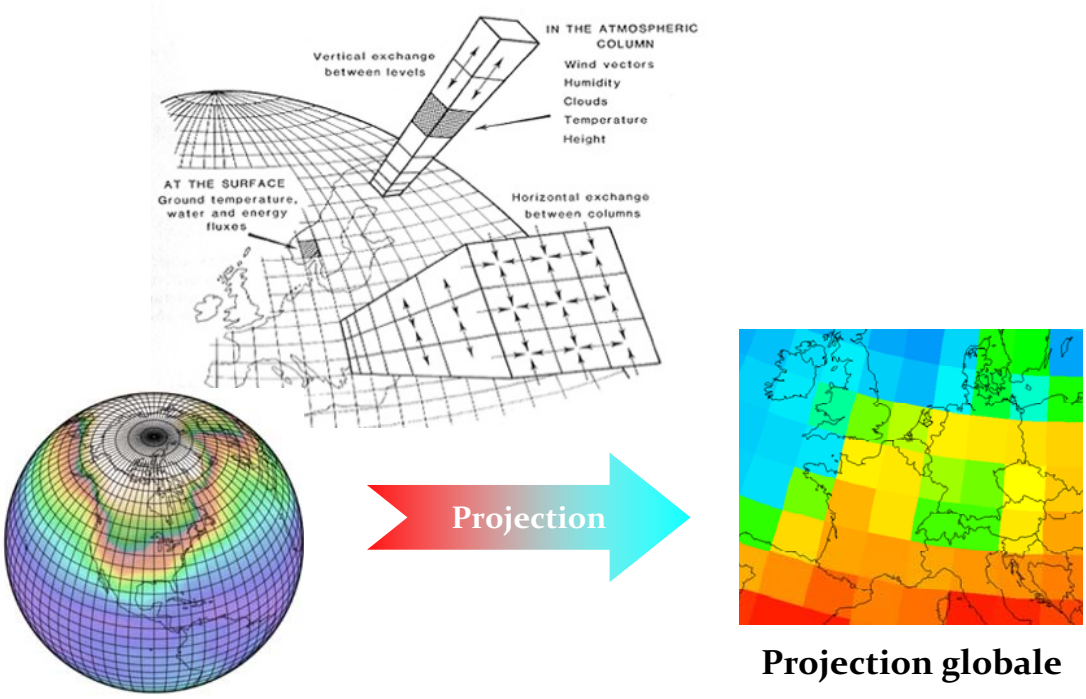


Fig. 12. Représentation tridimensionnelle et discrétisée du système climatique et grille typique des modèles climatiques (adapté de Pagé et al., 2010).

Cependant, il est reconnu que les projections climatiques des *GCMs* s'accompagnent de larges incertitudes, du fait de leur faible résolution spatiale et de notre compréhension encore imparfaite (erreur épistémique) de dynamiques climatiques clés (IPCC, 2001a). Même parmi les *GCMs* prédisant des changements de température similaires, les prédictions des précipitations régionales peuvent différer significativement en partie à cause de la nature intrinsèquement chaotique du climat et en partie à cause des différentes approches adoptées pour la résolution des dynamiques atmosphériques locales à régionales. Par exemple, les prédictions par les *GCMs* de l'ampleur et de l'emplacement des changements de l'humidité des sols sont souvent en désaccord et difficiles à comparer les unes avec les autres, car les schémas d'utilisation des terres utilisés par les *AOGCMs* différent considérablement et leur exactitude est questionnable (Cornwell et Harvey, 2007). Cela représente un problème lors de l'évaluation des impacts des changements climatiques sur les prairies et les cultures. Par exemple, beaucoup d'études ont réalisé des projections d'impacts sur la base d'un seul *GCM* (IPCC, 2007a), négligeant de fait une source majeure d'incertitude. De plus, la résolution spatiale des *GCMs* est faible, ce qui réduit de beaucoup le réalisme des projections locales des changements climatiques, et ce, d'autant plus dans les zones présentant des terrains complexes. Parmi les méthodes utilisées pour gagner en exactitude dans la description du climat à une échelle régionale, l'utilisation de modèles climatiques régionaux (régional

climate model en anglais, *RCM*) forcés par des *GCMs* est largement employée dans les études d'impacts régionaux (Giorgi et Mearns, 1999 ; IPCC, 2007a).

4.3. Méthodes de régionalisation

Les données climatiques brutes produites par les modèles climatiques globaux et régionaux ne sont pas suffisantes pour conduire une étude d'impact à une échelle fine sur le territoire étudié (Moriondo et Bindi, 2006). Pour cette raison, les changements climatiques issus de ces modèles sont souvent régionalisés, c'est-à-dire raffinés spatialement en essayant de prendre en compte les hétérogénéités spatiales non ou mal résolues par les modèles climatiques globaux (reliefs notables, traits des côtes, usage principaux des sols) et en essayant de corriger les distributions spatio-temporelles des variables climatiques d'intérêt de leurs défauts statistiques les plus pénalisants. Différentes méthodes de régionalisation des données climatiques existent : (1) la **régionalisation dynamique** qui s'appuie sur l'utilisation de modèles climatiques (généralement atmosphériques, non couplés à l'océan) à résolution plus fine (mailles de 25 à 50 km) que celle des modèles climatiques globaux. Il s'agit de modèles dits « régionaux » forcés par des conditions latérales et aux limites (respectivement atmosphériques et océaniques) provenant généralement des modèles climatiques globaux (on parle de « modèles emboités »). L'approche dynamique peut également s'appuyer sur l'usage de modèles globaux à résolution variable. Le modèle ARPEGE (*Action de Recherche Petite Échelle / Grande Échelle*, http://www.cnrm.meteo.fr/gmgec/arpege/arpege.html) de Météo-France, qui présente un raffinement de son maillage sur l'Europe et la France, en est un exemple. De manière générale, ces modèles ont une représentation plus réaliste des hétérogénéités spatiales, comme le relief ; (2) la **régionalisation statistique** qui s'appuie sur des modèles statistiques et des générateurs climatiques. Cette dernière approche se décompose en deux étapes : (a) la mise au point d'une fonction de transfert entre une ou plusieurs variables climatiques de grande échelle observées et réanalysées (e.g. les données de circulation atmosphérique) et les variables observées aux échelles locales (e.g. les précipitations) ; (b) l'application de cette fonction de transfert aux variables de grande échelle issues des projections climatiques pour générer des projections climatiques à une échelle fine. La régionalisation dynamique est plus exigeante en termes de ressources informatiques. La régionalisation statistique présente l'avantage de calculs rapides mais tend à introduire des incertitudes supplémentaires dans les scénarios (Calanca et al., 2008). De nombreuses méthodes de régionalisation existent (e.g. les anomalies, Déqué, 2007 ; les corrections variables, Déqué et al., 2007 ; la désagrégation statistique, Boé et al., 2006). La méthode des

anomalies présente l'avantage d'être simple et facile à mettre en œuvre. En revanche, elle ne prend pas en compte la variabilité climatique au sein du mois, de la journée et entre années. La méthode des types de temps est facilement applicable à un grand nombre de projections climatiques. En revanche, elle considère comme invariants les liens entre grande échelle et échelle locale entre passé et futur (même fonction de transfert) et peut sous-estimer l'amplitude des évènements climatiques extrêmes. La méthode des corrections variables est la plus complète pour la prise en compte des rétroactions et les modifications des extrêmes. Cependant, cette méthode est particulièrement coûteuse en temps de calcul.

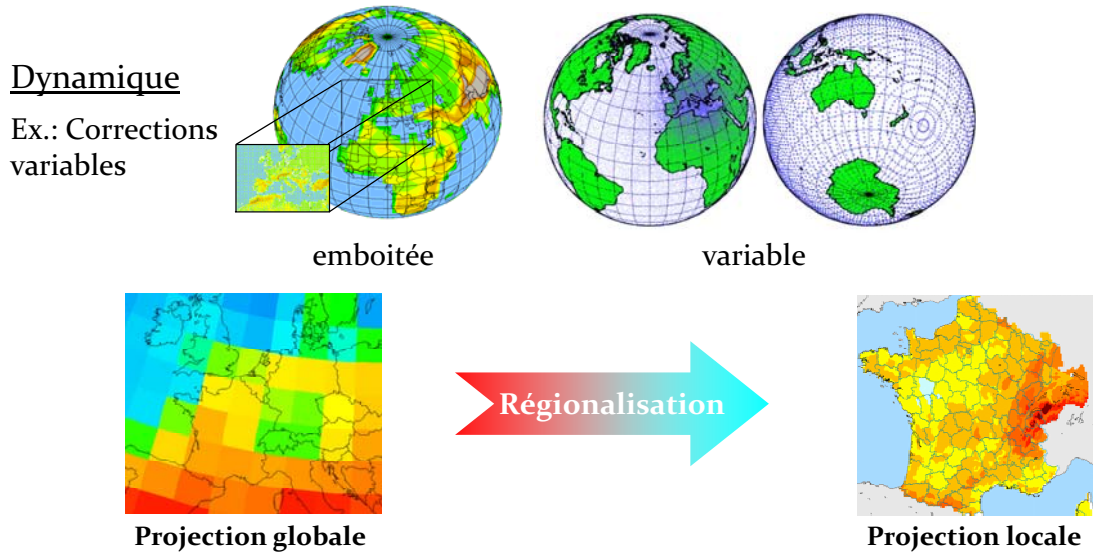


Fig. 13. Exemple de résolution des projections climatiques issus des modèles climatiques (à gauche) et après régionalisation à l'échelle de la France (à droite) (adapté de Déqué et al., 2010 et Pagé et al., 2010).

Toutes ces méthodes utilisent en outre une fonction de correction des projections climatiques qui ajoute aux incertitudes des projections. De manière générale également, elles requièrent des données climatiques précises et de longues séries d'observation et sont par conséquent plus facilement applicables dans les régions disposant d'une densité élevée de stations climatiques. De plus, il faut noter que la validation d'un algorithme de régionalisation statistique pour des conditions climatiques actuelles n'implique pas nécessairement la validité de ces projections climatiques dont la plausibilité repose sur la comparaison avec les sorties directes du GCM (Boé et al., 2006). Fournir une meilleure estimation de la variabilité climatique et des évènements extrêmes est encore intrinsèquement difficile (IPCC, 2007a) et

cela contribue à diminuer la confiance accordée aux projections climatiques. Finalement, il faut noter qu'un nombre important d'études passées ayant modélisé les impacts des changements climatiques sur l'agriculture ont arbitrairement utilisé des anomalies annuelles, saisonnières ou mensuelles pour la prédiction sur le long terme des températures et des précipitations moyennes. Par conséquent, une partie de la littérature ne reflète pas la gamme probable des impacts mais seulement les effets d'un certain niveau de températures et de précipitations.

4.4. Modèles d'impacts

L'analyse des effets des changements climatiques sur les écosystèmes repose sur l'utilisation de modèles dits d'impacts. Déqué et al. (2007) proposent de définir un **impact** comme la différence entre la sortie du modèle d'impact sous condition de changement climatique et la sortie de ce même modèle dans des conditions climatiques de référence (i.e. le climat actuel). Des modèles statistiques de la réponse des cultures et des prairies aux changements climatiques, basés sur des jeux de données historiques, ont récemment été utilisés (Lobell et al., 2008 ; Paeth et al., 2008 ; Schlenker et Roberts, 2009) afin d'étudier la réponse des impacts des changements climatiques sur la sécurité alimentaire dans les pays en voie de développement.

Cette approche peut être appliquée à toutes les cultures et à toutes les régions, mais présente plusieurs limites, à savoir : des erreurs dans les données statistiques de production et dans les données climatiques des grilles, et dans certains cas, un poids relativement faible des facteurs climatiques sur la variabilité interannuelle des rendements des cultures. En outre, les modèles empiriques ne peuvent pas être extrapolés pour prédire la production des impacts dans des conditions climatiques futures (e.g. températures plus élevées qu'aucune des années historiquement enregistrées, concentration en CO_2 élevée). C'est pourquoi la plupart des études d'impacts ont recours à des modèles mécanistes pour évaluer les effets des scénarios climatiques futurs sur les écosystèmes, à une échelle locale ou globale (Rosenzweig et Parry, 1994; IFPRI, 2009).

Les modèles de simulations systémiques constituent souvent le seul moyen d'appréhender les interactions complexes et les rétroactions associées au sein de ces écosystèmes (Thornley, 2001a). Cependant, la calibration de ces modèles pour des conditions locales particulières requiert souvent beaucoup de temps, de données et d'expertise.

L'évaluation des impacts des changements climatiques sur les écosystèmes nécessite donc de prendre en compte la cascade d'incertitudes dans les facteurs de prédiction des changements climatiques futurs.

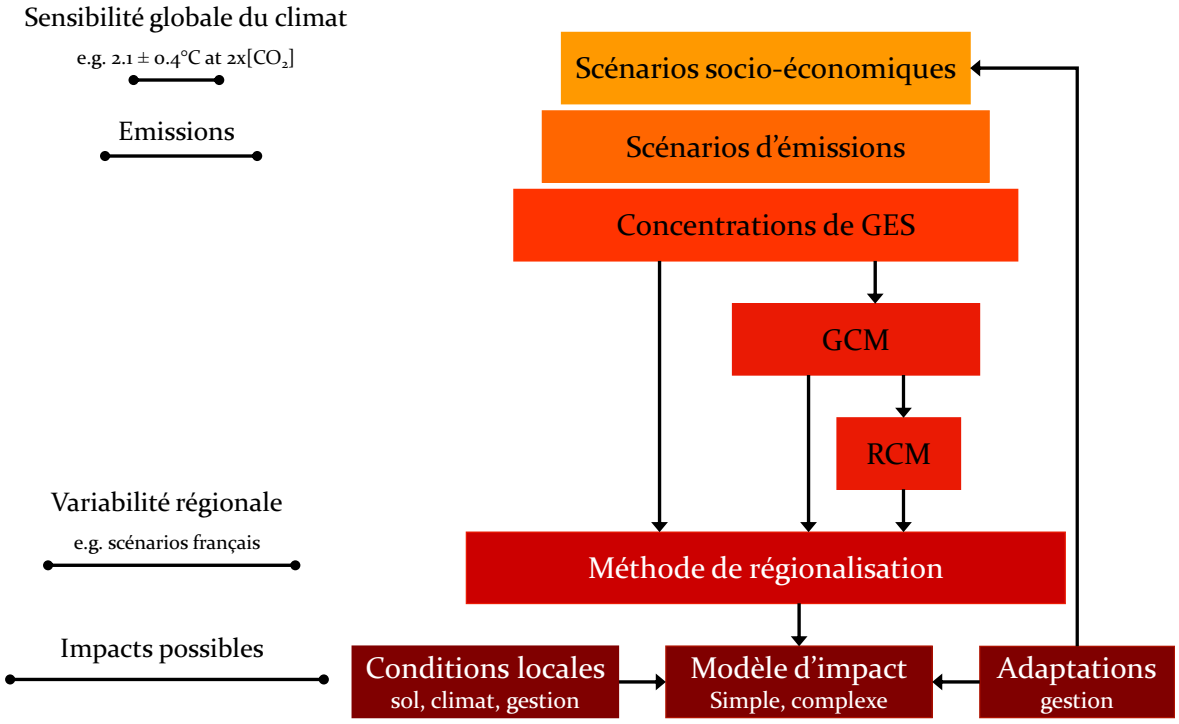


Fig. 14. La cascade d'incertitudes associée aux projections d'impacts (adapté de Jones, 2000 et Olesen et al., 2007)

Ces facteurs incluent le contexte socio-économique futur (scénarios SRES), les méthodes de génération des scénarios climatiques (GCM, RCM, régionalisation) ainsi que la modélisation du fonctionnement des écosystèmes en réponse au climat et à la gestion. Il convient pour cela d'adopter une approche ensembliste combinant un assortiment de (i) de scénarios d'émissions, (ii) de modèles climatiques globaux, (iii) de méthodes de régionalisation et (iv) de modèles d'impacts (Soussana et al., 2010).

Annexe

MODELE	REFERENCES DESCRIPTIVES	SITE INTERNET	PUBLIC	NIVEAU D'ABSTRACTION	REPRESENTATION	FINALITE	REFERENCES D'UTILISATION
DayCent (Daily Century)	Parton et al., 1998; Del Grosso et al., 2001	http://www.nrel.colostate.edu/projects/century/tutorial2.htm	OR	parcelle	mécaniste	Modélisation des cycles biogéochimiques, changement climatique, upscaling	Kelly et al., 2000; Stehfest and Muller, 2004; Parton et al, 2007; Abdalla et al., 2010
DNDC (DeNitrification-DeComposition)	Li, 2000; Li et al., 1992	http://www.dndc.sr.unh.edu	OR	parcelle	mécaniste	Modélisation des cycles biogéochimiques, changement climatique, upscaling	Abdalla et al., 2010; Saggar et al., 2007
GRASIM (Grazing simulation model)	Mohtar et al., 1997, 2000	https://engineering.purdue.edu/~grasim/grasim.html	OR, OAD	parcelle	mécaniste	Evaluation de la performance environnementale (drainage lessivage) et de la rentabilité	Chen, 2000
HPM (Hurley Pasture Model)	Thornley, 2001; Thornley et Cannell, 1997	-	OR	parcelle	mécaniste	Modélisation des cycles biogéochimiques, production fourragère et changement	Thornley, 2001; Thornley et Cannell, 2000
PASIM (PAsture Simulation Model)	Riedo et al, 1998 ; Vuichard et al., 2007a	https://www1.clermont.inra.fr/urep/modeles/pasim.htm	OR	parcelle (et système fourrager)	mécaniste	Cycles biogéochimiques, production fourragère, changement climatique,	Riedo et al., 1999, 2000, 2001; Soussana et al., 2004; Vuichard et al., 2007b
STICS (Simulateur MulTIdisciplinaire pour les Cultures Standards)	Brisson et al., 1998, 2002; Ruget et al., 2006	http://www.avignon.inra.fr/agroclim_stics_eng/modele_stics	OR, OAD	parcelle	mécaniste	Estimation de la production fourragère	Ruget et al., 2006; Satger et al., 2008
Modèle de Coléno et Duru	Coléno et Duru, 1999	-	OAD	système fourrager	semi-mécaniste	Gestion du pâturage des vaches laitières	Coléno, 2002
Modèle d'Andrieu et al.	Andrieu et al., 2004	-	OAD	système fourrager	semi-mécaniste	Etude de la sensibilité du système fourrager aux aléas climatiques	Andrieu et al., 2008
Pâtur'IN	Delaby et al., 2000, 2001	-	OAD, OE	système fourrager	**empirique**	Gestion du pâturage des vaches laitières	Delaby et al., 2002
SEBIEN	Jouven et Baumont, 2008b	-	OR, OAD	système fourrager	mécaniste	Conciliation de l'objectif de production des systèmes allaitant avec la conservation de la biodiversité prairiale	Jouven et al., 2009
SEPATOU	Cros et al., 2001; Cros et al., 2003	-	OAD	système fourrager	mécaniste	Gestion du pâturage des vaches laitières	Cros et al., 2004
DairyWise	Schils et al., 2007 a, b	-	OR, OAD, OE	ferme d'élevage	empirique	Evaluation des performances environnementales, techniques et financières des fermes d'élevage laitières	Schils et al., 2007 b; Vellinga et Hoving, 2010
GrazeMod	Johnson et al., 2003; Johnson, 2008	http://www.imj.com.au/consultancy/wfsat/wfsat.html	OR	ferme d'élevage	mécaniste	Estimation des impacts de la gestion et du climat sur les agro-écosystèmes	Cullen et al., 2008; Johnson et al., 2008
FarmGHG	Olesen et al., 2006; Schils et al., 2007b	http://agrsci.au.dk/en/institutter/department_of_agroecology_and_environment/sxmedarbejdere_old/jeo/farmghg_a_model_for_estimating_greenhouse_gas_emissions_from/	OR	ferme d'élevage	empirique	Estimation du bilan de gaz à effet de serre des fermes d'élevage laitières et mesures d'atténuation	Olesen et al., 2006
FarmSim (Farm Simulation)	Schils et al., 2007 b; Fiorelli et al., 2008	https://www1.clermont.inra.fr/urep/modeles/farmsim_EN.htm	OR	ferme d'élevage	semi-mécaniste	Estimation du bilan de gaz à effet de serre des fermes d'élevage laitières et mesures d'atténuation	Fiorelli et al., 2008
FASSET (Farm ASSEssment Tool)	Berntsen et al., 2003, 2006; Hutchings et al., 2007; Bryant and Snow, 2008	http://www.fasset.dk	OR	ferme d'élevage	semi-mécaniste	Evaluation de la performance environnementale (cycle N) et de la rentabilité économique	Berntsen et al., 2003
GRAZPLAN	Donnelly et al., 1997,2002; Freer et al., 1997; Moore et al., 1997; Bryant and Snow, 2008	http://www.grazplan.csiro.au/?q=node/35	OAD	ferme d'élevage	mécaniste	Transfert d'informations et de nouvelles technologies concernant la gestion des fermes d'élevage	Bolger et More, 1998
GPFARM (iFARM) (Great Plains Framework for Agricultural Resource Management)	Ascough et al. 1999; Shaffer et al. 2004; Bryant and Snow, 2008	http://arsagsoftware.ars.usda.gov/asru/index.asp?page=models	OR, OAD	ferme d'élevage	mécaniste	Détermination de stratégies alternatives de la gestion des fermes d'élevage, à la fois plus "durables" et respectueuses de l'environnement, et plus rentables.	Ascough et al., 2005, 2010
IFSM (Integrated Farm System Model)	Rotz et al., 2007; Bryant and Snow, 2008, d'après le modèle DAFOSYM (Dairy Forage System Model) Rotz et al., 1989, 1999	http://pswmru.arsup.psu.edu/software/ifsm.htm	OR, OE	ferme d'élevage	mécaniste	Evaluation de la performance et de la rentabilité économique (en lien avec la gestion du système fourrager)	Corson et al., 2007
LADSS (Land Allocation Decision Support Sytem)	Matthews et al., 1999	http://www.macaulay.ac.uk/LADSS	OR, OAD	ferme d'élevage	mécaniste	Appui à la gestion du territoire pour les décideurs politiques	Matthews et al., 2006; Rivington et al., 2007
SEDIVER	Martin et al., 2008, Martin, 2009	-	OR, OAD	ferme d'élevage	mécaniste	Raisonnement des pratiques de gestion de la ferme d'élevage permettant d'intégrer le potentiel de flexibilité offert par le bétail et la diversité végétale des prairies	Martin et al., 2009, 2010
SIMS$_{DAIRY}$ (Sustainable and Integrated Management Systems for Dairy Production)	Schils et al., 2007b; Del Prado et Scholefield, 2008	-	OR	ferme d'élevage	semi-mécaniste	Estimation du bilan de gaz à effet de serre des fermes d'élevage laitières et mesures d'atténuation	Butler et Turner, 2007
Dexcel WFM (Dexcel Whole Farm Model)	Wastney et al., 2002; McCall et Bishop-Hurley, 2003; Bryant and Snow, 2008	-	OR	ferme d'élevage	mécaniste	Evaluation de la performance et de la rentabilité économique des fermes d'élevage	Aryal et al., 2008; Beukes et al., 2010
LPJ (Lund-Potsdam-Jena)	Sitch et al., 2003	http://www.pik-potsdam.de/research/cooperations/lpjweb	OR, OAD	biome	semi-mécaniste	Détermination des impacts du changement climatique et des modifications de la composition atmosphérique sur les écosystèmes, ainsi que les rétroations associées.	Prentice et al., 2000; Cramer et al., 2001; Bondeau et al., 2007
ORCHIDEE (Organizing Carbon and Hydrology in Dynamic EcosystEms)	Krinner et al., 2005	http://www.ipsl.jussieu.fr/~ssipsl/	OR, OAD	biome	semi-mécaniste	Détermination des impacts du changement climatique sur les cycles du carbone et de l'eau	Ciais et al. 2005; Ngo-Duc et al. 2005; Piao et al. 2007

Tab. 4. Description résumée des modèles d'écosystèmes prairiaux identifiés dans la synthèse bibliographique. Ces modèles sont caractérisés selon le niveau d'abstraction choisi (de la parcelle au biome), le public visé (OR : Outil de recherche, OAD : outil d'aide à la décision, OE : Outil d'enseignement) et la finalité d'étude. Le lien peut être fait entre le niveau d'abstraction et la représentation du fonctionnement de l'écosystème : empirique (approche prédictive) vs. mécaniste (approche descriptive). L'appréciation du caractère « empirique » ou « mécaniste » du modèle se base sur la description faite des modèles dans la littérature et donne une appréciation du caractère dominant de la représentation. L'estimation du public visé se base sur la littérature trouvée et sur la diffusion du modèle (même si tous ces modèles pourraient tous *a priori* servir d'appui à l'enseignement).

PROBLEMATIQUE, OBJECTIFS & DEMARCHE

Sommaire

1. Problématique et objectifs ____ 77

2. Démarche et choix méthodologiques ____ 78

2.1. Détermination des échelles d'étude ____ 78

2.2. Justification du choix du modèle ____ 78

2.3. Définition et planification des simulations ____ 79

2.4. Le Pasture Simulation model (PaSim) ____ 81

3. Contenu et plan du manuscrit de thèse ____ 85

Chap. 2. Problématique, objectifs et démarche de la thèse

1. Problématique et objectifs

L'objectif principal de cette thèse est d'apporter des éléments de réponse aux questions suivantes :

(i) Comment évaluer les impacts du changement climatique sur les prairies et les élevages herbivores français, en tenant compte des risques associés à la variabilité accrue du climat, prédite par les modèles ?

Cette évaluation devra apprécier les impacts non seulement sur la production de fourrages (quantité et qualité) et de produits animaux (lait et viande), mais aussi sur les services environnementaux rendus par la prairie (stockage de carbone, réalimentation des nappes souterraines…).

(ii) Comment évaluer et hiérarchiser les différentes sources d'incertitudes associées aux projections d'impacts climatiques ?

(iii) Les impacts du changement climatique sur la production et sur les services environnementaux dépendront-ils du sol, du type de prairie, des pratiques de gestion, ou encore du climat actuel ? Ces impacts augmenteront-ils au cours du siècle ?

(iv) Quelles rétroactions sur l'atmosphère résulteront des impacts du changement climatique sur la prairie ? En d'autres termes, comment le bilan de gaz à effet de serre des prairies sera-t-il affecté ?

(v) Comment envisager des adaptations de la conduite des prairies et des systèmes fourragers permettant de tirer parti des opportunités et de limiter les risques liés aux impacts du changement climatique ?

(vi) Enfin, dans quelle mesure les impacts du changement climatique sur la prairie dépendent-ils de sa dynamique de végétation (diversité fonctionnelle) ?

Seule une démarche de modélisation peut permettre de répondre à l'ensemble de ces questions, en définissant les échelles d'études (spatiale et temporelle) pertinentes, puis en choisissant un (ou plusieurs) modèle d'impact (parmi ceux vus au Chap.1) et enfin, en définissant et planifiant les simulations à réaliser.

La partie suivante décrit les choix méthodologiques personnels, mais également collectifs, adoptés dans le cadre du projet CLIMATOR (ANR 2006 Vulnérabilité, Milieux et Climat). Ces choix ont permis de définir la démarche de modélisation à suivre afin de répondre aux objectifs de la thèse. Un résumé de ce projet est fourni en annexe de la thèse.

2. Démarche et choix méthodologiques

2.1. Détermination des échelles d'étude

Au regard des modèles existants, quatre niveaux d'abstraction des écosystèmes prairiaux sont envisageables: la parcelle, le système fourrager, le système d'élevage et la région (au sens large) (Cf. Chap. 1).

Le choix d'une représentation de l'écosystème prairial à une échelle parcellaire permet de se situer à l'interface entre les processus biophysiques régissant le fonctionnement des écosystèmes prairiaux et les interventions humaines visant à gérer ce fonctionnement. C'est cette échelle que nous avons identifiée comme la plus pertinente pour l'étude des impacts du changement climatique sur les prairies.

Dans la mesure où le système fourrager semble la dimension clé de raisonnement des voies d'adaptation possibles pour les systèmes d'élevage (voir Chap.1), cette échelle, complémentaire de celle de la parcelle, a également été retenue dans le cadre des objectifs de cette thèse.

En outre, dans la mesure où il faut (i) pouvoir simuler de manière continue et sur le long terme (un siècle et demi) la réponse des écosystèmes prairiaux au changement climatique, et (ii) pouvoir analyser l'effet de la variabilité climatique sur les services rendus par les écosystèmes prairiaux, il faut considérer une échelle de temps allant au moins du jour à une longue série d'années.

2.2. Justification du choix du modèle

Les modèles empiriques, construits par interpolation des données expérimentales mesurées en conditions climatiques actuelles ne peuvent permettre de représenter la réponse des écosystèmes prairiaux au changement climatique, dans la mesure où les conditions climatiques et atmosphériques futures (forte variabilité, concentration en CO_2 atmosphérique élevée) seront très différentes de ce que nous connaissons aujourd'hui. Pour répondre aux objectifs de la thèse, notre choix s'est donc naturellement orienté vers un outil de recherche offrant une représentation mécaniste du fonctionnement de l'écosystème prairial. Cela est

d'autant plus cohérent que les échelles d'étude choisies (parcelle et système fourrager) correspondent généralement à une approche plus mécaniste pour la modélisation des processus étudiés (Chap. 1).

En outre, les objectifs de la thèse nécessitent une représentation détaillée des cycles biogéochimiques et un modèle pouvant simuler (i) les différents services assurés par les prairies (e.g. production fourragère, production de viande et de lait, stockage de carbone) mais également (ii) les rétroactions associées via les émissions des principaux gaz à effet de serre que sont les émissions de dioxyde de carbone (CO_2), de méthane (CH_4) entérique émis par les ruminants et d'oxyde nitreux (N_2O), ainsi que (iii) le potentiel de flexibilité du système fourrager pour faire face aux aléas climatiques futurs, dans un contexte que nous avons choisi pour ne pas tenir compte des ajustements des pratiques agricoles en réponse au contexte socio-économique futur.

Ces critères nous ont conduit à sélectionner le modèle PaSim, qui avait par ailleurs déjà été développé et évalué dans notre équipe (Vuichard et al., 2007 a, b).

2.3. Définition et planification des simulations

2.3.1. Projections d'impacts sur les écosystèmes prairiaux

Dans le cadre du projet CLIMATOR, il a été décidé de regarder les impacts du changement climatique pour la France à une échelle stationnelle (i.e. non spatialisée). A l'origine, les modèles utilisés dans le cadre de ce projet ne devaient pas faire l'objet d'améliorations. Deux modèles de prairies ont été comparés dans ce projet : PaSim et STICS. Dans la mesure où STICS ne simule que des prairies temporaires monospécifiques et PaSim des prairies permanentes, il a fallu adapter le paramétrage de ce dernier pour la simulation de prairies temporaires de ray-grass anglais et de fétuque en monocultures. En outre, ces prairies étant définies comme retournées tous les cinq ans et PaSim ne simulant pas de labour, il a été décidé d'introduire l'effet du retournement de la prairie sur l'accélération de la décomposition de la matière organique des sols, aboutissant au déstockage d'une partie du carbone des sols. Un module de gestion automatique de l'irrigation, construit à l'image des équations de STICS a également été ajouté.

De plus, le choix a été fait, toujours de manière collective, de regarder les impacts potentiels du changement climatique, à pratiques agricoles constantes (hormis pour les besoins en irrigation) et donc en l'absence d'adaptation.

Les 12 sites étudiés en France, les types de prairie, les types de sols et les pratiques agricoles ont également fait l'objet de choix. Les sites étudiés correspondent à des stations pour lesquelles des données climatiques détaillées étaient disponibles depuis une trentaine d'années. La gestion des prairies a été définie à dire d'expert sur la base de la connaissance des principales pratiques existantes. Un sol commun a été défini pour l'ensemble des sites et des systèmes de culture étudiés, afin de pouvoir effectuer des comparaisons entre systèmes. Les autres sols ont été choisis parmi des sols réels, spécifiques du système de culture étudié (la prairie dans notre cas), mais toujours en supposant un même sol pour l'ensemble des sites, afin de pouvoir comparer les climats à même sol et également afin de limiter le nombre de simulations à effectuer.

Enfin, le choix d'une démarche ensembliste, croisant différents scénarios d'émission de gaz à effet de serre, différents modèles climatiques, différentes méthodes de régionalisation/initialisation, différents modèles d'impact ainsi que de différentes pratiques agricoles, a été fait, afin de pouvoir quantifier et hiérarchiser les différentes sources d'incertitude associées aux projections climatiques. Les résultats généraux du projet CLIMATOR ont été publiés par Brisson et Levrault (2010). La démarche et les résultats concernant le modèle PaSim sont présentés dans cette thèse.

2.3.2. Voies d'adaptation de la gestion du système fourrager

Cette partie fait l'objet de choix personnels. Il a été choisi de se limiter à deux stations seulement, à deux sols et à deux périodes de vêlage, du fait de la lourdeur des simulations à réaliser. Ces simulations ont en effet nécessité, dans le cas des parcelles pâturées, une optimisation des pratiques de conduite du système fourrager et des interventions de fertilisation pour chacune des 150 années de la série climatique considérée, soit un nombre d'environ 100 itérations par année pour converger vers l'optimum entre ressources et besoins fourragers. Les deux stations ont été choisies pour être représentatives des bassins de production allaitant et laitier, et les systèmes ont été définis pour être représentatifs d'une gestion « moyenne ». Compte-tenu de la multiplicité des systèmes existants, la représentativité « moyenne » de ces systèmes n'est pas forcément évidente et ces cas d'étude se veulent surtout illustratifs. Nous nous sommes également limités à la simulation du système fourrager sous forçage du scénario A2, afin de fournir des éléments de réponse concernant les voies d'adaptation possibles dans des conditions correspondant à la poursuite des tendances d'émission de GES actuelles.

Enfin, nous avons fait le choix de raisonner les voies d'adaptation du système fourrager sans tenir compte des incertitudes liées au contexte socio-économique et politique futur, ce qui peut constituer une limite à ce travail, dans la mesure où la gestion des systèmes d'élevage y est très sensible. Néanmoins, nous souhaitions adopter une démarche de modélisation la plus parcimonieuse possible, toujours du fait de la lourdeur des calculs à effectuer.

En résumé, la problématique de la thèse porte sur la démarche de modélisation à adopter afin de modéliser les impacts et les adaptations sur le long terme des écosystèmes prairiaux au changement climatique. La thèse défendue ici est que cette démarche doit s'appuyer sur (i) l'utilisation de modèles de simulation mécanistes, reflétant l'état actuel de nos connaissances, de manière à rendre compte de l'ensemble des interactions existantes au sein de ces écosystèmes et de leur potentiel de flexibilité face à l'aléa climatique, et sur (ii) une approche ensembliste, permettant de mettre en jeu l'ensemble des sources d'incertitudes liées à notre manque de connaissances des concentrations atmosphériques en CO_2 et du climat futur à l'échelle locale.

La section qui suit décrit succinctement le modèle à sa prise en main. Une description détaillée est disponible en annexe. En outre, on peut trouver au sein des chapitres de la thèse une description détaillée du module animal (Chap. 3), du module végétal (Chap. 4), des mécanismes de réponse au climat (CO_2, température, disponibilité en eau, Chap. 5) et du module de gestion automatique (Chap. 6) de PaSim.

2.4. Le Pasture Simulation model (PaSim)

2.4.1. Description synthétique

PaSim (Riedo et al., 1998) est un modèle mécaniste, déterministe et dynamique, inspiré du Hurley Pasture Model (HPM) de Thornley et al. (1998) pour sa simulation détaillée des cycles biogéochimiques et sa simulation du couvert en réponse à la lumière, à la température et aux ressources carbone, azote. PaSim simule le fonctionnement des écosystèmes prairiaux à un pas de temps proche de la demi-heure et à l'échelle d'une parcelle de prairie, mais peut-être aussi utilisé pour réaliser des simulations à l'échelle d'une région (Vuichard et al, 2007a) et sur une à plusieurs années enchainées. Il est structuré en six modules interdépendants, simulant le fonctionnement du couvert végétal, des herbivores, de la gestion, du microclimat, de la biologie ou de la physique du sol. Comme beaucoup de modèles biogéochimiques avancés, PaSim simule les cycles de l'eau, du carbone et de l'azote, ce dernier ayant été

amélioré par Schmid et al. (2001) pour la simulation des émissions de N_2O puis par Riedo et al. (2002) pour la simulation de la volatilisation de l'ammoniac. Le carbone assimilé par photosynthèse est soit respiré soit alloué dynamiquement à un compartiment racinaire et à trois compartiments aériens (représentatifs des limbes, des tiges et gaines et des épis), chacun de ces compartiments consistant en quatre sous-compartiments d'âge différent. La biomasse accumulée peut-être soit fauchée soit pâturée, ou alimente à défaut un pool de litière. Le cycle de l'azote considère trois entrées via la déposition atmosphérique d'azote, la fertilisation minérale ou organique du couvert et la fixation symbiotique par les légumineuses.

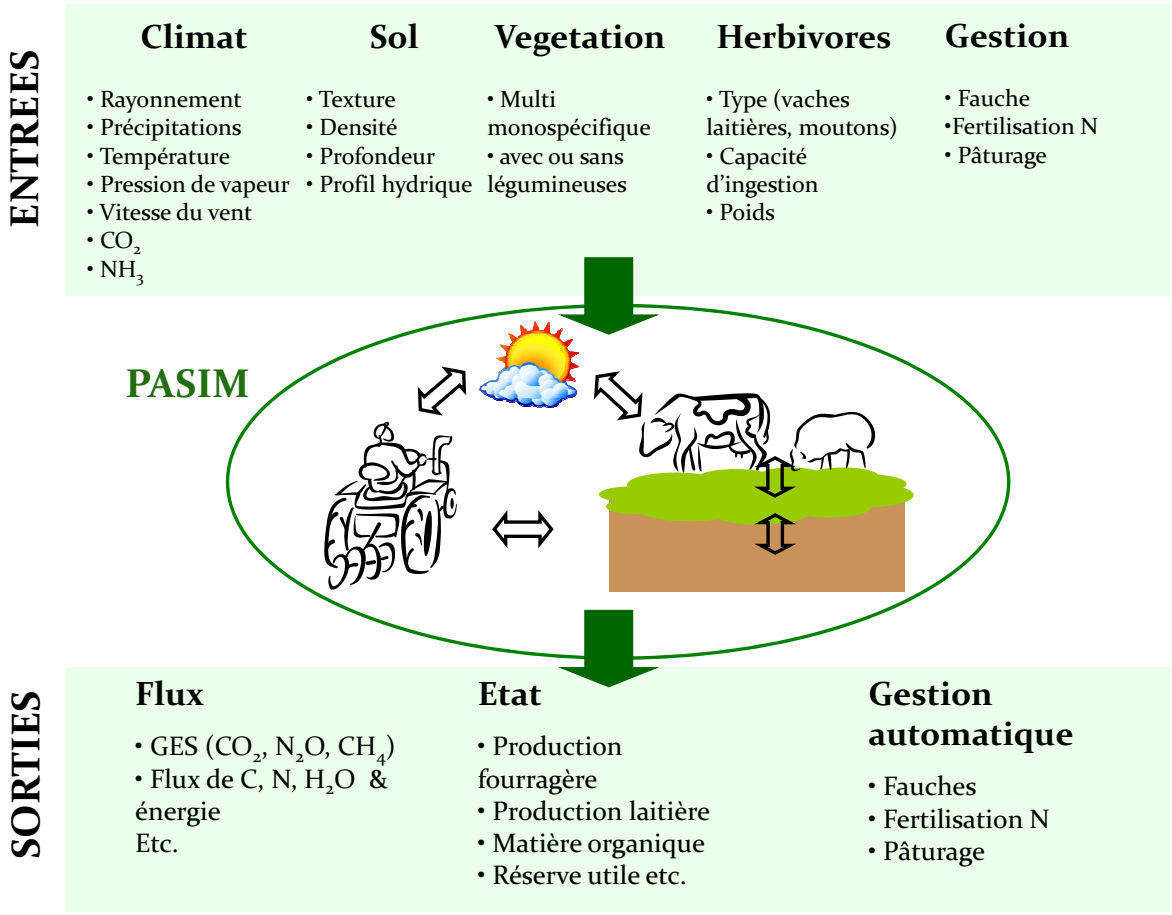


Fig. 1. Schéma illustratif du modèle PaSim à sa prise en main.

L'azote inorganique du sol peut-être prélevé pour la croissance des plantes par absorption racinaire ou bien perdu par lessivage, par volatilisation d'ammoniac et *via* les processus de nitrification/dénitrification, ces derniers étant à l'origine des émissions de N_2O. La gestion des prairies inclut la fertilisation azotée, la fauche, le pâturage, et peut-être soit prescrite soit optimisée par le modèle. Le module de gestion automatique permet d'optimiser le dimensionnement des surfaces destinées au pâturage et le chargement animal associé, en optimisant la production fourragère (dates des fauches et fertilisation) puis le pâturage (mise à l'herbe/sortie, chargement animal, fertilisation).

Comme beaucoup d'autres modèles biogéochimiques, l'initialisation de la matière organique des sols est habituellement obtenue par mise à l'équilibre du modèle avec le climat et la gestion prescrite en entrée, faute de données pour paramétrer finement les différents horizons de sol.

2.4.2. Prise en main : stabilisation et documentation du code

A la prise en main du modèle, une conversion du langage précédemment utilisé venait d'être réalisée pour passer de l'ACSL (*Advanced Continuous Simulation Language*) au Fortran 90, et ce, dans le but principal d'intégrer PaSim au modèle ORCHIDEE. Le modèle manquait de transparence, le code étant peu documenté et la documentation papier étant limitée aux principales équations seulement. De plus, de nombreuses erreurs liées à la conversion du code demeuraient. Aussi, un premier travail d'ordre technique a été de prendre en main ce modèle, de le documenter, de restructurer et aussi, souvent, de corriger le code. Cette phase de tests informatiques (réalisée grâce à la collaboration de R. Lardy), bien que nécessaire, a retardé le développement et l'utilisation du modèle pour répondre aux objectifs de la thèse.
Une nouvelle interface en JAVA a récemment été créée (réalisé par S.K. Kpamegan et R. Amenta, encadrés par R. Martin) simplifiant le renseignement du paramétrage d'entrée du modèle par un simple utilisateur.

2.4.3. Principales limites du modèle à la réalisation des objectifs

Bien que PaSim ait été identifié comme l'outil de recherche le plus approprié pour répondre aux objectifs de la thèse, ce modèle présentait néanmoins certaines limites pour la réalisation de ce projet de recherche.
Des améliorations ont été nécessaires afin d'améliorer les réponses du modèle à un contexte climatique plus extrême : (i) le paramétrage de la fonction de stress hydrique régissant les processus végétaux a été revu, cette fonction s'étant révélée trop pénalisante en conditions réelles, (ii) une couche de litière a été ajoutée en surface afin de simuler correctement la température de surface, (iii) le paramétrage du profil de température (température moyenne, phase, amplitude) est désormais calculé automatiquement en début de nouvelle année et (iv), le stockage de réserves et leur remobilisation éventuelle ont été ajoutés, afin d'autoriser, par exemple, une reprise de végétation plus rapide au retour de conditions climatiques plus favorables après une sécheresse. Ces améliorations sont détaillées en annexe.
Le module animal développé par Riedo et al. (2000) puis amélioré par Vuichard et al. (2007b) permettait de simuler l'ingestion d'herbe au pâturage (en tenant compte de la sélection opérée

par les animaux), la production de lait, et les émissions de méthane entérique, dans le cas d'un pâturage par des vaches laitières ou des moutons, à partir d'équations relativement simples. Le poids des animaux ainsi que leur capacité d'ingestion demeuraient constants au cours de la simulation, la ration était limitée à l'herbe pâturée, et la production de lait était calculée comme le ratio de l'énergie ingérée sur le contenu énergétique d'un kilo de lait, sans définition de la durée de la lactation (vêlage, tarissement). Cette version du modèle ne permettait pas de simuler réellement la production de troupeaux allaitants (même si la simplicité du module l'autorisait tant qu'on ne regardait pas la production laitière), et ne tenait pas compte des effets du type et du niveau de production (viande, lait), ainsi que des besoins énergétiques pour l'entretien et la production, sur les quantités d'herbe ingérées par les animaux. En outre, les émissions de méthane étaient prédites empiriquement à partir d'une régression linéaire du contenu en fibres digestibles. Une approche plus mécaniste des processus animaux, intégrant l'ensemble des interactions entre le couvert végétal et les herbivores nous a semblé requise.

De plus, la question du rôle de la diversité fonctionnelle pour les cycles biogéochimiques nécessitait de développer le modèle afin de tester l'hypothèse selon laquelle les interactions entre diversité fonctionnelle, pratiques agricoles et climat sont importantes dans les projections effectuées. En effet, PaSim fait bien la distinction entre le fonctionnement des graminées et des légumineuses dans le couvert, toutefois la fraction de légumineuses demeurait constante au cours de la simulation, et les variables identifiées comme des traits fonctionnels représentatifs de la communauté végétale demeuraient pour la plupart constantes, les paramètres de calcul de ces variables demeurant fixes au cours de la simulation. Il a donc fallu envisager de pouvoir faire varier le taux de légumineuses et de faire dériver les traits en réponse aux facteurs du milieu et de gestion.

En outre, l'algorithme développé par Vuichard et al. (2007b) afin d'optimiser le dimensionnement des surfaces en fauche et en pâture et le chargement animal associé, avait pour défaut d'être très long à mettre en œuvre du fait de la méthode d'optimisation de la fertilisation N. Aussi nous avons proposé de coupler cet algorithme à une méthode de fertilisation plus simple et plus immédiate, reposant sur l'indice de nutrition azotée du couvert, et fonctionnant sur le même principe que le module d'irrigation automatique. Les équations utilisées se sont inspirées de celle du modèle STICS.

Compte-tenu des objectifs de la thèse, il était donc nécessaire d'améliorer le modèle avant de pouvoir l'utiliser pour simuler les impacts et les adaptations au changement climatique. Ces améliorations n'ont toutefois pas été toutes utilisées dans chaque chapitre de résultats de la

thèse compte-tenu de contraintes de temps, ou encore de résultats (certaines améliorations du modèle n'ayant pas été avérées).

D'autres développements, répondant cette fois aux choix collectifs effectués dans le cadre du projet CLIMATOR ont également été réalisés. Il s'agissait de simuler des couverts semés et d'introduire un module d'irrigation automatique. Ces améliorations sont décrites en annexe de la thèse.

3. Contenu et plan du manuscrit de thèse

La suite du manuscrit de thèse est structurée autour de quatre chapitres de résultats dont trois sont présentés sous la forme d'un projet d'article rédigé en anglais et un est présenté sous la forme d'un chapitre de thèse, ne permettant pas en l'état, de prétendre à sa publication dans une revue internationale à comité de lecture, et rédigé pour cette raison en français (Chap. 4). Le premier de ces chapitres (Chap. 3) est accepté pour publication dans *Agriculture, Ecosystems and Environment*, le troisième (Chap.5) devrait être soumis d'ici à la soutenance dans *Agricultural and Forest Meteorology*, et la soumission du dernier (Chap.6) est envisagée dans une revue agronomique telle que *Agricultural systems*.

Les **chapitres 3 et 4** répondent à un premier objectif d'ordre méthodologique, à savoir améliorer et étendre la simulation par PaSim du fonctionnement de l'écosystème prairial.

Le **chapitre 3** vise à améliorer la simulation des performances animales et des émissions de méthane entérique à la pâture pour des troupeaux allaitants et laitiers, en offrant une représentation plus mécaniste et plus détaillée des interactions entre la végétation, les herbivores, la conduite des prairies et les conditions pédoclimatiques. Le but final est de pouvoir appréhender les conséquences du changement climatique sur la productivité, pas seulement fourragère, mais également, en termes de produits animaux (viande et lait), et ses rétroactions via les émissions de méthane entérique. Il s'agit aussi de pouvoir simuler dans une plus large mesure et de manière plus réaliste les adaptations de la gestion du système fourrager.

Le **chapitre 4** est consacré à la modélisation des interactions de la diversité fonctionnelle avec le changement climatique et la gestion des prairies. Ce chapitre pose la question de la représentation du rôle de la diversité fonctionnelle dans un modèle de communauté végétale. Pour y parvenir, deux voies d'amélioration du modèle sont proposées : (i) la simulation d'une

dynamique des légumineuses sur la base du modèle phénoménologique[19] proposé par Thornley (2001), (ii) la simulation de la réponse fonctionnelle du couvert aux pratiques de gestion ainsi qu'au climat et de son effet sur le fonctionnement de l'écosystème, en faisant l'hypothèse que cette réponse et cet effet peuvent être appréhendés par la variation des traits fonctionnels agrégés à l'échelle de la communauté.

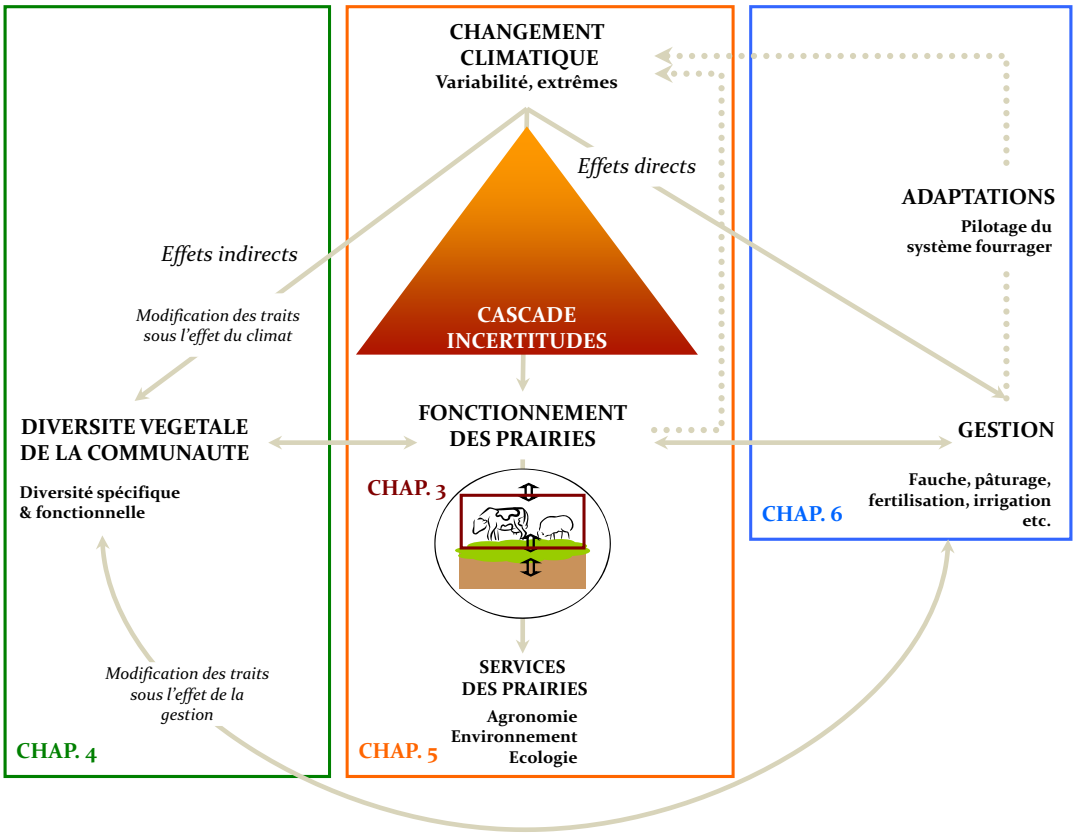


Fig. 2. Cadre conceptuel de la thèse. Les encadrés permettent de délimiter les questions abordées par chacun des chapitres de résultats.

Les **chapitres 5 et 6** ont pour vocation d'utiliser le modèle pour répondre aux buts premiers de la thèse.

Le **chapitre 5** répond directement à l'objectif général de la thèse qui est de simuler les impacts du changement climatique sur les écosystèmes prairiaux, ainsi que les rétroactions associées. Le cadre général des simulations a été délimité au sein du projet CLIMATOR : les pratiques de gestion y sont constantes et l'approche adoptée est ensembliste de manière à

[19] Selon Thornley (2001), la phénoménologie, comme l'empirisme, ne fournissent pas de lien direct avec les mécanismes explicatifs des phénomènes observés. Ces deux approches de modélisation sont similaires, mais la première est scientifiquement plus intuitive qu'une interpolation empirique à partir de données mesurées. Les hypothèses phénoménologiques peuvent seulement se justifier par les sorties issues de ces hypothèses ou bien par une étude mécaniste détaillée conduisant à la phénoménologie proposée.

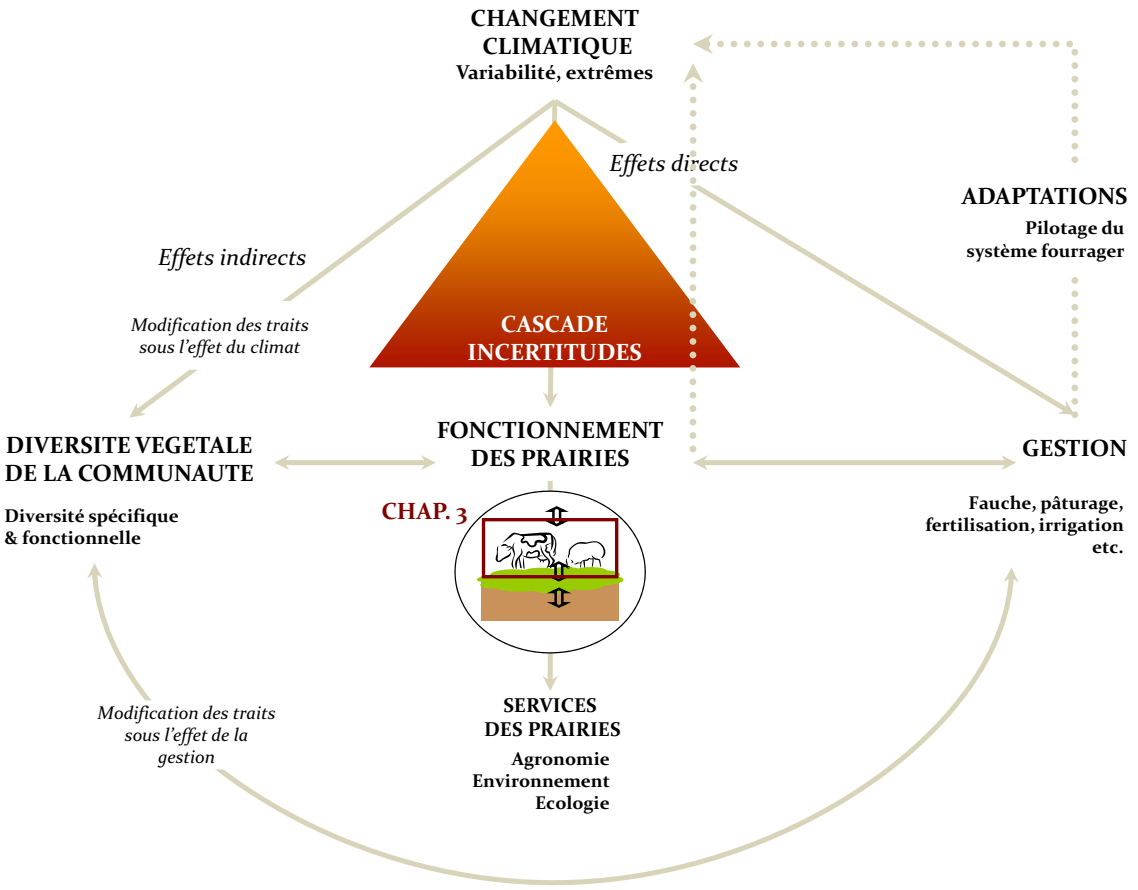
capturer les incertitudes associées aux projections d'impacts. Dans le cadre de ce projet, des améliorations ont été apportées au modèle qui ne font pas l'objet de résultats en tant que tels mais sont inclues dans la description détaillée du modèle en annexe.

Le **chapitre 6** est consacré à la simulation des adaptations du système fourrager, soit par un ajustement de la complémentation au pâturage, soit par un ajustement des surfaces et du chargement animal pour des systèmes herbagers, supposés entièrement autonomes d'un point de vue de l'alimentation animale. Ce chapitre a également nécessité l'amélioration des procédures de gestion automatique déjà existantes voire leur création.

CHAPITRES DE RESULTATS

Chapitre 3

Ce chapitre vise à améliorer la simulation des performances animales et des émissions de méthane entérique à la pâture pour des troupeaux allaitants et laitiers, en offrant une représentation plus mécaniste et plus détaillée des interactions entre la végétation, les herbivores, la conduite des prairies et les conditions pédoclimatiques. Le but final est de pouvoir appréhender les conséquences du changement climatique sur la productivité, pas seulement fourragère, mais également, en termes de produits animaux (viande et lait), et ses rétroactions via les émissions de méthane entérique. Il s'agit aussi de pouvoir simuler dans une plus large mesure et de manière plus réaliste les adaptations de la gestion du système fourrager.



Insertion du chapitre 3 dans le schéma conceptuel de la thèse

Sommaire

1. Introduction _____ 95

2. Model description _____ 97

2.1. Key model processes _____ 97

2.2. The animal module _____ 98

2.2.1. Previous version _____ 98

2.2.2. Enhanced version _____ 98

2.3. Sensitivity analysis _____ 106

3. Model evaluation _____ 109

3.1. Experiments _____ 109

3.1.1. Performance of suckler cows with their calves at pasture (experiment I) _____ 109

3.1.2. Performance of dairy cows at pasture _____ 111

3.1.3. Performance and methane emissions of heifers at pasture (experiment IV) _____ 112

3.2. Simulations _____ 113

3.2.1. Descriptive statistics for model evaluation _____ 113

3.2.2. Results _____ 114

3.3. Projections of climate changes impacts: new vs. previous model version _____ 119

4. Discussion _____ 123

4.1. Originality of the enhanced PaSim model _____ 124

4.2. Integrated approach to animal modelling _____ 124

4.3. Validity domain of the model _____ 126

4.4. Importance of animal performance in projections of climate change impacts on grassland ecosystems _____ 128

5. Conclusions _____ 129

Chap. 3. Development of the Pasture Simulation Model for assessing livestock production under climate change

A.-I. Graux[1*], M. Gaurut[1], J. Agabriel[2], R. Baumont[2], R. Delagarde[3], L. Delaby[3], J.-F. Soussana[1]

[1] INRA, UR0874, Grassland Ecosystem Research Unit, 234 Avenue du Brézet, 63100 Clermont-Ferrand, France

[2] INRA, UR1213, Herbivores Research Unit, 63122 Saint-Genès-Champanelle, France

[3] INRA, UMR1080 Dairy Production Research Unit, Agrocampus Ouest–Domaine de la Prise, 35590 Saint-Gilles, France

* Correspondence to: A.-I. Graux (e-mail: aigraux@clermont.inra.fr)

Accepted for publication in Agriculture, Ecosystems and Environment

Abstract

To simulate climate change impacts on pastures and domestic herbivores as well as feedbacks to the atmosphere in terms of greenhouse gas emissions, we have improved a process-based biogeochemical pasture model, PaSim. The overall aim was to simulate the meat and milk production of cattle (suckler cows with their calves, dairy cows and heifers) in response to climate and management, as well as feedbacks to the atmosphere through enteric methane emissions. Herbage intake at grazing was calculated from animal characteristics, herbage availability, diet digestibility and air temperature. With suckler cows, milk production and changes in daily liveweight and body condition were calculated from net energy balance. The net energy intake of dairy cows and their body reserves at turnout to pasture were used to simulate milk production at pasture, daily liveweight and body condition changes, taking into account cow energy requirements and intake capacity. Heifer growth was determined from heifer net energy intake and liveweight. Net energy intake was used to assess enteric methane production through a conversion factor, which depends both on the energy level of the diet and on the herbivore type. The model was assessed against experimental data for animal performance and methane emissions at grazing. Predictions show good agreement with observations. On average, the root mean square error was 6.5, 4 and 2.5% for the liveweights of suckler cows, suckler calves and heifers, respectively, 18% for dairy milk production and 12% for enteric methane emissions. By comparing this new version of the PaSim model to the previous version, we show that a greater accuracy in animal performance modelling improves the sensitivity of the model to interannual climate variability. However, long term (30 years) projections of climate change impacts on grasslands and of radiative feedbacks to the atmosphere are not significantly modified. The originality and the validity domain of the model are discussed.

Keywords: Biogeochemical cycles; CH_4 emission; Grassland; Grazing; Ruminants

1. Introduction

European grasslands are one of the dominant forms of land use, covering 22% of the EU-25 land area (EEA, 2005). They are maintained through grazing and cutting, the continuation and intensity of which are crucial to avoid grassland encroachment by woody species. Managed grasslands contribute to the biosphere–atmosphere exchange of radiatively active trace gases. Of the three main greenhouse gases (GHG) that are exchanged by grasslands, CO_2 is exchanged with the soil, vegetation and livestock, N_2O is emitted by soils, and CH_4 is emitted by livestock at grazing and can be exchanged with the soil. These fluxes are intimately linked to management practices (e.g. N fertilization, tillage, livestock breeding), soil types and climatic conditions (Soussana et al., 2004). While CO_2 receives the most attention as a factor relative to global warming, N_2O and CH_4 are also important GHGs (Seijan et al., 2011).

Grassland CH_4 emissions result mainly from the enteric fermentation of the ingested herbage by ruminants at grazing. European grasslands sustain an important number of ruminants, 90 millions of cattle and 90 millions of sheep (EUROSTAT, 2008), roughly 15% of the global animal population (FAOSTAT, 2009). These ruminants release approximately 5% of the ingested digestible carbon as CH_4 (e.g. Martin et al. 2009). However, there is considerable variability in the magnitude of CH_4 emissions at grazing (Soussana et al., 2007a). Indeed, several factors relative to both the animal (breed, age, type and level of production, physiological stage) and the diet (composition and interactions between components, feed processing) are well-known to influence animal CH_4 production (Johnson and Johnson, 1995; Ferlay et al., 2006; Martin et al., 2008).

Although they constitute an important agricultural resource, in particular in food-insecure regions (Delgado, 2005), livestock production systems have been singled out as a main contributor to anthropogenic GHG emissions and climate change (FAO, 2006). In this context, carbon sequestration in grassland soils is widely seen as a means to partly offset the contribution of grassland-based livestock production systems to climate change. The carbon sink or source activity of grasslands varies according to management (Soussana et al., 2007a) and climatic factors. Heat waves and droughts were shown to turn some European grasslands from a carbon sink to a carbon source for the atmosphere (Ciais et al., 2005; Pereira et al., 2007; Soussana et al., 2007a).

While contributing to climate change, grassland-based livestock systems may in turn suffer from projected altered climate conditions. Climate change and elevated atmospheric CO_2 are likely to have interactive effects on grassland production, depending on water and nutrients availability (Lehner et al., 2005; Easterling et al., 2007). They could enhance net primary production and soil C stocks, depending on management and local climate conditions (Riedo et al., 2000; Holden and Brereton, 2002; Perring et al., 2010). Moreover, the risk of summer heat waves and droughts as detrimental as 2003 may increase in Europe by two orders of magnitude in the next 40 years (Stott et al., 2004). This could lead to large fodder deficits as observed in 2003 (from 30% to 60% in France, COPA COGECA, 2003). In addition, the onset of thermal stress in livestock may result in declines in eating and grazing activity (Morand-Fehr and Doreau, 2001). Climatic factors, either alone or in interaction with each other, can limit animal performance (Kadzere et al., 2002; West, 2003; King et al., 2005). Climate extremes may thus affect directly and indirectly grazing systems by disturbing physiology and behavior of animals and by affecting the productivity, seasonality and quality of pasture production (Tubiello et al., 2007).

Mechanistic simulation models are required to understand, diagnose and prognose the impacts of climate change on the production of livestock systems, as well as the contribution of such systems to climate change and the mitigation options (Thornley, 2001). Over the last four decades, pasture models have been developed for a variety of purposes, including the analysis of complex interactions in grasslands (Herrero et al., 1998; Thornley, 1998; Rickert et al., 2000). To the best of authors' knowledge, none of them represent in a mechanistic way both the short and long-term dynamics of water, C and N cycling in grasslands (including C storage and GHG emissions) and the functioning of grazed pastures and of ruminants in response to climate and management. Contrary to other pasture models, the Pasture Simulation model (PaSim, after Riedo et al., 1998), which was initially derived from the Hurley Pasture Model (Thornley, 1998), is able to model thoroughly both biogeochemical cycles and grassland production (Riedo et al., 1998; Vuichard et al., 2007b; Soussana et al., 2007b), with however weaknesses in simulating animal performance and enteric CH_4. In order to further simulate grassland dynamics and interactions with grazing animal performance under climate change, we have improved the animal sub-model (intake, growth, lactation, CH_4 emissions) of PaSim. The enhanced PaSim model was then evaluated to determine the performance of suckler and dairy cattle at grazing in response to climate and management. Possible feedbacks with GHG fluxes were also investigated, through enteric

CH_4 emissions. In this paper, we first present the conceptual basis and the equations of the model, focusing on developments in the animal module and including sensitivity analysis (Section 2). Section 3 reports on comparisons between model outputs and experiments, and between the previous and new model versions for climate change projections. The potential of new modelling provisions to cope with climate change impact studies is discussed in Section 4. Finally (Section 5), remarks are made concerning the bearing of the findings on a wider interpretation of grassland/livestock systems and the need for future modelling studies. Mathematical and graphical details are given in three appendices that provide a complementary resource for interested readers.

2. Model description

A summary of the main features of PaSim follows, given that most model equations have already been published by Riedo et al. (1998) and by Vuichard et al. (2007b) who have also provided a validation study for a range of grassland sites in Europe. The animal module, which is the focus of this paper, is then described in more detail.

2.1. Key model processes

PaSim (Riedo et al., 1998, https://www1.clermont.inra.fr/urep/modeles/pasim.htm) is a process-based grassland biogeochemical model based on the Hurley Pasture Model (Thornley, 1998). Grassland processes are simulated on a time step of a $1/50^{th}$ of a day in order to have detailed sub-daily dynamics and ensure energy budgets stability. Simulations consider a soil-vegetation-animal-atmosphere system (with state variables expressed per m^2) and run over one or several years. As with other advanced biogeochemical models, PaSim simulates water, carbon (C) and nitrogen (N) cycles, the latter being improved by Schmid et al. (2001). Photosynthetic C is allocated dynamically to root and shoot compartments and can be lost from the modeled system through ecosystem respiration, animal milking, and enteric CH_4 emissions. Vegetation is assumed to consist of one root and of three shoot compartments (laminae, sheaths and stems, ears), each of which is further divided into four age classes. Biological N_2 fixation is modelled according to Schwinning and Parsons (1996), when assuming a constant legume fraction. Vegetation is parameterized for a set of key functional traits such as the maximum specific leaf area, the light-saturated leaf photosynthetic rate in standard conditions, the fraction of fibres in ingested shoot compartments and the fraction of digestible fibres in total ingested fibres. Accumulated aboveground biomass can be utilized by

cutting and grazing, or enters a litter pool. The N cycle considers three types of N inputs to the soil via atmospheric N deposition, fertilizer N addition, symbiotic N_2 fixation by legumes, and animal faeces and urine. The inorganic soil N available for root uptake may be reduced through immobilization, leaching, ammonia volatilization and nitrification/denitrification, the latter processes leading to N_2O emissions to the atmosphere. Management includes mineral and/or organic (e.g. solid manure, slurry) N fertilization, mowing and grazing and can either be set by the user or optimized by the model (Vuichard et al., 2007a).

2.2. The animal module

2.2.1. Previous version

Riedo et al. (2000) first simulated herbage intake, milk production (MP), returns and methane (CH_4) emissions from pastures grazed by dairy cows or sheep with simplified equations. Vuichard et al. (2007b) further developed this first animal module by including diet selection according to the herbage availability, the digestibility and the relative abundance of the three shoot compartments (see also Vuichard, 2005 for detailed equations). Originally, CH_4 emissions were predicted following Pinares-Patiño (2003) from a linear regression with digestible neutral detergent fibre intake (*DNDFI*) calibrated for dry and early pregnant suckler cows. Simplifications included constant animal liveweight (*LW*) and intake capacity (*IC*) during simulation, a grazed only diet and a milk production calculated from the ratio of net energy requirements for lactation (NEP_{lact}) to the energy content of milk (the latter being fixed to 3.14 MJ per kg of milk). In this approach, neither the type of animal production (milk, beef), nor net energy requirements for maintenance (*NEM*) and production (*NEP*) affected intake. Animals were removed from the paddock when aboveground plant biomass (*BM*) was lower than a threshold set at 300 kg DM ha^{-1}. This model was used to make predictions of GHG fluxes from grazed grasslands at European scale (Vuichard et al., 2007a) and was tested against experimental data at three European sites performing CO_2 flux measurements (Vuichard et al., 2007b), showing a better predictive ability under cutting than under grazing.

2.2.2. Enhanced version

In order to improve the accuracy of animal performance simulation during grazing, we developed a new version (version 5.0) of the animal module of PaSim. In this version, three animal classes can be simulated: suckler cows (and their calves), dairy cows and heifers. Only

one class of cattle can be simulated within the same simulation. First, with suckler cows, animal growth and production are described following the SEBIEN model (see Jouven et al., 2008) except for selective intake of sward structural components (as described in section 2.2.1). Second, with heifers and with dairy cows, a new mechanistic model consistent with SEBIEN was developed to simulate intake, growth and (with dairy cows) lactation. Third, temperature effects on forage digestibility and ingestibility were simulated. Finally, a new module was developed to simulate dairy cows' supplementation by roughage and/or concentrate feed. In the absence of diet supplementation, animals were removed from the paddock when herbage intake dropped below a fixed fraction of the potential intake. This fraction ($K_{intake,tolerance}$) is assumed to depend upon farmer's attitude to animal herbage deprivation and is therefore a parameter of the model.

The corresponding equations simulate intake and performance of an average animal and are composed of an intake module and a performance module. With dairy and suckler cows, intake and energy requirements at time t depend on cow's characteristics at t, which in turn depends either on i) net energy balance (*NEB*) at time (t-1) for suckler cows, or ii) net energy intake (*NEI*) and body reserves at turnout to grass for dairy cows. In both cases, it is assumed that i) cows calve once a year, ii) gestation lasts nine months and lactation 10 months, followed by two months of drying up, and iii) calving interval lasts one year. With heifers, intake at time t varies with heifer's liveweight at t, which in turn depends on the *NEI* at t and on the animal's liveweight at (t-1).

In both the previous and the enhanced versions of the animal module, animals are simulated at grazing only since the model has not yet been developed for indoor conditions.

Model equations of the enhanced animal module are given in Appendix A. Definitions, units and abbreviations are listed in Appendix B. Appendix C displays the conceptual basis of ruminant intake and production sub-models, and how they interact with the remainder of PaSim model. Below, we describe in more details the animal intake and performance sub-models, as well as the enteric CH_4 simulation.

2.2.2.1. Prediction of animal intake

2.2.2.1.1. Herbage intake without supplementation

Whatever the class of animal simulated, the calculation of the net energy content (NEL_H) of the grazed herbage from the herbage organic matter digestibility (*OMD*) was adapted from Baumont et al. (2007) to all kinds of green forage data (i.e. permanent and sown grasslands, including grass/legume mixtures) (Eq. A.1). *OMD* is calculated as a result of animal selection between vegetation compartments and is a function of the non-digestible fibre fraction in the ingested herbage (NDF_{nd}) (Eq. A2). NDF_{nd} is calculated from the fractions of fibres in ingested shoot compartments (*NDF*) and the associated digestible fractions in ingested fibres (*DNDF*) (Eq. A.3). *NDF* and *DNDF* are calculated as weighted means of *NDF* and *DNDF* of the different shoot compartments (Eq. A.4 and A.5a-b). The herbage dry matter intake (DMI_H) is calculated as a proportion of voluntary dry matter intake (*VDMI*, i.e. the maximum quantity of feed dry matter the animal is able to eat voluntarily), depending on the standing biomass per unit area (*BM*) (Eq. A.6). The ratio of intake capacity (*IC*) to herbage fill value (FV_H) determines *VDMI*.

With dairy cows, the intake capacity (*IC*) increases with potential milk production (MP_{pot}) and liveweight (*LW*) but decreases when body condition score (*BCS*) increases (with *BCS* comprised between 0 and 5, Agabriel et al., 1986). *IC* also depends on age and physiological stage of the cow. *IC* is consequently calculated from *LW*, MP_{pot} and *BCS* and from three correction factors (Eq. A.7a) related to the lactation week (*n*), the gestation week (*g*) and the cow age (*age*), respectively the lactation index (*LI*, Eq. A7b), the gestation index (*GI*, Eq. A.7c) and the maturity index (*MI*, Eq. A.7d) (Faverdin et al., 2007). Forage ingestibility depends on many characteristics, the most influencial being its digestibility and its nitrogen content. Herbage ingestibility is represented through its fill value (FV_H), the latter being calculated from the herbage *OMD* and the total nitrogen concentration in plant (N_{tot}), and by assuming a dry matter percentage of 20% (Eq. A.8). DMI_H is computed from *IC*, FV_H and biomass (*BM*) availability (Eq. A.9). This equation was calibrated from data by Delagarde et al. (2001) and Faverdin et al. (2007).

With beef and dairy heifers, the intake capacity (*IC*) is calculated according to heifer liveweight to the type of production (beef, milk) (Agabriel and Meschy, 2007; Eq. A.28a, b, c). Similarly to dairy cows, herbage fill value (FV_H) is calculated from the herbage *OMD*,

from N_{tot} and by assuming a dry matter percentage of 20% (Eq. A.29). Limitation of intake due to herbage availability at pasture follows Jouven et al. (2008) (Eq. A.30).

2.2.2.1.2. Temperature effects on herbage ingestibility and digestibility

2.2.2.1.2.1. Limitation of herbage intake by high temperatures

Heat stress generally leads to a decrease in *VDMI*, in relation to the thermoregulation of animals, in order to allow a decrease in heat production, especially due to rumen fermentations (Silanikove et al., 2000; Morand-Fehr and Doreau, 2001). In order to better simulate heat effects on livestock systems, we have added a limitation factor of herbage intake at high temperatures. As reviewed by Delagarde and O'Donovan (2005), GrazFeed (Freer et al., 1997) is the only feeding system model that takes into account intake limitation by high temperatures. In this model, potential herbage *DMI* is depressed when the daily average ambient temperature exceeds 25 °C and when the daily minimum temperature (T_{min}) is greater than 22 °C, through the calculation of a temperature factor (TF_{DMI}) that modulates intake (Eq. A.32a). For T_{min} above 22 °C, *DMI* decreases by 2% per additional °C above an average daily temperature of 25 °C (in agreement with Igono et al., 1992) (Eq. A.32b).

2.2.2.1.2.2. Temperature effect on herbage digestibility

Temperature is moreover an important factor affecting herbage digestibility and thus forage quality (Wilson, 1976). Indeed, plant cell wall content increases at high temperatures, therefore reducing herbage digestibility (Groot et al., 2003). In PaSim, herbage organic matter digestibility (*OMD*) is calculated as a result of the selective intake of sward structural components differing in quality and abundance. We added a temperature effect by decreasing *OMD* by 0.65% (as proposed by Barrett et al., 2005) per additional °C above a threshold temperature of 15 °C ($T_{th,OMD}$) (Eq. A.33a, b). Temperature used here is calculated as a 14-day running average of mean daily air temperatures ($T_{moy,run}$). The daily variation of OMD due to this temperature effect was limited to ± 0.1 g g^{-1}.

2.2.2.1.3. Herbage supplementation of dairy cows with forage and/or concentrate

During the grazing period, cow supplementation is commonly used, especially in dairy systems, whenever the available herbage is not sufficient to cover animal energy requirements. Supplementation is also useful to balance the feeding deficiency of herbage and

to increase individual cow performance. In our model, dairy cows can be supplemented by a single cut forage (e.g. hay or silage), a single concentrate or forage/concentrate mixture. Model users have to specify the average daily forage and/or concentrate amounts supplied per cow during each grazing period. Each supplement is also characterized for its energy content, digestibility and fill value. Supplies of cut forage and concentrate are assumed to be preferentially and fully ingested by the animals.

For supplemented animals, the model calculates the herbage dry matter intake by correcting herbage dry matter intake without supplement (DMI_H) by the quantity of ingested supplement, through a substitution rate defined according to Faverdin et al. (2007) (Eq. A.35; Eq. A.37; Eq. A.39). Substitution takes into account (i) the supplementation of grazed herbage with either one forage or one concentrate or a mixture of both, (ii) the energy density of herbage and supplements, (iii) herbage allowance and (iv), for concentrate, potential milk production (Eq. A.34; Eq. A.36a-e; Eq. A.38a-c).

When animals are supplemented, total net energy intake (NEI_{tot}) includes energy from ingested roughage and/or concentrate (Eq. A.10a, b, c, d). When concentrate is provided to animals, the model considers digestive interactions between diet components that can reduce forage digestibility and thus total *NEI* (Faverdin et al., 2007) (Eq. A.10e, f).

2.2.2.2. Prediction of animal performance

2.2.2.2.1. Suckler cows and calves

Milk production (*MP*) of suckler cows is calculated according to Wood (1967), from the average potential *MP* (MP_{pot}), the stage of lactation, and the net energy balance (*NEB*) after three months of lactation. Daily liveweight and body condition variations are deduced from the animal *NEB*, which classically corresponds to the difference between total net energy intake (NEI_{tot}) and net energy requirements for maintenance and production (NEM and NEP respectively). See Jouven et al. (2008) for more explanations.

2.2.2.2.2. Dairy cows

Dairy cow milk production depends on both the capability of the udder to synthesize milk and the availability of nutrients. The latter is linked to diet composition and cow intake. Potential milk production (MP_{pot}) corresponds to the quantity of milk synthetized by the udder when nutrients are sufficiently available and the cow is healthy. MP_{pot} depends on the genetic potential of the cow, its age and its lactation and gestation stages. MP_{pot} is calculated

according to Faverdin et al. (2007) from the milk production at peak ($MP_{pot,max}$) and from the gestation and lactation weeks (n and g respectively), and by differenciating the persistency of the lactation curve according to cow parity (Eq. A.14a, b). By definition, these equations of milk production calculation suit well for supplemented cows at pasture.

At pasture, unsupplemented dairy cows are often underfed and therefore less persistent in terms of milk production (Delaby et al., 2001, 2003). The performance module estimates the attainable milk production (MP_{att}) according to the nutrient availability from the ratio of the energy actually available for milk production to the energy content of milk (the latter set to 3.13 MJ per kg of milk, for standard milk containing 40 g kg^{-1} fat and 31 g kg^{-1} protein) (Eq. A.13). Energy available for milk production is calculated as the difference between total net energy intake (NEI_{tot}), possibly including supplementation (see section 2.2.2.1.3), and net energy requirements for maintenance (NEM) (Eq. A.11) and gestation (NEP_{gest}) (Eq. A.12), both expressed in net energy for lactation based on the current INRA feed evaluation system (INRA feed tables, 2007). NEI from herbage (NEI_H) is calculated as the product of the herbage dry matter intake (DMI_H) by its net energy content (NEL_H) (Eq. A.10a), the latter being calculated from the herbage digestibility (OMD) (Eq. A.1). NEI from ingested supplement (NEI_f and NEI_C, for forage and concentrate respectively) are calculated as the product of supplement dry matter intake (DMI_f and DMI_C, for forage and concentrate respectively) by its net energy content (NEL_f and NEL_C for forage and concentrate, respectively), the latter being a model input (Eq. A.10b, c).

When attainable milk production (MP_{att}) is lower than potential MP_{pot} ($\Delta MP_{att,pot} < 0$), then body reserves are mobilised to compensate the energy deficit and to be as close as possible to MP_{pot}. In such conditions, cows loose body condition and weight (Eq. A.21a; Eq. A.23a). Observed milk production (MP_{obs}) is calculated as the sum of MP_{att} and this supplementary milk (Eq. A.20). The maximum quantity of reserves that cows can remobilize over the current grazing period, that is to say the maximum body condition loss (BCL_{max}), are determined from their potential milk production at peak ($MP_{pot,max}$), their lactation stage (n_{init}, in weeks) and their body condition score (BCS_{init}) at turnout to grass (Eq. A.17a). This equation was calibrated from Delaby et al. (2009) data, for Holstein and Normande dairy cows, each of them receiving either 0 or 4 kg of gross concentrate per day. The fraction of available reserves for milk production (RF) at day d is calculated as the ratio of the attainable body condition loss at day d (BCL_d) to BCL_{max} (Eq. A.18). Only a fraction of RF (f_{remob}) can actually be remobilized (Eq. A.19a) and this fraction is assumed to vary with the physiological stage of

the cow: until the 20th week of lactation, around two thirds of *RF* can be remobilized (Delaby et al., 2003). After this time period, f_{remob} is assumed to decline by 2% per week (Eq. A.19b). Conversely, when attainable milk production (MP_{att}) is greater than potential (MP_{pot}) ($\Delta MP_{att,pot} > 0$), observed milk production (MP_{obs}) is limited to potential (MP_{pot}) (Eq. A.20) and the remaining energy is used for cow body condition and liveweight gains (Eq. A.21b; Eq. A.23b). In both cases, the difference between attainable and observed milk productions ($\Delta MP_{att,obs}$) is transformed into gain or loss of liveweight and body condition, according to the following energetic equivalences: i) 4.5 UFL (forage net energy unit for lactation in the French forage system, see Appendix B) for a gain of 1 kg LW, and conversely 3.5 UFL for a loss of 1 kg LW, by accounting for changes in the cow's digestive content (Chilliard et al., 1987) (Eq. A.21a, b), and ii) 240 UFL for a gain of 1 point of BCS, and, conversely, 180 UFL for a loss of 1 point of BCS (INRA feed tables, 2007) (Eq. A.23a, b). As a result, when cows cannot remobilize body reserves to support milk production (i.e. BCL_{max}=0 and *MR*=0, Eq. A.17b; Eq. A.18; Eq. A.19a), observed and attainable milk productions are equal while body condition and liveweight remain constant.

2.2.2.2.3. Beef and dairy heifers

Net energy from ingested herbage (NEI_H) is deduced from energy content of the intake (NEL_H) and herbage dry matter intake (DMI_H) (Eq. A.10a). The growth module calculates heifer liveweight gain (ΔLW) between times t and t-1 from metabolic liveweight ($LW^{0.75}$) at t-1 and NEI_H at t (Troccon et al., 1987) (Eq. A.34). The growth module does not integrate the capacity of heifers to compensate for growth after a period of energy deficiency.

2.2.2.3. Simulation of enteric methane emissions

Based on a review of mathematical models used to assess enteric methane, Kebreab et al. (2008) recommended the use in national inventories of diet-specific CH_4 conversion rates predicted by mechanistic models to estimate methane emissions from cattle. Such a method, based on *NEL*, was proposed by Vermorel et al. (2008) for French livestock systems. As PaSim now simulates herbage *NEL*, we improved the simulation of animal CH_4 emissions by this method. In the latter, metabolizable energy intake (*MEI*) is used to assess enteric methane energy (E_{CH4}) through a conversion factor (Y_m', expressed in kcal of CH_4 for 100 kcal of *MEI*), which depends on the production type (meat or milk), the diet type and the animal performance. CH_4 emission rate is finally calculated as the ratio of E_{CH4} to the energy content of methane (55.65 MJ kg^{-1} CH_4) (Eq. A.6; Eq. A.26a, b). To calculate *MEI* with PaSim, we

multiplied *NEI* by an average rate of *MEI* use for maintenance and production (k=0.6, Vermorel et al., 2008).

For suckler cows and heifers, the methane conversion factors of metabolizable energy from ingested herbage ($Y'_{m,H}$) and from ingested forage and/or concentrate ($Y'_{m,fC}$) are assumed to be constant ($Y'_{m,H}$=12 and $Y'_{m,fC}$=15, respectively). For dairy cows that are grazing, $Y'_{m,H}$ is a linear function of the herbage energy digestibility (*dE*) (Eq. A.25a). The latter is determined from the *OMD* of the grazed herbage according to INRA feed tables (2007) (Eq. A.25b). CH_4 from forage and concentrate supplements are calculated according to Mills et al. (2003, cited by Vermorel et al., 2008) as a function of *NEI* (Eq. A.26). With this method, CH_4 emissions respond to the type and the level of production, and to the amount and the energy content of the diet. However, it does not consider the effects of the animal breed and of the diet chemical composition (e.g. lipids, secondary compounds) for methane production.

2.2.2.4. Module implementation and parameterization

The new animal module of PaSim was first tested with Berkeley Madonna software (BMS, developed by Robert Macey and George Oster of the University of California at Berkeley, http://www.berkeleymadonna.com) then implemented in Fortran 90. Model inputs for cows are, for both dairy and suckling systems: (i) the grazing periods (*GP*, 10 at maximum) and the corresponding instantaneous stocking densities (*SD*), the initial average cow liveweight (*LW*) and body condition score (*BCS*), (ii) the average calving date, and (iii) the average potential milk production at peak of lactation ($MP_{pot,max}$). For suckler cows, additional inputs are (iv) the average birth *LW* of calves and the average *LW* of calves at the beginning of the grazing period, (v) the calf weaning period, (vi) the average age of calves at sale, and (vii) the proportion of young (≤4 years) cows in the cattle. For dairy cows, model users have also to specify (viii) the initial average age of cows for each grazing period and (ix) the proportion of primiparous cows in the herd. To simulate beef and dairy heifers, model users have just to specify the different grazing periods, the corresponding stocking densities and initial average heifer liveweight. Apart from the animal module, the same PaSim parameterization, as reported by Riedo et al. (1998) and Schmid et al. (2001), was used in all simulations. However, some key vegetation parameters were adjusted from literature values according to the vegetation type in the experiments.

2.3. Sensitivity analysis

An analysis of the sensitivity of the SEBIEN model to input values was already performed by Jouven et al. (2008). To assess the model's ability to represent a range of animals (dairy or suckler cows, heifers) and grassland types, we performed a sensitivity analysis on the parameters and input values with PaSim. We altered one factor at a time by ±10% and ±20% (%Var) around its default value. The factors (ζ) relative to the vegetation were the fibre fraction in the ingested laminae (NDF_{lam}), sheaths and stems (NDF_{ss}) and ears (NDF_{ear}), the digestible fraction of ingested lamina fibres ($DNDF_{lam,j}$), ingested sheath and stem fibres ($DNDF_{ss,j}$) and ingested ear fibres ($DNDF_{ear,j}$) of different ages (j, j=1, 2, 3, 4), the maximum specific leaf area (SLA_m), and the light-saturated leaf photosynthetic rate in standard conditions at vegetative ($P_{mCO_2,veg}$) and reproductive stages ($P_{m,CO_2,rep}$). Factors relative to the animal were the potential milk production at peak of lactation ($MP_{pot,max}$), and the initial liveweight (LW_{init}) and body condition score (BCS_{init}) at the beginning of the grazing period. To assess the model sensitivity to the herbage quality, values of NDF_{lam}, NDF_{ss} and NDF_{ear} were altered simultaneously, as well as values of $DNDF_{lam,j}$, $DNDF_{ss,j}$ and $DNDF_{ear,j}$. Sensitivity to biomass productivity was assessed by changing at the same time the values of $P_{mCO_2,veg}$, $P_{mCO_2,rep}$ and SLA_m.

The output variables (v) of interest were the average herbage dry matter intake (DMI_H), milk production (MP), body condition score (BCS), liveweight (LW) and enteric methane (CH_4) during a continuous grazing period of four months corresponding to the vegetation-growing period. Model sensitivity was assessed for a humid and an arid year, chosen to be representative of contrasted climate conditions over the period 1970-2006 and defined according to the De Martonne-Gottmann aridity index (De Martonne, 1942). Model sensitivity was assessed by using the Sensitivity Index (SI) defined by Felix and Xanthoulis (2005) as the ratio of the relative change in v to the relative change in ζ, when ζ is varied by ±10% and ±20%:

$$SI = \frac{\left(\frac{v_2 - v_1}{v_{mean}}\right)}{\left(\frac{\zeta_2 - \zeta_1}{\zeta_{mean}}\right)} \quad (1)$$

where:

ζ_1 and ζ_2 are the default and modified (±10%, ±20%) values of the factor,

v_1 and v_2, output variables simulated using ζ_1 and ζ_2, respectively,

ζ_{mean} and v_{mean}, means of ζ_1 and ζ_2 and of v_1 and v_2, respectively.

The greater the *SI*, the more sensitive the output variable is to the factor variation. Results for suckler cows were similar to those obtained by Jouven et al. (2008) with the SEBIEN model (Tab. 1). Since *SI* gave the same trends in output variables' responses with both ±10% and ±20% input changes and with both humid and arid years, results are shown only for ±20% and for humid years.

The analysis performed on suckler cow simulation (Tab. 1) revealed that the factors to which the model is most sensitive were the digestible fractions of ingested shoot compartments ($DNDF_{i,j}$, i: type of shoot compartment, j: compartment age), the fibre fractions in the ingested shoot compartments (NDF_i) and the initial liveweight at turnout to grass ($LW_{cow,init}$ and $LW_{calf,init}$, for cow and calf output variables, respectively). $DNDF_{i,j}$ and $LW_{cow,init}$ presented positive relations with all output variables while NDF_i was negatively related with all outputs. $LW_{cow,init}$ was observed to strongly affect cow liveweight (LW_{cow}), dry matter intake (DMI_{cow}) and enteric methane (CH_4). Initial liveweight of calves at turnout to grass ($LW_{calf,init}$) altered both calf dry matter intake (DMI_{calf}) and liveweight (LW_{calf}). Potential milk production at peak of lactation ($MP_{pot,max}$) strongly influenced positively *MP*, DMI_{calf} and LW_{calf}, while being negatively related with *BCS* and LW_{cow}. Initial *BCS* at turnout to grass (BCS_{init}) strongly affected *BCS* (positive relation), *MP*, DMI_{cow} and CH_4 (negative relations). Output variables were slightly sensitive to the parameterization of $P_{mCO_2,veg}$, $P_{mCO_2,rep}$ and SLA_m. On average, DMI_{calf} and CH_4 were the most responsive output variables to factor variation. Output variable sensitivity to an increase of NDF_i and $LW_{cow,init}$ increased moderately with climate aridity.

As for suckler cows, results for dairy cows highlighted the model sensitivity to the herbage quality (through NDF_i, $DNDF_{i,j}$), and the initial cow liveweight ($LW_{cow,init}$). NDF_i and $DNDF_{i,j}$ strongly affected milk production (*MP*) while $LW_{cow,init}$ influenced all variables, with the exception of *BCS* (Tab. 2). BCS_{init} affected positively *BCS* and was negatively related to all the other studied variables. $MP_{pot,max}$ affected positively *MP,* DMI_{cow} *and* CH_4, and was negatively related to *BCS*. *MP was* especially sensitive to the parameterization of $P_{mCO_2,veg}$, $P_{mCO_2,rep}$ and SLA_m.

Tab.1. Results of sensitivity analysis for suckler cow and calf simulation

Factors	Standard values		SI for model outputs							
			% Var	DMI_{cow}	MP	BCS	LW_{cow}	CH_4	DMI_{calf}	LW_{calf}
BCS_{init}	2.5	-	20%	-0.3	-0.4	0.7	-0.2	-0.3	-0.2	-0.1
			-20%	-0.2	-0.3	0.7	-0.1	-0.2	-0.2	-0.1
$DNDF_{lam}$, $DNDF_{ss}$, $DNDF_{ear}$*	0.75, 0.60, 0.40	kg kg^{-1}	20%	1.0	0.9	0.8	0.4	2.1	2.3	0.7
			-20%	1.0	0.6	0.6	0.3	2.0	1.8	0.5
$LW_{cow,init}$	650	kg	20%	0.7	0.05	0.05	1.0	0.7	0.04	0.02
			-20%	0.7	0.04	0.04	1.0	0.7	0.03	0.01
$LW_{calf,init}$	150	kg	20%	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	1.7	0.9
			-20%	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	1.6	0.9
$MP_{pot,max}$	8	kg animal^{-1} d^{-1}	20%	0.08	0.9	-0.06	-0.03	0.09	0.5	0.3
			-20%	0.07	0.9	-0.05	-0.03	0.07	0.4	0.2
NDF_{lam}, NDF_{ss}, NDF_{ear}	0.65, 0.7, 0.75	kg kg^{-1}	20%	-0.6	-0.4	-0.4	-0.2	-1.2	-1.2	-0.3
			-20%	-0.5	-0.4	-0.3	-0.2	-0.9	-1.0	-0.3
SLA_m, $P_{mCO_2,veg}$, $P_{m,CO_2,rep}$	30 m^2 kg^{-1}	11, 17 µmol m^{-2} s^{-1}	20%	0.01	0.00	0.01	0.00	0.00	0.01	0.01
			-20%	-0.01	-0.01	-0.02	-0.01	-0.03	-0.04	-0.02

Tab.2. Results of sensitivity analysis for dairy cow simulation

Factors	Standard values		SI for model outputs				
			% Var	DMI_{cow}	MP	BCS	LW_{cow}	CH_4
BCS_{init}	2.5	-	20%	-0.2	0.3	0.9	-0.05	-0.2
			-20%	-0.2	-0.1	0.9	-0.03	-0.2
$DNDF_{lam}$, $DNDF_{ss}$, $DNDF_{ear}$*	0.75, 0.60, 0.40	kg kg^{-1}	20%	0.2	2.2	0.31	0.07	0.3
			-20%	0.2	3.2	0.01	0.00	0.7
$LW_{cow,init}$	650	kg	20%	0.6	0.4	0.01	1.01	0.6
			-20%	0.5	0.2	0.00	1.01	0.5
$MP_{pot,max}$	25-30	kg animal^{-1} d^{-1}	20%	0.2	0.8	-0.1	-0.03	0.2
			-20%	0.2	0.6	-0.1	-0.02	0.2
NDF_{lam}, NDF_{ss}, NDF_{ear}	0.65, 0.7, 0.75	kg kg^{-1}	20%	-0.1	-1.9	-0.01	0.00	-0.3
			-20%	-0.1	-1.1	-0.03	-0.01	-0.2
SLA_m, $P_{mCO_2,veg}$, $P_{m,CO_2,rep}$	30 m^2 kg^{-1}	11, 17 µmol m^{-2} s^{-1}	20%	-0.02	-0.2	0.00	0.00	-0.03
			-20%	-0.08	-0.3	0.00	0.00	-0.08

Tab. 3. Results of sensitivity analysis for heifer simulation

Factors	Standard values		SI for model outputs			
			% Var	DMI_{heifer}	LW_{heifer}	CH_4
$DNDF_{lam}$, $DNDF_{ss}$, $DNDF_{ear}$*	0.75, 0.60, 0.40	kg kg^{-1}	20%	0.5	0.1	1.6
			-20%	0.5	0.1	1.5
$LW_{heifer,init}$	300	kg	20%	-0.4	-0.5	-0.5
			-20%	1.8	2.00	1.79
NDF_{lam}, NDF_{ss}, NDF_{ear}	0.65, 0.7, 0.75	kg kg^{-1}	20%	-0.3	-0.1	-0.8
			-20%	-0.2	-0.1	-0.6
SLA_m, $P_{mCO2,veg}$, $P_{m,CO2,rep}$	30 m^2 kg^{-1}	11, 17 µmol m^{-2} s^{-1}	20%	0.0	0.0	0.03
			-20%	0.1	0.10	0.10

* For commodity, average values of the digestible fraction of ingested shoot compartments are presented here, taking all age categories together.

MP and LW_{cow} were on average the most reactive output variables to factor variation. *MP* and CH_4 sensitivities to herbage digestibility were observed to slightly decrease with climate aridity.

The simulation of the heifer dry matter intake ($DMI_{H,\ heifer}$), growth and enteric CH_4 was also highly sensitive to vegetation fibre content and digestibility ($DNDF_{i,j}$ and NDF_i) and to initial heifer liveweight ($LW_{heifer,init}$) (Tab. 3). $LW_{heifer,init}$ influenced similarly the three studied variables: LW_{heifer}, DMI_{heifer} and CH_4. Output variables were slightly sensitive to the parameterization of $P_{mCO_2,veg}$, $P_{mCO_2,rep}$ and SLA_m. Model sensitivity to $LW_{heifer,init}$ was observed to increase moderately with climate aridity.

In conclusion, the model proved to be highly sensitive to vegetation characteristics and especially to herbage organic matter digestibility. As a consequence, model prediction of intake and animal performance is expected to depend on vegetation parameterization and initialization and the ability of the model to predict accurately the dynamics of the sward in terms of biomass and quality.

3. Model evaluation

3.1. Experiments

In all these experiments, the body condition of animals was determined according to Agabriel et al. (1986). The description of the experiments used to assess model simulations is given in Table 4.

3.1.1. Performance of suckler cows with their calves at pasture (experiment I)

We simulated a pasture-based suckling system run at Laqueuille (upland grassland in the French Massif-Central, 1040 m a.s.l., 45° 39′ North, 2° 44′ East) in 2005. This experiment is fully described in Jouven et al. 2008. The total precipitation in the experimental year was 821 mm and the average daily temperature was 7 °C with a minimum of -12.5 °C at the end of February and a maximum of 24.5 °C at the end of May. The soil is an andosol, with depth of about 60 cm and plant-available soil water holding capacity (WHC) of 80 mm.

Tab. 4. Description of the simulated experiments

Experiment	Class of cattle	Site characteristics	Years	Climate	Soil	Grassland	Management	Calving period	Measured variables
I	Sucker cows and calves	Laqueuille (France) 1040 m a.s.l	2005	821mm; 7 °C	Andosol depth: 60 cm WHC: 80 mm	Permanent grassland Dominant species : •*Festuca rubra* L. •*Agrostis capillaris* L. 6% legumes	Extensive: Continuous grazing (May-Sep.) 0.7 LSU ha^{-1} No fertilizer	Jan.	BM, OMD, LW, BCS, MP
II	Dairy cows	Marcenat (France) 1175 m a.s.l	2009	902mm; 7 °C	Andosol depth: 70 cm WHC: 180 mm	Permanent grassland Dominant species : •*Agrostis capillaris* L. •*Festuca rubra* L. •*Lolium perenne* L. 18% legumes	Extensive: Continuous grazing (May-Sep.) 0.96 LSU ha^{-1} No fertilizer	Jan.	BM, OMD, LW, BCS, MP
III		Mirecourt (France) 300 m a.s.l	1992	830mm; 10 °C	Calcaric cambisol depth: 80 cm WHC: 150 mm	Sown mixture of *Lolium perenne* L. and *Trifolium respens* L. 9% legumes	Intensive: Continuous grazing (Apr.-Aug.) 2.7 LSU ha^{-1}* 155 kg N ha^{-1}	Dec.	LW, BCS, MP
IV	Dairy heifers	Laqueuille (France) 1040 m a.s.l	2002-2008	1068mm; 8 °C	Andosol depth: 70 cm WHC: 160 mm	Permanent grassland Dominant species : •*Dactylis Glomerata* L. •*Agrostis Capillaris* L. •*Poa pratensis* L. •*Trisetum flavescens* •*Trifolium respens* L. 12% legumes	Intensive: Continuous grazing (May-Oct.) 4.2 LSU ha^{-1}* 180 kg N ha^{-1} Extensive: Continuous grazing (May-Oct.) 2.1 LSU.ha^{-1}* No fertilizer	-	BM, OMD, LW, CH_4

* the number of animals was adjusted to reach a target sward height while in other experiments stocking density was constant.

In this experiment, a group of six young (3-4 years) and three mature (≥5 years) Charolais suckler cows with their calves, calving in early January, was studied. Permanent pastures dominated by *Festuca rubra* L. and *Agrostis tenuis* Sibth., and containing around 6% legumes, were continuously grazed at low stocking rate (0.7 LSU ha^{-1}) from May, 23 to September, 15. Sward biomass was measured every three weeks. Sward *OMD* was assessed by pepsin-cellulase digestibility (Aufrère and Demarquilly, 1989). Cow *LW* and *MP* were measured every two weeks. *MP* was estimated by double weighting of calves (Le Neindre, 1973). Cows were body scored every three weeks.

3.1.2. Performance of dairy cows at pasture

3.1.2.1. Extensive dairy system based on permanent pastures (experiment II)

We simulated an extensive pasture-based dairy system at Marcenat (upland grassland in the French Massif-Central, ~ 1175 m a.s.l., 45° 15′ North, 2° 55′ East) in 2009. In that year, the total precipitation was 902 mm and the average daily temperature was 7 °C with a minimum of -9 °C in December and a maximum of 22 ° C in mid-July. Likewise the previous experiment, the soil is an andosol, with depth of about 70 cm and plant-available soil water content around 180 mm. In this experiment, a group of 12 Montbéliarde dairy cows calving in early January (January, 14 ± 76 days) continuously grazed at low stocking rate (0.96 LSU ha^{-1}) from May, 14 to September, 20 on permanent pastures containing around 18% of legumes, 43% of grasses and 39% of forbs. These pastures, left unfertilized, were characterised by a high diversity of plant species among which *Agrotis capillaris* L., *Festuca rubra* L. and *Lolium perenne* L. were predominant. The proportion of primiparous cows was 33%. Biomass availability was assessed every two weeks by harvesting sward biomass protected from animal intake by 40 exclusion cages of $1m^2$ each. Sward organic matter digestibility (*OMD*) was assessed by pepsin-cellulase digestibility determination (Aufrère and Demarquilly, 1989). Cows were initially weighed and body scored every month, and then every two weeks starting from August. Milk production of each cow was recorded twice a day during milking. The maximum of potential daily milk production ($MP_{pot,max}$) was assessed from milk production at its peak.

3.1.2.2. Intensive dairy system based on sown grasslands (experiment III)

We simulated an intensive pasture-based dairy system at Mirecourt (sown grassland in the French Lorrain plateau, 300 m a.s.l., 48° 17′ North, 6° 08′ East) in 1992. In that year, the total

precipitation was 830 mm and the average daily temperature was 10 °C with a minimum of -14 °C at the end of January and a maximum of 26 °C in early August. The soil is a calcaric cambisol, with depth of about 80 cm and plant-available soil water content around 150 mm. In this experiment, a group of 20 dairy cows (9 Montbéliarde, 4 Holstein and 7 crossbred Holstein) calving in early December (December, 11±47 days) grazed from April, 24 to August, 24 on sown grasslands containing a mixture of *Lolium perenne* L. and *Trifolium repens* L (9%). During a transition period of nine days after turnout to grass, animals received a complete diet (54% maize – 32% grass silage – 6% Brewer's grain – 5% barley – 3% compound feed for ruminants). 155 kg N ha^{-1} yr^{-1} were applied on pastures as ammonium nitrate in three split doses (May 22, July 1, and August 12). The number of animals was adjusted to reach a target sward height of 6 cm. The stocking rate was therefore comprised between 1.9 and 4 LSU ha^{-1} over the grazing period (with stocking density of 2.7 ± 0.6 LSU ha^{-1}). The proportion of primiparous cows in the herd was 33%. Neither biomass nor vegetation digestibility was assessed, but animal performance was. Dairy cows were weighed and body scored every month. Average weekly milk production was assessed from daily records. The maximum of potential daily milk production ($MP_{pot,max}$) was assessed from initial milk production (MP_{init}): $MP_{pot,max} = 0.84\ MP_{init} + 13$, as proposed in Faverdin et al. (2007).

3.1.3. Performance and methane emissions of heifers at pasture (experiment IV)

We simulated the growth of dairy heifers at Laqueuille (upland grassland in the French Massif Central, 1040 m a.s.l., 45° 39′ North, 2° 44′ East) from 2002 to 2008. This experiment is fully described in Allard et al. (2007) and Pinares-Patiño et al. (2007). Six-year average values of annual precipitation sums and daily temperatures were respectively 1068 mm and 8 °C. The soil is an andosol, with depth of about 70 cm and plant-available soil water content around 160 mm. In spring 2002, the experimental field was divided into two adjacent paddocks that were subjected to continuous grazing by Holstein heifers from May to October. The stocking rate of paddock 1 (hereafter referred to as 'intensive') was adapted using the put and take approach to reach a target surface height of 6 cm. Between 2002 and 2008, during the grazing period, the stocking density of the intensive paddock was of 4.2 ± 0.6 livestock unit LSU ha^{-1}. Paddock 2 (hereafter referred to as 'extensive') was maintained at half the stocking rate of the intensive paddock. In spring 2002, both paddocks received 80 kg N ha^{-1} yr^{-1} as manure. Between 2002 and 2008 N Fertilizer was applied as ammonium nitrate on the intensive paddock at annual rates of 80, 174, 176, 202, 207, 207 and 213 kg N ha^{-1} yr^{-1}, respectively, in

three split applications per year. During that period, the extensive paddock was not fertilized. Herbage mass was measured every two weeks with 10-20 replicates per paddock. It was assessed from the difference between the herbage cut to ground level within exclosures and the grazed area. Exclosures were randomly positioned within each paddock and were representative of the potential herbage (i.e. if grazing was not conducted). Herbage organic matter digestibility (*OMD*) was estimated from faecal N contents using the equation of Chenost (1985). Mean organic matter (OM) intake of individual cows was calculated using their mean faecal OM output and *OMD* estimations, according to Corbett and Freer (1995). The vegetation was dominated in both intensive and extensive paddocks by *Dactylis glomerata* L., *Agrostis capillaris* L.*, Poa pratensis* L.*, Trisetum flavescens* (L.) P. Beauv. and *Trifolium repens* L (12%). During grazing, heifers were weighed every month. During the growing season (April-November) of years 2002 and 2003, CH_4 emissions from the enteric fermentation by grazing cattle was measured using the SF6 tracer technique (Johnson et al., 1994; Pinares-Patiño et al., 2007).

3.2. Simulations

For all experiments, we simulated the average animal of the group from January, 1st until December, 31st. Soil organic matter (SOM) pools were initialized to values closed to their steady state equilibrium values after a spin-up run during which climate and management practices were repeatedly cycled (Lardy et al., 2011). In experiment IV, the model was run two years before 2009 according to the management applied in 2007 and 2008.

3.2.1. Descriptive statistics for model evaluation

We compared daily model predictions with data from the previous experiments. In order to assess the accuracy of the model's predictions, we calculated root mean square error (*RMSE*):

$$RMSE = \sqrt{\frac{\sum_{i=1}^{n} \left(P_i - O_i\right)^2}{N}} \qquad (2)$$

where:

N, the number of observations

O, the observed value

P, the value predicted by the model

i, ith *O*/*P* pair of values

The closer *RMSE* is to zero, the better is the model's performance.

RMSE was further split into a systematic and an unsystematic component ($RMSE_s$ and $RMSE_u$, respectively) as derived from the regression line P versus O (Willmott, 1981). $RMSE_s$ scales with the linear bias of the model (gap between the regression line of the modelled values and the first diagonal). $RMSE_u$ may be interpreted as a measure of precision (dispersion around the regression line of the modelled values).

To compare the capability of the model to predict different outputs, we also calculated normalized values of *RMSE*, $RMSE_s$ and $RMSE_u$ (*NRMSE*, $NRMSE_s$, $NRMSE_u$ respectively) as the percent ratio between the corresponding *RMSE* and the mean of the observed values.

3.2.2. Results

In experiment I, model predictions of suckler cow and calf performance were good (*RMSE* varies between 3 and 10% of the mean observed value, Tab. 5) especially for liveweight, and reproduced well the dynamics of observed variables (Fig. 1).

Tab. 5. Statistical indicators of model performance in experiment I

Variable	Nb. of points compared	*RMSE* (value)	*NRMSE* (%)	$RMSE_s$ (value)	$NRMSE_s$ (%)	$RMSE_u$ (value)	$NRMSE_u$ (%)
BCS_{young}	7	0.06	3	0.04	2	0.04	2
BCS_{mature}	7	0.13	6	0.07	3	0.11	5
BM	7	0.06	30	0.04	21	0.04	21
OMD	8	0.05	9	0.05	8	0.03	5
LW_{calf}	8	30	4	25	3	16	2
LW_{young}	10	35	4	30	4	18	2
LW_{mature}	10	24	9	20	8	13	5
MP	8	1	10	0	5	1	8

Root Mean-Squared Error (*RMSE* value and % relative to the average observed value), and contribution to specific and unspecific errors, for major variables: Standing biomass (*BM*, kg m^{-2}), organic matter digestibility (*OMD*, g g^{-1}) of ingested herbage, liveweight (*LW*, kg $animal^{-1}$), body condition score (*BCS*), milk production (*MP*, kg $animal^{-1}$ d^{-1}) and enteric methane (kg C m^{-2} d^{-1}). Results are detailed according to the animal type simulated: for young and mature suckler cows in Experiment I, for primiparous and multiparous dairy cows in experiments II and III and for heifers in experiment IV. In table E.4, ext. and int. refer respectively to extensive and intensive paddocks.

Vegetation availability and digestibility were also well simulated by the model. Even though the simulated *BM* values were within the standard deviation of measurements, the average *BM* tended to be overestimated during summer (*RMSE* and $RMSE_s$ represent respectively 30% and 21% of the average observed value, Tab. 5).

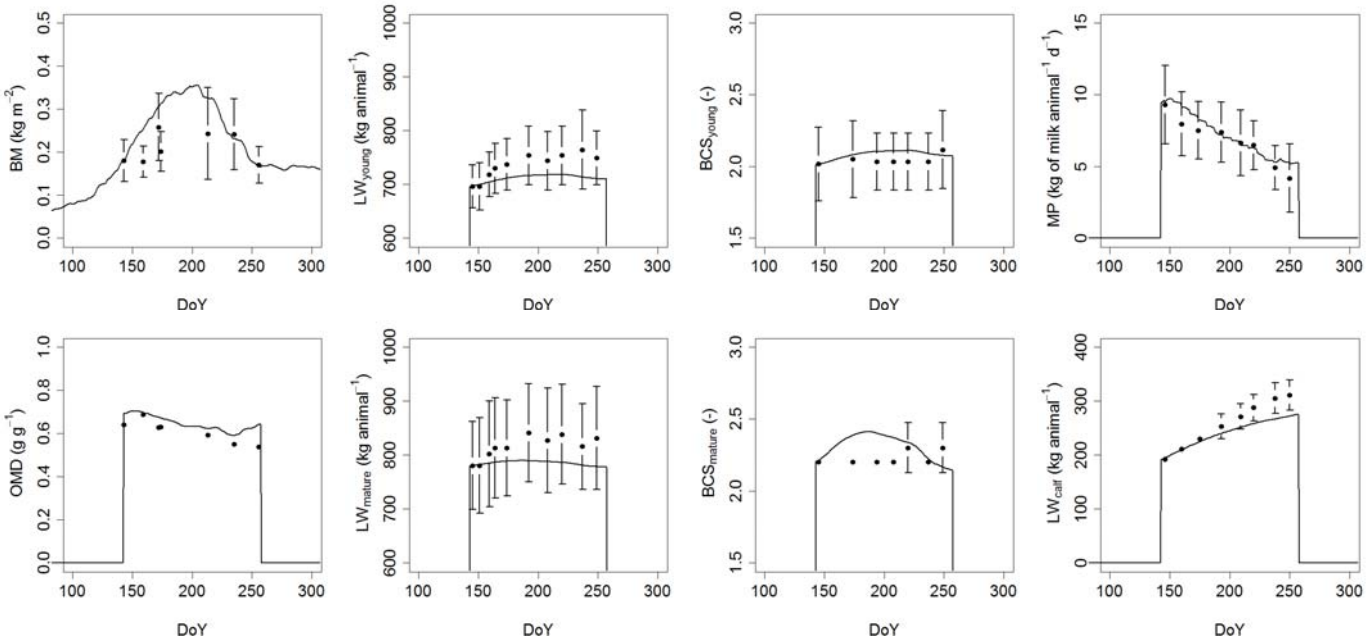


Fig. 1. Comparison of simulations (lines) vs. observations (dots), during the grazing period of year 2005, for standing biomass (BM), organic matter digestibility of the herbage (OMD), liveweight of young (LWyoung) and mature cows (LWmature), body condition of young (BCS_{young}) and mature cows (BCS_{mature}), average milk production (MP) and calf liveweight (LW_{calf}). Time is expressed in day of year (DoY). Standard deviations of measurements are shown as vertical bars.

In experiment II, model forecasts of dairy cow performance (Tab. 6) are satisfactory for cow liveweight (*RMSE* represents 1% to 3% of the average observed value) and body condition score (*BCS*) of primiparous cows (3% of the average observed value), satisfactory for *BCS* of multiparous cows (18% of the average observed value) and milk production (9% to 20 % of the average value). Vegetation simulation is good for herbage *OMD* (4% of the average observed value), but imprecise for herbage standing biomass (37% of the average value), even if simulated values remain within the standard deviation interval of observations.

Tab. 6. Statistical indicators of model performance in experiment II

Variable	Nb. of points compared	*RMSE* (value)	*NRMSE* (%)	$RMSE_s$ (value)	$NRMSE_s$ (%)	$RMSE_u$ (value)	$NRMSE_u$ (%)
$BCS_{primiparous}$	3	0.05	3	0.04	3	0.02	1
$BCS_{multiparous}$	3	0.30	18	0.24	15	0.17	10
BM	7	0.10	37	0.09	35	0.03	12
OMD	6	0.03	4	0.02	3	0.02	3
$LW_{primiparous}$	4	18	3	15	2	10	2
$LW_{multiparous}$	4	7	1	5	1	4	1
$MP_{primiparous}$	89	2	9	1	3	1	8
$MP_{multiparous}$	89	4	20	3	13	3	15

The model reproduces well the dynamics of milk production (*MP*) observations (Fig. 2), apart from *MP* of multiparous cows that tends to be overestimated at the end of the grazing period. As *OMD* dynamics and values are in agreement with observations, this overestimation of *MP* is probably due to biomass overestimation during the same period. The absence of variation in simulated body condition and liveweight of primiparous dairy cows is linked to the fact that these cows were unusually thin at turnout to grass (*BCS*=1.7) and could not remobilize body reserve to reach their potential milk production ($MP_{pot,max}$=27.6 kg animal^{-1} d^{-1}). Observed milk production was therefore limited to attainable milk production and there was no available supplementary energy to gain body condition and liveweight.

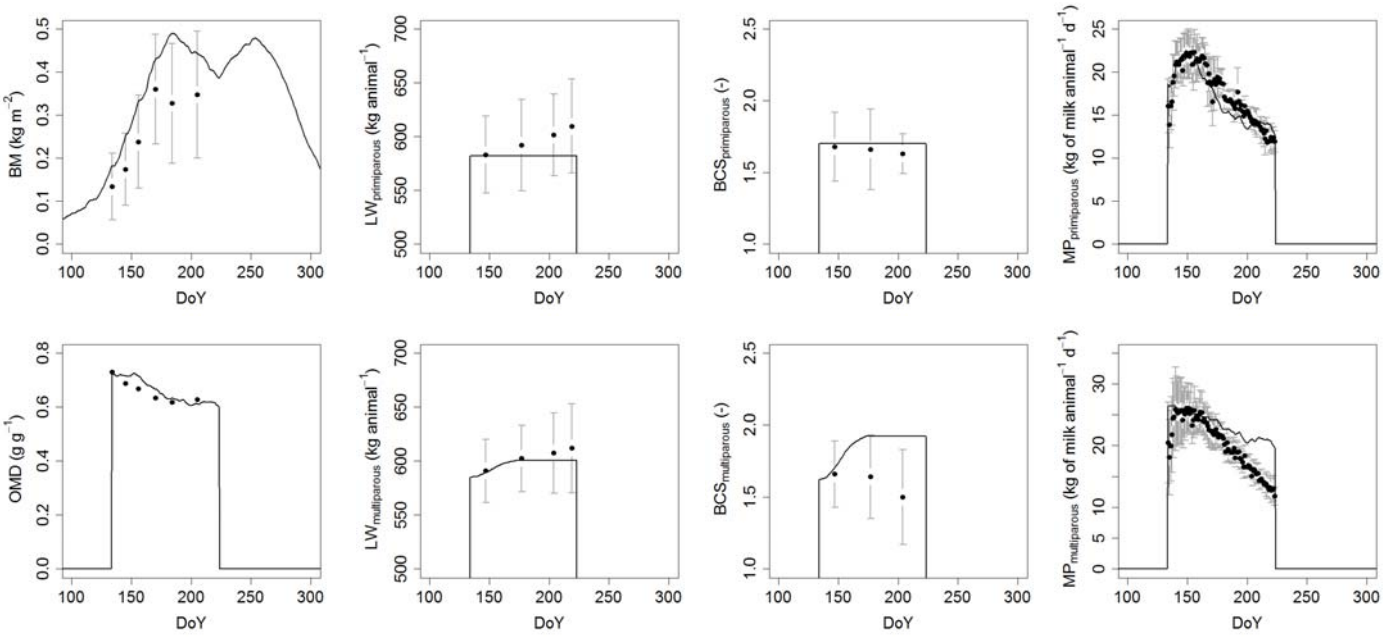


Fig. 2. Comparison of simulations (lines) vs. observations (dots) of standing biomass (BM), organic matter digestibility of the ingested herbage (OMD), liveweight (LW), body condition (BCS), milk production (MP) for primiparous and multiparous cows at Marcenat site in 2009. Time is expressed in days of year (DoY). Standard deviations of measurements are shown as vertical bars.

Like in experiment II, the simulation of dairy cow performance in experiment III provides good results (see Table 7) for liveweight (*RMSE* represents 1 to 2% of the average observed value) and body condition score (*BCS*) of primiparous cows (10% of the average observed value). Model forecasts of *MP* and *BCS* of multiparous cows tend to be less accurate (*RMSE* equals 16 to 28% and 24% of the average value for respectively *MP* and *BCS*) but remain in the standard deviation interval for *BCS*. Overall, the model reproduces well the measured dynamics (Fig. 3), except for summer milk production that tends to be underestimated by simulations.

Tab. 7. Statistical indicators of model performance in experiment III

Variable	Nb. of points compared	*RMSE* (value)	*NRMSE* (%)	$RMSE_s$ (value)	$NRMSE_s$ (%)	$RMSE_u$ (value)	$NRMSE_u$ (%)
$BCS_{primiparous}$	4	0.23	10	0.21	9	0.10	4
$BCS_{multiparous}$	4	0.56	24	0.53	22	0.18	8
$LW_{primiparous}$	4	4	1	2	0	4	1
$LW_{multiparous}$	4	14	2	12	2	7	1
$MP_{primiparous}$	17	5	28	3	17	4	22
$MP_{multiparous}$	17	3	16	1	4	3	16

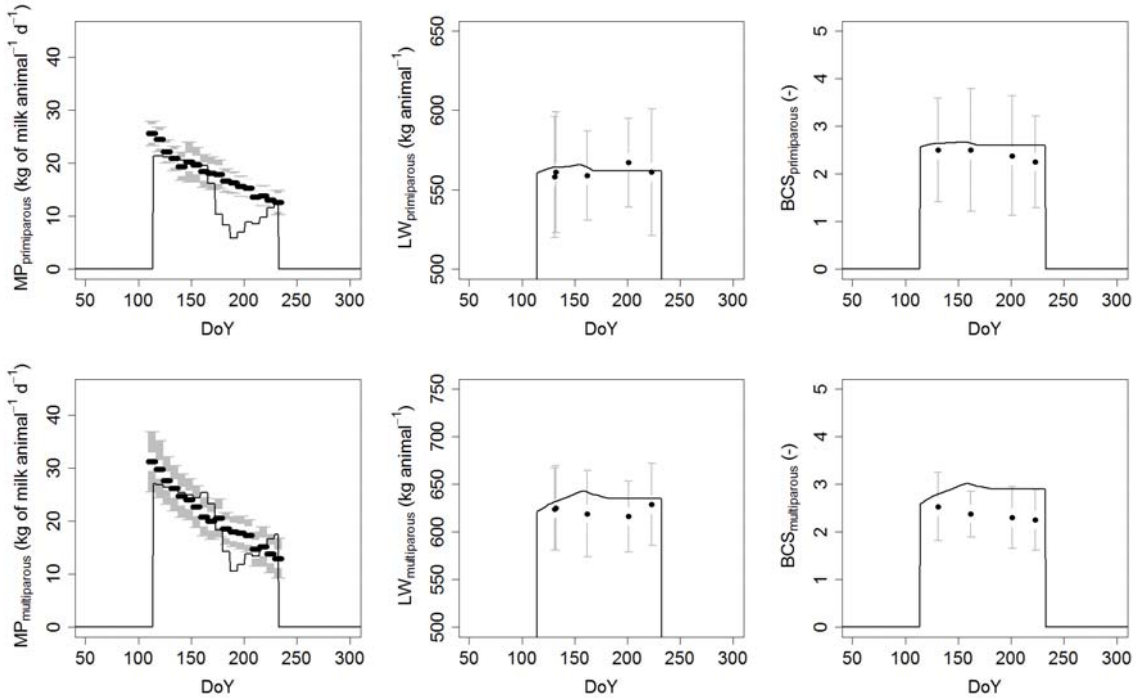


Fig. 3. Comparison of simulations (lines) vs. observations (dots), during the grazing period of year 1992, of liveweight (*LW*), body condition (*BCS*), milk production (*MP*) for primiparous and multiparous cows at the Mirecourt site. Observations of milk production correspond to weekly means. Time is expressed in days of year (DoY). Standard deviations of measurements are shown as vertical bars.

In experiment IV, the simulation of heifer growth shows good agreement with the 7-year observations (Fig. 4 and Tab. 8): *RMSE* for liveweight represents 3% of the average observed values for both management (extensive and intensive), and $RMSE_s$ for liveweight represents 0.3% and 0.8% of the average observed value for extensive and intensive paddocks respectively. The model reproduces well the measured dynamics (Fig. 5), except for grazing intake of the intensive paddock that tends to be underestimated. Methane emissions were accurately simulated (*RMSE* represents 15% and 9% of average observed value for extensive and intensive paddocks, respectively).

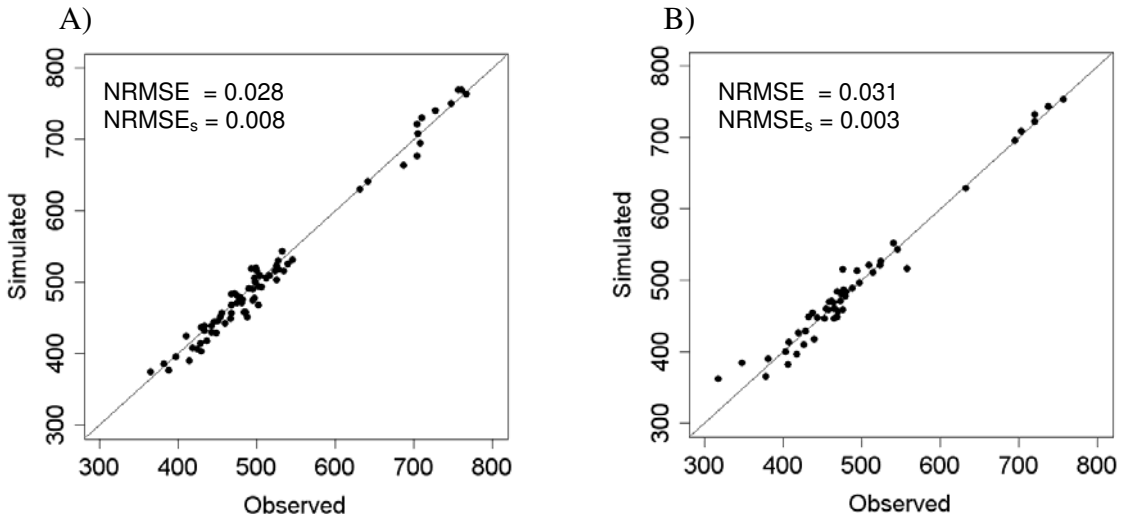


Fig. 4. Comparison of simulations (lines) vs. observations (dots), during the grazing period of year 2003, of sward biomass (*BM*) and organic matter digestibility (*OMD*), dry matter intake (*DMI*) and methane emissions (CH_4) from heifers for A) extensive and B) intensive paddocks at Laqueuille. Observations of methane production correspond to 14-day means. Dates are expressed in days of year (DoY). Standard deviations of measurements are shown as vertical bars.

Tab. 8. Statistical indicators of model performance in experiment IV

Variable	Nb. of points compared	Paddock	*RMSE* (value)	*NRMSE* (%)	$RMSE_s$ (value)	$NRMSE_s$ (%)	$RMSE_u$ (value)	$NRMSE_u$ (%)
LW	11	ext.	20	4	14	3	14	3
		int.	6	1	3	1	5	1
BM	8	ext.	0.09	19	0.04	9	0.08	17
		int.	0.08	29	0.01	5	0.08	28
CH_4	4	ext.	3.18E-06	15	2.85E-06	15	7.57E-07	4
		int.	3.61E-06	9	2.84E-06	7	2.34E-06	6
OMD	4	ext.	0.07	10	0.03	5	0.06	9
		int.	0.09	14	0.06	9	0.07	11
DMI	4	ext.	1.7	20	1.1	13	1.3	15
		int.	3.5	34	2.7	27	2.1	21

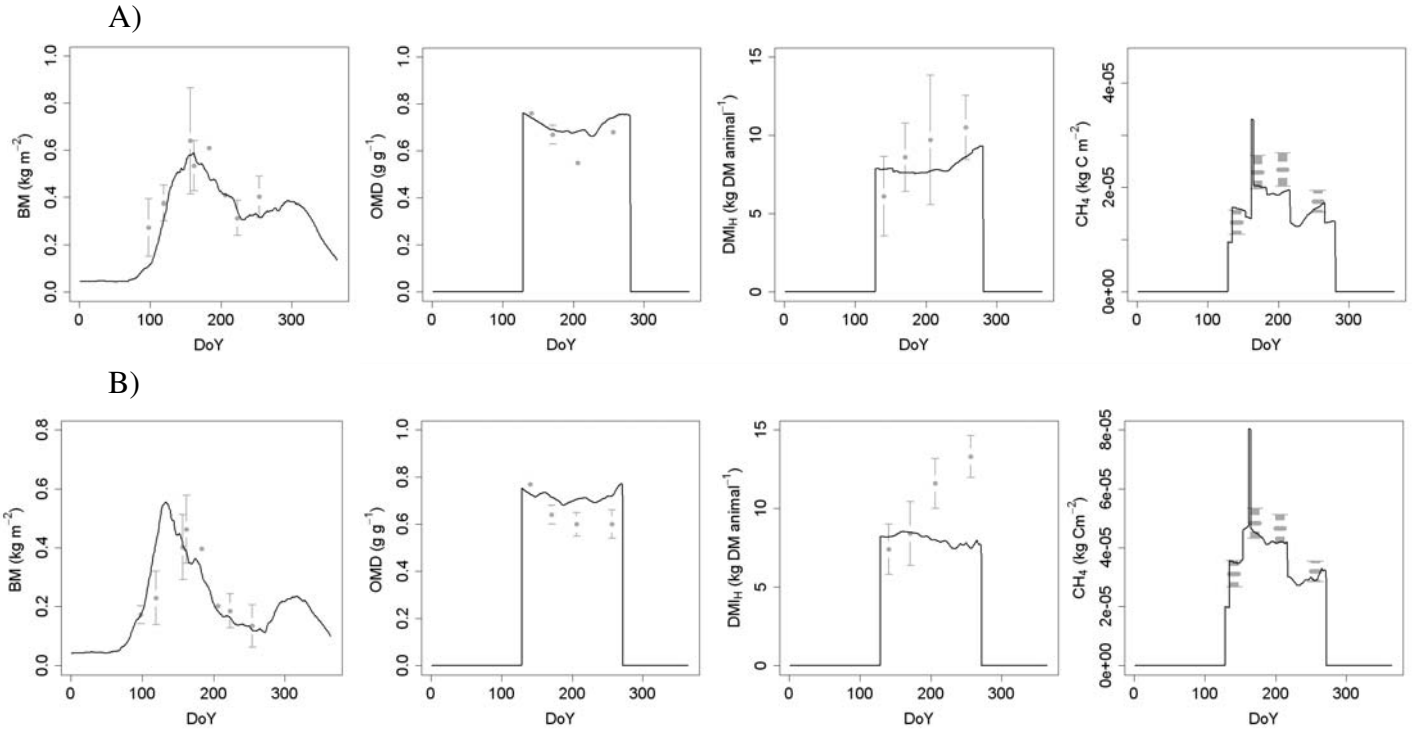


Fig. 5. Comparison of simulations (lines) vs. observations (dots), during the grazing period of year 2003, of sward biomass (*BM*) and organic matter digestibility (*OMD*), dry matter intake (*DMI*) and methane emissions (CH_4) from heifers for A) extensive and B) intensive paddocks at Laqueuille. Observations of methane production correspond to 14-day means. Dates are expressed in days of year (DoY). Standard deviations of measurements are shown as vertical bars.

3.3. Projections of climate changes impacts: new vs. previous model version

With both the previous and the new version of PaSim, we simulated the performance of i) the Charolais suckler system (Experiment I) at Theix (upland grassland in the French Massif-Central, 890 m a.s.l., 45° 43′ North, 03° 01′ East) and ii) the dairy system at Mirecourt (Experiment III), under regional climate change projections derived from dynamical downscaling of the ARPEGE climate model (IPCC, 2007) using the A2 IPCC SRES scenario (Nakičenovič, 2000).

For PaSim, climatic and atmospheric hourly inputs are: global radiation (R_g), air temperature (T_a), precipitation (P), water vapour pressure (e_a), wind speed (V) and atmospheric CO_2 and NH_3 concentrations. Recorded daily variables were converted to a format suitable for import into PaSim based on hourly estimates provided by the 'Agroclim' and 'Biostatistics and Spatial Processes' Units of INRA (Avignon, France).

We assumed that animals were removed from the paddock when animal intake satisfaction was lower than 70% ($K_{intake,tolerance}$=0.7). Both animal liveweight and body condition need to be reinitialized with stocking rate changes during simulation. To avoid the possible impact of these reinitializations on the simulation of liveweight gain and milk production response to climate change, we simulated Mirecourt dairy system for a constant stocking density of 2.5 LSU ha^{-1}. Both versions of the animal sub-model were parameterized with the same initial observed animal features at turnout to grass. Parameterization of intake capacity (*IC*) for the old animal sub-model was tabulated from INRA feed tables (2007), according to the initial animal profile. IC for the old version was set to 17.2 CFU and 18.0 CFU at Laqueuille and Mirecourt, respectively. Soil organic matter content was initialized at equilibrium with the climate in the 1950's.

Annual soil organic carbon (*SOC*) change was calculated on the calendar year. The total greenhouse gas budget or global warming potential (*GWP*) was calculated by adding CH_4 and N_2O emissions to the net ecosystem exchange (*NEE*) values, using the global warming potential of each gas on a 100-year time horizon (IPCC, 2007). NEE is defined as the difference between gross primary productivity (*GPP*) and total ecosystem respiration (*TER*). The latest includes respiratory losses of CO_2 by grazing ruminants, autotrophic respiration and soil heterotrophic respiration. This GHG budget does not include the C accumulated through liveweight gain and the C lost from the ecosystem through leaching of dissolved organic and inorganic C.

$$GWP = k_{N_2O}\ N_2O + k_{CH_4}\ CH_4 - NEE \tag{3}$$

where:

$$NEE = GPP - TER \tag{4}$$

and (see Soussana et al., 2007a):

$$k_{N_2O} = 127.7\ as\ 1\ kg\ N_2O - N = 127.7\ kg\ CO_2 - C \tag{5}$$

$$k_{CH_4} = 9.81\ as\ 1\ kg\ CH_4 - C = 9.81\ kg\ CO_2 - C \tag{6}$$

With fixed agricultural practices and vegetation parameterization, we made projections of climate change impacts on the studied suckler and dairy livestock systems for three 30-year time slices: 1970-1999, 2020-2049 and 2070-2099 (representing, in that order, near past, near future and far future).

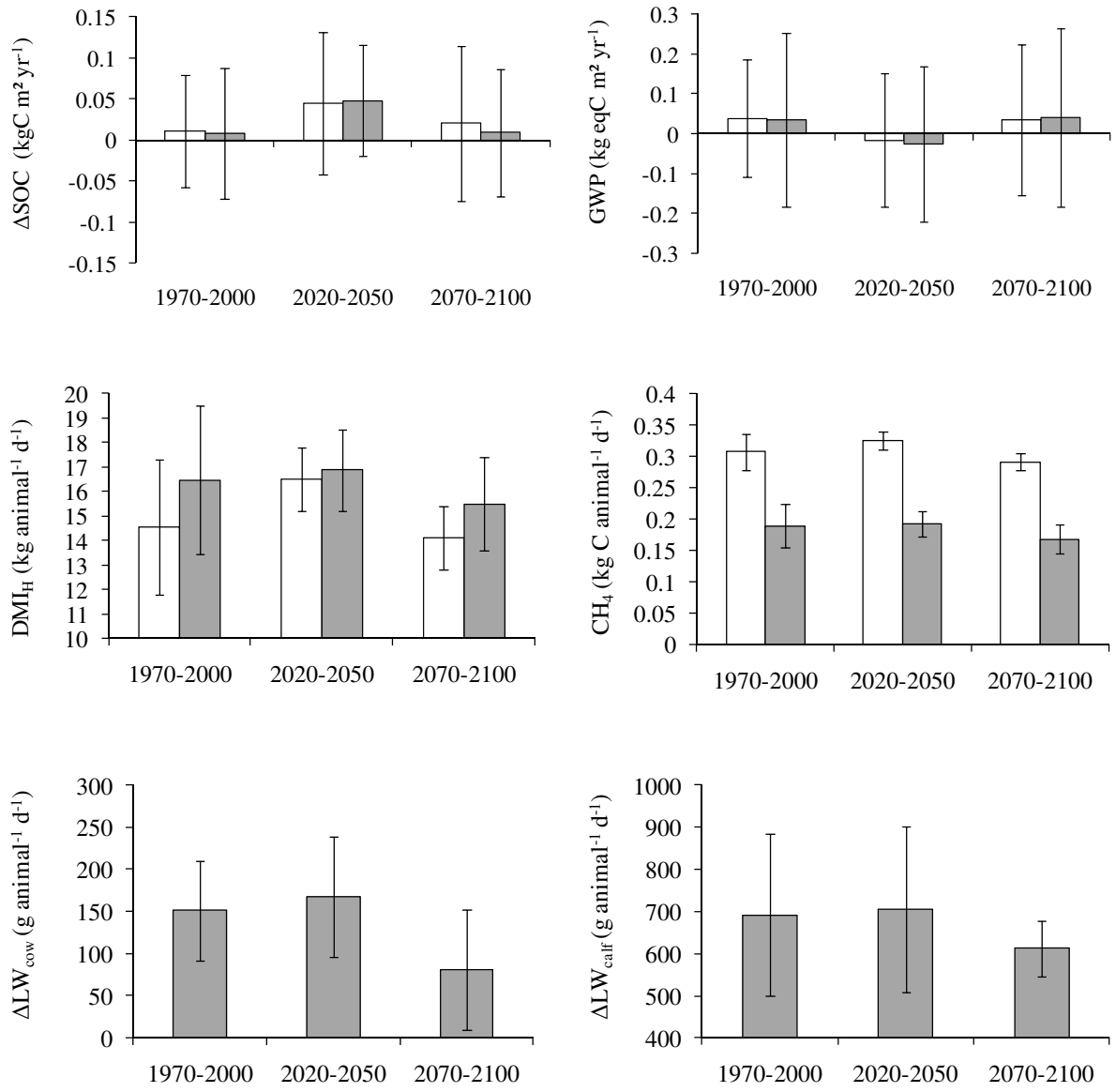


Fig. 6. Projected climate change impacts on annual soil organic carbon variation (ΔSOC), annual global warming potential (GWP) and daily animal variables over the grazing period : dry matter intake (DMI), enteric methane (CH_4), liveweight variations of suckler cows (ΔLW_{cow}) and calves (ΔLW_{calf}) for the A2 IPCC SRES scenario at Theix (upland grassland in the French Massif Central). Error bars show the interannual variability during the considered 30-year time slice. Open bars, previous model version; hatched bars, new model version. Note that ΔLW was not calculated by the previous model version. A negative GWP indicates a net sink of GHG for the atmosphere in CO_2 equivalents.

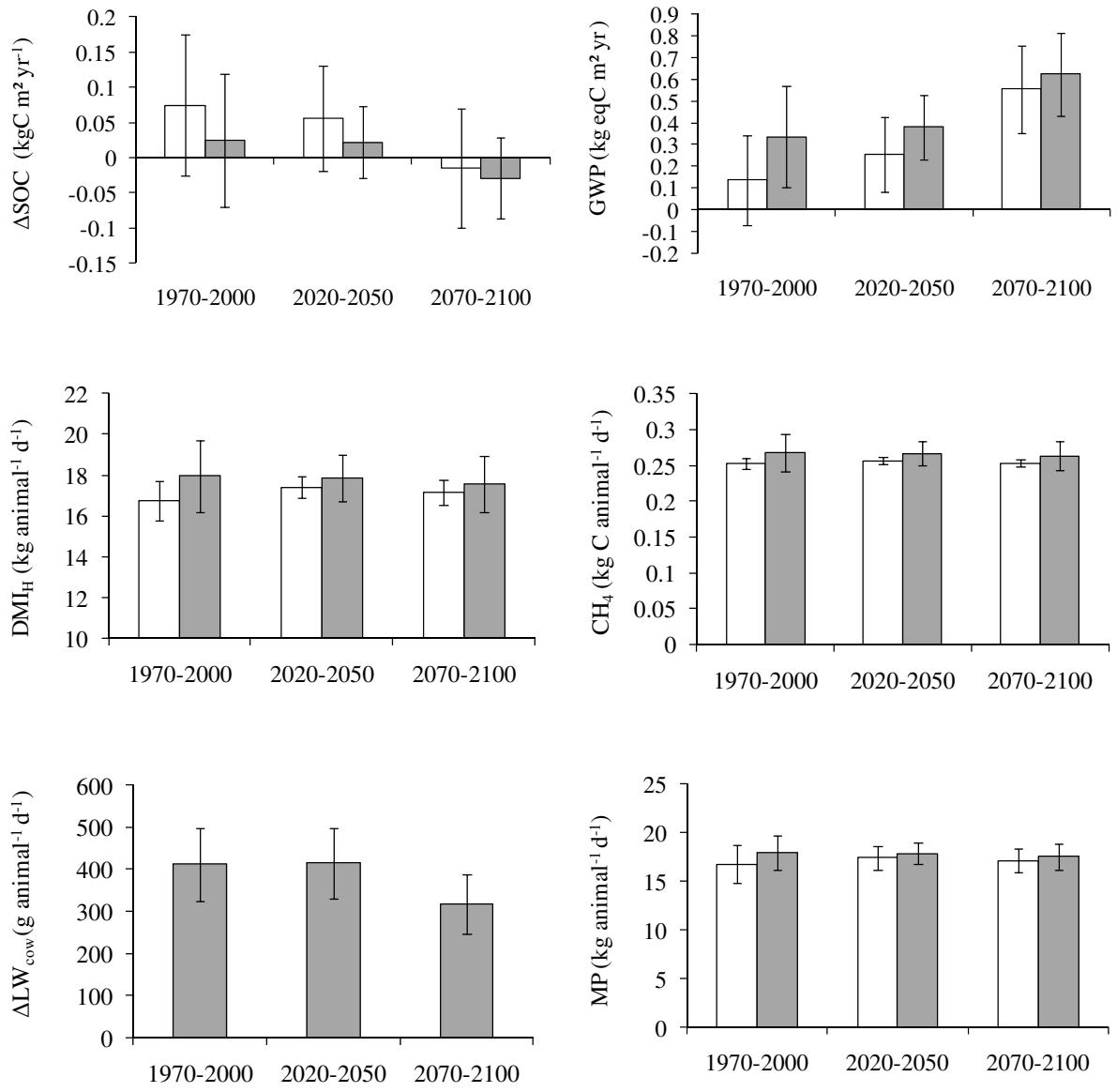


Fig. 7. Projected climate change impacts on annual soil organic carbon change (ΔSOC), annual global warming potential (GWP) and daily animal variables over the grazing period : dry matter intake (DMI), enteric methane (CH_4), liveweight variation (ΔLW_{cow}) and milk production (MP) of dairy cows for the A2 IPCC SRES scenario at Mirecourt (French Lorrain plateau, 300 m a.s.l). Error bars show the interannual variability during the considered 30-year time slice. Open bars, previous model version; hatched bars, new model version. A negative GWP indicates a net sink of GHG for the atmosphere in CO_2 equivalents.

Results for the studied suckler livestock system (Fig. 6) show that: i) previous and new model predictions of annual soil organic carbon (*SOC*) variation, global warming potential (*GWP*) and animal dry matter intake (*DMI*) are not significantly different (Student-t test, $p>0.05$), ii) the daily LW gain of suckler cows and calves could be slightly reduced in the far future, probably due to the decrease in summer gross primary production (*GPP*) and to high temperature effect on animal intake and herbage digestibility (results not shown), and iii) CH_4 emissions calculated with previous and new methods give significantly different results (Student-t test, $p<0.05$): new results are more representative of daily CH_4 emissions from suckler cows (about 0.19 kg animal^{-1} d^{-1} for a 650 kg suckler cow fed with a herbage-based diet), according to Vermorel et al. (1995). With dairy livestock systems, the simulations (Fig. 7) confirm that: i) previous and new model predictions of *SOC*, *GWP* and *DMI*, but also milk production (*MP*) are not significantly different (Student-t test, $p>0.05$), ii) the daily *LW* gain of dairy cows could decrease slightly in the far future, probably due to high temperature effect on animal intake and herbage digestibility, but not to summer gross primary production (*GPP*) that slightly increases, even in the far future (data not shown), since climate in the Mirecourt region is projected to remain humid according to the climate model and to the downscaling method used. CH_4 emissions calculated with the previous and new methods give similar results and are in good agreement with Vermorel et al. (1995) (about 0.26 kg animal^{-1} d^{-1} for a dairy cow of 625 kg, producing on average 17 kg of milk per day and fed with a herbage-based diet), and iv) 30-year average milk production remains constant at this site in near and far futures compared to current conditions.

An interesting result is that the interannual variability in simulated animal intake and performance was globally greater with the new compared to the old model version, for both suckler and dairy cows. Therefore, even if averages over 30 years are quite similar for the two model versions, the new version, which is more detailed, may give a more realistic account of the interannual variability in animal intake and performance at grazing.

4. Discussion

This section discusses the originality of the modelling approach, the simplifications involved, the model's ability to reproduce experimental results (in order to define its validity domain), and finally its usefulness to assess the impacts of projected climate change on animal production and on grassland ecosystems (in comparison with the previous model version).

4.1. Originality of the enhanced PaSim model

The enhanced model described and evaluated in this study simulates forage production and dry matter intake taking into account selective grazing between vegetation compartments and the effect of high temperatures. Ruminants' performance and enteric CH_4 emissions are also simulated during grazing according to the energetic content of the intake, the livestock system simulated and, with dairy cows, the level of milk production. Dairy cows are either only fed with grazed herbage or supplemented with forage and/or concentrate. Management (including cutting, grazing, mineral or organic N fertilization and irrigation) can be either determined by the user or optimized by the model for grass-based self-sufficient systems in terms of animal feed production (Vuichard et al., 2007a). Some livestock models already simulate ruminant intake and performance in response to management (Agabriel et al., 2004; Delagarde and O'Donovan, 2005) but their degree of complexity is appropriate for their intended application in a decision support context, rather than for process understanding, which is the aim of the present model. As a result, such models rarely include climatic effects on grassland ecosystems functioning, such as heat and water balance effects on the vegetation and heat stress effects on livestock production. Moreover, none of these models also simulates thoroughly short- and long-term carbon and nutrients dynamics (i.e. potential to sequester C in grassland soils), GHG (including ecosystem respiration, N_2O and enteric CH_4) emissions at pasture and their feedback to global warming. The novelty of the enhanced model stems from its ability to predict mechanistically the performance of grazing ruminants and the energy, carbon, nitrogen and water balance of grassland ecosystems, as well as their interactions. PaSim is therefore a useful research tool to study climate changes impacts on livestock systems and to investigate adaptation options.

4.2. Integrated approach to animal modelling

Herbivores are modelled with PaSim by mimicking an average animal without accounting for differences in individual energy needs and reproduction cycle that may limit model predictions of intake and animal performance, for instance when a herd's calving spreads out over several months. Moreover, it was assumed that cows calve only once a year and calving interval lasts one year. Therefore, the model cannot simulate livestock systems in which the calving interval exceeds one year. However, apart from these exceptions, model evaluation against experimental data shows that our integrated approach to the animal and to the feed resources is realistic: in most cases, the model was able to reproduce the seasonal dynamics of

ruminant performance and CH_4 emissions at pasture. Model predictions of suckler cows and calves performances were a good approximation, varying between variables. Liveweight forecast was especially good (*RMSE* of 24-36 kg per animal that is 4-9% of the mean). Model forecasts of dairy cow performance for both extensive and intensive pasture-based livestock systems were satisfactory and, among other indications, milk production dynamics was well simulated under most conditions (*RMSE* represents 9 to 28% of the average observed value). The underestimation of summer milk production in Experiment III is difficult to explain since vegetation characteristics were not assessed during this experiment. Underestimations of the standing biomass (*BM*) and/or of the organic matter digestibility (*OMD*) could account for this discrepancy. Nevertheless, the simulation of heifer growth shows good agreement with measurements (*RMSE* for liveweight reaches 3% of the average observed value for both extensive and intensive managements). Furthermore, CH_4 emissions were a good approximation (*RMSE* between 9 and 15% for extensive and intensive managements, respectively). In all comparisons of model predictions with experimental data, simulated *OMD* was in good agreement with observations (*RMSE* between 4 and 10%). For suckler and dairy cows managed extensively, the model tended to overestimate herbage standing biomass (by, respectively, 30 and 37% of the average value), but simulated values were within the standard deviation interval of observations. In addition, we need to keep in mind that a very stringent evaluation of the model may be hindered by rather large uncertainties on biomass measurements. As a result of standing biomass overestimation, the simulated animal sward intake may be overestimated. As PaSim assumed that the animal discrimination between shoot compartments decreases with biomass availability, the herbage digestible organic matter may be slightly overestimated too. These errors may propagate to the estimates of animal performance and enteric methane. First, the biomass overestimation may be explained by the model assumption of an homogeneous distribution of sward height and biomass in the grazed paddock. Indeed, this is rarely the case in large paddocks continuously grazed at a low stocking rate. Under such conditions, the development of a heterogeneous sward can reduce animal intake and hence increase biomass accumulation (Dumont, 1996). Second, soil organic matter initialization at equilibrium with climate and management may have led to an overestimation of readily mineralisable soil nitrogen available for plant growth and, as a consequence, of standing biomass. Moreover, the interaction between functional diversity, climate change and management (herbage defoliation by cutting and grazing, N fertilization) are still poorly documented and implemented in current models (Soussana et al., 2010). Comparison of simulations vs. measurements as well as results from sensitivity analysis

highlighted the needs for a more detailed modelling of the vegetation dynamics. In order to simulate a range of vegetation types, vegetation parameters will need to be calibrated over an extended range of sites and management conditions. Moreover, future developments of the model could take place in order to simulate legume dynamics, as well as the dynamics of community scale plant functional traits in response to climate and to agricultural practices (Graux et al., 2009).

4.3. Validity domain of the model

Based on previous studies (Riedo et al., 1998; Vuichard et al., 2007a, b and unpublished data), the validity domain of the model corresponds to European sown and permanent pastures and to suckling and dairy pasture-based seasonal calving systems. The model can be used to simulate a range of soil-climate situations and of more or less intensive grazing managements in terms of N fertilization and stocking density, both with continuous and rotational grazing. The simulation of rotational grazing is however only possible, by considering a single grazed paddock and by assuming that animal characteristics at turnout to grass are available to initialize each grazing period. Simulated ruminants are assumed to be fed with grazed herbage and dairy cows can be supplemented with forage and/or concentrate. The INRA feed evaluation systems, on which the model is based, was developed upon French suckler breeds (i.e. Charolais and Salers breeds whose cows weigh 550-800 kg and calves weigh 35-60 kg at birth) and Holstein, Montbéliarde and Normande dairy breeds (whose cows weigh 450-800 kg and produce 20-35 kg of milk per day when diet is balanced), but could be adapted to other breeds and conditions. However, some issues are still to be addressed.

First, animals are simulated at pasture but not in the barn. As a result, conclusions cannot be generalized to the farm as a whole. Nevertheless PaSim is included in a whole-farm model, FarmSim (Schils et al., 2007), modular in its structure and whose components can be easily changed and reused with minimum programming effort.

Second, several studies on grazing cattle (e.g. McCaughey et al. 1997, 1999; Pinares-Patiño et al., 2003; Hart et al., 2009) have shown that, when corrected for dry matter intake (DMI), CH_4 production is not different between low and high digestibility swards. As a result, the CH_4:DMI ratio should be reasonably constant or even decline as herbage organic matter digestibility (OMD) increases. This contention was substantiated by in the present model with dairy cows. On the other hand, with suckler cows and heifers, the simulated CH_4:DMI ratio tends to increase as sward OMD increases. By comparing equations for both animal types

(dairy and suckler cows/heifers), this appears to be linked with conversion factors ($Y'_{m,}$ after Vermorel et al., 2008). With dairy cows, Y'_m depends on OMD whereas, because of a lack of calibration data, it is assumed constant with suckler cows/calves and heifers. As already suggested by Vermorel et al. (2008), the elaboration of conversion factors to assess enteric CH_4 emissions by suckler cows and growing cattle will need improvements. This induces a limitation in the current model and will therefore require further studies. Moreover, other factors like the role of diet chemical composition (e.g. lipids, additives) and of the animal breed are not taken into account for cattle enteric CH_4 simulation. This limits the ability of the model to simulate the use of feeding strategies (Johnson and Johnson, 1995; Martin et al, 2008) for enteric methane mitigation. The model also needs to be assessed as regards CH_4 emissions for suckler and dairy cows, either supplemented or not.

Third, the assumptions for suckler cow simulation of a linear relationship between liveweight and body condition score variations and the effect of cow net energy balance on milk production are valid for moderately overfed or underfed animals (see Jouven et al., 2008). In its current version, the model does not consider the ability of heifers to compensate for growth after a period of energy deficiency. Moreover, the linear regression used in the dairy module to determine reserves available for milk production was calibrated on relatively intensive dairy systems and may need to be adapted to more extensively managed systems.

Fourth, for both dairy and suckler cows, we assumed a constant increase of net energy requirements at pasture, although the energy required for maintenance varies with the distance walked by the animal, pasture topography and climatic conditions (D'Hour et al., 1994; Brosh et al., 2006). Dumont (1996) showed that herbage selection by herbivores at pasture is influenced by constraints due to vegetation structure (available biomass, abundance and spatial distribution of species) and their physical aptitudes (picking through vegetation components and exploring for the identification of surfaces where the preferred vegetation is prevalent). Since our model does not take into account all these limitations that influence selective intake and thus sward height and biomass, the model should perform best at moderate to high stocking densities.

Finally, as the model is highly sensitive to forage characteristics, its prediction of intake and animal performance will also depend on the calibration of vegetation parameters and the ability to predict accurately the dynamics of the sward profile.

4.4. Importance of animal performance in projections of climate change impacts on grassland ecosystems

Projections of climate change impacts on dairy and suckler livestock systems show that previous and new model predictions of C sequestration, GHG budget, dry matter intake and dairy milk production were not significantly different (Student-t test, $p>0.05$), which shows that the overall results of PaSim are not affected by the revised equations used for the animal sub-model. However, in contrast to the previous version, climate change impacts on animal performance and enteric CH_4 feedbacks to the atmosphere can take place, with the enhanced version, through a number of processes, including changes in liveweight and body condition scores. Comparison of the two model versions gives significantly different results for enteric CH_4 emissions from suckler cows (Student-t test, $p<0.05$), with values closer to observations (Vermorel et al., 1995), while results are similar with dairy cows. Moreover, the inter-annual variability of animal intake and performance and of GHG balance and C sequestration appears to be increased under the enhanced model version, since it integrates effects that were initially lacking: i) direct effects of high temperatures, ii) liveweight dynamics and iii) feedbacks of animal state variables on its intake capacity.

In our case study, with the enhanced model version both dairy and suckler daily liveweight gain decreased in the far future, mainly due to high temperature effects on animal intake and herbage digestibility but also as a result of a decline in the summer gross primary production (GPP) of extensively managed grasslands. Milk production of the studied dairy system is not affected by projected climate change in the near and far future, mainly because climate is expected to remain humid at the studied station, even in the far future.

However, some conceptual limitations remain in the simulation of climate change impacts on livestock performance. The new model simulates heat stress effect on animal dry matter intake by some behavioural adaptations such as night time grazing when the temperature is at its minimum for the day. It does not integrate modifications of animal feed preferences and, as well, of the composition of animal diet due to heat stress (Morand-Fehr and Doreau, 2001). Furthermore, PaSim does not simulate physiological (sweating, panting) and hormonal (cortisol, thyroid gland activity) thermoregulatory mechanisms (Silanikove et al., 2000) and, as a consequence, does not differentiate low from high producing cows, the latter being more sensitive to heat stress because of high metabolic heat increment (Morand-Fehr and Doreau, 2001; Kadzere et al., 2002). Moreover, temperature is not the only climatic variable affecting animal physiology and performance. Rainfall, solar radiation, wind speed and air humidity in

addition to, or in interaction with air temperature, can influence milk production and composition (D'Hour and Coulon, 1994; West, 1999, Parsons et al., 2001). This may explain the moderate model sensitivity to arid and humid years and highlighted the need for further assessments to climate variability.

As well as most pastoral and agro-ecosystem models (Bryant et al., 2008), PaSim does not account for pests and diseases although their effects may be of great consequence for pasture production and animal performance (Golson et al., 2005), also considering that their incidence and spread are likely to increase in the future (Fuhrer, 2003; Tubiello et al., 2007). Within these limits, the current PaSim version provides satisfactory predictions of enteric methane emissions and of cattle performances while keeping model complexity tractable.

5. Conclusions

The originality of the enhanced version of PaSim relies on its ability to predict mechanistically ruminant intake and performance at pasture, biogeochemical cycles and their interactions. The improved approach presented in this study was designed for pasture-based suckling and dairy systems. For both, the model was able to predict with satisfactory accuracy the performances of cows, calves and heifers at grazing, in response to the combined effects of climate and management, as well as enteric CH_4 emissions. Therefore, PaSim provides a useful research tool for studying the impacts of climate change on the services of grassland ecosystems, including provisioning (pasture and animal production) and regulating services (soil carbon sequestration, water drainage and water quality), while also simulating feedbacks to the atmosphere in terms of net greenhouse gas balance.

The inclusion of PaSim within integrated modelling frameworks will help to ensure analyses focused on issues of relevance to stakeholders and decision makers in the context of livestock systems' adaptation to climate change. To date, this has been addressed by integrating PaSim in the farm-scale model FarmSim (Schils et al., 2007), which allows simulating farm GHG budgets. Issues of socio-economic interpretation can also be addressed by linkage to research at scales larger than the farm-scale. Given its accuracy and improved sensitivity to interannual climatic variability, the enhanced model can be used within the framework of a regional risk assessment approach by combining an ensemble of greenhouse gas emission (or stabilization) scenarios, of regional climate models and of pasture models, as well as an ensemble of adaptation options (Soussana et al., 2010).

Appendix A: Equations of the new PaSim animal module

All feeding values are expressed in dry matter. When appropriate the source of the equation is indicated.

Shared equations (common to all animal types)

Net energy content of the ingested herbage

$$NEL_H = 10.78\, OMD - 1.69,\ for\ green\ \ forage,\ R^2 = 0.94 \quad \text{(A.1)}$$

Adapted from Baumont et al. (2007)

Herbage organic matter digestibility

$$OMD' = \frac{(89.49 - 0.1102\, NDF_{nd})}{100} \quad \text{(A.2)}$$

Adapted from INRA feed tables (2007)

Non digestible fraction of total ingested fibres

$$NDF_{nd} = NDF(1 - DNDF)\,1000 \quad \text{(A.3)}$$

Average fibre fraction in the ingested herbage

$$NDF = \frac{\sum_i \left(NDF_i\ DMI_{i,struct}\right)}{DMI_{H,struct}} \quad \text{i : laminae, sheaths and stems, ears} \quad \text{(A.4)}$$

Vuichard et al. (2007b)

Average fraction of digestible fibres in total fibres

$$DNDF = \frac{\sum_i \left(DNDF_i\ DMI_{i,struct}\right)}{DMI_{H,struct}} \quad \text{i : laminae, sheaths and stems, ears} \quad \text{(A.5a)}$$

Vuichard et al. (2007b)

$$DNDF_i = \sum_{j=1}^{4}\left(\frac{DNDF_{i,j}\,BM_{i,j}}{BM_i}\right) \quad \text{j : compartement age, j = 1...4} \quad \text{(A.5b)}$$

Vuichard et al. (2007b)

Suckler cow equations

Intake and performance are computed by Jouven et al. (2008), except for herbage animal selection at grazing and previous equations.

Average enteric methane emissions from ingested herbage

$$CH_{4,H} = \frac{Y'_{m,H}\ NEI_H}{5565\,k}\, k_{CH_4 \to C}\ SD \quad \text{(A.6)}$$

Vermorel et al. (2008)

With $k = 0.6$ and $Y'_{m,H} = 12$

Dairy cow equations (without supplementation)

Intake module

Intake capacity — Faverdin et al. (2007)

$$IC = \left(13.9 + 0.015\left(LW - 600\right) + 0.15MP_{pot} + 1.5\left(3 - BCS\right)\right) \times LI \times GI \times MI \quad \text{(A.7a)}$$

With

$$LI = a + \left(1 - a\right)\left(1 - e^{-0.16n}\right) \quad \text{(A.7b)}$$

n : *week of lactation*,
$a = 0.6$ *for primiparous cows*
$a = 0.7$ *for multiparous cows*

$$GI = 0.8 + 0.2\left(1 - e^{-0.25(40-g)}\right) \quad \text{(A.7c)}$$

g : *week of gestation*

$$MI = -0.1 + 1.1\left(1 - e^{-0.08age}\right) \quad \text{(A.7d)}$$

age : *cow age*

Herbage fill value — Faverdin et al. (2007)

$$FV_H = \frac{140}{65.5\,OMD + 612.5\,N_{tot} + 78.82} \quad \text{(A.8)}$$

Herbage dry matter intake — Delagarde et al. (2001) Faverdin et al. (2007)

$$DMI_H = \begin{cases} \dfrac{IC}{FV_H}\left(1 - 16.95\exp\left(-0.00275BM\right)\right) \\ if\ BM \geq 1030\ kg\ DM\ ha^{-1}\ or\ DMI_H \geq K_{\text{int}ake,tolerance}VDMI \\ 0 \quad otherwise \end{cases} \quad \text{(A.9)}$$

Performance module

Average net energy intake from herbage

$$NEI_H = DMI\ NEL_H \quad \text{(A.10a)}$$

Net energy intake from ingested forage

$$NEI_f = DMI_f\ NEL_f \quad \text{(A.10b)}$$

Net energy intake from ingested concentrate

$$NEI_C = DMI_C \; NEL_C \qquad \text{(A.10c)}$$

Total average net energy intake, without accounting for digestive interactions

$$NEI'_{tot} = NEI_H + NEI_f + NEI_C \qquad \text{(A.10d)}$$

Correction factor to account for digestive interactions — Faverdin et al. (2007)

$$E = 0.00063\left(100\frac{DMI_C}{DMI_{tot}}\right)^2 - \frac{0.017}{7.12}NEI_{tot} + \frac{0.002}{7.12^2}NEI^2_{tot} \qquad \text{(A.10e)}$$

Average net energy intake, when accounting for digestive interactions

$$NEI_{tot} = NEI'_{tot} - E \qquad \text{(A10.f)}$$

Average maintenance energy requirements — Faverdin et al. (2007)

$$NEM = 7.12\left(\left(0.041\, LW_{cow}^{\;0.75}\right)(1+0.2)\right) \qquad \text{(A.11)}$$

Average net energy requirements for gestation — Faverdin et al. (2007)

$$NEP_{gest} = 7.12\left(3.25 - 0.08\, age + 0.00072\, LW_{birth}\, e^{0.116g}\right), 1 \le g \le 40 \qquad \text{(A.12)}$$

Average attainable milk production

$$MP_{att} = \frac{NEI_{tot} - \left(NEM + NEP_{gest}\right)}{0.44 \times 7.12} \qquad \text{(A.13)}$$

Average potential milk production — Faverdin et al. (2007)

For primiparous cows, (A.14a)

$$MP_{pot} = MP_{pot,\max}\left[1.084 - \left(0.7\, e^{-0.46n}\right) - \left(0.009\, n\right) - \left(0.69\, e^{-0.16(45-p)}\right)\right]$$

For multiparous cows, (A.14b)

$$MP_{pot} = MP_{pot,\max}\left[1.047 - \left(0.69\, e^{-0.90n}\right) - \left(0.0127\, n\right) - \left(0.50\, e^{-0.12(45-p)}\right)\right]$$

$MP_{pot} = 0$, *when the cow is dried off*

Difference in milk production

$$\Delta MP_{att,pot} = MP_{att} - MP_{pot} \qquad \text{(A.15)}$$

Maximum body condition loss for milk production

Calibrated on data by Delaby et al. (2009)

$$BCL_{\max} = \Delta + 0.0294\, n_{init} - 0.01416\, MP_{pot,\max} - 0.3644\, BCS_{init} \quad \text{(A.16a)}$$

With:

$\Delta = 0.52615$ *for primiparous cows*

$\Delta = 0.66185$ *for multiparous cows*

$$BCL_{\max} < 0,\ else\ BCL_{\max} = 0 \quad \text{(A.16b)}$$

Daily body condition loss for milk production

$$BCL_d = BCL_{d-1} - \Delta BCS \quad \text{(A.17a)}$$

$$BCL_{d=1} = BCL_{\max} \quad \text{(A.17b)}$$

Fraction of available reserve for milk production

$$If\ \Delta MP_{att,pot} < 0\ and\ BCL_{\max} \neq 0,\ RF = \frac{BCL_d}{BCL_{\max}}, 0 \le RF \le 1 \quad \text{(A.18)}$$

$$Else\ RF = 0$$

Milk response

$$MR = f_{remob}\ RF \quad \text{(A.19a)}$$

Where: (A.19b)

$$f_{remob} = 0.66\left(1 - 0.02\left(n - 20\right)\right), n \ge 20$$

$$else\ f_{remob} = 0.66$$

$$0 \le f_{remob} \le 1$$

Observed milk production

$$If\ \Delta MP_{att,pot} < 0,\ MP_{obs} = MP_{att} - MR\ \Delta MP_{att,pot}\ \ else\ MP_{obs} = MP_{pot} \quad \text{(A.20)}$$

Average daily body condition variation

$$If\ \Delta MP_{att,pot} < 0,\ \Delta BCS = \frac{0.44}{180}(MP_{att} - MP_{obs}) \quad \text{(A.21a)}$$

$$If\ \Delta MP_{att,pot} > 0,\ \Delta BCS = \frac{0.44}{240}(MP_{att} - MP_{obs}) \quad \text{(A.21b)}$$

Body condition score

$$BCS_d = BCS_{d-1} + \Delta BCS \quad \text{(A.22)}$$

Average daily liveweight variation

$$If\ \Delta MP_{att,pot} < 0, \Delta LW = \frac{0.44}{3.5}(MP_{att} - MP_{obs}) \quad \text{(A.23a)}$$

$$If\ \Delta MP_{att,pot} > 0, \Delta LW = \frac{0.44}{4.5}(MP_{att} - MP_{obs}) \quad \text{(A.23b)}$$

Liveweight

$$LW_d = LW_{d-1} + \Delta LW \quad \text{(A.24)}$$

Methane module

Vermorel et al. (2008)

Average enteric methane emissions from ingested herbage

$$CH_{4,H} = \frac{Y'_{m,H}\ NEI_H}{5565\ k} k_{CH_4 \to C}\ SD \quad \text{(same as Eq. A.6)}$$

with

$k = 0.6$ and $k_{CH_4 \to C} = 0.75$

$$Y'_{m,H} = -0.238\ dE + 27.67 \quad \text{(A.25a)}$$

$$dE = 0.957\ OMD - 0.068 \quad \text{(A.25b)}$$

Average enteric methane emissions from ingested supplement (forage and/or concentrate)

$$CH_{4,fC} = \frac{8.25 + 0.07\left(NEI_f + NEI_C\right)}{55.65k} k_{CH_4 \to C} SD \quad \text{(A.26)}$$

With

$k = 0.6$ and $k_{CH_4 \to C} = 0.75$

Total average enteric methane emissions

$$CH_4 = CH_{4,H} + CH_{4,fC} \quad \text{(A.27)}$$

Heifer equations

Intake module

Intake capacity — Agabriel and Meschy (2007)

$$IC = \left(I_{type}\ LW_{heifer}^{\ 0.9}\right) + 0.2,\ \ LW_{heifer,init} < 150kg \qquad \text{(A.28a)}$$

$$IC = \left(I_{type}\ LW_{heifer}^{\ 0.9}\right) + 0.1,\ \ 150 \le LW_{heifer,init} < 300kg \qquad \text{(A.28b)}$$

$$IC = I_{type}\ LW_{heifer}^{\ 0.9},\ \ LW_{heifer,init} \ge 300kg \qquad \text{(A.28c)}$$

With $I_{type} = 0.039$ *and* I_{type}=0.03275 *for dairy and beef heifer, respectively.*

Herbage fill value

$$FV_H = \frac{95}{78.2\ OMD + 700\ N_{tot} + 20.02} \qquad \text{(A.29)}$$

Agabriel and Meschy (2007)

Herbage dry matter intake

$$DMI_H = \frac{IC}{FV_H}\left(1 - \exp\left(-0.0012\ BM\right)\right),\ BM \ge 1100\ kg\ DM\ ha^{-1} \qquad \text{(A.30)}$$

Jouven et al. (2008)

Performance module

Liveweight variation between time t and time (t-1)

$$\Delta LW = \left[\frac{1}{\alpha}\left(\frac{NEI_{tot}(t)}{7.12 LW^{0.75}(t-1)} - \beta\right)\right]^{1/1.4} \qquad \text{(A.31)}$$

Adapted from Troccon (1987); the coefficients α and β have been adapted from Agabriel and Meschy (2007)

With

$\alpha = 0.0348$ *and* $\beta = 0.0446$ *for dairy heifers*

$\alpha = 0.0498$ *and* $\beta = 0.0269$ *for suckler heifers*

and NEI_{tot} calculated like for suckler and dairy cows

Methane module

Average enteric methane emissions from ingested herbage — Vermorel et al. (2008)

Same as suckler cow equations.

Temperature effects on herbage ingestibility and digestibility

High temperature effect on intake

$$DMI = DMI\ TF_{DMI} \quad \text{(A.32a)}$$ Freer et al. (1997)

With $TF_{DMI} = 1 - 0.02(T_{mean} - 25),\ if\ T_{mean} \geq 25°C\ and\ T_{\min} \geq 22°C$ (A.32b)

Temperature effect on organic matter digestibility

$$OMD = OMD^{'} - TF_{OMD} \quad \text{(A.33a)}$$ Adapted from Barrett et al. (2005)

$$TF_{OMD} = 0.00645\left(T_{moy,run} - T_{th,OMD}\right) \quad , -0,1 \leq TF_{OMD} \leq 0,1 \quad \text{(A.33b)}$$

Supplementation equations for dairy cows

Supplementation with only one forage

<u>*Herbage substitution by forage*</u> Faverdin et al. (2007)

$$S_{Hf} = \frac{DMI_H\ FV_H}{IC}\left(2.2 - 1.2\frac{FV_H}{FV_f}\right) \quad \text{(A.34)}$$

<u>*Herbage intake taking into account substitution by forage*</u>

$$DMI_{Hf} = DMI_H - S_{Hf}\ DMI_f \quad \text{(A.35)}$$

Supplementation with only one concentrate

<u>*Herbage substitution by concentrate*</u> Faverdin et al. (2007)

$$S_{HC} = \min\left(S_{HC1}; S_{HC2}\right) \quad \text{(A.36a)}$$

$$S_{HC1} = 0.8 + 0.01\ DMI_C \quad \text{(A.36b)}$$

$$S_{HC2} = 0.11 + 0.02\ DMI_C - 1.13\left(ED_H\right)^2 + A\frac{DMI_H\ FV_H}{IC} \quad \text{(A.36c)}$$

With $A = 0.0004\left(MP_{Pot}\right)^2 + 2.39\left(ED_H\right)^2 - 0.0452\ MP_{Pot}\ ED_H$ (A.36d)

and $ED_H = \frac{NEL_H}{FV_H}$ (A.36e)

Herbage intake taking into account substitution by concentrate

$$DMI_{HC} = DMI_{H} - S_{HC}\ DMI_{C} \quad \text{(A.37)}$$

Supplementation with a mixture of one forage and one concentrate

Herbage and forage substitution by concentrate

Faverdin et al. (2007)

$$S_{HfC} = 0.11 + \left(0.02\ DMI_{C}\right) - \left(1.13\ ED^{2}{}_{Hf}\right) + A\left(\frac{\left(DMI_{Hf}\ FV_{H}\right) + \left(DMI_{f}\ FV_{f}\right)}{IC}\right) \quad \text{(A.38a)}$$

$$A = \left(0.0004\ MP^{2}{}_{Pot}\right) + \left(2.39\ ED^{2}{}_{Hf}\right) - \left(0.0452\ MP_{Pot}.\ ED_{Hf}\right) \quad \text{(A.38b)}$$

$$ED_{Hf} = \frac{\left(DMI_{Hf}\ NEL\right) + \left(DMI_{f}\ EV_{f}\right)}{\left(DMI_{Hf}\ FV_{H}\right) + \left(DMI_{f}\ FV_{f}\right)} \quad \text{(A.38c)}$$

Herbage intake taking into account substitution by forage and concentrate

$$DMI_{HfC} = DMI_{Hf} - S_{HfC}\ DMI_{C} \quad \text{(A.39)}$$

With DMI_{Hf} calculated as in equation (A35)

Appendix B: Nomenclature

General abbreviations

Abs	Root absorption
AN	Available nutrients in soil for vegetation growth
Comp	Compartments
Denit	Denitrification
Fix	Nitrogen fixation by bacteria in the soil
GHG	Greenhouse gas
Imm	Immobilisation
Lea	Nitrates leaching
Min	Mineralisation
Sen	Senescence
SWC	Soil water content
UN	Unavailable nutrients in soil for vegetation growth

Abbreviations of variables and parameters of equations

BCS	Body condition score (0 – 5)
BCS_{init}	Initial BCS (i.e. at the beginning of the considered grazing period) (-)
ΔBCS	Daily variation of BCS (-)
BCL_d	Body condition loss at day d (-)
BCL_{max}	Maximum body condition loss over the grazing period (-)
BM	Pasture aboveground biomass (kg DM ha^{-1})
CFU	Cattle fill unit: by definition 1 CFU is the "standard" voluntary dry matter intake of a reference herbage by a 400 kg-heifer, set to 95 g (kg metabolic LW)$^{-1}$
CH_4	Total enteric methane production (kg C m^{-2})
$CH_{4,H}$	Total enteric methane production from ingested herbage (kg C m^{-2})
$CH_{4,fC}$	Total enteric methane production from ingested forage and/or concentrate(kg C m^{-2})
dE	Energy digestibility (g g^{-1})
DMI	Dry matter intake (kg DM animal^{-1} d^{-1})
DMI_C	Daily concentrate dry matter intake (kg DM animal^{-1} d^{-1})
DMI_f	Daily forage dry matter intake (kg DM animal^{-1} d^{-1})
DMI_H	Daily herbage DMI without supplementation (kg DM animal^{-1} d^{-1})
$DMI_{H,struct}$	Structural fraction of DMI_H (kg DM animal^{-1} d^{-1})
DMI_{HC}	Daily herbage DMI when concentrate supplementation (kg DM animal^{-1} d^{-1})
DMI_{Hf}	Daily herbage DMI when forage supplementation (kg DM animal^{-1} d^{-1})

DMI_{HfC}	Daily herbage DMI when forage and concentrate supplementation (kg DM animal^{-1} d^{-1})
$DNDF$	Average fraction of digestible fibres in total fibres (g g^{-1})
$DNDFI$	Digestible neutral fibre intake (kg DM animal^{-1} d^{-1})
E	Correction term accounting for digestive interactions (MJ d^{-1})
ED_H	Energetic density of herbage (MJ CFU^{-1})
ED_{Hf}	Energetic density of herbage and forage mixture (MJ CFU^{-1})
f_{remob}	Fraction of RF available for milk production (-)
FV_f	Fill value of the ingested forage (CFU kg^{-1})
FV_H	Fill value of the ingested herbage (CFU kg^{-1})
G	Gestation week number (0-40)
GI	Gestation index (-)
GP	Grazing period (dimensionless)
IC	Intake capacity (CFU)
K	Average rate of metabolizable energy use for maintenance and production (-)
$k_{CH4\rightarrow C}$	Conversion factor from CH_4 to C (kg C kg^{-1} CH_4)
LI	Lactation index (-)
LW	Cow liveweight (kg animal^{-1})
LW_{birth}	Calf liveweight at birth (kg animal^{-1})
LW_{init}	Initial liveweight (i.e. at the beginning of the considered grazing period) (kg animal^{-1})
ΔLW	Daily variation of LW (kg animal^{-1} d^{-1})
MEI	Metabolizable energy intake (MJ d^{-1})
MI	Maturity index (-)
MP	Milk production (kg animal^{-1} d^{-1})
MP_{att}	Attainable milk production according to net energy intake (kg animal^{-1} d^{-1})
MP_{obs}	Actual or observed milk production (kg animal^{-1} d^{-1})
MP_{pot}	Potential daily milk production (kg animal^{-1} d^{-1})
$MP_{pot,max}$	Maximum of potential daily milk production (kg animal^{-1} d^{-1})
$\Delta MP_{att,pot}$	Difference between attainable and potential milk productions (kg animal^{-1} d^{-1})
$\Delta MP_{pos,obs}$	Difference between attainable and observed milk productions (kg animal^{-1} d^{-1})
MR	Milk response (-)
MSE	Mean Squared Error: mean of the squared differences between model predictions and observations
n	Lactation week number, from 0 to 43 (-)
NDF	Average fibre fraction in the ingested herbage (g g^{-1})
NDF_{nd}	Non digestible fraction of NDF (g g^{-1})

NEB	Net energy balance (MJ animal^{-1} d^{-1})
NEI_C	Net energy from ingested concentrate (MJ animal^{-1} d^{-1})
NEI_f	Net energy from ingested forage (MJ animal^{-1} d^{-1})
NEI_H	Net energy from ingested herbage (MJ animal^{-1} d^{-1})
NEI_{tot}	Total net energy intake (MJ animal^{-1} d^{-1})
NEL_C	Net energy content of concentrate (MJ kg^{-1}DM)
NEL_f	Net energy content of forage (MJ kg^{-1}DM)
NEL_H	Net energy content of the grazed herbage (MJ kg^{-1}DM)
NEM	Net energy requirement for maintenance (MJ animal^{-1} d^{-1})
NEP	Net energy requirement for production (MJ animal^{-1} d^{-1})
NEP_{gest}	Net energy requirement for gestation (MJ animal^{-1} d^{-1})
NEP_{lact}	Net energy requirement for milk production (MJ animal^{-1} d^{-1})
NER	Total net energy requirement (maintenance and production) (MJ animal^{-1} d^{-1})
N_{tot}	Nitrogen content of the dry matter herbage (kg N kg^{-1})
$NRMSE$, $NRMSE_s$, $NRMSE_u$	Normalized Root Mean Squared Error: respectively, RMSE, $RMSE_s$, $RMSE_u$ divided by the average observed value (see descriptions of RMSE, $RMSE_s$ and $RMSE_u$)
OMD	Organic matter digestibility of the ingested herbage (g g^{-1})
$P_{mCO_2,veg}$, $P_{m,CO_2,rep}$	Light-saturated leaf photosynthetic rate in standard conditions at vegetative and reproductive stages, respectively.
RF	Fraction of available reserve for milk production (-)
$RMSE$ $RMSE_s$, $RMSE_u$	Root Mean Squared Error: square root of MSE. $RMSE_s$ and $RMSE_u$ are systematic and unsystematic $RMSE$, respectively
SD	Stocking density (animal m^{-2})
SOC	Soil organic carbon (kg C m^{-2})
SOM	Soil organic matter (kg m^{-2})
TF_{DMI}	Temperature factor that modulates intake (-)
$T_{h,OMD}$	Threshold temperature for temperature effect on herbage digestibility (°C)
$T_{moy,run}$	14-day running average of mean daily air temperatures (°C)
TF_{OMD}	Temperature factor that modulates herbage digestibility (-)
UFL	Net energy unit for lactation. It corresponds to the net energy content of 1 kg of standard barley for milk production (lactation net energy), according to the French forage unit system defined in INRA feed tables (2007). 1 UFL=7.12 MJ of lactation net energy
S_{HC}	Substitution rate of herbage by concentrate (-)
S_{Hf}	Substitution rate of herbage by forage (-)
S_{HfC}	Substitution rate of DMI_{Hf} by concentrate (-)

SLA_m	Maximum specific leaf area (m^2 kg^{-1})
VDMI	Voluntary dry matter intake (kg DM $animal^{-1}$ d^{-1})
$Y'_{m,H}$	Methane conversion factor (per cent of metabolizable energy in ingested herbage converted to methane)
$Y'_{m,fC}$	Methane conversion factor (per cent of metabolizable energy in ingested forage and/or concentrate converted to methane)

Appendix C: Diagram illustrating the animal model (blue box) applied to: a) suckler cow, b) dairy cow, and c) heifer at pasture, and integrated into PaSim for the simulation of animal intake and performance.

a)

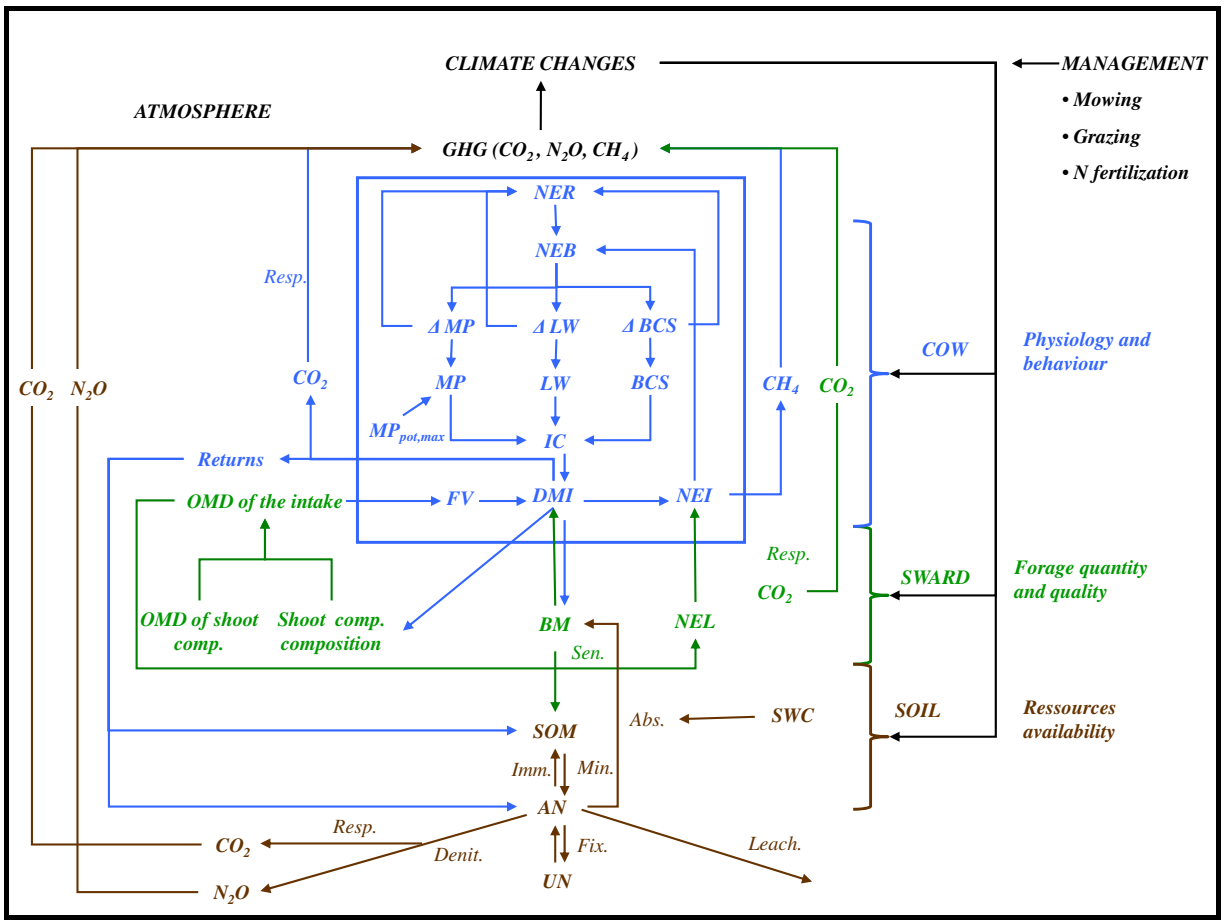


Fig. C1. Diagram summarising the animal sub-model simulating a suckler cow with its calf at pasture.

b)

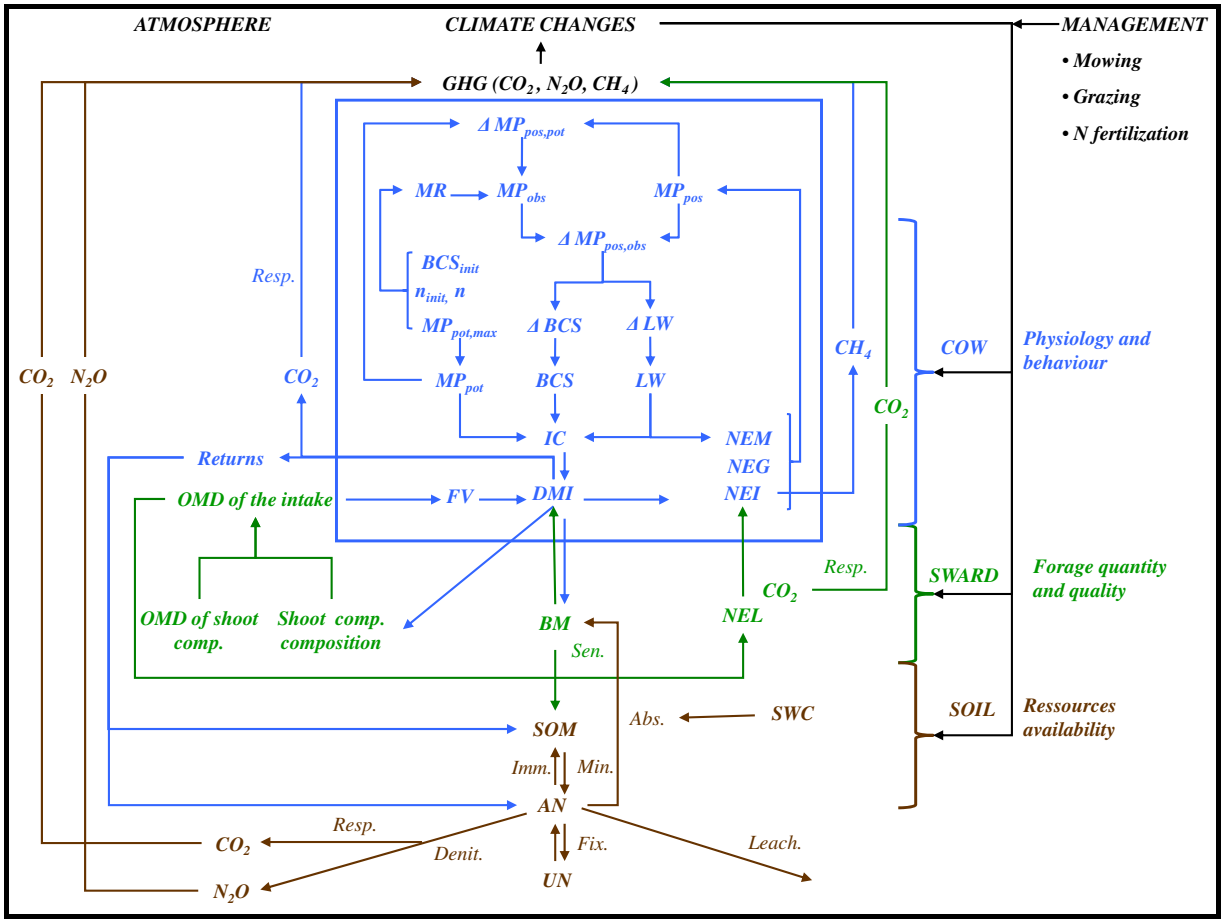


Fig. C2. Diagram summarising the animal sub-model simulating a dairy cow at pasture.

c)

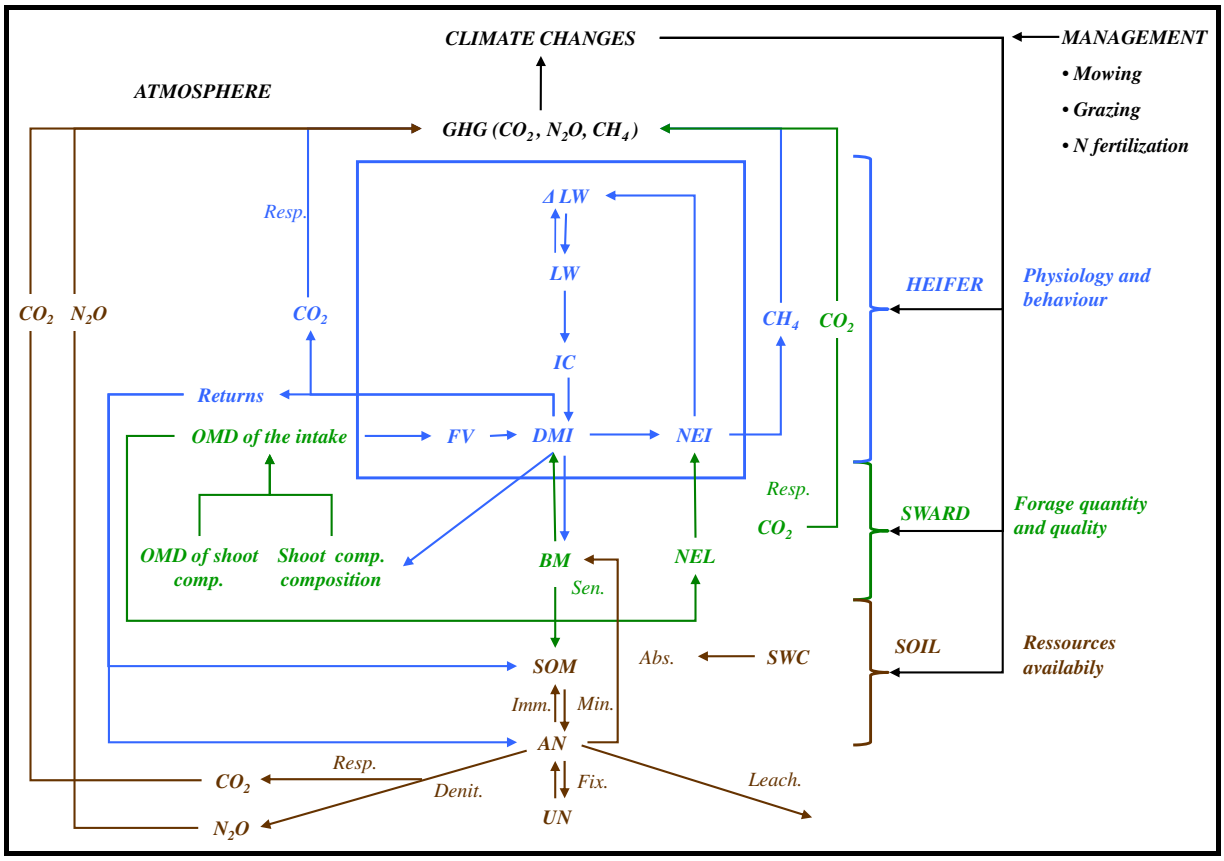


Fig. C3. Diagram summarising the animal sub-model simulating a heifer at pasture.

Arrows show how soil, vegetation, herbivores, climate and management interact, and especially how the contribution of grasslands to greenhouse effect is modelled. Grasslands contribute to net GHG emissions through their net CO_2 balance, through enteric methane production and nitrous oxide emissions from nitrification and denitrification processes. Climate change affects grassland functioning by altering (through warming) cow intake, by modifying soil water content and nutrients available for sward growth and thus, standing biomass for animals, and by influencing plant processes such as photosynthesis, transpiration and senescence.

Acknowledgements

This work was supported by the Auvergne Region, by the VALIDATE project (*Vulnérabilité, Climat et Sociétés*) of the French National Agency for Research (ANR). The authors wish to acknowledge the INRA units in Marcenat (A. Farruggia, D. Pomies, and B. Martin) and in Mirecourt (J.L. Fiorelli) for supporting this work by providing experimental data. The authors also wish to thank G. Bellocchi and C.H. Demarty and four anonymous reviewers for their useful comments on an earlier version of the manuscript.

References

Agabriel, J., Giraud, J.M., Petit, M., 1986. Détermination et utilisation de la note d'état d'engraissement en élevage allaitant. Bulletin Technique du Centre de Recherches Zootechniques et Vétérinaires de Theix 66, 43–50.

Agabriel, J., Ingrand, S., 2004. Modelling the performance of the beef cow to build a herd functioning simulator. Anim. Res. 53, 347–361.

Agabriel, J., Meschy, F., 2007. Alimentation des veaux et génisses d'élevage. In: INRA feed tables: Alimentation des bovins, ovins et caprins – besoin des animaux – valeurs des aliments, Quae, Paris, France, pp. 75–87.

Allard, V., Soussana, J.-F., Falcimagne, R., Berbigier, P., Bonnefond, J.M., Ceschia, E., D'Hour, P., Hénault, C., Laville, P., Martin, C., Pinares-Patiño, C., 2007. The role of grazing management for the net biome productivity and greenhouse gas budget (CO_2, N_2O and CH_4) of semi-natural grassland. Agric. Ecosyst. Environ. 121, 47–58.

Aufrère, J., Demarquilly, C., 1989. Predicting organic matter digestibility of forage by two pepsin-cellulase methods. In: Clawson, W.J. (Ed.), Proceedings of the 16th International Grassland Congress, Nice, France, vol. II, pp. 877–878.

Barrett, P.D., Laidlaw, A.S., Mayne, C.S., 2005. GrazeGro: a European herbage growth model to predict pasture production in perennial ryegrass swards for decision support. Eur. J. Agron. 23, 37–56.

Baumont, R., Dulphy, J.-P., Sauvant, D., Meschy, F., Aufrère, J., Peyraud, J.-L., 2007. Valeur alimentaire des fourrages et des matières premières : tables et prévision. In: INRA feed tables : Alimentation des bovins, ovins et caprins – besoin des animaux – valeurs des aliments, Quae, Paris, France, pp. 149–179.

Brosh, A., Henkin, Z., Ungar, E.D., Dolev, A., Orlov, A., Yehuda, Y., Aharoni, Y., 2006. Energy cost of cows' grazing activity: Use of the heart rate method and the Global Positioning System for direct field estimation. J. Anim. Sci. 84, 1951–1967.

Bryant, J.R., Snow, V.O., 2008. Modelling pastoral farm agro-ecosystems: a review. New Zeal. J. Agr. Res. 51, 349–363.

Chenost, M., 1985. Estimation de la digestibilité de l'herbe ingérée au pâturage à partir de l'azote fécal et de quelques autres paramètres fécaux. Annales Zootechniques 34, 205–228.

Chilliard, Y., Rémond, B., Agabriel, J., Robelin, J., Vérité, R., 1987. Variations du contenu digestif et des réserves corporelles au cours du cycle gestation-lactation. Bulletin Technique du Centre de Recherches Zootechniques et Vétérinaires de Theix 70, 117–132.

Ciais, P., Reichstein, M., Viovy, N., Granier, A., Ogee, J., Allard, V., Aubinet, M., Buchmann, N., Bernhofer, C., Carrara, A., Chevallier, F., De Noblet, N., Friend, A.D., Friedlingstein, P., Grunwald, T., Heinesch, B., Keronen, P., Knohl, A., Krinner, G. Loustau, D., Manca, G., Matteucci, G., Miglietta, F., Ourcival, J.M., Papale, D., Pilegaard, K., Rambal, S., Seufert, G., Soussana, J.-F., Sanz, M.J., Schulze, E.D., Vesala, T., Valentini, R., 2005. Europe-wide reduction in primary productivity caused by the heat and drought in 2003. Nature 437, 529–533.

COPA COGECA, 2003. Assessment of the impact of the heat wave and drought of the summer 2003 on agriculture and forestry. Committee of Agricultural Organisations in the European Union and General Committee for Agricultural Cooperation in the European Union, Brussels, Belgium.

Corbett, J.L., Freer, M., 1995. Ingestion et digestion chez les ruminants au pâturage. In: Jarrige, R., Ruckebusch, Y., Demarqilly, C., Farce, M.-H., Journet, M. (Eds.), Nutrition des Ruminants Domestiques, Ingestion et Digestion, INRA Editions, Paris, France, pp. 871-900.

Delaby, L., Faverdin P., Michel, G., Disenhaus, C., Peyraud J.L., 2009. Effect of different feeding strategies on lactation performance of Holstein and Normande dairy cows. Animal 3, 891–905.

Delaby, L., Peyraud, J.L, Delagarde, R., 2001. Effect of the level of concentrate supplementation, herbage allowance and milk yield at turn-out on the performance of dairy cows in mid lactation at grazing. Anim. Sci. 73, 171–181.

Delaby, L., Peyraud, J.L, Delagarde, R., 2003. Is it necessary to supplement dairy cows at grazing? INRA Productions Animales 16, 183–195.

Delagarde, R., O'Donovan, M., 2005. Les modèles de prévision de l'ingestion journalière d'herbe et de la production laitière des vaches au pâturage. INRA Productions Animales 18, 241–253.

Delagarde, R., Prache, S., D'Hour, P., Petit, M., 2001. Ingestion de l'herbe par les ruminants au pâturage. Fourrages 166, 189–212.

Delgado, C., 2005. Rising demand for meat and milk in developing countries: implications for grasslands-based livestock production. In: McGilloway, D.A. (Ed.), Grassland: a global resource, Wageningen Academic Publishers, Wageningen, The Netherlands, pp. 29–39.

De Martonne, E., 1942. Nouvelle carte mondiale de l'indice d'aridité. Annales de Géographie 51, 242–250.

D'Hour, P., Coulon, J.B., 1994. Variations de la production et de la composition du lait au pâturage en fonction des conditions climatiques. Annales Zootechniques 43, 105–109.

D'Hour, P., Hauwuy, A., Coulon, J.B., Garel J.P., 1994. Walking and dairy cattle performance. Annales Zootechniques 43, 369–378.

Dumont, B., 1996. Préférences et sélection alimentaire au pâturage. INRA Productions Animales 9, 359–366.

Easterling, W.E., Aggarwal, P.K., Batima, P., Brander, K.M., Erda, L., Howden, S.M., Kirilenko, A., Morton, J., Soussana, J.-F., Schmidhuber, J., Tubiello, F.N., 2007. Food, fibre and forest products. Climate change 2007: impacts, adaptation and vulnerability. In: Parry, M.L., Canziani, O.F., Palutikof, J.P., van der Linden, P.J., Hanson, C.E. (Eds.), Contribution of Working Group II to the Fourth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change, Cambridge University Press, Cambridge, United Kingdom, pp. 273-313.

EEA, 2005. The European Environment: state and outlook 2005. Part A. Integrated Assessment, European Environmental Agency, Copenhagen, Denmark.

EUROSTAT, 2010. Agricultural statistics. Main results - 2008-09. http://epp.europa.eu/cache/ITY_OFFPUB/KS-ED-10-001/EN/KS-ED-10-001-EN.PDF

FAO, 2006. Livestock' long shadow: environmental issues and options. Food and Agricultural Organization, Rome, Italy.

FAOSTAT, 2009. Production. Live Animals. Food and Agricultural Organization, Rome, Italy.

Faverdin, P., Delagarde, R., Delaby, L., Meschy, F., 2007. Alimentation des vaches laitières, in: INRA feed tables: Alimentation des bovins, ovins et caprins – besoin des animaux – valeurs des aliments. Quae, Paris, France, pp. 23–55.

Felix, R., Xanthoulis, D., 2005. Analyse de sensibilité du modèle mathématique "Erosion Productivity Impact Calculator" (EPIC) par l'approche One-Factor-At-A-Time (OAT). Biotechnol. Agron. Soc. Environ. 9, 179–190.

Ferlay, A., Martin, B., Pradel P., Coulon J.B., Chilliard, Y., 2006. Influence of grass-based diets on milk fatty acid composition and milk lipolytic system in Tarentaise and Montbéliarde cow breeds. J. Dairy Sci. 89, 4026–4041.

Freer, M., Moore, A.D., Donnelly, J.R., 1997. GRAZPLAN: decision support systems for Australian grazing enterprises-II. The animal biology model for feed intake, production and reproduction and the GrazFeed DSS. Agr. Syst. 54, 17–126.

Fuhrer, J., 2003. Agroecosystem responses to combinations of elevated CO_2, ozone, and global climate change. Agric., Ecosyst. Environ. 97, 1–20.

Goldson, S.L., Rowarth, J.S., Caradus, J.R., 2005. The impact of invasive invertebrate pests in pastoral agriculture: a review. New Zeal. J. Agr. Res. 48, 401–415.

Graux, A.-I., Soussana, J.-F., Lardy, R., Hill, D., 2009. Modélisation des interactions entre dynamique de la diversité végétale et impacts du changement climatique sur les prairies. Sciences (AFAS) N° spécial Changement Climatique et Biodiversité, 211-225. http://www.vuibert.com/livre33722.html

Groot, J.C.J., Lantinga, E.A., Neuteboom, J.H., Deinum, B., 2003. Analysis of the temperature effect on the components of plant digestibility in two populations of perennial ryegrass. J. Sci. Food Agric. 83, 320–329.

Hart, K.J., Martin, P.G., Foley, P.A., Kenny, D.A., Boland, T.M., 2009. Effect of sward dry matter digestibility on methane production, ruminal fermentation and microbial populations of zero-grazed beef-cattle. J. Anim. Sci. 87, 3342–3350.

Herrero, M., Dent, J.B., Fawcett, R.H., 1998. The plant-animal interface in models of grazing systems. In: Peart, R.M., Curry, R.B. (Eds.), Agricultural systems modeling and simulation. Marcel Dekker, New York, USA, pp. 495-542.

Holden, N.M., Brereton, A.J., 2002. An assessment of the potential impact of climate change on grass yield in Ireland over the next 100 years. Irish J. Agr. Food Res. 41, 213–226.

Igono, M.O., Bjovedt, G., Sanford-Crane, H.T., 1992. Environmental profile and critical temperature effects on milk production of Holstein cows in desert climate. Int. J. Biometeorol. 36, 77–87.

INRA feed tables, 2007. Alimentation des bovins, ovins et caprins – besoin des animaux – valeurs des aliments. Quae, Paris, France.

IPCC, 2007. Climate change: the physical science basis, Contribution of Working Group I to the Fourth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change, Cambridge University Press, Cambridge, United Kingdom and New York, NY, USA.

Johnson, K., Huyler, M., Westberg, H., Lamb, B., Zimmerman, P., 1994. Measurement of methane emissions from ruminant livestock using a SF_6 tracer technique. Environ. Sci. Technol. 28, 359–362.

Johnson, K.A., Johnson, D.E., 1995. Methane emissions from cattle. J. Anim. Sci. 73, 2483–2492.

Jouven, M., Agabriel, J., and Baumont, R., 2008. A model predicting the seasonal dynamics of intake and production for suckler cows and their calves fed indoors or at pasture. Animal Feed Sci. Tech. 143, 256–279.

Kadzere, C.T., Murphy, M.R., Silanikove, N., Maltz, E., 2002. Heat stress in lactating dairy cows: a review. Livest. Prod. Sci. 77, 59–91.

Kebreab, E., Johnson, K.A., Archibeque, S.L., Pape D., Wirth T., 2008. Model for estimating enteric methane emissions from United States dairy and feedlot cattle. J. Anim. Sci. 86, 2738–2748.

King, J.M., Parsons, D.J., Turnpenny, J.R., Nyangaga, J., Bakari, P., Wathes, C.M., 2005. Ceiling to milk yield on Kenya smallholdings requires rethink of dairy development policy. British Society of Anim. Sci. Annual Conference, York, United Kingdom.

Lardy, R., Bellocchi, G., Soussana, J.-F., 2011. "A novel algebraic method of soil organic carbon equilibrium". Environ. Modell. Softw. *(accepted)*

Lehner, B., Czisch, G., Vassolo, S., 2005. The impact of global change on the hydropower potential of Europe: a model-based analysis. Energy Policy 33, 839–855.

Le Neindre, P., 1973. Observations sur l'estimation de la production laitière des vaches allaitantes par la pesée du veau avant et après tétée. Annales Zootechniques 22, 413–422.

Martin, C., Morgavi, D.P., Doreau, M.2009. Methane mitigation in ruminants: from microbe to the farm scale. Animal 4, 351–365

Martin, C., Rouel, J., Jouany, J.P., Doreau, M., Chilliard, Y., 2008. Methane output and diet digestibility in response to feeding dairy cows crude linseed, extruded linseed, or linseed oil. J. Anim. Sci. 86, 2642–2650.

McCaughey, W.P., Wittenberg, K., Corrigan, D., 1997. Methane production by steers on pasture. Can. J. Anim. Sci. 77, 519– 524.

McCaughey, W.P., Wittenberg, K., Corrigan, D., 1999. Impact of pasture type on methane production by lactating beef cows. Can. J. Anim. Sci. 79, 221–226.

Mills, J.A.N., Kebreab, E., Yates, C.M., Crompton, L.A., Cammell, S.B., Dhanoa, M.S., Agnew, R.E., France, J., 2003. Alternative approaches to predicting methane emissions from dairy cows. J. Anim. Sci. 81, 3141–3150.

Morand-Fehr, P., Doreau, M., 2001. Ingestion et digestion chez les ruminants soumis à un stress de chaleur. INRA Productions Animales 14, 159–27.

Nakičenovič, N., 2000. Greenhouse gas emissions scenarios. Technol. Forecast. Soc. 65, 149–166.

Parsons, D.J., Armstrong, A.C., Turnpenny, J.R., Matthews, A.M., Cooper, K., Clark, J.A., 2001. Integrated models of livestock systems for climate change studies. 1. Grazing systems. Global Change Biol. 7, 93–112.

Pereira, J.S., Mateus, J.A., Aires, L.M., Pita, G., Pio, C., David, J.S., Andrade, V., Banza, J., David, T.S, Paco, T.A., Rodrigues, A., 2007. Net ecosystem carbon exchange in three contrasting Mediterranean ecosystems – the effect of drought. Biogeosciences 4, 791–802.

Perring, M.P., Cullen, B.R., Johnson, I.R., Hovenden, M. J., 2010. Modelled effects of rising CO_2 concentration and climate change on native perennial grass and sown grass-legume pastures. Clim. Res. 42, 65–78.

Pinares-Patiño, C.S., Baumont, R., Martin, C., 2003. Methane emissions by Charolais cows grazing a monospecific pasture of timothy at four stages of maturity. Can. J. Anim. Sci. 83, 769–777.

Pinares-Patiño, C.S., D'Hour, P., Jouany, J.-P., Martin C., 2007. Effects of stocking rate on methane and carbon dioxide emissions from grazing cattle. Agric. Ecosyst. Environ. 121, 30–46.

Rickert, K.G., Stuth, J.W., McKeon, G.M., 2000. Modeling pasture and animal production. In: Mannetje, L., and Jones, R.M. (Eds.), Field and laboratory methods for grasslands and

animal production research. CAB International, Wageningen, The Netherlands, pp. 29-66,.

Riedo, M., Grub, A., Rosset, M., Fuhrer, J., 1998. A pasture simulation model for dry matter production and fluxes of carbon, nitrogen, water and energy. Ecol. Model. 105, 41–183.

Riedo, M., Gyalistras, D., Fuhrer, J., 2000. Net primary production and carbon stocks in differently managed grasslands: simulation of site-specific sensitivity to an increase in atmospheric CO_2 and to climate change. Ecol. Model. 134, 207–227.

Schils, R.L.M, Olesen, J.E., Del Prado, A., Soussana, J.-F., 2007. A review of farm level modelling approaches for mitigating greenhouse gas emissions from ruminant livestock systems. Livest. Sci. 112, 240-251.

Schmid, M., Neftel, A., Riedo, M., Fuhrer, J., 2001. Process-based modelling of nitrous oxide emissions from different nitrogen sources in mown grassland. Nutr. Cycl. Agroecosys. 60, 177–187.

Schwinning, S., Parsons, A.J., 1996. Analysis of the coexistence mechanisms for grasses and legumes in grazing systems. J. Ecol. 84, 799–813.

Seijan, V., Lal, R., Lakritz, J., Ezeji ,T., 2011. Measurement and prediction of enteric methane emission. Int. J. Biometeorol. 55, 1–16.

Silanikove, N., 2000. Effects of heat stress on the welfare of extensively managed domestic ruminants. Livest. Prod. Sci. 67, 1–18.

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., Raschi, A., Baronti, S., Rees, R., Skiba, U., Stefani, P., Manca, G., Sutton, M., Tuba, Z., Valentini, R., 2007a. Full accounting of the greenhouse gas budget of nine European grassland sites. Agric. Ecosyst. Environ. 121, 121–134.

Soussana, J.-F., Fuhrer, J., Jones, M., van Amstel, A., 2007b. The greenhouse gas balance of grasslands in Europe. Agric. Ecosyst. Environ., 121, 1-4.

Soussana, J.-F., Graux, A.-I., Tubiello, F.N., 2010. Improving the use of modelling for projections of climate change impacts on crops and pastures. J. Exp. Bot. 61, 2217-2228.

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 Manage. 20, 219–230.

Stott, P.A, Kettleborough, J., Allen, M.R., 2004. Human contribution to the European heatwave of 2003. Nature 432, 610-613.

Thornley, J.H.M., 1998. Grassland dynamics. An ecosystem simulation model, CAB International, Wallingford, United Kingdom.

Thornley, J.H.M., 2001. Modelling grassland ecosystems. In: Mattos, W.R.S., da Silva, S.C. (Eds.), Proceedings of the 19th International Grassland Congress, 1029–1035, São Paulo, Brazil.

Troccon, J.L., 1987. Recommandations alimentaires pour les veaux et les génisses d'élevage. Bulletin Technique du Centre de Recherches Zootechniques et Vétérinaires de Theix 70, 167–172.

Tubiello, F.N., Soussana, J.-F., Howden, S.M., 2007. Crop and pasture response to climate change. P. Natl Acad. Sci. USA 104, 19686–19690.

Vermorel, M., 1995. Emissions annuelles de méthane d'origine digestive par les bovins en France. Variations selon le type d'animal et le niveau de production. INRA Productions Animales 8, 265–272.

Vermorel, M., Jouany, J.P., Eugène, M., Sauvant, D., Noblet, J., Dourmad, J.Y., 2008. Evaluation quantitative des émissions de méthane entérique par les animaux d'élevage en 2007 en France. INRA Productions Animales 21, 403–418.

Vuichard, N., Ciais, P., Viovy, N., Calanca, P., Soussana, J.-F., 2007a. Estimating the greenhouse gas fluxes of European grasslands with a process-based model: 2. Simulations at the continental level. Global Biogeochem. Cy. 21, GB1005,1-GB1005.13.

Vuichard, N., Soussana, J.-F., Ciais, P., Viovy, N., Ammann, C., Calanca, P., Clifton-Brown, J., Fuhrer, J., Jones, M., Martin, C., 2007b. Estimating the greenhouse gas fluxes of European grasslands with a process-based model: 1. Model evaluation from in situ measurements. Global Biogeochem. Cy. 21, GB1004,1-GB1004.14.

Vuichard, N., 2005. Modélisation des flux de gaz à effet de serre des prairies européennes. PhD Thesis, Blaise Pascal University, Clermont-Ferrand, 297 pp. http://nicolas.vuichard.free.fr/recherche/recherche_files/these.pdf

West, J.W., 1999. Nutritional strategies for managing the heat-stressed dairy cow. J. Anim. Sci. 77, 21–35.

West, J.W., 2003. Effects of heat-stress on production in dairy cattle. J. Dairy Sci., 86, 3131-2144.

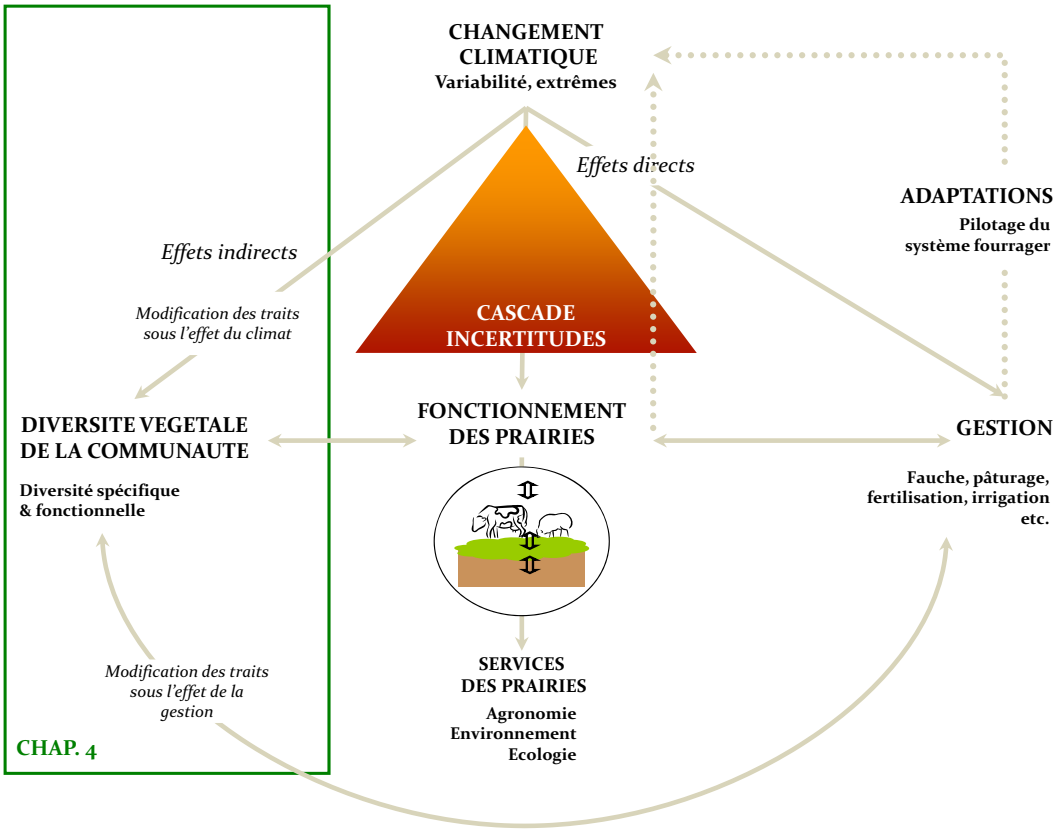
Willmott, C.J., 1981. On the validation of models. Phys. Geogr., 2, 184–194.

Wilson, J.R., 1976. Variation of leaf characteristics with level of insertion on a grass tiller. I. Development rate, chemical composition and dry matter digestibility. Aust. J. Agr. Res. 27, 343–354.

Wood, P.D.P., 1967. Algebraic model of the lactation curve in cattle. Nature 216, 164–165.

Chapitre 4

Ce chapitre est consacré à la modélisation des interactions de la diversité fonctionnelle avec le changement climatique et la gestion des prairies. Ce chapitre pose la question de la représentation du rôle de la diversité fonctionnelle dans un modèle de communauté végétale. Pour y parvenir, deux voies d'amélioration du modèle sont proposées : (i) la simulation d'une dynamique des légumineuses sur la base du modèle phénoménologique proposé par Thornley (2001), (ii) la simulation de la réponse fonctionnelle du couvert aux pratiques de gestion ainsi qu'au climat et de son effet sur le fonctionnement de l'écosystème, en faisant l'hypothèse que cette réponse et cet effet peuvent être appréhendés par la variation des traits fonctionnels agrégés à l'échelle de la communauté.



Insertion du chapitre 4 dans le schéma conceptuel de la thèse

Sommaire

1. Introduction _____ 159

2. Matériel et méthodes _____ 162

2.1. Présentation du modèle _____ 162

2.2. Modélisation de la dynamique de la diversité fonctionnelle végétale _____ 164

2.3. Dynamique des légumineuses _____ 164

2.4. Simulations _____ 169

3. Résultats _____ 173

3.1. Dynamique des légumineuses _____ 173

3.2. Dynamique des traits fonctionnels végétaux _____ 173

4. Discussion _____ 176

4.1. Originalité et intérêts de la démarche _____ 176

4.2. Validité de la démarche _____ 177

4.3. Evaluation de la démarche et perspectives _____ 179

5. Conclusion _____ 181

Chap. 4. Modélisation des interactions entre dynamique de la diversité végétale et impacts du changement climatique sur les prairies

Anne-Isabelle Graux[1], Romain Lardy[1], David Hill[2], Jean-François Soussana[1]

[1]INRA, UR0874, Unité de recherche sur l'écosystème prairial, 234 Avenue du Brézet, 63100 Clermont-Ferrand, France

[2]Laboratoire d'Informatique, de Modélisation et d'Optimisation des Systèmes (LIMOS), Complexe scientifique des Cézeaux 63173 Aubières, France

Ce travail a fait l'objet d'un chapitre d'ouvrage dans le recueil des communications orales du 120ème congrès de l'Association Française pour l'Avancement des Sciences (AFAS, http://www.avancement-sciences.org/) intitulé «Changements climatiques & Biodiversité » (Editions Vuibert, 2010 - ISBN 978-2311000269)

Résumé

Quels seront les impacts des changements climatiques futurs sur la diversité des communautés prairiales ? Dans quelle mesure ces changements peuvent-ils rétroagir sur le climat ? Les impacts du changement climatique sur la biodiversité et le fonctionnement des écosystèmes prairiaux étant liés, comment les modéliser ? Dans ce chapitre, nous proposons une démarche, innovante et généralisable, de prise en compte du rôle de la dynamique de la diversité fonctionnelle végétale dans un modèle mécaniste d'écosystème prairial, PaSim. La dynamique des légumineuses et des traits fonctionnels agrégés à l'échelle de la communauté végétale sont désormais simulés en réponse aux variations du climat (CO_2 et confort hydrique) et de la gestion (fertilisation N, perturbation). L'évaluation du modèle montre que ce dernier réussit à reproduire le pic de légumineuses observé en été, mais que la dynamique simulée est peu sensible aux variations de la concentration atmosphérique en CO_2 et de la disponibilité en N du sol. La dynamique des traits fonctionnels en réponse au climat et à la gestion a permis de retrouver les résultats mis en évidence expérimentalement pour deux des traits fonctionnels étudiés. La validité de cette démarche et son intérêt pour la modélisation des impacts du changement climatique sur les services assurés par les prairies, ainsi que les adaptations associées, est discutée. Des perspectives d'évolution de ce travail sont proposées.

Mots clés: modélisation, écosystèmes prairiaux, diversité végétale, gradients climatique et de gestion, traits fonctionnels, légumineuses.

1. Introduction

Les prairies occupent aujourd'hui environ 20 % du territoire national et près de la moitié de la surface agricole française. Il s'agit en majorité de prairies permanentes semi-naturelles, dont la richesse spécifique végétale varie de quelques espèces à plusieurs dizaines d'espèces par hectare, en fonction de facteurs pédoclimatiques et de l'intensité des pratiques d'élevage (Huyghes, 2009). La diversité et la nature des espèces de la flore prairiale ont un rôle important pour les caractéristiques agronomiques des prairies (Loiseau et al., 1998, Cruz et al., 2002, Ansquer et al., 2004) et pour le fonctionnement de l'écosystème prairial, qu'il s'agisse de productivité primaire, de séquestration de carbone (Klumpp and Soussana, 2009), de consommation par les herbivores domestiques (Pontes et al., 2007a), ou de cycle de l'azote notamment via la présence de légumineuses fixatrices d'azote (Soussana et Tallec, 2009). La richesse spécifique des prairies pourrait constituer une assurance face aux risques climatiques (Tilman et al., 2006) et elle permettrait d'augmenter la productivité des écosystèmes prairiaux (Hector et al., 1999, Cardinale et al., 2007, Gross et al., 2009).

La notion de diversité renvoie à plusieurs échelles complémentaires: diversité génétique intraspécifique, diversité spécifique (nombre, type et abondance relative des espèces) au sein d'une communauté et diversité des communautés végétales à l'échelle d'un paysage. La diversité fonctionnelle végétale tient, d'une part, à la nature et à l'abondance relative d'espèces caractérisées par leurs traits et qui peuvent être regroupées en groupes ou types fonctionnels et, d'autre part, à la complémentarité entre espèces ou types fonctionnels présentant des traits contrastés (Loreau et al., 2001). La diversité fonctionnelle végétale est fortement dépendante de la gestion appliquée (Marriott et al., 2004 ; Plantureux et al., 2005 ; Louault et al., 2005), du climat (Thomas et al., 2004 ; Thuiller et al., 2005) et de leurs interactions (Sala et al., 2000).

Le changement climatique est susceptible d'altérer le fonctionnement des écosystèmes prairiaux, en affectant, d'une part, les processus biologiques et physico-chimiques (effets directs) et d'autre part, en modifiant la disponibilité des ressources et les modes de gestion, l'ensemble aboutissant à des changements de la structure des communautés végétales (effets indirects) (Fig. 1).

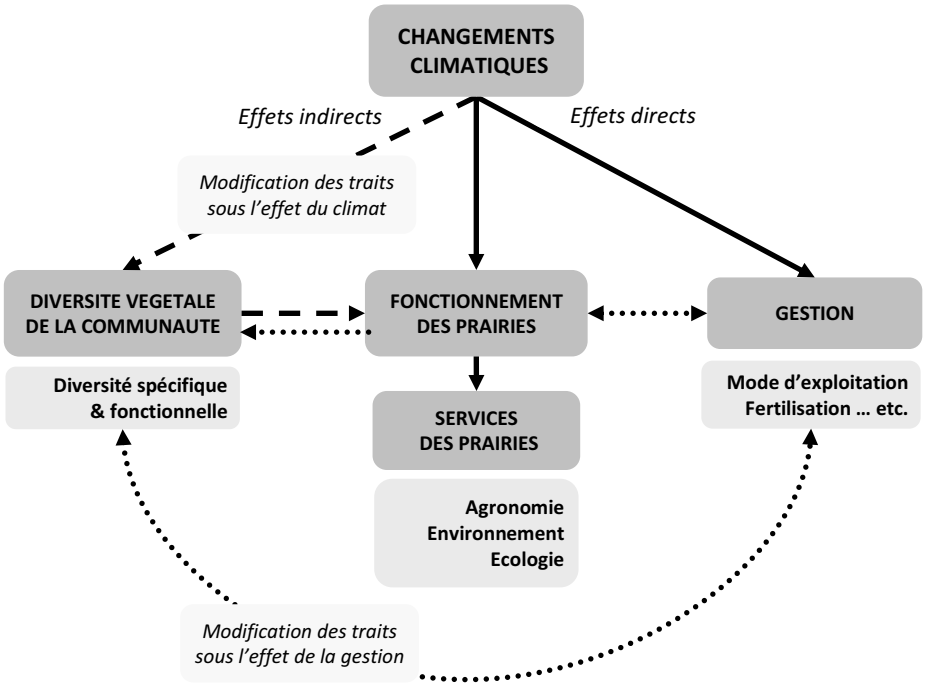


Fig. 1. Représentation des voies d'impacts des changements climatiques sur le fonctionnement et les services rendus par les écosystèmes prairiaux (Adapté de Lavorel et Garnier, 2002). Les effects directs et indirects des changements climatiques sur les écosystèmes prairiaux sont figurés par des flèches en trait plein et en tiret, respectivement. Les flèches en pointillé symbolisent les interactions existantes entre dynamique de la diversité végétale, changements climatiques et gestion des agrosystèmes.

L'évaluation des impacts du changement climatique sur les écosystèmes prairiaux nécessite donc de prendre en compte ces deux types d'effet. La réponse à court terme des écosystèmes prairiaux à un enrichissement de la concentration atmosphérique en CO_2 a été largement étudiée (Soussana et Hartwig, 1996 ; Leadley et al., 1999 ; Reich et al., 2001 ; Teyssonneyre et al., 2002a ; Ross et al., 2004 ; Niklaus et Korner, 2004) et indique généralement des changements rapides de la diversité végétale. En outre, l'augmentation de la concentration atmosphérique en CO_2 est susceptible d'affecter différemment la diversité fonctionnelle en fonction de la gestion appliquée (Teyssonneyre et al., 2002a ; Harmens et al., 2004). Si leur réponse à court terme est relativement bien connue, la réponse à long terme (10 ans) des écosystèmes prairiaux à une augmentation du CO_2 pourrait différer de la réponse à court terme, du fait d'interactions avec les cycles du carbone et des nutriments dans le sol (Lüscher et Aeschlimann, 2006). De plus, la modification de l'intensité et de la fréquence des évènements climatiques extrêmes (vagues de chaleur, sécheresse) risque également d'affecter la biodiversité des prairies (White et al., 2000) et d'augmenter la vulnérabilité de ces écosystèmes (Klein et al., 2005, Tubiello et al., 2007).

Les interactions complexes entre la gestion, le climat, les ressources et la diversité rendent difficile la prédiction de l'impact à long terme du changement climatique sur la structure des communautés, sur la diversité végétale et sur la productivité des prairies (Harmens et al., 2004). La modélisation est un moyen de s'affranchir de ces difficultés.

De nombreux travaux (Garnier et al., 2004, Louault et al., 2005, Diaz et al., 2007, De Bello, 2010) soutiennent l'idée que l'on peut représenter la diversité fonctionnelle par des traits fonctionnels (TF) à l'échelle de la communauté végétale. Un trait fonctionnel est une caractéristique génétique, morphologique ou écophysiologique d'une population (Lavorel et al., 1997), qui permet de prédire ses réponses, ou plus largement celles d'une communauté végétale, aux facteurs environnementaux biotiques et abiotiques, ainsi que les effets qui en découlent sur l'écosystème (Lavorel et Garnier, 2002). L'hypothèse centrale est que des espèces ayant des TF similaires vont avoir une même réponse à un facteur de l'environnement et/ou un même effet sur l'écosystème (Lavorel et Garnier, 2002 ; Suding et al., 2003 ; Ackerly, 2004 a-b ; Wright et al., 2004 ; McGill et al., 2006 ; Lavorel et al., 2008). Les espèces partageant un même rôle fonctionnel pour l'écosystème peuvent être regroupées en types fonctionnels végétaux (TFV). Les changements de la diversité végétale des prairies peuvent donc être analysés, au travers de TF et de TFV, notamment en calculant des traits agrégés à l'échelle de la communauté (Garnier et al., 2004). Leur valeur moyenne à l'échelle de la communauté peut dériver sous l'effet de changements de structure spécifique de la communauté (Garnier et al., 2004 ; Louault et al., 2005) et/ou de modifications de la valeur des traits par espèce (plasticité, Pontes et al., 2007b, 2010).

Sur la base de ces concepts, plusieurs modèles (Viegas et al., 2005; Jouven et al., 2006 ; Duru et al., 2009 ; Merot et al., 2008) ont été pensés et développés pour servir d'appui aux acteurs du développement agricole. Ces modèles permettent de simuler le rôle de la diversité végétale pour la production des écosystèmes prairiaux, en réponse à la disponibilité en nutriments et/ ou à la gestion (intensité de la fauche et du pâturage, irrigation). Néanmoins, il s'agit dans tous les cas de modèles simples, en partie empiriques, et ne permettant pas de simuler les impacts du changement climatique sur les prairies via des modifications de la diversité végétale. En outre, ces modèles ne prennent pas en compte les traits racinaires. Prédire la distribution potentielle des espèces sous l'effet du changement climatique est rendue possible par l'utilisation des modèles de niche (Thomas et al., 2004 ; Guisan et Thuiller, 2005). Toutefois, ces modèles ne permettent pas de simuler le fonctionnement des écosystèmes en interaction avec les modifications simulées de la distribution des espèces. En outre, les incertitudes associées aux prédictions des modèles de niche est forte (Pearson et al., 2006), du

fait de la variabilité des hypothèses de modélisation et du paramétrage des modèles (Araujo et Guisan, 2006), et leur utilisation dans les projections climatiques suppose une meilleure prise en compte des interactions biotiques et de la dispersion des espèces (Guisan et Thuiller, 2005). Une autre voie, plus théorique, consiste à modéliser le fonctionnement et la dynamique de chaque population végétale grâce à des modèles individu-centrés (Maire, 2009 ; Soussana et al., 2008 ; Soussana et al., 2010).

Notre approche repose sur l'utilisation d'un modèle biogéochimique de simulation de prairies gérées, permanentes ou semées : PaSim (Riedo et al., 1998 ; Vuichard et al., 2007a), permettant de simuler le fonctionnement des écosystèmes prairiaux et les effets directs du changement climatique sur ce fonctionnement. En revanche, les effets indirects liés à des modifications de la diversité végétale sont peu représentés au sein du modèle. En effet, PaSim ne représente pas les effets de la diversité intra- et interspécifique sur le fonctionnement de la prairie. En revanche, il pourrait prendre en compte le rôle de la diversité végétale pour le fonctionnement et les services rendus par la prairie, si les paramètres de la végétation ne demeuraient pas constants au cours de la simulation et pouvaient évoluer en réponse au climat et à la gestion. Les objectifs de ce travail sont: 1) d'améliorer le modèle pour qu'il puisse prendre en compte le rôle de la diversité fonctionnelle végétale sur le fonctionnement et les services rendus par la prairie, 2) de simuler, pour une douzaine de sites français, des scénarios de changement climatique avec et sans intégration de ces améliorations et 3) d'estimer le poids de cette intégration sur la prévision des impacts du changement climatique.

2. Matériel et méthodes

2.1. Présentation du modèle

2.1.1. Fonctionnement général

PaSim (Riedo et al., 1998) est modèle d'écosystème prairial, biogéochimique et mécaniste, dérivé du Hurley Pasture Model (HPM) de Thornley (1998). Le fonctionnement de la prairie y est simulé aux échelles de la parcelle et de la demi-heure. Le modèle peut-être lancé sur une ou plusieurs années enchainées, par exemple sous forçage de séries climatiques futures. PaSim s'articule autour de plusieurs modules simulant le microclimat, le sol, la végétation, les herbivores (vaches allaitantes et leurs veaux, vaches laitières, génisses) et les échanges avec l'atmosphère. Comme beaucoup d'autres modèles biogéochimiques, PaSim simule les flux d'eau, d'énergie, de carbone (C) et d'azote (N), ces derniers ayant été améliorés par Schmid et

al. (2001) puis Riedo et al. (2002) pour la simulation des émissions d'oxyde nitreux (N_2O) et d'ammoniac (NH_3), respectivement. Le cycle de l'azote considère trois types d'entrée, à savoir la déposition d'azote atmosphérique, la fertilisation (minérale et/ou organique) et la fixation symbiotique de diazote atmosphérique par les légumineuses. L'azote inorganique du sol est assimilé par les racines et permet la croissance du couvert ou bien est perdu par lessivage, par volatilisation d'ammoniac et via les processus de nitrification/dénitrification, responsables des émissions de N_2O gazeux vers l'atmosphère. Le cycle du carbone considère deux entrées, via la photosynthèse et la fertilisation organique. Le carbone assimilé par photosynthèse est soit respiré, soit alloué dynamiquement aux parties aériennes ou racinaires. La biomasse aérienne accumulée peut être utilisée pour la production de fourrages ou pour alimenter les animaux à la pâture, et entretient à défaut un pool de litière végétale, qui alimente à son tour le sol. La gestion des prairies inclut la fertilisation N, les fauches et le pâturage et peut être soit fixée par l'utilisateur, soit optimisée par le modèle (Vuichard et al., 2007b). Le module végétal du modèle qui est au cœur de ce travail est décrit plus en détails ci-après.

2.1.2. Le module végétal

Le module végétal simule la croissance du couvert et sa réponse à la lumière, à la température, à la disponibilité en ressources (eau, azote, CO_2), ainsi qu'aux prélèvements liés à la fauche et/ou au pâturage. Le couvert est représenté par une plante « moyenne » se voulant représentative de la communauté végétale. PaSim distingue sommairement deux groupes fonctionnels : les plantes non fixatrices d'azote (NNFP pour « non-nitrogen-fixing plants », graminées et dicotylédones) et les légumineuses (NFP pour « nitrogen-fixing plants »), grâce à la connaissance de l'abondance des légumineuses dans la communauté végétale. La dynamique des tissus végétaux (croissance, sénescence) est simulée en distinguant les compartiments aériens (limbes, tiges, épis) des racines, chacun de ces quatre compartiments se déclinant en quatre classes d'âge (Vuichard et al, 2007a). La phénologie est modélisée simplement au travers d'un indice, calculé comme une somme de températures efficaces normalisée, permettant de distinguer la phase végétative de la phase reproductrice (et plus spécifiquement l'épiaison) pour l'allocation des assimilas et la capacité photosynthétique. L'accumulation de biomasse aérienne à partir de l'assimilation de substrats C et N est raisonnée en matière sèche, puis convertie en indice foliaire sur la base de la surface spécifique foliaire (SLA). Cette dernière tend vers un maximum (SLA_{max}, défini en entrée) avec la diminution de la teneur en C substrat. Les flux d'eau au sein de la plante ne sont pas

représentés et l'ensemble des autres flux sont par conséquent raisonnés en matière sèche. La végétation est donc caractérisée par plusieurs variables d'état : sa biomasse (par compartiment et par classe d'âge), son indice foliaire (LAI), ses teneurs en C et N substrats (C et N) et sa teneur en azote total (N_{tot}). A sa conception (Riedo et al., 1998), la végétation de PaSim a été paramétrée pour simuler des prairies permanentes productives, à dominante *Lolium perenne* L. et *Trifolium respens* L. . PaSim permet désormais de simuler des couverts permanents et semés (Voir Annexes de la thèse). En revanche, le paramétrage de la végétation demeure constant au cours d'une simulation. Il comporte un paramètre correspondant à la fraction de légumineuses dans la végétation. Celle-ci est constante et agit uniquement sur la fixation biologique d'azote atmosphérique d'après le modèle de Schwinning et Parsons (1996a).

Afin de mieux prendre en compte le rôle de la diversité fonctionnelle végétale, deux améliorations ont été apportées au modèle, à savoir simuler les dynamiques (en réponse au climat et à la gestion de la prairie) de la fraction des légumineuses fixatrices d'azote, d'une part, et des traits fonctionnels végétaux de la communauté, d'autre part.

2.2. Modélisation de la dynamique de la diversité fonctionnelle végétale

2.3. Dynamique des légumineuses

Pour représenter la dynamique des légumineuses fixatrices d'azote, nous avons introduit des équations qui reposent sur les hypothèses suivantes (Tab. A.1) :

1) L'équilibre entre plantes fixatrices (légumineuses) et plantes non fixatrices d'azote (graminées) dépend des ressources carbonées (C) et azotées (N), exprimées au travers du ratio C/N de la prairie (Thornley, 2001); ce ratio permet de définir une fraction potentielle ($f^{t}_{leg,GP}$) de points de croissance (notés GP, pour « growing points ») (Appendix A.Fig. A.1) de légumineuses dans la population totale (voir Annexe, Eq. A.1). Cette proportion peut être réduite en cas de compétition pour la lumière entre légumineuses et plantes non fixatrices d'azote atmosphérique (Woledge et al., 1992 ; Soussana et al., 1995 ; Faurie et al., 1996). Pour cela, on calcule la hauteur (H_{10}) pour laquelle le couvert reçoit 10% du rayonnement photosynthétiquement actif. Les légumineuses sont considérées en situation moyenne d'ombrage lorsque H_{10} excède 15cm (Eq. A.2 ; Fig. 2).

Le nombre moyen de GP de légumineuses et de graminées est dérivé de $f^{t}_{leg,GP}$, d'après le potentiel de ramification des légumineuses et des graminées ($k_{leg,GP}$ et $k_{grass,GP}$, respectivement) et le taux de renouvellement moyen de leurs points de croissance ($K_{turn,leg,GP}$

et $K_{turn,grass,GP}$, respectivement) (Eq. A.3, A.6 et A.7). Ce dernier est estimé à partir de l'âge et de la durée de vie moyens des GP ($LS_{leg,GP}$ et $LS_{grass,GP}$, pour les légumineuses et les graminées respectivement) (Eq. A.4 et A.5).

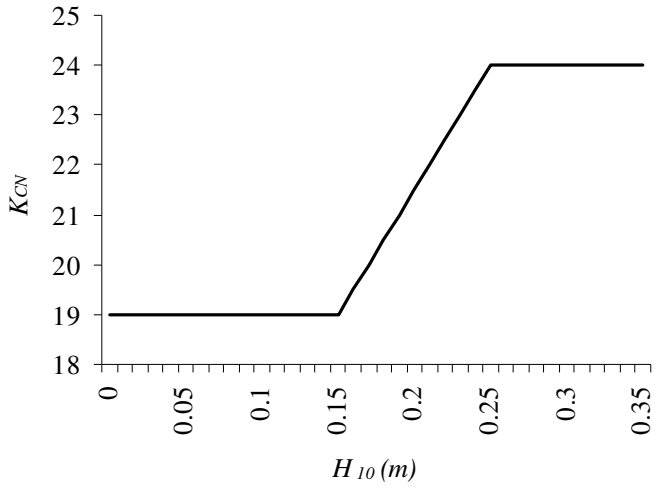


Fig. 2. Fonction de modulation de la valeur de K_{CN} en fonction de la hauteur (H_{10}) pour laquelle le couvert intercepte 10% du rayonnement photosynthétiquement actif.

La fraction de GP de légumineuses est dès lors définie comme le ratio du nombre de GP de légumineuses sur le nombre total de GP de la végétation (Eq. A.8a).

2) Afin de simuler le caractère estival du développement des bourgeons (ou GP) formés au printemps, ce développement est conditionné par une somme ($(\sum T)_{Th,leg}$) et par un seuil de température moyenne de l'air ($T_{Th,leg}$), en deçà desquels les bourgeons sont considérés comme dormants. Lorsque les conditions sont favorables, la fraction de légumineuse cible (f^{t}_{leg}) est égale à sa fraction cible de GP dans la population totale ($f^{t}_{leg,GP}$), sinon f^{t}_{leg} conserve sa valeur d'un jour à l'autre (Eq. A.9). En revanche, le développement des GP de graminées n'est pas contraint par leur milieu.

3) Comme proposé par Thornley (2001), la fraction de légumineuses (f_{leg}) dans le couvert simulée tend vers son potentiel (f^{t}_{leg}), en fonction de la vitesse relative de croissance (RGR) de la communauté végétale (Eq. A.10 et A.11).

2.3.1. Dynamique des traits fonctionnels végétaux

Afin de simuler la dynamique des traits fonctionnels (TF) à l'échelle de la communauté végétale, un premier travail a été de définir, parmi les 160 paramètres de la végétation de PaSim, ceux pouvant correspondre à des TF d'intérêt agrégés à l'échelle de la communauté. Une quinzaine de paramètres ont ainsi été retenus à partir d'une analyse de sensibilité du modèle (décrite en annexe) et au regard de leur importance d'après la littérature. Ces TF

agrégés à l'échelle de la communauté sont en rapport avec la composition chimique de la plante (teneurs en C, N et fibres), sa morphologie (épaisseur des feuilles, profil racinaire, hauteur du couvert), sa physiologie (rapidité de recyclage des organes, photosynthèse) ou sa phénologie. Le Tab.1 décrit précisément l'ensemble des traits fonctionnels retenus.

Paramètres		Description	Unité
Composition chimique	$f_{C,r}$	Teneur en C dans la matière sèche structurelle racinaire	kg C (kg MS)$^{-1}$
	$f_{C,sh}$	Teneur en C dans la matière sèche structurelle aérienne	kg C (kg MS)$^{-1}$
	$f_{N,ref}$	paramètre controlant la teneur en N dans la matière sèche structurelle	kg N (kg MS)$^{-1}$
	NDF_{ear}	Teneur en fibres dans les épis ingérés par les herbivores	kg (kg MS)$^{-1}$
	NDF_{lam}	Teneur en fibres dans les limbes ingérés par les herbivores	kg (kg MS)$^{-1}$
	NDF_{stem}	Teneur en fibres dans les tiges et gaines ingérées par les herbivores	kg (kg MS)$^{-1}$
	$N_{tot,max}$	Concentration maximale en N total dans la plante	kg N (kg MS)$^{-1}$
Morphologie	SLA_{max}	Surface spécifique foliaire maximale	m^2 m^{-2}
	D_{ah}	Profondeur racinaire optimale	m
	f_{root}	Proportion de racines par horizon de sol	%
	$H_{can,max}$	Hauteur du couvert à la floraison[1]	m
Physiologie	$k_{turn,rt,20}$	Turnover racinaire à 20°C	d-1
	$k_{turn,sh,20}$	Turnover aérien à 20°C	d-1
	$P_{m,rep,20}$	Capacité photosynthétique foliaire pendant la période reproductrice, mesurée en lumière saturante à 20°C, pour une concentration en CO_2=350µmol mol^{-1}et une teneur en azote totale N_{tot}=0.035kgN (kg MS)$^{-1}$	µmol m^{-2} s^{-1}
	$P_{m,veg,20}$	Capacité photosynthétique foliaire pendant la période végétative, mesurée en lumière saturante à 20°C, pour une concentration en CO_2=350µmol mol^{-1}et une teneur en azote totale N_{tot}=0.035kgN (kg MS)$^{-1}$	µmol m^{-2} s^{-1}
Phénologie	*Devear*	Valeur de l'indice de développement correspondant au stade épis 10cm	-
	$T_{a,sum,rep}$	Facteur de normalisation de l'indice de développement correspondant au passage de la phase reproductrice à la phase végétative	°Cd

Tab. 1. Description des paramètres végétaux identifiés comme des traits fonctionnels d'intérêt dans PaSim.

Une fois ces TF identifiés, nous avons proposé des lois simples d'évolution de leur valeur agrégée à l'échelle de la communauté végétale sous l'effet de trois gradients, à savoir la perturbation (fréquence des fauches et/ou intensité du pâturage), la disponibilité en azote, et le climat (représenté par le confort hydrique et la concentration atmosphérique en CO_2). Les effets de la température et de la disponibilité en eau étant intimement corrélés, nous avons fait le choix de ne considérer que le confort hydrique. Chacun de ces gradients détermine une variable d'état (V_P pour la perturbation, V_N pour la disponibilité en N, V_{H2O} et V_{CO2} pour le climat) (Tab. 2). Lors d'une simulation, ces variables d'état évoluent avec le climat et la gestion renseignés en entrée du modèle. Au 1er Janvier de chaque année, l'algorithme calcule les nouvelles valeurs de V_P, V_N, V_{H2O} et V_{CO2} et en conséquence, les valeurs potentielles des

TF de la végétation. L'atteinte de ces valeurs potentielles (ou cibles) est fonction de la vitesse de croissance (RGR) de la prairie. Le tableau 3 résume les sens d'évolution des différents traits selon les gradients étudiés.

Gradient environnemental	Variable d'état représentative
Perturbation (P)	Taux (V_P) d'utilisation de la production primaire brute (GPP) par la fauche et/ou le pâturage
Disponibilité en azote du sol (N)	Bilan azoté (V_N) entre fertilisation et exportations de la prairie
Disponibilité en eau du sol (H_2O)	Rapport (V_{H2O}) entre evaporanspiration réelle et potentielle
Concentration atmosphérique en CO_2 (CO_2)	Concentration atmosphérique en CO_2 (V_{CO2})

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

Pour paramétrer les lois d'évolution des TF d'intérêt, deux méthodes sont possibles : directe, à partir de la valeur du trait agrégé à l'échelle de la communauté végétale et tirée de la littérature, indirecte, en passant par l'abondance, et son évolution selon le gradient considéré, des types fonctionnels de prairies définis par Cruz et al., (2002) et Ansquer et al., (2004), d'après leur stratégie d'acquisition des ressources et la rapidité de recyclage des organes (Tab. C.2). Ces types de prairies sont définis d'après les graminées présentes au sein de la communauté prairiale, en faisant l'hypothèse qu'elles sont dominantes et que l'agrégation de leur traits est de fait représentative de la communauté végétale (incluant les autres groupes fonctionnels que sont les légumineuses et les autres dicotylédones).

La première méthode a été privilégiée autant que faire se peut, mais à défaut de données disponibles, la seconde méthode a également été utilisée en complément. Le Tab. C.3 synthétise la paramétrisation de PaSim pour la simulation des types fonctionnels de prairie définis par Cruz et al. (2002) pour les traits fonctionnels d'intérêt retenus. Les évolutions des abondances des types A, B, C et D en fonctions des gradients de perturbation et de fertilité ont été définies d'après Louault et al. (2005) et d'après des données non publiées. Certaines transformations ont été nécessaires pour obtenir les valeurs des TF voulues. Ainsi, les valeurs des teneurs en fibre ont été estimées sur la base d'une régression linéaire établie entre la digestibilité pepsine cellulase mesurée in vitro (*PCDMD*) et la teneur en fibres digestibles (*NDF*) des parties aériennes ($NDF = -0.66\ PCDMD + 1.01$, R^2=0.82 d'après les données de Pontes, 2006, Fig. C.1). Sous hypothèse que le nombre de feuilles matures par talle (nb_{leaf}) et

le phyllochrone (*Ph*) restent constants (équilibre entre apparition et disparition des feuilles), la durée de vie des feuilles (*DVF*) a été calculée comme leur produit, et le turnover aérien à 20°C ($k_{turn,sh,20}$) comme l'inverse de la *DVF*. Enfin, les capacités photosynthétiques (Assimilation maximale du CO_2, A_{max}) en lumière saturante à 20°C ($P_{m,veg,20}$ et $P_{m,rep,20}$) ont été déduites des valeurs de taux de carboxylation ($V_{C,max}$) fournies par Wohlfahrt (1999) comme suit : $P_{m,rep,20}$=0.31 $V_{C,max}$, à 20°C et à CO_2 = 350ppm, avec $P_{m,veg,20}$ = 2/3 $P_{m,rep,20}$ selon les hypothèses initiales de Riedo et al. (1998), et en faisant l'hypothèse d'un mélange constitué de 2/3 de graminées et de 1/3 de dicotylédones. En outre, afin de pouvoir paramétrer facilement la proportion de racines par horizon (*h*) de sol (f_{root}), une équation a été construite en fonction de la profondeur maximale du sol :

$$f_{root}(h) = f_{root,cum}(h) - f_{root,cum}(h-1) \quad \text{et} \quad f_{root,cum}(h) = 1 - e^{-b\left(\frac{z}{z_m}\right)}$$

avec:

$f_{root,cum}$: cumul de la proportion de racines sur la profondeur z (kg/kg),

b, paramètre de calcul (-),

z, limite basse de l'horizon h (m),

z_m, profondeur maximale du sol (m).

Cette équation a été paramétrée et validée d'après les données trouvées dans la littérature (Crush et al., 2005) et d'après des données non publiées (F. Gastal, communication personnelle, données issues de l'Observatoire de Recherches en Environnement ACBB, site de Lusignan).

Une analyse bibliographique (Fitter et al., 1997 ; Wohlfahrt et al., 1999 ; Arnone et al., 2000 ; Cruz et al., 2002 ; Teyssonneyre et al., 2002a,b ; Picon-Cochard et al., 2004 ; Ansquer et al., 2004 ; Louault et al., 2005 ; Allard et al., 2005 ; Farruggia et al., 2008 ; Jouany et al, 2008) et une base de données expérimentales (Pontes et al., 2006 ; 2007a,b ; 2010 ; Maire, V., 2009) nous ont permis d'ajuster des régressions linéaires des TF sur chacun de ces gradients. Sur cette base, nous avons construit un algorithme de dérive des TF en réponse à ces gradients. Les sens d'évolution de chacun des TF en réponse aux différents gradients environnementaux et de gestion sont décrits en annexe (Tab. C.1). Cet algorithme repose sur deux hypothèses fortes : 1) 1es gradients n'interagissent pas entre eux et ont chacun le même poids sur l'évolution d'un trait donné, 2) les TF évoluent de manière linéaire avec les gradients. La figure 3 illustre le fonctionnement de l'algorithme. Dans cet exemple, l'ensemble des variables d'état augmente d'une année sur l'autre, entraînant la dérive des TF de la végétation selon le cheminement représenté.

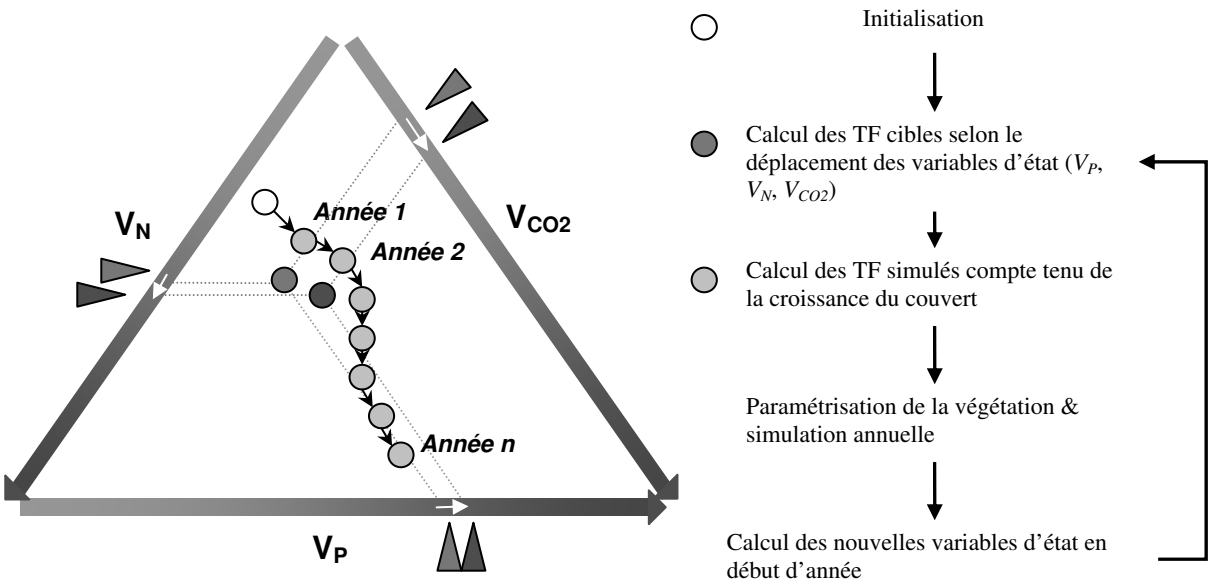


Fig. 3. Schéma conceptuel de la dérive annuelle des traits en réponse aux facteurs environnementaux et de gestion (la flèche blanche indique la modification des variables environnementales de l'année 1 à l'année 2).

Pour l'instant, la réponse des traits végétaux au bilan hydrique n'est pas encore calibrée. Des données complémentaires (De Bello et al., 2005), et une base de données internationale (TRY, http://www.try-db.org/index.php?n=Site.Database) sont en cours d'analyse.

Dans cet article, nous ne présentons de résultats que pour deux de ces traits, à savoir la surface spécifique maximale (SLA_{max}) et la teneur en azote total dans la plante (N_{plant}).

2.4. Simulations

2.4.1. Dynamique des légumineuses

Afin de tester les équations introduites, nous avons simulé avec PaSim la dynamique des légumineuses pour le dispositif FACE (Free Air CO_2 Enrichment ou enrichissement de la concentration en CO_2 atmosphérique à l'air libre) situé en Suisse, à Eschikon (8°41'E, 47°27'N, 550 m) près de Zurich. Le site se caractérise par un climat tempéré, avec des précipitations annuelles moyennes de 1090 mm et une température moyenne de l'air de 8.3°C. Le sol est un eutric cambisol, riche en P, K et Mg, et constitué de 37%, 34% and 29% de sable, limon et argile, respectivement. Cette expérimentation offre un suivi de 10 ans (1993-2002) de la fraction de légumineuses dans une association *Lolium perenne* L. cv. Bastion – *Trifolium respens* cv. Milkonova, sous enrichissement en CO_2 (600 ppm), comparativement à un témoin (360 ppm). L'enrichissement a lieu de jour, de mars à novembre et sous condition de températures supérieures à 5°C. Les parcelles expérimentales sont fauchées 5 fois par an (12/05, 20/06, 22/07, 25/08, 20/10) à une hauteur de 5 cm et reçoivent 140 ou 560 kg N ha^{-1}

an^{-1} (traitements notés N+ et N-, respectivement) appliqué sous forme d'ammonitrate liquide et fractionné entre les différentes repousses dans les proportions suivantes 30, 20, 20, 15, 15%. L'ensemble des parcelles expérimentales a également reçu 55 kg P ha^{-1} an^{-1} et 241 kg K ha^{-1} an^{-1}, afin de s'assurer que le manque d'un de ces nutriments ne limite la croissance du couvert. Partant d'une mise à l'équilibre de la matière organique du sol avec le climat et la gestion des années 1990, cette expérience a été simulée sur l'ensemble des 10 années. Seuls les résultats des années 1998 et 1999 sont présentés, à titre d'exemple. Afin d'évaluer les formalismes introduits, nous avons comparé les simulations avec une fraction de légumineuses constante ou dynamique, initialisée dans les deux cas avec les premières observations disponibles en 1993. Dans le cas d'une proportion de légumineuses variable, le modèle simule une dynamique continue d'une année sur l'autre.

2.4.2. Dynamique des traits fonctionnels végétaux

Afin de tester notre algorithme de dérive des TF, nous avons tout d'abord analysé la réponse du modèle à un changement de gestion (fauches, pâturage, fertilisation N) sans modification du climat, puis la réponse au changement climatique sans modification de la gestion. Dans les deux cas, nous avons paramétré la végétation en initialisant chaque TF à sa valeur actuelle pour les prairies permanentes multispécifiques dans le modèle, puis en le laissant dériver durant 10 ans vers la valeur d'équilibre correspondant au TF cible.

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

Ces simulations ont été réalisées en fixant la composition de l'atmosphère et le climat (concentration atmosphérique en CO_2 fixée à 380 ppm, année climatique 2002 répétée en boucle). L'effet du climat n'intervient donc pas ici sur la dérive des traits. Elles ont été effectuées en deux sites expérimentaux, l'un situé en Suisse et fauché : Oensingen (47°17'N, 07°44'E, 450 m), l'autre situé en France et pâturé: Laqueuille (45°38'N, 02°44'E, 1040m, France). Le modèle PaSim a été évalué sur ces deux sites lors d'un travail antérieur (Vuichard et al., 2007a).

Chacun de ces deux sites offre un exemple de gestion extensive (fertilisation N et exploitation par la fauche ou le pâturage faibles) et intensive (Tab. 3). Nous avons testé l'effet d'un changement de la gestion, en comparant la végétation en équilibre avec la gestion intensive (V_P et V_N faibles) ou extensive (V_P et V_N élevés) du site en 2002, puis la végétation hors équilibre lors du passage d'une gestion extensive à une gestion intensive et inversement.

Site	Gestion	Fauche (F), Pâture (P)	Chargement (UGB.ha-1)	Nombre de fauches par an	Fertilisation (kg N ha-1)	Légumineuses (%)
Laqueuille	ext.	P	0.98	-	-	12
	int.	P	1.63	-	174	15
Oensingen	ext.	F	-	3	39	25
	int.	F	-	4	111	25

Tab. 3 Description des sites expérimentaux simulés pour l'évaluation de l'algorithme de dérive des traits fonctionnels de la communauté en réponse au climat et à la gestion. Les chiffres indiqués correspondent à des moyennes annuelles sur 6 années de mesures.

2.4.2.2. Dérive des traits sous l'effet du changement climatique

Nous avons simulé le changement climatique à Colmar (48°04'N, 07°20'E, 202m) et Toulouse (43°33'N, 01°29'E, 150m) de 1950 à 2100, pour une prairie permanente, fauchée au printemps et pâturée une quinzaine de jours en été et à l'automne (0.8 UGB ha^{-1}), non fertilisée et comportant initialement 20% de légumineuses. Nous avons comparé une gestion théorique constante i) sans changement climatique (simulation en boucle sur l'année 1950) ou ii) avec changement climatique, en forçant le modèle avec le scénario d'émission A1B (Nakicenovic et al., 2000) issu du modèle ARPEGE-climat du centre national de recherches météorologiques de météo France et régionalisé à l'aide de la méthode dynamique quantile quantile (Déqué et al., 2007). Dans ce scénario, la concentration en CO_2 évolue de 310 ppm en 1950 à plus de 700 ppm à la fin du 21ème siècle et la température moyenne annuelle augmente d'environ 3°C d'ici à la fin du siècle.

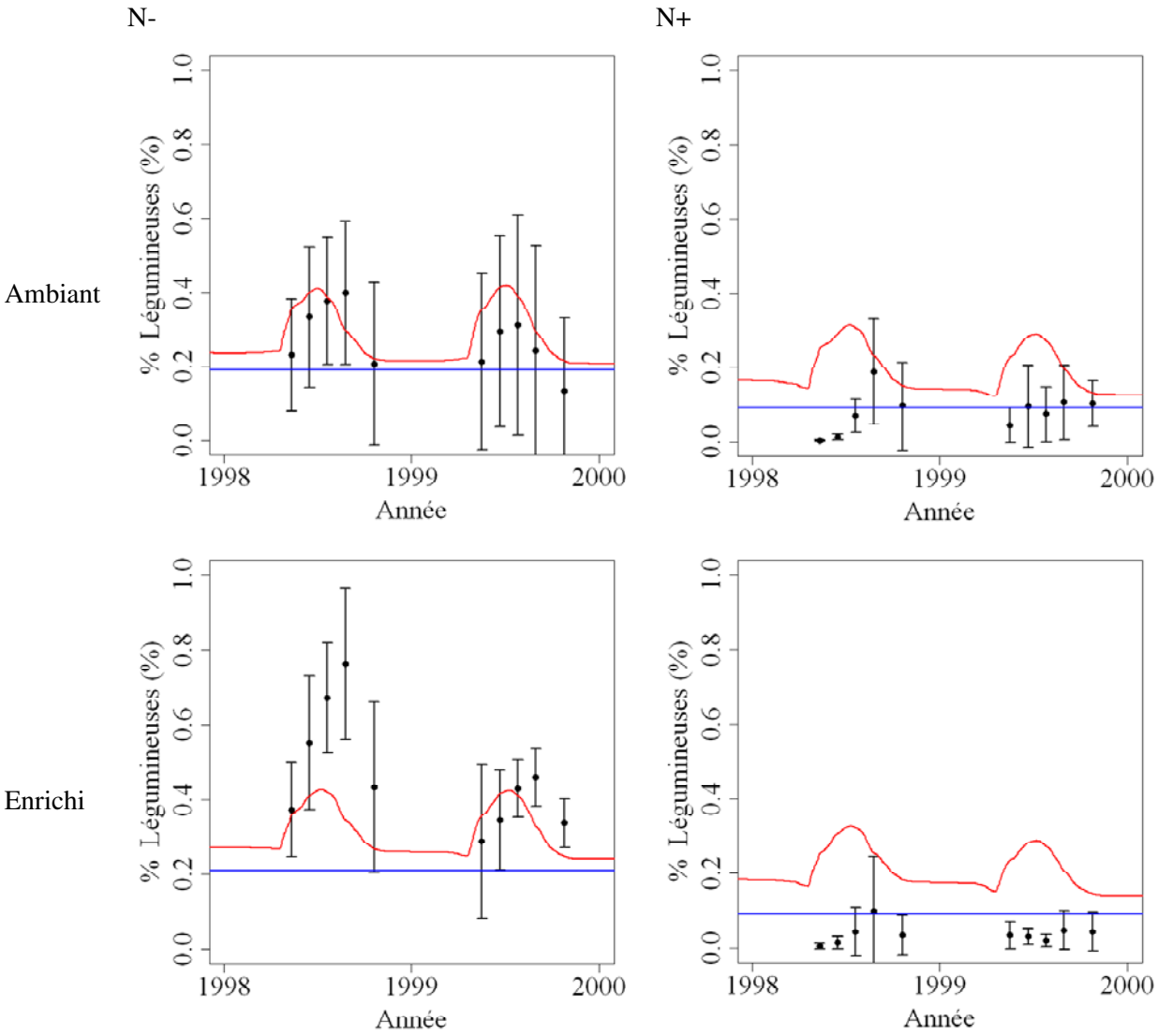


Fig. 4. Comparaison de la simulation de PaSim (traits) aux mesures (points) de la fraction de légumineuses à Eschikon (Suisse), en 1998 et 1999, pour une concentration en CO_2 ambiante ou enrichie et pour une fertilisation annuelle de 140 ou 560 kg N ha^{-1} (traitements N- et N+, respectivement). Les simulations avec une fraction de légumineuses constante ou dynamique correspondent respectivement à la ligne bleue et à la courbe en rouge. Les barres d'erreur correspondent aux écart-types sur les mesures (3 mesures par date).

3. Résultats

3.1. Dynamique des légumineuses

La dynamique simulée permet de reproduire le *timing* du pic de légumineuses observé en été à Eschikon pour les deux années 1998 et 1999. En revanche, la dynamique et l'amplitude de ce pic reste relativement identiques quels que soient le degré de fertilisation N et de concentration atmosphérique en CO_2. Ainsi, PaSim ne permet pas toujours de reproduire l'augmentation de la fraction de légumineuses liée à la conjugaison d'une fertilisation N modérée (traitement N-) et d'un enrichissement de la concentration en CO_2 (600ppm). De manière générale, sous enrichissement en CO_2, le modèle a tendance à surestimer la teneur en N total du couvert, la biomasse étant en revanche en général correctement simulée. PaSim ne permet pas non plus de reproduire la baisse de la fraction de légumineuses liée à une fertilisation N très élevée (traitement N+) (Appendix A.Fig. A.1). Comparativement à l'utilisation d'une fraction de légumineuses constante au cours de la simulation, l'introduction d'une dynamique des légumineuses ne permet pas en l'état de gagner en fiabilité dans la prévision de la fixation symbiotique d'azote (BNF) et de la production fourragère (Tab. A.1).

3.2. Dynamique des traits fonctionnels végétaux

3.2.1. Dérive des traits sous effet d'un changement de gestion

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

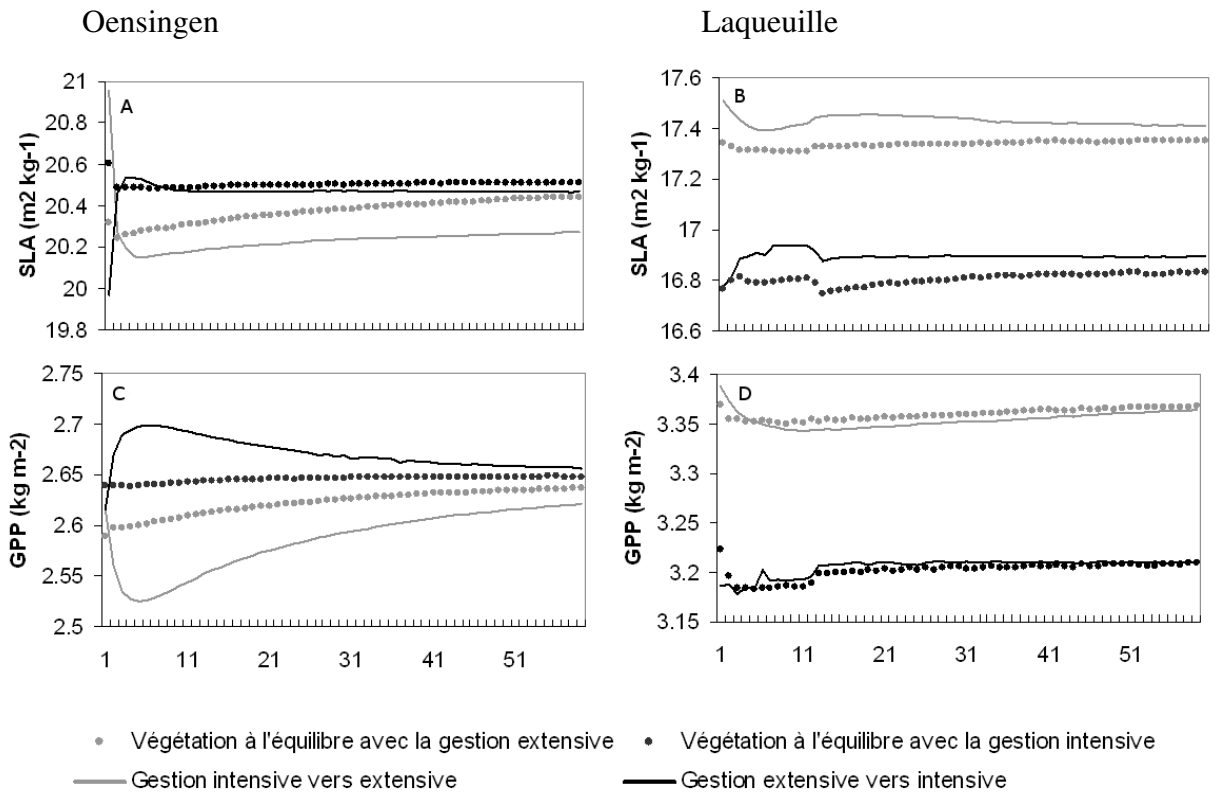
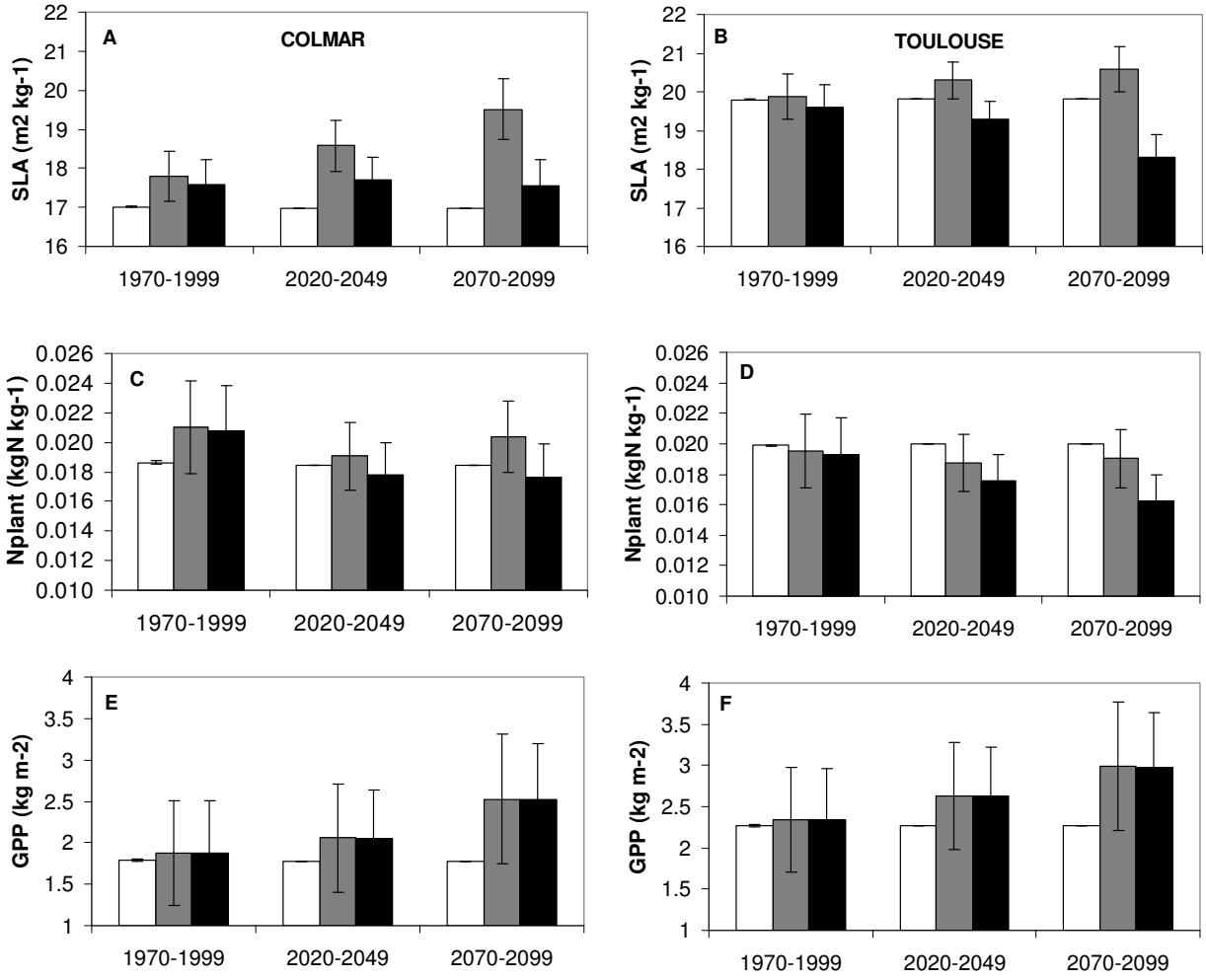


Fig. 5. Effet d'un changement de gestion sur : A,B) la surface spécifique (SLA) ; C,D) la production primaire brute (GPP). Comparaison des sites d'Oensingen (prairies fauchées, Suisse) et de Laqueuille (prairies pâturées, France).

3.2.2. Dérive des traits sous effet du changement climatique

Les effets du changement climatique, avec ou sans dérive des traits, sont comparés à une simulation témoin sans effet du climat (Fig. 6). Pour l'instant, seul l'effet de l'augmentation de la concentration atmosphérique en CO_2 (V_{CO2}) est pris en compte (gestion constante) pour la dérive des traits fonctionnels (SLA_{max} et $N_{tot,max}$).

Sans dérive des TF (Fig. 6 A-D), la *SLA* et la teneur en azote totale du couvert (N_{tot}) augmentent au cours de la période simulée (1950 à 2100). Ces évolutions ne correspondent pas à certaines expériences d'enrichissement en CO_2 à l'air libre (Teyssonneyre et al., 2002 ; Picon-Cochard et al., 2004) qui ont montré que les valeurs de ces traits diminuaient avec l'augmentation du CO_2. Inversement, avec dérive des traits, on retrouve les conclusions de ces expériences, à savoir des réductions de la teneur en azote du couvert et de la *SLA* (ou pas de variation de cette dernière selon les expériences).



Légende:

□ Run témoin sans effet du climat

■ Effet du changement climatique sans dérive des traits

■ Effet du changement climatique avec dérive des traits

Fig. 6. Effet du changement climatique sur A,B) la surface spécifique (SLA), C,D) la teneur en azote totale du couvert (N_{plant}) et E,F) la production primaire brute (GPP) de l'écosystème, moyennés sur les trois périodes représentatives du passé proche (1970-1099), du futur proche (2020-2049) et du futur lointain (2070-2099), à Colmar et à Toulouse.

Le changement climatique augmente la GPP, du fait de l'enrichissement en CO_2 de l'atmosphère (Fig. 6 E-F). La dérive des traits a peu d'effet sur la GPP, vraisemblablement car les baisses de la teneur en azote et de la SLA sont compensées par une augmentation de la capacité photosynthétique, en accord avec les observations (Ainsworth et al., 2007).

4. Discussion

4.1. Originalité et intérêts de la démarche

Ce chapitre propose une démarche originale et innovante de prise en compte du rôle de la dynamique de la diversité fonctionnelle végétale dans un modèle mécaniste d'écosystème. L'approche retenue est suffisamment simple et générique pour être utilisée dans d'autres modèles, y compris à des échelles plus larges, utilisant des modèles globaux de biosphère tels que ORCHIDEE (Krinner et al., 2005) ou LPJ (Sitch et al., 2003). A notre connaissance, aucune démarche de ce type n'a encore été proposée. Contrairement aux modèles semi-empiriques, relativement simples, s'appuyant sur une typologie des prairies et développés afin de raisonner les pratiques agricoles en fonction d'un objectif de production (Viegas et al., 2005; Jouven et al., 2006 ; Duru et al., 2009 ; Merot et al., 2008), PaSim est un modèle mécaniste complexe permettant de simuler, outre la production, le bilan de gaz à effet de serre (à partir des flux de CO_2, CH_4 et N_2O), la séquestration de carbone, le bilan hydrique et le lessivage des nitrates par les prairies, en interaction avec les conditions climatiques et les pratiques agricoles.

L'utilisation des paramètres de ce modèle en tant que traits fonctionnels de réponse et d'effet de la communauté végétale aux variations du milieu permet de simuler, de manière implicite, les interactions de la dynamique de la biodiversité avec les impacts du changement climatique. Plus précisément, cette démarche permet de simuler le rôle de la diversité végétale pour les services écologiques (régulation du bilan hydrique, séquestration de C) et agronomiques (production fourragère, production de viande et de lait) de la prairie, dans un environnement changeant. La dynamique des traits est modifiée à la fois par la gestion (fertilisation N, fauche, pâturage) et par le climat (CO_2, confort hydrique). Les deux types d'effet (direct et indirect) du changement climatique sur le fonctionnement des écosystèmes prairiaux peuvent désormais être simulés.

De plus, le modèle permet de modéliser les variations de la proportion de légumineuses dans le couvert, en tenant compte de l'effet de compétition pour la lumière entre plantes fixatrices et non fixatrices d'azote. L'utilisation d'un modèle phénoménologique tel que proposé par Thornley (2001) présente donc une réelle utilité pour les modèles de communautés végétales, car permettant de reproduire avec vraisemblance la dynamique de la fraction de légumineuses observée, sans nécessité d'une modélisation explicite de deux individus moyens représentatifs des plantes fixatrices et non fixatrices de l'azote atmosphérique de l'air, tel que c'est le cas

dans le modèle PROGRASS développé par Lazzarotto et al. (2009). Cependant, notre approche de modélisation des interactions de la diversité fonctionnelle avec la gestion et les conditions climatiques utilise des hypothèses simplificatrices qui doivent être discutées.

4.2. Validité de la démarche

4.2.1. Variation du taux de légumineuses et fixation symbiotique d'azote

Soussana et Tallec (2009) ont récemment fait la synthèse des mécanismes écophysiologiques et des interactions écologiques susceptibles de contraindre la fixation symbiotique d'azote atmosphérique (*BNF*) dans les systèmes prairiaux. L'équilibre entre *NFP* et *NNFP* est le facteur principal de variation de la *BNF*. Cet équilibre est soumis à la fois à une cyclicité temporelle entre années (Loiseau et al., 2001) et à des fluctuations spatiales à l'échelle du patch de végétation. Outre la fraction de légumineuses, une large gamme de facteurs abiotiques (température, sécheresse, N, P, K, S, pH et salinité du sol) peuvent être considérés comme potentiellement limitant (Zahran, 1999 ; Høgh-Jensen et al., 2002 ; Soussana et Tallec, 2009). Parmi ces facteurs, la disponibilité en N, P et S et le déficit hydrique agissent à la fois de manière directe sur la *BNF* en modulant la nodulation des rhizobiums et leur activité (activité de la nitrogénase limitée en situation de diminution de la perméabilité du O_2 ou de l'accumulation d'aminoacides et d'uréides), et de manière indirecte en affectant la demande en azote de la plante et par conséquent la *BNF* (Soussana et Tallec, 2009).

Les équations introduites afin de simuler la dynamique des légumineuses ne considèrent pas i) la possibilité de l'existence d'une cyclicité temporelle et d'une hétérogénéité spatiale du contenu en légumineuses (du fait de la nature même du modèle), ii) la possibilité d'une mortalité des bourgeons de légumineuses en conditions d'ombrage, ainsi que iii) l'ensemble les processus physiologiques, morphologiques et plastiques à l'origine de la coexistence des populations de graminées et de légumineuses. L'inhibition de la *BNF* sous l'effet d'un apport d'azote minéral, du stress hydrique ou de conditions thermiques non optimales est bien représentée par le modèle. En revanche, l'effet des autres facteurs abiotiques (P, K, S, pH et salinité du sol) ainsi que ii) les processus écophysiogiques et rétroactions *via* la demande en N du couvert ne sont pas tous modélisés. Une autre limite concerne le fait que la variation du taux de légumineuses simulée par le modèle n'affecte pas la valeur des traits moyens de la communauté. Il s'agit d'une approximation, les traits de morphologie et de composition chimique des légumineuses prairiales étant différents de ceux des graminées (Soussana et Oliveira-Machado, 2000).

4.2.2. Dérive des traits

L'algorithme de dérive des traits ne simule que les changements des traits moyens de la communauté. Il ne permet donc pas d'intégrer les effets liés à la diversité intra et interspécifique, et donc de représenter dans son intégralité le rôle fonctionnel de la diversité végétale. En effet, les processus interspécifiques que sont : (i) la compétition en milieux hétérogènes, comme peut l'être une prairie, (ii) la complémentarité (dans l'espace ou dans le temps de l'acquisition des ressources par les espèces en mélange) (Gross et al., 2007) et (iii) la facilitation (la présence d'une espèce augmente la niche effective d'une autre espèce, par exemple en augmentant la ressource en nutriments) (Bruno et al., 2003), participent au fonctionnement de l'écosystème en interaction avec la gestion et le climat. De plus, Albert et al., (2010) et Pontes et al. (2010) ont montré qu'il existait une grande variabilité intraspécifique de la réponse des traits fonctionnels d'une espèce à des gradients environnementaux. Cette variabilité intraspécifique jouerait un rôle considérable dans la réponse des traits fonctionnels à des variations du milieu, à l'échelle de la communauté végétale (Jung et al., 2010). La prise en compte des effets liés à la diversité interspécifique supposerait de pouvoir également prédire : d'une part, les effets des gradients sur la diversité fonctionnelle des traits et, d'autre part, les effets de cette diversité fonctionnelle sur les processus simulés. Par ailleurs, les interactions entre gradients d'environnement et de gestion ne sont pas prises en compte. De telles interactions pourraient être ajoutées à l'algorithme décrit Figure 4, mais les données correspondantes ne sont pas encore disponibles. En outre, l'existence de réponses non linéaires des traits fonctionnels à l'échelle de la communauté à des gradients environnementaux a été montrée (Saatkamp et al., 2010). L'hypothèse d'une linéarité de la réponse des traits fonctionnels aux facteurs du milieu est donc vraisemblablement au moins en partie fausse et doit être intégrée dans les incertitudes liées à la modélisation des interactions entre la diversité végétale et le changement climatique. Cet algorithme doit encore être complété en introduisant les effets du gradient de disponibilité en eau, qui constitue une dimension clé du changement climatique.

De manière générale, ce travail a permis de mettre en évidence les incertitudes actuelles concernant les réponses des traits des communautés à des gradients multiples. Le paramétrage de l'algorithme développé nécessite des données sur les relations à l'équilibre entre gradients environnementaux et traits agrégés des communautés prairiales. La stabilité de ces relations entre sites a rarement été documentée de manière précise dans la littérature, bien qu'elle ait été argumentée pour développer des méthodes appliquées de gestion des prairies (Cruz et al.,

2002 ; Ansquer et al., 2004). La poursuite des travaux expérimentaux dans ce domaine devrait permettre de mieux évaluer la précision et la robustesse des relations traits-gradients et de la pondération des gradients utilisés. Enfin, le recours à une calibration bayésienne pourrait être utile, afin de réduire les écarts aux données observées ainsi que les incertitudes dans l'espace des paramètres.

4.3. Evaluation de la démarche et perspectives

4.3.1. Variation du taux de légumineuses et fixation symbiotique d'azote

Une première évaluation des formalismes introduits a permis de mettre en lumière certaines des limites au modèle proposé. La simulation de la dynamique annuelle des légumineuses s'est révélée en effet peu sensible aux variations de la fertilisation N et de la concentration atmosphérique en CO_2. A la lumière de la section précédente, plusieurs hypothèses peuvent être avancées pour expliquer ce défaut de réponse du modèle aux facteurs environnementaux: i) le ratio C:N (substrats) du couvert, tel que simulé par PaSim, n'est pas suffisant pour capturer la réponse des légumineuses aux variations du milieu, ii) la non prise en compte d'un taux critique d'absorption de l'azote minéral par le couvert tel que proposé par Devienne-Baret (2000), afin de tenir compte du déclin de la teneur en N dans le couvert pendant la croissance de couverts denses (Lemaire et al., 2008), et particulièrement sous concentration atmosphérique en CO_2 élevée (Soussana et al., 1996 ; Zanetti et al., 1997), pourrait en être en partie la cause, iii) la non représentation de l'ensemble des processus écophysiologiques et des rétroactions associées sur la fraction de légumineuses et la fixation symbiotique d'azote (Soussana et Tallec, 2009), iv) la nature même du modèle PaSim (échelle communauté), qui contrairement à d'autres modèles individus centrés (Soussana et al., 2008 ; Maire et al., 2009) ne permet pas de simuler ni les processus aux échelles de l'espèce et de la population (pas d'hétérogénéité spatiale du couvert) ni les mécanismes de morphogénèse et d'interaction entre espèces (compétitions, facilitation etc.) ; l'intégration de la dynamique des traits fonctionnels de la végétation pourrait permettre d'améliorer la qualité de la simulation de la fraction de légumineuses, en autorisant notamment la teneur en azote du couvert à dériver vers des valeurs plus faibles sous l'effet de l'enrichissement en CO_2.

Plusieurs pistes sont envisagées afin d'améliorer la qualité des simulations, à savoir: i) la prise en compte d'un taux critique d'absorption de l'azote minéral tel que proposé par Devienne-Baret (2000) correspondant au taux minimal d'absorption de l'azote minéral permettant de maximiser la biomasse sur pied, ii) l'introduction de l'effet des stress hydrique et thermique

sur la fraction de légumineuses (Zahran, 1999) , iii) la confrontation des équations à d'autres jeux de données expérimentales, iv) éventuellement la modulation de la valeur du paramètre K_{CN} par les concentrations atmosphériques en CO_2 et par la teneur en N du sol sur le principe des équations introduites pour tenir compte de l'effet d'ombrage, et enfin iv) le retour à des équations plus simples. Ces hypothèses seront testées une à une, afin d'arriver à une représentation la plus parcimonieuse possible de la dynamique des légumineuses.

4.3.2. Dérive des traits

La dynamique des traits fonctionnels en réponse au climat et à la gestion a permis de retrouver les résultats mis en évidence expérimentalement pour deux des traits fonctionnels clés étudiés, montrant l'utilité de prendre en compte la dynamique de la diversité fonctionnelle dans la prévision des impacts et des adaptations du changement climatique. Néanmoins, le paramétrage de l'algorithme doit encore être évalué et validé plus largement en exploitant notamment la base de données (TRY, http://www.try-db.org/index.php?n=Site.Database). Peu de données sont disponibles pour le paramétrage du gradient hydrique. Volaire et al., (2009) ont fait la synthèse des stratégies développées par les espèces méditerranéennes pour survivre face à des épisodes de sécheresse répétés incluant l'existence d'un délai ou d'une tolérance des méristèmes à la déshydration ainsi que la possibilité d'une entrée en dormance estivale. La modélisation de ces stratégies pourrait reposer sur quelques traits fonctionnels, à savoir : la profondeur potentielle des racines (associée avec le délai à la déshydration des tissus), la sénescence aérienne au printemps (associée avec la dormance estivale) et le maintien de la teneur en eau des tissus ainsi que les réserves C (associés avec la tolérance à la déshydration) (Volaire, 2008). La capacité des espèces dites « traçantes » à développer des stolons et des rhizomes a également été identifiée comme un TF d'intérêt pour la modélisation de la résilience des couverts prairiaux soumis à la sécheresse (Jouany et al., 2009).

Le paramétrage de PaSim pour les types de fonctionnels « A, B, C, D » définis par Cruz et al. (2002) est désormais relativement bien abouti. En revanche, si ce paramétrage a été validé en conditions actuelles où les graminées sont effectivement le plus souvent dominantes, on peut le remettre en question pour l'avenir dans la mesure où les légumineuses et autres dicotylédones auront vraisemblablement plus de poids sur l'établissement de la valeur des traits à l'échelle de la communauté (Teyssonneyre et al., 2002a ; Picon-Cochard et al., 2004). Si on envisageait d'utiliser plus largement cette méthode pour paramétrer la réponse des traits à la perturbation et à l'azote, il faudrait par conséquent aussi pouvoir paramétrer les traits des

légumineuses et des dicotylédones prairiales. L'effet de la dynamique des légumineuses sur la valeur des traits fonctionnels (TF) de la communauté prairiale pourrait être ajouté à condition de pondérer les traits calculés par l'algorithme par la proportion de légumineuses moyenne sur l'année simulée par le modèle. Sous climat tempéré, le trèfle blanc est la légumineuse majoritaire des couverts plurispécifiques (Schwinning and Parsons, 1996b) et pourrait être utilisée comme plante modèle pour le paramétrage des traits des légumineuses. Toutefois, l'algorithme devrait aussi calculer les traits des dicotylédones non fixatrices. Au delà, la distinction des traits liés à la digestibilité, entre *NFP* et *NNFP*, permettait de simuler l'impact d'une préférence alimentaire des herbivores pour les légumineuses (Parsons et al., 1994 ; Baumont et al., 1996) dans la modélisation de la sélection alimentaire.

L'intégration d'une dérive des traits dans PaSim devrait permettre, une fois complétée et validée, de modéliser le poids de la diversité fonctionnelle dans la prédiction des impacts potentiels du changement climatique et des adaptations.

5. Conclusion

Même si les résultats présentés restent exploratoires et doivent être affinés, complétés et évalués plus largement, ce travail de modélisation montre la nécessité de tenir compte du rôle de la diversité fonctionnelle dans la modélisation des impacts du changement climatique sur les prairies et des adaptations de la gestion des systèmes d'élevage. La prise en compte de la dynamique de la diversité végétale sous effet du climat et de la gestion doit permettre de préciser la vraisemblance de la prédiction des impacts et des adaptations des écosystèmes prairiaux sous l'effet du changement climatique.

Les perspectives de ce travail concernent la simulation des impacts du changement climatique sur les écosystèmes prairiaux à l'échelle de la France, avec prise en compte du rôle de la diversité fonctionnelle. L'objectif final étant de quantifier dans quelle mesure la diversité fonctionnelle est en mesure de jouer dans la prédiction des impacts des changements climatiques sur les écosystèmes prairiaux et des adaptations de la gestion des systèmes d'élevage. La détermination des effets à long terme des interactions entre dynamique de la biodiversité, processus écosystémiques et facteurs abiotiques demeure toutefois un challenge pour la recherche et des données expérimentales complémentaires sont requises pour pouvoir calibrer et évaluer les modèles utilisés.

Remerciements

Les auteurs tiennent à remercier P. Calanca, P. Lazzarotto et J. Fuhrer pour avoir fourni et collaboré à l'exploitation des données expérimentales du dispositif FACE d'Eschikon pour l'évaluation de ce travail, et spécialement Pierluigi Calanca pour son accueil chaleureux à l'ETH de Zurich. Merci également à F. Louault pour ses discussions et pour avoir accepté de contribuer à la base de données TRY.

Références

Ackerly, D.,D., 2004a. Functional strategies of chaparral shrubs in relation to seasonal water deficit and disturbance. Ecol. Monogr., 74, 25–44.

Ackerly, D.,D., 2004b. Adaptation, niche conservatism, and convergence: Comparative studies of leaf evolution in the California chaparral. Am. Nat., 163, 654–671.

Ainsworth, E.A., and Rogers, A., 2007. The response of photosynthesis and stomatal conductance to rising [CO_2]: mechanisms and environmental interactions. Plant Cell Environ., 30, 258–270.

Albert, C.H., Tuiller, W., Yoccoz, N.G. Soudant, A., Boucher, F., Boucher, F., Saccone, P. and Lavorel, S., 2010. Intraspecific functional variability: extent, structure and sources of variation. J. Ecol., 98, 604-613.

Al Haj Khaled, R., Duru, M., Theau, J.P., Plantureux, S. and Cruz, P., 2005. Variation in leaf traits through seasons and N-availability levels and its consequences for ranking grassland species. J. Veg. Sci., 16, 391–398.

Allard, V., Newton P.C.D., Lieffering, M., Soussana, J.-F., Carran, R.A. and Matthew C., 2005. Increased quantity and quality of coarse soil organic matter fraction at elevated CO_2 in a grazed grassland are a consequence of enhanced root growth rate and turnover. Plant Soil, 276, 49–60.

Ansquer, P., Theau, J.P., Cruz P., Viegas J., Al Haj Khaled R. and Duru M., 2004. Caractérisation de la diversité fonctionnelle des prairies à flore complexe. Vers la construction d'outils de gestion. Fourrages, 179, 353–368.

Araujo, M.B., and Guisan, A., 2006. Five (or so) challenges for species distribution modelling. J. Biogeogr., 33, 1677–1688.

Arnone, J.A., Zaller, J.G., Spehn, E.M., Niklaus, P.A., Wells, C.E. and Körner, C., 2000. Dynamics of root systems in native grasslands: effects of elevated atmospheric CO_2. New Phytol., 147, 73–85.

Baumont, R., 1996. Palatability and feeding behaviour in ruminants. A review. Annales de Zootechnie, 45, 385–400.

Bruno, J.F., Stachowicz, J.J. and Bertness, M.D., 2003. Inclusion of facilitation into theory. Trends Ecol. Evol., 18, 119–125.

Cardinale, B.J., Wrigh, J.P., Cadotte, M.W., Carroll, I.T., Hector, A., Srivastava, D.S., Loreau, M. and Weis, J.J., 2007. Impacts of plant diversity on biomass production increase through time because of species complementarity. P. Natl Acad. Sci. USA, 104, 18123–18128.

Casella, E. and Soussana, J-F., 1997. Long-term effect of CO_2 enrichment and temperature increase on the carbon balance of a temperate grass sward. J. Exp. Bot., 48, 1309–1321.

Crush, J.R., Waller, J.E. and Care, D.A., 2005. Root distribution and nitrate interception in eleven temperate forage grasses. Grass Forage Sci., 60, 385–392.

Cruz P., Duru, M., Therond, O., Theau, J.P., Ducourtieux, C., Jouany, C., Al Haj Khaled, R. and Ansquer, P., 2002, Une nouvelle approche pour caractériser les prairies et leur valeur d'usage. Fourrages, 172, 335–354.

Diaz, S., Lavorel, S., de Bello, F., Quétier, F., Grigulis, K. and Robson, T.M., 2007. Incorporating plant functional diversity effects in ecosystem service assessments. P. Natl Acad. Sci. USA , 104, 20684–20689.

De Bello, F., Leps, J. and Sebastia, M.T., 2005. Predictive value of plant traits to grazing along a climatic gradient in the Mediterranean. J. Appl. Ecol., 42, 824–833.

De Bello, F., Lavorel, S., Diaz, S., Harrington, R., Cornelissen, J.H.C., Bardgett, R.D., Berg, M.P, Cipriotti, P., Feld, C.K., Hering, D., da Silva, P.M,, Potts, S.G., Sandin, L., Sousa, J.P., Storkey, J., Wardle, D.A. and Harrison, P.A., 2010. Towards an assessment of multiple ecosystem processes and services via functional traits. Biodivers. Conserv., doi:10.1007/s10531-010-9850-9.

Déqué, M., Rowell, D.P., Lüthi, D., Giorgi, F., Christensen, J.H., Rockel, B., Jacob, D., Kjellström, E., de Castro, M. and van den Hurk, B., 2007. An intercomparison of regional climate simulations for Europe: assessing uncertainties in model projections. Climatic Change, 81, 53-70.

Devienne-Barret, F., Justes, E., Machet, J.M. and Mary, B., 2000. Integrated control of nitrate uptake by crop growth rate and soil nitrate availability under field conditions. Ann. Bot. 86, 995–1005.

Duru, M., Adam, M., Cruz, P., Martin, G., Ansquer, P., Ducourtieux, C., Jouany, C., Theau, J.P. and Viegas, J., 2009. Modelling above-ground herbage mass for a wide range of grassland community types. Ecol. Model., 220, 209–225.

Farruggia, A., Theau, J.-P., Louault, F. and Dumont, B., 2008. Comparison of tools for the characterization of the flora in order to diagnose the effect of types of management on the vegetation dynamics of permanent pastures. Fourrages, 195, 301–314.

Faurié, O., Soussana, J.-F. and Sinoquet, H., 1996. Radiation interception, partitioning and use in grass-clover mixtures. Ann. Bot., 77, 35–45.

Fitter A.H., Graves, J.D., Wolfenden, J., Self, G.K., Brown, T.K., Bogie, D. and Mansfield, TA., 1997. Root production and turnover and carbon budgets of two contrasting grasslands under ambient and elevated atmospheric carbon dioxide concentrations. New Phytol., 137, 247–255.

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

Gross, N., Sudings, K.N., lavorel, S. and Roumet, C., 2007. Complementarity as a mechanism of coexistence between functional groups of grasses. J. Ecol., 95, 1296–1305.

Gross, N., Bloor, J.M.G., Louault, F., Maire, V. and Soussana, J.-F, 2009. Effects of land-use change on productivity depend on small-scale plant species diversity. Basic Appl. Ecol., 10, 687–696.

Guisan, A. and Thuiller, W., 2005. Predicting species distribution: offering more than simple habitat models. Ecol. Lett., 8, 993–1009.

Harmens, H., Williams, P.D., Peters, S.L., Bambrick, M.T., Hopkins, A. and Ashenden, T. W., 2004. Impacts of elevated atmospheric CO_2 and temperature on plant community structure of a temperate grassland are modulated by cutting frequency. Grass Forage Sci., 59, 144–156.

Hartwig, U.A., Lüscher, A., Daepp, M., Blum, H., Soussana, J.F. and Nösberger, J., 2000. Due to symbiotic N_2 fixation, five years of elevated atmospheric pCO_2 had no effect on litter N concentration in a fertile grassland ecosystem. Plant Soil, 224, 43–50.

Hector, A., Schmid, B., Beierkuhnlein, C., Caldeira, M.C., Diemer, M., Dimitrakopoulos, P.G., Finn, J.A., Freitas, H., Giller, P.S., Good, J., Harris, R., Hogberg, P., Huss-Danell, K., Joshi, J., Jumpponen, A., Korner, C., Leadley, P.W., Loreau, M., Minns, A., Mulder, C.P.H., O'Donovan, G., Otway, S.J., Pereira, J.S., Prinz, A., Read, D.J., Scherer-Lorenzen,

M., Schulze, E.D., Siamantziouras, A.S.D., Spehn, E.M., Terry, A.C., Troumbis, A.Y., Woodward, F.I., Yachi, S. and Lawton, J.H., 1999. Plant diversity and productivity experiments in European grasslands. Science, 286, 1123–1127.

Høgh-Jensen, H., Schjoerring, J.K. and Soussana, J.-F., 2002. The influence of phosphorus deficiency on growth and nitrogen fixation of white clover plants. Ann. Bot., 90, 745–753.

Hooper, D.U., Chapin, F.S., Ewel, J.J., Hector, A., Inchausti, P., Lavorel, S. Lawton, J.H., Lodge, D.M., Loreau, M., Naeem, S., Schmid, B., Setala, H., Symstad, A.J., Vandermeer, J., Wardle, D.A., 2005. Effects of biodiversity on ecosystem functioning: a consensus of current knowledge. Ecol. Monogr., 75, 3–35.

Huyghe C., 2009. La multifonctionnalité des prairies. II- Conciliation des fonctions de production et de préservation de l'environnement. Cahiers Agricultures, 18, 7–16.

Jouany C., Theau, J.P., Duru, M., Hazard, L. and Cruz, P., 2008. Which lessons from studies on permanent pastures are to be made use of for the sowing and the management of multi-specific pastures? Fourrages, 195, 287–300.

Jouany, C., Cruz, P., Duru, M., Stroia, C. and Theau J.-P., 2009. Variability if the response of a natural pasture to water and temperature stresses. Fourrages, 197, 85–88.

Jouven, M., Carrère, P. and Baumont, R., 2006. Model predicting dynamics of biomass, structure and digestibility of herbage in managed permanent pastures. 1. Model description. Grass Forage Sci., 61, 112–124.

Jung, V., Violle, C., Mondy, C., Hoffmann, L. and Muller, S., 2010. Intraspecific variability and trait-based community assembly. J. Ecol., 98, 1134-1140.

Klein, J.A., Harte, J. and Zhao, X.Q., 2005. Dynamic and complex microclimate responses to warming and grazing manipulations. Global Change Biol., 11, 1440–1451.

Klumpp, K., Soussana, J.-F. and Falcimagne, R., 2007a. Effects of past and current disturbance on carbon cycling in grassland mesocosms. Agr., Ecosyst. Environ., 121, 59–73.

Klumpp, K., Soussana, J.-F. and Falcimagne, R., 2007b. Long-term steady state 13C labeling to investigate carbon turnover in plant soil systems. Biogeosciences, 4, 385–394.

Klumpp, K. and Soussana, J.-F., 2009. Using functional traits to predict grassland ecosystem change: a mathematical test of the response-and-effect approach. Global Change Biol., 15, 2921–2934, doi:10.1111/j.1365-2486.2009.01905.x

Krinner, G., Viovy, N., de Noblet-Ducoudré, N., Ogée, J., Polcher, J., Friedlingstein, P., Ciais, P., Sitch, S. and Prentice, I.C., 2005. A dynamic global vegetation model for studies of the coupled atmosphere-biosphere system. Glob. Biogeochem. Cycles, 19, 1–33.

Lavorel, S., McIntyre, S., Landsberg, J. and Forbes, T.D.A., 1997. Plant functional classifications: from general groups to specific groups based on response to disturbance. Trends Ecol. Evol., 12, 474–478.

Lavorel, S. and Garnier, E., 2002. Predicting changes in community composition and ecosystem functioning from plant traits: revisiting the Holy Grail. Funct. Ecol., 16, 545–556.

Lavorel, S., Grigulis, K., McIntyre, S., Williams, N.S.G., Garden, D., Dorrough, J., Berman, S., Quetier, F., Thebault, A. and Bonis, A., 2008. Assessing functional diversity in the field – methodoly matters! Funct. Ecol., 22, 134–147.

Lazzarotto, P., Calanca, P. and Führer J., 2009. Dynamics of grass-clover mixtures-An analysis of the response to management with the PROductive GRASsland Simulator (PROGRASS). Ecol. Model., 220, 703–724.

Lazzarotto, P., Calanca, P., Mikhail, S. and Führer J., 2010. Transient responses to increasing CO_2 and climate change in an unfertilized grass-clover sward. Clim. Res., 41, 221–232.

Leadley, P.W., Niklaus, P.A., Stocker, R. and Korner, C., 1999. A field study of the effects of elevated CO_2 on plant biomass and community structure in a calcareous grassland. Oecologia, 118, 39–49.

Lemaire, G., Jeuffroy, M.H. and Gastal. F., 2008. Diagnosis tool for plant and crop N status in vegetative stage theory and practices for crop N management. Eur. J. Agron., 28, 614–624.

Loiseau, P., Louault, F. and L'Homme, G., 1998. Management of grazed ecosystems in extensified conditions: relevance of functional ecology and research prospects, applied to moist middle moutains. Annales de Zootechnie, 47, 395–406

Loiseau, P., Soussana, J.-F., Louault, F. and Delpy, R., 2001. Soil N contributes to the oscillations of the white clover content in mixed swards of perennial ryegrass under conditions that simulate grazing over five years. Grass Forage Sci., 56, 205–217.

Loreau M., 2000. Biodiversity and ecosystem functioning: recent theoretical advances. OIKOS, 91, 3–17.

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. and Wardle, D.A., 2001. Biodiversity and ecosystem functioning: current knowledge and future challenges. Science, 294, 804–808.

Louault, F., Pillar, V. D., Aufrère, J., Garnier, E. and Soussana, J.-F., 2005. Plant traits and functional types in response to reduced disturbance in a semi-natural grassland. J. Veg. Sci., 16, 151–160.

Lüscher, A. and Aeschlimann, U., 2006. Effects of elevated [CO_2] and N fertilisation on interspecific interactions in temperate grassland model ecosystems. In: Nösberger J, Long SP, Norby RJ, Stitt M, Hendrey GR, Blum H, editors. Managed Ecosystems and CO_2: Case Studies, Processes, and Perspectives. Ecological Studies, Volume 187, Springer, Berlin, Heidelberg, New York, 337–348.

Maire, V., 2009. From functional traits of grasses to the functioning of grassland ecosystem: a mechanistic modelling approach. Thesis, Université Blaise Pascal Montferrand 2, Clermont-Ferrand.

Marriott, C., Fothergill, M., Jeangros, B., Scotton, M. and Louault, F., 2004. Long-term impacts of extensification of grassland management on biodiversity and productivity in upland areas. A review. Agronomy, 24, 447–462.

McGill, B.J., Enquist, B.J., Weiher, E. and Westoby, M., 2006. Rebuilding community ecology from functional traits. Trends Ecol. Evol., 21, 178–185.

Merot, A., Bergez, J.E., Wallach, D. and Duru, M., 2008. Adaptation of a functional model of grassland to simulate the behaviour of irrigated grasslands under a Mediterranean climate: The Crau case. Europ. J. Agron., 29, 163–174.

Morris, M.D., 1991. Factorial sampling plans for preliminary computational experiments. Technometrics, 33, 161-174.

Niklaus, P.A. and Korner, C., 2004. Synthesis of a six-year study of calcareous grassland responses to in situ CO_2 enrichment. Ecol. Monogr., 74, 491–511.

Parsons, A.J., Newman, J.A., Penning, P.D., Harvey, A. and Orr, R.J., 1994. Diet preference of sheep: effects of recent diet, physiological state and species abundance. J. Anim. Ecol. 63, 465–478.

Pearson, R.G., Thuiller, W., Araujo, M.B., Martinez-Meyer, E., Brotons, L., McClean, C., Miles, L., Segurado, P., Dawson, T.P. and Lees, D.C., 2006. Model-based uncertainty in species range prediction. J. Biogeogr., 33, 1704–1711.

Picon-Cochard C., Teyssonneyre F., Besle, J.M. and Soussana, J.F., 2004. Effects of elevated CO_2 and cutting frequency on the productivity and herbage quality of a semi-natural grassland. Europ. J. Agron., 20, 363–377.

Plantureux, S., Peeters, A. and McCracken, D., 2005. Biodiversity in intensive grasslands: effect of management, improvement and challenges. In: R. Lillak, R. Viiralt, A. Linke and V. Geherman, Editors, Integrating Efficient Grassland Farming and Biodiversity, Estonian Grassland Society, Tartu, Estonia, 417–426.

Pontes L.D., 2006. Diversité fonctionnelle des graminées prairiales: conséquences pour la productivité et la valeur nutritive. Thèse, Université Blaise Pascal Montferrand 2, Clermont-Ferrand.

Pontes L.D., Carrere P., Andueza D., Louault, F. and Soussana, J.-F., 2007a. Seasonal productivity and nutritive value of temperate grasses found in semi-natural pastures in Europe: responses to cutting frequency and N supply. Grass Forage Sci., 62, 485–496.

Pontes, L. D. S., Soussana, J. F., Louault, F., Andueza, D. and Carrère P., 2007b. Leaf traits affect the above-ground productivity and quality of pasture grasses. Funct. Ecol., 21, 844–853.

Pontes, L.D., Louault, F., Carrere, P., Maire, V., Andueza, D. and Soussana, J.-F., 2010. The role of plant traits and their plasticity in the response of pasture grasses to nutrients and cutting frequency. Ann. Bot., 105, 957–965.

Reich, P.B., Knops, J., Tilman, D., Craine, J., Ellsworth, D., Tjoelker, M., Lee, T., Wedin, D., Naeem, S., Bahauddin, D., Hendrey, G., Jose, S., Wrage, K., Goth, J. and Bengston, W., 2001. Plant diversity enhances ecosystem responses to elevated CO_2 and nitrogen deposition. Nature, 410, 809–812.

Riedo, M., Grub, A., Rosset, M. and Fuhrer, J., 1998. A pasture simulation model for dry matter production and fluxes of carbon, nitrogen, water and energy. Ecol. Model. 105, 41–183.

Riedo, M., Milford, C., Schmid, M. and Sutton, M.A., 2002. Coupling soil-plant-atmosphere exchange of ammonia with ecosystem functioning in grasslands. Ecol. Model., 158, 83–110.

Ross, D.J., Newton, P.C.D. and Tate, K.R., 2004. Elevated [CO_2] effects on herbage production and soil carbon and nitrogen pools and mineralization in a species-rich, grazed pasture on a seasonally dry sand. Plant Soil, 260, 183–96.

Saatkamp, A., Romermann, C. and Dutoit, T., 2010. Plant Functional Traits Show Non-Linear Response to Grazing, Folia geobotanica, 45, 239–252.

Sala, O.E., Chapin, F.S., Armesto, J.J., Berlow, E., Bloomfield, J., Dirzo, R., Huber-Sanwald, E., Huenneke, L.F., Jackson, R.B., Kinzig, A., Leemans, R., Lodge, D.M., Mooney, H.A., Oesterheld, M., Poff, N.L., Sykes, M.T., Walker, B.H., Walker, M. and Wall, D.H., 2000. Biodiversity – global biodiversity scenarios for the year 2100. Science, 287, 1770–1774.

Schmid, M., Neftel, A., Riedo, M. and Fuhrer, J., 2001. Process-based modelling of nitrous oxide emissions from different nitrogen sources in mown grassland. Nutr. Cycl. Agroecosys. 60, 177–187.

Schwinning, S. and Parsons, A.J., 1996a. A spatially explicit population model of stoloniferous N-fixing legumes in mixed pasture with grass. J. Ecology, 84, 799–813.

Schwinning, S. and Parsons, A.J., 1996b. Interactions between grasses and legumes: understanding variability in species composition. In: Legumes in Sustainable Farming Systems. Ed. D. Younnie, British Grassland Society Occasional Symposium, 30, 153–163.

Soussana, J.-F., Vertès, F. and Arregui, M.C., 1995. The regulation of clover shoot growing points density and morphology during short-term clover decline in mixed swards. Europ. J. Agron., 4, 205–215.

Soussana, J.-F. and Hartwig, U.A., 1996. The effects of elevated CO_2 on symbiotic N_2 fixation: a link between the carbon and nitrogen cycles in grassland ecosystems. Plant Soil, 187, 321–32.

Soussana, J.F. and Oliveira Machado, A., 2000. Modelling the dynamics of temperate grasses and legumes in cut mixtures Lemaire, G. ; Hodgson, J. ; de Moraes, A. ; Nabinger, C. ; Carvalho, F. Grassland Ecophysiology and Grazing Ecology. CABI Publishing (USA), 169–186.

Soussana, J.-F., Casella, E. and Loiseau, P., 1996. Long-term effects of CO_2 enrichment and temperature increase on a temperate grass sward .2. Plant nitrogen budgets and root fraction. Plant Soil, 182, 101–114.

Soussana J.-F, Maire, V., Gross, N., Reinhold, T., Daehring, H., Pontes, L.D., Picon-Cochard, C., Fontaine, S., Pages, L. and Wirth, C., 2008. Modelling the relationships between the diversity and the functioning of pasture swards with a complex floristic composition. Fourrages, 195, 259–274.

Soussana J.-F and Tallec, T., 2009. Can we understand and predict the regulation of biological N_2 fixation in grassland ecosystems? Nutr. Cycl. Agroecosyst., in press, DOI 10.1007/s10705-009-9335-y.

Soussana, J.-F, Maire, V., Gross, N., Hill, D., Bachelet, B., Pagès, L., Martin, M. and Wirth C., 2010. Plasticity favours the fitness of simulated plant populations in an individual centred grassland ecosystem model (Gemini), soumis à Environmental Modelling.

Sitch, S., Smith, B., Prentice, I.C., Arneth, A., Bondeau, A., Cramer, W., Kaplan, J.O., Levis, S., Lucht, W., Sykes, M.T., Thonicke, K. and Venevsky, S., 2003. Evaluation of ecosystem dynamics, plant geography and terrestrial carbon cycling in the LPJ dynamic global vegetation model. Global Change Biol., 9, 161–185.

Suding, K.N., Goldberg, D.E. and Hartman, K.M., 2003. Relationships among species traits: Separating levels of response and identifying linkages to abundance. Ecology, 84, 1–16.

Teyssonneyre, F., Picon-Cochard, C., Falcimagne, R. and Soussana, J-F., 2002a. Effects of elevated CO_2 and cutting frequency on plant community structure in a temperate grassland. Global Change Biol., 8, 1034–1046.

Teyssonneyre, F., Picon-Cochard, C. and Soussana, J-F., 2002b. How can we predict the effects of elevated CO_2 on the balance between perennial C3 grass species competing for light? New Phytol., 154, 53–64.

Thomas, C.D., Cameron, A., Green, R.E., Bakkenes, M., Beaumont, L.J., Collingham, Y.C., Erasmus, B.F.N., Ferreira De Siqueira, M., Grainger, A., Hannah, L., Hughes, L.,

Huntley, B., Van Jaarsveld, A. S., Midgley, G.F., Miles, L., Ortega-Huerta, M.A., Peterson, A.T., Phillips, O.L. and Williams, S.E. , 2004. Extinction risk from climate change. Nature, 427, 145–148.

Thornley, J.H.M., 1998. Grassland dynamics. An ecosystem simulation model, CAB International, Wallingford, United Kingdom.

Thornley, J.H.M., 2001. Simulating grass-legume dynamics: a phenomenological submodel. Ann. Bot., 88, 905–913.

Thuiller, W., Lavorel, S., Araujo, M.B., Sykes, M.T. and Prentice, I.C., 2005. Climate change threats to plant diversity in Europe. P. Natl Acad. Sci. USA, 102, 8245–8250.

Tilman, D., Reich, P.B. and Knops, J.M.H., 2006. Biodiversity and ecosystem stability in a decade long grassland experiment. Nature, 32, 441–629.

Tubiello, F.N., Soussana, J.-F. and Howden, S.M., 2007. Crop and pasture response to climate change. P. Natl Acad. Sci. USA, 104, 19686–19690.

Viegas, J., Duru, M., Cruz, P., Theau, J.P., Ansquer, P. and Ducourtieux, C., 2005. A herbage growth model for different types of permanent grassland. In: O'Mara, F.P., Wilkins, R.J., 'tMannetge, L., Lovett, D.K., Rogers, P.A.M., Boland, T.M. (Eds.), Proceedings of the XX International Grassland Congress. Wageningen Academic Publishers, Dublin, Ireland, p. 865.

Volaire, F., 2008. Plant traits and functional types to characterize drought survival of pluri-specific perennial herbaceous swards in Mediterranean areas. Europ. J. Agron., 29, 116–224.

Volaire, F., Norton, M.R. and Lelièvre, F., 2009. Summer drought survival strategies and sustainability of perennial temperate forage grasses sin Mediterranean areas. 1st International Workshop on Summer Dormancy in Grasses - Coping with Increasing Aridity and Heat under Climate Change, Apr. 06-08, 2009 Samuel Roberts Nobel Fdn, Ardmore, Crop Science Society of America, 49, 2386-2392.

Vuichard, N., Ciais, P., Viovy, N., Calanca, P. and Soussana, J.-F., 2007b. Estimating the greenhouse gas fluxes of European grasslands with a process-based model: 2. Simulations at the continental level. Global Biogeochem. Cy. 21, GB1005,1-GB1005.13.

Vuichard, N., Soussana, J.-F., Ciais, P., Viovy, N., Ammann, C., Calanca, P., Clifton-Brown, J., Fuhrer, J., Jones, M. and Martin, C., 2007a. Estimating the greenhouse gas fluxes of

European grasslands with a process-based model: 1. Model evaluation from in situ measurements. Global Biogeochem. Cy. 21, GB1004,1-GB1004.14.

White, T.A., Campbell, B.D., Kemp, P.D. and Hunt, C.L. 2000. Sensitivity of three grassland communities to simulated extreme temperature and rainfall events. Global Change Biology, 6, 671–684.

Wohlfahrt, G., Bahn, M., Haubner, E., Horak, I., Michaeler, W., Rottmar, K., Tappeiner, U. and Cernusca, A., 1999. Inter-specific variation of the biochemical limitation to photosynthesis and related leaf traits of 30 species from mountain grassland ecosystems under different land use". Plant Cell Environ., 22, 1281–1296.

Woledge J., Davidson, K. and Dennis, W.D., 1992. Growth and photosynthesis of tall and short cultivars of white clover with tall an short grasses. Grass Forage Sci., 47, 230–238.

Wright, I.J., Groom, P.K., Lamont, B.B., Poot, P., Prior, L.D., Reich, P.B., Schulze, E.D., Veneklaas, E.J. and Westoby, M., 2004. Leaf trait relationships in Australian plant species. Funct. Plant Biol., 31, 551–558.

Zahran, H.H., 1999. Rhizobium-legume symbiosis and nitrogen fixation under severe conditions and in an arid climate. Microbiol Mol. Biol. R., 63, 968–989.

Zanetti, S., Hartwig, U.A., Van Kessel, C., Lüscher, A., Hebeisen, T., Frehner, M., Fischer, B.U., Hendrey, G.R., Blum, H., and Nösberger, J., 1997. Does nitrogen nutrition restrict the CO_2 response of fertile grassland lacking legumes? Oecologia, 112, 17–25.

Appendix A. Simulation d'une dynamique des légumineuses

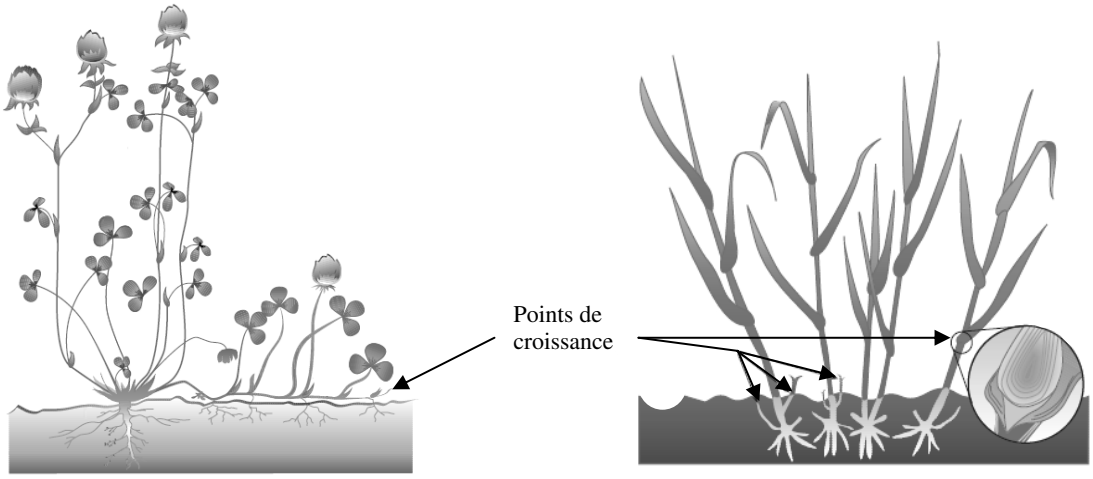


Fig. A.1. Localisation des points de croissance d'une légumineuse (à gauche) et d'une graminée (à droite).

Fractions potentielles de points de croissance

$$f^t_{leg,GP} = \frac{C/N}{(C/N)^2 + K^2_{CN}} \text{ et } f^t_{grass} = 1 - f^t_{leg} \quad \text{(A.1a,b)}$$

Adapté de Thornley et al. (2001)

Avec :

C et N, concentrations en C et N substrats (en kg C kg DM^{-1} et en kg N kg DM^{-1} respectivement),

K_{CN}, valeur du ratio C/N pour laquelle f^t_{leg} est égale à la moitié de son optimum, K_{CN}=19 kg C.kg N^{-1}.

Pénalisation par l'effet d'ombrage de la fraction potentielle de points de croissance de légumineuses

$$K_{CN} = K_{CN} + \max(\min((H_{10} - 0.15), 0.10), 0), H_{10} > 0.15 \quad \text{(A.2)}$$
$$Sinon\ K_{CN} = K_{CN}$$

Avec :

H_{10}, hauteur correspondant à une interception de 10% du rayonnement photosynthétiquement actif par le couvert (m).

Création potentielle de points de croissance

$$d(nb_{i,GP}) = k_{i,GP} f^t_{i,GP} \quad \text{(A.3)}$$

Avec :

i: pour légumineuse (*leg*) ou graminée (*grass*),

$\Delta nb_{i,GP}$, variation journalière de points de croissance (GP j^{-1}),

$k_{i,GP}$, potentiel de ramification en conditions optimales dans le cas d'une culture pure,

$k_{leg,GP}$ = 120 GP m^{-2} d^{-1} et $k_{grass,\ GP}$ = 20 GP m^{-2} d^{-1}

Turnover des points de croissance

$$K_{turn,i,GP} = \frac{1}{age_{crit,i,GP}\left(\frac{age_{crit,i,GP}}{age_{i,GP}}\right)^{q,i,GP}} \quad \text{(A.4)}$$

Avec :

$K_{turn,i,GP}$: turnover moyen des points de croissance (j^{-1}).

$age_{\ i,GP}$: âge moyen des points de croissance (j)

$age_{crit,i,GP}$: âge critique des points de croissance (j)

$age_{\ crit,leg,GP}$ = 100 j, age $_{crit,grass,GP}$ = 130 j et q =5

Age moyen des points de croissance

$$age_{i,GP} = \frac{nb_{i,GP} age_{i,GP}\left(1-\frac{dt}{LS_{i,GP}}\right)}{nb_{i,GP}\left(1-\frac{dt}{LS_{i,GP}}\right)+d\left(nb_{i,GP}\right)dt} + dt \quad \text{(A.5)}$$

Avec :

$LS_{i,GP}$: durée de vie moyenne des points de croissance (j)

$LS_{leg,GP}$=130j et $LS_{grass,GP}$=135j

Création effective de points de croissance

$$d\left(nb_{i,GP}\right) = d\left(nb_{i,GP}\right) - K_{turn,i,GP} nb_{i,GP} \quad \text{(A.6)}$$

Avec: $nb_{i,GP}$ nombre de points de croissance (GP).

Nombre de points de croissance

$$nb_{i,GP} = \int d\left(nb_{i,GP}\right)dt \quad \text{(A.7)}$$

Fractions effectives de points de croissance

$$f_{leg,GP} = \frac{nb_{leg,GP}}{nb_{leg,GP} + nb_{grass,GP}} \text{ et } f_{grass} = 1 - f_{leg} \quad \text{(A.8a,b)}$$

Fraction potentielle de légumineuses dans le couvert : conditionnement du développement des points de croissance par la température

$$f_{leg}^{t} = f_{leg,GP}, T \geq T_{th,leg} \; et \; \Sigma T \geq (\Sigma T)_{th,leg} \quad \text{(A.9)}$$

Sinon $f_{leg}^{t} = f_{leg}^{t}$

Avec :

f^{t}_{leg}, fraction potentielle de légumineuses dans le couvert (sans dimension).

$T_{th,leg}$ et $(\Sigma T)_{th,leg}$, respectivement température moyenne de l'air et somme de température seuil, conditionnant le développement des points de croissances de légumineuses (°C et °Cj).

Variation de la fraction de légumineuse dans le couvert

$$df_{leg} = \sigma_{leg} RGR\left(f_{leg}^{t} - f_{leg}\right) \quad \text{(A.10)}$$

Thornley et al. (2001)

Avec :

df_{leg}, variation journalière de la fraction de légumineuses dans le couvert (sans dimension),

σ_{leg}, paramètre permettant de moduler la vitesse d'atteinte de la fraction potentielle de légumineuses, $\sigma_{leg} = 1.25$,

RGR : taux de croissance relatif du couvert (j^{-1}).

Fraction effective de légumineuses dans le couvert

$$f_{leg} = \int df_{leg}\, dt \quad \text{(A.11)}$$

Tab. A.1. Equations de calcul de la fraction de légumineuses avec PaSim

			A)		B)	
			RMSE	*NRMSE*	*RMSE*	*NRMSE*
Ambiant	N-	f_{leg}	0.12	**0.42**	0.09	**0.32**
		SLA	3.05	0.13	3.38	0.15
		N_{plant}	0.00	0.11	0.01	0.19
		BNF	0.00	0.61	0.00	1.54
		LAI	2.87	1.45	3.39	1.71
		BM	0.13	0.61	0.16	0.73
	N+	f_{leg}	0.05	**0.65**	0.18	**2.27**
		SLA	6.34	0.26	6.36	0.26
		N_{plant}	0.02	0.77	0.02	0.78
		BNF	0.00	0.68	0.00	2.39
		LAI	3.69	0.91	3.71	0.91
		BM	0.10	0.25	0.10	0.25
Enrichi	N-	f_{leg}	0.29	**0.63**	0.18	**0.38**
		SLA	2.82	0.12	2.78	0.11
		N_{plant}	0.01	0.25	0.01	0.51
		BNF	0.00	0.48	0.00	1.18
		LAI	3.40	1.49	4.17	1.83
		BM	0.07	0.19	0.10	0.25
	N+	f_{leg}	0.06	**1.59**	0.22	**5.92**
		SLA	6.13	0.29	6.21	0.29
		N_{plant}	0.04	1.37	0.04	1.44
		BNF	0.00	4.25	0.00	13.74
		LAI	3.86	0.83	3.99	0.86
		BM	0.11	0.24	0.11	0.25

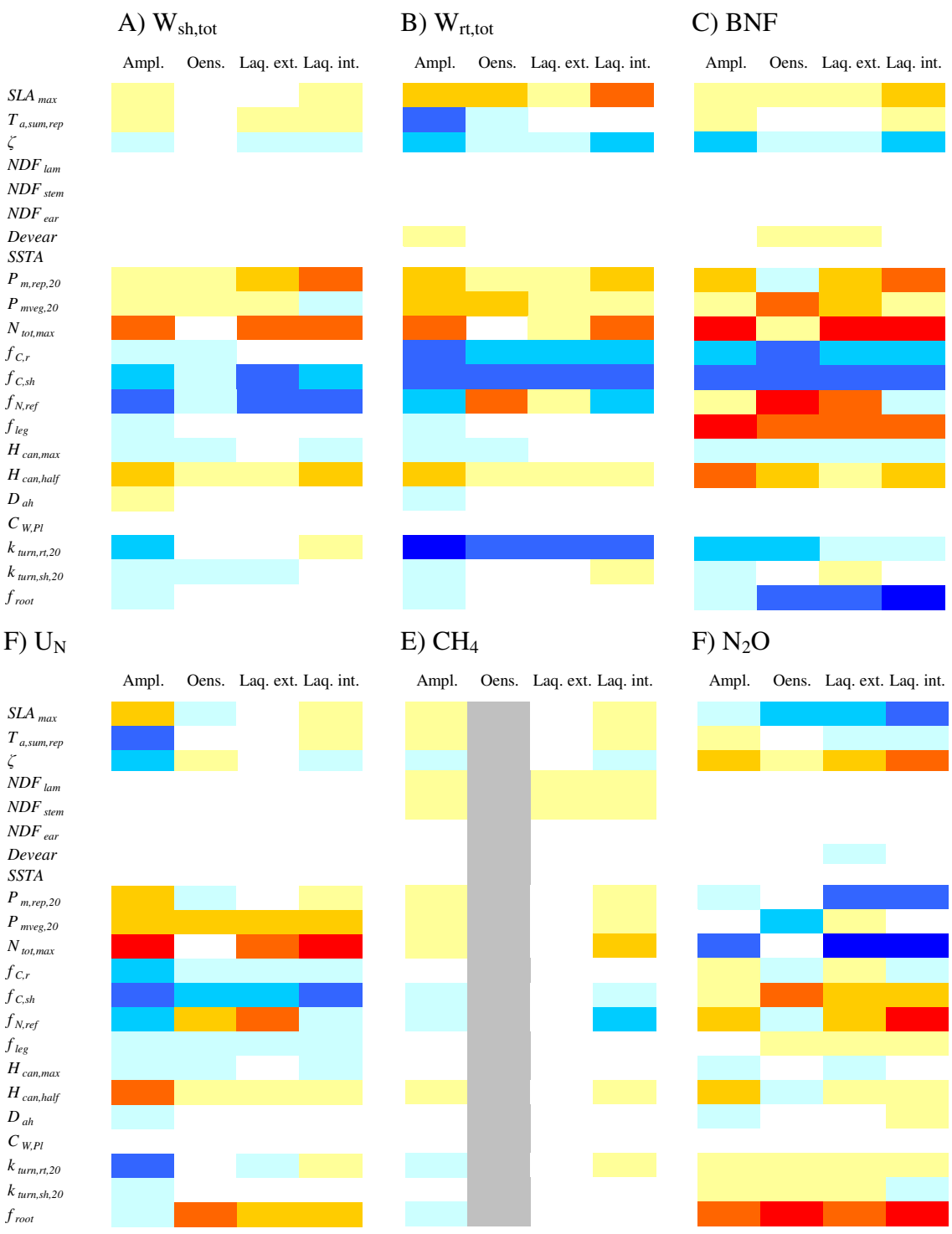
Tab. A.2. Indicateurs statistiques de la performance du modèle à simuler les caractéristiques du couvert, incluant la fraction de légumineuse (fleg, kg kg-1), la surface spécifique (SLA, m2 m-2) et la teneur en azote par unité de surface (Nplant, kg N m-2), et leurs conséquences pour la production de biomasse (BM, kg MS m-2) et la fixation symbiotique d'azote (BNF, kg N m-2) à Eschikon en 1998 et 1999. Les résultats sont détaillés suivant la concentration atmosphérique en CO2 : ambiante (360 ppm) ou enrichie (600 ppm), et pour une fertilisation N modérée (N-) ou élevée (N+). La comparaison observés vs. simulés est basée sur l'analyse de 10 valeurs. La qualité des simulations pour une fraction de légumineuses A) constante ou B) dynamique sont comparés.

Appendix B. Analyse de sensibilité des paramètres de la végétation

Une analyse de la sensibilité de PaSim a déjà été réalisée à sa conception par Riedo et al., (1998). Cette analyse était basée sur la simulation du rendement pour deux sites suisses et deux années climatiques. Elle a permis de mettre en évidence une sensibilité accrue du modèle à 24 paramètres descriptifs de la végétation ou du sol. En ce qui concerne la végétation, les paramètres qui se sont révélés être les plus importants sont: i) un paramètre de calcul de l'azote structurel dans la matière sèche ($f_{N,ref}$), ii) les capacités photosynthétiques en lumière saturante à 20°C ($P_{m,rep,20}$ et $P_{m,veg,20}$), iii) les turnovers aériens et racinaires à 20°C ($k_{turn,sh,20}$ et $k_{turn,rt,20}$), ainsi que iv) le coefficient d'entretien du compartiment aérien à 20°C ($m_{sh,20}$). Le modèle ayant beaucoup évolué depuis, nous avons réalisé une nouvelle analyse de sensibilité aux paramètres retenus comme étant potentiellement des traits fonctionnels d'intérêt. Cette analyse a été réalisée en plusieurs sites européens: Oensingen (47°17'N, 07°44'E, 450 m) en Suisse, Laqueuille (45°38'N, 02°44'E, 1040 m) en France et Amplero en Italie (41°54'N, 13°36'E, 900m), en 2003 et en 2004. Ces sites sont soit fauchés soit pâturés et croisent différentes modalités de gestion plus ou moins extensive (Cf. 2.3.2.1). Les simulations ont été initialisées à partir d'un équilibre de la matière organique des sols avec le climat et la gestion du site considéré. Nous avons analysé la sensibilité du modèle dans sa version d'octobre 2007 à une variation de ±10% d'une vingtaine de paramètres (P) de la végétation (Tab. B.1) au travers de la simulation de plusieurs variables (V) agro-environnementales dont seulement certaines sont présentées ici, à titre d'exemple, à savoir le rendement, l'ingestion d'herbe par les bovins, la matière organique des sols, les émissions de méthane et d'oxyde nitreux. Pour quantifier la sensibilité du modèle, nous avons calculé l'indice de sensibilité défini par Felix et Xanthoulis (2005) comme le rapport d'un changement relatif de V sur le changement relatif de P (Cf. chapitre de thèse 1). Plus cet indice est grand, plus le modèle est sensible à la variation du paramètre d'entrée. Afin de visualiser les résultats nous avons constitué des cartes couleur de la sensibilité du modèle aux différents paramètres (Fig. B.1). Une corrélation positive entre P et V est codée dans les tons rouges et une corrélation négative dans les tons bleus. Une analyse de sensibilité plus poussée utilisant la méthode de Morris (Morris et al., 1991) est actuellement reconduite sur l'ensemble des paramètres du module végétal et doit permettre de préciser si certains paramètres du module végétal seraient également à considérer dans la dynamique des traits fonctionnels de la végétation.

Paramètre	Définition	Unité	$P_{-10\%}$	P_{ref}	$P_{+10\%}$
$C_{W,Pl}$	Paramètre de calcul de la conductivité hydrique entre racines et parties aériennes	kg eau (kg MS)$^{-1}$(J kg eau)$^{-1}$j^{-1}	0.0045	0.005	0.0055
D_{ah}	Profondeur racinaire optimale	m	0.135	0.15	0.165
Devear	Valeur de l'indice de développement correspondant au stade épis 10cm	-	0.468	0.5	0.572
$f_{C,r}$	Teneur en C dans la matière sèche structurelle racinaire	kg C (kg MS)$^{-1}$	0.45	0.5	0.55
$f_{C,sh}$	Teneur en C dans la matière sèche structurelle aérienne	kg C (kg MS)$^{-1}$	0.351	0.39	0.429
f_{leg}	Fraction de légumineuses dans le couvert	kg kg^{-1}	0.45	0.5	0.55
f_{Nref}	parmètre contrôlant la teneur en N dans la matière sèche structurelle	kg N (kg MS)$^{-1}$	0.020	0.022	0.024
f_{root}	Proportion de racines par horizon de sol	kg kg^{-1}	0.27	0.3	0.33
			0.23	0.25	0.28
			0.18	0.2	0.22
			0.14	0.15	0.17
			0.09	0.1	0.11
			0.045	0.05	0.055
$H_{can,half}$	Paramètre de calcul de la hauteur du couvert		4.5	5	5.5
$H_{can,max}$	Hauteur du couvert à la floraison, mesurée sur la feuille drapeau non étirée	m	0.45	0.5	0.55
$k_{turn,rt,20}$	Turnover racinaire à 20°C	j^{-1}	0.027	0.03	0.033
$k_{turn,sh,20}$	Turnover aérien à 20°C	j^{-1}	0.045	0.05	0.055
NDF_{ear}	Teneur en fibres dans les épis ingérés par les herbivores	kg (kg MS)$^{-1}$	0.72	0.8	0.88
NDF_{lam}	Teneur en fibres dans les limbes ingérés par les herbivores	kg (kg MS)$^{-1}$	0.54	0.6	0.66
NDF_{stem}	Teneur en fibres dans les tiges et gaines ingérées par les herbivores	kg (kg MS)$^{-1}$	0.63	0.7	0.77
$N_{tot,max}$	Concentration maximale en N total dans la plante	kg N (kg MS)$^{-1}$	0.041	0.045	0.050
$P_{m,rep,20}$	Capacité photosynthétique foliaire pendant la période reproductrice, mesurée en lumière saturante à 20°C, pour une concentration en CO_2=350µmol mol^{-1}et une teneur en azote totale N_{tot}=0.035kgN (kg MS)$^{-1}$	µmol m^{-2} s^{-1}	20.39	22.66	24.93
$P_{m,veg,20}$	Capacité photosynthétique foliaire pendant la période végétative mesurée en lumière saturante à 20°C, pour une concentration en CO_2=350µmol mol^{-1}et une teneur en azote totale N_{tot}=0.035kgN (kg MS)$^{-1}$	µmol m^{-2} s^{-1}	13.5	15	16.5
SLA_{max}	Surface spécifique foliaire maximale	m^2 m^{-2}	30.15	33.5	36.85
SSTA	Surface spécifique foliaire des tiges et gaines	m^2 m^{-2}	5.94	6.6	7.26
$T_{asumrep}$	Facteur de normalisation de l'indice de développement correspondant au passage de la phase reproductrice à la phase végétative	°Cj	202.5	225	247.5
ζ	paramètre de calcul de la surface spécifique foliaire	kg (kg C)$^{-1}$	9	10	11

Tab. B.1. Liste des paramètres pour lesquels la sensibilité du modèle a été étudiée. $P_{+10\%}$ et $P_{-10\%}$ désignent les valeurs du paramètre après une modification de ±10% de la valeur de référence (P_{ref}), définie selon Riedo et al. (1998).


A) W sh,tot
B) W rt,tot
C) BNF
Ampl.
Oens.
Laq. ext.
Laq. int.
SLA max
T a,sum,rep
ζ
NDF lam
NDF stem
NDF ear
Devear
SSTA
P m,rep,20
P mveg,20
N tot,max
f C,r
f C,sh
f N,ref
f leg
H can,max
H can,half
D ah
C W,Pl
k turn,rt,20
k turn,sh,20
f root
F) U N
E) CH4
F) N2O

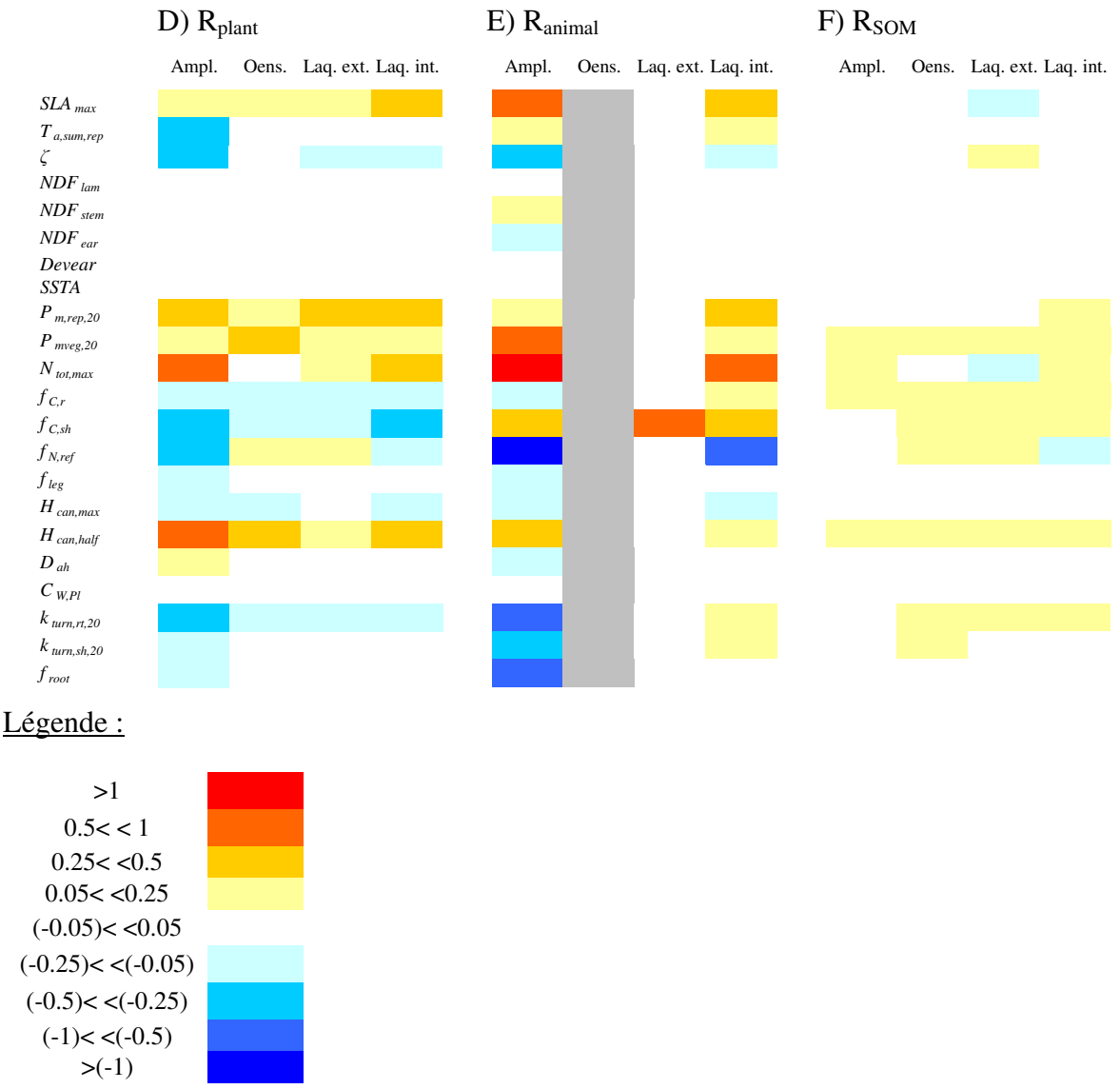


Fig. B.1. Cartes de la sensibilité du modèle aux variations des paramètres étudiés. Ces cartes ont été construites d'après la valeur de l'indice de sensibilité défini par Felix et Xanthoulis (2005). Les corrélations positives sont symbolisées par des tons « chauds » et les corrélations négatives par des tons « froids ». Plus la couleur est intense, plus forte est la sensibilité du modèle à la variation du paramètre considéré. Les cartes détaillent la sensibilité de la simulation de la production de biomasse aérienne et racinaire ($W_{sh,tot}$ et $W_{rt,tot}$, respectivement), de la fixation symbiotique d'azote atmosphérique (BNF), de l'absorption d'azote (U_N), des émissions de méthane entérique (CH_4), d'oxyde nitreux (N_2O) et de CO_2, ces dernières étant issues de la respiration du couvert végétal (R_{plant}), des animaux (R_{animal}) et du sol (R_{SOM}). Oensingen étant uniquement fauché, la sensibilité du modèle pour les émissions de méthane et la respiration animale n'ont pas pu être analysées (colonnes en grisé).

Appendix C. Paramétrisation de l'algorithme de dérive des traits fonctionnels de la végétation

A)

TF	Perturbation - ➲ +	*Source*
$f_{C,r}$	-	
$f_{C,sh}$	↘	Louault et al., 2005
$f_{N,ref}$	↘	Louault et al., 2005
NDF_{ear}	↘	Louault et al., 2005
NDF_{lam}	↘	Louault et al., 2005
NDF_{stem}	↘	Louault et al., 2005
$N_{tot,max}$	↘	Louault et al., 2005
SLA_{max}	↗	Louault et al., 2005
b	↘	
$H_{can,max}$	↘	Cruz et al., 2002; Louault et al., 2005
$k_{turn,rt,20}$	↗	Klumpp et al., 2007 a,b
$k_{turn,sh,20}$	↗	Cruz et al., 2002
$P_{m,rep,20}$	↗	Wohlfahrt et al., 1999
$P_{m,veg,20}$	↗	Wohlfahrt et al., 1999
$Devear$	↘	Cruz et al., 2002; Louault et al., 2005
$T_{a,sum,rep}$	↘	Cruz et al., 2002; Louault et al., 2005

B)

TF	Azote - ➲ +	*Source*
$f_{C,r}$	↘	Cruz et al., 2002; Ansquer et al., 2004
$f_{C,sh}$	↘	Cruz et al., 2002; Ansquer et al., 2004
$f_{N,ref}$	-	
NDF_{ear}	↘	Cruz et al., 2002
NDF_{lam}	↘	Cruz et al., 2002
NDF_{stem}	↘	Cruz et al., 2002
$N_{tot,max}$	-	
SLA_{max}	↗	Cruz et al., 2002; Al Haj Khaled et al., 2005
b	↗	
$H_{can,max}$	↗	
$k_{turn,rt,20}$	↗	
$k_{turn,sh,20}$	↗	Cruz et al., 2002; Al Haj Khaled et al., 2005
$P_{m,rep,20}$	↗	
$P_{m,veg,20}$	↗	
$Devear$	↘	Cruz et al., 2002; Ansquer et al., 2004
$T_{a,sum,rep}$	↘	Cruz et al., 2002; Ansquer et al., 2004

C)

TF	CO_2 - ➲ +	*Source*
$f_{C,r}$	-	
$f_{C,sh}$	-	
$f_{N,ref}$	↘	Carron A. (non publié) ; Soussana et al. (1996)
NDF_{ear}	↘	Picon-Cochard et al., 2004
NDF_{lam}	↘	Picon-Cochard et al., 2004
NDF_{stem}	↘	Picon-Cochard et al., 2004
$N_{tot,max}$	↘	Carron A. (non publié) ; Soussana et al. (1996)
SLA_{max}	↘	Teyssonneyre et al., 2002a
b	-	
$H_{can,max}$	↗	
$k_{turn,rt,20}$	↗	Fitter et al., 1997; Allard et al., 2005
$k_{turn,sh,20}$	↗	
$P_{m,rep,20}$	-	
$P_{m,veg,20}$	-	
$Devear$	-	
$T_{a,sum,rep}$	-	

Tab. C.1. Sens d'évolution des différents traits fonctionnels en réponse à une augmentation du degré A) de perturbation, B) de disponibilité des ressources N, et C) de concentration atmosphérique en CO_2, considérés individuellement. Le sens d'évolution des traits est symbolisé par des flèches qui indiquent sur le trait répond positivement (↗) ou négativement (↘) à une augmentation de la variable d'état représentative du gradient considéré.

	Type A	Type B	Type C	Type D
Acquisition des ressources	Capture	Capture	Conservation	Conservation
Recyclage des organes	Rapide	Lent	Rapide	Lent
Graminées représentatives	*Lolium perenne* (Ray-grass anglais)	*Dactylis glomerata* (Dactyle pelotonné ou aggloméré)	*Festuca rubra* (Fétuque rouge)	*Brachypodium pinnatum* (Brachypode penné)
	Holcus lanatus (Houlque laineuse)	*Arrenatherum eliatus* (Fromental ou avoine élevée)	*Agrotis capillaris* (Agrostide commune)	*Deschampsia caespitosa* (Canche cespiteuse)
		Anthoxanthum odorantum (flouve odorante)	*Phleum pratense* (Fléole des prés)	*Cynosurus cristatus* (Crêtelle des prés)
		Festuca arundinacea (fétuque élevée)	*Trisetum flavescens* (Avoine jaunâtre)	*Briza media* (Amourette ou Brize intermédiaire)
		Poa trivialis (pâturin commun)	*Bromus erectus* (Brome dressé)	*Festuca ovina* (Fétuque ovine)

Tab. C.2. Types fonctionnels de prairies définis par Cruz et al. (2002) selon leur stratégie d'acquisition des ressources et de recyclage de leurs organes, et principales graminées représentatives associées

	Paramètres	Type A	Type B	Type C	Type D	Source
Composition chimique	$f_{C,sh}$	0.432	0.428	0.435	0.438	*Pontes et al., 2007*
	$f_{C,r}$	0.426	0.427	0.430	0.433	*Pontes et al., 2007*
	$N_{tot,max}$	0.035	0.035	0.03	0.03	*A dire d'expert*
	$f_{N,ref}$	0.0171	0.0171	0.0147	0.0147	*A dire d'expert*
	NDF_{lam}	0.48	0.53	0.54	0.57	*Table INRA 2007*
	NDF_{stem}	0.55	0.59	0.61	0.64	*Table INRA 2007*
	NDF_{ear}	0.61	0.66	0.65	0.68	*Table INRA 2007*
	$DNDF_{lam1}$	0.97	0.92	0.92	0.90	*Table INRA 2007*
	$DNDF_{lam2}$	0.85	0.80	0.85	0.83	*Table INRA 2007*
	$DNDF_{lam3}$	0.80	0.75	0.79	0.77	*Table INRA 2007*
	$DNDF_{lam4}$	0.77	0.70	0.77	0.75	*Table INRA 2007*
	$DNDF_{stem1}$	0.88	0.85	0.83	0.81	*Table INRA 2007*
	$DNDF_{stem2}$	0.76	0.78	0.76	0.74	*Table INRA 2007*
	$DNDF_{stem3}$	0.65	0.66	0.65	0.63	*Table INRA 2007*
	$DNDF_{stem4}$	0.60	0.60	0.60	0.58	*Table INRA 2007*
	$DNDF_{ear1}$	0.77	0.75	0.73	0.71	*Table INRA 2007*
	$DNDF_{ear2}$	0.65	0.65	0.64	0.62	*Table INRA 2007*
	$DNDF_{ear3}$	0.57	0.57	0.56	0.54	*Table INRA 2007*
	$DNDF_{ear4}$	0.45	0.45	0.43	0.41	*Table INRA 2007*
	$NDF\ (g/g)$	0.48	0.49	0.58	0.6	*Duru et al., 2007*
Morpholgie	SLA_{max}	36.5	36.25	34.25	23.7	*Al Haj Khaled et al., 2005*
	b	5.2	5.7	5.9	16	*Cruz et al. 2005*
	$h_{can,max}$	0.549	0.707	0.542	-	*Pontes et al., 2007*
Physiologie	$k_{turn,sh,20}$	0.040	0.025	0.023	0.015	*Ansquer et al., 2004 (durée de vie des feuilles)*
	$k_{turn,rt,20}$	0.0040	0.0036	0.0030	0.0026	*Van der Krift et al., 2002 et Picon-cochard et al., 2009 (unpublished data)*
	$P_{m,rep,20}$	20.85	16.72	17.09	15.00	*Wohlfahrt et al., 1999 (V_{Cmax})*
	$P_{m,veg,20}$	13.84	11.10	11.34	9.96	*Wohlfahrt et al., 1999 (V_{Cmax})*
Phénologie	$Devear$	0.47	0.50	0.51	0.62	*Ansquer et al., 2004 (stade épis 10cm)*
	$T_{a,sum,rep}$	604	658.5	806.5	813.5	*Ansquer et al., 2004 (stade fin floraison)*

Tab. C.3. Paramétrisation des types fonctionnels de prairie A, B, C et D définis par Cruz et al., (2002) pour les traits fonctionnels d'intérêt identifiés dans PaSim. Le paramètre *b* permet de définir aisément la proportion de racines par horizon de sol (f_{root}). La paramétrisation des proportions de fibres digestibles (DNDF, pour digestible neutral detergent fiber) par compartiment aérien et par classe d'âge vient d'être ajoutée afin de pouvoir modéliser la dynamique de la digestibilité, importante pour la modélisation des prairies pâturées.

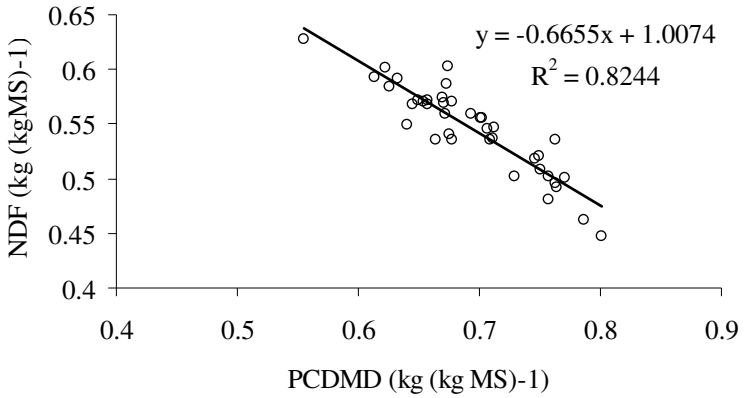
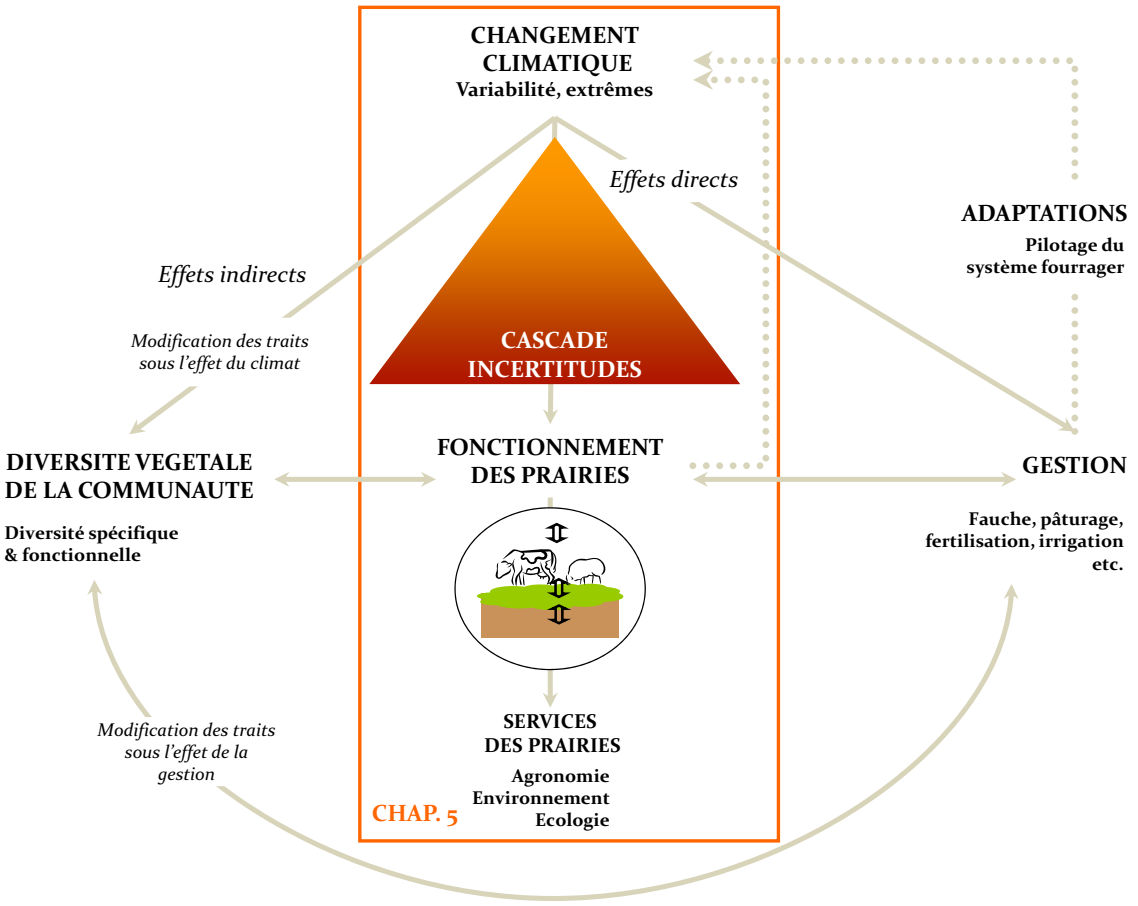


Fig. C.1. Corrélation établie entre la teneur en fibres digestibles (ou *neutral detergent fiber*, *NDF*) et la digestibilité cellulase mesurée in vitro (ou *pepsin-cellulase dry matter digestibility*, *PCDMD*).

Chapitre 5

Ce chapitre répond directement à l'objectif général de la thèse qui est de simuler les impacts du changement climatique sur les écosystèmes prairiaux, ainsi que les rétroactions associées. Le cadre général des simulations a été délimité au sein du projet CLIMATOR : les pratiques de gestion y sont constantes et l'approche adoptée est ensembliste de manière à capturer les incertitudes associées aux projections d'impacts. Dans le cadre de ce projet, des améliorations ont été apportées au modèle qui ne font pas l'objet de résultats en tant que tels mais sont inclues dans la description détaillée du modèle en annexe. Les annexes D et E, trop longues, sont reportées en annexe de la thèse.



Insertion du chapitre 5 dans le schéma conceptuel de la thèse

Sommaire

1. Introduction 210

2. Methodology 212

2.1. Model description 212

2.2. Soils and pasture systems 215

2.3. Sites and climate scenarios 217

2.4. Analysis of simulated outputs 221

3. Results 224

3.1. Climate analysis and selection 224

3.2. Drivers of the grassland response to climate changes 226

3.3. Potential impacts of climate changes on grassland services 231

4. Discussion 242

4.1. Evaluation of impacts, risks and uncertainty 242

4.2. Responses and possible adaptations of grasslands to climate changes 246

4.3. Modelling issues 250

5. Conclusion 252

Chap. 5. Ensemble modelling of climate change risks and opportunities for managed grasslands in France

Graux, A-.I., Bellocchi, G., Lardy, R., Soussana J.-F.

INRA, UR0874, Grassland Ecosystem Research Unit, 234 Avenue du Brézet, 63100 Clermont-Ferrand, France

Correspondence to: A.-I. Graux (aigraux@clermont.inra.fr)

Abstract

By using an ensemble of emission scenarios, of climate models, of downscaling/initialization methods and of management options, we assess the uncertainties, the risks and the opportunities associated to climate change impacts on French grasslands. Projections were calculated for the near (2020-2049) and far (2070-2099) future compared to a baseline (1970-1999) using the process-based grassland ecosystem model, PaSim (PASture SImulation Model). Grassland DM production, milk production at grazing and other ecosystem services such as carbon sequestration, greenhouse gas balance and water drainage were assessed for 12 French sites. Two grassland types (permanent and sown), two soil depths (shallow and deep) and two constant representative management types (intensive vs. extensive) were crossed for all combinations of scenarios, climate models and downscaling/initialization methods. Based on probability thresholds, a risk assessment approach was developed and the significance of climate change impacts was assessed. Results were first illustrated based on a pattern of selected combinations of climatic scenarios and sites, which reflect the variety of projected conditions of aridity and CO_2 concentrations. The wetter and the drier sites (Mirecourt and Avignon, respectively) were then chosen for a detailed analysis of climate change impacts under the A2 scenario. Results show a significant drift of all sites towards more arid climates by the end of the century. Both in near and in far future, more than half of the studied cases indicate a significant change in annual gross primary productivity and in herbage C/N ratio. In contrast, carbon sequestration, greenhouse gas balance (in CO_2 equivalents) and water drainage were significantly affected by climate change in less than 50 % of the studied cases. Significant risks were identified in terms of reductions in summer milk production, in water drainage and in herbage protein content. Significant opportunities for herbage DM production were also identified in spring and winter seasons especially. Climate change effects on soil carbon sequestration and on net greenhouse gas balance in CO_2 equivalents did not display consistent trends across sites, grassland and soil types. For most variables, simulations showed a larger interannual and seasonal variability under future conditions compared to baseline. For instance, in far future, autumn-summer milk production shortfalls (below one third of the current median value) were projected to occur in four out of 30 years, whereas they were absent from the baseline time period. Irrigation enabled forage production under increasingly drier conditions, but was projected to reduce soil water resources as well as forage protein content. Balancing risks and opportunities, permanent extensively-managed

grasslands can be viewed as a trade-off between the continuity of grassland service provisions and the mitigation of greenhouse gas emissions. A condition for that may be an additional N input to alleviate CO_2-induced N limitations and the utilization of drought-tolerant plant species. The benefits and drawbacks of an ensemble modelling approach for assessing climate change risks and opportunities in agriculture are discussed.

Keywords: aridity classes, climate change, CO_2, grassland services, greenhouse gas, Pasture Simulation Model (PaSim).

1. Introduction

Grasslands are one of the most widespread vegetation types worldwide. In Europe and in France (focus of this study), grassland is one of the dominant forms of land use, covering, respectively, 22% of the EU-25 land area with 80 million ha (EEA, 2005) and 45% of the French agricultural land area with 12 million ha (Agreste, 2009). About 80% of French grasslands are permanent, while the remaining part corresponds to sown grasslands (Agreste, 2009). Beyond their large land cover, grasslands are important for the agricultural and environmental services they provide to society. By provisioning forage and, indirectly, quality milk and meat, they contribute to farm labour and economic performance and to human food resource (Huygues, 2008), which is particularly important in areas where people are among the most food-insecure (Delgado, 2005). Grasslands reduce soil erosion and nitrogen loss (Huygues, 2009), as well as greenhouse gas emissions by sequestering carbon in their soils (Janssens et al., 2005; Soussana et al., 2007). By contributing to the landscape mosaic and by sheltering many species, they preserve fauna and flora biodiversity, insuring stability as spatial and temporal variability increases (Hooper et al., 2005; Tilman et al., 2006). Maintaining meadows and pastures within the framework of both agro-environmental programmes and sustainable or ecological (extensive) farming has often been reported to be an effective tool for limiting pollution and mitigating climate change effects (Lemaire et al., 2005; Hopkins and Wilkins, 2006).

The continued provision of grassland ecosystem services depends on agricultural practices, and is vulnerable to global change and climatic factors together. Climate change and elevated atmospheric CO_2 may have interactive effects on grassland production, depending on water and nutrients availability (Lehner et al., 2005; Easterling et al., 2007). Human-induced increase of atmospheric CO_2 is expected to enhance plant growth and to increase carbon sequestration in grassland ecosystems in the future. However, this is reported as being associated to an increased frequency of drought and heatwave events that could turn grasslands into carbon sources, contributing to positive carbon-climate feedbacks (Ciais et al., 2005; Soussana et al., 2007), and could also lead to a decrease of yields, as observed in Europe in 2003 (COPA COGECA, 2003).

Grassland systems are highly complex, involving interactions between sward growth, intake and metabolism of ruminant livestock, soil water dynamics, plant nutrient dynamics and management systems (Parsons et al., 2001; Thornley, 2001). Mechanistic simulation models

are required to provide greater insight and understanding of these interactions than experimental observation alone, especially for long-term analyses such as the impact of climate change (Johnson et al., 2008). Climate change projections need to account for the uncertainty cascade in future climate change drivers (Riedo et al., 1999; Jones, 2000; Olesen et al., 2007; Soussana et al., 2010a). This cascade has three major components: (i) uncertainties in socioeconomic SRES (Special Report on Emission Scenarios, Nakićenović et al., 2000) scenarios projecting greenhouse gas emissions, (ii) uncertainties in global and regional climate models and (iii) uncertainties in downscaling methods. Additional uncertainties due to impact models, local climatic, management and soil conditions, as well as possible adaptations must also be considered in climate change impact studies (Olesen et al., 2007; Tubiello et al., 2007). Risk assessment can therefore be improved by employing an ensemble of greenhouse gas emission (or stabilization) scenarios, of regional climate models, as well as an ensemble of adaptation options concerning both management practices and species/varieties (Mitchell et al., 2004; Luo et al., 2005; Soussana et al., 2010a).

Modelling studies have been carried out to investigate the potential impacts of climate change on either temperate (Hunt et al., 1991; Parton et al., 1995; Riedo et al., 1999, 2000, 2001; Parson et al., 2001; Holden and Brereton, 2002; Juin et al., 2004; Wang et al., 2007; Ruget et al., 2010; Lazzarotto et al., 2010) or tropical (Cullen et al., 2009; Perring et al., 2010) managed grassland ecosystems. Elevated atmospheric CO_2 and climate change effects were largely shown to influence grassland ecosystems, but the two effects can also compensate for each other (Parton et al., 1995; Riedo et al., 1999). When combined, they could enhance net primary production (NPP) and C stocks (SOC), varying among sites depending on management and local climate conditions (Riedo et al., 2000, 2001; Holden and Brereton, 2002; Perring et al., 2010; Ruget et al., 2010). Changes in NPP and SOC were indeed shown to depend mainly on the future level of temperature and precipitation changes as well as the atmospheric concentration of CO_2 (Riedo et al., 2001; Wang et al., 2010) and soil characteristics (Riedo et al., 2001). In addition, warming could also extend the growing season (Hunt et al., 1991) with accelerated phenological development of plants (Juin et al., 2004). All these modifications could have consequences for grassland and livestock management (Parsons et al., 2001; Holden and Brereton, 2002; Juin et al., 2004) and profitability (Parsons et al., 2001). In general, the model-based impact assessment approach used in these studies was kept quite simple, comparing for instance current conditions with scenarios of doubled [CO_2], often focusing on production only, and not accounting for the

complex cascade of uncertainties in climate impact assessment that include the construction of drivers of future change in interaction with local conditions. Uncertainties from the generation of climate scenarios, impact models and local soil, climatic conditions and management have however already been thoroughly studied in the framework of the PRUDENCE project (Christensen and Christensen, 2007), with special focus on winter wheat, maize and soya bean crops (Fronzek and Carter, 2007; Olesen et al., 2007).

Detection of changes in ecosystems is relevant for attributing them to specific causative factors (e.g., Hegerl et al., 2006). The present study aims at assessing both the magnitude and the uncertainty of variables of interest for grassland productivity and environmental performance (soil water drainage and C fluxes) than can be attributed to climate change in France. Conditions of climate change were represented by an ensemble of projected changes for time horizons in the near (2020-2049) and in the far (2070-2099) future. It was in particular under the aegis of the collaborative project CLIMATOR (programme "Vulnerability, climate and environment", Brisson and Levrault, 2010) that the Pasture Simulation Model (PaSim) of fluxes of carbon, nitrogen, water and energy for managed grasslands was applied, comparing a wide range of management, soil, vegetation, and future climate conditions. The principal goal of the project was to gain detailed understanding of the individual and combined effects of climate, atmospheric CO_2, soils and pastoral systems, as well as uncertainties associated with climate change projections. In this study, we have developed a risk assessment approach in order to evaluate not only changes in means, but also risks that production and other ecosystem services provided by grasslands would drop at very low values in some years. Such risks associated with climatic variability and extremes may have large impacts, occurring earlier than those of mean climate variables (Tubiello et al., 2007).

2. Methodology

2.1. Model description

A brief description of the main features of PaSim follows, since key processes are fully described in Vuichard et al. (2007b). As previous versus new animal model projections of climate change impacts on grasslands did not show significantly different results (p>0.05) on 30-year average (Graux et al., 2010), simulations were performed with the animal model described by Vuichard et al. (2007b) as its parameterization was simpler. Projections of

climate changes did not account for modifications in grassland community structure and for seasonal fluctuations of legume content.

2.1.1. Key processes

PaSim (Riedo et al., 1998) is a process-based grassland biogeochemical model based on the Hurley Pasture Model (Thornley, 1998). Grassland processes are simulated on a time step of a $1/50^{th}$ of a day. Simulations are limited to the plot scale when animals are grazing at pasture (PaSim does not consider indoor periods). Simulations may run over one or several years. As well as other advanced biogeochemical models, PaSim simulates water, carbon (C) and nitrogen (N) cycles, the latter being improved by Schmid et al. (2001). Photosynthetic-assimilated C is either respired or allocated dynamically to one root and to three shoot compartments (each of which consisting of four age classes). Accumulated aboveground biomass is used by either cutting or grazing, or enters a litter pool. The N cycle considers three types of N inputs to the soil via atmospheric N deposition, fertilizer N addition, and symbiotic N fixation by legumes. The inorganic soil N is available for root uptake and may be lost through leaching, volatilization and nitrification/denitrification, the latter processes leading to N_2O gas emissions to the atmosphere. Management includes organic and mineral N fertilization, mowing, grazing, and animal supplementation, and can either be set by the user or optimized by the model (Vuichard et al., 2007a). The version of the animal module of PaSim used here was primarily implemented by Riedo et al. (2000) then improved by Vuichard et al. (2007b) to simulate herbage ingestion, milk production (MP), and methane (CH_4) emissions from pastures grazed by dairy cows or sheep. The microclimate module, as climate impacts is the focus of this paper, is described in more details.

2.1.2. Climate and CO_2 effects

The driving weather and atmospheric variables in PaSim are hourly air temperature (T_a), precipitation (P), vapour pressure (e_a), global radiation (R_g), wind speed (V), and atmospheric CO_2 and NH_3 concentrations. Hereafter, we detail how PaSim simulates the effects of atmospheric CO_2 concentration ($[CO_2]$), air temperature and water stress on the functioning of three main ecosystem compartments (vegetation, soil and herbivores).

$[CO_2]$ has direct effect on leaf photosynthesis and stomatal conductance. Leaf photosynthesis is calculated as a non-rectangular hyperbola to determine the light response curve, with parameters depending on CO_2 levels, i.e. the light-saturated rate of leaf photosynthesis (P_m)

and the photosynthetic quantum efficiency (α). P_m is modulated by CO_2-temperature interactions by a factor ($P_{m,CO2T}$), given by the maximum assimilation rate of CO_2 at ambient [CO_2] (A_{max}) according to the Farquhar and Caemmerer (1982) leaf photosynthesis model, as parameterized by Long (1991), divided by the same term calculated for reference CO_2 concentration set to 350 µmol mol^{-1}. Thus, for the latter concentration, this factor is equal to 1 whatever air temperature. Above 350 µmol mol^{-1}, $P_{m,CO2T}$ is calculated as a linear increasing function of [CO_2], whose slope decreases when air temperature exceeds the optimum value for photosynthesis. The term α also depends on a CO_2-temperature interaction factor (α_{CO2T}), calculated as previously from the Farquhar and Caemmerer (1982) leaf photosynthesis model, as parameterized by Long (1991). Again, this factor is normalized to 1 at [CO_2] equal to 350 µmol mol^{-1} for all temperatures. Calculation of the CO_2-dependent stomatal conductance is an implementation of the Leuning model (1995) based on the humidity deficit at the leaf surface.

Air temperature (T_a) determines plant phenology through the calculation of a development index that both influences P_m (as it is assumed to be greater in the reproductive stage than in the vegetative stage) and substrate allocation ratio to shoot compartments. T_a also affects plant and soil processes depending on a temperature factor from Thornley et al. (1998):

$$f\left(T_a\right)=\frac{\left(T_a-T_0\right)^{q_{fT}}\left(T_0^{'}-T_a\right)}{\left(T_{ref}-T_0\right)^{q_{fT}}\left(T_0^{'}-T_{ref}\right)},\ T_0\le T_a\le T_0^{'} \qquad (1)$$

$$else\ f\left(T_a\right)=0$$

where T_a is air temperature (°C); T_0, T_0', T_{ref} are, respectively, the base air temperature, the ceiling air temperature at which processes cease, and reference air temperature at which the maximum rate of development occurs (°C); q_{fT} is a shape parameter (-).

The former equation modulates: i) for plants: photosynthesis, maintenance respiration, growth, senescence, C root exudation, N uptake and within-plant N fluxes, and ii) for soil: nitrification, SOM decomposition and, as the denitrification rate is assumed to be proportional to the latter, also denitrification. For most processes, the following values are used: T_0=0 °C, T_0'=45 °C, T_{ref}=20 °C, q_{fT}=2. Otherwise, T_0'=50 °C and q_{fT}=1.5 are used for P_m, and q_{fT}=2.5 is used for plant maintenance respiration. The parameter values related to plant photosynthesis and maintenance respiration reflect their different temperature responses. Parameter values and corresponding temperature response curves are reported in Appendix A (see Tab. A.1 and Fig. A.1). When modelling herbivores at pasture, high temperatures also alter grazed herbage digestibility and ingestibility (Graux et al., 2010), but such temperature effects are not

included in this study (where a simplified version of PaSim's animal model is used, based on Vuichard et al., 2007b).

Water availability is important for both plant and soil processes. Water stress on photosynthesis is expressed through a stress factor (f_{Wp}) relative to weighted mean of the soil water potentials (Ψ_W) in the different soil layers:

$$f_{Wp} = \frac{1}{1+\exp(-\psi_{w,s}(\psi_w - \psi_{w,b}))}, 0.1 \le f_{Wp} \le 1 \quad (2)$$

where ψ_W is the weighted mean of the soil water potentials in the different soil layers (m); $\psi_{W,b}$ and $\psi_{W,s}$, parameters of the water dependency function (m and m^{-1}, respectively).

As water stress may be too influential on the plant processes and might lead to premature simulated mortality, the original parameterization (Riedo et al., 1998) and lower boundary of the water dependence of photosynthesis have been revised according to literature (Casella et al., 1996). Based on the new parameterization ($\psi_{W,b}$=100 m, $\psi_{W,s}$=0.06 m^{-1}), water deficit becomes limiting when soil moisture drops below 40% of field capacity. Water stress alters root N uptake and shoot senescence through the calculation of a new index (f_W, $0.5 \le f_W \le 1.0$) derived from f_{Wp}, according to Vuichard et al. (2007b). Root N uptake can be also limited by small soil relative water content (Schmid et al., 2001). Soil processes such as nitrification, denitrification and nitrate leaching are all enhanced by high soil water availability (Riedo et al., 1998).

2.2. Soils and pasture systems

Soil profiles were chosen from a database designed to include the major soil types (by texture, water characteristics and soil depth) and land uses in France (DONESOL database http://www.gissol.fr/outil/donesol/donesol.php). Two basic soil profiles were extracted from this database (Tab.1): crop-specific truncated moderately leached brown soil (1.40-m depth) and grassland specific limestone brown soil (0.60-m depth). Soil properties were derived from soil texture, bulk density and water saturation using transfer functions for hydraulic and thermal properties (Campbell, 1985; Or and Wraith, 1999). In order to expand the effects of plant available soil water content on model predictions, the grassland specific soil profile was considered in three depths (0.60, 0.80 and 1.00 m).

Soil type	Original destination	Depth (m)	WHC (mm)	Clay (%)	Silt (%)	Sand (%)
Truncated moderately leached brown soil	Crop specific	1.40	226	14	58	28
Limestone brown soil	Grassland specific	0.60 0.80 1.00	92 126 158	25	45	30

Tab. 1. Description of the crop specific and grassland specific soils (differing for texture) used in the simulations. For grassland specific soil, alternative depths were considered that offer a range of water holding capacities (WHC).

Four pastoral systems were defined (Tab.2), based on expert knowledge, to represent common French agricultural practices for either sown (every five years) or permanent grasslands: (SI) irrigated and rainfed (S) monocultures of *Lolium perenne* L., permanent intensive (PI) and extensive (PE) grasslands.

System		SI	S	PI	PE
Grassland type		Sown, monospecies		Permanent, multispecies	
		Lolium per. L.		5% of *Trifolium rep.* L.	20% of *Trifolium rep.* L.
Fertilization	(kg N.ha-1)	320	200	200	0
Irrigation	(% of needs)	80	0	0	0
Cutting dates		15-Apr.		15-Apr.	15-Apr.
		30-Jun.		01-Jun.	01-Jun.
		15-Aug.		-	
		15-Oct.		-	
Grazing periods		-		20-Jul to 5-Aug	
		-		15-Oct to 1-Nov	
Stocking density	(LSU.ha^{-1})	-		1.5	0.8

Tab. 2 Description of the four simulated grassland systems, comprising sown monocultures (SI, irrigated; S, rainfed) and permanent semi-natural grasslands (PI, intensive; PE, extensive). Sown grasslands are cut four times per year from April to October. Permanent grasslands are assumed to be cut twice in spring and cattle-grazed twice in summer and in autumn (during 15-day periods in each season) at stocking rates of 1.5 and 0.8 LSU ha^{-1} for PI and PE, respectively. PI, S, and SI grasslands are supplied with 200, 200 and 320 kg N ha^{-1} yr^{-1}, respectively, as ammonium nitrate in split applications before each cut. Permanent extensive grasslands (PE) are not fertilized. In PE and PI, vegetation is assumed to contain 20% and 5% of legumes, respectively.

Sown grasslands were cut four times per year from April to October (April 15, June 30, August 15, and October 15).

Permanent grasslands were cut twice in spring (April 15 and June 30), followed in autumn by aftermath grazing by dairy cows (with constant weight: 600 kg and intake capacity: 18 Cattle Fill Units) during two 15-day periods at stocking rates of 1.5 and 0.8 LSU ha^{-1} in PI and PE systems, respectively. 200, 200 and 320 kg N ha^{-1} yr^{-1} were applied as ammonium nitrate in four or two splits the day before each cut event on, respectively, PI, S, and SI systems. Permanent extensive grasslands (PE) were not fertilized. PE and PI grasslands were assumed to contain 20% and 5% of legumes, respectively. Simulation of *Lolium perenne* L. sown grasslands differs from permanent grasslands from both (i) several key functional traits (See Appendix B.Tab. B.1 in Appendix B) and (ii) soil organic matter decomposition, which was accelerated due to soil tillage every five years. In all simulations, agricultural practices remained fixed, and soil organic matter (SOM) was initialized at equilibrium with the climate in the 1950s.

2.3. Sites and climate scenarios

2.3.1. Site-specific climate characterisation

Climate change impacts on pastoral systems were modelled at 12 sites across France, corresponding to meteorological stations of Météo-France (Fig. 1).

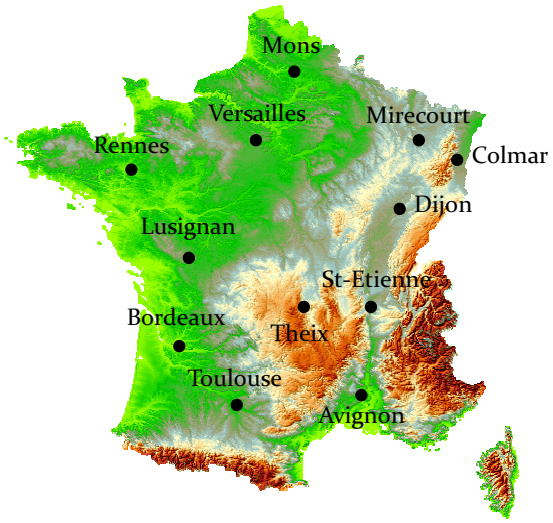


Fig. 1. Location of the 12 French studied sites.

Site description, including altitude, geo-reference and current climate details, is given in Appendix B (Appendix B.Tab. B.2). Current climates are described according to average daily temperature and cumulated rainfall from meteorological measurements of Météo-France from 1970 (or later according to data availability) to 2006. The climate series were also

characterized for their continentality, Mediterraneity and aridity using, in that order, "Emberger", "Le Houérou" and "De Martonne-Gottmann" indices.

The index elaborated by Emberger (1930) and used to characterize climatic series for air temperature (e.g., Confalonieri et al., 2010) considers the difference between the mean of the maximum temperatures of the hottest month (*M*) and the mean of the minimum temperature of the coldest month (*m*) in the year. This index expresses the continentality of a climate, defined as follows: $M\text{-}m < 15$ °C: oceanic insular; $15 \leq M\text{-}m < 25$ °C: lowland littoral; $25 \leq M\text{-}m < 35$ °C: semi-continental; 35 °C $\leq M\text{-}m$: continental. In particular, evaporation is represented by the temperature range "*M-m*" because it frequently increases with it (Calvet, 1964).

The Mediterraneity index (MI_2=winter trimester [December-February] precipitation/summer [June-August] trimester precipitation, Le Houérou, 2004) indicates the seasonal patterns of precipitations: $MI_2 < 1.5$: non seasonal, non-Mediterranean climate (tropical or temperate); $1.5 \leq MI_2 < 2$: sub-Mediterranean climate; $MI_2 > 2$: typical Mediterranean climate.

De Martonne aridity index elaborated from the formula of Gottmann (De Martonne, 1942) is as follows (*b*, De Martonne-Gottmann aridity index):

$$b = \frac{1}{2}\left(\frac{P_y}{T_y + 10} + 12\frac{P_a}{T_a + 10}\right) \quad (3)$$

where P_a and P_y are, respectively, the yearly average precipitation and the average precipitation of the most arid month; T_a and T_y are, in that order, the yearly average temperature and the average temperature of the most arid month. In order to discriminate the classes of aridity/humidity we set the range limits published by Diodato and Ceccarelli (2004): $b < 5$: extreme aridity; $5 \leq b \leq 14$: aridity; $15 \leq b \leq 19$: semi-aridity; $20 \leq b \leq 29$: sub-humidity; $30 \leq b \leq 59$: humidity; $b > 59$: strong humidity.

2.3.2. SRES scenarios, climate models and downscaling methods

An ensemble of plausible future climatic conditions was generated by combining a range of SRES scenarios, of climate models and of downscaling methods. Plausible future development paths of greenhouse gas emissions were based on a subset of three scenarios: B1, A1B and A2, chosen among the six commonly used marker scenarios from the IPCC Special Report on Emission Scenarios (Nakićenović and al., 2000) and representative of a 'low', 'medium' and 'high' scenario, respectively (IPCC, 2007b).

Five global coupled ocean-atmosphere circulation models (GCM) which are representative for Europe were used: i) the ARPEGE Climate model of the National Institute of Meteorological Research (CNRM, Toulouse, France), ii) the coupled GCM 3.1 T63 of the Canadian Centre for Climate Modelling and Analysis (CCCMA, Victoria, BC, Canada), iii) the Atmosphere-Ocean Model (AOM) of the National Aeronautics and Space Administration Goddard Institute for Space Studies (NASA-GISS, New York, NY, USA), iv) the GCM 2.3.2a of the Meteorological Research Institute (MRI, Ibaraki, Japan) and the CCSM 3.0 of the National Center for Atmospheric Research Community Climate System Model (NCAR, Boulder, CO, USA).

Three downscaling methods were used for regionalizing the GCM outputs: i) anomalies (An., Déqué, 2007), variable corrections or quantile-quantile conditional disaggregation (VC, Déqué et al., 2007) and statistical disaggregation based on weather types (SD, Boé et al., 2006).

Not all combinations of the five GCMs with the three emission scenarios and the three downscaling methods were, however, available in the framework of the CLIMATOR project (see Appendix B.Tab. B.3 in Appendix B). Future increase in extreme weather events such as droughts and heat waves was included in those climate scenarios.

Since hourly climatic and atmospheric inputs are required by PaSim, the daily climatic variables generated were transformed into hourly data for respectively, T_a, R_g, e_a and V, on the one hand and P, one the other hand. Daily precipitation amounts were disaggregated into hourly realisations using an algorithm (based on concepts by Allcroft and Glasbey, 2003). Rainfall intensity was modelled as the transform of a truncated Gaussian random process with time dependence: when the Gaussian process is above a threshold, its value is transformed according to the transform function; otherwise, rainfall intensity is null. Three model parameters related to rain frequency, rain intensity and time autocorrelation were determined via the method of moments described by Meza (2006). Daily T_a and R_g inputs were transformed by using sinusoidal functions based on, respectively, minimum and maximum daily values of air temperature, and sun rising and setting times but also precipitations that were assumed to limit R_g. Hourly e_a was deduced from hourly T_a and dew point. Daily V was split into diurnal and nocturnal V by assuming that wind blows preferentially during the day. CO_2 concentration was assumed constant within a year and within a day but increased each new year as depicted by the considered SRES scenario. NH_3 concentration was set to 2 ppm and remained unchanged during the whole simulation.

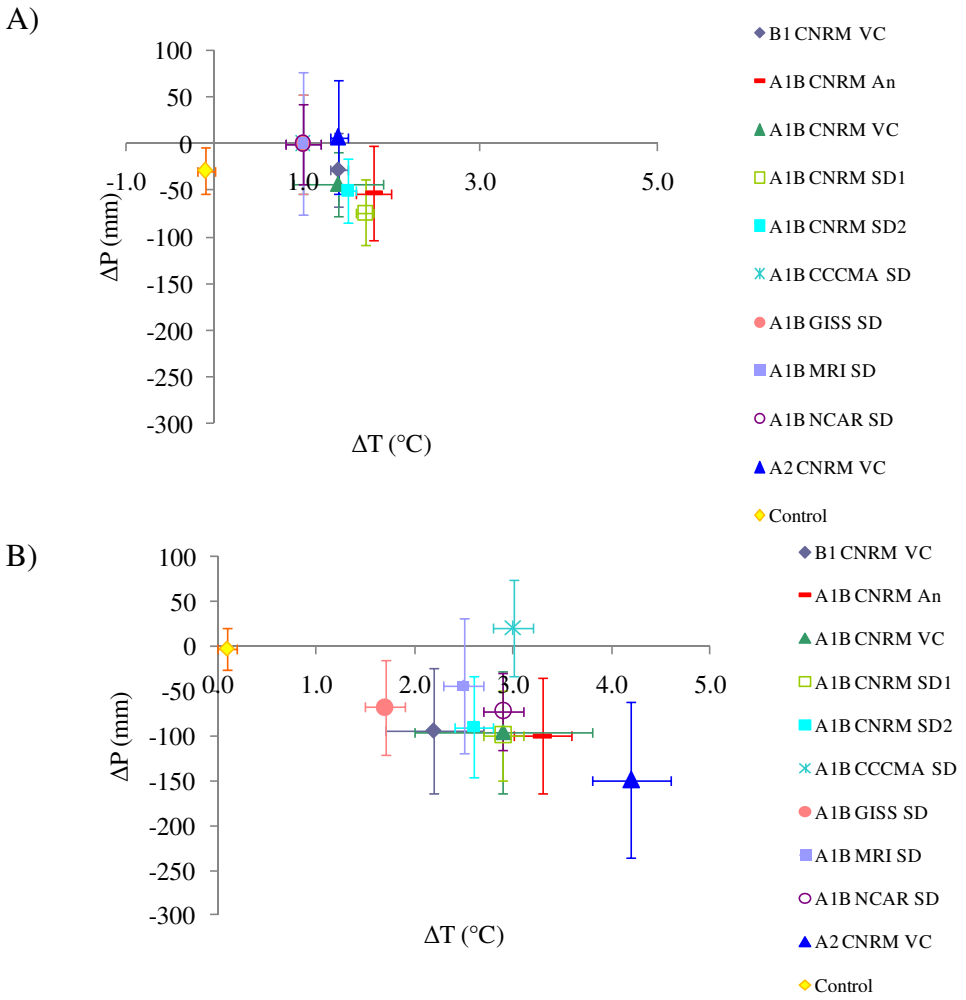


Fig. 2. Diagram illustrating the studied climate scenarios according to temperature and rainfall variations between A) near past (1970-1999) and near future (2020-2070) and between B) near past (1970-1999) and far future (2070-2099). Data of some climate scenarios were not available for near future.

Appendix B.Tab. B.3 in Appendix B depicts climate scenarios, including (i) projected changes in average temperature (ΔT, °C) and precipitation (ΔP, mm) for near (2020-2049) and far (2070-2099) futures in comparison to the climate baseline (1970-1999), and (ii) average CO_2 concentrations in near and far futures. The Figure 2 illustrates the ranks of simulated climate scenarios under near and far futures for temperature and precipitation changes. The simulations covered a high number of combinations of soils, grassland types and managements, sites, climate model formulations and scenarios, initialization settings, and downscaling and regionalization solutions, producing a total of 1920 simulation runs (10 climate change scenarios x 12 sites x 4 soils x 4 grassland types and managements) of 150 years each. Due to high time required for running these simulations on a conventional PC (around six months), simulations were computed on a grid at LIMOS (http://www.isima.fr/limos, Clermont-Ferrand, France).

In order to summarise the ensemble of climates and of atmospheric CO_2 concentrations under current and future conditions, "climate types" were defined based on: i) three aridity classes determined from the minimum, median and maximum values of De Martonne-Gottmann aridity index, as well as ii) five atmospheric CO_2 concentration classes: "-": 344 ppm CO_2 reference over 1970-1999; "+": 50-149 ppm CO_2 increase; "++": 150-249 ppm CO_2 increase, "+++": 250-349 ppm CO_2 increase, and "++++": 350-449 ppm CO_2 increase over the reference.

2.4. Analysis of simulated outputs

2.4.1. Selection of variables

Forage production and quality, gross primary productivity (GPP), water drainage, net biome productivity (NBP) and global warming potential (GWP) were selected to summarize key changes in grassland processes and ecosystem services under climate change. Grassland production was estimated via annual and seasonal gross primary production (GPP), cut dry matter (DM) yields (DM Yield) and milk production (MP) at pasture (permanent grasslands only). Future trends in forage feed value, i.e. forage nutrients content and availability, were studied with reference to the evolution of the plant C/N ratio and of the harvested N content.

Based on a classical approach, simulated cut DM yield corresponds to the dry matter harvested each year above a residual leaf area index of 0.5 m^2 m^{-2} or a residual shoot biomass of 0.1 kg m^{-2}. Permanent grasslands are only cut in spring, while sown grasslands were assumed to be mown during the whole year. We compared GPP data to make comparisons of dry matter production between permanent and sown grasslands consistent. Both annual and seasonal GPP were analysed as climate change is likely to change seasonal patterns in grasslands. Seasons were defined approximating the astronomical seasons (winter, January–March; spring, April–June; summer, July–September; autumn, October–December).

Milk production of dairy cows was calculated from the ratio of the net energy content requirements for lactation to the energy content of milk, assuming that cow intake capacity and liveweight remain fixed to the parameter input values.

Water drainage corresponds to net percolation through the soil profile, calculated in case of irrigated systems as the difference between annual amount of water draining through the soil and irrigation, as we assumed that water provided by irrigation is mostly drawn from water tables.

Global warming potential (*GWP*) is a measure of the extent to which a given mass of greenhouse gas is estimated to contribute to global warming (*GWP* being by convention equal to 1 for CO_2). It was calculated by adding CH_4 and N_2O emissions to the net ecosystem exchange (*NEE*) values, using the global warming potential of each gas at the 100-year time horizon (IPCC, 2007a). NEE is defined as the difference between gross primary productivity (*GPP*) and total ecosystem respiration (*TER*). The latest includes respiratory losses of CO_2 by grazing ruminants, autotrophic respiration and soil heterotrophic respiration.

$$GWP = k_{N_2O}\ N_2O + k_{CH_4}\ CH_4 - NEE \quad (4)$$

where:

$$NEE = GPP - TER \quad (5)$$

with (Soussana et al., 2007):

$$k_{N_2O} = 127{,}7\ as\ 1\ kg\ N_2O - N = 127{,}7\ kg\ CO_2 - C \quad (6)$$

$$k_{CH_4} = 9{,}81\ as\ 1\ kg\ CH_4 - C = 9{,}81\ kg\ CO_2 - C \quad (7)$$

A negative *GWP* indicates a net sink of greenhouse gases in the atmosphere in CO_2 equivalents and conversely. Only on-site emissions of GHG were calculated, not including further off-site emissions (i.e. when animals are in barn) induced by the animal digestion of the harvested herbage.

Net biome productivity (*NBP*) is calculated from *NEE*, C input due to C import in organic fertilizer (F_{Fert}) and C output due to enteric methane (F_{CH4}), harvest ($F_{harvest}$) and milk production (F_{milk}), and is therefore calculated as follows:

$$NBP = NEE + F_{Fert} - F_{CH_4} - F_{harvest} - F_{milk} \quad (8)$$

With this sign convention, a positive *NBP* means that grasslands stored C in their soil. Neither greenhouse gas budget nor net biome productivity includes the C accumulated through liveweight gain and the C lost from the ecosystem through leaching of dissolved organic and inorganic C, as the PaSim version used does not consider such C processes.

2.4.2. Variance analysis and decomposition

Univariate analysis of variance (ANOVA) was used for analyzing the following annual model outputs: gross primary production (GPP), annual dry matter yield (DM Yield), plant C/N ratio (C/N), harvested shoot N content ($N_{sh,harv.}$), drainage, global warming potential (GWP), and net biome productivity (NBP). Such outputs were generated under conditions identified by four classification factors: soil type (grassland-specific, crop-specific), type of grassland

(permanent, temporary), soil depth, management type (layout in Tab. C.2). The GLM procedure of SAS (version 8.1, SAS Institute Inc, Gary, NC) was used to construct tests to determine the significance of each classification effect and interaction effects in a combined analysis (including the Levene test to assess departure from homogeneous variances). In particular, selected model outputs were compared by ANOVA in three modifications: (1) one-factor conventional and (2) Welch's ANOVA, to test the influence of heterogeneous variances, (3) four-factor ANOVA for comparisons of soil type, soil depth, grassland type, management type (and interactions), with depths nested within soil types and management types nested within grassland types, accounting for the influence of CO_2 atmospheric concentration entered as covariate (ANCOVA). Year was used as replication within each 30-year period. Conventional repeated-measures ANOVA that adjusts for nonindependence was not applicable in this case, due to the large number of factors and the relatively low number of replicates that would make the approach overly conservative. We chose a type III (or marginal) sums of squares decomposition, that is, the effect of each explanatory variable is evaluated after all other factors have been accounted for. It is considered to give the best linear-unbiased estimate for unbalanced data, and is appropriate for the case of not purely nested design represented in this study. Other major sources of variability were taken into account by replicating the same analysis over the selected "climate types" (section 2.3). Within each "climate type", the relative contribution of each factor (i.e., soil type, soil depth, grassland type, management and [CO_2]) to total variance was evaluated thanks to sum of squares decomposition. This allows visualizing the evolution of these contributions along aridity and CO_2 gradients. Even if one factor contributes greatly to explain the total variation in the simulated results, this may be not significant if the overall variation explained by the statistical model is low or if the degrees of freedom of the particular factor are small (Olesen et al., 2007). Hence, all sources of uncertainty were primarily evaluated in terms of significance (p value), and then for their contributions to the total sum of squares.

2.4.3. Cumulative probability distributions

Within each aridity group, non-parametric and distribution free Kolmogorov-Smirnov (K-S) tests (Smirnov, 1939) were carried out for pairwise comparisons between cumulative probability distributions of output variables relative to near past and futures (using samples of 30 years), for selected "climate types". In its basic univariate case, the K-S test uses the maximum vertical distance between the cumulative distribution functions of the two samples.

The K-S maximum distance offers an absolute measure of similarity between two samples based on statistical theory. The analysed variables included seasonal and annual GPP, annual DM yield, annual average plant C/N ratio, annual milk production (MP) at pasture (only in case of permanent grasslands), as well as annual soil water drainage, GWP and NBP. K-S tests were performed using the R-project for statistical computing (version 2.11.0, http://www.r-project.org).

To see in what extent the grassland production and C budget could be affected by climate change in near and far futures, probabilities to exceed or to be lower than relative or absolute thresholds in comparison to average values for climate baseline were calculated. These thresholds, set by expert's knowledge and specific to the output variables considered, are: ±10% and ±25% for annual and seasonal GPP, as well as for annual DM Yield, ±5% and ±10% for plant C/N ratio, ±25% and ±50% for drainage, ±0.1 and 0.2 kg eq. C m^{-2} for GWP and ±0.05 and 0.1 kg C m^{-2} for NBP.

Of the four simulated soil types, two were selected for the K-S tests, as representative of contrasting soil conditions: the crop-specific soil (1.40 m depth) and the shallowest grassland-specific soil (0.60 m depth).

3. Results

Section 3.1 presents the analysis of current and future climates according to climate indicators, as a basis for selection of a representative set of "climate types" that were then used for assessing countrywide impacts. Sections 3.2 and 3.3 illustrate summaries of the statistical analyses (analyses of variance and probability distributions comparisons) performed on several output variables and "climate types" representative of the range of uncertainty in climate change. A focus on two contrasting study-sites (sub-section 3.3.2) was meant to convey the information about the time evolution of climate change impacts that best reflect local conditions.

3.1. Climate analysis and selection

3.1.1. Current site-specific climate characterisation

According to climate indicators for aridity, continentality, and Mediterraneity, climates of the 12 studied sites were found to range from sub-humid (Mirecourt) to arid (Avignon) (Fig. 3)

and to represent well the variety of current French climates, including lowland littoral, semi-continental, mountain and sub-Mediterranean climates (Appendix B.Tab. B.2 in Appendix B).

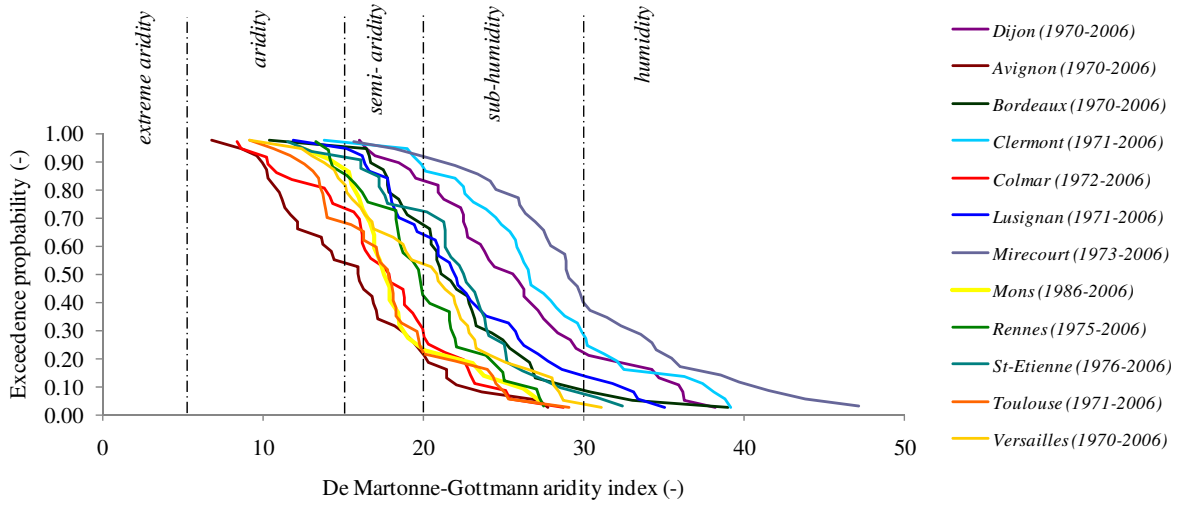


Fig. 3. Exceedence probability distribution functions of annual values of De Martonne-Gottmann aridity index at 12 French sites over 1970-2006. Aridity-humidity thresholds were drawn out of literature (Diodato and Ceccarelli, 2004).

3.1.2. Selection of climate types to represent future climate uncertainty

The De Martonne-Gottmann aridity index was used as criterion to select alternative climate types that represent the full range of climate uncertainty associated to future changes. This allowed selecting 14 "climate types" as summarized in 0. The figure 4 illustrates the corresponding range of aridity represented in near past, near future and far future. CO_2 fertilization corresponds in close future to class "+", and in far future to classes from "++" to "++++".Appendix B.Tab. B.4 in Appendix B gives the temperature increase equivalence of these CO_2 increase classes.

Although the evaluation was based on a complex design, the results are more efficiently conveyed by a few relevant categories of information.

	CO_2	Minimum aridity	Median aridity	Maximum aridity
Near past	-	Mirecourt A1B MRI SD (30 ± 8.1 : humid)	St-Etienne A1B CNRM VC (20.4 ± 7.6 : sub-humid)	Avignon A1B NCAR SD (13.1 ± 3.1 : arid)
Near future	+	Mirecourt A1B CNRM An (29.1 ± 6.1: sub-humid)	Bordeaux A1B CNRM SD1 (18.1 ± 4.5 : semi-arid)	Avignon A1B CNRM SD1 (11.2 ± 2.8 : arid)
Far future	++	Mirecourt B1 CNRM VC (30.3 ± 5.5 : humid)	Mons B1 CNRM VC (14.8 ± 4 : arid)	Toulouse B1 CNRM VC (11.3 ± 2.6 : arid)
	+++	Mirecourt A1B CCCMA SD (28.1 ± 6.3 : sub-humid)	Mons A1B CNRM SD2 (14.9 ± 3.6 : arid)	Avignon A1B GISS SD (8.8 ± 2.3 : arid)
	++++	None	St-Etienne A2 CNRM VC (15 ± 3.8 : arid)	Toulouse A2 CNRM VC (7.7 ± 2.5 : arid)

Tab. 3. Selection of the 14 "climate types" representative of the studied range of uncertainty in alternative sites, climate model formulations and scenarios, initializing settings and regionalization solutions according to De Martonne-Gottmann aridity index (values enclosed in brackets). This selection was made for three aridity groups and five CO_2 fertilization classes, quoted as "-" for near past (whose average concentration over 1970-1999 was considered as reference) while the rest depicts alternative CO_2 concentration increases above the reference: "+" for 50-149 ppm, "++" for 150-249 ppm, "+++" for 250-349 ppm, and "++++" for 350-449 ppm. Note that CO_2 fertilization corresponds in near future to class "+" and in far future to classes from "++" to "++++".

Overall presentation of results was thus limited to such selected climates types, using extensively managed rainfed permanent grasslands, or intensively managed irrigated sown grasslands as examples.

3.2. Drivers of the grassland response to climate changes

Results of analysis-of-variance are given in detail in the Tab. C.2 of Appendix C. The design lacked balance because of multiple (yet nested) factors, missing treatments, and need for use of a covariate (atmospheric CO_2 concentration). This complex design made it difficult to carry out a complete verification of basic assumptions (and manage violations when required). Data transformations to correct for the heterogeneity of variances would have altered the interpretation of our findings thus limiting the estimate of incidence to model outputs by each factor. An alternative approach, drawn from the applied statistics literature (e.g., Bellocchi et al., 2010; Folloni et al., 2010), was used to sort out statistically the separate and interactive effects of the drivers on the projected response of grasslands

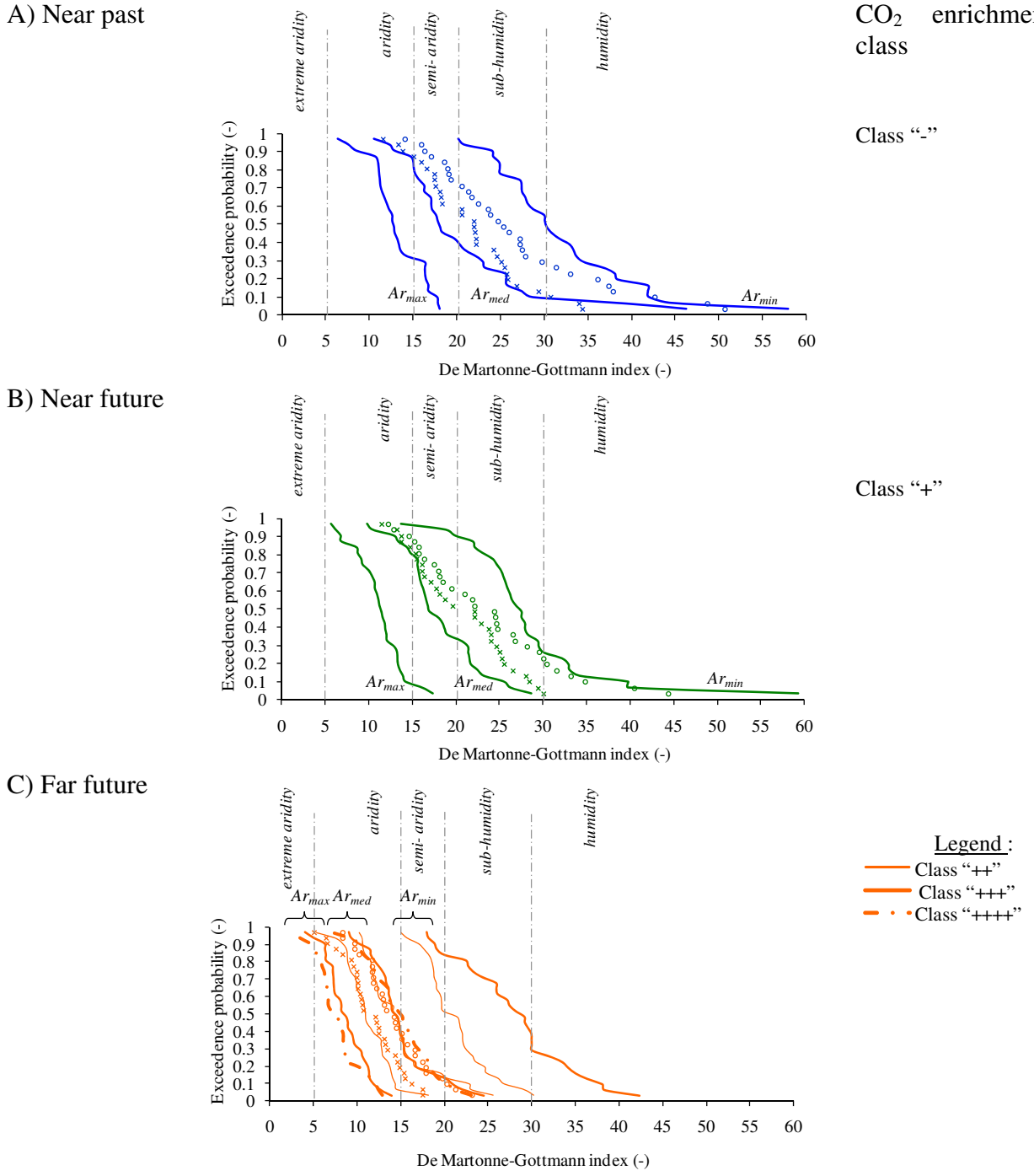


Fig. 4. Exceedence probability distribution functions of average annual values of De Martonne-Gottmann aridity index for the 14 selected 'climate types' (lines). The latter are detailed for A) near past, B) near future and C) far future. Far future includes several CO_2 enhancement classes, from "++" to "++++". Near Past and near futures correspond to, in that order, "-" and "+" CO_2 enrichment classes. Aridity-humidity thresholds were drawn out of literature (Diodato and Ceccarelli, 2004). Climates of two contrasted sites, Mirecourt (circles) and Avignon (crosses), are also reported for the regional projection of the SRES storyline A2 and the ARPEGE climate model downscaled using the variable correction method.

One-way Welch's nonparametric approach was applied to each factor (soil type, soil depth, grassland type, grassland management, CO_2 concentration) because it is robust to departure from non-homogeneity of variances and assumed more reliable than conventional ANOVA under such conditions. A number of 490 one-way analyses were run (7 outputs * 14 climates * 5 factors). Generally (473 cases out of 490, that is 96.5%), either the hypothesis of variance homogeneity was not rejected or conventional one-way ANOVA proved equally reliable to the nonparametric approach when heterogeneous variances were identified by Levene's tests. Under the latter conditions, parametric four-way ANOVA can be an appropriate approach for comparison of treatments and interactions. In the cases where this did not happen the possible consequences of non-homogeneous variances on the probability of type-I error cannot be substantial when non-significant effects were apparent.

This resulted in 92 cases among the 98 four-factor ANOVA (that is 94% of unbiased results), while in the other six cases (four for NBP, one for drainage and one for $N_{sh,harv.}$) ANOVA turned into significant results that could have been effectively biased by heterogeneous variances. However, because of their limited number, they did not affect the general conclusions depicted by either the ANOVA results or the visual hierarchization of the sources of variation (following sections).

According to ANCOVA (Tab. C.1 of Appendix C), soil depth(soil type), management and atmospheric CO_2 concentration ($[CO_2]$) were, whatever the levels of aridity and $[CO_2]$ enhancement, the three most significant factors ($p<0.001$) in determining annual gross primary production (GPP), annual DM yield (Yield), average plant C/N ratio (C/N), average harvested shoot N content ($N_{sh,harv.}$), annual soil water drainage (drainage) and global warming potential (GWP). Management and $[CO_2]$ also contributed mainly to global sum of squares of these variables, while soil depth was found to contribute marginally (Fig. C.2). In addition, grassland type was found to contribute largely to global sum of squares (Fig. C.2) without being significant for the studied outputs according to ANCOVA (Tab. C.1). A quite general result was that the incidence of management was likely to increase linearly with the level of aridity, often at the expense of $[CO_2]$ (except for Yield and $N_{sh,harv}$). For instance, for GPP, the relative contribution of management to global sum of squares moved from 27% under minimum aridity to 49% under maximum aridity. In parallel, $[CO_2]$ incidence moved from 48% under minimum aridity to 24% under maximum aridity. Complementary results for other output variables can be found in Tab. C.2. As management practices were assumed to remain the same as those of climate baseline, except for irrigation that was adjusted on

climate demand, such evolution is likely to be linked with irrigation adaptation, showing a clear trend in the incidence of management on drainage and GPP simulations (Fig. C.2).

On the contrary, whatever the levels of aridity and CO_2 enhancement, if the variability of net biome productivity (NBP) was mainly explained by [CO_2] (p<0.001), other factors were also significant in some cases, i.e. soil and grassland type (p<0.05), and agricultural practices (p<0.001) (Tab. C.1). Sum of square decomposition did not show any particular trend, [CO_2] remaining the principal factor explaining NBP variability in response to climate changes (Fig. C.2).

Table 4 summarizes the results of the K-S tests performed to compare near past against near and far futures cumulative probability distributions. In particular, the percent of times the test was significant is reported, either globally or relatively to each of grassland type or system. An indication is also given about the trends associated to future climate conditions.

When considering different time horizons, a conclusion from K-S tests was that cumulative distributions of annual, spring and summer GPP, C/N and GWP are expected to depart from the baseline more frequently in the far future than in the near term, whereas other output variables exhibited a similar proportion of significant departures between time horizons (Tab. 4). Both in near and in far future, more than half of the studied cases indicate a significant change in annual gross primary productivity and in herbage C/N ratio. In contrast, carbon sequestration, greenhouse gas balance (in CO_2 equivalents) and water drainage were significantly affected by climate change in less than 50 % of the studied cases. A χ^2 homogeneity test, performed on the proportions of significantly different distributions on both time horizons, showed that in general there are not different responses between grassland and system types for the simulated outputs. Some marginal significance (0.01<p<0.05) emerged in few cases.

With near and far futures grouped, the analysis of model responses to [CO_2] and aridity gradients independently highlighted some possible nonlinear responses of grassland ecosystems to climate changes that make sometimes difficult to disclose trends in the results (Tab. 5). The χ^2 homogeneity test indicated, for some output variables, significant effects (p<0.05) associated to CO_2 levels and aridity classes. In particular, both factors are expected to largely affect the *GPP* (seasonal and annual). Soil water drainage, on the contrary, is expected to be only affected by the level of aridity. Differences in soil depth were observed not to be significant (p>0.05) on any variable (Tab. 5), with differences observed when considering distinct time horizons (see next section).

A)

Percentage of significant comparisons (p <0.05) by grassland types, pastoral systems and aridity classes

	Total	Grasslands			Systems					Aridity					
		Perm.	Sown	$p(\chi^2)$	PE	PI	S	SI	$p(\chi^2)$	Perm.			Sown		
										Ar_{min}	Ar_{med}	Ar_{max}	Ar_{min}	Ar_{med}	Ar_{max}
GPP	67	38	63	0.157	19	19	25	38	0.677	(↗)	↗	ns	↗	↗	(↗)
GPP spring	58	43	57	0.450	21.5	21.5	21.5	35.5	0.767	↗	(↗)	ns	↗	(↗)	ns
GPP summer	42	40	60	0.371	20	20	10	50	0.187	↘	ns	ns	(↘)	(ns)	(ns)
GPP autumn	58	29	71	0.023	14.5	14.5	28.5	42.5	0.242	ns	↗	ns	↗	↗	(↗)
GPP winter	88	48	52	0.758	19	29	23	29	0.874	↗	↗	(↗)	↗	↗	(↗)
C/N	54	54	46	0.695	31	23	15	31	0.770	↗	ns	(↗)	ns	↗	(↗)
Drainage	33	50	50	1.000	25	25	13	38	0.721	ns	↗	ns	ns	ns	(↘)
NBP	0	0	0		0	0	0	0		ns	ns	ns	ns	ns	ns
GWP	12.5	0	100	0.014	0	0	33	67	0.091	ns	ns	ns	ns	(ns)	ns

B)

Percentage of significant comparisons (p <0.05) by grassland types, pastoral systems and aridity classes

	Total	Grasslands			Systems					Aridity					
		Perm.	Sown	$p(\chi^2)$	PE	PI	S	SI	$p(\chi^2)$	Perm.			Sown		
										Ar_{min}	Ar_{med}	Ar_{max}	Ar_{min}	Ar_{med}	Ar_{max}
GPP	86	48	52	0.710	24	24	24	28	0.965	(↗)	↗	↗	(↗)	↗	(↗)
GPP spring	89	49	51	0.851	24.5	24.5	25	26	0.995	↗	↗	(↗)	↗	↗	(↗)
GPP summer	59	45	55	0.359	21	24	18	37	0.254	-	(ns)	(ns)	-	(ns)	(ns)
GPP autumn	52	45	55	0.460	24	21	24	31	0.857	(↗)	(↗)	(ns)	↗	(↗)	ns
GPP winter	89	52.5	47.5	0.574	28	24.5	23	24.5	0.931	↗	(↗)	↗	↗	(↗)	↗
C/N	73	38	62	0.023	12.5	25.5	30	32	0.137	(↗)	(↗)	(↗)	(↗)	↗	(↗)
Drainage	36	52	48	0.768	26	26	30.5	17.5	0.815	ns	ns	↘	ns	ns	↘
NBP	3	50	50	0.414	0	50	0	50	0.446	ns	ns	(ns)	(ns)	ns	ns
GWP	42	37	63	0.057	11	26	22	41	0.091	(↗)	ns	(↗)	(↗)	ns	(↗)

Tab. 4. Percentage of significant (p<0.05) future distributions (A: near future; B: far future), in comparison with climate baseline, according to Kolmogorov-Smirnov tests (n=24 and n=64 for near and far futures, respectively). Results are shown for key variables, i.e. annual and seasonal gross primary production (GPP), plant C/N ratio (C/N), drainage, net biome productivity (NBP) and global warming potential (GWP). "Total" indicates the percentage of significant simulations for any type of grassland, system and soil. Otherwise, the percentage of significant simulations is detailed for grassland types and systems. Probabilities of χ^2-statistics are given to test the homogeneity of significant responses for grassland and system. General trends in variable evolutions are also given according to the level of aridity. The latter is quoted Ar_{min}, Ar_{med} and Ar_{max} for minimum, median and maximum aridity, respectively. Trends are enclosed in brackets when they represent the majority of cases without generalization to all simulations, and dashes mean that any trend cannot be detected (i.e., significant differences may indicate both increasing and decreasing trends).

Percentage of significant comparisons (p <0.05) by CO_2, aridity classes and soil type												
Output variable	CO_2 fertilization					Aridity				Soil		
	+	++	+++	++++	$p(\chi^2)$	Ar_{min}	Ar_{med}	Ar_{max}	$p(\chi^2)$	shallow	deep	$p(\chi^2)$
GPP	67	79	96	100	0.010	71	100	78	0.000	82	86	0.844
GPP_{spring}	58	100	71	100	0.000	100	91	56	0.000	80	82	0.964
GPP_{summer}	42	46	83	44	0.011	79	50	41	0.013	57	52	0.912
GPP_{autumn}	58	21	83	50	0.000	67	72	22	0.000	52	55	0.977
GPP_{winter}	88	71	100	100	0.005	100	81	88	0.088	91	86	0.798
C/N	54	75	71	75	0.375	71	69	66	0.914	68	68	1.000
Drainage	33	17	46	50	0.095	4	28	66	0.000	34	36	0.870
NBP	0	0	0	0	-	0	0	0	-	0	0	-
GWP	13	38	50	38	0.048	38	19	47	0.055	36	32	0.904

Tab. 5. Percentage of significant differences (p<0.05, Kolmogorov-Smirnov test) between cumulated distributions of future and baseline climates (n=88) for selected output variables, sorted out according to CO_2 and aridity gradients and two soil types. Probabilities of χ^2-statistics are given to test the homogeneity of significant responses for CO_2 fertilization level, aridity class, and soil type.

In Fig E.2 of Appendix E, some linear trends are shown between model outputs and either aridity or [CO_2], with distinction between the different time horizons. In general, seasonal GPP was found to increase with [CO_2], with the exception of summer data. In the latter case, GPP enhancement associated with high [CO_2] may be partly counterbalanced by conditions of high aridity. Contrary to spring and summer GPP that were found to be negatively correlated with aridity, autumn and winter GPP seemed to be promoted by drought conditions. At annual scale, both GPP and TER were found to increase with [CO_2] and to decrease with aridity. GWP was generally found to be negatively correlated with both aridity and [CO_2] with some non-linear responses to aridity. NBP was not found, on average, to be correlated with aridity and [CO_2].

3.3. Potential impacts of climate changes on grassland services

Interested readers can find additional information to Tab. 4 in Appendix D, where more details are given about threshold probabilities, associated significance, and likelihood in the form of histograms (Fig.D.3). Results of each output variables are presented below.

3.3.1. Results from climates types

3.3.1.1. Grassland forage provision

3.3.1.1.1. Annual production

Without adaptations of agricultural practices, and whatever aridity conditions, we observed in near future a general increase of annual gross primary production (GPP) in comparison with climate baseline. Based on the histograms in appendix D (Fig D.3 A), the likelihood of having in near future an increase of 10% and 25% of current GPP was reflected in 46% and 25% of simulations (into one of two IPCC classes "likely", i.e. ">0.66 probability of occurrence" and "very likely", i.e. ">0.90 probability of occurrence"), respectively (with significance of the K-S tests ranging between $p<0.05$ and $p<0.001$). In far future, grassland production is expected in most cases to exceed climate baseline, but can be similar to both climate baseline or near future, depending on [CO_2] increase and aridity level (see Fig D.1 A in Appendix D). Indeed, in some cases, the increase of climate aridity (Fig. 4) may counteract the positive effects of elevated [CO_2].

On average, annual GPP increase is expected to be greater in far than in near future with (Fig D.3 A) 59% and 37.5% of simulations "likely" to "very likely" to exceed climate baseline of 10% and 25% (significance of the K-S tests between $p<0.05$ and $p<0.001$).

Plant C/N ratio (production quality proxy) was projected to significantly increase both in near and far future with, respectively, 54% and 73% of cumulative distributions being significantly different from climate baseline. Irrespective of time horizon, irrigated systems were mainly concerned (Tab. 4) with 86% and 36% of simulations "likely" to "very likely" to exceed average current values of, respectively, 5% and 10%**,** with high significance level ($p<0.001$) of the K-S tests (Fig D.3 G). Permanent extensive grasslands were estimated to be less concerned by the C/N increase in far future (Tab. 4 and Fig D.3 G).

3.3.1.1.2. Seasonal fluctuations

Future trends of grassland GPP also showed seasonal fluctuations. In spring, it was projected to increase both in near and far futures, if sufficient water resources are assured by high soil water holding capacity and/or water supplies (precipitations, irrigations) (Tab. 4 and Fig. D.1 B of Appendix D). Compared with climate baseline and irrespective of time horizon, respectively 73% and 40% of simulations showed a "likely" to "very likely" spring GPP rise

of 10% and 25%, with high significance (p<0.001) of the K-S tests in most cases (Fig D.3 B). Consequently, DM yield of permanent grasslands (which are only mown during this favourable period) is also expected to increase in near and far futures (Fig D.3 F). Both in near and far future, summer GPP was estimated on average to be in general similar to current values (Tab. 4), with exceptions for combinations of warming and aridity levels. For rainfed systems under humid to semi-arid conditions in near future (+0.6 to 1.7 °C), 50% of simulations showed a "likely" chance to be 10% lower than current values. Under same aridity conditions and a greater warming in far future (+1.8 to 2.8 °C), this percentage reached 100%. The currently already high interannual variability of summer GPP values is kept in the future and may explain the non significant results from K-S tests between time horizons. In autumn, GPP is expected to increase in near future and to either increase (in a lesser extent), be similar or even sometimes decrease in far future, except for irrigated systems (SI) (Tab. 4, Fig D.1 E and Fig D.2 D). Summer and autumn GPP reductions in far future could result in dairy milk production drop with both extensively- and intensively-managed permanent grasslands (Fig. D.1 G). It was in winter that the greatest seasonal increase of GPP was projected, both in the near and far futures and whatever water resource availability (due to climate conditions, soil water holding capacity and irrigation vs. rainfed grasslands) (Tab. 4 and Fig. D.1 E). Compared with climate baseline and irrespective of time horizon, respectively 71% and 67% of simulations showed a "likely" to "very likely" winter GPP rise of 10% and 25%, with high significance (p<0.001) of the K-S tests in most cases. The comparison of system contribution to total significance between future and current GPP showed that irrigated and intensively-managed sown grasslands (SI) contribute highly (Tab. 4). Globally, irrigation was either observed to compensate for the negative impacts of climate change on grassland GPP or to reinforce the already positive effects due elevated [CO_2] (Fig. D.1. A-E). Irrespective of time horizon, with SI systems, 91% and 50% of simulations were "likely" to "very likely" to exceed average current values of, respectively, 10% and 25%, with high significance (p<0.001) of the K-S tests (Fig. D.3 A).

3.3.1.2. Soil water drainage

In near future, soil water drainage was projected to be on average similar to current values (Tab. 4 and Fig D.1 J). Nevertheless, it could be highly reduced in far future under conditions of high aridity and especially with irrigated systems, regardless of factors affecting water resources (soil depth, management and climates conditions) (Tab. 4 and Fig D.1 J). Under

maximum aridity in far future, in 56% and 41% of simulations, drainage was “likely” to “very likely” to be lower than current values of, respectively 25% and 50%, with high significance (p<0.001) of the K-S tests in most cases (Fig D.3 I). As drainage was shown to be negatively correlated with the gross primary production (GPP) (Fig E.1 of Appendix E), this reduction in water flow to water table could be partly explained by GPP increase under same conditions.

3.3.1.3. Carbon budget and global warming potential

Whatever time horizons and climate conditions and despite high interannual variability, average net biome productivity (NBP) was not estimated to be significantly modified by future climate changes, except in few cases in far future (3% of future distributions being significantly different from climate baseline according to the K-S test, Tab. 4). In addition, for rainfed systems under maximum aridity, NBP showed less between-year variation (Fig D.1 L).

With fixed agricultural practices (except for irrigation), all systems were observed to be gross sinks of GHG. In near future, grassland global warming potential (GWP) is expected to decrease in very few simulations (12.5%, Tab. 4). Emissions of greenhouse gases (GHG) to the atmosphere were estimated to more often significantly decrease in far future (42% of simulations, Tab. 4 and Fig D.1 K). Such decrease in grassland GWP concerned mostly intensively-managed systems, especially with irrigated sown grasslands, that benefit from greater net ecosystem exchange (NEE). Also, in general, reductions of average N_2O emissions were projected in both near and far futures.

3.3.2. Focus on two contrasting French sites

Complementary to “climate types”-based investigation, climate analysis and exceedence probabilities / K-S tests are presented for the two contrasting soils (i.e. the 1.40 m depth crop-specific soil and the shallowest grassland-specific soil) and the full range of systems at two contrasting sites (Appendix B.Tab. B.2, Fig. 3): Mirecourt (humid to sub-humid) and Avignon (semi-arid to arid). For such site-specific results, a regional projection of the SRES storyline A2 (identified in this study as the most pessimistic climatic scenario in far future, see Fig. 2) was used, where the ARPEGE climate model was downscaled using the variable correction method.

3.3.2.1. Current and future variability of rainfall and temperatures

Current average air temperature and rainfall are, respectively, about 700 mm and 14 °C at Avignon (arid to sub-arid) against around 880 mm and 9 °C at Mirecourt (sub-humid to humid) (see Appendix B.Tab. B.2 of Appendix B).

At Avignon, air temperature is projected to increase in near future by ~ +1.3 °C and rainfall to decrease by ~ 35 mm yr^{-1} (median values). Warming and rainfall deficit are expected to reach, respectively, ~ +4.2 °C and ~ -250 mm yr^{-1} in far future. Projected mean annual temperatures indicate extremes up to ~20 °C against ~15 °C registered with baseline scenario. Probability to exceed the current median annual rainfall of 910 mm reduces from 50% down to ~ 7%.

At Mirecourt, air temperature is projected to increase in near future by ~ +1.1 °C and rainfall to decrease by ~ 45 mm yr^{-1}. Projections of warming and rainfall deficit are, respectively, ~ +4 °C and ~ -190 mm yr^{-1} in far future. Temperature extremes were expected to reach 14.5 °C against ~ 10.5 °C with baseline scenario. Exceedence probability of the current median annual rainfall of 810 mm drops down to ~ 17% for the future climate scenario.

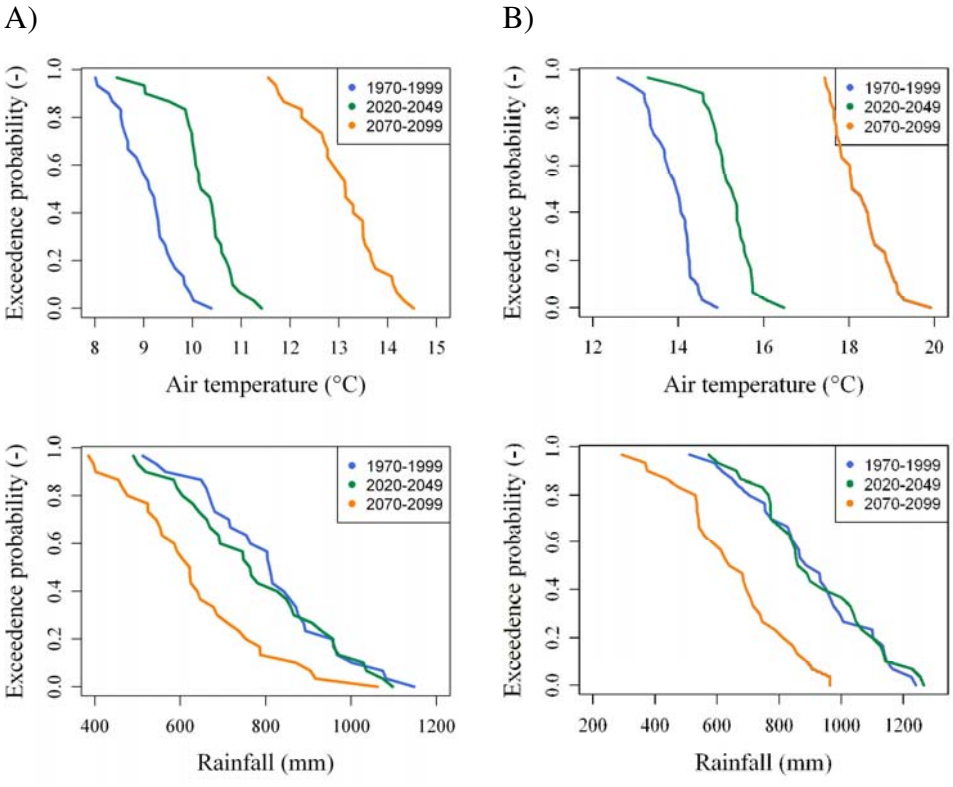


Fig. 5. Exceedence probability distribution functions of current and future average annual rainfall and air temperature at two contrasting French sites: A) Mirecourt (humid to sub-humid) and B) Avignon (semi-arid to arid).

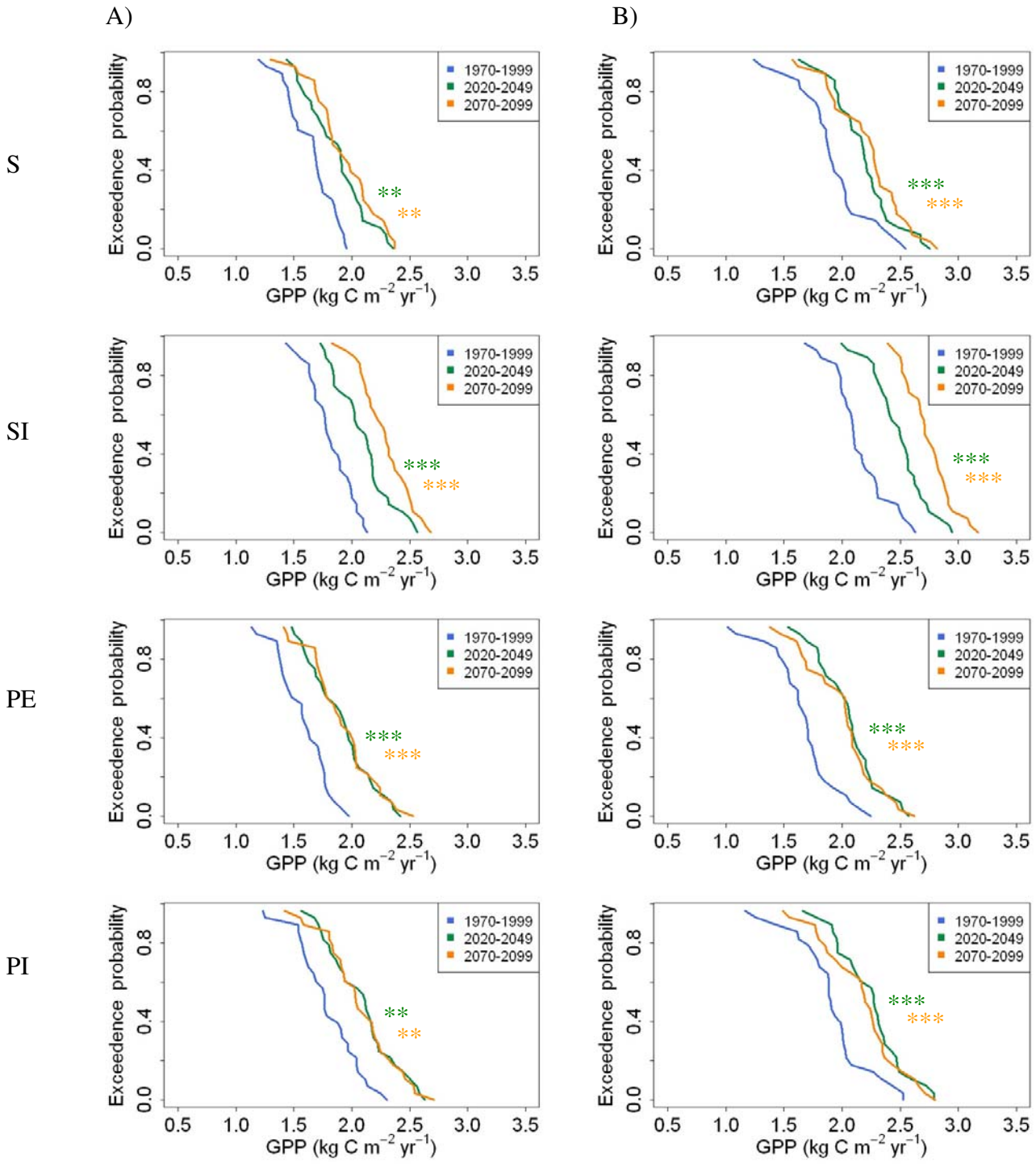


Fig. 6. Exceedence probability distribution functions of current and future average annual gross primary productivity at: A) Mirecourt (humid to sub-humid) and B) Avignon (semi-arid to arid). Distributions refer to four grassland systems established on a deep soil. Significance of the K-S tests is reported with p-values quoted as followed: ***: p<0.001, **: 0.001<p<0.01, *: 0.01<p<0.05, ns: p>0.05.

3.3.2.2. Current state of grassland services and feedbacks

Comparison of current average values (Tab. 6) between the two studied sites drew attention to already existing seasonal regional disparities in forage production. Compared to Avignon, grassland production is greater at Mirecourt in spring and summer (thanks to lower aridity) but lower in autumn and winter (due to lower temperatures). Such seasonal rises and falls may explain why, annual forage provisioning is similar at both sites (around 1.5 kg C m^{-2} of yearly GPP). Also, plant C/N ratio is equivalent between the two sites with, on average, 12 kg C (kg $N)^{-1}$. Water table refill and carbon sequestration (NBP) are higher at Mirecourt (with respectively ~ 400 mm and 0.02 kg C m^{-2}) than at Avignon (with respectively ~ 300 mm and 0.01 kg C m^{-2}). With fixed agricultural practices, current aridity conditions do not show up differences in global warming potentials of managed grasslands at the two contrasting locations. All systems were observed to be on average gross sinks of greenhouse gases (with, on average, GWP equivalent to ~ -0.20 and ~ -0.30 kg eq. C m^{-2} for, respectively, rainfed and irrigated systems).

3.3.2.3. Grassland responses under near and far future climate changes

At both sites, for each system and soil, annual gross primary productivity (GPP) was expected to significantly (p<0.05 to p<0.001) increase in comparison with climate baseline (Fig. 6). Such trend was more significant (i.e. with smaller p-values) in case of irrigated (SI) and extensive permanent (PE) grasslands, deep soils and arid climate (Avignon station). With the exception of irrigated systems, for which GPP was expected to increase in both near (~ +15.5%) and far future (~ +29%), production increase by rainfed systems remained similar between near and far futures (~ +18%). Results also highlighted variations of production between seasons. In near future, grassland production was likely to be enhanced during the whole year, with exceptions for summer production that was in most cases (~ 80%) similar to current values. Such enhancement was moderate in spring (~ +15%, Fig D.2 B-C) and higher in autumn (~ +17-24%, Fig. D.2 D) and winter (~ +18-51%), with greater opportunities for winter production at Mirecourt (Fig D.2 E). Even greater production enhancement was observed in far future, with an average increase of ~ +17%, +34% and +96% in spring, autumn and winter, respectively. In particular, winter production was observed to be multiplied by ~ 1.6 and ~ 2.3 at Avignon and Mirecourt, respectively. However, rainfed systems exhibited possibilities of significant (p<0.05 to p<0.01) summer forage deficits for grasslands established on deep soils at Mirecourt.

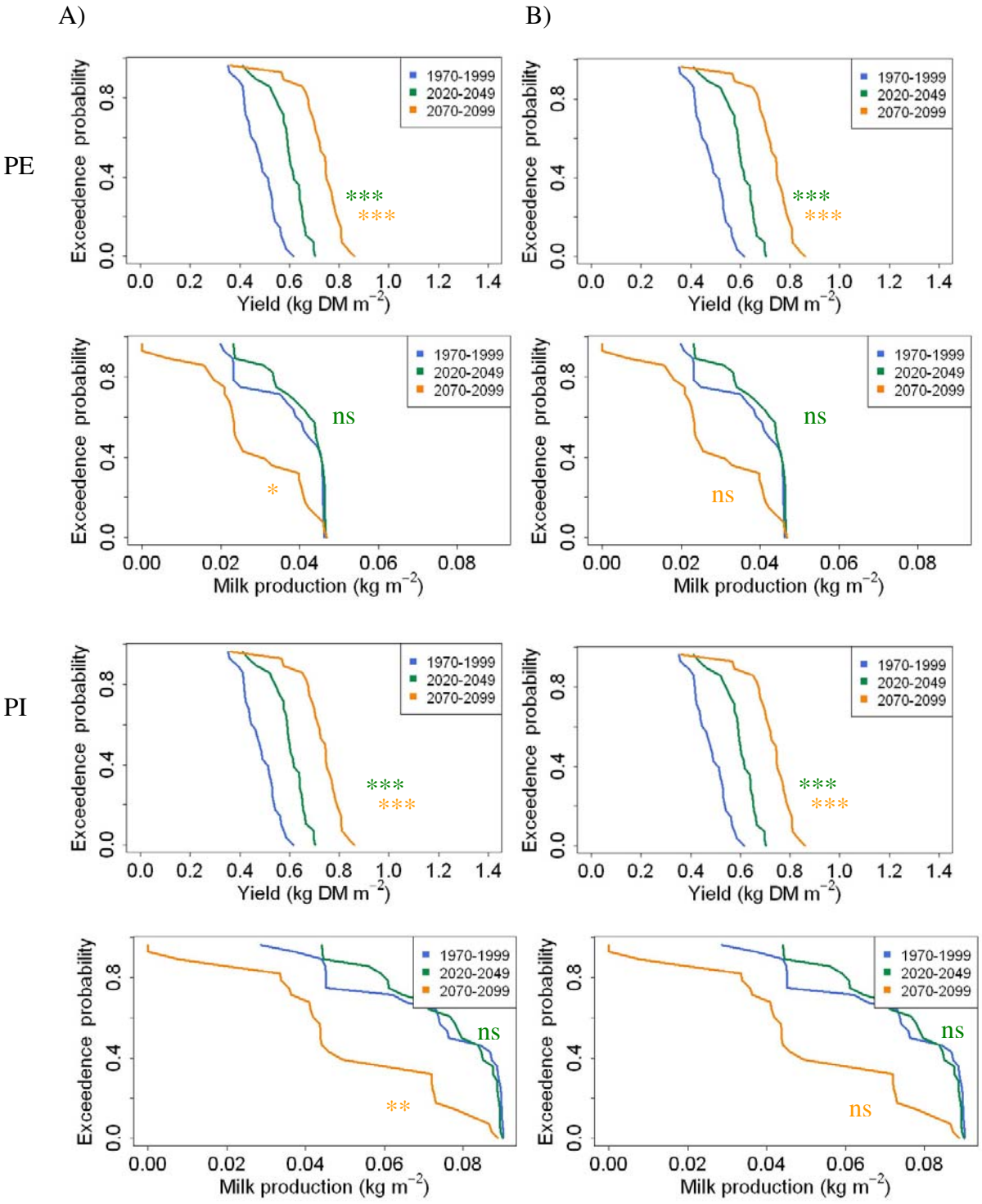


Fig. 7. Exceedence probability distribution functions of current and future average spring DM yield and autumn-summer milk production at: A) Mirecourt (humid to sub-humid) and B) Avignon (semi-arid to arid). Distributions refer to permanent grasslands established on a deep soil. Significance of the K-S tests is reported with p-values quoted as followed: ***: $p<0.001$, **: $0.001<p<0.01$, *: $0.01<p<0.05$, ns: $p>0.05$.

Summer production decrease was indeed more pronounced at Mirecourt (~ -31%) than at Avignon (~ -13%) and more evident for deep than shallow soils (see Fig D.2 C of Appendix D). For instance, for permanent grasslands, probability to exceed the current median summer GPP of ~ 0.65 kg C m^{-2} dropped down to ~ 17%. Similarly, for rainfed sown grasslands, exceedence probability of the current median summer GPP (~ 0.5 kg C m^{-2}) decreases from 50% down to ~ 19%. Irrigation allowed avoiding increasing severity of summer drought on grassland production, maintaining the latter to equivalent or better values than current ones. For rainfed systems established on deep soils at Mirecourt, significant (p<0.05 to p<0.01) forage deficits could result in significant milk production drop (Fig. 7) of ~ -30% of current values during the same period.

A)

Output variable	Unit	Mirecourt							Avignon						
		Percentage of significant comparisons (p <0.05)	Rainfed systems			Irrigated systems			Percentage of significant comparisons (p <0.05)	Rainfed systems			Irrigated systems		
			Trend	Current average value	Average variation	Trend	Current average value	Average variation		Trend	Current average value	Average variation	Trend	Current average value	Average variation
GPP	(kg C m^{-2})	100%	↗	1.5	+19%	↗	1.7	+16%	100%	↗	1.6	+ 20%	↗	2.1	+15%
GPP_{spring}	(kg C m^{-2})	100%	↗	0.8	+16%	↗	0.9	+11%	50%	↗	0.6	+16%	↗	0.9	+14%
GPP_{summer}	(kg C m^{-2})	13%	-	0.5	+16%	↗	0.5	+18%	25%	↗	0.3	+15%	↗	0.5	+13%
GPP_{autumn}	(kg C m^{-2})	100%	↗	0.2	+24%	↗	0.1	+20%	100%	↗	0.3	+23%	↗	0.3	+17%
GPP_{winter}	(kg C m^{-2})	100%	↗	0.1	+51%	↗	0.1	+42%	100%	↗	0.4	+27%	↗	0.4	+18%
C/N	(kg C kg^{-1} N)	75%	↗	12	+6%	↗	11	+10%	63%	↗	12	+5%	↗	12	+9%
Drainage	(mm)	0%	-	397	-	-	351	-	0%	-	317	-	-	148	-
NBP	(kg C m^{-2})	0%	-	0.017	-	-	0.006	-	0%	-	0.01	-	-	0.005	-
GWP	(kg eq C m^{-2})	0%	-	-0.22	-	-	-0.33	-	13%	-	-0.20	-	↘	-0.32	-17%

B)

Output variable	Unit	Mirecourt							Avignon						
		Percentage of significant comparisons (p <0.05)	Rainfed systems			Irrigated systems			Percentage of significant comparisons (p <0.05)	Rainfed systems			Irrigated systems		
			Trend	Current average value	Average variation	Trend	Current average value	Average variation		Trend	Current average value	Average variation	Trend	Current average value	Average variation
GPP	(kg C m^{-2})	88%	↗	1.5	+17%	↗	1.7	+28%	100%	↗	1.6	+18%	↗	2.1	+30%
GPP_{spring}	(kg C m^{-2})	75%	↗	0.8	+23%	↗	0.9	+22%	50%	↗	0.6	+5%	↗	0.9	+18%
GPP_{summer}	(kg C m^{-2})	50%	-	0.5	-31%	↗	0.5	+10%	25%	-	0.3	-13%	↗	0.5	+33%
GPP_{autumn}	(kg C m^{-2})	100%	↗	0.2	+41%	↗	0.1	+50%	100%	↗	0.3	+19%	↗	0.3	+26%
GPP_{winter}	(kg C m^{-2})	100%	↗	0.1	+140%	↗	0.1	+126%	100%	↗	0.4	+66%	↗	0.4	+51%
C/N	(kg C kg^{-1} N)	63%	↗	12	+3%	↗	11	+12%	50%	↗	12	+1%	↗	12	+15%
Drainage	(mm)	63%	↘	397	-33%	↘	351	-58%	63%	↘	317	-37%	↘	148	-169%
NBP	(kg C m^{-2})	13%	-	0.017	-	-	0.006	-	0%	-	0.01	-	-	0.005	-
GWP	(kg eq C m^{-2})	13%	-	-0.22	-	↗	-0.33	-26%	13%	-	-0.20	-	↘	-0.32	-13%

Tab. 6. Percentage of significant differences (p<0.05, Kolmogorov-Smirnov test) between cumulated distributions of A) near future or B) far future and baseline climates (n=8) for selected output variables.

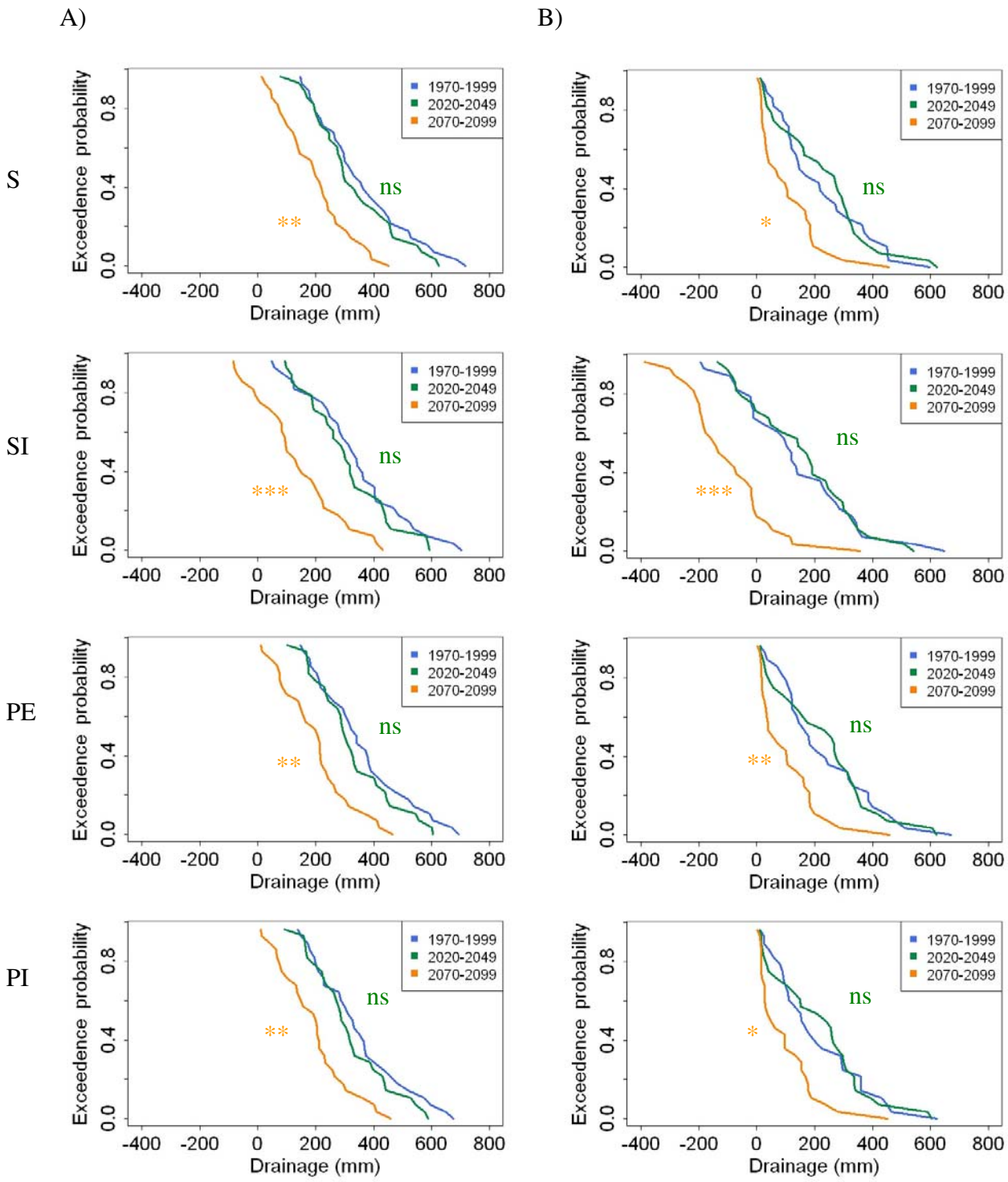


Fig. 8. Exceedence probability distribution functions of current and future average annual drainage at: A) Mirecourt (humid to sub-humid) and B) Avignon (semi-arid to arid). Distributions refer to four grassland systems established on deep soils. Note that water drainage corresponds to net percolation through the soil profile, calculated in case of irrigated systems as the difference between annual amount of water draining through the soil and irrigation, as water provided by irrigation was assumed to be mostly drawn from water tables. Significance of the K-S tests is reported with p-values quoted as followed: ***: $p<0.001$, **: $0.001<p<0.01$, *: $0.01<p<0.05$, ns: $p>0.05$.

For extensive permanent grasslands, probability to exceed the current median value of ~ 450 kg milk ha^{-1} diminishes from 50% down to ~ 10%.

As well, for intensive permanent grasslands, exceedence probability of the current median value (~ 680 kg milk ha^{-1}) decreases from 50% down to ~ 17%.

At both sites, plant C/N ratio of rainfed systems was projected to significantly (p<0.05 to p<0.001) increase in near (~ +5.5%) and far futures (~ +2%) (Fig D.2 H). Irrigated systems showed worse trends with ~ +9.5% and +13.5% in near and far futures, respectively. Extensive permanent grasslands were not affected by such potential forage nitrogen quality losses.

Net percolation to water table (i.e. drainage minus irrigation) was not significantly affected in near future. Nevertheless, in far future, results showed possibilities of significant (p<0.05 to p<0.001) decline in water table refill, more pronounced for irrigated systems and arid site (Avignon) (Fig. 8). For example, sown irrigated grasslands established at Avignon could meet a significant (p<0.001) reduction of, on average, ~ -170% of current net percolation. In this case, the probability to exceed the current median value of ~ 120mm diminishes from 50% down to ~ 2%.

In general, annual carbon storage was not found to differ significantly (p>0.05) from climate baseline (Fig D.2 L), with the exception of one case in far future, i.e. rainfed sown grasslands for which average carbon sequestration was significantly higher (p<0.01).

In case of rainfed systems, global warming potential (GWP) was never found to be significantly altered by future climate changes (Fig D.2 K). However, in near future, GWP of sown irrigated grasslands established on shallow soils at Avignon showed a significant (p<0.05) decrease of ~ -17%. In far future, both sites were concerned, with significant (p<0.05 to p<0.01) decreases of ~ -26 % and ~ -13% at Mirecourt and Avignon, respectively. In the former case (Mirecourt), the probability to exceed the current median value of ~ -0.3 kg eq. C m^{-2} decreases from 50% down to ~ 2%. All systems were therefore observed to be gross sinks of GHG in both the near and far futures, with temporary irrigated grasslands offering the greatest potential to mitigate GHG thanks to higher net ecosystem exchange (NEE, results not shown) followed by rainfed sown, and then, permanent grasslands. Such ranking was conserved when considering the net C fluxes (i.e. the difference between grassland GWP and NBP, results not shown). Whatever systems, NEE was indeed observed to represent the main part of future GWP with ~100 to 135 of GWP, against ~ -6 to -35 % for N_2O emissions and ~ 2 to 3 % for enteric CH_4 (in case of permanent grasslands only). When considering off-site

emissions due to animal digestion of the harvested herbage (i.e. C losses as respiratory CO_2 and enteric CH_4 as well as N_2O emissions from animal effluents, Soussana et al., 2010b), preliminary results (not presented in this paper) showed that extensive permanent grasslands were the most efficient system to mitigate GHG emissions at farm scale for both Mirecourt and Avignon.

4. Discussion

With respect to the purposes of the work (quantification of climate change impacts on French grassland services and analysis of the sources of variability), the discussion is organized into three parts. The first part addresses conceptual strengths and simplifications inherent in the methodology adopted to assess climate change impacts on grassland ecosystems. The second part discusses the findings of the study in the context of current developments and issues in the domain, while also indicating paths for potential adaptations against impacts of climate change. The major limitations and assumptions in the modelling approach are discussed in the third part.

4.1. Evaluation of impacts, risks and uncertainty

The concern for undesirable and unpredictable climate events giving rise to potentially large forage losses highlighted the need of assessing the risks posed by climate changes. Indeed, during the summer 2003, grassland production has declined on average by 30% in France (COPA-COGECA, 2004 in IPCC, 2007) and this has questioned the resilience of French grasslands to climate change. This case is exemplary of the risk that in a given year, some output variables (e.g., carbon stocks, grassland production, water availability) could change largely turning, for example, into severely reduced forage and milk productions that could impair the resilience of grass-based livestock systems. The related evolution of natural risks has to be managed in the most proactive ways to avoid the repetition of costly surprises like the 2003 heat wave in Europe and its dramatic consequences. From this type of evidence, and after a review of existing approaches, a methodology was developed in this study for assessing climate change-related risks and opportunities in grassland systems in France, while presenting and combining assumptions and uncertainties under multiple impact scenarios. The integration of a variety of sources of uncertainty stands at the core of our approach. Different uncertainty sources were generated by combining alternative downscaled regional climate models, greenhouse gas emissions scenarios, soil and grassland types, management practices,

and atmospheric CO_2 concentrations. The forcing imposed by an ensemble of climate models, in particular, introduced some pseudo-stochastic variability to the impact model outputs.

By joining formal procedures that are usually adopted in isolation for climate change impact studies enabled us to reach a novel, wide-range methodology. Other past impact studies made use of scenarios of GHG emissions, climate sensitivity and regional climate change uncertainties targeting, for instance, at wheat (Howden and Jones, 2004; Luo et al., 2005) and maize productivity (Tao et al., 2009), or milk production (Jones and Hennessy, 2000). Other recent impact assessment studies (Jones and Hennessy, 2000; New and Hulmes, 2000; Luo et al., 2005, 2007; Wilby and Harris, 2006) used advanced statistical analyses based on construction of probability distributions of regional climate as a framework of risk analysis. Our analysis does not assign probabilities to climatic scenarios, given that the latter were generated by means of advanced regionalization methods (with the same probability of each scenario to occur). In comparison to previous studies, our methodology was very large and statistically grounded. A unifying treatment of the biophysical consequences of climate change was achieved by applying an array of techniques and procedures to analyze simulated outputs and simplify the complex patterns produced by multiple simulation runs. The choice of a set of statistical tests (analyses-of-variance in different ways) supported the need to have a global view (and a hierarchization) of the effect of multiple sources of uncertainty while trusting the basic assumption of homoscedasticity.

The calculation of agro-meteorological indicators helped synthesizing the information conveyed by climate scenarios for a clearer interpretation of the climate change pressure (e.g., by air temperature and precipitation extremes). The generation of “climate types” via the De Martonne-Gottmann aridity index (minimum, median and maximum values), in particular, allowed for the manifold existing local climates/climate changes with respect to an adequate number of types and to determine the impact of these types on the basis of climatic data for reference periods (near past, near and far futures). Uncertainty quantification and hierarchization was studied within each “climate type” (combination of SRES, GCM, regionalization method and site-specific conditions), while also accounting for different soils (type and depth), management practices, grassland types and atmospheric CO_2 concentrations. As aridity conditions are closely linked to different environmental issues (e.g. vegetation development and growth), the aridity index was proficiently used for investigating the potential impact of current and projected future climate change on the environmental systems. This was achieved by the construction of cumulative probability distributions of the impacts,

thus moving from a single value (normally the average value) to a probabilistic approach. Then, in order to point out the risk of potential damages to ecosystem performances, predicted probability distributions of future realizations were compared to the baseline climate assessing the significance of the results via the Kolmogorov-Smirnov test. In so doing, we interpreted (after Nicholls et al., 2006) impacts detection as the demonstration that grassland ecosystem functioning has changed in some defined statistical sense and that this change is attributed to climate change. In other words, when distributions are significantly different, then the climate signal becomes stronger than the variability introduced by different sources such as climate models and downscaling methods. With the introduction of critical (knowledge-based) thresholds, a risk analysis was carried out by using probability of exceeding or being lower to relative and absolute impact thresholds, relatively to the climate baseline average values. The expected result is the increased or decreased number of years over which certain thresholds are crossed or not (detection), because of climate change and increasing extreme weather events (attribution). Using thresholds for risk and opportunity assessment complies with Campbell et al. (1997), who recommended the utilization of sustainable thresholds for grazed grassland systems under climate change scenarios. Further investigations may be required in defining such thresholds in the form of critical values (i.e. points at which the risk of impact become dangerous, e.g., Parry et al., 1996) for the continuity of grassland services. This will also give additional information about the viability of managed grassland ecosystems under climate change conditions (Jones, 2000; Jones and Page, 2001; Luo at al., 2005; Jones et al., 2007).

In principle, the methodology used for the assessment of climate-change driven impacts was not meant as a bottom-up process in which results from each site are analysed for the possible influence of each factor up to draw countrywide conclusions. We argue that a site-specific assessment is not likely to address the broad issues associated with the countrywide configurations of ensemble scenarios addressed in this study. However, even if site-specific analysis is not viable in detail, examples illustrative of two contrasting sites (Avignon and Mirecourt) provide that the approach permits to gain the detail of the case-study analysis while preserving the gradients derived earlier (aridity and [CO_2]) and the wide heterogeneity of high-level statistical representation. It is specifically with site-specific analysis that causative factors of impacts can be attributed. Some results hold the clue towards what is going on and which of new opportunities or risks are expected in the future. For spring dry matter yield at Avignon, for instance, a shift towards significantly higher values (increase on

average) is expected in the near future with intensive permanent grasslands established on deep soils (Fig. 7). A shift towards lower and higher values (increased variability) is instead observed in the far future. With respect to this time horizon, taking ±20% of the current median yield as arbitrary threshold, in eight years (out of 30) the upper limit is overstepped (against 0 in the near past), whilst the lower limit is expected to be crossed five years against two years under current climate conditions. Similar results, indicating larger variability associated with climate change (with a mix of increased risks or opportunities), are also observed with spring GPP on the same system (Fig D.2 B). Considerable increases in the variability of spring GPP are also visible at Mirecourt with all the systems (Fig D.2 B).

Significant drops in summer-autumn milk production at Mirecourt (permanent grasslands established on deep soils, Fig. 7), consequential to summer GPP decreases (Fig D.2 C), may translate into a potential loss of resilience in livestock systems. In this example, our projections to the far future indicate that summer-autumn milk production will be lower than 1/3 of the current median value in four out of 30 years. This never happens under current climate conditions, that means an increased risk of about 13% to cross that threshold. This implies that current farming systems will have to adapt in order to reduce such risks. Evidences of this type make this work methodologically sound and of practical interest to assess the vulnerability of pastures and grazing livestock to climate change in France.

Some limitations should also be pointed out on the model-based methodology used to assess the impacts of climate change. Impact models themselves vary in structure and complexity, thus increasing uncertainty in projected climate change impacts (Olesen et al., 2007). Even though the PaSim model is a state-of-the-art grassland ecosystem model known to perform reasonably well at French and other temperate sites (Riedo et al., 1998, 2000, 2002; Schmid et al., 2001; Vuichard et al., 2007b), model inter-comparison would help to compare model performances and assess the uncertainty reflected in the use of alternative impact models. In a preliminary study (Durand et al., 2010), some differences emerged by comparing PaSim and STICS grassland models, e.g. with respect to dry matter yield production and harvested nitrogen content. A large set of plant parameters' values can also be used instead of model inter-comparison, as proposed by Tao et al. (2009) to estimate biophysical uncertainties from process-based models. A full experimental design, crossing equivalent modalities of SRES emission scenarios and downscaling methods for the full range of studied GCMs, with different impact models, would have allowed us giving a general quantification and

hierarchization of uncertainty in climate change impact due to local conditions, methods of scenario generation and process-based models together.

Finally, it is remarkable to note that climate change impacts could be even worse than projected in this study, and the uncertainty range even wider than that represented by the A2 scenario regarded here as the high-end range of SRES range. Indeed, the most pessimistic case developed by the IPCC is for the SRES emission scenario A1F1 (Nakićenović et al., 2000), not accounted for in this analysis.

4.2. Responses and possible adaptations of grasslands to climate changes

Based on our simulations, substantially similar evidences emerged from both selected "climate types" and site-specific analyses.

Results showed that climate change will significantly alter the mean and the interannual variability of herbage production in France as indicated by K-S tests. Results of this study indicate a limited risk of large losses in forage production at the annual scale, thanks to both atmospheric [CO_2] enhancement and warming. While overall these results tend to confirm previous modelling studies for mountain regions (Riedo et al., 1999, 2000, 2001), they point to increased risks of low forage production in summer and reduction in the risks of low DM yields in spring and winter as well as possibilities for longer vegetation period, with new opportunities for forage resource and livestock management.

Spring growth can particularly benefit from warming and increase in [CO_2], provided that water resources are available to support vegetation. The greatest opportunity concerns winter production that may benefit of mild climate conditions, thus allowing for extension of the grazing season and reduction of forage requirements, without however compromising further forage production. Such perspective, already indicated by Pottier et al. (2001), could contribute to improve the farm's degree of forage autonomy and security of livestock systems when facing more hazardous climate conditions. However, in order to explore the opportunities of extending the grazing season into late fall and early spring, the actual soil bearing capacity should be taken into consideration for the grazing suitability, especially for bovines (Pottier et al., 2001; Moreau and Lorgeou, 2007), while also accounting for possible grassland degradation due to severe summer drought events (Moreau and Lorgeou al., 2007). Previous work also showed a possible sliding and spreading out of future grassland

production, with earlier start of spring growth and higher regrowth in autumn and winter (Moreau and Lorgeou, 2007).

Less favourable conditions will likely be met in summer as drier conditions in the far future were estimated, in most cases, to compensate for the benefit received from warming and, in few cases, to lead to significant forage losses. Indeed, for rainfed systems in far future, under some combinations of aridity and warming, results highlighted possible significant losses of summer production, sometimes reaching 30-40% compared to the baseline climate. Such possible decrease may be more prejudicial for arid sites whose summer production is already low under current conditions. This instability in summer yield, combined to a usually increased herbage productivity in spring and autumn, can create large changes in livestock farming systems. As forage requirements tend to decrease in winter, forage resource usually stored for animal at barn during the cold season could be partly redistributed in summer to make up for increased risk of forage deficits.

These results are in agreement with experiments that showed that an increase of 3-4 °C could counterbalance the effect of [CO_2] enhancement on productivity (Jones and Jongen, 1996; Lilley et al., 1997) or else reduce the productivity in summer but increase it in early spring and late autumn (Casella et al., 1996). Results for autumn and winter GPP also support a general view that elevated atmospheric [CO_2] reduces the sensitivity to low precipitation in grassland ecosystems (Volk et al., 2000; Wullschleger et al., 2002; Morgan et al., 2004). Indeed, as reviewed by Soussana and Lüscher (2007), the relative enhancement of growth due to [CO_2] enrichment might be greater under drought conditions than in wet soils because photosynthesis would be operating in a more sensitive region of the CO_2-growth function. Moreover, the increase in water use efficiency and the reduction in water use under elevated [CO_2] can reduce depletion in soil moisture content in different semi-natural and natural temperate and Mediterranean grasslands (Wullschleger et al., 2002; Morgan et al., 2004).

As reviewed by Soussana and Lüscher (2007), recent literature on CO_2 and nutrients interactions showed that nutrients deficiency reduces CO_2 responsiveness. Among studied nutrients, N is a major limiting factor in the response of non-fixing plant species to elevated atmospheric CO_2 concentrations. For instance, over the 10 years of CO_2 fumigation in the Swiss FACE experiment (http://www.gl.ethz.ch/research/projects/closed/face), a decreasing N limitation was observed at high N supply (Lüscher et al., 2006), while low N supply resulted in a progressive N limitation as in natural systems (Luo et al., 2004). However, in fertile grasslands, legumes benefit more from elevated atmospheric CO_2 concentrations than non-

fixing species (Hebeisen et al., 1997; Lüscher et al., 1998) resulting in significant increases in symbiotic N_2 fixation (Soussana and Hartwig, 1996; Zanetti and Hartwig, 1997). A decline in N availability may therefore be prevented by an increase in biological N_2-fixation under elevated atmospheric CO_2 concentrations (Gifford, 1994, Soussana and Hartwig, 1996).

Such complex interactions are not fully captured by the current version of the PaSim model, since the fraction of legumes in the vegetation and the plant traits were assumed constant. Nevertheless, the increase in the C/N ratio of the vegetation indicates an increased nitrogen limitation under elevated CO_2, which is consistent with experimental findings (Soussana et al., 1996) and simulations that showed a possible future change in herbage quality (through a decrease in digestibility) with higher concentration of water-soluble carbohydrates and lower concentrations of N at a given DM yield (Daepp et al., 2000; Schneider et al., 2004; Lüscher et al., 2006; Perring et al., 2010).

Soil water drainage is an integral aspect of the total water balance that needs to be recognized when seeking to manage agricultural and pastoral systems (Buller et al., 1991). It is also important for climate change studies as land drainage management could contribute to reduce soil wetness and therefore N_2O emissions, especially in grazed grasslands (Monteny et al., 2006). In this work, net percolation was predicted to be strongly reduced in far future under conditions of high aridity and especially with irrigated systems. These results are in line with Casella et al., (1996), who showed that an increased air temperature of 3 °C under elevated [CO_2] could reduce drainage from grasslands by 29-34%. Rising irrigation to support grassland production during drought periods may endanger water resources that are increasingly scarce and, at the same time, strengthen already competing human water demands for domestic, industrial and agricultural purposes, as already observed for instance in the fen lands of Western France (Kerneïs et al., 2007). In general, water cost should be considered when proposing irrigation as a potential means of supporting sustainable agricultural systems in the face of climate change (e.g., Henriques et al., 2008). In addition, grassland irrigation is not of common use in France, with some exceptions in the Mediterranean districts. In the arid steppe lands of the Crau plain (Provence-Alpes-Côte d'Azur region), for instance, where climate is particularly dry, traditional border irrigation (i.e. flood irrigation of borders bounded by bunds with water provided by irrigation channels) allows for permanent, multi-specific grasslands grown for hay production (Merot et al., 2008). Utilizing plant species/cultivars resistant to dryness is also an important measure that would limit management costs. They should also have improved water-use efficiency to cope with

summer drought (Volaire, 2008; Volaire et al., 2009). New grass-legume associations have already been proposed to face against increasing summer drought risks (Faidherbe et al., 2007).

Furthermore, some outcomes from the present results should be considered with caution as simulations were carried out without accounting for the potential capillary rise from the water table. In such respect, additional simulations were run to consider further uncertainty that can arise from water table into root zone. Preliminary results (not presented in this paper) showed similar average values for both annual and seasonal GPP with or without the contribution to the water supply of the water-table aquifer, with larger year-to-year variability in the second case. Moreover, GWP could be greatly enhanced with capillary rise irrespective of pastoral systems, soils, sites and climates scenarios. NBP was observed to be on average comparable but could be higher in some cases. Unsurprisingly, drainage was found to be lower with capillary rise. To conclude, even when accounting for capillary rise, grasslands are expected to continue to provide forage and to sequester C in the soil. Nevertheless, higher contribution to global warming and lower provision of water table may be expected in future.

Carbon (C) sequestration is the process of removing CO_2 from the atmosphere and storing it in C pools of varying lifetime. Papers reviewing current knowledge on C sequestration processes and regulation factors (Jones and Donnelly, 2004; Soussana et al., 2004; Rees et al., 2005) highlighted, for temperate grasslands, the importance of climate factors (mainly temperature and rainfall) and management practices (N fertilization, irrigation and tillage) on C sequestration potential. They also recommended to use caution to extrapolate from short-term experiments at elevated [CO_2] and increased temperature the long-term responses of grassland soil carbon to future climate changes. In this study, annual C sequestration (through net biome productivity simulation) was found to be not significantly affected by future climate changes, with values roughly ranging between -0.5 and 0.5 kg C m^{-2} yr^{-1}, in agreement with experiments and models (Janssens et al., 2003; Soussana et al., 2007). This can be explained by the fact that agricultural practices remained fixed in the present simulations (except for irrigation) and that ecosystem respiration was observed to increase in parallel of GPP thus compensating for greater C inputs from above-ground plant litter and root material decomposition (Fig. E.2 of Appendix E), as recently observed experimentally (Bachman et al., 2010). Also, the increase in C sequestration due to elevated [CO_2], counteracted by the increased frequency of extremes such as drought spells, can partly explain the high between-year variability observed in C sequestration. However, future changes in C

stocks would critically depend on land-use planning and possible adaptations of management to climate changes (IPCC, 2007b).

Comparison between management strategies (including mineral N fertilization, grazing, tillage and irrigation) highlighted the potential advantages of extensive permanent grasslands for the continuity of grassland service provisions (forage production, C sequestration and water table provisioning through drainage) combined with a negative GWP .(i.e. a net sink activity) resulting from limited N_2O and CH_4 emissions and high negative net ecosystem exchange. Continuity of grassland services may, however, imply that such grasslands will benefit from additional N input thanks to biological N fixation and, if required (see Lazzarotto et al., 2010), a moderated N fertilization to satisfy the increasing N demand induced by elevated atmospheric [CO_2], thus ensuring the quality of forage provided to animals. On the contrary, sown irrigated grasslands, although enhancing and ensuring grassland production (even under drier conditions), revealed several drawbacks. They include the need of larger water supplies (up to supplementary 200 mm yr^{-1}) and the likelihood of reduced forage quality (C/N ratio reduced down to 2 kg C kg^{-1} N).

4.3. Modelling issues

This study, targeting at the impact of climate changes on French grasslands, relies on simulations performed by an enhanced version of PaSim with respect to previous studies. The model was already used to assess greenhouse gas fluxes from grazed grasslands at European scale (Vuichard et al., 2007a) and tested against experimental data of vegetation biomass, CH_4 and CO_2 flux measurements at three European sites (Vuichard et al., 2007b). Since then, the model was enhanced to simulate optimized irrigation, plant reserves, as well as sown swards thanks to vegetation parameterization and to soil organic matter mineralization acceleration due to tillage, when accounting for tillage frequency. PaSim can therefore be considered as a state-of-art process-based model and an effective tool to study potential climate change impacts on grassland ecosystems. Nevertheless, the model still shows some epistemic and conceptual limitations that are reflected in this study. Although inclusion in process-based models of functional diversity dynamics was suggested to help simulate climate change impacts on grassland ecosystems (Campbell et al, 1995; Soussana et al., 2010), interactions between functional diversity dynamics (including soil and vegetation) and climate changes impacts on grassland ecosystems are not integrated in the current version of PaSim. Specifically, five issues are still being addressed.

One issue is that sward legume content was assumed to remain constant during the simulations. This assumption may not hold in all real cases. Sward legume may indeed fluctuate within and between years according to the nitrogen fertilization and defoliation regimes imposed, while being enhanced by atmospheric CO_2 (Hebeisen et al., 1997; Teyssonneyre et al., 2002), improving symbiotic N_2 fixation and preventing forage quality from degrading (Lüscher et al., 2004; Picon-Cochard et al., 2004).

As well, the parameterization of plant functional traits remained constant during the simulations, although climate change is expected to alter grassland community structure in interaction with nutrients availability and perturbation intensity (i.e. stocking rates and mowing frequency) (Lavorel, 1997; Lavorel and Garnier, 2002). In such respect, the greatest effects are expected to occur in fertile and disturbed or early successional communities (Grime, 2000). In temperate regions, directional shifts in the composition of vegetation occur most consistently when climate change alters water availability. For example, elevated CO_2 and reductions in water availability may increase woodland thickening, woody shrub invasion and grass suppression, with negative implications for forage nutritive value and management (Polley et al., 2000; Morgan et al., 2007).

A third aspect is that PaSim vegetation parameterization does not include some functional traits identified to cope with severe summer droughts. Volaire et al. (2009) reviewed some drought survival strategies of perennial herbaceous plants that allow them persisting in arid and semi-arid Mediterranean areas. These strategies include dehydration delay and dehydration tolerance of meristems, as well as summer dormancy, which was identified as the most efficient strategy. Such patterns are expected to be modelled based on few plant traits: potential rooting depth (associated with delay dehydration), aerial senescence in spring (associated with summer dormancy), moisture maintenance of basal tissues and C plant reserves (associated with dehydration tolerance) (Volaire, 2008). Species ability to develop stolons and rhizomes was also shown to be an important functional trait supporting plant resilience under severe droughts (Jouany et al., 2009). In addition, severe tiller mortality due to the increasing risks of droughts in temperate regions (Volaire, 2008; Volaire et al., 2009), where grown species have not developed such drought survival strategies, were not included in this work. Modelling tiller density has recently been proposed (Stager et al., 2008; Ruget et al., 2009) in a semi-mechanistic model where vegetation is modelled through an average plant and can be used to improve the present model.

Fourthly, soil biology and physics modules of PaSim are based on the CENTURY model (Parton et al., 1987, 1988) which is considered as a well developed compartment-based soil organic carbon model (Jones and Donnelly, 2004). As most soil organic matter (SOM) models, it represents the heterogeneity of SOM by defining several pools, which vary in their decay rates and the factor controlling their decomposition but do not account for the heterogeneous nature of the vertical distribution of C in the soil profile. Moreover, PaSim does not make any discrimination between functional soil organic matter compartments including microbes and microorganisms. The conjunction of long-term effects of drought with high atmospheric [CO_2] could however decrease soil microbial biomass (Loiseau and Soussana, 2000; Pinay et al., 2007) and promote shifts in functional microbial types (Barnard et al., 2006), thus leading to increased nutrients losses and changes in biogeochemical cycles and C sequestration. In addition, the possible decrease in grassland C soils due to the increased frequency of extremes may have been underestimated as non-linearity and threshold effects in response to extreme weather events are, to date, poorly documented and implemented (Soussana et al., 2010).

Lastly, neither the possible effects of diseases, pests and weeds on grassland production, nor adaptation options which may offset negative impacts or increase benefits compared with assuming unchanged (baseline) management (Alexandrov et al., 2002; Reidsma et al, 2008) were incorporated in this study.

5. Conclusion

Our approach allows addressing not only mean changes in grassland services under climate change, but also detecting significant climate change effects compared to interannual variability and assessing risks of exceeding thresholds of impacts.

In terms of mean impacts without adaptation of farming practices, climate change-induced declines in water drainage, in summer herbage production and in herbage protein content are projected, whereas climate change positively affects spring and late fall DM production, as well as annual gross primary productivity. Grassland C sequestration and greenhouse gas balance in CO_2 equivalents were, on average, not estimated to be significantly affected by climate change.

A greater interannual variability is moreover projected for most variables, which may lead to increasing risks of severe summer production shortfalls. For instance, summer-autumn milk production is expected to be lower than 1/3 of the current median value with return time of

about 7-8 years in far future compared to more than 30 years under baseline conditions. In the same way, opportunities of exceptionally high spring forage production are projected and such risks and opportunities are likely to lead to transformations of current grassland based livestock systems to match increasing needs of conserved forage for summer utilization by ruminant livestock.

Contrary to expectations, deep soils and humid sites (both reflecting conditions of large water availability) are not expected to reduce the risk of negative climate change impacts on grassland systems. This was especially observed with summer herbage production and soil water drainage. Overall (balancing estimated risks and opportunities), permanent extensively-managed grasslands may provide a trade-off between the continuity of grassland service provisions, which include forage supplying (with respect to amount and quality requirements) and C sequestration, and the mitigation of greenhouse gases emissions by livestock systems. However, it may imply for such grasslands that forage quality will be preserved from additional N input thanks to biological N fixation and, if required, a moderated N fertilization to satisfy the increasing N demand induced by elevated atmospheric [CO_2].

Further investigations on possible adaptive management options, to counteract the possible negative impact of climate change on grassland services, and to represent plant and soil functional diversity dynamics as well as tiller density are ongoing. It is also of interest determining to which extent these results may be of relevance at the entire enterprise level (for instance, in terms of contribution to the global warming). This level of integration is indeed essential to provide managers and strategic planners alike with information that they might value.

Acknowledgements

This work was supported by the Auvergne Region of France and by the ANR CLIMATOR project ‘Vulnérabilité, Climat et Sociétés’. The authors are grateful to the LIMOS (Computer science, and system optimization and modelling laboratory, Clermont-Ferrand) and especially to D. Hill and P. Gouinaud, for making available computational facilities (grid calculator) to support the high number of simulation runs required to meet the aims of this study. The Agroclim and Biostatistics and Spatial Processes units at INRA Avignon are acknowledged for providing the hourly climatic data.

References

Agreste, 2009. Chiffres et Donnés Agriculture. L'utilisation du territoire en 2008 - Teruti-Lucas, 208, 38 pp., available at : http://www.agreste.agriculture.gouv.fr/publications/chiffres-et-donnees/article/l-utilisation-du-territoire-en-5198.

Alexandrov, V., Eitzinger, J., Cajic, V., and Oberforster, M., 2002. Potential impact of climate change on selected agricultural crops in north–eastern Austria. Global Chang. Biol., 8, 372–389.

Allcroft, D.J. and Glasbey, C.A., 2003. A latent Gaussian Markov random field model for spatiotemporal rainfall disaggregation. Applied Statistics, 52, 487–498.

Bachman, S., Heisler-White, J.L., Pendall, E., Williams, D.G., Morgan, J.A. and Newcomb, J., 2010. Elevated carbon dioxide alters impacts of precipitation pulses on ecosystem photosynthesis and respiration in a semi-arid grassland. Oecologia, 162, 791–802.

Barnard, R., Barthes, L. and Leadley, P.W., 2006. Short-term uptake of 15N by a grass and soil micro-organisms after long-term exposure to elevated CO_2. Plant Soil, 280, 91–99.

Bellocchi, G., De Giacomo, M., Foti, N., Mazzara, M., Palmaccio, E., Savini, C., Di Domenicantonio, C., Onori, R. and van den Eede, G., 2010. Testing the interaction between analytical modules: an example with Roundup Ready® soybean line GTS 40-3-2. BMC Biotechnology, 10–55, doi:10.1186/1472-6750-10-55.

Boé, J., Terray, L., Habets, F. and Martin, E., 2006. A simple statistical-dynamical downscaling scheme based on weather-types and conditional resampling. J. Geophy. Res., 111, D23106, doi:10.1029/2005JD006889.

Brisson, N. and Levrault, F., 2010. Changement climatique, agriculture et forêt en France: simulations d'impacts sur les principales espèces. Le livre vert du projet CLIMATOR (2007-2010). ADEME, Angers, France, 334 pp.

Buller, O., Manges, H.L., Stone, L.R. and Williams, J.R., 1991. Modeled crop water use and soil water drainage. Agricultural Water Management, 19, 117–134.

Calvet, C., 1964. Le quotient pluviothermique de L. Emberger et l'évaporation. Comptes Rendus Société des sciences naturelles et physiques du Maroc, 30, 55–61.

Campbell, G.S., 1985. Soil physics with Basic. Transport models for soil-plant systems. Elsevier, Amsterdam, 150 pp.

Campbell, B.D., Laing, W.A., Greer, D.H., Crush, J.R., Clark, H., Williamson, D.Y. and Given, M.D.J., 1995. Variation in grassland populations and species and the implications for community responses to elevated CO_2. J. Biogeogr., 22, 315–322.

Campbell, B.D., Stafford Smith, D.M. and McKeon, G.M., 1997. Elevated CO_2 and water supply interactions in grasslands: a pastures and rangelands management perspective. Global Change Biol., 3, 177–187.

Casella, E., Soussana, J.-F. and Loiseau, P., 1996. Long term effects of CO_2 enrichment and temperature increase on a temperate grass sward .1. Productivity and water use. Plant Soil, 182, 83–99.

Ciais, P., Reichstein, M., Viovy, N., Granier, A., Ogee, J., Allard, V., Aubinet, M., Buchmann, N., Bernhofer, C., Carrara, A., Chevallier, F., De Noblet, N., Friend, A.D., Friedlingstein, P., Grunwald, T., Heinesch, B., Keronen, P., Knohl, A., Krinner, G. Loustau, D., Manca, G., Matteucci, G., Miglietta, F., Ourcival, J.M., Papale, D., Pilegaard, K., Rambal, S., Seufert, G., Soussana, J.-F., Sanz, M.J., Schulze, E.D., Vesala, T. and Valentini, R., 2005. Europe-wide reduction in primary productivity caused by the heat and drought in 2003. Nature, 437, 529–533.

Confalonieri, R., Bellocchi, G., Tarantola, S., Acutis, M., Donatelli, M. and Genovese, G., 2010. Sensitivity analysis of the rice model WARM in Europe: exploring the effects of different locations, climates and methods of analysis on model sensitivity to crop parameters. Environ. Modell. Softw., 25, 479–488.

COPA COGECA, 2003. Assessment of the impact of the heat wave and drought of the summer 2003 on agriculture and forestry. Committee of Agricultural Organisations in the European Union and General Committee for Agricultural Cooperation in the European Union.

Cullen, B.R., Johnson, I.R., Eckard, R.J., Lodge, G.M., Walker, R.G., Rawnsley, R.P. and McCaskill, M.R., 2009. Climate change effects on pasture systems in south-eastern Australia. Crop and Pasture Science, 60, 933–942.

Daepp, M., Suter, D., Almeida, J.P.F., Isopp, H., Hartwig, U.A., Frehner, M., Blum, H., Nösberger, J. and Lüscher A., 2000. Yield response of Lolium perenne swards to free air

CO_2 enrichment increased over six years in a high-N-input system on fertile soil. Global Change Biol., 6, 805–816.

Delgado, C., 2005. Rising demand for meat and milk in developing countries: implications for grasslands-based livestock production, in: Grassland: a global resource, edited by: McGilloway, D.A., Wageningen Academic Publishers, Wageningen, 29–39.

Déqué, M., 2007. Frequency of precipitation and temperature extremes over France in an anthropogenic scenario: Model results and statistical correction according to observed values. Global Planet. Change, 57, 16–26.

Déqué, M., Rowell, D.P., Lüthi, D., Giorgi, F., Christensen, J.H., Rockel, B., Jacob, D., Kjellström, E., de Castro, M. and van den Hurk, B., 2007. An intercomparison of regional climate simulations for Europe: assessing uncertainties in model projections. Climatic Change, 81, 53-70.

De Martonne, E., 1942. Nouvelle carte mondiale de l'indice d'aridité. Annales de Géographie, 51, 242–250.

Diodato N. and Ceccarelli M., 2004. Multivariate indicator Kriging approach using a GIS to classify soil degradation for Mediterranean agricultural lands. Ecol. Indic., 4, 177–187.

Durand, J.-L., Bernard, F., Lardy, R. and Graux, A.-I., 2010. Changement climatique et prairie: l'essentiel des impacts. In: Brisson, N. and Levrault, F. (Eds.), Changement climatique, agriculture et forêt en France: simulations d'impacts sur les principales espèces. Le livre vert du projet CLIMATOR (2007-2010). ADEME, Angers, France, 181-190.

Easterling, W.E., Aggarwal, P.K., Batima, P., Brander, K.M., Erda, L., Howden, S.M., Kirilenko, A., Morton, J., Soussana J.-F., Schmidhuber, J. and Tubiello, F.N., 2007. Food, fibre and forest products. Climate change 2007: impacts, adaptation and vulnerability, in: Contribution of Working Group II to the Fourth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change, edited by: Parry, M.L., Canziani, O.F., Palutikof, J.P., van der Linden, P.J. and Hanson, C.E., Cambridge University Press, Cambridge, 273–313.

EEA, 2005. The European Environment: state and outlook 2005. Part A. Integrated Assessment, European Environmental Agency, Copenhagen.

Emberger, L., 1930. Sur une formule applicable en géographie botanique. Comptes Rendus de l'Académie des Sciences de Paris, 19, 389–390.

Faidherbe, L, Hasnaoui, N., Deborde, I., Morineau, J. and Lusson, J.-M., 2007. Ways of adapting to period of drought thrifty cattle farming systems based on grazing. Fourrages, 191, 297–310.

Farquhar, G.D. and von Caemmerer, S., 1982. Modelling of photosynthetic responses to environmental conditions. In Physiological Plant Ecology II. Water Relations and Carbon Assimilation. Eds. O.L. Lange, P.S. Nobel, C.B. Osmond and H. Ziegler, Encyclopedia of Plant Physiology, New Series, Vol. 12b, pp. 549–587. Springer-Verlag, Berlin.

Folloni, S., Bellocchi, G., Prospero, A., Querci, M., Moens, W., Ermolli, M. and van den Eede, G., 2010. Statistical evaluation of real-time PCR protocols applied to quantify genetically modified maize. Food Anal. Method., doi:10.1007/s12161-010-9135-7.

Gifford, R.M., 1994. The global carbon cycle - a viewpoint of the missing sink. Australian journal of plant physiology, 21, 1–15.

Graux, A.-I., Gaurut, M., Agabriel, J., Baumont, R., Delagarde, R., Delaby, L. and Soussana, J.-F., 2010. Development of the Pasture Simulation Model for assessing livestock production under climate change. Agr. Ecosyst. Environ. (submitted).

Grime, J.P., 2000. The response of two contrasting limestone grasslands to simulated climate change. Science, 289, 762–765.

Hebeisen, T., Lüscher, A., Zanetti, S., Fischer, B.U., Hartwig, U.A., Frehner, M., Hendrey, G.R., Blum, H. and Nösberger, J., 1997. Growth response of Trifolium repens L. and Lolium perenne L. as monocultures and bispecies mixture to free air CO_2 enrichment and management. Global Change Biol., 3, 149–160.

Hegerl, G.C., Karl, T.R., Allen, M., Bindoff, N.L., Gillett, N., Karoly, D., Zhang, X. and Zwiers, F., 2006. Climate change detection and attribution: beyond mean temperature signals. J. Climate, 19, 5058-5077.

Henriques, C., Holman, I.P., Audsley, E. and Pearn, K., 2008. An interactive multi-scale integrated assessment of future regional water availability for agricultural irrigation in East Anglia and North West England. Climatic Change, 90, 89–111.

Holden, N.M. and Brereton, A.J., 2002. An assessment of the potential impact of climate change on grass yield in Ireland over the next 100 years. Irish J. Agr. Food Res., 41, 213–226.

Hooper, D.U., Chapin, F.S., Ewel, J.J., Hector, A., Inchausti, P., Lavorel, S., Lawton, J.H., Lodge, D.M., Loreau, M., Naeem, S., Schmid, B., Setala, H., Symstad, A.J., Vandermeer J. and Wardle, D.A., 2005. Effects of biodiversity on ecosystem functioning: A consensus of current knowledge. Ecol. Monogr., 75, 3–35.

Hopkins, A. and Wilkins, R.J., 2006. Temperate grasslands: key developments in the last century and future perspectives. Cambridge, J. Agr. Sci., 144, 503–523.

Howden, S.M. and R.N. Jones, 2004. Risk assessment of climate change impacts on Australia's wheat industry. New Directions for a Diverse Planet, Proceedings of the 4th International Crop Science Congress, Brisbane, Australia, T. Fischer, Chapter 2 New assessment methods and the characterisation of future conditions 165 Ed.

Hunt, H.W., Trlica, M.J., Redente, E.F., Moore, J.C. Detling, J.K., Kittel, T.G.F., Walter, D.E., Fowler M.C., Klein D.A. and Eliott, E.T., 1991. Simulation model for the effects of climate change on temperate grassland ecosystems. Ecol. Model., 53, 205–246.

Huyghe C., 2008. La multifonctionnalité des prairies. I- Les fonctions de production. Cahiers Agricultures, 17, 427–435.

Huyghe C., 2009. La multifonctionnalité des prairies. II- Conciliation des fonctions de production et de préservation de l'environnement. Cahiers Agricultures, 18, 7–16.

IPCC, 2007a. Climate change: the physical science basis, Contribution of Working Group I to the Fourth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change, Cambridge University Press, Cambridge.

IPCC, 2007b. Climate change: impacts, adaptation and vulnerability, Contribution of WG II to the Fourth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change, Cambridge University Press, Cambridge.

Janssens, I.A., Freibauer, A., Schlamadinger, B., Ceulemans, R., Ciais, P., Dolman, A.J., Heimann, M., Nabuurs, G.J., Smith, P., Valentini, R. and Schulze, E.D., 2005. The carbon budget of terrestrial ecosystems at country-scale - a European case study. Biogeosciences, 2, 15–26.

Johnson, I.R., Chapman, D.F., Snow, V.O., Eckard, R.J., Parsons, A.J., Lambert, M.G. and Cullen, B.R., 2008. DairyMod and EcoMod: Biophysical pastoral simulation models for Australia and New Zealand. Aust. J. Exp. Agric., 48, 621–631.

Jones, R.N., 2000. Managing uncertainty in climate change projections: issues for impact assessment. Climatic Change, 45, 403–419.

Jones, R.N., Dettmann, P., Park, G., Rogers, M. and White, T., 2007. The relationship between adaptation and mitigation in managing climate change risks: a regional approach. Mitig. Adapt. Strat. Glob. Change, 12, 685–712.

Jones, M.B. and Donnelly, A., 2004. Carbon sequestration in temperate grassland ecosystems and the influence of management, climate and elevated CO_2. New Phytol., 164, 423–439.

Jones, R.N. and Hennessy, K.J., 2000. Climate change impacts in the Hunter Valley: a risk assessment of heat stress affecting dairy cattle. CSIRO Atmospheric Research, Melbourne; available at: http://www.c-ciarn.uoguelph.ca/documents/jones_2000a.pdf

Jones, M. and Jongen, M., 1996. Sensitivity of temperate grasslands to elevated CO_2 and the interaction with temperature and water stress. Agric. Food Sci. Finland, 5, 271–283.

Jones, R.N. and Page, C.M., 2001. Assessing the risk of climate change on the water resources of the Macquarie River catchment. In: Ghassemi F, Whetton P, Little R, Littleboy M (eds) Integrating models for natural resources management across disciplines, issues and scales (Part 2). MODSIM 2001, Int. Congr. Modelling Simulation. Modelling and Simulation Society of Australia and New Zealand, Canberra, 673–678. Available at: http://aiaccproject.org/resources/ele_lib_docs/rjones.pdf

Jouany, C., Cruz, P., Duru, M., Stroia, C. and Theau J.-P., 2009. Variability if the response of a natural pasture to water and temperature stresses. Fourrages, 197, 85–88.

Juin, S., Brisson, N., Clastre, P. and Grand, P., 2004. Impact of global warming on the growing cycles of three forage systems in upland areas of southeastern France. Agronomie, 24, 327-337.

Kerneïs, E., Chevallier, C., Pons, Y., 2007. Pasture production, water management and utilization conflicts in the fen lands of Western France: is summer a key period? Fourrages, 191, 323–336.

Lavorel, S. and Garnier, E., 2002. Predicting changes in community composition and ecosystem functioning from plant traits: revisiting the Holy Grail. Funct. Ecol., 16, 545–556.

Lavorel, S., McIntyre, S., Landsberg, J. and Forbes, T.D.A., 1997. Plant functional classifications: from general groups to specific groups based on response to disturbance. Trends Ecol. Evol., 12, 474–478.

Lazzarotto, P., Calanca, P., Semenov, M. and Fuhrer, J., 2010. Transient responses to increasing CO_2 and climate change in an unfertilized grass-clover sward. Climate Res., 41, 221–232.

Lehner, B., Czisch, G. and Vassolo, S., 2005. The impact of global change on the hydropower potential of Europe: a model-based analysis. Energ. Policy, 33, 839–855.

Le Houérou, H.N., 2004. An agro-bioclimatic classification of arid and semiarid lands in the isoclimatic Mediterranean Zones. Arid Land Research and Management, 18, 301–346.

Lemaire, G., Wilkins, R. and Hodgson, J., 2005. Challenges for grassland science: managing research priorities. Agric. Ecosys. Environ., 108, 99–108.

Leuning, R., 1995. A critical appraisal of a combined stomatal photosynthesis model for C3 plants. Plant Cell Environ., 18, 339–355.

Lilley, J.M., Bolger, T.P. and Gifford, R.M., 1997. CO_2 enrichment and temperature effects on productivity of field-grown phalaris and subterranean clover. In: Proceedings of the XVIII International Grasslands Congress, Session 9, 21–22.

Loiseau, P. and Soussana J.-F. 2000. Effects of elevated CO_2, temperature and N fertilization on nitrogen fluxes in a temperate grassland ecosystem. Global Change Biol., 6, 953–965.

Long, S.P., 1991. Modification of the response of photosynthetic productivity to rising temperature by atmospheric CO_2 concentrations: Has its importance been underestimated? Plant Cell Environ., 14, 729–739.

Louault, F., Pillar, V. D., Aufrère, J., Garnier, E. and Soussana, J.-F., 2005. Plant traits and functional types in response to reduced disturbance in a semi-natural grassland. J. Veg. Sci., 16, 151–160.

Luo, Y., Su, B., Currie, W.S., Dukes, J.S., Finzi, A., Hartwig, U., Hungate, B., McMurtrie, R.E., Oren, R., Parton, W.J., Pataki, D.E., Shaw, M.R., Zak, D.R. and Field, C.B., 2004.

Progressive nitrogen limitation of ecosystem responses to rising atmospheric carbon dioxide. Bioscience, 54, 731–739.

Luo, Q.Y., Bellotti, W., Williams, M., Cooper, I. and Bryan, B., 2007. Risk analysis of possible impacts of climate change on South Australian wheat production. Climatic change, 85, 89–101.

Luo, Q., Jones, R.N., Williams, M. Bryan, B. and Bellotti, W.D., 2005. Construction of probabilistic distributions of regional climate change and their application in the risk analysis of wheat production. Clim. Res., 29, 41–52.

Lüscher, A., Hendrey, G.R. and Nösberger, J., 1998. Long-term responsiveness to free air CO_2 enrichment of functional types, species and genotypes of plants from fertile permanent grassland. Oecologia, 113, 37–45.

Lüscher, A., Aeschlimann, U., Schneider, M.K. and Blum, H., 2006. Short- and long-term responses of fertile grassland to elevated [CO_2]. In: Nösberger J., Long S.P., Norby R.J, Stitt M., Hendrey G.R. and Blum H. (eds) Managed ecosystems and CO_2: case studies, processes, and perspectives, Berlin, Germany: Springer, 139–152.

Lüscher, A., Daepp, M., Blum, H., Hartwig, U.A. and Nösberger, J., 2004. Fertile temperate grassland under elevated atmospheric CO_2 - role of feed-back mechanisms and availability of growth resources. Eur. J. Agron., 21, 379–398.

Maire, V., 2009. From functional traits of grasses to the functioning of grassland ecosystem: a mechanistic modelling approach. Thesis, Université Blaise Pascal Montferrand 2, Clermont-Ferrand.

Merot, A., Bergez, J.-E., Capillon, A. and Wery, J., 2008. Analysing farming practices to develop a numerical, operational model of farmers' decision making-processes: an irrigated hay cropping system in France. Agric. Syst., 98, 108–118.

Meza, F.I., 2006. Obtaining daily precipitation parameters from meteorological yearbooks. Agr. Forest Meteorol., 138, 216–230.

Mitchell, T.D., Carter, T.R, Jones, P.D., Hulme, M. and New, M., 2004. A comprehensive set of high-resolution grids of monthly climate for Europe and the globe: the observed record (1901–2000) and 16 scenarios (2001–2100). Tyndall Working Paper 55, Tyndall Centre, UEA, Norwich, UK. Available at: http://www.tyndall.ac.uk/

Monteny, G.J., Bannink, A. and Chadwick, D.R., 2006. Greenhouse gas abatement strategies for animal husbandry. Agric. Ecosyst. Environ., 112, 163–170.

Moreau, J.C. and Lorgeou, J., 2007. First elements for a prospective study of the effects of climatic changes on pastures, maize and the forage systems. Fourrages, 191, 285–295.

Morgan, J.A., Pataki, D.E., Körner, C, Clark, H., Del Grosso, S.J., Grünzweig, J.M., Knapp, A.K., Mosier, A.R., Newton, P.C.D., Niklaus, P.A., Nippert, J.B., Nowak, R.S., Parton, W.J., Polley, H.W. and Shaw, M.R., 2004. Water relations in grassland and desert ecosystems exposed to elevated atmospheric CO_2. Oecologia 140, 11–25.

Morgan, J.A., Milchunas, D.G., LeCain, D.R., West, M. and Mosier, A.R., 2007. Carbon dioxide enrichment alters plant community structure and accelerates shrub growth in the shortgrass steppe. P. Natl. Acad. Sci. USA, 104, 14724–14729.

Nakićenović, N., 2000. Greenhouse gas emissions scenarios. Technol. Forecast. Soc., 65, 149–166.

New, M. and Hulmes, M., 2000. Representing uncertainty in climate change scenarios: a Bayesian Monte-Carlo approach. Integrated assessment, 1, 203–213.

Nicholls, N., 2006. Detecting and attributing Australian climate change: a review. Aust. Met. Mag., 55, 199-211.

Olesen, J.E., Carter, T.R., Díaz-Ambrona, C.H. Fronzek, S., Heidmann, T., Hickler, T., Holt, T., Minguez, M.I., Morales, P., Palutikof, J., Quemada, M., Ruiz-Ramos, M., Rubæk, G., Sau, F., Smith, B. and Sykes, M., 2007. Uncertainties in projected impacts of climate change on European agriculture and terrestrial ecosystems based on scenarios from regional climate models. Climatic Change, 81, 123–143.

Or, D. and Wraith, J.M., 1999. Soil water content and water potential relationships. In: Sumner, M.E. (Ed.), Handbook of soil science, CRC Press, Boca Raton, A53–A85.

Parry, M.L., Carter, T.R. and Hulme, M., 1996. What is a dangerous climate change? Global Environ. Change, 6, 1–6.

Parsons, A.J., Schwinning, S. and Carrère, P., 2001. Plant growth functions and possible spatial and temporal scaling errors in models of herbivory, Grass Forage Sci., 56, 21–34.

Parton, W.J., Schimel, D.S., Cole, C.V. and Ojima, D.S., 1987. Analysis of factors controlling soil organic matter levels in Great Plains grasslands. Soil Sci. Soc. Am. J., 51, 1173–1179.

Parton, W.J., Scurlock, J.M.O., Ojima, D.S., Schimel, D.S. and Hall, D.O., 1995. Impact of climate change on grassland production and soil carbon worldwide. Global Change Biol., 1, 13–22.

Parton, W.J., Stewart, J.W.B. and Cole, C.V., 1988. Dynamics of C, N, P, and S in grassland soils: a model. Biogeochemistry, 5, 109–131.

Perring, M.P., Cullen, B.R., Johnson, I.R. and Hovenden, M. J., 2010. Modelled effects of rising CO_2 concentration and climate change on native perennial grass and sown grass-legume pastures. Climate Res., 42, 65–78.

Picon-Cochard C., Teyssonneyre F., Besle, J.M. and Soussana, J.F., 2004. Effects of elevated CO_2 and cutting frequency on the productivity and herbage quality of a semi-natural grassland. Eur. J. of Agron., 20, 363–377.

Pinay, G., Barbera, P., Carreras-Palou, A., Fromin, N., Sonié, L., Couteaux, M.M., Roy, J., Philippot, L. and Lensi, R., 2007. Impact of atmospheric CO_2 and plant life forms on soil microbial activities. Soil Biol. Biochem., 39, 33–42.

Polley, H.W., Johnson, H.B. and Tischler, C.R., 1999. Woody invasion of rangelands: atmospheric CO_2 and soil water. In: Proceedings of the Food and Forestry GCTE Focus 3 Conference, Reading, MA, September 1999.

Pontes L.D., 2006. Diversité fonctionnelle des graminées prairiales: conséquences pour la productivité et la valeur nutritive. Thèse, Université Blaise Pascal Montferrand 2, Clermont-Ferrand.

Pottier, E., D'hour, P., Havet, A. and Pelletier, P., 2001. Extending the grazing season for suckling herds. Fourrages, 167, 287–310.

Rees, R.M., Bingham, I.J., Baddeley, J.A. and Watson, C.A., 2005. The role of plants and land management in sequestering soil carbon in temperate arable and grassland ecosystems. Geoderma, 128, 130–154.

Reidsma, P., Ewert, F., Oude Lansink, A. and Leemans, R., 2008. Vulnerability and adaptation of European farmers: a multi-level analysis of yield and income responses to climate variability. Reg. Environ. Change, 9, 25–40.

Riedo, M., Grub, A., Rosset, M. and Fuhrer, J., 1998. A pasture simulation model for dry matter production and fluxes of carbon, nitrogen, water and energy, Ecol. Model., 105, 41–183.

Riedo, M., Gyalistras, D., Fischlin, A. and Fuhrer, J., 1999. Using an ecosystem model linked with GCM-derived local weather scenarios to analyse effects of climate change and elevated CO_2 on dry matter production and partitioning, and water use in temperate managed grasslands. Global Change Biol., 5, 213–223.

Riedo, M., Gyalistras, D. and Fuhrer, J., 2000. Net primary production and carbon stocks in differently managed grasslands: simulation of site-specific sensitivity to an increase in atmospheric CO_2 and to climate change. Ecol. Model., 134, 207–227.

Riedo, M., Gyalistras, D. and Fuhrer, J., 2001. Pasture responses to elevated temperature and doubled CO_2 concentration: assessing the spatial pattern across an alpine landscape. Clim. Res., 17, 19–31.

Riedo, M., Milford, C., Schmid, M. and Sutton, M.A., 2002. Coupling soil-plant-atmosphere exchange of ammonia with ecosystem functioning in grasslands. Ecol. Model., 158, 83–110.

Ruget F., Moreau, J.-C., Ferrand, M., Poisson S., Gate, P., Lacroix, B., Lorgeou, J., Cloppet E. and Souverain, F., 2010. Describing the possible climate changes in France and some examples of their effects on main crops used in livestock systems. Adv. Sci. Res., 4, 99–104. Available at: http://www.adv-sci-res.net/4/99/2010/asr-4-99-2010.pdf

Ruget, F., Satger, S., Volaire, F. and Lelièvre, F., 2009. Modeling tiller density, growth, and yield of Mediterranean perennial grasslands with STICS. Crop Sci., 49, 2379–2385.

Satger, S., Ruget, F., Volaire, F., Brisson, N. and Lelievre, F., 2008. A model to simulate tiller dynamics of perennial forage grasses under severe Mediterranean drought. Options Médit., 70, 269–274.

Schmid, M., Neftel, A., Riedo, M. and Fuhrer, J., 2001. Process-based modelling of nitrous oxide emissions from different nitrogen sources in mown grassland. Nutr. Cycl. Agroecosys., 60, 177–187.

Schneider, M.K., Lüscher, A., Richter, M., Aeschlimann, U., Hartwig, U.A., Blum, H., Frossard, E. and Nösberger, J., 2004. Ten years of free-air CO_2 enrichment altered the

mobilization of N from soil in Lolium perenne L. swards. Global Change Biol., 10, 1377–1388.

Smirnov, V., 1939. On the estimation of the discrepancy between empirical curves of distribution for two independent samples. Bull. Moscow Univ. Intern. Ser. (Math), 2, 3–16.

Soussana, J.F., Casella, E. and Loiseau, P., 1996. Long-term effects of CO_2 enrichment and temperature increase on a temperate grass sward .2. Plant nitrogen budgets and root fraction. Plant Soil, 182, 101–114.

Soussana, J.-F. and Hartwig, U.A., 1996. The effects of elevated CO_2 on symbiotic N_2 fixation: A link between the carbon and nitrogen cycles in grassland ecosystems. Plant Soil, 187, 321–332.

Soussana, J.-F., Loiseau, P., Vuichard, N., Ceschia, E., Balesdent, J., Chevallier , T. and Arrouays, D., 2004. Carbon cycling and sequestration opportunities in temperate grasslands. Soil Use Manage., 20, 219–230

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., Raschi, A., Baronti, S., Rees, R., Skiba, U., Stefani, P., Manca, G., Sutton, M., Tuba, Z. and Valentini, R., 2007. Full accounting of the greenhouse gas budget of nine European grassland sites. Agr. Ecosyst. Environ., 121, 121–134.

Soussana, J.-F., Graux, A.-I. and Tubiello, F.N., 2010a. Improving the use of modelling for projections of climate change impacts on crops and pastures, J. Exp. Bot., 61, 2217–2228.

Soussana, J.-F., Tallec, T. and Blanfort V., 2010b. Mitigating the greenhouse gas balance of ruminant production systems through carbon sequestration in grasslands. Animal, 334–350.

Soussana, J.F. and Lüscher, A., 2007. Temperate grasslands and global atmospheric change: a review. Grass Forage Sci., 62, 127–134.

Tao, F., Zhang, Z., Liu, J. and Yokozawa, M., 2009. Modelling the impacts of weather and climate variability on crop productivity over a large area: a new super ensemble-based probabilistic projection. Agr. Forest Meteorol., 149, 1266–1278.

Teyssonneyre, F., Picon-Cochard, C., Falcimagne, R. and Soussana, J-F., 2002. Effects of elevated CO_2 and cutting frequency on plant community structure in a temperate grassland. Global Change Biol., 8, 1034–1046.

Thornley, J.H.M., 1998. Grassland dynamics. An ecosystem simulation model, CAB International, Wallingford.

Thornley, J.H.M., 2001. Modelling grassland ecosystems, in: Proceedings of the 19th International Grassland Congress, edited by: Mattos W.R.S. and da Silva S.C., 1029–1035, São Paulo.

Tilman, D., Reich, P.B. and Knops, J., 2006. Biodiversity and ecosystem stability in a decade-long grassland experiment. Nature, 441, 629–632.

Tubiello, F.N., Soussana, J.-F. and Howden, S.M., 2007. Crop and pasture responses to climate change. P. Natl. Acad. Sci. USA, 104, 19686–19690.

Volaire, F., 2008. Plant traits and functional types to characterize drought survival of pluri-specific perennial herbaceous swards in Mediterranean areas. Eur. J. Agron., 29, 116–224.

Volaire, F., Norton, M.R. and Lelièvre, F., 2009. Summer drought survival strategies and sustainability of perennial temperate forage grasses sin Mediterranean areas. 1st International Workshop on Summer Dormancy in Grasses - Coping with Increasing Aridity and Heat under Climate Change. Apr. 06-08, 2009 Samuel Roberts Nobel Fdn, Ardmore, Crop Science Society of America, 49, 2386–2392.

Volk M., Niklaus P.A. and Korner, C., 2000. Soil moisture effects determine CO_2 responses of grassland species. Oecologia, 125, 380–388.

Vuichard, N., Ciais, P., Viovy, N., Calanca, P. and Soussana, J.-F., 2007a. Estimating the greenhouse gas fluxes of European grasslands with a process-based model: 2. Simulations at the continental level. Global Biogeochem. Cy., 21, GB1005,1-GB1005.13.

Vuichard, N., Soussana, J.-F., Ciais, P., Viovy, N., Ammann, C., Calanca, P., Clifton-Brown, J., Fuhrer, J., Jones, M. and Martin, C., 2007b. Estimating the greenhouse gas fluxes of European grasslands with a process-based model: 1. Model evaluation from in situ measurements. Global Biogeochem. Cy., 21, GB1004,1-GB1004.14.

Wang, Y., Guangsheng, Z. and Yonghe W., 2007. Modeling responses of the meadow steppe dominated by *Leymus chinensis* to climate change. Climatic Change, 82, 437–452.

Wilby, R.L. and Harris, I., 2006. A framework for assessing uncertainties in climate change impacts: low-flow scenarios for the River Thames, UK. Water Resour. Res., 42, W02419, doi:10.1029/2005WR004065.

Wullschleger, S.D., Tschaplinski, T.J. and Norby, R.J, 2002. Plant water relations at elevated CO_2 – implications for water limited environments. Plant Cell Environ., 25, 319–331.

Zanetti, S. and Hartwig, U.A., 1997. Symbiotic N_2 fixation increases under elevated atmospheric pCO_2 in the field. Acta Oecologia, 18, 285–290.

Appendix A. Temperature function used in PaSim plant and soil processes

Process	T_0	T_{opt}	$T_{0'}$	T_{ref}	q_{fT}
Photosynthesis	0	30	50	20	1.5
Respiration	0	32	45	20	2.5
Root N uptake, growth, senescence, root C exudation, within plant N fluxes, nitrification, SOM mineralization and denitrification	0	30	45	20	2

Tab. A.1. Temperature dependency for plant and soil biochemical processes in PaSim. T0, T0', Topt and Tref are, respectively, the base air temperature, the ceiling air temperature at which processes cease, the optimal air temperature which maximizes each considered process, the reference air temperature (°C) and qfT is a shape parameter (-).

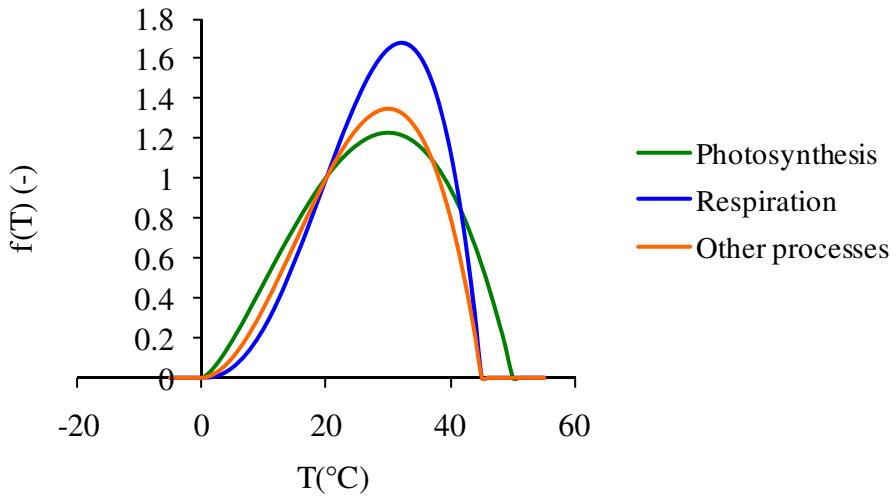


Fig. A.1. Temperature function (f(T)) for plant and soil biogeochemical processes in PaSim. For most processes, the values 0 °C for base temperature, 45 °C for ceiling air temperature at which processes cease (T_0'), 20 °C for reference air temperature, and 2 for shape parameter (q_{fT}) are used. T_0'=50 °C and q_{fT}=1.5 are used for plant photosynthesis; q_{fT}=2.5 is instead used for plant maintenance respiration.

Appendix B. Additional information about simulated vegetation, sites and climates

Description	Unit	Sown grasslands	Permanent grasslands	Source
$f_{C,rt}$	kg C kg^{-1}	0.428	*0.5*	*Maire et al. (2009)*
$f_{C,sh}$	kg C kg^{-1}	0.446	*0.39*	*Maire et al. (2009)*
NDF_{ear}	%	0.559	0.61	*Pontes et al. (2006)*
NDF_{lam}	%	0.469	0.57	*Pontes et al. (2006)*
NDF_{stem}	%	0.442	0.59	*Pontes et al. (2006)*
SLA_{max}	m² m^{-2}	31.78	*33.5*	*Maire et al. (2009)*
H_{max}	m	0.59	0.64	*Louault et al. (2005)*
$k_{turn,rt,20}$	d^{-1}	0.015	*0.03*	*Maire et al. (2009)*
$k_{turn,sh,20}$	d^{-1}	0.054	*0.05*	*Maire et al. (2009)*
$P_{m,20,rep}$	µmol m^{-2} s^{-1}	28.97	*22.6*	*Maire V. (personal communication)*
$P_{m,20,veg}$	µmol m^{-2} s^{-1}	19.17	*15*	*Maire V. (personal communication)*

Tab. B.1. Description of the vegetation parameterization for the simulated sown and permanent grasslands. Vegetation was characterized by functional trait values, including i) fractional C content of either root or shoot structural dry matter ($f_{C,rt}$ and $f_{C,sh}$ respectively), ii) fraction of fibres in ingested ear, lam, sheath and stem shoot compartments (NDF_{ear}, NDF_{lam}, NDF_{stem} respectively), iii) maximum specific leaf aera (SLA_{max}), iv) flowering plant height, highest leaf not elongated (H_{max}), v) root and shoot turnover rate at 20°C ($k_{turn,rt,20}$ and $k_{turn,sh,20}$ respectively), vi) reproductive and vegetative light saturated leaf photosynthetic rate at 20°C, CO_2=350µmol mol^{-1} and N_{tot}=0,035 kg N kg DM^{-1} ($P_{m,20,veg}$ and $P_{m,20,rep}$, respectively), with N_{tot} the plant nitrogen concentration. Italicized values were set by Riedo et al. (1998) and remained unchanged in the present study.

Site	Altitude (m)	Latitude	Longitude	Climate		Rainfall	Temperature
				Type	Aridity	(mm)	(°C)
Avignon	37	43°54' N	04°54' E	Sub-mediterranean	semi-arid to arid	702	14
Bordeaux	20	44°49' N	00°41' W	Lowland littoral	sub-humid to semi-arid	886	13.4
Colmar	202	48°04' N	07°20' E	Semi continental	semi-arid to arid	541	10.3
Dijon	211	47°16' N	05°05' E	Semi continental	sub-humid	663	10.2
Lusignan	150	46°25' N	00°07' E	Lowland littoral	sub-humid to semi-arid	820	11.5
Mirecourt	265	48°18' N	06°08' E	Semi continental	humid to sub-humid	877	9.2
Mons en Chaussées	85	49°87' N	03°01' E	Lowland littoral	semi arid	617	10.5
Rennes	35	48°06' N	01°42' W	Lowland littoral	sub-humid to semi-arid	724	11.4
St Etienne	400	45°32' N	04°17' E	Semi continental	sub-humid to semi-arid	707	11.1
Theix	890	45°43' N	03°01' E	Mountain	humid to sub-humid	774	7.9
Toulouse	150	43°33' N	01°29' E	Semi continental	semi-arid to arid	710	13.1
Versailles	125	48°48' N	02°08' E	Lowland littoral	sub-humid to semi-arid	651	10.6

Tab. B.2. Description of the 12 simulated sites, including coordinates, altitude, mean daily temperature and mean cumulated rainfall from 1970 (or later) to 2006. Climate type and aridity were also characterized according to three complementary climate indices: 'Le Houérou' and 'Emberger' indices for climate type (including continentality and mediterraneity), and 'De Martonne-Gottmann' aridity index.

SRES	GCM (Research Institute)	RM	Init.	ΔT (°C)		ΔP (mm)		[CO_2] (ppm)	
				2020-2049	2070-2099	2020-2049	2070-2099	2020-2049	2070-2099
B1	ARPEGE	VC		1.4	2.2	-28	-94	444	532
	(CNRM)			(0,1)	(0,5)	(39)	(70)	(21)	(7)
A1B	ARPEGE	An		1.8	3.3	-53	-100	465	654
	(CNRM)			(0,2)	(0,3)	(50)	(64)	(31)	(31)
A1B	ARPEGE	VC		1.4	2.9	-43	-96	465	654
	(CNRM)			(0,5)	(0,9)	(34)	(68)	(31)	(31)
A1B	ARPEGE	SD	1	1.7	2.9	-74	-99	465	654
	(CNRM)			(0,1)	(0,2)	(35)	(50)	(31)	(31)
A1B	ARPEGE	SD	2	1.5	2.6	-50	-90	465	654
	(CNRM)			(0,1)	(0,2)	(34)	(57)	(31)	(31)
A1B	CGCM 3.1 T63	SD		-	3.0	-	20	-	654
	(CCCMA)				(0,2)		(60)		(31)
A1B	NASA/GISS AOM	SD		-	1.7	-	-68	-	654
	(GISS)				(0,2)		(53)		(31)
A1B	CGCM 2.3.a	SD		-	2.5	-	-44	-	654
	(MRI)				(0,2)		(76)		(31)
A1B	CCSM 3.0	SD		-	2.9	-	-72	-	654
	(NCAR)				(0,2)		(43)		(31)
A2	ARPEGE	VC		1.4	4.2	7	-149	462	717
	(CNRM)			(0,1)	(0,4)	(61)	(87)	(32)	(73)

Tab. B.3. Description of the studied climate scenarios, including (i) IPCC SRES storyline, (ii) global circulation models (GCM) and associated research institute, (iii) regionalization (downscaling) methods (RM): variable corrections (VC), Anomalies (An) and statistical disaggregation (SD), (iv) average temperature (ΔT, °C) and average precipitation (ΔP, mm) changes for close (2020-2049) and far (2070-2099) futures in comparison with climate baseline (1970-1999) and (v) average CO_2 concentration in close and far futures. Standard error caused by interannual variability is shown in brackets.

Class	ΔCO_2 (ppm)	ΔT (°C)
+	[50 ; 149]	[0.6 ; 1.7]
++	[150 ; 249]	[1.8 ; 2.8]
+++	[250 ; 349]	[2.9 ; 3.9]
++++	[350 ; 449]	[4.0 ; 5.0]

Tab. B.4. Description of the four studied classes determined from their CO_2 (ΔCO_2) increase in comparison with the average concentration over the 1970-1999 time period and of the corresponding temperature increase (ΔT).

Appendix C. Statistical results from analyses of variance and variance decomposition

		Minimum aridity				Median aridity					Maximum aridity				
	CO_2 fertilization	-	+	++	+++	-	+	++	+++	++++	-	+	++	+++	++++
GPP	Soil depth(soil type)	***	***	***	***	***	***	***	***	***	***	***	***	***	***
	Management(Grassland type)	***	***	***	***	***	***	***	***	***	***	***	***	***	***
	CO_2	***	***	***	***	***	***	***	***	***	***	***	***	***	***
	Soil type	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns
	Grassland Type	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns
DM yield	Soil depth(soil type)	***	***	***	***	***	***	***	***	***	***	***	***	***	***
	Management(Grassland type)	***	***	***	***	***	***	***	***	***	***	***	***	***	***
	CO_2	***	***	***	***	***	***	***	***	***	***	***	***	***	***
	Soil type	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns
	Grassland Type	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns
Plant C/N ratio	Soil depth(soil type)	***	***	***	***	***	***	***	***	***	***	**	***	***	***
	Management(Grassland type)	***	***	***	***	***	***	***	***	***	***	***	***	***	***
	CO_2	***	***	***	***	***	***	***	***	***	***	***	***	***	***
	Soil type	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns
	Grassland Type	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns
$N_{sh,harv.}$	Soil depth(soil type)	***	***	***	***	***	***	***	***	***	***	**	***	*	***
	Management(Grassland type)	***	***	***	***	***	***	***	***	***	***	***	***	***	***
	CO_2	***	***	***	***	***	***	***	***	***	***	***	***	***	***
	Soil type	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	*	ns
	Grassland Type	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns
Drainage	Soil depth(soil type)	***	***	***	***	***	***	***	***	***	***	***	***	***	***
	Management(Grassland type)	***	***	***	***	***	***	***	***	***	***	***	***	***	***
	CO_2	***	***	***	***	***	***	***	***	***	***	***	***	***	***
	Soil type	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns
	Grassland Type	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns
GWP	Soil depth(soil type)	***	***	***	***	***	***	***	***	***	***	***	***	***	***
	Management(Grassland type)	***	***	***	***	***	***	***	***	***	***	***	***	***	***
	CO_2	***	***	***	***	***	***	***	***	***	***	***	***	***	***
	Soil type	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns
	Grassland Type	*	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns
NBP	Soil depth(soil type)	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns
	Management(Grassland type)	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	***	ns	ns	ns	ns
	CO_2	***	***	***	***	***	***	***	***	***	***	***	***	***	***
	Soil type	ns	ns	*	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	*	ns
	Grassland Type	ns	*	ns	ns	**	**	ns	*	*	ns	*	ns	ns	ns

ns: not significant, * : $p < 0.05$, ** : $p < 0.01$, *** : $p < 0.001$.

Tab. C.1. Statistical results from four-factor ANOVAs carried out for comparisons of soil type, soil depth, grassland type, management type and interactions' effects on gross primary production (GPP), DM yield, plant C/N ratio, harvested shoot N content ($N_{sh,harv.}$), drainage, global warming potential (GWP) and net biome productivity (NBP). Note that depths were nested with soil types and management types were nested within grassland types. We previously ensured that variance homoscedasticity was respected thanks to Levene test and either one-factor conventional and Welch's ANOVA.

A) GPP

		Minimum aridity				Median aridity					Maximum aridity				
One factor ANOVA	CO_2 fertilization	-	+	++	+++	-	+	++	+++	++++	-	+	++	+++	++++
Soil type	Parametric ANOVA	***	***	***	***	***	***	***	***	*	ns	ns	ns	ns	ns
	Levene test	ns	**	**	ns	ns	***	**	**	ns	***	***	**	***	***
	Welch's ANOVA	***	***	***	***	***	***	***	***	**	ns	ns	ns	ns	ns
Soil depth (Soil type)	Parametric ANOVA	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns
	Levene test	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns
	Welch's ANOVA	***	***	***	***	*	***	***	***	ns	ns	ns	ns	ns	ns
Grassland type	Parametric ANOVA	***	***	***	***	***	***	***	***	***	***	***	***	***	***
	Levene test	***	ns	ns	**	ns	*	ns	ns		***	***	***	***	***
	Welch's ANOVA	ns	***	***	**	***	***	***	***	***	***	***	***	***	***
Management(Grassland type)	Parametric ANOVA	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns
	Levene test	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns
	Welch's ANOVA	***	***	***	***	***	***	***	***	**	***	***	***	**	***
CO_2	Parametric ANOVA	***	***	***	***	***	***	***	***	***	***	***	***	***	***
	Levene test	*	***	***	*	ns	*	**	ns	**	ns	ns	ns	ns	ns
	Welch's ANOVA	***	***	***	***	***	***	***	***	***	***	***	***	***	***
Four-factor ANOVA	Soil depth(soil type)	***	***	***	***	***	***	***	***	***	***	***	***	***	***
	Management(Grassland type)	***	***	***	***	***	***	***	***	***	***	***	***	***	***
	CO_2	***	***	***	***	***	***	***	***	***	***	***	***	***	***
	Soil type	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns
	Grassland Type	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns

B) DM yield

		Minimum aridity				Median aridity					Maximum aridity				
One factor ANOVA	CO_2 fertilization	-	+	++	+++	-	+	++	+++	++++	-	+	++	+++	++++
Soil type	Parametric ANOVA	ns	*	ns	*	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns
	Levene test	ns	**	**	ns	*	***	**	***	**	***	***	***	***	***
	Welch's ANOVA	ns	*	ns	*	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns
Soil depth (Soil type)	Parametric ANOVA	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns
	Levene test	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns
	Welch's ANOVA	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns
Grassland type	Parametric ANOVA	***	***	***	***	***	***	***	***	***	***	***	***	***	***
	Levene test	***	***	***	***	***	***	***	***	***	***	***	***	***	***
	Welch's ANOVA	***	***	***	***	***	***	***	***	***	***	***	***	***	***
Management(Grassland type)	Parametric ANOVA	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns
	Levene test	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns
	Welch's ANOVA	***	***	***	***	***	***	***	***	***	***	***	***	***	***
CO_2	Parametric ANOVA	***	***	***	***	***	***	***	***	***	***	***	***	***	***
	Levene test	**	*	ns	**	***	ns	ns	ns	***	ns	ns	ns	ns	ns
	Welch's ANOVA	ns	**	*	*	***	ns	ns	*	*	***	***	*	***	***
Four-factor ANOVA	Soil depth(soil type)	***	***	***	***	***	***	***	***	***	***	***	***	***	***
	Management(Grassland type)	***	***	***	***	***	***	***	***	***	***	***	***	***	***
	CO_2	***	***	***	***	***	***	***	***	***	***	***	***	***	***
	Soil type	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns
	Grassland Type	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns

C) C/N

		Minimum aridity				Median aridity					Maximum aridity				
One factor ANOVA	CO_2 fertilization	-	+	++	+++	-	+	++	+++	++++	-	+	++	+++	++++
Soil type	Parametric ANOVA	***	*	ns	*	*	ns	ns	ns	*	***	***	**	***	***
	Levene test	**	ns	***	***	ns	***	***	**	***	***	***	***	***	***
	Welch's ANOVA	**	ns	ns	ns	*	*	ns	ns	**	***	***	***	***	***
Soil depth (Soil type)	Parametric ANOVA	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns
	Levene test	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns
	Welch's ANOVA	*	ns	ns	ns	**	*	*	ns	**	***	***	***	***	***
Grassland type	Parametric ANOVA	***	***	***	***	***	***	***	***	***	***	***	***	***	***
	Levene test	***	***	ns	***	***	*	ns	***	***	***	***	***	***	***
	Welch's ANOVA	***	***	***	***	***	*	***	***	***	ns	ns	***	***	***
Management(Grassland type)	Parametric ANOVA	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	*	*	*	*	*
	Levene test	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns
	Welch's ANOVA	***	***	***	***	***	***	***	***	***	***	***	***	***	***
CO_2	Parametric ANOVA	***	***	***	***	***	***	***	***	***	***	***	***	***	***
	Levene test	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns
	Welch's ANOVA	***	***	***	***	***	***	***	***	*	***	ns	ns	ns	ns
Four-factor ANOVA	Soil depth(soil type)	***	***	***	***	***	***	***	***	***	***	***	***	***	***
	Management(Grassland type)	***	***	***	***	***	***	***	***	***	***	***	***	***	***
	CO_2	***	***	***	***	***	***	***	***	***	***	***	***	***	***
	Soil type	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns
	Grassland Type	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns

ns: not significant, * : $p < 0.05$, ** : $p < 0.01$, *** : $p < 0.001$.

D) $N_{sh,harv.}$

		Minimum aridity				Median aridity					Maximum aridity				
One factor ANOVA	CO_2 fertilization	-	+	++	+++	-	+	++	+++	++++	-	+	++	+++	++++
Soil type	Parametric ANOVA	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	***	***	*	***	***
	Levene test	***	*	ns	***	ns	**	ns	**	ns	ns	*	**	**	***
	Welch's ANOVA	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	***	***	*	***	***
Soil depth (Soil type)	Parametric ANOVA	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns
	Levene test	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns
	Welch's ANOVA	ns	ns	ns	ns	*	ns	ns	ns	*	***	***	*	***	***
Grassland type	Parametric ANOVA	***	***	***	***	***	***	***	***	***	***	***	***	***	***
	Levene test	***	***	***	*	***	***	***	ns	***	***	ns	***	***	ns
	Welch's ANOVA	***	***	***	***	ns	ns	***	***	***	***	ns	ns	ns	ns
Management(Grassland type)	Parametric ANOVA	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns
	Levene test	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns
	Welch's ANOVA	***	***	***	***	***	***	***	***	***	***	***	***	***	***
CO_2	Parametric ANOVA	***	***	***	***	***	***	***	***	***	***	***	***	***	***
	Levene test	ns	**	ns	*	***	ns	ns	ns	ns	***	***	***	*	***
	Welch's ANOVA	ns	***	**	***	***	*	**	*	ns	***	**	**	***	ns
Four-factor ANOVA	Soil depth(soil type)	***	***	***	***	***	***	***	***	***	***	**	***	*	***
	Management(Grassland type)	***	***	***	***	***	***	***	***	***	***	***	***	***	***
	CO_2	***	***	***	***	***	***	***	***	***	***	***	***	***	***
	Soil type	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	*	ns
	Grassland Type	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns

E) drainage

		Minimum aridity				Median aridity					Maximum aridity				
One factor ANOVA	CO_2 fertilization	-	+	++	+++	-	+	++	+++	++++	-	+	++	+++	++++
Soil type	Parametric ANOVA	ns	*	**	*	**	**	**	**	ns	ns	ns	*	ns	ns
	Levene test	ns	ns	ns	ns	*	*	**	**	**	***	***	***	***	***
	Welch's ANOVA	ns	*	**	**	**	**	***	***	*	*	ns	**	ns	ns
Soil depth (Soil type)	Parametric ANOVA	ns	**	***	**	***	***	***	***	***	**	ns	***	ns	*
	Levene test	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	*	***	**	***	***	***
	Welch's ANOVA	ns	**	***	**	***	***	***	***	***	**	ns	***	ns	ns
Grassland type	Parametric ANOVA	ns	ns	***	ns	***	***	***	***	***	***	***	***	***	***
	Levene test	ns	ns	***	ns	***	***	***	***	***	***	***	***	***	***
	Welch's ANOVA	ns	*	***	ns	***	***	***	***	***	***	***	***	***	***
Management(Grassland type)	Parametric ANOVA	ns	**	***	*	***	***	***	***	***	***	***	***	***	***
	Levene test	ns	ns	***	ns	***	***	***	**	***	***	***	***	***	***
	Welch's ANOVA	ns	**	***	*	***	***	***	***	***	***	***	***	***	***
CO_2	Parametric ANOVA	***	***	***	***	***	***	***	***	***	***	***	***	***	***
	Levene test	***	***	***	***	***	***	***	***	***	*	ns	*	ns	*
	Welch's ANOVA	***	***	***	***	***	***	***	***	***	***	***	***	*	***
Four-factor ANOVA	Soil depth(soil type)	***	***	***	***	***	***	***	***	***	***	***	***	***	***
	Management(Grassland type)	***	***	***	***	***	***	***	***	***	***	***	***	***	***
	CO_2	***	***	***	***	***	***	***	***	***	***	***	***	***	***
	Soil type	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns
	Grassland Type	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns

F) GWP

		Minimum aridity				Median aridity					Maximum aridity				
One factor ANOVA	CO_2 fertilization	-	+	++	+++	-	+	++	+++	++++	-	+	++	+++	++++
Soil type	Parametric ANOVA	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	***	ns	ns	**	ns
	Levene test	ns	ns	ns	ns	ns	**	ns	ns	ns	ns	***	**	ns	***
	Welch's ANOVA	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	***	ns	ns	**	ns
Soil depth (Soil type)	Parametric ANOVA	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns
	Levene test	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns
	Welch's ANOVA	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	***	ns	ns	**	ns
Grassland type	Parametric ANOVA	***	***	***	***	***	***	***	***	***	***	***	***	***	***
	Levene test	***	*	**	***	ns	ns	ns	ns	ns	***	***	***	***	***
	Welch's ANOVA	***	***	***	***	***	***	***	***	***	***	***	***	***	***
Management(Grassland type)	Parametric ANOVA	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns
	Levene test	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns
	Welch's ANOVA	***	***	***	***	***	***	***	**	***	***	**	ns	***	ns
CO_2	Parametric ANOVA	***	***	***	***	***	***	***	***	***	***	***	***	***	***
	Levene test	***	***	***	***	ns	***	***	***	***	*	**	*	ns	**
	Welch's ANOVA	***	***	***	***	***	***	***	***	***	***	***	***	***	***
Four-factor ANOVA	Soil depth(soil type)	***	***	***	***	***	***	***	***	***	***	***	***	***	***
	Management(Grassland type)	***	***	***	***	***	***	***	***	***	***	***	***	***	***
	CO_2	***	***	***	***	***	***	***	***	***	***	***	***	***	***
	Soil type	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns
	Grassland Type	*	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns

ns: not significant, * : $p < 0.05$, ** : $p < 0.01$, *** : $p < 0.001$.

G) NBP

		Minimum aridity				Median aridity					Maximum aridity				
One factor ANOVA	CO_2 fertilization	-	+	++	+++	-	+	++	+++	++++	-	+	++	+++	++++
Soil type	Parametric ANOVA	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns
	Levene test	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	**	ns	ns	ns	*	ns	ns
	Welch's ANOVA	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns
Soil depth (Soil type)	Parametric ANOVA	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns
	Levene test	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns
	Welch's ANOVA	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns
Grassland type	Parametric ANOVA	***	***	***	***	***	***	***	***	***	***	***	***	***	***
	Levene test	***	***	***	***	***	***	***	***	***	**	**	***	***	**
	Welch's ANOVA	ns	*	ns	ns	ns	ns	ns	ns	**	*	ns	ns	ns	ns
Management(Grassland type)	Parametric ANOVA	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns
	Levene test	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns
	Welch's ANOVA	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns
CO_2	Parametric ANOVA	***	***	***	***	***	***	***	***	***	***	***	***	***	***
	Levene test	***	***	***	***	***	***	***	***	***	***	***	***	***	***
	Welch's ANOVA	***	***	***	***	***	***	***	***	***	***	***	***	***	***
Four-factor ANOVA	Soil depth(soil type)	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns
	Management(Grassland type)	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	***	ns	ns	ns	ns
	CO_2	***	***	***	***	***	***	***	***	***	***	***	***	***	***
	Soil type	ns	ns	*	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	*	ns
	Grassland Type	ns	*	ns	ns	**	**	ns	*	*	ns	*	ns	ns	ns

ns: not significant, * : $p < 0.05$, ** : $p < 0.01$, *** : $p < 0.001$.

Tab. C.2. Statistical results detailed from one and four-factor ANOVAs carried out for comparisons of soil type, soil depth, grassland type, management type and interactions' effects on A) gross primary production (GPP), B) DM yield, C) plant C/N ratio (C/N), D) harvested shoot N content ($N_{sh,harv.}$), E) drainage, F) global warming potential (GWP) and G) net biome productivity (NBP). Note that depths were nested with soil types and management types were nested within grassland types.



Fig. C.2. Variance decomposition (in % of total sum of squares) in prediction of annual A) gross primary production (GPP), B) dry matter yield, C) average plant C/N ratio, D) average harvested shoot N content ($N_{sh,harv.}$), E) drainage, F) global warming potential (GWP) and G) net biome productivity (NBP). Results are presented along an aridity gradient representative of the possible range of climates from 1970 to 2100, and for different classes of CO_2 fertilization in comparison with climate baseline: for climate baseline: "-", from 50 to 149 ppm: "+", from 150 to 249 ppm: "++", from 250 to 349 ppm: "+++" and from 350 to 449 ppm: "++++".

A) GPP

Aridity	Minimum aridity				Median aridity					Maximum aridity				
CO_2 fertilization	-	+	++	+++	-	+	++	+++	++++	-	+	++	+++	++++
Soil type	12.5	12.5	9.3	11.5	3.2	6.1	6.5	7.3	1.8	0.3	0.0	0.9	0.1	0.1
Soil depth (Soil type)	7.2	8.5	7.8	6.8	3.7	6.2	7.4	7.1	4.5	2.1	2.1	4.3	1.8	2.7
Grassland type	2.3	0.2	2.0	3.9	8.8	9.9	4.0	0.9	6.1	24.1	24.2	23.1	18.8	23.6
Management(Grassland type)	23.9	30.9	31.9	22.0	22.4	36.6	30.7	37.1	41.1	43.3	48.4	47.6	55.7	48.3
Soil type*Grassland type	3.4	3.9	3.2	3.1	1.2	3.8	2.4	3.2	1.8	1.2	2.4	1.9	1.2	1.4
CO_2	50.8	44.1	45.8	52.7	60.6	37.5	49.0	44.4	44.6	29.0	23.0	22.2	22.4	23.9

B) DM yield

Aridity	Minimum aridity				Median aridity					Maximum aridity				
CO_2 fertilization	-	+	++	+++	-	+	++	+++	++++	-	+	++	+++	++++
Soil type	0.8	1.6	0.7	1.3	0.3	0.6	0.5	0.8	0.0	0.1	0.2	0.1	0.1	0.3
Soil depth (Soil type)	1.1	2.5	2.9	1.6	2.3	4.0	3.0	3.5	2.1	2.3	1.7	2.9	1.1	2.1
Grassland type	69.4	42.1	36.2	60.7	38.6	19.2	39.9	23.7	22.6	24.0	18.6	14.9	23.5	8.9
Management(Grassland type)	18.1	38.2	45.2	21.9	36.4	60.2	45.6	55.5	51.6	48.7	52.7	62.7	44.7	58.2
Soil type*Grassland type	0.0	0.1	0.4	0.0	0.4	1.3	0.5	1.1	0.6	1.2	1.9	1.9	0.7	2.1
CO_2	10.6	15.5	14.6	14.5	22.0	14.6	10.5	15.4	23.0	23.8	24.9	17.7	30.0	28.5

C) C/N

Aridity	Minimum aridity				Median aridity					Maximum aridity				
CO_2 fertilization	-	+	++	+++	-	+	++	+++	++++	-	+	++	+++	++++
Soil type	2.5	1.2	0.2	1.2	1.3	0.9	0.3	0.0	1.8	2.9	2.7	2.0	5.6	3.9
Soil depth (Soil type)	3.1	3.9	5.4	2.9	2.4	2.4	5.4	3.5	2.3	1.8	1.0	2.1	0.9	1.2
Grassland type	14.3	16.9	7.7	56.9	6.4	1.0	7.3	37.2	32.3	1.7	0.2	0.5	1.9	1.1
Management(Grassland type)	53.1	53.5	62.1	11.5	61.6	75.1	63.0	26.0	47.0	76.4	90.4	87.6	78.2	85.5
Soil type*Grassland type	2.6	0.8	0.0	1.9	0.4	0.1	0.1	0.0	0.5	3.1	2.9	3.1	5.1	3.2
CO_2	24.4	23.8	24.6	25.7	27.8	20.5	23.8	33.3	16.1	14.2	2.9	4.8	8.3	5.2

D) $N_{sh,harv.}$

Aridity	Minimum aridity				Median aridity					Maximum aridity				
CO_2 fertilization	-	+	++	+++	-	+	++	+++	++++	-	+	++	+++	++++
Soil type	0.3	0.4	0.0	0.0	0.6	0.0	0.0	0.0	0.8	3.5	3.4	1.0	3.1	3.2
Soil depth (Soil type)	1.1	2.7	4.2	0.8	3.8	6.4	4.0	2.8	2.7	1.9	0.5	2.7	0.3	1.5
Grassland type	44.8	30.7	26.7	67.7	0.6	0.2	21.4	43.4	35.4	6.8	0.1	0.0	0.4	0.0
Management(Grassland type)	44.7	46.8	53.7	14.6	69.0	78.3	56.9	39.4	47.1	64.8	78.1	77.0	75.5	84.4
Soil type*Grassland type	2.3	1.9	0.6	2.8	0.0	0.2	0.2	0.6	0.0	2.1	3.7	1.0	1.1	2.2
CO_2	6.8	17.4	14.8	14.1	26.0	14.9	17.5	13.8	13.9	21.0	14.2	18.1	19.6	8.7

E) drainage

Aridity	Minimum aridity				Median aridity					Maximum aridity				
CO_2 fertilization	-	+	++	+++	-	+	++	+++	++++	-	+	++	+++	++++
Soil type	0.8	1.4	2.2	1.4	1.9	1.6	2.6	2.2	1.2	0.8	0.1	1.4	0.0	0.0
Soil depth (Soil type)	0.6	1.1	3.7	1.2	4.9	2.9	5.5	5.0	3.5	2.8	1.3	3.7	1.2	2.0
Grassland type	0.1	0.2	1.6	0.0	4.2	2.2	2.5	2.1	6.8	14.8	12.3	12.8	19.3	19.4
Management(Grassland type)	0.9	2.7	8.1	2.1	17.9	7.7	13.3	12.9	34.3	51.8	39.0	43.6	66.0	63.9
Soil type*Grassland type	0.2	0.5	0.9	0.4	0.9	0.5	1.0	1.4	1.4	1.4	0.9	1.3	1.0	1.0
CO_2	97.4	94.1	83.6	94.9	70.3	85.0	75.1	76.4	52.8	28.3	46.4	37.2	12.4	13.7

F) GWP

Aridity	Minimum aridity				Median aridity					Maximum aridity				
CO_2 fertilization	-	+	++	+++	-	+	++	+++	++++	-	+	++	+++	++++
Soil type	0.3	0.5	0.1	0.2	0.0	0.0	0.1	0.1	0.0	3.9	0.2	0.1	2.3	0.2
Soil depth (Soil type)	0.7	1.5	1.8	0.6	1.7	2.6	1.9	1.5	1.5	2.6	1.6	4.0	0.8	2.0
Grassland type	36.8	32.9	25.0	24.6	9.8	16.8	23.5	13.2	21.8	1.6	7.8	14.8	11.7	8.1
Management(Grassland type)	2.3	7.4	8.8	4.3	4.0	14.9	7.8	13.5	12.9	41.9	40.1	27.7	53.6	28.4
Soil type*Grassland type	0.0	0.0	0.1	0.0	0.3	0.5	0.2	0.2	0.3	3.8	2.3	1.5	0.4	1.2
CO_2	59.9	57.7	64.3	70.3	84.3	65.2	66.5	71.4	63.5	46.2	47.9	51.9	31.1	60.1

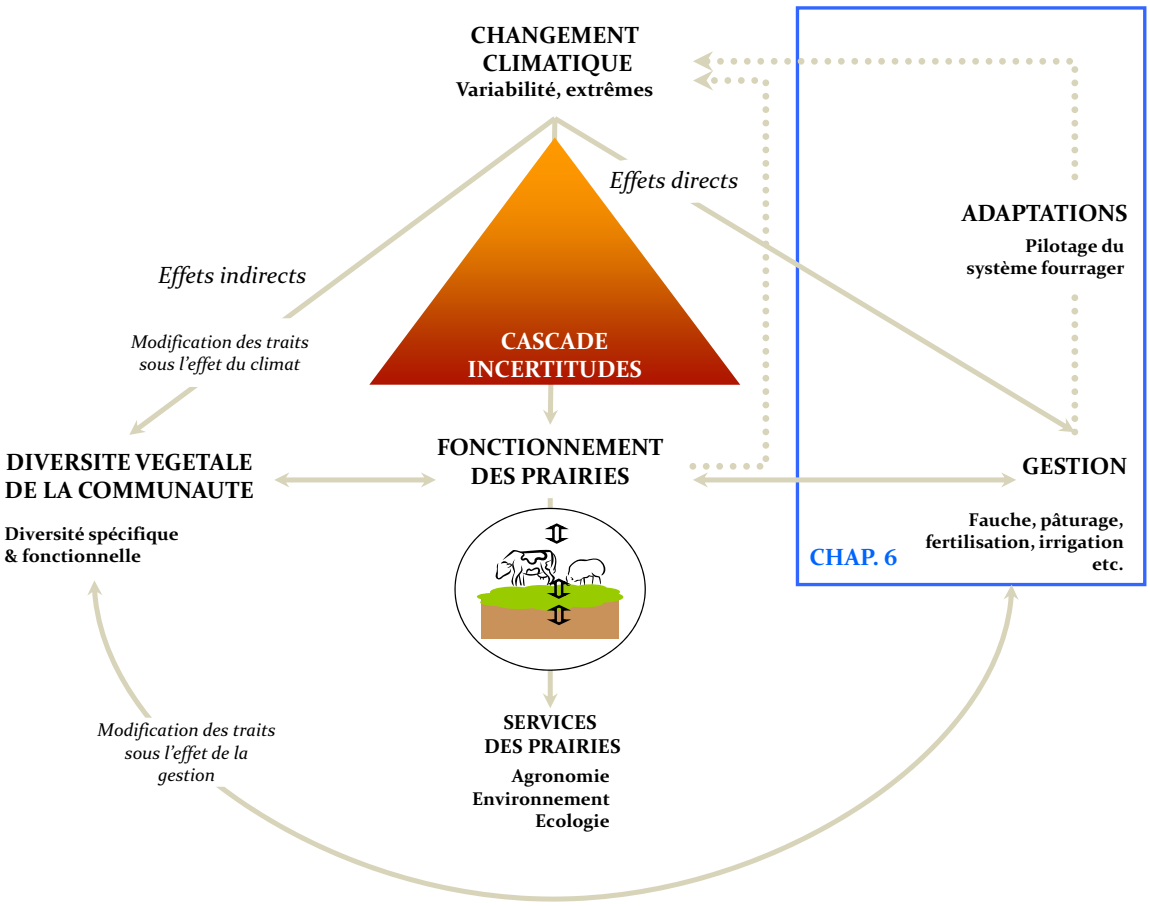
G) NBP

Aridity	Minimum aridity				Median aridity					Maximum aridity				
CO_2 fertilization	-	+	++	+++	-	+	++	+++	++++	-	+	++	+++	++++
Soil type	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.3	0.0
Soil depth (Soil type)	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.1	0.0	0.0	0.0	0.0
Grassland type	0.0	1.1	0.1	0.0	0.3	0.5	0.0	0.1	1.4	0.9	0.4	0.3	0.3	0.9
Management(Grassland type)	0.0	0.1	0.1	0.1	0.0	0.0	0.1	0.0	0.0	0.9	0.0	0.2	0.0	0.2
Soil type*Grassland type	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.1	0.0	0.0	0.0	0.0
CO_2	100.0	98.8	99.7	99.8	99.7	99.5	99.8	99.8	98.6	98.1	99.5	99.5	99.3	98.9

Tab. C.3. Variance decomposition (in % of total sum of squares) in prediction of annual A) gross primary production (GPP), B) dry matter yield, C) average plant C/N ratio, D) average harvested shoot N content ($N_{sh,harv.}$), E) drainage, F) global warming potential (GWP) and G) net biome productivity (NBP). Results are presented along an aridity gradient representative of the possible range of climates from 1970 to 2100, and for different classes of CO_2 fertilization in comparison with climate baseline: for climate baseline: "-", from 50 to 149 ppm: "+", from 150 to 249 ppm: "++", from 250 to 349 ppm: "+++" and from 350 to 449 ppm: "++++".

Chapitre 6

Ce chapitre est consacré à la simulation des adaptations du système fourrager, soit par un ajustement de la complémentation au pâturage, soit par un ajustement des surfaces et du chargement animal, dans le cas de systèmes herbagers et supposés entièrement autonomes d'un point de vue de l'alimentation animale. Des systèmes « flexibles » (dont la gestion est optimisée en réponse aux variations du climat) sont comparés à des systèmes « rigides » (gestion figée). La réalisation des simulations a nécessité l'amélioration des procédures de gestion automatique déjà existantes, voire leur création. Le complément des graphiques de résultats est reporté en annexe de la thèse.



Insertion du chapitre 6 dans le schéma conceptuel de la thèse

Sommaire

1. Introduction _____ 283

2. Methodology _____ 285

2.1. Model description _____ 285

2.2. Sites and livestock systems _____ 291

2.3. Analysis of simulated outputs _____ 294

3. Results _____ 298

3.1. Current and future temperature and rainfall variability at studied sites _____ 298

3.2. Optimal supplementation under climate change _____ 299

4. Discussion _____ 311

4.1. Possible ways of livestock management adaptations to climate changes _____ 311

4.2. Methodological and modelling issues _____ 314

5. Conclusion _____ 316

Chap. 6. Adaptations of French grassland-based livestock systems to increasing climatic hazards

Graux, A.-I.[1*], Lardy, R.[1], Gaurut, M.[1], Soussana, J.-F.[1], Hill, D.[2]

[1] INRA, UR0874, Grassland Ecosystem Research Unit, 234 Avenue du Brézet, 63100 Clermont-Ferrand, France

[2] Computer Science and system modelling and optimization laboratory (LIMOS), Complexe scientifique des Cézeaux 63173 Aubières, France

[*]Correspondence to: A.-I. Graux (aigraux@clermont.inra.fr)

Abstract

The adaptation of livestock production systems to altered climate conditions can help reducing the negative impacts of the climate variability resulting from global climate change, yet profiting from the potential benefits that may arise thereof. Environmental consequences associated to the adaptation measures should also be evaluated. In this study, climate change impacts on grasslands and possible adaptations of livestock systems were investigated at two French sites, Theix (Massif Central) and Rennes (Brittany), representative of main production districts: upland areas of permanent pastures with suckling cattle, and farming systems of northwestern France with sown grasslands and dairy herds. The grassland systems were simulated by the Pasture Simulation Model (PaSim) with or without optimization procedures allowing: i) to calculate the levels of supplementation of grazing animals, ii) to match the share of grazing and of cutting to the feeding demands of the herd. The effects of different soils and calving periods were also compared. The A2 SRES emission scenario was used to force the ARPEGE climate model for 2020-2049 (near future) and 2070-2099 (far future) compared to current conditions (1970-1999). Assuming a full adaptation benefiting from accurate seasonal (or even annual) weather forecasts, forage supplementation of suckler cows at grazing is likely to decrease on an annual timescale but to increase in summer under climate change. In contrast, dairy systems would require in the future similar annual amounts of concentrate during the grazing period. Assuming a full climate informed adaptation aiming at maximising animal production, both suckling and dairy herds are expected to benefit from the increase in annual herbage production resulting from the rise in atmospheric CO_2 and from the changed climatic conditions, despite increased risks of very low herbage availability in summer. In contrast, without adaptation, dairy production in Brittany is expected to decline by ca. 20% in far future for the spring calving systems because of summer grazing decline, while meat production would not vary significantly in suckling systems of the Massif-Central. The degree of flexibility and of adaptation of livestock systems will hence play a key role for animal production under climate change at these sites. Farm-scale net greenhouse gas emissions per unit of production were not projected to be significantly enhanced in the future compared to current conditions and were also not affected by the adaptation process. However, assuming a fixed legume fraction in the grasslands, adaptation required higher supplies of mineral N fertilizers that may lead to increased farm scale nitrogen losses.

Keywords: climate change, adaptation, livestock, supplementation

1. Introduction

In France, mean annual air temperature increased by around 0.012 °C between 1901 and 2000 (Moisselin et al., 2002), yet accelerating around 1976 and 2003 up to ~0.06 °C yr^{-1} (Météo-France, 2007). Minimum temperatures were found to increase in all seasons and especially in summer months (when considering astronomical seasons) (Moisselin et al., 2002). Maximum temperatures showed a general positive trend in any season, more pronounced during the summer and autumn months. In the same period, rainfall exhibited contrasted but generally positive trends with however an increase of drought conditions in Southern France (Moisselin et al., 2002). Changes in seasonal patterns were also observed for rainfall with a positive and a negative trend in winter and summer, respectively, and intermediate responses in spring and autumn. According to the Intergovernmental Panel on Climate Change (IPCC, 2007), these changes in weather and climate patterns are likely to continue into the future. In addition, precipitation and temperature extremes are predicted to increase in France (Déqué, 2007). For instance, at the end of the 21st century, the number of heavy rain days (>10 mm d^{-1}) may increase by one quarter in winter, the maximum length of summer dry episodes may increase by one half in summer and the number of heat wave days may be multiplied by 10.

Livestock production systems will inevitably be affected by such changes in climate and climate variability, with impacts on farmers' livelihoods (Thornton and Gerber, 2010). Adaptation generally refers to the ability of natural and man-made systems to respond to changes in their environment, that is a series of trade-offs where there are costs and benefits (Galvin et al., 2003). After the recent drought events and the associated forage deficits (Ciais et al., 2005), tracks on adaptations of livestock systems to climate changes have been suggested (Faidherbe et al., 2007; Howden et al., 2007; Moreau and Lorgeou, 2007; Pottier et al., 2007). Distinction was made between adaptations to recurrent and foreseeable situations and unexpected drought events. The corresponding strategies are, respectively, to anticipate potentially adverse events in order to avoid negative consequences (avoidance strategy) and to reduce negative consequences when they occur (coping strategy) (Pottier et al., 2007; Howden et al., 2007).

Both adaptation strategies require coordinated changes in livestock breeding (at both the animal and herd scales) and forage system management that allow either reducing negative climate change impacts or profiting from climate change opportunities. Such options include: i) supplement animals when required, ii) adapt the calving period to match herd feeding demands to herbage production, iii) adapt grazing management the new climate conditions

(extended spring and fall grazing period, winter grazing) and iv) adapt surfaces intended for grazing and mowing to feed requirements (Pottier et al., 2007).

A modelling approach is required to integrate complex interactions between soil, vegetation, herbivores, climate and management, as well as to explore various possibilities of livestock system adaptations facing with climate changes. When evaluating the impacts of climate change on a production system, it is necessary to define scenarios that provide an objective basis for optimisation with respect to the climate response (Fitzgerald et al., 2009). Current French grassland based livestock systems are managed according to site specific guidelines to maximize animal stocking density and production given local climatic constraints (Moreau et al., 2010). In this study we assumed that such an objective will continue in the future (maximization production scenario).

In France, suckling systems are mostly established on permanent grasslands on unfavorable soils (e.g. elevation, slope, shallow soils) for arable crops. In contrast, dairy systems are well are often based on sown grasslands and maize crops and are predominantly located in more favorable areas. The French upland permanent grasslands of the Massif Central and the sown grasslands of North-Western France are the two main production areas of, respectively, suckler and dairy systems (Agreste, 2008). This study focuses on French pasture-based suckling systems established on upland permanent grasslands at Theix (Massif Central) and dairy systems established on sown mixtures of *Lolium perenne* L. and *Trifolium repens* L. at Rennes (Brittany).

In a previous study (Graux et al., 2010a), we have shown that by the end of the century climate change will have large impacts on forage and animal production at French grassland sites ranging, on average, from positive in winter and spring to negative in summer. Such changes create both risks and opportunities for livestock systems, leading to needs for adaptation.

A recent work was performed with the Dairy_Sim model (Fitzgerald et al., 2005) to study climate change impacts on low-cost, grass-based dairy systems in Ireland, assuming a maximization production scenario (Fitzgerald et al., 2009). Dairy_Sim model focuses on balance between forage requirements and needs, by adjusting stocking rate and plot management and, as a result, to grazing and silage production simulation. In this way, this model does not allow to simulate biogeochemical cycles and environmental pollutions. Moreover, contrary to PaSim, vegetation growth and animal performance are simulated quite empirically (Fitzgerald et al., 2009). Futhermore, climate change impact assessment in this

study did not use transient simulations, thus neglecting past management influence on predictions.

Here, we compare climate change impacts on production and environmental variables associated to pasture-based herbivore breeding systems, assuming that these systems will adapt to future climate conditions (flexible systems), or will not (rigid systems). Three main questions are addressed in this study: 1) what can be the consequences for supplementation at pasture? 2) Assuming full pasture-based livestock systems, in what extent adaptation of livestock systems can help reducing negative climate change impacts or profiting from new opportunities? 3) What can be the consequences for animal performance, grassland greenhouse budget and nitrate leaching at farm scale? The objective of this research was to answer these questions by evaluating grassland management decisions on livestock systems. We have used an enhanced version of the Pasture Simulation Model (PaSim) to investigate impacts and adaptation in both the near future (2020-2049) and far future (2070-2099) for two contrasted cattle production systems.

2. Methodology

2.1. Model description

A brief description of the main features of PaSim follows, provided that key processes are fully described in Vuichard et al. (2007b) and that the recently developed animal module is fully specified in Graux et al. (2010b). The automatic management module, which is the focus of this paper, is described in more details.

2.1.1. Key processes

PaSim (Riedo et al., 1998) is a process-based grassland biogeochemical model based on the Hurley Pasture Model (Thornley, 1998). Grassland processes are simulated on a time step of a $1/50^{th}$ of a day. Simulations are limited to the plot scale and may run over one or several years. Likewise other advanced biogeochemical models, PaSim simulates water, carbon (C) and nitrogen (N) cycles, the latter being improved by Schmid et al. (2001). Photosynthetic-assimilated C is either respired or allocated dynamically to one root and to three shoot compartments (each of which consisting of four age classes). Accumulated aboveground biomass is used by either cutting or grazing, or enters a litter pool. The N cycle considers three types of N inputs to the soil via atmospheric N deposition, fertilizer N addition, and symbiotic N fixation by legumes. The inorganic soil N is available for root uptake and may be

lost through leaching, ammonia volatilization and nitrification/denitrification, the latter processes leading to N_2O gas emissions to the atmosphere. Management includes N fertilization, mowing and grazing and can either be set by the user or optimized by the model (Vuichard et al., 2007a). The animal module was recently improved by Graux et al. (2010b) to simulate the performance of grazing ruminants (suckler cows with their calves, dairy cows and heifers) in response to climate and management and enteric methane emissions based on Vermorel et al. (2008). In particular, grazing animals are simulated, while indoor periods are not taken into account in the current version of PaSim.

2.1.2. Optimized management

2.1.2.1. Mineral N fertilization

To know to which extent N fertilization timing and requirements will need to adapt in response to climate changes, a specific module based on STICS equations (D. Ripoche, Agroclim, Avignon, personal communication) was added to PaSim that simulates automatic mineral N fertilization. This module is based on the calculation of the sward Nitrogen Nutrition Index (*NNI*) defined by Lemaire and Gastal (1997) as the ratio between actual shoot N concentration (N_{sh}) and critical N concentration (N_{crit}):

$$NNI = 100 \cdot \frac{N_{sh}}{N_{crit}} \quad (1)$$

N_{crit} is defined as the minimum shoot N concentration required to maximize sward growth rate, calculated according to Lemaire and Salette (1984) from the following dilution law:

$$N_{crit} = \alpha \cdot \left(W_{sh,tot}\right)^{-\beta} \quad (2)$$

where:

α, shoot N concentration at which shoot dry biomass reaches 1 t ha^{-1},

β, nitrogen dilution coefficient,

$W_{sh,tot}$, shoot dry biomass expressed in t ha^{-1}.

Based on Eq. (2), Eq. (1) re-arranges as follows:

$$NNI = 100 \cdot \frac{N_{sh}}{\alpha.\left(W_{sh,tot}\right)^{-\beta}} \quad (3)$$

When optimized by the model, N fertilization starts i) if the previous fertilization event occurred at least 20 days before, ii) if humidity of first soil layer ($\theta_{h=1}$) is above 20%, and iii) if *NNI* is below a defined threshold set by the model user (for instance, K_{Fert}=0.80). K_{fert} represents a threshold N nutrition index below which N fertilization will be supplied. Mineral

N fertilizer application (Q_{fert}) is calculated from the difference between the maximum and the actual plant nitrogen concentrations, respectively $N_{tot,max}$ and N_{tot}. Q_{fert} must not exceed a maximum nitrogen amount ($Q_{fert,max}$) which value is set by the model user (for instance, $Q_{fert,max}$=2.5 g N.m^{-2}):

$$Q_{fert} = W_{sh,tot}\left(N_{tot,\max} - N_{tot}\right),\ NNI \geq K_{fert}\ and\ \theta_{h=1} \geq 0.2,\ 0 \leq Q_{fert} \leq Q_{fert,\max} \quad (4)$$

To avoid numerical instability, N fertilization stops before *NNI* recovers a value greater than or equal to K_{Fert} (for example when $NNI \geq K_{Fert} + 0.05$). The maximum number of fertilizations per year was set at 10.

In PaSim, soil mineral N is split into two pools: $N_{amm,tot}$ and $N_{nit,tot}$ for ammonium and nitrate, respectively (Schmid et al., 2001). As mineral N fertilizer is given as a 1:1 mixture of ammonium and nitrate, Q_{fert} is equally shared between the two pools:

$$N_{nit,tot} = N_{nit,tot} + \frac{Q_{fert}}{2} \quad (5)$$

$$N_{amm,tot} = N_{amm,tot} + \frac{Q_{fert}}{2} \quad (6)$$

This procedure proved to be realistic in comparison to actual fertilization practices applied in well-managed systems (results not shown in this paper).

2.1.2.2. Fractional coverage of cutting and grazing and optimal stocking rates

Vuichard et al (2007b) developed a two-step procedure to assess the fractional coverage of cut and grazed grasslands, and the optimal stocking rate of grassland based livestock systems. Neither mixed management (cutting and grazing) in a given paddock, nor between year forage stock use is considered in this procedure. Moreover, livestock systems are assumed self-sufficient in terms of feed supply (during housing, animals are fed with hay derived from the cut herbage). First, the model simulates a cut meadow and optimizes cutting events and mineral N fertilization to determine the optimal yield. In this way, it estimates the available forage resources (*Y*) to feed animals at barn. Second, the model simulates a grazed pasture and, according to *Y*, it increments the instantaneous stocking rate (*S*) until an equilibrium between forage resources (*Y*) and forage needs (*X*) is reached while accounting for available surfaces for either mowing (*1-F*) or grazing (*F*) (Fig. 1). *X* is calculated as the product of the number of days animals spend at barn (N_B) by the average intake capacity (*CI*) of animals at barn (assumed to be 15.5 kg DM animal^{-1} d^{-1}) and *S*.

The procedure stops when (with a tolerated error of 1%):

$$Y(1-F) = X = N_B \; CI \; S \qquad (7)$$

Using F and S values, the procedure allows calculating the stocking rate (D) per ha of total grassland surfaces:

$$D = FS \qquad (8)$$

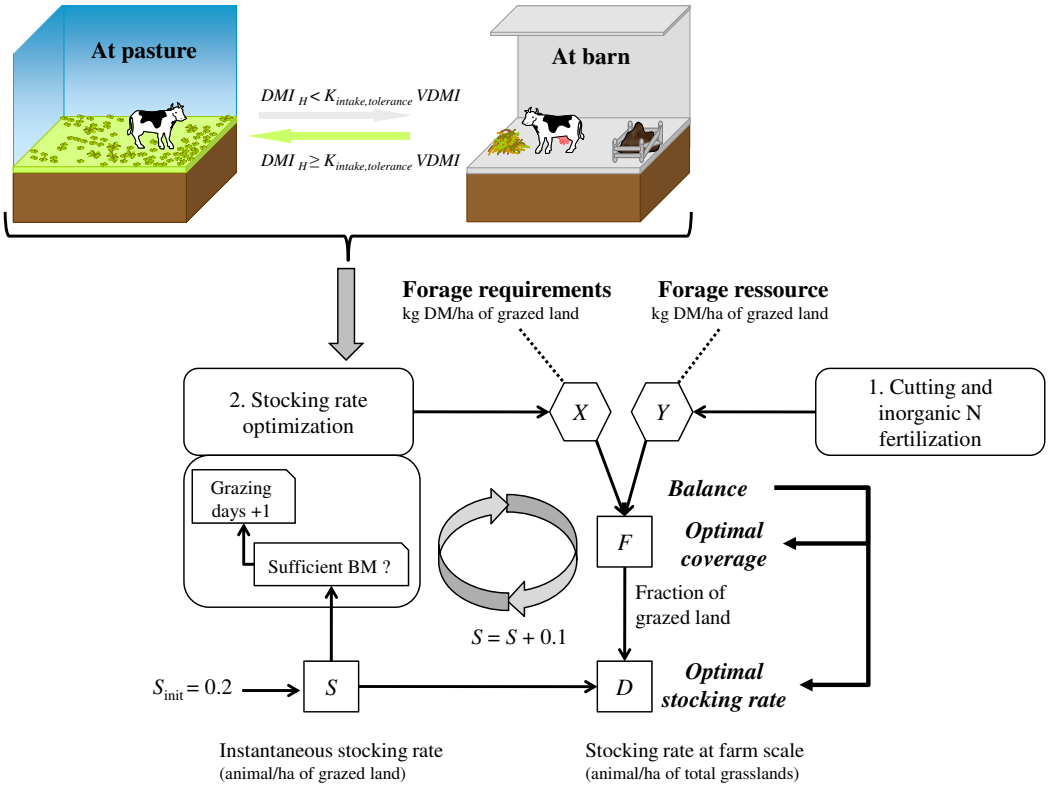


Fig. 1. Procedure used in PaSim to optimize stocking rates and fractional coverage of cut and grazed grasslands.

When mowing is simulated, cutting events are function of plant growth and occur every 30 or more days: after 30 days of regrowth, a new cut is triggered whenever plant growth rate declines during 10 consecutive days.

When grazing is simulated, it starts when herbage dry matter intake (DMI_H) is above a fixed fraction of the potential intake ($VDMI$), which reflects herbage biomass availability. This fraction ($K_{intake,tolerance}$) is assumed to depend upon farmer's attitude to animal herbage deprivation and is therefore a parameter of the model. When DMI_H drops below "$K_{intake,tolerance}$ *x VDMI*", grazing stops and animals are considered at barn. To avoid numerical instability, grazing resumes when DMI_H becomes greater than "$K_{intake,tolerance}$ $VDMI$ + 0.1" and after a minimum 15-day delay between two consecutive periods. In so doing, the procedure gives the number of days animals are at pasture (N_P) and consequently at barn (N_B).

Contrary to Vuichard et al. (2007b), who used a two-step procedure (with, first, soil N saturation, and then N fertilization limitation), mineral N fertilization is optimized during mowing and grazing by the procedure described in section 2.1.2.1.

2.1.2.3. Automatic supplementation procedure

To simulate supplementation requirements of ruminants at grazing, we developed a new module that optimizes supplementation for both suckler and dairy cows. In this procedure, we assumed that suckler cows can be supplemented with a single roughage and dairy cows with a single concentrate, and that animals tend to prefer supplements. Moreover, animal processes, including intake and energy requirements, are simulated for the average animal of the herd. All equations, namely for the calculation of substitution rates, are based on Faverdin et al. (2007).

With dairy and suckler cows, the model calculates the herbage intake without supplementation (DMI_H). Supplementation occurs when DMI_H drops below a fraction ($K_{intake,tolerance}$) of voluntary dry matter intake (*VDMI*) and when energy from ingested herbage is not sufficient to fulfill cow energy requirements (*NER*). With dairy systems, cows are only supplemented during the lactation period (i.e. they are not supplemented if dried), (ii) if the concentrate energy content is greater than that of herbage and (iii) whenever actual milk production is below 10 kg per animal and per day. When accounting for substitution of herbage by supplement, the supplement amount (Q_i) is calculated as the ratio of energy need to the energy content of supplement, through the calculation of the corresponding substitution rate (SH_i). Hence:

$$Q_i = \frac{NER - DMI_H NEL_H}{NEL_i - S_{Hi} NEL_H} \quad (9)$$

where:

i, the type of supplement used (forage or concentrate),

NER, total cow energy requirements for maintenance and production (MJ),

DMI_H, herbage dry matter intake without supplementation (kg DM animal^{-1}),

NEL_H and NEL_i, energy contents of ingested herbage and supplement, respectively (MJ kg^{-1}),

SH_i, substitution rate of ingested herbage by supplement (dimensionless).

With dairy and suckler cows, substitution rates are calculated according to Faverdin et al. (2007), assuming that substitution equations can be used for both types of production (beef

and milk). With suckler cows, the substitution rate of herbage by forage (S_{Hf}) depends on herbage and forage ingestibility and on herbage allowance:

$$S_{Hf} = \frac{DMI_H \; FV_H}{IC}\left(2.2 - 1.2\frac{FV_H}{FV_f}\right) \quad (10)$$

where:

IC, the cow intake capacity (CFU for cattle fill unit in the French forage unit system),

FV_H and FV_f, fill values of ingested herbage and forage, respectively (CFU kg $^{-1}$).

With dairy cows, the substitution rate of ingested herbage by concentrate (SH_C) is calculated according to the amount of ingested concentrate (Q_C), the energetic density of herbage (ED_H), the herbage allowance and the potential milk production of dairy cows (MP_{pot}).

$$S_{HC} = \min\left(S_{HC1}; S_{HC2}\right) \quad (11)$$

$$\text{with } S_{HC1} = 0.8 + 0.01\, Q_C \quad (12)$$

$$\text{and } S_{HC2} = 0.11 + 0.02\, Q_C - 1.13\left(ED_H\right)^2 + A\,\frac{DMI_H\, FV_H}{IC} \quad (13)$$

$$\text{where: } A = \left(0.0004\, MP^2{}_{Pot}\right) + \left(2.39\, ED^2{}_H\right) - \left(0.0452\, MP_{Pot}\; ED_H\right) \quad (14)$$

$$\text{and } ED_H = \frac{NEL_H}{FV_H} \quad (15)$$

where:

S_{HC1} and S_{HC2}, substitution rates of herbage by concentrate (-),

ED_H, energetic density of herbage (MJ CFU^{-1}),

FV_H, herbage fill value (CFU kg^{-1}),

IC, cow intake capacity (CFU),

MP_{pot}, potential milk production (kg animal^{-1} d^{-1})

The following procedure (Fig. 2) needs to be initialized for Q_C. Then, the model calculates Q_C iteratively until satisfying cow net energy requirements. The procedure allows for checking that Q_f does not exceed the cow intake capacity (IC). To avoid animals can be fully supplemented with forage or concentrate when herbage availability is very small and/or quality is very poor, a maximum amount of Q_i ($Q_{i,max}$) is set by the model user.

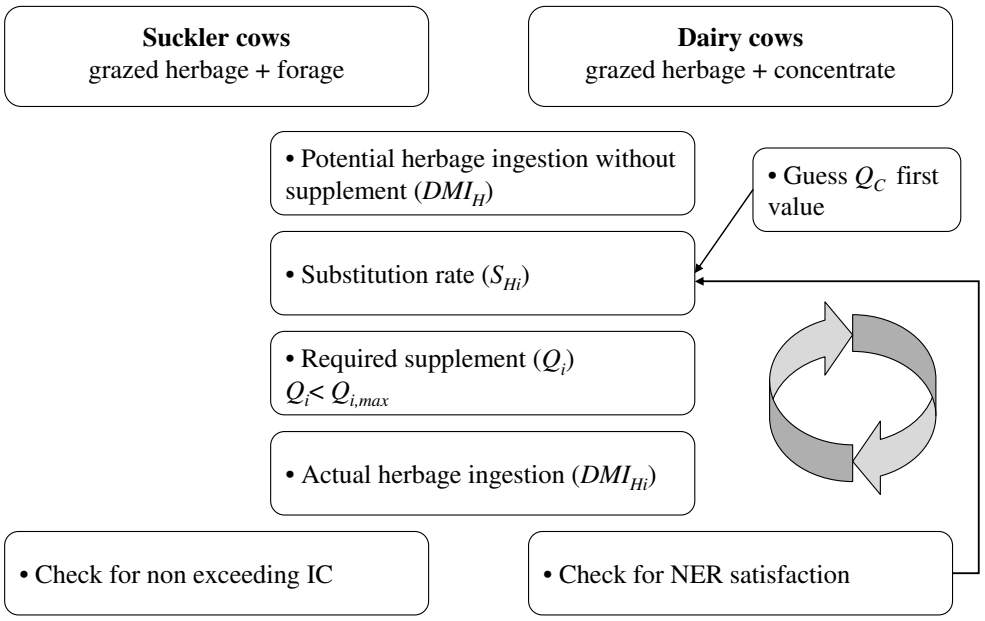


Fig. 2. Auto-supplementation procedure used in PaSim to supplement animals with either forage or concentrate for, respectively, suckling and dairy livestock systems. See text for symbols and explanations.

Finally, the model calculates the herbage dry matter intake (DMI_H) by correcting herbage dry matter intake without supplement by the quantity of ingested supplement (Q_i) via the corresponding substitution rate (S_{Hi}):

$$DMI_H = DMI_H - S_{Hi}\ Q_i \qquad (16)$$

2.2. Sites and livestock systems

Two French sites, Rennes (48° 06' North, 01° 42' West, 35 m a.s.l.) and Theix (45° 43' North, 03° 01' East, 890 m a.s.l.), were chosen to illustrate possible adaptations to future climate changes. Each site is representative of a major French livestock production region, i.e. Brittany (North-western France) for dairy systems and Auvergne (central France) for suckling systems. In order to mimic field grazing conditions, the following assumptions were made: dairy cows grazed a sown mixture of *Lolium perenne* L. and *Trifolium repens* L., while suckling cows grazed a permanent grassland of upland central France.

At these two sites, future climate change projections were derived from the climate model ARPEGE (*Action de Recherche Petite Échelle / Grande Échelle*, http://www.cnrm.meteo.fr/gmgec/arpege/arpege.html), originally described by Déqué et al. (1994) and developed in cooperation by Météo-France, National Meteorological Research Centre (Toulouse, France) and the European Centre for Medium-Range Weather Forecasts (Reading, United Kingdom). The choice of climate models and emission scenarios affects

model projections, thus it is desirable to use ensemble projections based on different models and scenarios. On the other hand, it is important to select climate models that are accurate, as their accuracy can vary in a given region. ARPEGE includes an atmospheric general circulation model (GCM), which is meant by the French climate modelling community to be used for studying the anthropogenic climate impact. Version 4 (Gibelin and Déqué, 2003) has a grid resolution of ~ 50 km for France and an area extending over Mediterranean Europe and Northern Africa. A regionalization technique was applied for dynamic downscaling based on quantile variable correction (Déqué et al., 2007). ARPEGE projections used the Special Report on Emissions Scenarios (SRES) A2 storyline scenario to represent high emissions of GHGs in a very heterogeneous world with continuously increasing global population and regionally oriented economic growth (Nakićenović, 2000).

Simulations were performed with deep (1.40 m depth) and shallow soils (0.80 m depth; see Graux et al., 2010a for a full description). In the following simulations, soil organic matter was initialized at equilibrium with climate and management conditions in the 1950s.

2.2.1. Optimal supplementation under climate changes

Pasture-based livestock systems were defined for the two areas of interest (i.e. Brittany and Auvergne) based on both expert knowledge and descriptions of French systems as described in the literature (Normand, 2006; Agabriel and D'hour, 2007; Brocard et al., 2008; Agreste, 2010a, b). A full description is given in Tab. 1.

Production	Station	Calving	MP_{pot}	PP	Turnout to pasture				SR	Turnout to barn
			(kg ani^{-1} d^{-1})	(%)	date	LW (kg)	BCS (-)	age (months)	(LSU.ha-1)	
Dairy	Rennes	15-Feb 1-Oct	33	25	20-Jan	620	3	40	2	20-Dec
Suckling	Theix	1-Feb 15-Sep	8	22	1-Apr	710	2.5	40	1	30-Nov

Tab. 1. Description of the simulated pasture-based livestock systems to optimize supplementation in response to climate changes. Description includes the calving dates, the average potential milk production (MP_{pot}), the proportion of primiparous (PP) cows in the herd, the date of turnout to pasture and the associated initialization of animal characteristics including liveweight (LW) and body condition score (BCS), the instantaneous stocking rate (SR) and the date of turnout to barn.

For each kind of production, spring and winter calving systems were simulated, assuming a constant instantaneous stocking rate of 1 or 2 LSU ha^{-1} for suckling and dairy livestock systems, respectively, and a maximum amount of supplement that may be supplied to the animals of 5 kg LSU^{-1} d^{-1}. Dairy cows grazed from January, 20 to December, 20 and suckler

cows from April, 1st to November, 30. Supplementation was triggered when $K_{intake,tolerance}$ dropped below 0.7. Grasslands were assumed to receive 100 kg N ha^{-1} yr^{-1} as ammonium nitrate applied in three splits.

To account for the variety of existing forages and concentrates, we simulated supplementation optimization for three types of forage defined according to their energetic density (ED_f) and three types of concentrate differing for their energy value (NEL_C) (Tab. 2).

Production	Supplement				
	Type	Quality	Poor	Good	Excellent
Dairy	Concentrate	NEL_C (UFL)	0.65	1.22	1.8
Suckling	Forage	ED_f (UFL/CFU)	0.55	0.75	0.95

Tab. 2. Description of supplements provided to animals, including concentrate net energy content (NEL_C) and forage energetic density (ED_f). NEL_C is expressed in UFL (Unité Fourrage Lait), i.e. the net energy content of 1 kg barley for milk production, according to the French forage unit system defined in INRA feed tables (2007). CFU means cattle fill unit, i.e. the standard voluntary dry matter intake of reference herbage.

In these simulations, agricultural practices remained fixed, except for supplementation, and optimized farming practices under climate change were compared to the corresponding optimized management under control climate (current conditions represented by the period 1970-1999). Supplementation was triggered for a $K_{intake,tolerance} = 0.7$

2.2.2. Fractional coverage of cutting and grazing and optimal stocking rates

In these simulations, the livestock systems previously described were assumed to be entirely pasture-based (no supplementation at pasture) and self-sufficient in terms of animal feed production (no forage and concentrate bought for animals at barn). Runs were performed to optimize the fractional coverage of cutting and grazing and the associated stocking rates for each year of the studied 150-yr-climatic series, including a control climate and the regional projection of the SRES A2 storyline. Contrary to section 2.2.1, management (including N fertilization, cutting and grazing) was optimized by the model as described in section 2.1.2.1 and 2.1.2.2. N fertilization was optimized to meet 80% of the plant's requirements. Animal turnout to grass occurred for $K_{intake,tolerance} = 0.7$.

To assess in what extent adaptations of livestock systems can alleviate negative effects of climate change and can even improve their production, we compared simulations with flexible systems (optimized stocking rate and coverage of pastures) and rigid systems (constant management i.e. no adaptation). The constant management was defined from the

average optimized management performed on the first 10 years of the SRES A2 climate scenario.

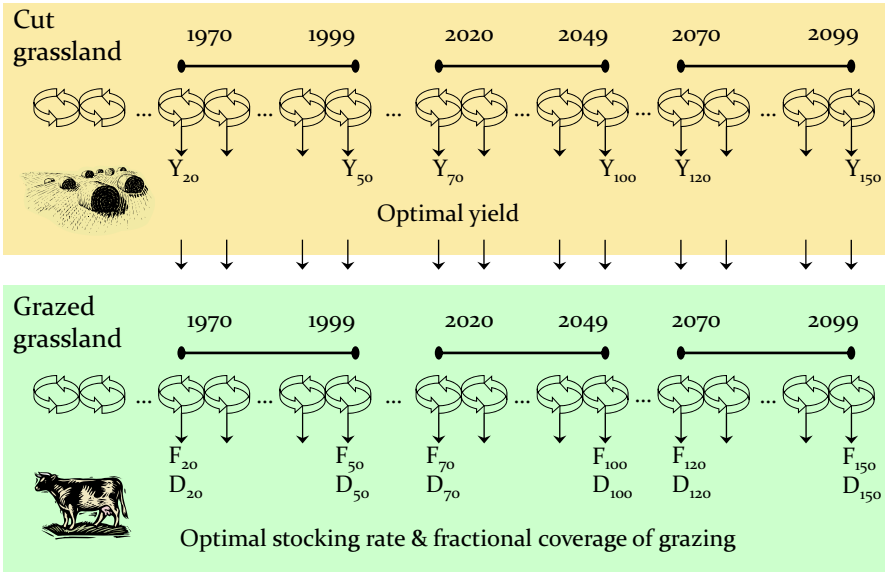


Fig. 3. Optimizations were performed for each year of the 150-yr-time climate scenario. Stocking rate (*D*) and fractional coverage of grazing (*F*) were optimized by accounting for the dry matter yield of mown grasslands (*Y*) in the corresponding year. Transient optimizations were allowed by the creation of a restart file at the end of each optimization in order to launch the next optimization cycle from the same soil and vegetation conditions.

At Theix, cut meadows were harvested six times each year from mid-May to the beginning of December and received on average 155 kg N ha^{-1} yr^{-1} (in seven splits). Suckler cows and calves grazed from April to the end of July or August and then in October and/or November at instantaneous stocking rate of ~ 1 LSU ha^{-1}.

At Rennes, mown grasslands were cut four to five times from mid-April to the beginning of November and received about 105 kg N ha^{-1} yr^{-1} (in nine to ten splits). Dairy cows grazed a few days in February, and then from mid-March to the beginning of July or September.

2.3. Analysis of simulated outputs

Using the R-project for statistical computing (version 2.11.0, http://www.r-project.org), a combined statistical analysis was performed by analyses of variance in different forms and cumulative probability distributions of the output variables with and without adaptation (optimized management vs. constant management) of livestock systems.

2.3.1. Variance analysis

Univariate analysis of variance (ANOVA) was used to assess the effect of climate change, calving period and the interaction between them on the following model outputs from

automatic supplementation: herbage production and digestibility, grazing length, annual herbage intake (DMI_H), annual and seasonal supplement intake at pasture (DMI_f or DMI_C), the proportion of days at pasture with supplementation, beginning and end of supplementation, as well as animal performance and enteric methane at pasture. Departure from homogeneous variances was assessed with the Levene test. When the homoscedasticity hypothesis was met, conventional two-way ANOVA was applied to investigate the effect of climate change, calving period and the interaction between them. Fisher's Least Significant Difference (LSD) was performed for *post-hoc* comparisons of means. To assess the effect of climate change, one-factor conventional and Kruskal-Wallis analyses of variance (Kruskal and Wallis, 1952) were also run. Kruskal-Wallis nonparametric statistical test is robust to departures from nonhomogeneity of variances and is assumed to be more reliable than conventional analysis of variance under such conditions. When the homoscedasticity hypothesis was not met and conventional one-way ANOVA and the non-parametric approach proved equally reliable, the conventional parametric approach was applied in the fully crossed two-way ANOVA. Otherwise, nonparametric results for the climate change effect were complemented with a two-sample Student's t-test to determine if a statistical difference exists between the two calving periods, using Satterthwaite's approximation to the degrees of freedom in case of unequal variances (Satterthwaite, 1946). The complement of parametric and non-parametric statistics corresponds to approaches drawn from the applied statistics literature (e.g., Bellocchi et al., 2010; Folloni et al., 2010).

2.3.2. Cumulative probability distributions

In case of automatic management of stocking rates and grazed pasture coverage simulations, non-parametric and distribution free Kolmogorov-Smirnov (K-S) tests (Smirnov, 1939) were carried out for pairwise comparisons between cumulative probability distributions of output variables relative to adaptation (optimized management) and non adaptation (constant management) of livestock systems (using samples of 30 years). The analysed variables included the optimum forage yield (Y) from cut meadows, the grazing length, the fraction of grazed surfaces (F), the average stocking rate per ha of total land (D), the attributed net GHG balance (*Att-NGHG*), the annual nitrogen fertilisation at farm scale, as well as nitrate leaching and animal performance (i.e. suckler calf and cow liveweight gains (ΔLW_{calf} and ΔW_{cow}), suckler and dairy cow body conditions scores (BCS_{cow}) and the dairy milk production (MP_{cow})). For the latter, we assumed that average animal performance at grazing were representative of the whole year.

2.3.3. Calculation of the attributed greenhouse gas balance

As stocking rate and fractional coverage were optimized at farm scale, the assessment of the associated GHG balance requires to account for (i) the off-site CO_2, CH_4 and N_2O emissions resulting directly from the digestion by cattle of the forage harvests, (ii) the contribution to CH_4 and N_2O by farm effluents and (iii) the manure and slurry applications which add organic C to the soil (not the case in the present study). In this way, we calculated an attributed net GHG balance (*Att-NGHG*) after Soussana et al. (2010) with the following equation:

$$\begin{aligned} Att\text{-}NGHG = & -(Att\text{-}NCS + F_{CH_4 @ field}) + k_{CH_4}(F_{CH_4 @ field} + F_{CH_4 @ barn} + F_{CH_4,manure}) \\ & + k_{N_2O}(F_{N_2O @ field} + F_{N_2O,manure}) \end{aligned} \quad (17)$$

where:

Att-NCS, the attributed net C storage (kg C m^{-2} yr^{-1})

$F_{CH4@field}$ and $F_{CH4@barn}$, enteric CH_4 emissions at field and at barn, respectively (kg C m^{-2} yr^{-1})

$F_{N2O@field}$, N_2O emissions at field (kg N m^{-2} yr^{-1})

k_{CH4} and k_{N2O}, the global warming potentials of, respectively, CH_4 and N_2O at the 100-years time horizon (IPCC, 2007); k_{N2O}=127.7 as 1 *kg* N_2O-*N*=127.7 *kg* CO_2-*C* and k_{CH4}=9.1 as 1 *kg* CH_4-*C*=9.1 *kg* CO_2-*C*)

$F_{CH4,manure}$, CH_4 emissions from farm effluents (kg C m^{-2} yr^{-1})

$F_{N2O,manure}$, respectively, N_2O emissions from farm effluents (kg N m^{-2} yr^{-1})

A negative *Att-NGHG* indicates a net sink of greenhouse gases in the atmosphere in C-CO_2 equivalents and conversely. PaSim model outputs were used for assessing C fluxes relative to field. The calculation of C fluxes at barn is detailed hereafter.

Enteric CH_4 emissions at barn were calculated by assuming that 4% of the ingested C ($F_{harvest}$) is lost through enteric methane emissions:

$$F_{CH_4 @ barn} = 0.04\ F_{harvest} \quad (18)$$

The attributed net C storage (*Att-NCS*) was calculated as the sum of net C storage at field ($NCS_{@field}$) and at barn ($NCS_{@barn}$). $NCS_{@barn}$ is calculated as the C derived from cut herbage manure that is not returned to the grassland, taking into account CH_4 emissions from manure management.

$$\begin{aligned} Att\text{-}NCS &= NCS_{@ field} + NCS_{@ barn} \\ &= NCS_{@ field} + f_{humif}((1 - f_{digest})F_{harvest} - F_{fert}) - F_{CH_4,manure} \end{aligned} \quad (19)$$

where:

f_{humif}, the fraction of non-labile C in manure; f_{humif} = 0.35 (Soussana et al., 2004)

f_{digest}, the fraction of ingested C that is digestible; f_{digest} = 0.65

$F_{harvest}$, the C from harvested herbage (kg C m^{-2} yr^{-1})

F_{Fert}, C from organic fertilization (kg C m^{-2} yr^{-1})

CH_4 emissions from farm effluents were calculated by assuming that dry matter contains 40% of C and by using IPCC Tier 2 method (2006) :

$$F_{CH_4,manure} = 0.5025\, VS.\, B_o.\, MCF = 0.5025\,(1 - f_{digest})\frac{F_{harvest}}{0.4}.\, B_o.\, MCF \qquad (20)$$

where:

0.5025, conversion factor of m^3 CH_4 to kg C

VS, daily volatile solid excretion rate (kg DM ani^{-1} d^{-1})

B_o, maximum CH_4 producing capacity of manure (m^3 CH_4 kg^{-1} of VS excreted); B_o = 0.24 for dairy cattle and B_o = 0.18 for suckler cattle in Western Europe (IPCC, 2006)

MCF, system-specific CH_4 conversion factor that reflects the portion of B_o that is achieved according to the manner in which the manure is managed and the climate; MCF = 0.02 for manure managed as dry material (solid storage) in cold climates (IPCC, 2006)

N_2O emissions from farm effluents were also calculated from IPCC Tier 2 method (2006) as followed and by assuming that either 20% or 7% of ingested N is retained by, respectively, dairy and suckler cattle, and assuming a manure C/N ratio of 9:

$$F_{N_2O,manure} = \frac{(1 - f_{digest})F_{harvest}}{C/N_{manure}} EF_{N_2O}(1 - f_{N,retained}) \qquad (21)$$

where:

$EF_{N2O,}$ emission factor for N_2O emissions from manure management (kg N_2O-N (kg N excreted)$^{-1}$); EF_{N2O}= 0.005 in case of solid storage of manure (IPCC, 2006)

C/N_{manure}, manure C/N ratio (kg C kg N^{-1}); C/N_{manure} = 9

$f_{N,retained}$, fraction of N in feed intake that is retained by animals (-); $f_{N,retained}$ = 0.2 for dairy cattle and $f_{N,retained}$ = 0.07 for suckler cattle

3. Results

3.1. Current and future temperature and rainfall variability at studied sites

Median air temperature and yearly rainfall reach, respectively, 8 °C and 730 mm at Theix. Regional projections of climate change for the SRES A2 scenario show gradual warming by +1.2 and +3.3 °C in near and far future, respectively, with an initial increase in rainfall (+85 mm) followed by a decline (-150 mm yr^{-1}) in far future (Fig. 4).

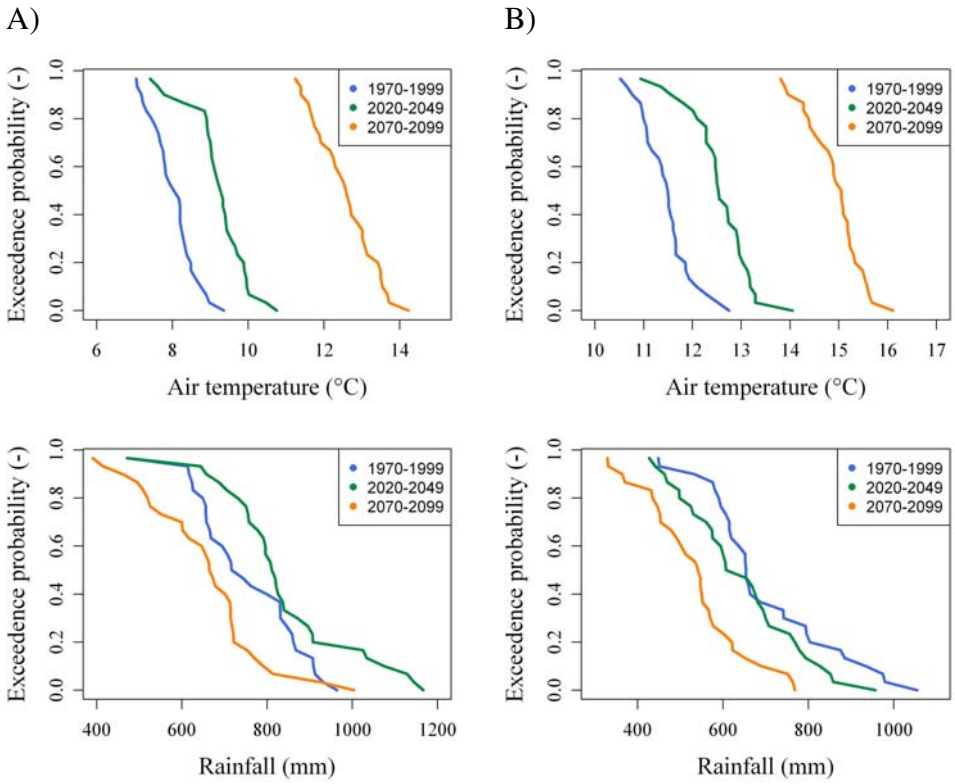


Fig. 4. Exceedence probability distribution functions of current and future average annual rainfall and air temperature at two contrasting French sites: A) Theix (sub-humid to humid) and B) Rennes (semi-arid to sub-humid).

Projected changes in temperature indicate heat waves above seasonal means up to of +14 °C (against 9.5 °C registered with climate baseline). Droughts are also projected in far future since the probability to exceed the current annual rainfall median (730 mm) drops down to 18% in far future.

In the same way at Rennes, compared to current medians (11.5 °C and 650 mm) future changes indicate both warming (by +1.0 and +2.5 °C in near and far future, respectively) and drying (-25 then -90 mm yr^{-1}, respectively). 16 °C heat waves (compared 13 °C for the

reference) are expected as well as severe droughts, since the probability to reach the current median rainfall drops down to 16% in far future.

These changes lead to the appearance of thermal stress for cattle in far future, with 9 and 2 days of thermal stress reducing animal intake at Theix and Rennes sites, respectively (data not shown).

3.2. Optimal supplementation under climate change

As the two studied soils give similar responses, overall results are presented hereafter in a general way, with details by soil depth provided only when significant differences arose.

3.2.1. Suckling systems

At Theix, annual herbage intake was not projected to be significantly (p>0.05) affected by climate change (Fig. 5 C). Indeed, suckler cows and calves benefit by significant (p<0.01) herbage production increase in both near and far futures (Fig. 5 A) with no significant change (p>0.05) in herbage digestibility (data not shown). Also, grazing length was not significantly (p>0.05) altered by climate change, animals remaining at pasture during the whole prescribed grazing period (i.e 240 d yr^{-1}, Fig. 5 B). Both under current and future climate conditions, herbage production and quality often adequate compared to cow and calf energy requirements for maintenance and growth, since forage supplementation to animals at pasture remained low and was even significantly (p<0.01) reduced by 85 and 72 % in near and far future, respectively (Fig. 5 D).

Supplementation increases however in summer (p<0.05 to p<0.001, Fig. 5 E), while decreasing in autumn (p<0.05 to p<0.01), and being similar in spring (animals were at barn during winter). Moreover, the fraction of days at pasture with supplementation dropped from 6% down to 2% in the future (this trend being significant (p<0.05) for deep soils only, Fig. 5 F). In addition, although the starting date for forage supply is not projected to change, forage supply would end two months earlier (p<0.01) in near future (data not shown). Mean calf growth (ca. 850 g LW ani^{-1} d^{-1}) is not projected to be significantly altered by climate change at the Theix site.

Differences in calf growth at pasture due to calving period are however expected to be enhanced (p<0.01) in the future. Cow liveweight gain was expected to be significantly enhanced (p<0.01) for spring-calving systems and, conversely, reduced for autumn-calving systems, without weight losses, however.

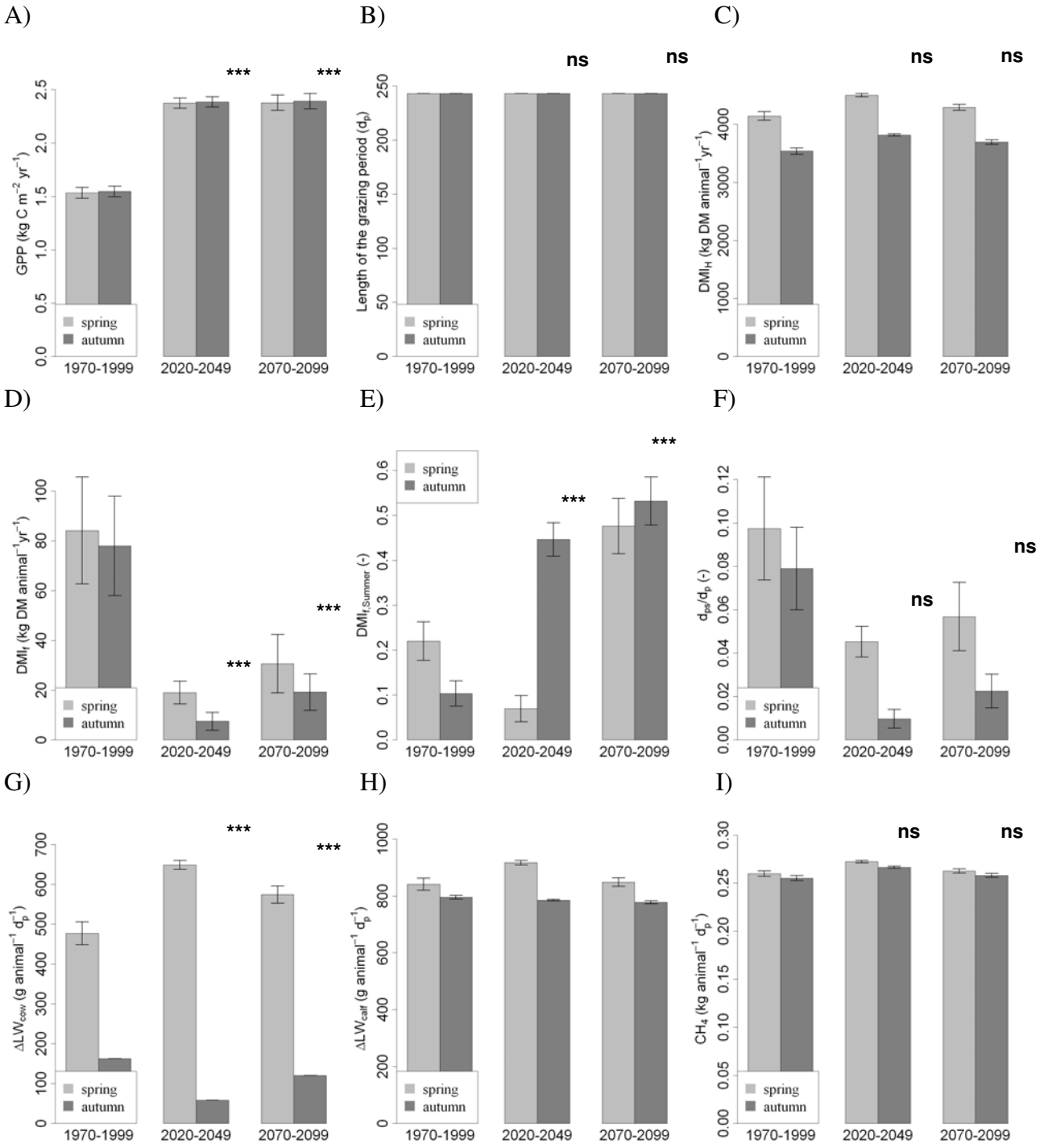


Fig. 5. Illustrative results for spring and autumn-calving-suckling-systems at Theix, with animals supplemented at pasture with "good" forages and grazing permanent grasslands established on shallow soils: A) Annual gross primary productivity (*GPP*, kg C m^{-2} yr^{-1}), B) Length of the grazing period (d_p), Annual C) herbage (DMI_H, kg DM animal^{-1} yr^{-1}) and D) forage intake (DMI_f, kg DM animal^{-1} yr^{-1}), E) Summer part in annual supplementation ($DMI_{f,summer}$, dimensionless), F) Proportion of days with supplementation at pasture (d_{ps}/d_p , dimensionless), G) Cow and H) calf liveweight gains (ΔLW_{cow} and ΔLW_{calf}, g animal^{-1} d_P^{-1}) and I) Enteric CH_4 emissions at pasture (CH_4, kg animal^{-1} d_p^{-1}). With d_p: days at pasture and d_{ps}: days at pasture with supplementation of animals. Standard errors of projections within a 30-year-time horizon are shown as vertical bars. Significance of climate change effect from univariate analysis of variance is reported on diagrams, when interaction between calving period and climate change was not found significant.

Similar trends were observed between the different forages supplied to animals. Reasonably, forage supply was observed to decrease with a better forage energetic density. This was not apparent with "poor" forages that were not sufficient enough to cover cow energy requirements in complement of ingested herbage, and whose supply was therefore often limited to the maximum quantity of forage ($Q_{f,max}$) allowed for supplementation.

3.2.2. Dairy systems

At Rennes, grazing length was expected to be significantly reduced ($p<0.01$ to $p<0.001$) under climate change by on average, 4 and 14% in near and far future, respectively (Fig. 6 B). Such declines may be explained by driest conditions in summer that significantly ($p<0.001$) reduce herbage production, beyond the minimum threshold for animal intake calculation by the model (see Graux et al., 2010b). Annual herbage intake by dairy cows was also projected to decrease significantly ($p<0.001$) under climate change by 6 and 21% in near and far future (Fig. 6 C), respectively, although annual herbage production and quality were not projected to be significantly altered ($p>0.05$) by climate change.

Annual concentrate supplementation at pasture was not projected to be significantly ($p>0.05$) modified by climate change (Fig. 6 D). Nevertheless, with autumn-calving systems, daily concentrate amounts supplied to animals at grazing were observed to increase significantly ($p<0.001$) in the future (data not shown). Whatever the considered horizon-time, supplementation was observed to concentrate, in autumn and in spring, with, respectively, autumn and spring-calving systems (data not shown). No significant change ($p>0.05$) of the fraction of summer supplementation (~ 25%) was observed under climate change (Fig. 6 E), whereas the expected grazing length became shorter. The fraction of days with supplementation at pasture was also observed to increase with autumn-calving systems only (Fig. 6 F).

Contrary to autumn-calving systems which annual milk production (*MP*) remained stable, *MP* of spring-calving systems was found to decrease by 8 and 25% on average in near and far future, respectively (Fig. 6 G). Annual herbage and concentrate intake, as well as annual milk production were significantly greater ($p<0.05$) with spring than autumn-calving systems. The calving date effect on the proportion of days with supplementation at pasture, on daily milk production and cow body condition, as well as on daily enteric methane emissions, was found to decrease significantly ($p<0.001$) with climate change.

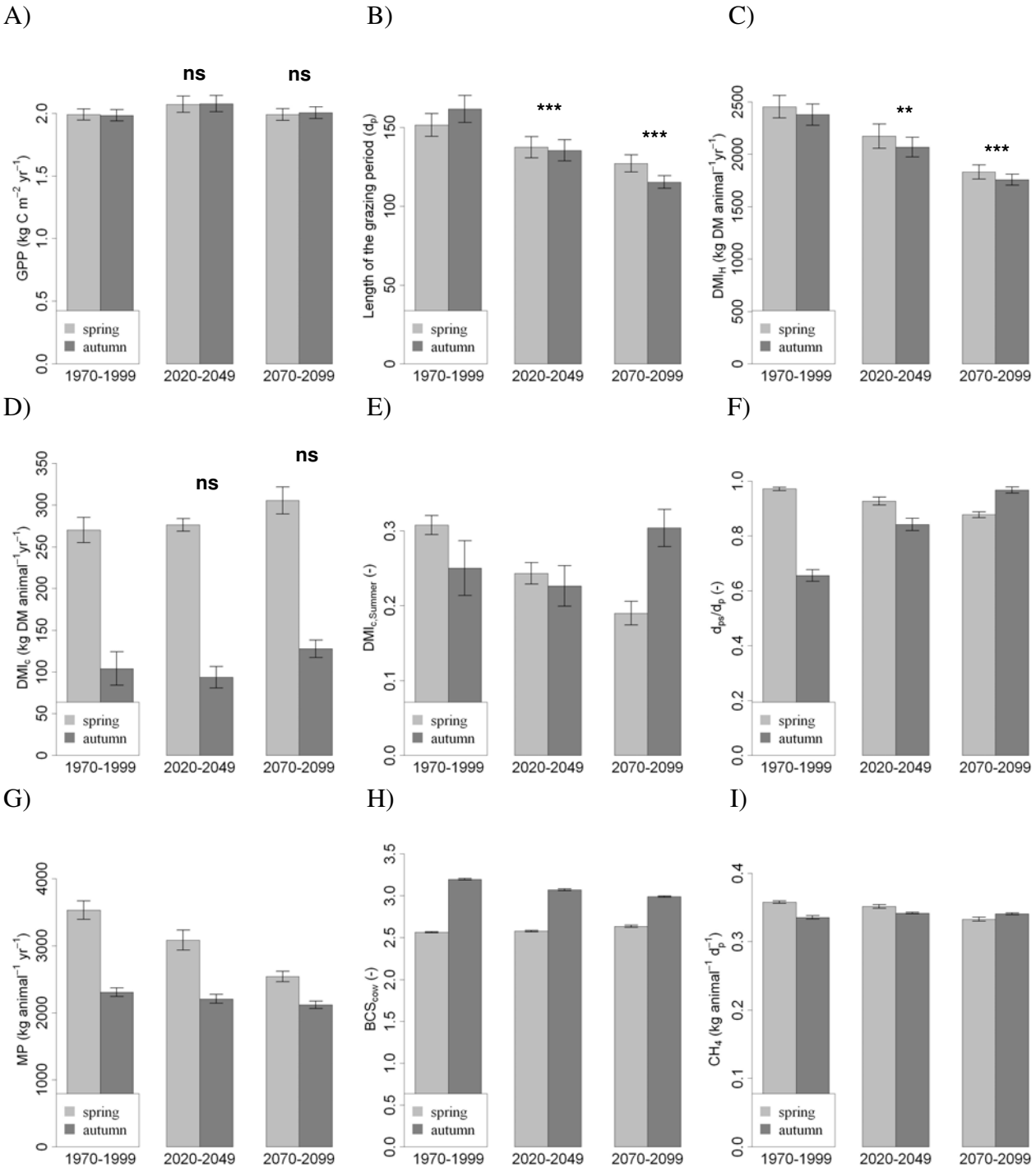


Fig. 6. Illustrative results of French dairy systems at Rennes, with animals supplemented at pasture with "good" concentrates and grazing sown mixtures of *Lolium perenne* L. and *Trifolium repens* L., established on shallow soils: A) Annual gross primary productivity (GPP, kg C m^{-2} yr^{-1}), B) Length of the grazing period (d_p), Annual C) herbage (DMI_H, kg DM $animal^{-1}$ yr^{-1}) and D) concentrate intake (DMI_C, kg DM $animal^{-1}$ yr^{-1}), E) Summer part in annual supplementation ($DMI_{C,summer}$, dimensionless), F) Proportion of days with supplementation at pasture (d_{ps}/d_p , dimensionless), G) Cow milk production (MP, kg $animal^{-1}$ yr^{-1}), H) body condition score (BCS_{cow}, dimensionless) and I) Enteric CH_4 emissions at pasture (CH_4, kg $animal^{-1}$ d_p^{-1}). With d_p: days at pasture and d_{ps}: days at pasture with supplementation of animals. Significance of climate change effect from univariate analysis of variance is reported on diagrams, when interaction between calving period and climate change was not found significant.

Cow body condition was not significantly affected (p>0.05), with average scores close to 3. Also, enteric CH_4 emissions were not significantly (p>0.05) altered by climatic changes (with average values close to 0.25 kg C-CH_4 ani^{-1} d^{-1}).

The calving period was neither found to significantly affect annual herbage and forage intake at pasture, nor cow liveweight gain (p>0.05). In addition, autumn-calving cows displayed higher body condition than spring-calving cows (data not shown). However, spring-calving cows had an average growth rate of ca. 500 g ani^{-1} d^{-1} against 100 g ani^{-1} d^{-1} with autumn-calving systems, Fig. 5 G). Finally, calf liveweight gain was significantly greater (p<0.001) with spring-calving systems than with autumn-calving systems (Fig. 5 H).

Similar trends were observed between the different concentrates supplied to animals. As expected, concentrate supply was observed to decrease with a better concentrate energy content.

3.2.3. Fractional coverage of cutting and grazing and optimal stocking rates

3.2.3.1. Suckling systems

Adaptation (i.e. flexibility) of livestock systems to climate change in both the near and far future allowed for a significant increase (p<0.05) of the potential yield of cut meadows (Y) established on deeps soils (data not shown). In the case of shallow soils, Y values did not vary significantly over time.

Whatever soils, calving seasons and time horizons, the grazing length and the fraction of grazed grasslands (F) were found to significantly increase (p<0.01 to p<0.001) with adaptation (Fig. 7A and Fig. 8A). As a result, the stocking rate at system scale (D) was found to be significantly higher (p<0.001) with flexible systems in the near future and, to a lesser extent, in the far future (p<0.05) for autumn-calving systems (Fig. 9A). However the probability to met higher stocking rate values is expected to increase. For instance, with flexible systems, the probability to exceed 2 LSU ha^{-1} rose from 0% under current climate conditions to about 44 and 21% in the near and far future, respectively (against 0% with rigid systems).

With autumn-calving systems, calf liveweight gain at pasture significantly improved (p<0.001) with adaptation of about + 30% (data not shown). Nevertheless, with spring calving systems, calf growth was not expected to be significantly different (p>0.05) with or without adaptation of livestock systems. Whatever soils, calving seasons and time horizons, suckler cows were projected to have significantly (p<0.001) higher body condition with flexible than

with rigid systems. Moreover, cows were not projected to lose weight with or without adaptation of livestock systems.

Attributed net greenhouse gas emissions at farm scale (*Att-NGHG*), expressed per unit area, were projected to be significantly higher ($p<0.05$) in the near future with flexible than rigid systems. In the far future, adaptation led to significantly higher ($p<0.05$) *Att-NGHG* with systems established on deep soils, but not with shallow soils.

Yet, when expressed per unit of production, *Att-NGHG* values were not found to change significantly with adaptation of pasture-based-suckling systems (with, in the far future, the exception of autumn-calving systems established on shallow soils, whose *Att-NGHG* were found significantly higher with adapted than with non-adapted systems, $p<0.05$, Fig. 10A).

In addition, in most cases, annual nitrogen fertilization at farm scale was observed to increase significantly ($p<0.001$) of, respectively, ~ +75 kg N ha^{-1} with adaptation of livestock systems (data not shown). This augmentation has significant effect on annual nitrate leaching from shallow soils that increase of ~ +15 kg N ha^{-1} (Fig. 11A). However, in most cases, no significant evolutions of nitrogen pollution were found with deep soils.

3.2.3.2. Dairy systems

No significant difference in the potential yield of mown grasslands (*Y*) was projected with adaptation of livestock systems to climate change, with the exception of systems established on shallow soils, for which *Y* was found to be significantly lower ($p<0.01$) with flexible than with rigid systems in the far future (data not shown). Such a result can be explained by a better soil water and nitrogen resource availability in case of rigid systems under the latter conditions.

Similarly to suckling systems, the grazing length and the fraction of grazed grasslands (*F*) were found to significantly increase ($p<0.01$ to $p<0.001$) with adaptation, regardless of soil, calving season and time horizon (Fig. 7B and Fig. 8B). Nevertheless, system-wide stocking rate (*D*) was not found to change significantly with adaptation of livestock systems in the future (although a significant increase under current conditions for systems established on deep soils). However, likewise suckling systems, adaptation allowed reaching higher stocking rate values in most cases. For instance, with flexible systems, the probability to exceed a 1.7 LSU ha^{-1} rose from 0% under current climate conditions to about 16 and 5% in the near and far futures, respectively (against 0% with rigid systems).

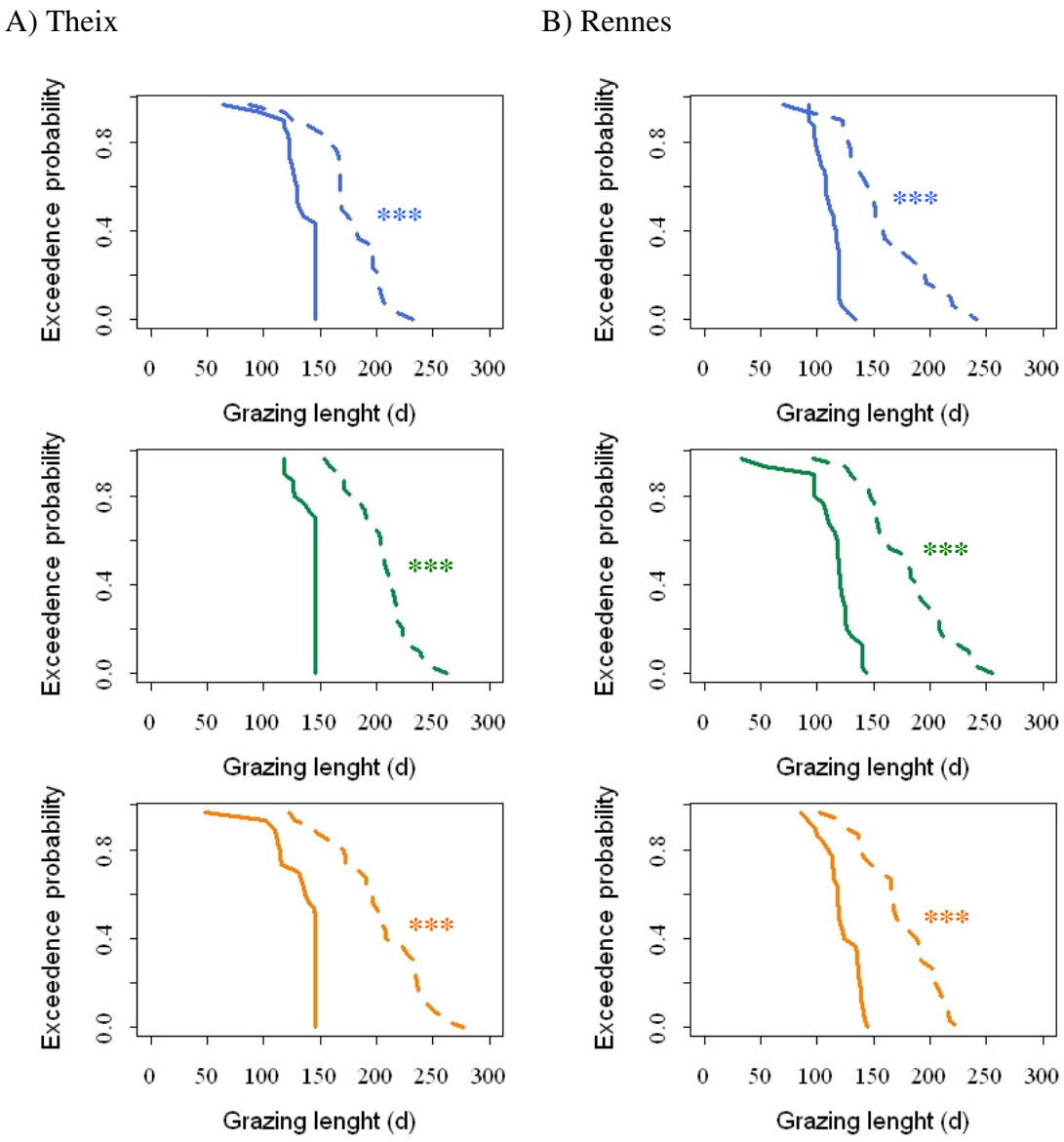


Fig. 7. Illustrative cumulative probability distributions of the grazing length, for autumn-calving systems established on shallow soils at A) Theix (suckling systems) and B) Rennes (dairy systems), respectively. Dashed and solid lines correspond to adapted and non-adapted systems, in that order. Blue, green and orange lines correspond to the near past (1970-1999), the near future (2020-2049) and the far future (2070-2099), respectively. Significance from Kolmogorov-Smirnov tests are reported on the diagram (*: p<0.001).**

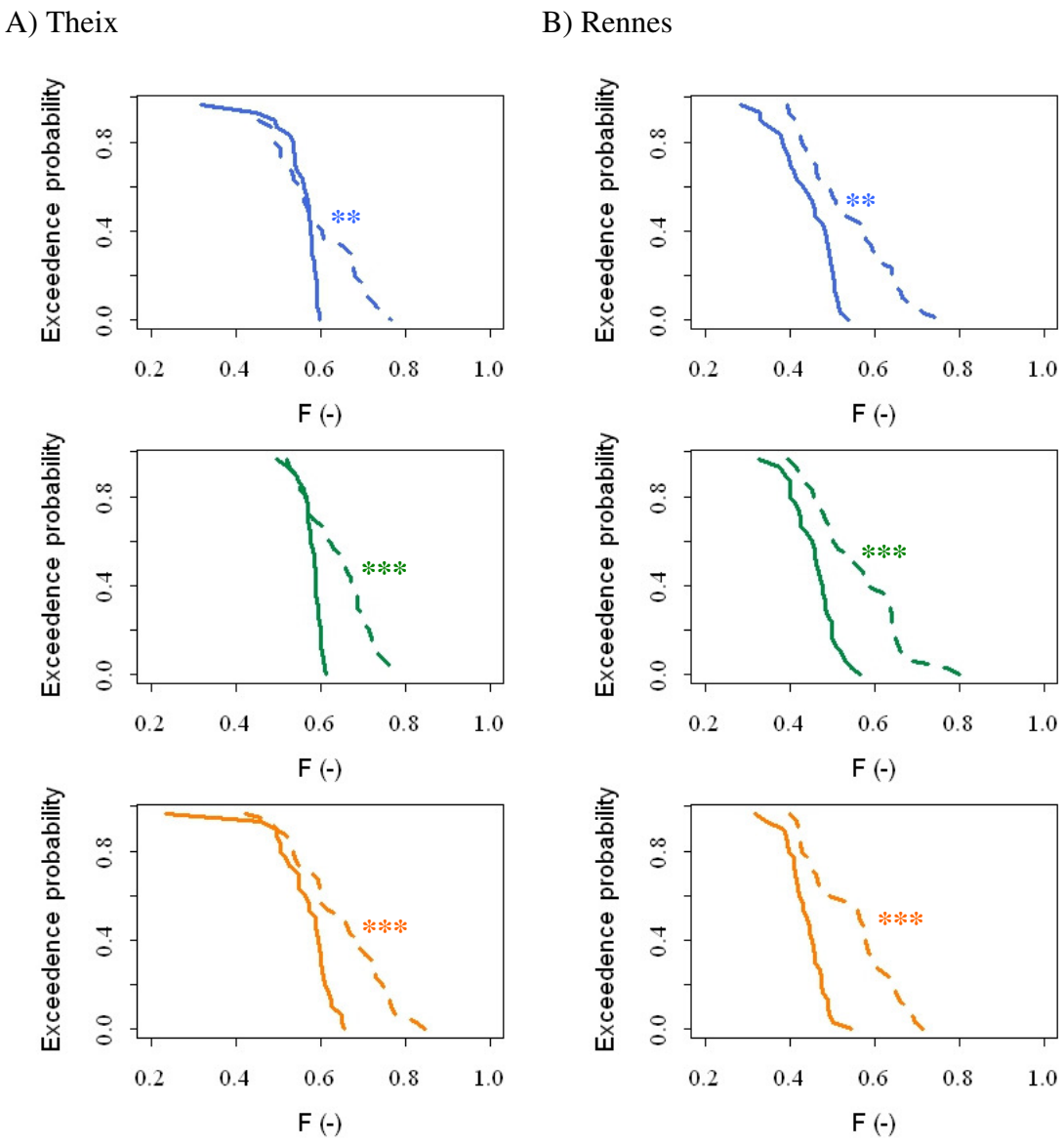


Fig. 8. Illustrative cumulative probability distributions of the fractional coverage of grazing at farm scale (*F*), for autumn-calving systems established on shallow soils at A) Theix (suckling systems) and B) Rennes (dairy systems), respectively. Dashed and solid lines correspond to adapted and non-adapted systems, in that order. Blue, green and orange lines correspond to the near past (1970-1999), the near future (2020-2049) and the far future (2070-2099), respectively. Significance from Kolmogorov-Smirnov tests are reported on the diagram (: $p<0.01$; ***: $p<0.001$).**

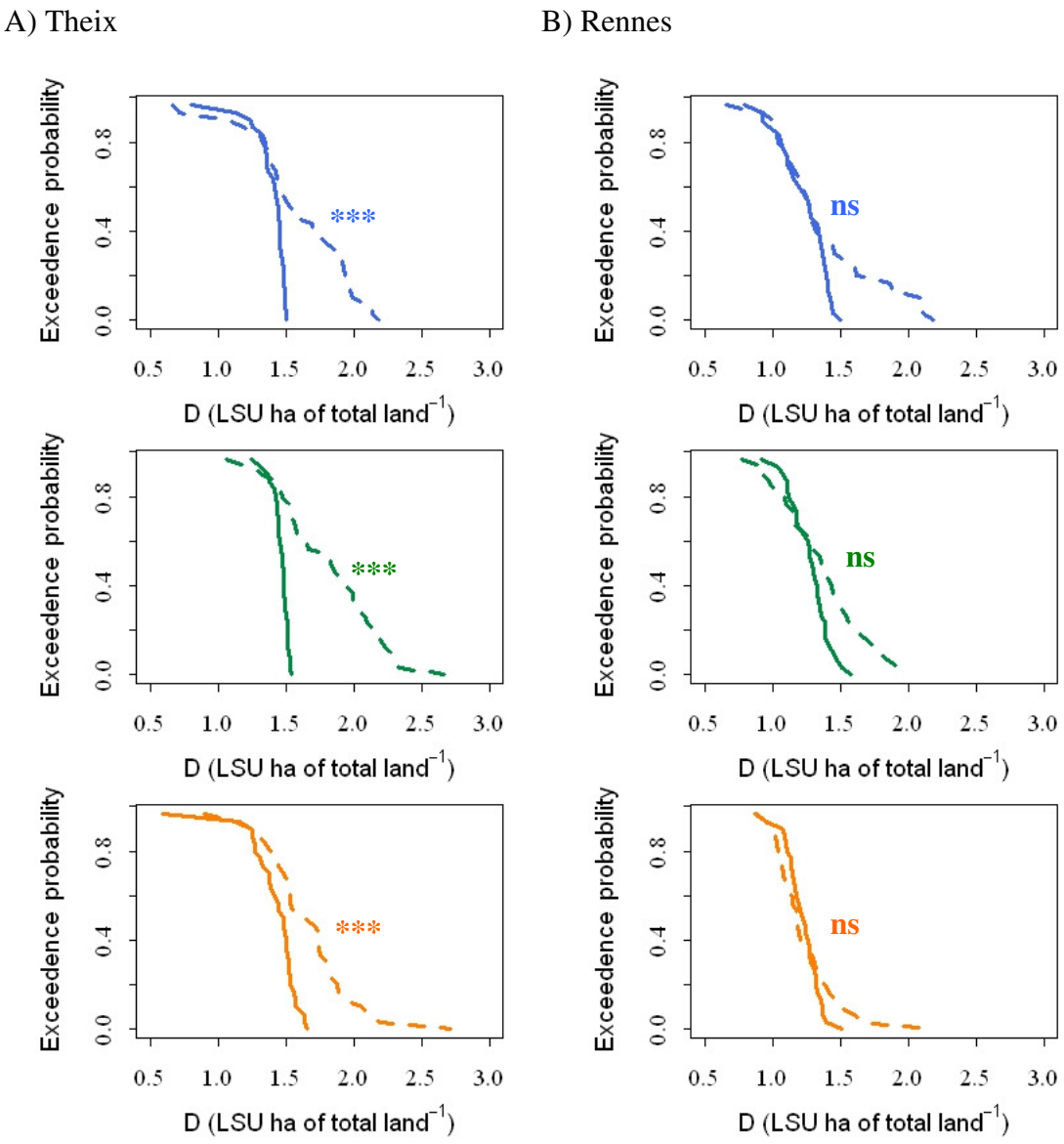


Fig. 9. Illustrative cumulative probability distributions of the average annual stocking rate at farm scale (*D*), for autumn-calving systems established on shallow soils at A) Theix (suckling systems) and B) Rennes (dairy systems), respectively. Dashed and solid lines correspond to adapted and non-adapted systems, in that order. Blue, green and orange lines correspond to the near past (1970-1999), the near future (2020-2049) and the far future (2070-2099), respectively. Significance from Kolmogorov-Smirnov tests are reported on the diagram (ns: $p > 0.05$; ***: $p < 0.001$).

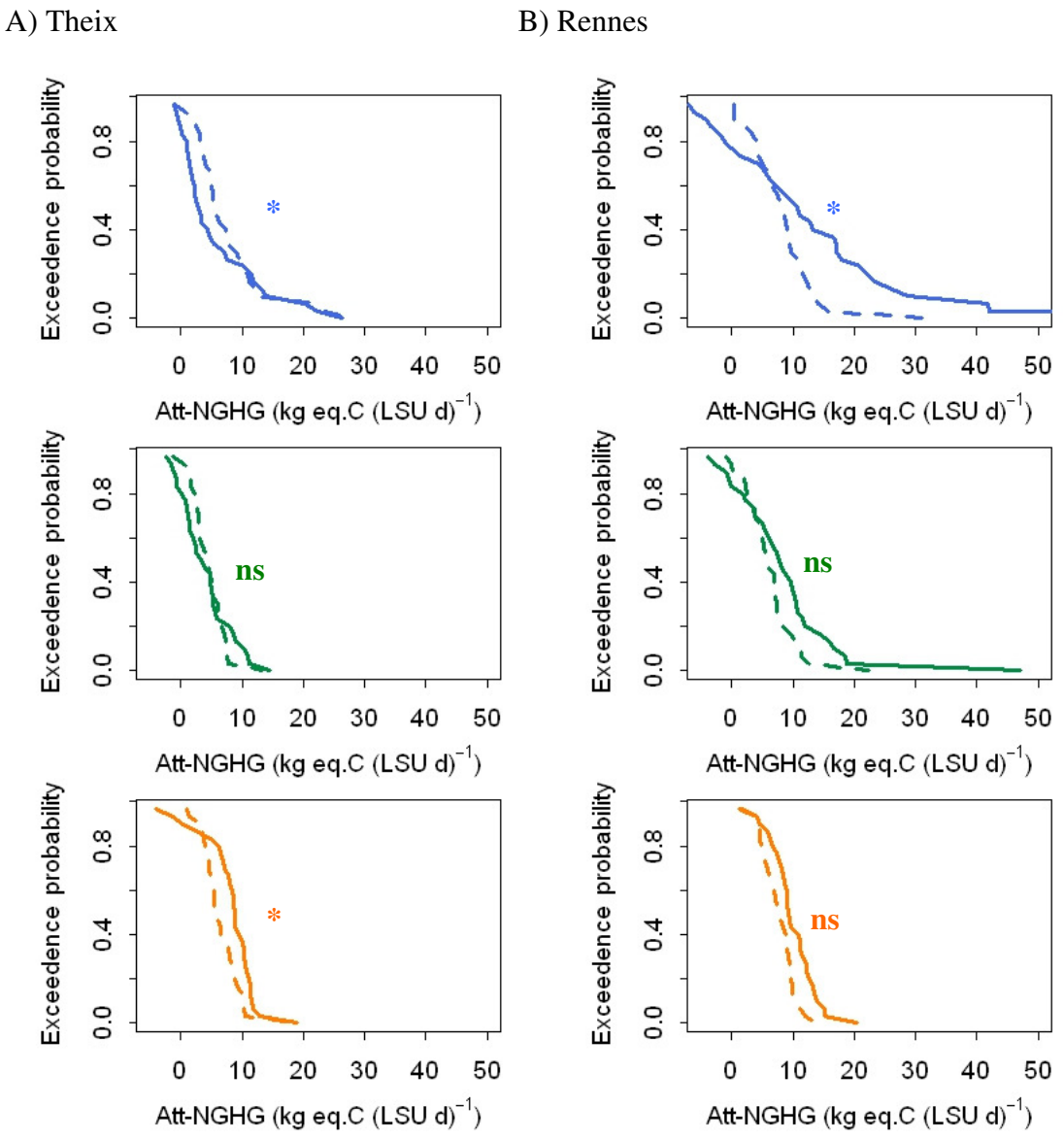


Fig. 10. Illustrative cumulative probability distributions of the attributed net greenhouse gases at farm scale (*Att-NGHG*) expressed per unit of production, for autumn-calving systems established on shallow soils at A) Theix (suckling systems) and B) Rennes (dairy systems), respectively. Dashed and solid lines correspond to adapted and non-adapted systems, in that order. Blue, green and orange lines correspond to the near past (1970-1999), the near future (2020-2049) and the far future (2070-2099), respectively. Significance from Kolmogorov-Smirnov tests are reported on the diagram (ns: $p > 0.05$; *: $p < 0.05$).

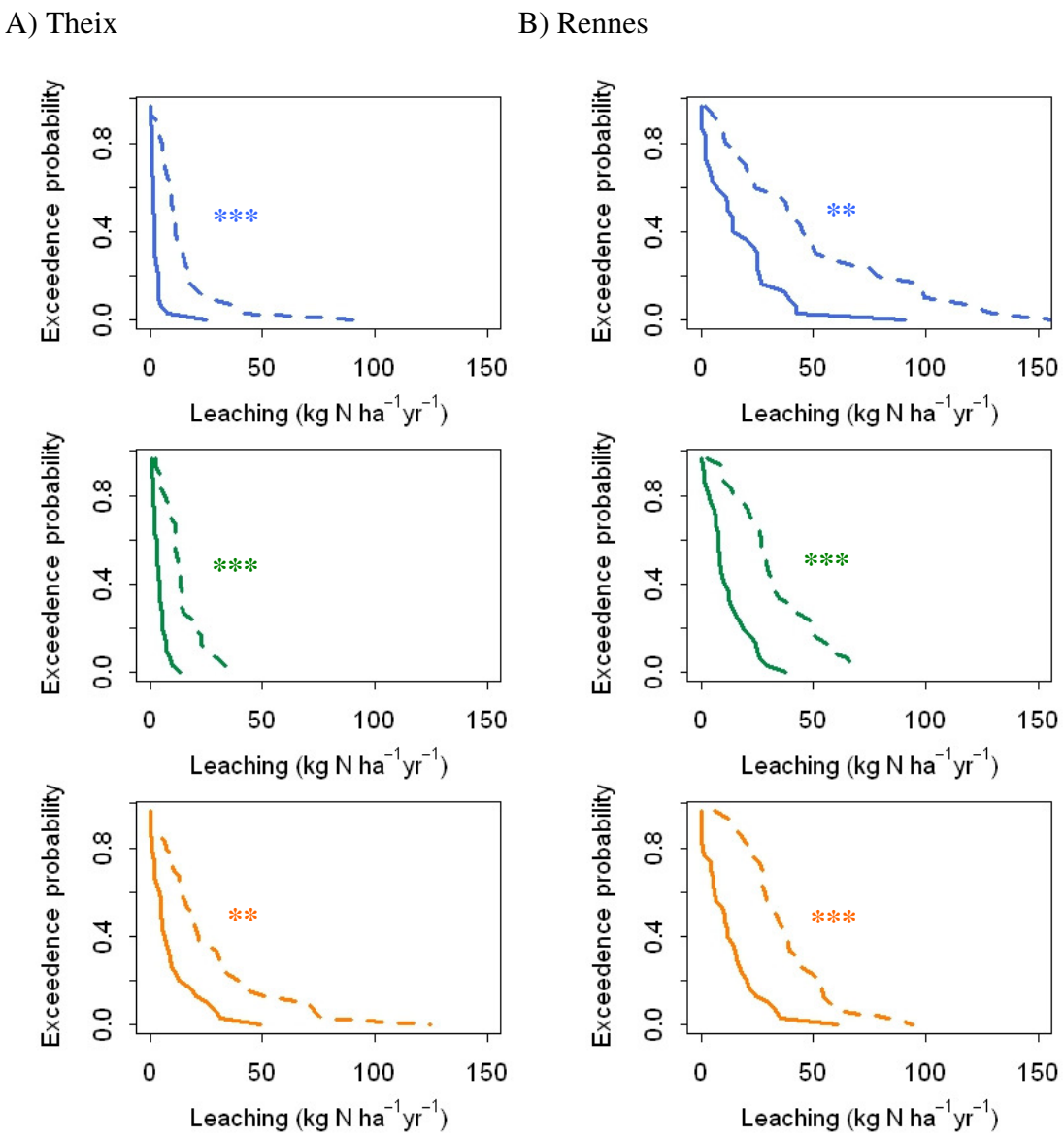


Fig. 11. Illustrative cumulative probability distributions of nitrate leaching at farm scale, for autumn-calving systems established on shallow soils at A) Theix (suckling systems) and B) Rennes (dairy systems), respectively. Dashed and solid lines correspond to adapted and non-adapted systems, in that order. Blue, green and orange lines correspond to the near past (1970-1999), the near future (2020-2049) and the far future (2070-2099), respectively. Significance from Kolmogorov-Smirnov tests are reported on the diagram (ns: $p > 0.05$; *: $p < 0.05$).

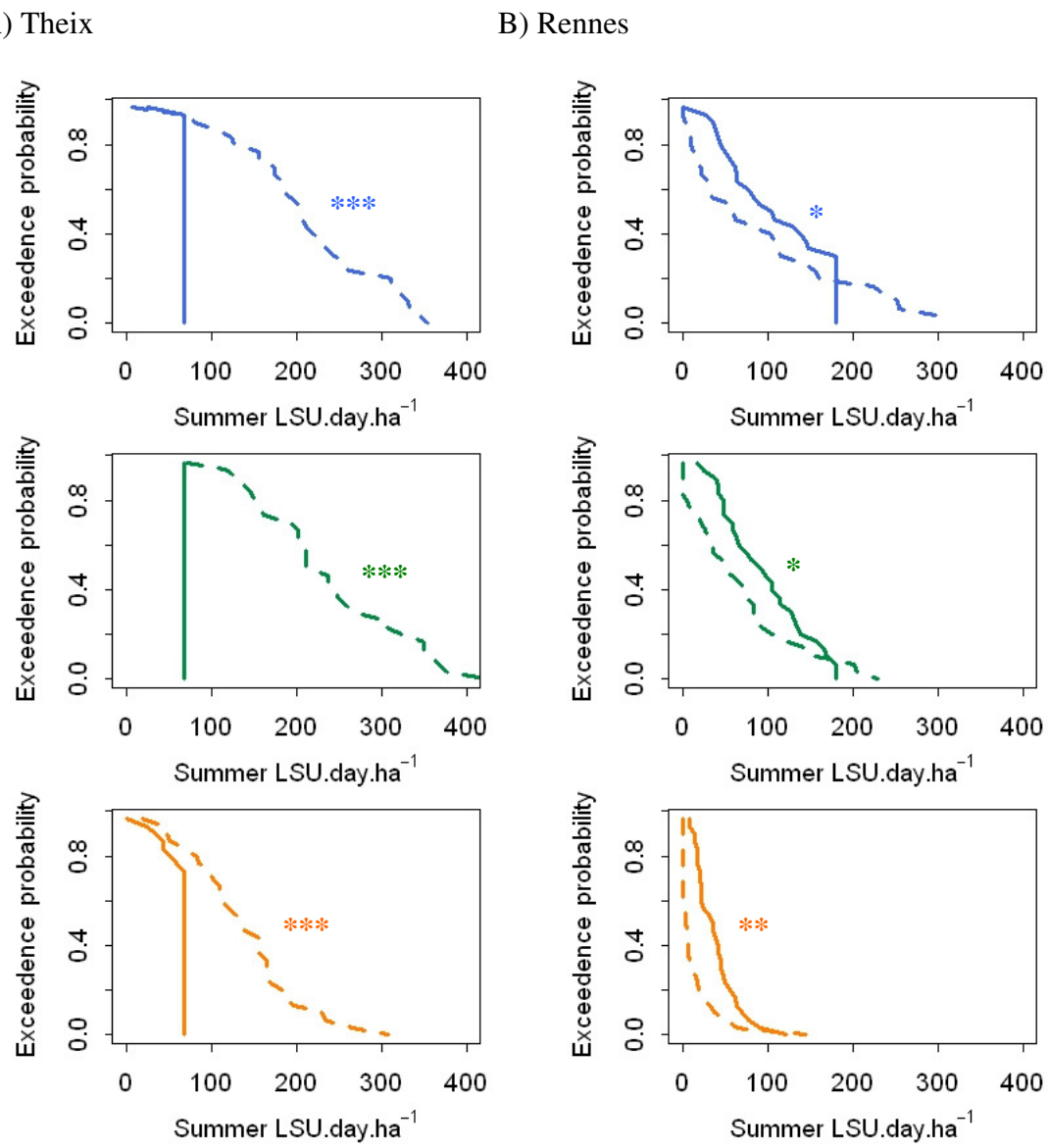


Fig. 12. Illustrative cumulative probability distributions of the average livestock unit day (*LSU day*) in summer, for autumn-calving systems established on shallow soils at A) Theix (suckling systems) and B) Rennes (dairy systems), respectively. Dashed and solid lines correspond to adapted and non-adapted systems, in that order. Blue, green and orange lines correspond to the near past (1970-1999), the near future (2020-2049) and the far future (2070-2099), respectively. Significance from Kolmogorov-Smirnov tests are reported on the diagram (ns: $p > 0.05$; *: $p < 0.05$).

In all simulated cases, adaptation of livestock systems let significantly (p<0.01 to p<0.001) maximizing milk production at pasture (as a direct result of the grazing length and grazing coverage increase, data not shown). In addition, liveweight of cows at pasture was found significantly (p<0.01 to p<0.001) higher with adaptation (data not shown). Futhermore, contrary to rigid systems, dairy cows were not expected to lose weight with adaptation (data not shown). Cow body condition was also projected to significantly (p<0.05 to p<0.001) increase with adaptation (data not shown). Autumn-calving systems established on shallow soils displayed different trends concerning body condition and liveweight of cows at pasture that were not found significantly different between flexible and rigid systems (p>0.05).

Attributed net greenhouse gas emissions at farm scale (*Att-NGHG*), either expressed per unit area or per unit of production, were not observed to be significantly different with adaptation (Fig. 10B).

Nevertheless, as a general trend, annual nitrogen fertilization was observed to increase significantly (p<0.001) of ~ +85 kg N ha^{-1} with flexible systems. With shallow soils, annual nitrate leaching was also observed to be significantly higher (p<0.001) of about +25 kg N ha^{-1} (Fig. 11B). However, similarly to suckling systems, no significant evolutions of nitrogen pollution were found with deep soils.

4. Discussion

4.1. Possible ways of livestock management adaptations to climate changes

4.1.1. Supplementation at pasture

The algorithm developed to supplement animals at pasture sounds effective. It confirms that grazing suckling cows need little supplement regardless of the time horizon (apart during periods of forage scarcity at grazing, i.e. summer season). On the contrary, dairy cows are fed with supplements during a large part of the year to achieve potential milk production. This is also what is observed with herds (both dairy and suckling) currently bred in France. Suckling herds in France receive little or no forage in addition to grazed herbage and supplementation is limited to exceptional situations of very low herbage productivity (Agabriel and D'hour, 2007). With dairy herds, grazed pastures alone allow for milk production of about 20-30 kg $animal^{-1}$ d^{-1} (Delaby et al., 1999) but do not supply enough energy to meet the optimum milk

production (Delaby and Peyraud, 2009). That is why dairy cows are very often supplemented with roughage and/or concentrates during grazing.

With regard to suckling livestock systems, our simulations show that the annual need of supplements during the grazing season may decrease with climate change. Supplement requirements are expected to increase in summer (roughly from July-September), but to be reduced in cooler grazing seasons for which climate change is likely to offer novel opportunities for increasing both quantity and quality of herbage production. Concerning dairy systems, it seems likely that summer herbage supply will no longer be adequate, as a result of a high frequency of prolonged heat and drought events. Moreover, the supply of concentrates to complement grazed pasture will increase to meet lactation requirements, especially around the peak milk production, which is recognized as the most critical stage of the lactation cycle.

For suckling herds, which are bred for calf production only, additional energy requirements increase between 7 and 9 month of gestation (Agabriel and D'hour, 2007). This means that, for spring calving (as defined in this study), energy needs will peak when animals are inside the barn during wintertime (from early December to end of January) leading to increased needs for supplements during this time. In case of fall calving, energy needs peak in summer (from mid-July to mid-September) when climate conditions are least favourable for forage production. Hence, climate change will tend to desynchronise energy supply and demand in fall calving suckling systems, a mismatch between predators and preys which has also been described for a range of food webs (Berg et al., 2010) and which will imply additional expenses for livestock farmers.

For dairy cows, energy requirements reach a maximum at peak lactation, two to four months after calving (Faverdin et al., 2007). For spring calving systems, energy demand peaks from mid-April to mid-June and will therefore suffer from more extreme climatic conditions when approaching summertime, leading to increased concentrate needs to match nutritional requirements. In contrast, for fall calving systems, energy demand peaks from early-December to early-February, that is during the indoor season. In this case, climate change will not involve additional feeding at times of peak demand. Early-October would therefore be the optimal calving period to match dairy cows' needs to the future herbage production (Pottier et al., 2007).

In this study, we did not attempt to calculate the changes in concentrate feed during the indoors period. Therefore, the annual amounts of concentrate feed in dairy systems cannot be compared for current and future conditions. Nevertheless, the decline in the duration of the

period spend indoors by cattle is likely compensate for the excess concentrate needs created by low forage availability at times of peak demand in spring calving systems.

4.1.2. Stocking rate and fraction of grazed grasslands

Suckling cattle farming systems in the Massif Central, as well as dairy cattle systems in Brittany, may benefit from future climate change through an increase in annual herbage production, combining an expansion of the fraction of grazed grasslands and an extension of the grazing period during autumn, winter and spring. In general, the adaptation of dairy and suckling systems may also allow for an increased annual livestock density without reducing animal production at pasture. Nevertheless, with dairy systems, adaptation requires a decline, or even a stop, in summer grazing. Soil water resource availability may therefore be crucial for the adaptation of livestock systems to increasing summer dry episodes.

As shown by probability distribution functions, the fraction of grazed grasslands shows considerable interannual variability ranging from instance between 0.45 and 0.75 (with dairy systems) and 0.85 (with suckler systems) for shallow soils and autumn calving systems (Fig. 8). Therefore, with our assumptions, there would be in all years ca. 40% of grazed only pastures, between 25 and 35% of cut only meadows, while the remainder of the grasslands would be concerned by interannual changes between grazing and cutting modes. This may not be at all possible under circumstances (slope, distance to farm) preventing mechanization.

More densely stocked grassland-based systems can present an economic advantage in the future by being comparatively more productive than current systems. Any associated costs should however be considered, e.g. for mechanization, labour force and additional fertilizers. In addition, autonomous grassland based systems appear to be sufficiently flexible in the light of climate variability (Delaby and Peyraud, 2009). They are not depending upon off-farm provisions of forage, and are less exposed to the price fluctuations that are likely to escalate in the future (Lobell et al., 2008). Nevertheless, these findings were obtained in the flexible systems by assuming that livestock farmers can foresee the annual climate at their site and, hence, optimally adjust the fraction of cut grasslands. This is obviously overoptimistic, since seasonal weather forecast of local precipitations and temperatures is currently inaccurate for Europe (Cantelaube and Terres, 2005) and is unlikely to make rapid progress.

In some cases, an important increase of farm-wide greenhouse gas emissions (expressed per unit area) is likely to result from the adaptation of the studied suckling and dairy systems. However, when expressed per unit product, differences in net emissions between flexible and rigid systems become insignificant. Results also indicate that the climate feedbacks of

livestock production systems do not increase over time under climate change (and even decrease with dairy systems), at least per unit product at the two studied sites. These results are of interest as food demand is expected to sharply increase by 2050 (Tubiello et al., 2007) and as France leads cattle production in Europe (Eurostat, 2006; Pflimlin et al., 2009).

4.2. Methodological and modelling issues

To the best of the author's knowledge, no study has so far addressed adaptations of forage systems under climate change. Beyond its novelty, our approach allows combining a mechanistic representation of production (forage provisioning, animal performance) and environmental impacts (greenhouse gases emissions, nitrate leaching) according to forage system management. Although being simple, our approach provides an optimal algorithm for adjusting grassland management (fraction of grazing, grazing length, stocking rate, cutting dates, nitrogen fertilization supply, supplement provisioning) in order to maximise the system productivity in terms of meat and milk production. Moreover, our study used advanced statistical analyses based on construction of probability distributions of regional climate as a framework of risk analysis. This allows us evaluating not only changes in means, but also future opportunities for flexible climate informed livestock systems.

PaSim was originally meant as a plot-scale model to simulate biogeochemical cycles in grasslands (Riedo et al., 1998). Consequently, the model-approach adopted to manage the forage system and its adaptation to future climate and atmospheric changes does not steer the system in its whole. In fact, the first procedure created *ad hoc* for a specific optimization of the supplementation to forage-based diets of suckling and dairy cows does not integrate the periods of indoor housing. Moreover, the second procedure used in this study only lies on the relative sizes and on the coordination of the sub-systems "cut grasslands" "grazed grasslands' and "herd". Structural properties of each farm, such as topography, distances to farm buildings, cropping systems etc., are not taken into account, and options are not available for planning purposes (e.g., for arbitrating the allocation of resources to each field). Such simplifications hinder the simulation of mixed cut and grazed cattle management and the fine-tuning of livestock density on a more detailed time scale than the year.

Moreover, this procedure does not fully reflect real-world forage systems. In reality, breeders are usually planning the farm management based on their perception of the farm performance in past years, and by adapting their current management to objectives motivated by their perception of technical options, of socio-economical conditions as well as by cultural attitudes (Soussana and Duru, 2007). They tend to self-insure against risks of running short of forage

stocks by harvesting more herbage than that which is needed in an average year, and by using extra paddocks as buffers. Such low productive paddocks are usually excluded from grazing in spring and used in summer either for hay, or in case of drought for grazing. Although adaptation of pasture-based livestock systems to current climatic variability mainly relies on these two risk insurance strategies (Andrieu et al., 2004; Moreau et al., 2010), this study did not consider them. First risk insurance strategy (forage stocks) would reduce the fraction of grazed grasslands and the farm scale stocking density compared to our assumptions. Hereagain, compared to our hypotheses, second risk insurance strategy (buffer paddocks) would tend to reduce the farm-scale stocking density and animal production. Therefore, the full climate informed adaptation hypothesised in our projections is clearly optimistic compared to the range of adaptation to climatic variability that is currently accessible to livestock farmers.

Furthermore, the optimisation criterion was chosen as a possible way to adapt pasture-based livestock system management to future climate changes. It means that both dairy and suckling systems will aim at maximizing dairy and beef production and the number of animals that the acreage supports. As reflected by recent environmentally oriented regulations adopted in the framework of the Common Agricultural Policy (e.g. the Premium for Grass; Béranger, 2004), an alternative scenario could be a future where farmers are constrained by measures aiming at preserving soil carbon stocks and have therefore to combine production with environmental objectives (Le Gall et al., 2009).

Finally, the results discussed above are limited to two illustrative cases representative of important production districts in France, i.e. suckling systems in Brittany and dairy systems in the Massif Central. To widen the impact of the study, other case studies could be considered by comparing dairy and suckling systems for an extended range of sites. Moreover, only grassland-based systems were studied. These systems are well representative of current suckling systems in the French Massif Central (Normand, 2006). Nevertheless, most dairy systems in Brittany also include maize silage in complement of grazed herbage (Brocard et al., 2008). In addition, regional projections of pasture-based system flexibility under climate change were limited to the A2 scenario and could be extended to other climate scenarios in order to assess uncertainties (Graux et al., 2010a).

5. Conclusion

By contrasting prescribed and flexible managements, our approach allows assessing the adaptive capacity of suckling and dairy cattle systems to climate change. Without adaptation, in agreement with previous results (Graux et al., 2010a), climate change has only limited impacts on production of suckling and dairy systems. However, results show a drop in annual milk production for spring calving systems established on deep soils by ca. 20 % in far future compared to current conditions. Under such conditions, adaptation allowed maintaining and even increased milk production, compared to climate baseline. In contrast, there are no significant changes without adaptation in annual means of liveweight gains for cows and calves in suckling systems, apart from a more rapid increase in cow liveweight under spring calving systems.

Assuming a climate informed adaptation, this study identifies significant changes in supplement annual amounts and their seasonal distribution, as well as significant opportunities for increases in annual stocking density and in the fraction of grazed grasslands under climate change. This climate informed adaptation is unlikely to have negative consequences on the net greenhouse gases budget per unit of production, but may lead to enhanced nitrogen losses given the increased supply of N fertilizers that would be required to match the increased productivity potential. Further studies will be required to determine the degree of adaptation that can occur, and hence the likelihood of the two extreme scenarios used here and contrasting a lack of adaptation with a full climate informed adaptation.

Acknowledgements

This work was supported by the Auvergne Region and by the ANR CLIMATOR and ANR VALIDATE projects ‘Vulnérabilité, Climat et Sociétés’.

References

Agabriel, J. and D'hour, P., 2007. Alimentation des vaches allaitantes. In: INRA feed tables: Alimentation des bovins, ovins et caprins – besoin des animaux – valeurs des aliments, Quae, Paris, France, pp. 57–75.

Agreste (La statistique, l'évaluation et la prospective agricole), 2008. Enquêtes Cheptel.

Agreste (La statistique, l'évaluation et la prospective agricole), 2010a. Prairies temporaires. Les Dossiers, 8, 55–68.

Agreste (La statistique, l'évaluation et la prospective agricole), 2010b. Prairies permanentes. Les Dossiers, 8, 69–80.

Andrieu, N., Josien, E. and Duru, M., 2004. Diversity within the farm and sensitivity to climatic hazards: example taken from the dairy farms in Auvergne. Fourrages, 180, 483–494.

Bellocchi, G., De Giacomo, M., Foti, N., Mazzara, M., Palmaccio, E., Savini, C., Di Domenicantonio, C., Onori, R. and van den Eede, G., 2010. Testing the interaction between analytical modules: an example with Roundup Ready® soybean line GTS 40-3-2. BMC Biotechnology, 10–55, doi:10.1186/1472-6750-10-55.

Béranger, C., 2004. The Farm Environmental Measures and the Premium for grass. Actual State and Prospects Regarding Grasslands. Fourrages, 177, 3–9.

Berg, M.P., Kiers, E.T., Driessen, G., van der Heijden, M., Kooi, B.W., Kuenen, F., Liefting M., Verhoef, H.A. and Ellers, J., 2010. Adapt or disperse: understanding species persistence in a changing world. Global Change Biol., 16, 587–598.

Brocard, V., Delaby, L., Seuret, J.-M. and Philipps, T., 2008. The forage systems of north-western Europe: milk produced on grazed grass. Fourrages, 196, 425–446.

Cantelaube, P. and Terres, J.-M., 2005. Seasonal weather forecasts for crop yield modelling in Europe. Tellus, 57, 476–487.

Ciais, P., Reichstein, M., Viovy, N., Granier, A., Ogee, J., Allard, V., Aubinet, M., Buchmann, N., Bernhofer, C., Carrara, A., Chevallier, F., De Noblet, N., Friend, A.D., Friedlingstein, P., Grunwald, T., Heinesch, B., Keronen, P., Knohl, A., Krinner, G. Loustau, D., Manca, G., Matteucci, G., Miglietta, F., Ourcival, J.M., Papale, D., Pilegaard, K., Rambal, S., Seufert, G., Soussana, J.-F., Sanz, M.J., Schulze, E.D., Vesala, T. and

Valentini, R., 2005. Europe-wide reduction in primary productivity caused by the heat and drought in 2003. Nature, 437, 529–533.

Delaby, L. and Peyraud, J.-L., 2009. Making the best use of the farm's forages for the production of milk. Fourrages, 198, 191–210.

Delaby, L., Peyraud, J.L. and Delagarde, R., 1999. Production des vaches laitières au pâturage sans apports de concentré. Rencontres Recherche Ruminants, 6, 123–126.

Déqué, M., 2007. Frequency of precipitation and temperature extremes over France in an anthropogenic scenario: Model results and statistical correction according to observed values. Global Planet. Change, 57, 16–26.

Déqué, M., Dreveton, C., Braun, A. and Cariolle, D., 1994. The ARPEGE / IFS atmosphere model: a contribution to the French community climate modelling. Climate Dyn. 10, 249–266.

Déqué, M., Rowell, D.P., Lüthi, D., Giorgi, F., Christensen, J.H., Rockel, B., Jacob, D., Kjellström, E., de Castro, M. and van den Hurk, B., 2007. An intercomparison of regional climate simulations for Europe: assessing uncertainties in model projections. Climatic Change, 81, 53–70.

Eurostat, 2006. Enquête sur la structure des exploitations agricoles 2005 (available through : http://epp.eurostat.ec.europa.eu).

Faidherbe, L, Hasnaoui, N., Deborde, I., Morineau, J. and Lusson, J.-M., 2007. Ways of adapting to period of drought thrifty cattle farming systems based on grazing. Fourrages, 191, 297–310.

Faverdin, P., Delagarde, R., Delaby, L., Meschy, F., 2007. Alimentation des vaches laitières, in: INRA feed tables: Alimentation des bovins, ovins et caprins – besoin des animaux – valeurs des aliments. Quae, Paris, France, pp. 23–55.

Fitzgerald, J.B., Brereton, A.J. and Holden, N.M., 2005. Assessment of regional variation in climate on the management of dairy cow systems in Ireland using a simulation model. Grass Forage Sci., 60, 283–296.

Fitzgerald, J.B., Brereton, A.J. and Holden, N.M., 2009. Assessment of the adaptation potential of grass-based dairy systems to climate change in Ireland – the maximized production scenario. Agricultural and Forest Meteorology, 149, 244–255.

Folloni, S., Bellocchi, G., Prospero, A., Querci, M., Moens, W., Ermolli, M. and van den Eede, G., 2010. Statistical evaluation of real-time PCR protocols applied to quantify genetically modified maize. Food Anal. Method., 3, 304-312.

Galvin, K.A., Thornton, P. and Boone, R., 2003. Adaptation to climate variability and South African livestock systems: lessons for long-term climate change. Insights and tools for adaptation: learning from climate variability. November 18-20, Washington, D.C, USA (through http://www.climateadaptation.net).

Gibelin, A.-L. and Déqué M., 2003. Anthropogenic climate change over the Mediterranean region simulated by a global variable resolution model. Climate Dyn., 20, 327-339.

Graux, A.-I., Bellocchi, G., Lardy, R. and Soussana, J.-F., 2010a. Ensemble modelling of climate change risks and opportunities for managed grasslands in France (in preparation).

Graux, A.-I., Gaurut, M., Agabriel, J., Baumont, R., Delagarde, R., Delaby, L. and Soussana, J.-F., 2010b. Development of the Pasture Simulation Model for assessing livestock production under climate change. Agriculture, Ecosystems and Environment (submitted).

Howden, S.M., Soussana, J.-F., Tubiello, F.N., Chhetri, N., Dunlop, M. and Holger, M., 2007. Adapting agriculture to climate change. PNAS, 104, 19691–19696.

Kruskal, W. and Wallis, W.A., 1952. Use of ranks in one-criterion variance analysis. Journal of the American Statistical Association, 47, 583-621.

Le Gall., A., Pflimlin, A., Dollé, J.B., Beguin, E. and Manneville, V., 2009. Nouveaux compromis techniques pour concilier les impératifs d'efficacité économique et environnementale en élevage herbivore. Fourrages, 198, 131–152.

Lemaire, G.and Gastal, F., 1997. N uptake and distribution in plant canopies, in: Lemaire G. (Ed.), Diagnosis on the nitrogen status in crops, Springer-Verlag, Heidelberg, 3–43.

Lemaire, G. and Salette, J., 1984. Relation entre dynamique de croissance et dynamique de prélèvement d'azote pour un peuplement de graminées fourragères. I. Étude de l'effet du milieu. Agronomie, 4, 423–430.

Météo-France, 2007. Climat et changement climatique. Rapport d'activité, 52–57. Available at: http://france.meteofrance.com/content/2008/9/5351-48.pdf

Moisselin, H. M., Schneider, M., Canellas, C. and Mestre, O., 2002. Les changements climatiques en France au 20ème siècle: Etude des longues séries homogénéisées de données de température et de précipitations. Météorologie, 38, 45–56.

Moreau, J.C. and Lorgeou, J., 2007. First elements for a prospective study of the effects of climatic changes on pastures, maize and the forage systems. Fourrages, 191, 285–295.

Moreau, J.C., Delaby, L., Duru, M. and Guérin, G., 2010. Advices given about the forage system : evolutions and conceptions concerning the steps to be taken and the tools to be used. Fourrages, 200, 565–586.

Nakićenović, N., 2000. Greenhouse gas emissions scenarios. Technol. Forecast. Soc., 65, 149–166.

Normand, 2006. Caractérisation du troupeau allaitant. Institut de l'élevage, Département Technique d'Elevage et Qualité, compte-rendu, 62 pp.

Pflimlin, A., Faverdin, P and Béranger, C., 2009. Un demi-siècle d'évolution de l'élevage bovin. Bilan et perspectives. Fourrages, 200, 429–464.

Pottier, E., Delaby, L. and Agabriel, J., 2007. Adaptations de la conduite des troupeaux bovins and ovins aux risques de sécheresse. Fourrages, 191, 267–284.

Riedo, M., Grub, A., Rosset, M., Fuhrer, J., 1998. A pasture simulation model for dry matter production and fluxes of carbon, nitrogen, water and energy. Ecological Modelling, 105, 141–183.

Satterthwaite, F.W., 1946. An approximate distribution of estimates of variance components. Biometrics Bulletin, 2, 110 -114.

Schmid, M., Neftel, A., Riedo, M., Fuhrer, J., 2001. Process-based modelling of nitrous oxide emissions from different nitrogen sources in mown grassland. Nutrient Cycling in Agroecosystems, 60, 177–187.

Soussana, J.-F. and Duru, M., 2007. Grassland science in Europe facing new challenges: biodiversity and global environmental change. CAB Reviews: Perspectives in Agriculture, Veterinary Science, Nutrition and Natural Resources, 2, 11 pp.

Soussana, J.-F., Tallec, T. and Blanfort V., 2010. Mitigating the greenhouse gas balance of ruminant production systems through carbon sequestration in grasslands. Animal, 334–350.

Soussana, J.-F., Loiseau, P., Vuichard, N., Ceschia, E., Balesdent, J., Chevallier, T. and Arrouays, D., 2004. Carbon cycling and sequestration opportunities in temperate grasslands. Soil Use Manage., 20, 219–230.

Thornley, J.H.M., 1998. Grassland dynamics. An ecosystem simulation model. Wallingford, Oxon, CABI. 256 pp.

Thornton, P.K. and Gerber P.J., 2010. Climate change and the growth of the livestock sector in developing countries. Mitig. Adapt. Strateg. Glob. Change, 15, 169-184.

Tubiello, F.N., Soussana, J.-F., Howden, S.M., 2007. Crop and pasture response to climate change. P. Natl Acad. Sci. USA 104, 19686–19690.

Vermorel, M., Jouany, J.P., Eugène, M., Sauvant, D., Noblet, J., Dourmad, J.Y., 2008. Evaluation quantitative des émissions de méthane entérique par les animaux d'élevage en 2007 en France. INRA Productions Animales, 21, 403–418

Vuichard, N., Ciais, P., Viovy, N., Calanca, P. and Soussana, J.-F., 2007a. Estimating the greenhouse gas fluxes of European grasslands with a process-based model: 2. Simulations at the continental level. Global Biogeochem. Cy., 21, GB1005,1-GB1005.13.

Vuichard, N., Soussana, J.-F., Ciais, P., Viovy, N., Ammann, C., Calanca, P., Clifton-Brown, J., Fuhrer, J., Jones, M. and Martin, C., 2007b. Estimating the greenhouse gas fluxes of European grasslands with a process-based model: 1. Model evaluation from in situ measurements. Global Biogeochem. Cy., 21, GB1004,1-GB1004.14.

DISCUSSION GENERALE

Discussion générale : bilan et perspectives

Ce chapitre présente la synthèse (non exhaustive) des résultats clés de la thèse, afin de dresser le bilan des acquis et des limites par rapport à la réalisation des objectifs énoncés (Chapitre 2). Des propositions sont ensuite faites afin de lever certaines des limites identifiées et d'aborder des pistes de recherche nouvelles.

1. Bilan de la thèse

L'objectif principal de cette thèse était d'estimer les impacts du changement climatique sur les prairies, ainsi que les voies d'adaptation possibles pour les systèmes d'élevage d'herbivores français, en tenant compte des risques associés à la variabilité accrue du climat, prédite par les modèles climatiques, et des différentes sources d'incertitudes associées aux projections d'impacts. Pour cela, nous avons adopté une démarche de modélisation s'appuyant sur le développement, puis l'utilisation du *Pasture SImulation Model* (PaSim, Riedo et al., 1998 ; Vuichard et al., 2007b), identifié comme le modèle le plus à même de répondre à la problématique de la thèse pour son caractère mécaniste, son niveau d'abstraction (de la parcelle au système fourrager), sa simulation détaillée des cycles biogéochimiques, ainsi que des différents services assurés par les prairies et des rétroactions associées, *via* les émissions des principaux gaz à effet de serre (CO_2, N_2O et CH_4). Comme tout modèle, PaSim présentait toutefois des points faibles, mis en évidence lors de travaux antérieurs (Vuichard, 2005), qu'il semblait nécessaire d'améliorer avant toute chose.

Parmi les améliorations apportées à ce modèle, deux développements majeurs ont été réalisés dans le but d'améliorer *in fine* les projections d'impacts.

Le premier concerne le développement d'un module mécaniste détaillé du fonctionnement des herbivores au pâturage, en interaction avec la végétation, le contexte pédoclimatique et la gestion par l'éleveur, et intégrant les connaissances actuelles sur cette thématique (Chapitre 3). Ce module permet notamment de simuler les performances animales (gain de poids, production laitière) ainsi que les rétroactions sur le climat *via* la simulation des émissions de méthane entérique au pâturage.

En ce qui concerne la simulation des performances, le module allaitant s'est inspiré des équations du modèle SEBIEN qui avaient déjà été largement évaluées (Jouven et al., 2008a). En revanche, la construction du module laitier, permettant notamment de simuler la

production de lait par des vaches laitières au pâturage, repose sur des équations en partie nouvelles. De nombreux modèles mathématiques de production laitière ont déjà été proposés (Perochon et al., 1996; Olori et al., 1999; Grossman et al., 1999; Mostert et al., 2003) mais c'est sans doute la première fois qu'un modèle en propose une représentation au pâturage, la difficulté principale résidant dans une représentation fidèle de la persistance laitière, directement dépendante de la quantité et de la qualité de l'herbe offerte aux animaux et de la capacité des vaches à remobiliser une partie de leurs réserves, en particulier en début de lactation (Kamidi et al., 2005 ; Faverdin et al., 2007).

En ce qui concerne la simulation du méthane entérique, des modèles mécanistes, centrés sur la simulation de la digestion des nutriments ingérés, permettent d'estimer précisément la production de méthane par les bovins, en fonction de la composition chimique de la ration (Dijkstra et al., 2007). Ces modèles se destinent le plus souvent à l'identification de stratégies d'atténuation des émissions de méthane liées à l'alimentation des ruminants. Compte-tenu des objectifs de la thèse, ce type de modèle nous est toutefois apparu beaucoup trop complexe pour une implémentation dans PaSim. Les émissions de méthane sont prédites selon la méthode proposée par Vermorel et al. (2008), par conversion de l'énergie ingérée, grâce à des coefficients de conversion spécifiques du type de production (allaitant vs. laitier), du niveau de production (production laitière) et qui tiennent compte d'une éventuelle complémentation des vaches au pâturage. En revanche, les effets de la race et des possibles interactions digestives ne sont pas considérés.

Ce module animal offre en outre la possibilité de simuler des troupeaux allaitants et laitiers, ainsi que des vaches, des génisses et des veaux (dans le cas de troupeaux allaitants) et inclut un module de complémentation, essentiel à la simulation des troupeaux laitiers. Outre le fait qu'il simule de manière satisfaisante davantage de variables d'intérêt, ce module s'est révélé plus sensible à la variabilité climatique future que le précédent module développé par Riedo et al., (2000), preuve de son réel intérêt pour la simulation des impacts et des adaptations (Chapitre 3).

Le second développement concerne la modélisation des interactions de la dynamique de la diversité végétale avec le changement climatique (Chapitre 4). Bien que l'intérêt de la représentation du rôle de la diversité végétale dans un contexte de changements climatiques, et plus largement, de changements globaux[20], ait été soulevé dans de nombreux travaux (Sala

[20] Les changements globaux incluent les modifications climatique, atmosphérique, les changements d'utilisation des terres et ainsi que invasions biologiques (Steffen et al., 2004).

et al., 2000 ; Lavorel et Garnier, 2002 ; Gross, 2007), il n'a pas encore été démontré ni quantifié. Pour représenter ce rôle dans un modèle de communauté végétale, nous avons proposé une démarche, innovante et généralisable à l'ensemble de ce type de modèles. Cet démarche s'appuie d'une part sur la (i) simulation de la dynamique intra et interannuelle des légumineuses sur la base d'un formalisme dérivé de celui de Thornley (2001b), et amélioré pour sa représentation de la pénalisation des légumineuses par l'effet d'ombrage et pour l'effet des températures dans le développement des bourgeons de légumineuses, et d'autre part, sur (ii) des lois de dérive des traits fonctionnels de la végétation en réponse au climat et à la gestion. La version ainsi améliorée du modèle permet bien de reproduire le pic de légumineuses généralement observé en été, mais ne permet pas, en l'état, de bien simuler le taux de légumineuses en réponse aux variations de la concentration atmosphérique en CO_2 et de la disponibilité en N du sol. De plus, les lois de dérive des traits doivent encore être paramétrées plus finement, puis évaluées plus largement et étendues pour intégrer la réponse à la contrainte hydrique, dimension clé du changement climatique. La connaissance de la réponse des traits à des gradients multiples, et pas seulement de gestion, n'en est hélas qu'à ses débuts et les données nous ont souvent fait défaut pour mener ce travail à son terme. C'est pourquoi ces développements visant à intégrer le rôle de la diversité fonctionnelle végétale dans les projections d'impacts n'ont pas été conservés dans la suite de la thèse.

Le modèle a ensuite été utilisé pour répondre aux objectifs premiers de la thèse à savoir, dans un premier temps, simuler les impacts du changement climatique sur les prairies en adoptant une approche ensembliste croisant différents modèles climatiques, différentes méthodes de régionalisation, différentes hypothèses quant au scénario socio-économique futur mais aussi, différents sols, gestions et sites. L'analyse des résultats, qui s'appuie sur une analyse statistique détaillée et probabiliste, nous a permis de mettre en évidence, au-delà de tendances moyennes, des opportunités mais également des risques pour les services actuellement assurés par les prairies. Les conséquences du changement climatique sont globalement assez favorables, hormis pour la production fourragère estivale et la restitution d'eaux aux nappes, pour lesquels les risques d'une diminution significative sont accrus. Contrairement aux observations réalisées en 2003 (épisode de sécheresse sévère associée à une forte vague de chaleur), le modèle ne prévoit pas d'augmentation significative des risques d'un déstockage du carbone des sols prairiaux et/ou d'une amplification du bilan de gaz à effet serre des prairies sous l'effet de l'augmentation de la variabilité climatique et des extrêmes. Une conclusion contre-intuitive ressort de ce travail à savoir que les sites les plus arides et/ou possédant une faible réserve utile ne seront pas nécessairement ceux qui connaîtront la plus

grande (et donc significative) évolution négative, relativement aux conditions actuelles, même si, en absolu, ils restent ceux présentant les déficits fourragers et hydriques les plus forts. Cela montre l'utilité d'employer un modèle mécaniste intégrant l'ensemble des interactions existantes au sein des écosystèmes étudiés afin de faire ressortir un comportement d'ensemble. Enfin, ces projections font ressortir des changements saisonniers importants dans la production fourragère future, puisque les risques d'une diminution de la production fourragère estivale s'accompagnent de nouvelles opportunités, notamment au printemps et en hiver. Ces changements nécessiteront fatalement une adaptation des systèmes d'élevage d'herbivores face à ces fluctuations.

L'évaluation et la hiérarchisation des différentes sources d'incertitudes liées aux projections climatiques n'ont pu être étudiées dans leur intégralité, du fait d'un plan de simulation incomplet (par exemple on ne disposait pas de toutes les modalités de méthodes de régionalisation par scénario SRES et par modèle climatique etc.) qui aurait nécessité une analyse statistique complexe pour la vérification des hypothèses de base (homogénéité des variances, normalité des résidus). Toutefois, nous avons pu quantifier, pour quelques variables agronomiques et environnementales clés, les évolutions du poids de la gestion, du type et de la profondeur de sol, ainsi que du type de prairie en fonction de l'évolution du degré d'aridité et d'enrichissement en CO_2 de l'atmosphère dans les projections réalisées. Il serait intéressant de refaire cette analyse avec, cette fois, des systèmes « flexibles » permettant de réellement quantifier le poids de la gestion dans les projections d'impacts. De plus, il serait également intéressant de compléter ces simulations de manière à posséder cette fois un plan de simulation complet, de manière à quantifier et à hiérarchiser précisément le poids des incertitudes liées au scénario SRES, au modèle climatique, à la méthode de régionalisation employée ainsi qu'éventuellement, dans le cadre d'une comparaison de plusieurs modèles de simulation, l'incertitude liée au choix du modèle d'impact.

Ce travail a également fait émerger la nécessité de la définition de « seuils critiques », absolus ou relatifs, pour la caractérisation et la quantification des risques liés aux impacts du changement climatique. Cette définition semble nécessaire mais difficile, à l'image du peu de publications qui s'aventurent à fournir des valeurs dans notre champ d'étude. Pour aller plus loin, il faudrait procéder à une évaluation multicritère des impacts du changement climatique permettant d'intégrer les performances d'un point de vue agronomique et environnemental, pour fournir, par exemple, des éléments de réponse quant aux pratiques permettant de concilier la continuité des services, toutes natures confondues, assurés par les prairies. La

démarche à employer pour mener à bien cette évaluation multicritère pourrait s'appuyer sur des travaux récents (Mazzetto et Bonera, 2009 ; Sadok et al., 2009 ; Wang et al., 2009).

Afin d'appréhender quelles étaient les voies possibles d'adaptation des systèmes fourragers à ces changements, nous avons contrasté la réponse de systèmes rigides (à gestion constante) et flexibles (à gestion optimisée) sous changement climatique. D'une part, nous avons cherché à savoir si le changement climatique pouvait nécessiter une adaptation de la complémentation au pâturage. D'autre part, nous avons regardé dans quelle mesure le changement climatique pouvait s'accompagner d'une modification du dimensionnement des surfaces et de la pression animale à l'échelle annuelle. Concernant le premier volet, les résultats sont contrastés entre troupeaux allaitants et laitiers, la complémentation des vaches allaitantes au pâturage diminuant à l'échelle de l'année en se concentrant sur l'été, et la complémentation des vaches laitières se maintenant au niveau actuel avec une accentuation de la fréquence des apports et des quantités apportées par jour (mais avec une diminution de la période de pâturage). Concernant le second volet, les systèmes flexibles se sont révélés plus intéressants, car permettant de maximiser l'exploitation de l'herbe et les chargements animaux, et cela, d'autant plus dans le futur, sans conséquences négatives notables pour le bilan environnemental (bilan de gaz à effet de serre, pollutions azotées) des systèmes fourragers étudiés. Un résultat intéressant ressort de cette étude laissant présager de la nécessité d'une exclusion partielle ou totale des troupeaux laitiers de la pâture durant l'été. Toutefois ces résultats demandent à être étendus à d'autres cas (autres sites, systèmes non exclusivement herbagers, systèmes non autonomes pour l'alimentation animale etc.) pour être généralisables. De plus, la procédure utilisée dans le second volet fait l'hypothèse d'éleveurs clairvoyants, optimisant leur production en connaissant à l'avance le climat de l'année. Cette hypothèse est bien évidemment critiquable.

Les systèmes herbagers sont aujourd'hui fortement encouragés pour les multiples services qu'ils assurent, (production alimentaire, entretien du territoire et des paysages, conservation de la biodiversité, stockage de carbone etc.) (Huygue, 2008, 2009a). A l'image de la prime herbagère agro-environnementale, on pourrait imaginer que des mesures réglementaires et incitatives en faveur du stockage de carbone par les prairies et/ou de la minimisation du bilan de gaz à effet de serre à l'échelle du système soient créées. Cette étude pourrait donc s'enrichir d'un volet permettant de raisonner les adaptations du système fourrager, non plus dans un objectif de maximisation de la production, mais dans un but environnemental et de conciliation de ces deux objectifs (Le Gall et al., 2009).

En conclusion, la réponse des prairies tempérées au changement climatique a déjà été simulée dans des travaux antérieurs (Hunt et al., 1991; Parton et al., 1995; Riedo et al., 1999, 2000, 2001; Holden and Brereton., 2002; Juin et al., 2004; Wang et al., 2007; Ruget et al., 2010; Lazzarotto et al., 2010). Néanmoins, l'approche utilisée dans ces études est relativement simple, se borne le plus souvent à une évaluation des impacts « moyens » sur la production fourragère et ne tient pas compte de la cascade d'incertitudes résultant de la génération des scénarios climatiques et des conditions pédoclimatiques et de gestion locales. Jamais une approche ensembliste comme la nôtre, étudiant dans une aussi large mesure les risques et les opportunités pour les prairies résultant des changements climatiques futurs, ainsi que les rétroactions associées, mais également les possibilités d'adaptation des systèmes fourragers, n'avait été conduite.

Les acquis de la thèse sont donc le développement d'un modèle mécaniste (avec toutes les nuances que l'on peut mettre sur ce terme) permettant de simuler, de manière cohérente, la réponse interactive des prairies sous changement climatique (à moyen et long-terme) et dans différentes conditions pédoclimatiques et de gestion, pour des systèmes rigides ou bien flexibles (sans toutefois intégrer toutes les composantes de la flexibilité ni représenter l'ensemble des règles associées au pilotage du système fourrager).

2. Perspectives de recherche

2.1. Simulation de la dynamique de la diversité végétale en interaction avec la gestion et le climat

Sous hypothèse que le modèle phénoménologique de Thornley (2001) permette de représenter la dynamique des légumineuses, on peut s'interroger quant à la bonne modélisation des processus d'acquisition des ressources C et N par PaSim (i.e. photosynthèse et absorption racinaire d'azote minéral). La photosynthèse étant *a priori* bien modélisée (la confrontation de la simulation par le modèle de la productivité primaire brute (GPP) aux mesures de GPP pour les sites du projet CarboEurope-IP[21] ayant donné des résultats satisfaisants), la première piste à envisager pour améliorer les simulations est sans doute la prise en compte d'un taux critique d'absorption de l'azote minéral[22] tel que proposé par Devienne-Baret (2000). Dans ce

[21] CarboEurope-IP aimed to understand and quantify the present terrestrial carbon balance of Europe and the associated uncertainty at local, regional and continental scale (http://www.carboeurope.org/)

[22] Taux minimal d'absorption de l'azote minéral permettant de maximiser la biomasse sur pied.

modèle, l'absorption d'azote minéral (U_N) est déterminée à la fois par ce taux critique (U_c) et la concentration en azote minéral du sol (N_{min}) *via* le calcul d'un indice d'absorption de l'azote minéral (*NUI*) (Soussana et Tallec, 2009). Ces équations pourraient être facilement implémentées et testées pour leur influence sur la simulation d'une dynamique des légumineuses dans différentes conditions de fertilité du sol et d'enrichissement de la concentration atmosphérique en CO_2. Cela nécessiterait sans doute d'autres données en complément de celles utilisées dans cette thèse (dispositif FACE de Zurich) pour évaluer ce formalisme et s'assurer de sa robustesse. Mais les données d'un suivi à long-terme de la fraction de légumineuses en atmosphère enrichie sont hélas rares. Pour répondre aux objectifs de cette thèse, il apparaît essentiel de prendre en compte, outre l'effet d'ombrage, la pénalisation de la fraction de légumineuses par les stress hydrique et thermique. Les légumineuses y sont en effet particulièrement sensibles (Lucero et al., 1999 ; Zahran, 1999) Cet effet doit être découplé de celui limitant la fixation symbiotique d'azote atmosphérique (BNF) par les légumineuses (Serraj et al., 1999) qui est déjà implémenté dans les équations de calcul de la BNF par PaSim.

Concernant la dérive des traits le long de gradients écologiques, notre démarche de modélisation s'est appuyée sur la *Holy Grail hypothesis,* développée par Lavorel et Garnier (2002) selon laquelle, à partir de traits dits « fonctionnels », on peut représenter les processus liés à la dynamique des communautés (par exemple prédire la réponse des espèces au changement climatique) et au fonctionnement des écosystèmes (cycles biogéochimiques). Ces traits représentent dans notre cas des traits agrégés à l'échelle de la communauté, c'est-à-dire calculés comme la moyenne des traits des espèces constitutives de la communauté, pondérée de la biomasse de chacune des espèces (Garnier et al. 2004; Grime, 1998; Lavorel et Garnier 2002; Vile et al. 2006), en négligeant la diversité des traits fonctionnels (Diaz et al., 2007 ; Klumpp et Soussana, 2009).

L'objectif, dans cette thèse, était de définir des lois de la réponse des traits aux facteurs de gestion (perturbation, disponibilité en azote) et aux facteurs climatiques (eau, CO_2). La définition de ces lois est complexe dans la mesure où les données font encore cruellement défaut pour pouvoir les établir de façon certaine et pour pondérer l'effet des différents facteurs mis en jeu. Dans l'idéal, il faudrait pouvoir posséder un jeu complet de traits mesurés pour des couverts plurispécifiques, dans différentes situations climatiques et de gestion croisées. Cela étant pour l'instant exclu, une autre solution pourrait être de paramétrer ces lois de manière indirecte sur la base de la typologie de prairies proposée par Cruz et al. (2002), pour lesquels on connaît la valeur des principaux traits, et l'évolution de l'abondance des

différents types en réponse aux gradients de perturbation (prélèvements par la fauche ou le pâturage) et de disponibilité des ressources N (et P). Toutefois, cette typologie s'appuie sur la mesure des traits de graminées, actuellement dominantes[23] au sein des couverts plurispécifiques et le calcul de traits agrégés pour ces espèces. Dans la mesure où le changement climatique pourrait s'accompagner d'une modification de l'abondance des différents groupes fonctionnels que sont les graminées, les légumineuses et autres dicotylédones (Teyssonneyre et al., 2002), les lois établies sur la base de cette typologie deviennent insuffisantes, et il faut inclure dans la construction de ces lois une pondération de la valeur des traits par l'abondance des différents groupes fonctionnels.

En somme, pour continuer le travail débuté dans le cadre de cette thèse, nous proposons de calculer des traits agrégés à l'échelle de la communauté comme la moyenne des traits représentatifs des différents groupes fonctionnels (graminées, légumineuses, et dicotylédones) pondérée par l'abondance de ces différents groupes. Les valeurs des traits des graminées seraient calculées en grande partie de manière indirecte comme expliqué plus haut (gradients de perturbation et de disponibilité de l'azote). Les traits des légumineuses et des dicotylédones pourraient dans un premier temps ne pas évoluer et utiliser des plantes modèles pour leur paramétrage (par exemple le trèfle blanc dans le cas des légumineuses). La réalisation de ce travail supposerait de pouvoir simuler correctement la dynamique des légumineuses en réponse aux facteurs abiotiques (disponibilité des ressources N, H_2O, concentration atmosphérique en CO_2, lumière) mais également des dicotylédones en couvert plurispécifique, afin de pouvoir connaître l'abondance des trois groupes d'intérêt. Une autre démarche, mise en œuvre dans notre unité, consiste à modéliser directement la dynamique de chaque population (modèle GEMINI, Maire, 2009), mais elle n'est pas compatible avec celle de PaSim.

2.2. Vers une représentation plus réaliste du pilotage du système fourrager

La procédure actuellement utilisée pour raisonner le dimensionnement des surfaces allouées au pâturage et le chargement animal à l'échelle de la ferme (Chapitre 6) pourrait être

[23] Selon "the mass-ratio hypothesis" (Grime 1998; Garnier et al. 2004), qui stipule que les propriétés d'une communauté ou d'un écosystème sont directement liées aux propriétés des espèces dominantes, car elles représentent la plus grande biomasse au sein de l'ensemble.

améliorée sur deux points : premièrement, en prenant en compte les stocks de fourrages conservés constitués l'année précédente dans les ressources fourragères disponibles pour l'alimentation du bétail à l'étable. Ces stocks sont en effet reconnus pour constituer le premier levier de sécurité des systèmes herbagers face à l'aléa climatique (Andrieu et al., 2004 ; Moreau et al., 2010); deuxièmement, en raisonnant le chargement annuel moyen global, non plus en connaissant à l'avance les ressources fourragères disponibles pour l'année climatique en cours mais sur l'espérance du rendement (Y_m), calculé comme la moyenne glissante des valeurs simulées lors des dix dernières campagnes (par exemple). Cette procédure ferait l'hypothèse que les stocks de fourrages conservés sont reportés pour l'année suivante seulement, et vendus au-delà (ou perdus).

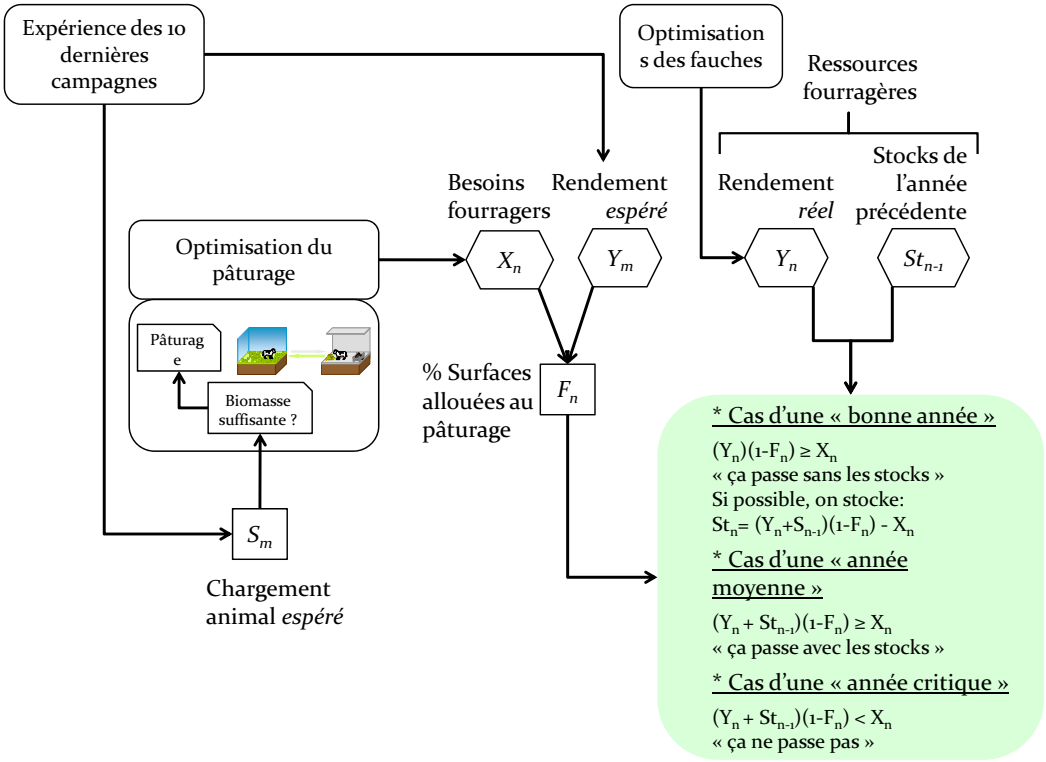


Fig. 1. Perspective d'évolution de l'algorithme d'optimisation de la gestion du système fourrager

Sous contrainte du chargement animal par hectare de surface pâturée (S_m) et des ressources fourragères (Y_m) espérées, la procédure de gestion automatique du pâturage fournirait les besoins en fourrages (X_n) pour l'alimentation des animaux à l'étable et surtout la surface pâturable (F_n) pour l'année climatique en cours. L'éleveur ne définirait donc plus son système fourrager *a posteriori* en éleveur clairvoyant mais *a priori*, comme c'est naturellement le cas.

Dans le cas où le rendement fourrager réel de l'année climatique en cours (Y_n) suffirait à couvrir les besoins en aliments conservés (X_n), il s'agirait pour l'éleveur de « bonnes années » ne nécessitant pas le recours aux stocks fourragers de l'année précédente (St_{n-1}) et on pourrait

même, si cela est possible, stocker l'excédent de ressources fourragères (St_n) en prévision de l'année suivante.

Dans le cas contraire, on regarderait si Y_n et St_{n-1} permettent de couvrir les besoins en fourrages conservés pour l'année en cours (X_n). Dans l'affirmative, ces années correspondraient à des « années moyennes » où l'éleveur s'en sort grâce à ces stocks mais n'a pas de quoi stocker pour l'année suivante. Dans la négative, il s'agirait d' « années critiques » où la ressource fourragère de l'année et les stocks de l'année précédente ne suffisent pas à couvrir les besoins en fourrages pour l'alimentation du bétail à l'étable et où l'éleveur est donc théoriquement forcé d'acheter des fourrages extérieurs.

Une fois ces deux points améliorés (simulation des interactions de la diversité végétale avec le changement climatique et amélioration de la procédure d'optimisation des surfaces et du chargement animal), il sera possible de réaliser des simulations spatialisées des impacts et de quantifier le poids du rôle de la diversité fonctionnelle dans les projections d'impacts. Il sera également possible de simuler les adaptations des systèmes fourragers au changement climatique, avec une représentation plus réaliste du pilotage du système par l'éleveur.

Pour aller plus loin, on pourrait également envisager de simuler des systèmes fourragers non exclusivement herbagers, en complémentant de manière automatique les animaux au pâturage grâce à la procédure créée, et en définissant une ration à l'étable ne reposant pas nécessairement que sur des fourrages de type foin ou ensilage d'herbe, mais aussi sur d'autres types de fourrages tels que l'ensilage de maïs ; avec toutefois l'incapacité de pouvoir contraindre la disponibilité de cette ressource en fourrages non herbagers par l'effet du changement climatique, autrement qu'en s'appuyant sur la simulation, par exemple, de la production de maïs fourrage avec un autre modèle dans les mêmes conditions.

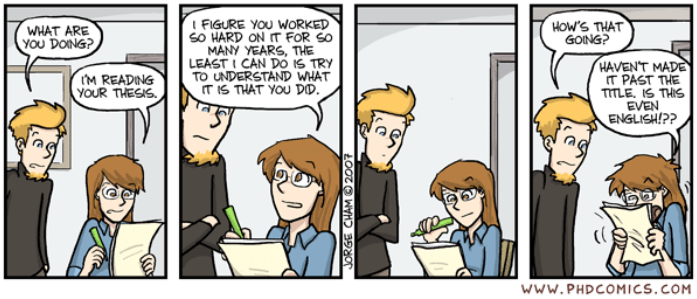
Au-delà, on pourrait envisager de simuler non plus seulement le système fourrager mais tout le système d'élevage. L'aboutissement de cette perspective est prometteur puisque l'on simule d'ores et déjà les performances animales à la pâture en prenant notamment en compte les périodes de vêlage, mais on en est encore loin puisque cela nécessiterait de représenter (i) le parcellaire de l'exploitation et les règles qui régissent la coordination et l'ordonnancement de l'utilisation des parcelles, (ii) l'ingestion, les performances animales, la production de méthane entérique et la gestion des effluents à l'étable, (iii) les différents lots d'animaux et la gestion de la reproduction.

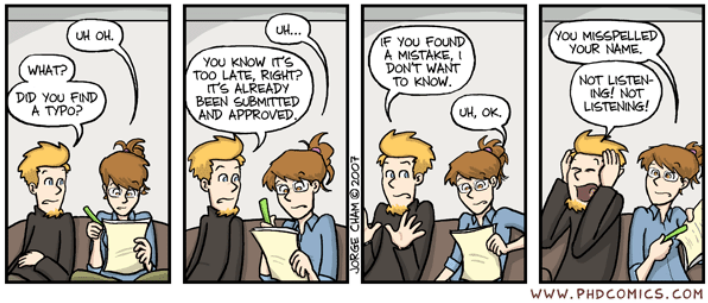
PaSim est déjà intégré dans un modèle de ferme, FARMSIM (Schils et al., 2007b), mais ce modèle ne peut réaliser que des bilans annuels et ne permet pas d'enchaîner plusieurs années

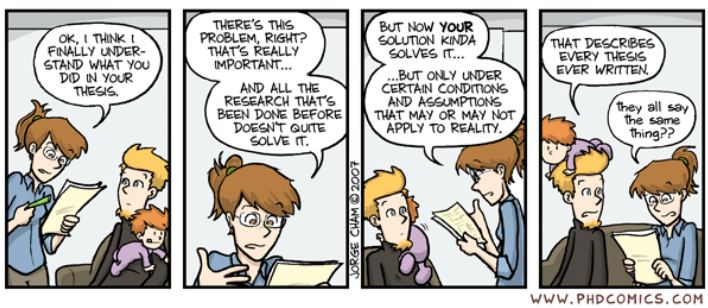
climatiques. En outre, dans ce modèle les animaux sont encore modélisés de manière très simple.


HO HO HO, AND WHAT DO YOU WANT FOR CHRISTMAS, YOUNG MAN?
I WANT TO GRADUATE.
JORGE CHAM © 2003
WWW.PHDCOMICS.COM


SANTA DIDN'T LEAVE YOU A FINISHED THESIS?
nope.
JORGE CHAM © 2006
WWW.PHDCOMICS.COM


WHAT ARE YOU DOING?
I'M READING YOUR THESIS.
I FIGURE YOU WORKED SO HARD ON IT FOR SO MANY YEARS, THE LEAST I CAN DO IS TRY TO UNDERSTAND WHAT IT IS THAT YOU DID.
HOW'S THAT GOING?
HAVEN'T MADE IT PAST THE TITLE. IS THIS EVEN ENGLISH!??
JORGE CHAM © 2007
WWW.PHDCOMICS.COM


UH OH.
WHAT?
DID YOU FIND A TYPO?
UH...
YOU KNOW IT'S TOO LATE, RIGHT? IT'S ALREADY BEEN SUBMITTED AND APPROVED.
IF YOU FOUND A MISTAKE, I DON'T WANT TO KNOW.
UH, OK.
YOU MISSPELLED YOUR NAME.
NOT LISTENING! NOT LISTENING!
JORGE CHAM © 2007
WWW.PHDCOMICS.COM


OK, I THINK I FINALLY UNDERSTAND WHAT YOU DID IN YOUR THESIS.
THERE'S THIS PROBLEM, RIGHT? THAT'S REALLY IMPORTANT...
AND ALL THE RESEARCH THAT'S BEEN DONE BEFORE DOESN'T QUITE SOLVE IT.
BUT NOW YOUR SOLUTION KINDA SOLVES IT...
...BUT ONLY UNDER CERTAIN CONDITIONS AND ASSUMPTIONS THAT MAY OR MAY NOT APPLY TO REALITY.
THAT DESCRIBES EVERY THESIS EVER WRITTEN.
they all say the same thing??
JORGE CHAM © 2007
WWW.PHDCOMICS.COM

Bibliographie

Abdalla, M., Jones, M., Yeluripati, J., Smith, P., Burke, J. and Williams, M., 2010. Testing DayCent and DNDC model simulations of N_2O fluxes and assessing the impacts of climate change on the gas flux and biomass production from a humid pasture. Atmos. Environ., 44, 2961–2970.

Agreste (La statistique, l'évaluation et la prospective agricole), 2000. La conduite des prairies en France : pratiques intensives et rendements élevés dans le Nord-ouest. Cahiers, 4, 15–26. (available through http://www.agreste.agriculture.gouv.fr).

Agreste (La statistique, l'évaluation et la prospective agricole), 2007a. Bilans fourragers. (available through http://www.agreste.agriculture.gouv.fr).

Agreste (La statistique, l'évaluation et la prospective agricole), 2007b. Enquête structure. (available through http://www.agreste.agriculture.gouv.fr).

Agreste (La statistique, l'évaluation et la prospective agricole), 2008a. Statistique agricole annuelle. (available through http://www.agreste.agriculture.gouv.fr).

Agreste (La statistique, l'évaluation et la prospective agricole), 2008b. Enquêtes Cheptel. (available through http://www.agreste.agriculture.gouv.fr).

Agreste (La statistique, l'évaluation et la prospective agricole), (La statistique, l'évaluation et la prospective agricole), 2009. Enquête annuelle laitière. (available through http://www.agreste.agriculture.gouv.fr).

Agreste (La statistique, l'évaluation et la prospective agricole), 2010a. Prairies permanentes. Les Dossiers, 8, 69–80. (available through http://www.agreste.agriculture.gouv.fr).

Agreste (La statistique, l'évaluation et la prospective agricole), 2010b. Prairies temporaires. Les Dossiers, 8, 55–68. (available through http://www.agreste.agriculture.gouv.fr).

Ainsworth, E.A. and Long, S.P., 2005. What have we learned from 15 years of free-air CO_2 enrichment (FACE)? A meta-analytic review of the responses of photosynthesis, canopy. New Phytol., 165, 351–371.

Alcaras, J.R. and Lacroux, F., 1999. Planifier c'est s'adapter. Economies et sociétés, série Sciences de Gestion, 26–27, 7–37.

Alig, R.J., Adams, D.M. and McCarl, B.A., 2002. Projecting impacts of global climate change on the US forest and agriculture sectors and carbon budgets. Forest Ecol. Manag., 169, 3–14.

Almeida, J.P.F., Hartwig, U.A., Frehner, M., Nösberger, J. and Lüscher, A., 2000. Evidence that P deficiency induces N feedback regulation of symbiotic N_2 fixation in white clover (*Trifolium repens* L.). J. Exp. Bot., 51, 1289–1297.

Andrieu, N., Coléno, F. and Duru, M., 2008. L'organisation du système fourrager, source de flexibilité face aux variations climatiques. In: L'élevage en mouvement: Flexibilité et adaptation des exploitations d'herbivores. Dedieu B., Chia E., Leclerc B., Moulin C.-H., Tichit M. (ed.). Versailles : Ed. Quae, 95–110.

Andrieu, N., Josien, E. and Duru, M., 2004. Diversity within the farm and sensitivity to climatic hazards: example taken from the dairy farms in Auvergne. Fourrages, 180, 483–494.

Aranjuelo, I., Irigoyen, J.J., Perez, P., Martinez-Carrasco, R. and Sanchez-Diaz, M. 2005. Response of nodulated alfalfa to water supply, temperature and elevated CO_2: productivity and water relations. Environm. Exp. Bot., 55, 130–141.

Arnell, N.W., Cannell, M.G.R., Hulme, M., Kovats, R.S., Mitchell, J.F.B., Nicholls, R.J., Parry, M.L., Livermores, T.J. and White, A., 2002. The consequences of CO_2 stabilization for the impacts of climate change. Clim. Dynam., 53, 413–446.

Aryal, J., Kulasiri, D. and Liu, D., 2008. Optimization approaches for a complex dairy farm simulation model. International Journal of Computer and Information Engineering, 2, 156–162.

Ascough II, J.C., Dunn, G.H., McMaster, G.S., Ahuja, L.R. and Andales, A.A., 2005. Producers, Decision Support Systems and GPFARM: Lessons Learned From a Decade of Development. In: Zerger, A. and Argent, R.M. eds, MODSIM 2005 International Congress on Modelling and Simulation. Modelling and Simulation Society of Australia and New Zealand, 170–176. ISBN: 0-9758400-2-9. (available at: http://www.mssanz.org.au/modsim05/papers/ascough_1.pdf)

Ascough II, J.C., McMaster, G.S., Dunn, G.H. and Andales, A.A., 2010. The GPFARM DSS for Agroecosystem Sustainability: Past, Future, and Lessons Learned. In Swayne, D.A., Yang, W., Voinov, A.A., Rizzoli, A. and Filatova, T. (eds) International Environmental

Modelling and Software Society (iEMSs), International Congress on Environmental Modelling and Software Modelling for Environment's Sake, Fifth Biennial Meeting, Ottawa, Canada (available at: http://www.iemss.org/iemss2010/index.php?n=Main.Proceedings).

Ascough II, J.C., Shaffer, M.J., Hoag, D.L., McMaster, G.S., Ahuja, L.R. and Weltz, M.A., 1999. GPFARM: an integrated decision support system for sustainable Great Plains agriculture. In: Stott DE, Mohtar RH, Steinhardt GC ed., 10th International Soil Conservation Organization (ISCO) Conference: Sustaining the Global Farm—Local Action for Land Leadership. Purdue University, West Lafayette, Indiana, 951–960.

Baker, J.T. and Allen, L.H., 1994. Assessment of the impact of rising carbon dioxide and other potential climate changes on vegetation. Environ. Pollut., 83, 223–235.

Barlow, N.D., 1987. Pastures, pests and productivity: simple grazing models with two herbivores. New Zeal. J. Ecol., 10, 43–55.

Barnard, R., Barthes, L. and Leadley, P.W., 2006. Short-term uptake of ^{15}N by a grass and soil micro-organisms after long-term exposure to elevated CO_2. Plant Soil, 280, 91–99.

Battisti, D.S. and Naylor, R.L., 2009. Historical warnings of future food insecurity with unprecedented seasonal heat. Science, 323, 240–244.

Baumont, R., Aufrère, J. and Meschy, F., 2009. Feeding value of the forages: effect of cultivation, harvesting and conservation practices. Fourrages, 198, 153–173.

Bellon, S., Girard, N. and Guérin, G., 1999. Caractériser les saisons pratiques pour comprendre l'organisation d'une campagne de pâturage. Fourrages, 158, 115–132.

Beniston, M., Stephenson, D.B., Christensen, O.B., Ferro, C.A.T., Frei, C., Goyette, S., Halsnaes, K., Holt, T., Jylhä, K, Koffi, B., Palutikof, J., Schöll, R., Semmler, T. and Woth, K., 2007. Future extreme events in European climate: an exploration of regional climate model projections. Clim. Dynam., 81, 71–95.

Berntsen, J., Petersen, B.M., Jacobsen, B.H., Olesen, J.E. and N.J. Hutchings, 2003. Evaluating nitrogen taxation scenarios using the dynamic whole farm simulation model FASSET. Agr. Syst., 76, 817–839.

Berntsen, J., Grant, R., Olesen, J.E., Kristensen, I.S., Vinther, F.P., Molgaard, J.P. and Petersen, B.M., 2006. Nitrogen cycling in organic farming systems with rotational grass-clover and arable crops. Soil Use and Manage., 22, 197–208.

Beukes, P.C., Burke, C.R., Levy, G. and Tiddy, R.M., 2010. Using a whole farm model to determine the impacts of mating management on the profitability of pasture-based dairy farms. Animal Reprod. Sci., 121, 46–54.

Blanc, F., Bocquier, F., Agabriel, J., D'hour, P. and Chilliard, Y., 2008. La composante animale de la flexibilité des systèmes d'élevage. In: Dedieu B., Chia E., Leclerc B., Moulin C.-H., Tichit M. (ed.). Versailles : Ed. Quae, 294 p., 73–94.

Boé, J., Terray, L., Habets, F. and Martin, E., 2006. A simple statistical dynamical downscaling scheme based on weather types and conditional resampling. J. Geophys. Res., 111, D23106, doi:10.1029/2005JD006889.

Bolger, T.P. and Moore, A.D., 1998. Extending the pasture model in the GRAZPLAN decision support system to evaluate management practices for maintaining improved pastures. Final Report to the Meat and Livestock Authority. Project CS 230. CSIRO Plant Industry, Canberra, Australia, 47 pp.

Bolte, J.P., Hulse, D.W., Gregory, S.V. and Smith, C., 2006. Modeling biocomplexity - actors, landscapes and alternative futures. Environ. Model. Softw., 22, 570–579.

Bondeau A., P.C. Smith, S. Zaehle, S. Schaphoff, W. Lucht, W. Cramer, D. Gerten, H. Lotze-Campen, C. Müller, M. Reichstein and B. Smith. 2007. Modelling the role of agriculture for the 20th century global terrestrial carbon balance. Global Change Biol., 13, 679–706.

Briske, D.D., Fuhlendor, S.D. and Smeins, E.E., 2005. State-and-transition models, thresholds, and rangeland health: a synthesis of ecological concepts and perspectives. Rangeland Ecol. Manag., 58, 1–10.

Brisson, N., Gate, P., Gouache, D., Charmet, G., Oury, F.X. and Huard, F., 2010. Why are yields stagnating in Europe? A comprehensive data analysis for France. Field Crop. Res., 119, 201–212.

Brisson, N. and Levrault, F., 2010. Changement climatique, agriculture et forêt en France: simulations d'impacts sur les principales espèces. Le livre vert du projet CLIMATOR (2007-2010). ADEME, Angers, France, 334 pp.

Brisson, N., Mary, B., Ripoche, D., Jeuffroy, M.H., Ruget, F., Nicoullaud, B., Gate, P., Devienne-Barret, F., Antonioletti, R., Durr, C., Richard, G., Beaudoin, N., Recous, S., Tayot, X., Plenet, D., Cellier, P., Machet, J.M., Meynard, J.M. and Delecolle, R., 1998.

STICS: a generic model for the simulation of crops and their water and nitrogen balances. I. Theory and parameterization applied to wheat and corn. Agronomie, 18, 311–346.

Brisson, N., Ruget, F., Gate, P., Lorgeau, J., Nicoullaud, B., Tayot, X., Plenet, D., Jeuffroy, M.H., Bouthier, A., Ripoche, D., Mary, B. and Justes, E. 2002. STICS: a generic model for simulating crops and their water and nitrogen balances. II. Model validation for wheat and maize. Agronomie, 22, 69–92.

Brocard, V., Seuret, J.-M., Delaby, L. and Philipps T., 2008. Les systèmes fourragers du nord-ouest de l'Europe : de l'herbe pâturée pour produire du lait. Fourrages, 196, 425–446.

Bryant J.R and Snow, V.O., 2008. Modelling pastoral farm agro-ecosystems: a review. New Zeal. J. Agr. Res., 51, 349–363.

Bunce, J.A., 2000. Acclimation of photosynthesis to temperature in eight cool and warm climate herbaceous C3 species: temperature dependence of parameters of a biochemical photosynthesis model. Photosynth. Res., 63, 59–67.

Butler, A.J. and Turner, M.M., 2007. Modelling integrated dairy systems in the UK: towards economic and environmental sustainability. Agricultural Economics Society, 81st Annual Conference, April 2-4, Reading University, United Kingdom.

Calanca, P., Kaifez Bogataj, L., Halenka, T., Cloppet, E. and Mika, J., 2008. Use of climate change scenarios in agrometeorogical studies: past experiences and future needs. COST Action 734: impact of climate change and variability on European Agriculture: survey of agrometeorogical practices and applications in Europe regarding climate change impacts 237–266.

Campbell, B.D. and Smith, D.M.S., 2000. A synthesis of recent global change research on pasture and rangeland production: reduced uncertainties and their management implications. Agric. Ecosyst. Environ., 82, 39–55.

Campbell, G.S., 1985. Soil temperature and heat flow. In: Soil physic with basic. Transport models for soil-plant systems, Elsevier, 26–39, 150 pp.

Casella, E. and Soussana, J.-F., 1997. Long-term effect of CO_2 enrichment and temperature increase on the carbon balance of a temperate grass sward. J. Exp. Bot., 48, 1309–1321.

Casella, E., Soussana, J.-F. and Loiseau, P., 1996. Long-term effects of CO_2 enrichment and temperature increase on a temperate grass sward. Part I. Productivity and water use, Plant Soil, 182, 83–99.

Chatelin, M .H., Aubry, C ., Leroy, P ., Papy, F . and Poussin, J .C., 1993. La pilotage de production : quelle prise en compte pour I'aide à la décision stratégique ? In : Soler, L.G. (Ed.), lnstrumentation de gestion et conduite de l'entreprise. Cah. Econ. Sociol. rurales, INRA, 28.

Chen, X. 2000. Modeling pastureland and rangeland using APEX and GRASIM models. Dissertation, Purdue University, Indiana, USA, 139 pp.

Ciais, P., Reichstein, M., Viovy, N., Granier, A., Ogee, J., Allard, V., Aubinet, M., Buchmann, N., Bernhofer, C., Carrara, A., Chevallier, F., De Noblet, N., Friend, A.D., Friedlingstein, P., Grunwald, T., Heinesch, B., Keronen, P., Knohl, A., Krinner, G. Loustau, D., Manca, G., Matteucci, G., Miglietta, F., Ourcival, J.M., Papale, D., Pilegaard, K., Rambal, S., Seufert, G., Soussana, J.-F., Sanz, M.J., Schulze, E.D., Vesala, T. and Valentini, R., 2005. Europe-wide reduction in primary productivity caused by the heat and drought in 2003. Nature, 437, 529–533.

Coakley, S.M., Scherm, H. and Chakraborty, S., 1999. Climate change and plant disease management. Annu. Rev. Phytopathol., 37, 399–426.

Coléno, F.C., 2002. Une représentation des systèmes de production agricoles par ateliers. Cahiers d'Agriculture, 11, 221–225.

Coléno, F.C. and Duru, M., 1998. Management of livestock units in systems based on grazing. Étud. Rech. Syst. Agraires Dév., 31, 45–61.

Coléno, F.C. and Duru, M., 1999. A model to find and test decision rules for turnout date and grazing area allocation for a dairy cow system in spring. Agr. Syst., 6, 151–164.

Coléno, F.-C. and Duru, M., 2005. Contribution of production management science to the study of technical production systems in agriculture. The case of forage resources management. Natures Sciences Sociétés, 13, 247–257.

Conant, R.T., Easter, M., Pautian, K., Swan, A. and Williams, S., 2007. Impacts of periodic tillage on soil C stocks: A synthesis .Soil Till. Res., 95, 1–10.

Coquillard, P. and Hill, D., 1997. Modélisation et simulation d'écosystèmes. Des modèles déterministes aux simulations à évènements discrets. Masson publ., Paris, France, 273 pp.

Cornwell, A.R. and Harvey, A.D.D., 2007. Soil moisture: a residual problem underlying AGCMs. Clim. Dynam., 84, 313–336.

Corson, M.S., Rotz, C.A., Skinner, R.H. and Sanderson, M.A., 2007. Adaptation and evaluation of the integrated farm system model to simulate temperate multiple-species pastures. Agr. Syst., 94, 502 –508.

Coulon, J.B. and Rémond, B., 1991. Réponses de la production et de la composition du lait de vache aux variations d'apports nutritifs. INRA Production Animales, 4, 49–56.

Cournut, S., 2001. Le fonctionnement des systèmes biologiques pilotés : simulation à évènements discrets d'un troupeau ovin conduit en trois agnelages en deux ans. Thèse de Doctorat, Université Claude Bernard, Lyon I, France, 418 pp.

Cournut, S. and Dedieu, B., 2004. A discrete events simulation of flock dynamics: a management application to three lambings in two years. Animal Research, 53, 383-403.

Cramer, W., Bondeau, A., Woodward, F.I., Prentice, I.C., Betts, R.A., Brovkin, V., Cox, P.M., Fisher, V., Foley, J.A., Friend, A.D., Kucharik, C., Lomas, M.R., Ramankutty, N., Sitch, S., Smith, B., White, A. and Young-Molling, C., 2001. Global response of terrestrial ecosystem structure and function to CO_2 and climate change: Results from six dynamic global vegetation models. Global Change Biol., 7, 357–373.

Cros, M.J., Duru, M., Garcia, F. and Martin-Clouaire, R., 2003. A biophysical dairy farm model to evaluate rotational grazing management strategies. Agronomie, 23, 105–122.

Cros, M.J., Duru, M., Garcia, F. and Martin-Clouaire, R., 2004. Simulating management strategies: the rotational grazing example. Agr. Syst., 80, 23–42.

Cros, M.J., Duru, M. and Peyre, D., 2001. SEPATOU, un simulateur de conduites du pâturage, à l'épreuve des "menus" bretons. Fourrages, 167, 365–383.

Cullen, B., Eckard, R., Johnson, I., Lodge, G., Walker, R., Rawnsley, R., Dassanayake, K., Christie, K., McCaskill, M., Clark, S., Sanford, P., Browne, N., Sinclair, K., Chapman, D., Leiffering, M., Snow, V., Hovenden, M. and Perring, M., 2008. Climate change impacts on Australian grazing systems. Whole farm systems analysis and tools for the Australian and New Zealand grazing industries project report. University of Melbourne, Parkville, Victoria, Australia, 75 pp.

Daepp, M., Suter, D., Lüscher, A., Almeida, J.P.F., Isopp, H., Hartwig, U.A., Blum, H., and Nösberger, J., 2000. Yield response of *Lolium perenne* swards to free air CO_2 enrichment increased over six years in a high-N-input system. Global Change Biol., 6, 805–816.

Dedieu, B., Chia , E., Leclerc, B., Moulin, C.-H. and Tichit, M., 2008a. L'élevage en mouvement. Flexibilité et adaptation des exploitations d'herbivores. Ed. Quae, 294pp.

Dedieu, B., Cournut, S. and Ingrand, S., 2008b. Modéliser la conduite des troupeaux pour rendre compte de la diversité des modalités d'adaptation aux enjeux de qualité. In: Dedieu B., Chia E., Leclerc B., Moulin C.-H., Tichit M. (ed.). Versailles : Ed. Quae, 294 pp., 259–272.

Dedieu, B., Louault, F., Tournadre, H. and Benoit, M., 2008c. Réponse des systèmes d'élevage innovants à la variabilité climatique : une expérimentation en production extensive ovin viande intégrant des préoccupations environnementales. In: Dedieu B., Chia E., Leclerc B., Moulin C.-H., Tichit M. (ed.). Versailles : Ed. Quae, 294 pp., 161–178.

Delaby, L. and Peyraud, J.-L., 2009. Making the best use of the farm's forages for the production of milk. Fourrages, 198, 191–210.

Delaby, L., Fontirroig, S., Granger, S., Pierret, P. and Pillet, J.-M., 2002. Pâtur'IN expliqué aux élèves. INRA, Ed. Educagri, p. 96.

Delaby, L., Peyraud, J.L. and Delagarde, R., 1999. Production des vaches laitières au pâturage sans apports de concentré. Rencontres Recherche Ruminants, 6, 123–126.

Delaby, L., Peyraud, J.L. and Faverdin, P., 2000. Development of a computer-assisted grazing organiser. Rencontres, Recherches, Ruminants, 7, 329–332.

Delaby, L., Peyraud, J.L. and Faverdin, P., 2001. Pâtur'IN: Computer-assisted grazing of dairy cows. Fourrages, 167, 385–398.

Del Grosso, S.J., Parton, W.J., Mosier, A.R., Hartman, M.D., Brenner, L., Ojima, D.S. and Schimel, D.S., 2001. Simulated interaction of carbon dynamics and nitrogen- trace gas fluxes using the DAYCENT model. In: Schaffer, M., et al. (Eds.), Modeling Carbon and Nitrogen Dynamics for Soil Management. CRC Press, Boca Raton, FL, 303–332.

Del Prado, A. and Scholefield, D., 2008. Use of SIMSDAIRY modelling framework system to compare the scope on the sustainability of a dairy farm of animal and plant genetic-based improvements with management-based changes. J. Agr. Sci., 146, 195–211.

Déqué, M., 2007. Frequency of precipitation and temperature extremes over France in an anthropogenic scenario: Model results and statistical correction according to observed values. Global Planet. Change, 57, 16–26.

Déqué, M., Pagé, L. and Terray, L., 2010. La place de la régionalisation. Colloque de clôture du projet CLIMATOR, Versailles, France.

Déqué, M., Rowell, D.P., Lüthi, D., Giorgi, F., Christensen, J.H., Rockel, B., Jacob, D., Kjellström, E., de Castro, M. and van den Hurk, B., 2007. An intercomparison of regional climate simulations for Europe: assessing uncertainties in model projections. Clim. Dynam., 81, 53–70.

Devienne-Barret, F., Justes, E., Machet, J.M. and Mary, B., 2000. Integrated control of nitrate uptake by crop growth rate and soil nitrate availability under field conditions. Ann. Bot. 86, 995–1005.

Diaz, S. and Cabido, M., 2001. Vive la difference: plant functional diversity matters to ecosystem processes. Trends Ecol. Evol., 16, 646–655.

Diaz, S., Lavorel, S., McIntyre, S., Falczuk, V., Casanoves, F., Milchunas, D.G., Skarpe, C., Rusch, G., Sternberg, M., Noy-Meir, I., Landsberg, J., Zhang, W., Clark, H., and Campbell, B.D., 2007. Plant trait responses to grazing - a global synthesis. Global Change Biol., 13, 313–341.

Dijkstra, J., Kebreab, E., Mills, J.A.N., Pellikaan, W.F., López, S., Bannink, A. and France, J., 2007. Predicting the profile of nutrients available for absorption: from nutrient requirement to animal response and environmental impact. Animal, 1, 99–111.

Dobremez, L., Josien, E., Camacho, O. and Andrieu, N., 2008. La sécurisation des systèmes fourragers et la réponse aux enjeux agri-environnementaux en montagne. In: L'élevage en mouvement: Flexibilité et adaptation des exploitations d'herbivores. Dedieu B., Chia E., Leclerc B., Moulin C.-H., Tichit M. (ed.). Versailles : Ed. Quae, 294 p., 241–258.

Donnelly, J.R., Freer, M., Salmon, L., Moore, A. D., Simpson, R.J., Dove, H. and Bolger, T.P., 2002. Evolution of the GRAZPLAN decision support tools and adoption by the grazing industry in temperate Australia. Agr. Syst., 74, 115–139.

Donnelly, J.R. and Moore, A.D., 1997. Decision support: delivering the benefits of grazing systems research. In: Buchanan-Smith, J.G., Bailey, L.D. and McCaughey, P. (Eds.), Proceedings of the Eighteenth International Grassland Congress, Winnipeg and Saskatoon, Canada (on CD ROM). Saskatchewan Agriculture and Food, Saskatoon, Saskatchewan, Canada.

Drake, B.G., Gonzalez-Meler, M.A. and Long, S.P., 1997. More efficient plants: a consequence of rising atmospheric CO_2? Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology, 48, 607–637.

Durand, J.L., Bariac, T., Ghesquiere, M., Biron, P., Richard, P., Humphreys, M., and Zwierzykowski, Z., 2007. Ranking of the depth of water extraction by individual grass plants, using natural ^{18}O isotope abundance. Environ. Exp. Bot., 60, 137–144.

Duru, M., Balent, G., Gibon, A., Magda, D., Theau, J.P., Cruz, P. and Jouany, C., 1997. Leaf and stem in vitro digestibility for grasses and dicotyledons of meadows plant communities in spring. J. of Sci. Food. Agric., 74, 175–185.

Duru, M., Cruz P. and Magda, D., 2008. La conduite des couverts prairiaux, source de flexibilité. In: L'élevage en mouvement: Flexibilité et adaptation des exploitations d'herbivores. Dedieu B., Chia E., Leclerc B., Moulin C.-H., Tichit M. (ed.). Versailles : Ed. Quae, 294 pp., 57–71.

Duru, M., Nocquet, J. and Bourgeois, A., 1988. Le système fourrager: un concept opératoire? Fourrages, 115, 251-272.

Eurostat, 2006. Enquête sur la structure des exploitations agricoles 2005 (available through : http://epp.eurostat.ec.europa.eu).

Faidherbe, N., Hasnaoui, N., Deborde, I., Morineau, J. and Lusson, J.-M., 2007. Ways of adaptating to periods of drought thrifty cattle farming systems based on grazing. Fourrages, 297–310.

Fiorelli, J.L., Drouet, J.L., Duretz, S., Gabrielle, B., Graux, A.I., Blanfort, V., Capitaine, M., Cellier, P., and Soussana J.-F., 2008. Evaluation of greenhouse gas emissions and design of mitigation options: a whole farm approach based on farm management data and mechanistic models. 8th European IFSA Symposium, Clermont-Ferrand, France.

Fischer, E.M. and Schär, C., 2009. Future changes in daily summer temperature variability: driving processes and role for temperature extremes. Clim. Dynam., 33, 917–935.

Fleury, P., Dubeuf, B. and Jeannin, B., 1996. Forage management in dairy farms: a methodological approach. Agr. Syst., 52, 199–212.

Freer, M., Moore, A.D., Donnelly, J.R., 1997. GRAZPLAN: decision support systems for Australian grazing enterprises-II. The animal biology model for feed intake, production and reproduction and the GrazFeed DSS. Agr. Syst. 54, 17–126.

Gabrielle, B., Laville, P., Duval, O., Nicoullaud, B., Germon, J.C. and Hénault, C., 2006. Process-based modelling of nitrous oxide emissions from wheat-cropped soils at the subregional scale. Global Biogeochem. Cy., 20, GB4018. doi: 10.1029/2006GB002686.

Gan, J., 2004. Risk and damage of southern pine beetle outbreaks under global climate change. Forest Ecol. Manag., 191, 61-71.

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

Gibon, A. Rubinor, R., Sibbald, A.R., Sorensen, J.T., Flamant, J.C., Lhoste, P. and Revilla, R., 1996. A review of current approaches to livestock farming systems in Europe: towards a common understanding. In: Livestock farming systems: research, development, socio-economics and the land manager, Dent, McGregor, Sibbald Eds., EAAP, 79, 7–19.

Gifford, R.M., 1994. The global carbon cycle: a viewpoint on the missing sink. Aust. J. Plant Physiol., 21, 1–15.

Gilgen, A.K., Signarbieux, C., Feller, U. and Buchmann, N., 2010. Competitive advantage of *Rumex obtusifolius* L. might increase in intensively managed temperate grasslands under drier climate. Agric. Ecosyst. Environ., 135, 15–23.

Gillet, M., 1979. Les graminées fourragères. Description, fonctionnement applications à la culture de l'herbe. Ed. Gauthier-Villars, Collection "Nature et Agriculture", 306 pp.

Ginane, C., Dumont, B. and Petit, A., 2002. Short-term choices of cattle vary with relative quality and accessibility of two hays according to an energy gain maximisation hypothesis. Appl. Anim. Behav. Sci., 75, 269-279.

Giorgi, F. and Mearns, L.O., 1999. Regional climate modeling revisited. An introduction to the special issue. J. Geophys. Res., 104, 6335–6352.

Giorgi, F. and Mearns, L.O., 2002. Calculation of average, uncertainty range and reliability of regional climate changes from AOGCM simulations via the 'reliability ensemble averaging' (REA) method. J. Climate, 15, 1141–1158.

Goldson, S.L., Rowarth, J.S. and Caradus, J.R., 2005. The impact of invasive invertebrate pests in pastoral agriculture: a review. New Zeal. J. Agr. Res., 48, 401–415.

Gomas, A.L., 2008. Alternatives au maïs ensilage : freins et perspectives dans les élevages bovins laitiers du sud des Deux-Sèvres. Fourrages, 196, 490–494.

Grime, J.P., 1998. Benefits of plant diversity to ecosystems: immediate, filter and founder effects. J. Ecol., 86, 902–910.

Gross, N., 2007. Mécanismes de structuration des prairies subalpines: apport des traits fonctionnels. Thèse de doctorat de l'université J. Fourier, Grenoble I, France, 318 pp.

Grossman, M., Hartz, S.M. and Koops, W.J., 1999. Persistency of lactation yield: a novel approach. J. Dairy Sci., 82, 2192– 2197.

Guérin, G. and Bellon S., 1990. Analyse des fonctions des surfaces pastorales dans les systèmes de pâturage méditerranéens. INRA, Étud. Rech. Syst. Agraires Dév., 17, 147–158.

Hammer, G.L., Kropff, M.J., Sinclair, T.R. and Porter, J.R., 2002. Future contributions of crop modelling – from heuristics and supporting decision making to understanding genetic regulation and aiding crop improvement. Eur. J. Agron., 18, 15–32.

Hakanson, L., 1995. Optimal size of predictive models. Ecol. Model., 78, 195–204.

Hervieu, B., 2002. La multifonctionnalité : un cadre conceptuel pour une nouvelle organisation de la recherche sur les herbages et les systèmes d'élevage. Fourrages, 171, 219–226.

Hebeisen T, Lüscher A, Zanetti S, et al. 1997. Growth response of *Trifolium repens* L. and *Lolium perenne* L. as monocultures and bispecies mixture to free air CO_2 enrichment and management. Global Change Biol., 3, 149–160.

Hirooka, H., 2010. Systems approaches to beef cattle production systems using modeling and simulation. Ani. Sci. J., 81, 411–424.

Holden, N.M. and Brereton, A.J., 2002. An assessment of the potential impact of climate change on grass yield in Ireland over the next 100 years. Irish J. Agr. Food Res., 41, 213–226.

Hopkins, A. and Holz, B., 2006. Grassland for agriculture and nature conservation: production, quality and multi-functionality. Agronomy Research, 4, 3–20.

Howden, S.M., Soussana, J.F., Tubiello, F.N., Chhetri, N., Dunlop, M. and Meinke, H., 2007. Adapting agriculture to climate change. Proc Natl. Acad. Sci. U.S.A., 104, 19691–19696.

Hunt, H.W., Trlica, M.J., Redente, E.F., Moore, J.C. Detling, J.K., Kittel, T.G.F., Walter, D.E., Fowler M.C., Klein D.A. and Eliott, E.T., 1991. Simulation model for the effects of climate change on temperate grassland ecosystems. Ecol. Model., 53, 205–246.

Hutchings, N.J., Olesen, J.E., Petersen, B.M., and Berntsen, J., 2007. Modelling spatial heterogeneity in grazed grassland and its effects on nitrogen cycling and greenhouse gas emissions. Agr. Ecosyst. Environ., 121, 153–163.

Huygue, C., 2008. La multifonctionnalité des prairies en France. I les fonctions de productions. Cahiers Agricultures, 17, 427–435.

Huygue, C., 2009a. La multifonctionnalité des prairies en France. II Conciliation des fonctions de production et préservation de l'environnement. Cahiers Agricultures, 18, 7–16.

Huygue, C., 2009b. Changes in the pasture and forage crops in France, and their conditions of cultivation and utilization during the past fifty years. Fourrages, 200, 407–428.

Institut de l'Elevage, 2002. L'élevage bovin, ovin et caprin – lait et viande – au recensement agricole de 2000. Dossier économie de l'élevage, N° 318, 22 pp.

Institut de l'Elevage, 2007. La prairie, un enjeu économique et sociétal. Dossier économie de l'élevage, Hors série, spécial prairie, 40 pp.

International Food Policy Research Institute (IFPRI), 2009. Climate change impact on agriculture and costs of adaptations. Food Policy Report. (available through http://www.ifpri.org/publication)

Intergovernmental Panel on Climate Change (IPCC), 2001a. Climate change 2001: the scientific basis. Contribution of Working Group I to the Third Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change. Cambridge University Press, Cambridge, United Kingdom.

Intergovernmental Panel on Climate Change (IPCC), 2001b. Climate change 2001: impacts, adaptation, and vulnerability. Contribution of Working Group II to the Third Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change. Cambridge University Press, Cambridge, United Kingdom.

Intergovernmental Panel on Climate Change (IPCC), 2007a. Climate change 2007: the physical science basis. Contribution of Working Group I to the Fourth Assessment Report

of the Intergovernmental Panel on Climate Change. Cambridge University Press, Cambridge, United Kingdom.

Intergovernmental Panel on Climate Change (IPCC), 2007b. Climate change: impacts, adaptation and vulnerability. Contribution of Working Group II to the Fourth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change. Cambridge University Press, Cambridge, United Kingdom.

Johnson, I.R., 2008. Biophysical pasture simulation model documentation: model documentation for DairyMod, EcoMod and the SGS Pasture Model. Armidale, Australia: IMJ Consultants. (available at http://www.imj.com.au/gmdocs).

Johnson, I.R., Chapman, D.F., Snow, V.O., Eckard, R.J., Parsons, A.J., Lambert, M.G., and Cullen, B. R., 2008. DairyMod and EcoMod: biophysical pasture-simulation models for Australia and New Zealand. Aust. J. Exp. Agr., 48, 621–631.

Johnson, I.R., Lodge, G.M. and White, R.E., 2003. The Sustainable Grazing Systems Pasture Model: Description, philosophy and application to the SGS national experiment. Aust. J. Exp. Agr., 43, 711–728.

Jones, R.N., 2000. Managing uncertainty in climate change projections: issues for impact assessment. Climatic Change, 45, 403–419.

Jouany, C., Cruz, P., Duru, M., Stroia, C. and Theau, J.P., 2009. Variability of the response of a natural pasture to water and temperature stresses. Fourrages, 197, 85–88.

Jouven, M., Agabriel, J., and Baumont, R., 2008a. A model predicting the seasonal dynamics of intake and production for suckler cows and their calves fed indoors or at pasture. Animal Feed Sci. Tech. 143, 256–279.

Jouven, M. and Baumont, R., 2008b. Simulating grassland utilization in beef suckler systems to investigate the trade-offs between production and floristic diversity. Agr. Syst., 96, 260–272.

Juin, S., Brisson, N., Clastre, P. and Grand, P., 2004. Impact of global warming on the growing cycles of three forage systems in upland areas of southeastern France. Agronomie, 24, 327–337.

Jouven, M., Baumont, R., Ingrand, S., Bocquier, F., 2009. Modelling small ruminant systems in Mediterranean areas. In Pacheco, F. and Morand-Fehr, P. (eds.), Changes in sheep and goat farming systems at the beginning of the 21st century: research, tools, methods and

initiatives in favour of a sustainable development, CIHEAM-IAMZ/DRAP-Norte/FAO, Zaragoza, Spain, pp. 277–292.

Kamidi, R.E., 2005. A parametric measure of lactation persistency in dairy cattle. Livest. Prod. Sci., 96, 141–148.

Kelly, R.H., Parton, W.J., Hartman, M.D., 2000. Intra-annual and interannual variability of ecosystem processes in shortgrass steppe. Journal of Geophysical Research-Atmospheres, 105, 20093–20100.

Klumpp, K. and Soussana, J.-F., 2009. Using functional traits to predict grassland ecosystem change: a mathematical test of the response-and-effect approach. Global Change Biol., 15, 2921–2934, doi:10.1111/j.1365-2486.2009.01905.x

Knapp, A.K., Beier, C., Briske, D.D., Classen, A., Luo, Y., Reichstein, M., Smith, M.D., Smith, S.D., Bell, J.E., Fay, P.A., Heisler, J.L., Leavitt, S.W., Sherry, R., Smith, B. and Weng, E., 2008. Consequences of more extreme precipitation regimes for terrestrial ecosystems. Bioscience, 58, 811–821.

Korner, C., 2000. Biosphere responses to CO_2 enrichment. Ecol. Appl., 10, 1590–1619.

Krinner, G., Viovy, N., de Noblet-Ducoudre, N., Ogee, J., Polcher, J., Friedlingstein, P., Ciais, P., Sitch, S. and Prentice, I.C., 2005. A dynamic global vegetation model for studies of the coupled atmosphere-biosphere system. Global Biogeochem. Cy., 19, GB1015.

Landais, E., 1987. Recherches sur les systèmes d'élevage: questions et perspectives. Document de travail, INRA Département de recherches sur les Systèmes Agraires et le Développement, INRA publications, Toulouse, France, 75 pp.

Lavorel, S. and Garnier, E., 2002. Predicting changes in community composition and ecosystem functioning from plant traits: revisiting the Holy Grail. Function. Ecol., 16, 545–556.

Lazzarotto, P., Calanca, P. and Fuhrer, J. 2009. Dynamics of grass–clover mixtures. An analysis of the response to management with the productive grassland simulator (PROGRASS). Ecol. Model., 220, 703–724.

Lazzarotto, P., Calanca, P., Semenov, M. and Fuhrer, J., 2010. Transient responses to increasing CO_2 and climate change in an unfertilized grass-clover sward. Climate Res., 41, 221–232.

Le Gall., A., Pflimlin, A., Dollé, J.B., Beguin, E. and Manneville, V., 2009. Nouveaux compromis techniques pour concilier les impératifs d'efficacité économique et environnementale en élevage herbivore. Fourrages, 198, 131–152.

Lemaire, G., 1987. Cinétique de croissance d'un peuplement de fétuque élevée pendant l'hiver et le printemps : effets des facteurs climatiques. Thèse de doctorat d'état, Université de Caen, France, 96 pp.

Lemaire, G. and Denoix, A., 1987. Croissance estivale en matière sèche de peuplements de fétuque élevée (*Festuca arundinacea* Schreb.) et de dactyle (*Dactylis glomerata* L.) dans l'Ouest de la France. I. Etude en conditions de nutrition azotée et d'alimentation hydrique non limitantes. Agronomie, 7, 373–380.

Lemaire G. and Pflimlin, A., 2007. Past and future periods of drought: what are their effects on the forage systems and the possible adaptations? Fourrages, 190, 163–180.

Lemaire, G., Wilkins, R., and Hodgson, J., 2005. Challenges for grassland science: managing research priorities. Agr. Ecosyst. Environ., 108, 99–108.

Leuning, R., 1995. A critical appraisal of a combined stomatal photosynthesis model for C_3 plants. Plant Cell Environ. 18, 339–355.

Li, C., 2000. Modelling trace gas emissions from agricultural ecosystems. Nutrient Cycling in Agroecosystems, 58, 259–276.

Li, C., Frolking, S. and Frolking, T.A., 1992. A model of nitrous oxide evolution from soil driven by rainfall events.1. Model structure and sensitivity. Journal of Geophysical Research-Atmospheres, 97, 9759–9776.

Lobell, D.B., Burke, M.B., Tebaldi, C., Mastrandrea, M.D., Falcon, W.P. and Naylor, R.L., 2008. Prioritizing climate change adaptation needs for food security in 2030. Science, 319, 607–610.

Loiseau, P., Louault and l'Homme, G., 1998. Gestion des écosystèmes pâturés en situations extensives : apport de l'écologie fonctionnelle et perspectives de recherches appliquées en moyenne montagne humide. Ann. Zootech., 47, 395–406.

Loiseau, P. and Soussana, F., 2000. Effects of elevated CO_2, temperature and N fertilization on nitrogen fluxes in a temperate grassland ecosystem. Global Change Biol., 6, 953–965.

Long, SP., 1991. Modification of the response of photosynthetic productivity to rising temperature by atmospheric CO_2 concentrations: has its importance been underestimated? Plant Cell Environ., 14, 729–739.

Lorgeou, J., Pelletier, P. and Battegay, S., 2007. Adaptations to drought by adequate management practices of pastures and of maize. Fourrages, 190, 207–222.

Lucero, D.W., Grieu, P. and Guckert, A., 1999. Effects of water deficit and plant interaction on morphological growth parameters and yield of white clover (*Trifolium repens* L.) and ryegrass (*Lolium perenne* L.) mixtures. Eur. J. Agron., 11, 167–177.

Lüscher, A., Hendrey, G.R. and Nösberger, J., 1998. Long-term responsiveness to free-air CO_2 enrichment of functional types, species and genotypes of plants from fertile permanent grassland. Oecologia, 113, 37–45.

Maire, V., 2009. From functional traits of grasses to the functioning of grassland ecosystem: a mechanistic modelling approach. Thesis, Université Blaise Pascal Montferrand 2, Clermont-Ferrand.

Martel, G., Dourmad, J.Y. and Dedieu, B., 2008. Do labour productivity and preferences about work load distribution affect reproduction management and performance in pig farms? Livest. Sci., 118, 96–117.

Martin, G., Duru, M., Martin-Clouaire, R., Rellier, J.P., Theau, J.P., Thérond, O., Hossard, L., 2008. Towards a simulation-based study of grassland and animal diversity management in livestock farming systems. Proceedings of the International Congress on Environmental Modelling and Software (iEMSs): Integrating Sciences and Information Technology for Environmental Assessment and Decision Making Integrating Sciences and Information Technology for Environmental Assessment and Decision Making, Barcelona, Spain, 783–791. (available through: http://www.iemss.org/iemss2008)

Martin, G., 2009. Analyse et conception de systèmes fourrages flexibles par modélisation systémique et simulation dynamique. Thèse de doctorat de l'université de Toulouse. Ecole doctoral SEVAB, Toulouse, France, 179 pp.

Martin, G., Hossard, L., Theau, J.P., Therond, O., Josien, E., Cruz, P., Rellier, J.P., Martin-Clouaire, R. and Duru, M., 2009. Characterizing potential flexibility in grassland use. Application to the French Aubrac area. Agron. Sustain. Dev., 29, 381–389.

Martin, G., Theau, J.-P., Therond, O., Magne, M.-A., Martin-Clouaire, R. and Duru, M., 2010. Combining plot-scale indicators and farm-scale simulation to support the design of novel grassland-based beef systems. In: Ika Darnhofer and Michaela Grötzer (Eds.), Proceedings of the 9th European IFSA Symposium, Vienna, Austria, 360–370.

Matthews, K.B., Sibbald, A.R. and Craw, S., 1999. Implementation of a spatial decision support system for rural land use planning: integrating GIS and environmental models with search and optimisation algorithms. Comput. Electron. Agr., 23, 9–26.

Matthews, K.B., Wright, I.A., Buchan, K., Davies, D.A. and Schwarz, G. 2006. Assessing the options for upland livestock systems under CAP reform: developing and applying a livestock systems model within a whole-farm systems analysis. Agr. Syst., 90, 32–61.

Mazzetto, F. and Bonera, R., 2009. MEACROS: a tool for multi-criteria evaluation of alternative cropping systems. Eur. J. Agron., 18, 379–387.

McCall, D.G. and Bishop-Hurley, G.J., 2003. A pasture growth model for use in a whole-farm dairy production model. Agr. Syst., 76, 1183–1205.

Mohtar, R.H., Buckmaster, D.R. and Fales, S.L., 1997. A grazing simulation model: GRASIM .A. Model development. Transactions of the ASAE, 40, 1483–1493.

Mohtar RH, Zhai T, Chen XW, 2000. A world wide web-based grazing simulation model (GRASIM). Comput. Electron. Agr., 29, 243–250.

Moore, A.D., Donnelly, J.R. and Freer, M., 1997. GRAZPLAN: Decision Support Systems for Australian Grazing Enterprises. III. Pasture Growth and Soil Moisture Submodels, and the GrassGro DSS. Agr. Syst., 55, 535–582.

Monteith, J.L., 1965. Evaporation and environment. In: Fogg G. (Editor), The state and movement of water in living organisms. Symposia of the Society for Experimental Biology, 19, Cambridge University Press, Cambridge, 205–236.

Moreau, J.C., Delaby, L., Duru, M. and Guérin, G., 2010. Advices given about the forage system : evolutions and conceptions concerning the steps to be taken and the tools to be used. Fourrages, 200, 565–586.

Morgan, J.A., Pataki, D.E., Körner, C, Clark, H., Del Grosso, S.J., Grünzweig, J.M., Knapp, A.K., Mosier, A.R., Newton, P.C.D., Niklaus, P.A., Nippert, J.B., Nowak, R.S., Parton, W.J., Polley, H.W. and Shaw, M.R., 2004. Water relations in grassland and desert ecosystems exposed to elevated atmospheric CO_2. Oecologia, 140, 11–25.

Moriondo, M. and Bindi, M., 2006. Comparison of temperatures simulated by GCMs, RCMs and statistical downscaling: potential applications in studies of future crop development. Climate Res., 30, 149–160.

Mostert, B.E., Theron, H.E. and Kanfer, F.H.J., 2003. Derivation of standard lactation curves for South African dairy cows. S. Afr. J. Anim. Sci., 33, 70– 77.

Nakićenović, N. 2000. Greenhouse gas emissions scenarios. Technological Forecasting and Social Change, 65, 149–166.

Nelson, G.C., Rosegrant, M.W., Koo, J., Robertson, R., Sulser, T., Zhu, T., Ringler, C., Msangi, S., Palazzo, A., Batka, M., Magalhaes, M., Valmonte-Santos, R., Ewing, M. and Lee, D., 2009. Climate change: impact on agriculture and costs of adaptation. International Food Policy Research Institute, Washington, D.C., USA, 19 pp.

Ngo-Duc, T., Laval, K., Polcher, J., Lombard, A. and Cazenave, A., 2007. Effects of land water storage on global mean sea level over the past half century. Geophys. Res. Lett., 32, L09704.

Normand, 2006. Caractérisation du troupeau allaitant. Institut de l'élevage, Département Technique d'Elevage et Qualité, Compte-rendu, Paris, France, 62 pp.

Norton, M.R., Lelièvre, F., Fukai, S. and Volaire, F., 2008. Measurement of summer dormancy in temperate perennial pasture grasses. Aust. J. Agr. Res., 59, 498–509.

Norton, M.R., Lelièvre, F., Volaire, F. and Fukai S., 2009. Identification and measurement of summer dormancy in temperate perennial grasses. Crop Sci., 49, 2347–2352.

Nowak, R.S., Ellsworth, D.S. and Smith, S.D., 2004. Functional responses of plants to elevated atmospheric CO_2: do photosynthetic and productivity data from FACE experiments support early predictions? New Phytol., 162, 253–280.

Olesen, J.E., Carter, T.R., Díaz-Ambrona, C.H. Fronzek, S., Heidmann, T., Hickler, T., Holt, T., Minguez, M.I., Morales, P., Palutikof, J., Quemada, M., Ruiz-Ramos, M., Rubæk, G., Sau, F., Smith, B. and Sykes, M., 2007. Uncertainties in projected impacts of climate change on European agriculture and terrestrial ecosystems based on scenarios from regional climate models. Climatic Change, 81, 123–143.

Olesen, J.E., Schelde, K.,Weiske, A.,Weisbjerg,M.R., Asman,W.A.H. and Djurhuus, J., 2006. Modelling greenhouse gas emissions from European conventional and organic dairy farms. Agric. Ecosyst. Environ., 112, 207–220.

Olori, V.E., Brotherstone, S., Hill, W.G. and McGuirk, B.J., 1999. Fit of standard models of the lactation curve to weekly records of milk production of cows in a single herd. Livest. Prod. Sci., 58, 55– 63.

Orlandini, S., Nejedlik, P., Eitzinger, J., Alexandrov, V., Toulios, L., Calanca, P., Trnka, M. and Olesen, JE. 2008. Impacts of climate change and variability on european agriculture. Results of inventory analysis in COST 734 countries. Trends and Directions in Climate Research 1146, 338–353.

Ostle, N.J., Smith, P., Fisher, R., Woodward, F.I, Fisher, J.B., Smith, J.U., Galbraith, D., Levy, P., Meir, P., McNamara, N.P. and Bardgett R.D., 2009. Integrating plant–soil interactions into global carbon cycle models. J. Ecol., 97, 851–863.

Paeth, H., Capo-Chichi, A. and Endlicher, W., 2008. Climate change and food security in tropical West Africa: a dynamic-statistical modelling approach. Erdkunde, 62, 101–115.

Pagé, C., Déqué, M. and Terray L., 2010. Comment produire un scénario de changement climatique? Colloque de clôture du projet CLIMATOR, Versailles, France.

Parey, S., 2008. Extremely high temperatures in France at the end of the century. Clim. Dynam., 30, 99–112.

Parry, M.L., Arnell, N.W., McMichael, A.J., Nicholls, R.J., Martens, P., Kovats, R.S., Livermore, M.T.J., Rosenzweig, C., Iglesias, A. and Fischer, G. 2001. Millions at risk: defining critical climate change threats and targets. Global Environ. Chang., 11, 181–183.

Parry, M., Rosenzweig, C. and Livermore, M., 2005. Climate change and risk global food supply and hunger. Philos. T. R. Soc. B, 360, 2125–2138.

Parton, W.J., Hartman, M.D., Ojima, D.S. and Schimel, D.S., 1998. DAYCENT and its land surface sub-model: description and testing. Global Planet. Change, 19, 35–48.

Parton, W.J., Morgan, J.A., Wang, G.M. and Del Grosso, S., 2007. Projected ecosystem impact of the Prairie Heating and CO_2 Enrichment experiment. New Phytol., 174, 823–834.

Parton, W.J., Schimel, D.S., Cole, C.V. and Ojima, D.S., 1987. Analysis of factors controlling soil organic matter levels in Great Plains grasslands. Soil Sci. Soc. Am. J., 51, 1173–1179.

Parton, W.J., Scurlock, J.M.O., Ojima, D.S., Schimel, D.S. and Hall, D.O., 1995. Impact of climate change on grassland production and soil carbon worldwide. Global Change Biol., 1, 13–22.

Parton, W.J., Stewart, J.W.B. and Cole, C.V., 1988. Dynamics of C, N, P, and S in grassland soils: a model. Biogeochemistry, 5, 109–131.

Paustian, K., Six, J., Elliott E.T. and Hunt H.W., 2000. Management options for reducing CO_2 emissions from agricultural soils. Biogeochem., 48, 147–163.

Perochon, L., Coulon, J.B. and Lescourret, F., 1996. Modelling lactation curves of dairy cattle with emphasis on individual variability. Anim. Sci., 63, 189–200.

Peyraud, J.L., Le Gall, A., Delaby, L., Faverdin, P., Brunschwig, P. and Caillaud, D., 2009. What will be tomorrow the forage systems and the types of dairy cow breeds. Fourrages, 197, 47–70.

Piao, S.L., Friedlingstein, P., Ciais, P., Viovy, N. and Demarty, J., 2007. Growing season extension and its impact on terrestrial carbon cycle in the Northern Hemisphere over the past 2 decades. Global Biogeochemical Cy., 21, GB3018.

Pinarès-Patino, C.S., Baumont, R. and Martin, C., 2003. Methane emissions by Charolais cows grazing a monospecific pasture of timothy at four stages of maturity. Can. J. Anim. Sci., 83, 769–777.

Pinay, G., Barbera, P., Carreras-Palou, A., Fromin, N., Sonié, L., Couteaux, M.M., Roy, J., Philippot, L. and Lensi, R. 2007. Impact of atmospheric CO_2 and plant life forms on soil microbial activities. Soil Biol. Biochem., 39, 33–42.

Poorter, H., 1998. Do slow-growing and nutrient-stresses plants respond relatively strongly to elevated CO_2? Global Change Biol., 4, 693–697.

Pottier, E., Delaby, L. and Agabriel, J., 2007. Adaptations of the management of cattle herds and of sheep flocks to the risk of drought. Fourrages, 191, 267–284.

Prentice, I.C., M. Heimann, and S. Sitch. 2000. The carbon balance of the terrestrial biosphere: Ecosystem models and atmospheric observations. Ecol. Appl., 10, 1553–1573.

Press, W.H., Teukolsky, S.A., Vetterling, W. T., and Flannery, B. P., 1992. Downhill simplex method in multidimensions. In: Numerical Recipes in Fortran 77, Cambridge University Press, Second edition, 402–413, 994 pp.

Protin, P.-V., Corre-Hellou, G., Naudin, C. and Trochard, R., 2009. Effect of fertilisation practices on the productivity of pastures and of mixtures of cereals and high-protein crops and on the quality of forage. Fourrages, 198, 131–152.

Reilly, J., Tubiello, F.N., McCarl, B. and Melillo, J. 2001. Climate change and agriculture in the United States. In: Melillo J, Janetos G, Karl T. (Eds.), Climate change impacts on the United States. Foundation, United States Global Change Research Program. Cambridge University Press, Cambridge, United Kingdom, 618 pp.

RICA (Réseau d'Information Comptable Agricole), 2003. Situation financière et disparités des résultats économiques des exploitations, Commissions des Comptes de la Nation, session du 17/12/04 ; CCAN/04/024, 12pp.

Ricklefs, R.E. and Miller, G.L., 2005. Ecologie. De Boeck Université Ed., Bruxelles, 821 p.

Riedo, M., Grub, A., Rosset, M. and Fuhrer, J., 1998. A pasture simulation model for dry matter production and fluxes of carbon, nitrogen, water and energy. Ecol. Model., 105, 41–183.

Riedo, M., Gyalistras, D., Fischlin, A. and Fuhrer, J., 1999. Using an ecosystem model linked to GCM-derived local weather scenarios to analyse effects of climate change and elevated CO_2 on dry matter production and partitioning, and water use in temperate managed grasslands. Global change biology, 5, 213–223.

Riedo, M., Gyalistras, D. and Fuhrer, J., 2000. Net primary production and carbon stocks in differently managed grasslands: simulation of site-specific sensitivity to an increase in atmospheric CO_2 and to climate change. Ecol. Model., 134, 207–227.

Riedo, M., Gyalistras, D. and Fuhrer, J., 2001. Pasture responses to elevated temperature and doubled CO_2 concentration: assessing the spatial pattern across an alpine landscape. Climate Research, 17, 19–31.

Riedo, M., Milford, C., Schmid, M. and Sutton, M.A., 2002. Coupling soil-plant-atmosphere exchange of ammonia with ecosystem functioning in grasslands. Ecol. Model., 158, 83–110.

Rivington, M., Matthews, K.B., Bellocchi, G., Buchan, K., Stöckle, C.O. and M. Donatelli, 2007. An integrated assessment approach to conduct analyses of climate change impacts on whole-farm systems. Environ. Modell. Softw., 22, 202–210.

Rosnay (de), J., 1975. Le Macroscope : vers une vision globale. Ed. du Seuil, Paris, 295 pp.

Rosenzweig, C. and Parry, M.L., 1994. Potential impact of climate change on world food supply. Nature, 367, 133–138.

Rotz, C.A., Buckmaster, D.R., Mertens, D.R. and Black, J.R., 1989. DAFOSYM: a dairy forage system model for evaluating alternatives in forage conservation. J. Dairy Science, 72, 3050–3063.

Rotz, C.A., Corson, M.S. and Coiner, C.U., 2007. Integrated Farm System Model, Reference Manual. (available at : http://ars.usda.gov/naa/pswmru)

Rotz, C.A., Mertens, D.R., Buckmaster, D.R., Allen, M.S. and Harrison, J.H., 1999. A dairy herd model for use in whole farm simulations. J. Dairy Science, 82, 2826–2840.

Ruget F., Moreau, J.-C., Ferrand, M., Poisson S., Gate, P., Lacroix, B., Lorgeou, J., Cloppet E. and Souverain, F., 2010. Describing the possible climate changes in France and some examples of their effects on main crops used in livestock systems. Adv. Sci. Res., 4, 99–104. Available at: http://www.adv-sci-res.net/4/99/2010/asr-4-99-2010.pdf

Ruget, F., Novak S. and Granger, S., 2006. Use of the ISOP system, based on STICS model for the assessment of forage production. Adaptation to grassland and spatialized application. Fourrages, 186, 241–256.

Sadok, W., Angevin, F., Bergez, J.E, Bockstaller, C., Colomb, B., Guichard, L., Reau, R., Messean, A. and Dore, T., 2009. MASC: a qualitative multi-attribute decision model for ex ante assessment of the sustainability of cropping systems. Agron. Sustain. Dev. 29, 447–461.

Saggar, S., Giltrap, D.L., Li, C. and Tate, K.R, 2007. Modelling nitrous oxide emissions from grazed grasslands in New Zealand. Agr. Ecosyst. Environ., 119, 205–216.

Sala, O.E., Chapin, F.S., Armesto, J.J., Berlow, E., Bloomfield, J., Dirzo, R., Huber-Sanwald, E., Huenneke, L.F., Jackson, R.B., Kinzig, A., Leemans, R., Lodge, D.M., Mooney, H.A., Oesterheld, M., Poff, N.L., Sykes, M.T., Walker, B.H., Walker, M. and Wall, D.H., 2000. Biodiversity – global biodiversity scenarios for the year 2100. Science, 287, 1770–1774.

Satger, S., F. Ruget, F. Volaire, N. Brisson and F. Lelievre. 2008. A model to simulate tiller dynamics of perennial forage grasses under severe Mediterranean drought. Options Médit., 70, 269–274.

Sauvant, D. and Martin, O., 2010. Robustesse, rusticité, flexibilité, plasticité…, les nouveaux critères de qualité des animaux et des systèmes d'élevage: définitions systémiques er biologique des différents concepts. INRA. Prod. Anim., 23, 5–10.

Scherm, H., 2004. Climate change: can we predict the impacts on plant pathology and pest management? Can. J. Plant Pathol., 26, 267–273.

Schils, R.L.M., De Haan, M.H.A., Hemmer, J.G.A., van den Pol-van Dasselaar, A., de Boer, J.A., Evers, A.G., Holshof, G., van Middelkoop, J.C. and Zom, R.L.G., 2007a. DairyWise, a whole-farm dairy model. J. Dairy Sci., 90. doi:10.3168/jds.2006-842.

Schils, R.L.M., Olesen, J.E., Del Prado, A. and Soussana J.-F., 2007b. A review of farm level modelling approaches for mitigating greenhouse gas emissions from ruminant livestock systems. Livestock Science, 112, 240–251.

Schlenker, W. and Roberts, MJ., 2009. Nonlinear temperature effects indicate severe damages to US crop yields under climate change. Proc Natl. Acad. Sci. U.S.A., 106, 15594–15598.

Schmid, M., Neftel, A., Riedo, M., and Fuhrer, J., 2001. Process-based modelling of nitrous oxide emissions from different nitrogen sources in mown grassland. Nutr. Cycl. Agroecosys., 60, 177–187.

Schneider, M.K., Lüscher, A., Richter, M., Aeschlimann, U., Hartwig, U.A., Blum, H., Frossard, E. and Nösberger, J., 2004. Ten years of free-air CO_2 enrichment altered the mobilization of N from soil in *Lolium perenne* L. swards. Global Change Biol., 10, 1377–1388.

Schulze, R., 2000. Transcending scales of space and time in impact studies of climate and climate change on agrohydrological responses. Agric. Ecosyst. Environ., 82, 185–212.

Shuttleworth, W.J. and Wallace, J.S., 1985. Evaporation from sparse crops-an energy combination theory. Q. J. R. Meteorol. Soc., 111, 839–855.

Schvartz, C., Muller, J.C. and Decroux, J., 2005. Guide de la fertilisation raisonnée. Ed. France Agricole, Paris, France, 412 pp.

Sébillote, M. and Soler, L.G., 1990. Les processus de décision des agriculteurs. Première partie : Acquis et questions vives. In Brossier, J., Vissac, B. and Lemoigne, J. L. (Eds.), Modélisation systémique et systèmes agraires. Décision et organisation. INRA SAD, Versailles, France, 88–102.

Seguin, B., 2007. Le réchauffement climatique et ses conséquences pour la viticulture. Proceedings of the "Global warming, which potential impacts on the vineyards?" Congress, Dijon, France, 1–9.

Serraj, R., Sinclair, T.R. and Purcell, L.C., 1999. Symbiotic N_2 fixation response to drought. J. Exp. Bot., 50, 143–155.

Seuret J.M., Le Cœur, P., Dequin, A., Guillois, F. and Roger, P., 2004. Outil de description de l'alimentation d'un troupeau laitier au pâturage suivant la surface allouée par vache et la zone climatique. Rencontres Recherche Ruminants, 11, 304.

Shaffer, M.J., Bartling, P.N.S. and McMaster, G.S., 2004. GPFARM modeling of corn yield and residual soil nitrate- N. Comput. Electronics Agr., 43, 87–107.

Sitch, S., Smith, B., Prentice, I.C., Arneth, A., Bondeau, A., Cramer, W., Kaplan, J.O., Levis S., Lucht, W., Sykes, M.T., Thonicke, K. and Venevsky, S., 2003. Evaluation of ecosystem dynamics, plant geography and terrestrial carbon cycling in the LPJ dynamic global vegetation model. Global Change Biol., 9, 161–185.

Søegaard, K., 1993. Nutritive value of white clover. White clover in Europe: State of the art REUR Technical Series 29 Food and Agriculture Organization of the United ATIONS, 1–2. (available at : http://www.fao.org/docrep/v2350e/v2350e03.htm)

Soussana, J.-F., Loiseau, P., Vuichard, N., Ceschia, E., Balesdent, J., Chevallier, T. and Arrouays, D., 2004. Carbon cycling and sequestration opportunities in temperate grasslands. Soil Use and Manage., 20, 219–230.

Soussana, J.-F., Graux, A.-I. and Tubiello, F.N., 2010. Improving the use of modelling for projections of climate change impacts on crops and pastures. J. Exp. Bot., 61, 2217–2228.

Soussana, J.-F. and Hartwig, UA. 1996. The effects of elevated CO_2 on symbiotic N_2 fixation: a link between the carbon and nitrogen cycles in grassland ecosystems. Plant Soil, 187, 321–332.

Soussana, J.-F. and Lemaire, G., 2007. Impacts du changement climatique sur la prairie et adaptations possibles, In: La forêt et les milieux naturels face aux changements climatiques-ONF. Rendez-vous techniques, hors-série n°3, 27-33. (available at : http://www.onf.fr/lire_voir_ecouter/@@display_media.html?oid=IN000000093f)

Soussana, J.-F. and Lüscher, A., 2007. Temperate grasslands and global atmospheric change: a review. Grass Forage Sci., 62, 127–134.

Soussana, J.-F. and Oliveira Machado, A., 2000. Modelling the dynamics of temperate grasses and legumes in cut mixtures. In: Lemaire G, Hodgson JG, Moraes A, Nabinger C, Carvalho F, eds. Grassland ecophysiology and grazing ecology. Curitiba, Parana, Brazil: CABI Publishing, 169–190.

Soussana J.-F and Tallec, T., 2009. Can we understand and predict the regulation of biological N_2 fixation in grassland ecosystems? Nutr. Cycl. Agroecosyst., in press, DOI 10.1007/s10705-009-9335-y.

Soussana, J.F., Teyssonneyre, F., Picon-Cochard, C. and Dawson, L., 2005. A trade-off between nitrogen uptake and use increases responsiveness to elevated CO_2 in infrequently cut mixed C3 grasses. New Phytol., 166, 217–230.

Sparling, G., Parfitt, R.L., Hewitt, A.E. and Schipper, L.A., 2003. Ecological Risk Assessment. Three approaches to define desired soil organic matter contents. J. Environ. Qual., 32, 7 pp.

Stacey, D.A. and Fellows, M.D.E., 2002. Influence of elevated CO_2 on interspecific interactions at higher trophic levels. Global Change Biol., 8, 668–678.

Steffen, W., Sanderson, R.A., Tyson, P.D., Jäger, J., Matson, P.A., Moore III, B., Oldfield, F., Richardson, K., Schellnhuber, H.-J., Turner, B.L. and Wasson, R.J., 2004. Global change and Earth system. A planet under pressure. The IGBP series, Springer-Verlag Berlin Heidelberg New York Ed., 332 pp.

Stehfest, E. and Muller C., 2004. Simulation of N_2O emissions from a urine-affected pasture in New Zealand with the ecosystem model DayCent. J Journal of Geophysical Research-Atmospheres, 109, D03109.

Stöcklin, J., Schweizer, K. and Körner, C., 1998. Effects of elevated CO_2 and phosphorus addition on productivity and community composition of intact monoliths from calcareous grassland. Oecologia, 116, 50–56.

Teyssonneyre, F., Picon-Cochard, C. and Soussana, J.-F., 2002. How can we predict the effects of elevated CO_2 on the balance between perennial C3 grass species competing for light? New Phytol., 154, 53–64.

Thornley J.H.M., 1998. Grassland dynamics: an ecosystem simulation model. CAB International, Wallingford, United Kingdom, p 241.

Thornley, J.H.M., 2001a. Modelling grassland ecosystems. Proceedings of the XIX International Grassland Congress, in: Mattos W.R.S., da Silva S.C. (Eds.), Sao Paulo, Brazil, 1029–1035.

Thornley, J.H.M., 2001b. Simulating grass-legume dynamics: a phenomenological submodel. Ann. Bot., 88, 905–913.

Thornley, J.H.M. and Cannell, M.G.R., 1997. Temperate grassland responses to climate change: An analysis using the Hurley pasture model. Ann. Bot., 80, 205–221.

Thornley, J.H.M. and Cannell, M.G.R., 1992. Nitrogen relations in a forest plantation-soil organic matter ecosystem model. Ann. Bot., 70, 137–151.

Thornley, J.H.M. and Cannell, M.G.R., 2000. Dynamics of mineral N availability in grassland ecosystems under increased [CO_2]: hypotheses evaluated using the Hurley Pasture Model. Plant Soil, 224, 153–170.

Thornley, J.H.M. and Verberne, E.L.J., 1989. A model of nitrogen flows in grassland. Plant, Cell Environ. 12, 863–886.

Thornton, P.K., van de Steeg, J., Notenbaert, A. and Herrero, M., 2009. The impacts of climate change on livestock and livestock systems in developing countries: A review of what we know and what we need to know. Agr. Syst., 101, 113–127.

Tubiello, F.N. and Fischer, G., 2007. Reducing climate change impacts on agriculture: global and regional effects of mitigation, 2000–2080. Technological Forecasting and Social Change, 74, 1030–1056.

Tubiello, F.N., Soussana, J.-F. and Howden, M.S., 2007. Crop and pasture response to climate change. Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A., 104, 19686–19690.

van Ittersum, M.K., Leffelaar, P.A., van Keulen, H., Kropff, M.J., Bastiaans, L. and Goudriaan, J., 2003. On approaches and applications of the Wageningen crop models. Conference Information: 2nd International Symposium on Modeling Cropping Systems, Florence, Italy. Eur. J. Agron., 18, 201–234.

Vellinga T. and Hoving, I., 2010. Maize silage for dairy cows: mitigation of methane emissions can be offset by land use change. Nutrient Cycling in Agroecosystems (14 October 2010), 1-14.Volaire, F., 2002. Drought survival, summer dormancy and dehydrin accumulation in contrasting cultivars of *Dactylis glomerata*. Physiol. Plantarum, 116, 42–52.

Veysset, P., Bebin, D. and Lherm, M., 2007. Effect of the 2003 drought on the technical and economic results of a Charolais suckling-cattle farm. Fourrages, 191, 311–322.

Vile, D., Shipley, B. and Garnier, E., 2006. A structural equation model to integrate changes in functional strategies during old-field succession. Ecology, 87, 504–517.

Volaire F., 2002. Drought survival, summer dormancy and dehydrin accumulation in contrasting cultivars of *Dactylis glomerata*. Physiol. Plantarum, 116, 42–51.

Volk, M., Niklaus, P.A. and Körner, C., 2000. Soil moisture effects determine CO_2 responses of grassland species. Oecologia, 125, 380–388.

Von Caemmerer, S., Farquhar, G. and Berry, J., 2009. Biochemical model of C3 photosynthesis. Advances in Photosynthesis and Respiration, 29, 209–230.

Vuichard, N., 2005. Modélisation des flux de gaz à effet de serre des prairies européennes. Thèse de doctorat de l'Université PARIS VI, Paris, France, 295 pp.

Vuichard, N., Ciais, P., Viovy, N., Calanca, P. and Soussana, J.-F., 2007a. Estimating the greenhouse gas fluxes of European grasslands with a process-based model: 2. Simulations at the continental level. Global Biogeochem. Cy., 21, GB1005,1-GB1005.13.

Vuichard, N., Soussana, J.-F., Ciais, P., Viovy, N., Ammann, C., Calanca, P., Clifton-Brown, J., Fuhrer, J., Jones, M. and Martin, C., 2007b. Estimating the greenhouse gas fluxes of European grasslands with a process-based model: 1. Model evaluation from in situ measurements. Global Biogeochem. Cy., 21, GB1004,1-GB1004.14.

Wang, J.J., Jing, Y.Y., Zhang, C.F. and Zhao, J.H., 2009. Review on multi-criteria decision analysis aid in sustainable energy decision-making. Renew. Sust. Energ. Rev., 13, 2263–2278.

Wang, Y., Guangsheng, Z. and Yonghe W., 2007. Modeling responses of the meadow steppe dominated by *Leymus chinensis* to climate change. Climatic Change, 82, 437–452.

Wastney, M.E., Palliser, C.C., Lile, J.A., Macdonald, K.A., Penno, J.W. and Bright, K.P., 2002. A whole farm model applied to a dairy system. Proceedings of New Zealand Society of Animal Production, 62, 120–123.

Williams, A.L., Wills, K.E., Janes, J.K., Schoor, J.K.V., Newton, P.C.D., and Hovenden, M.J., 2007. Warming and free-air CO_2 enrichment alter demographics in four co-occurring grassland species. New Phytol., 176, 365–374.

Zahran, H.H., 1999. Rhizobium-legume symbiosis and nitrogen fixation under severe conditions and in an arid climate. Microbiol Mol. Biol. R., 63, 968–989.

Zanetti, S., Hartwig, U.A., van Kessel, C., Lüscher, A., Hebeisen, T., Frehner, M., Fischer, B.U., Hendrey, G.R., Blum, H. and Nösberger, J., 1997. Does nitrogen nutrition restrict the CO_2 response of fertile grassland lacking legumes? Oecologia, 112, 17–25.

Zvereva, E.L. and Kozlov, M.V., 2006. Consequences of simultaneous elevation of carbon dioxide and temperature for plant–herbivore interactions: a meta-analysis. Global Change Biol., 12, 27–41.

ANNEXES

Annexes du chapitre 5

L'annexe D fournit un complément de distributions de probabilités d'excédence pour, d'une part, les climats types identifiés dans le chapitre 5 et illustrés sur la base des prairies permanentes gérées extensivement (système PE) et des monocultures de Ray-grass anglais intensivement exploitées et irriguées (système SI) sur sol profond (Figure D.1) et, d'autre part, pour une projection régionale du modèle ARPEGE forcé par le scénario d'émission A2 et régionalisé à l'aide de la méthode des corrections variables en deux sites contrastés : Avignon et Mirecourt (Figure D.2).

Des histogrammes sont également fournis qui résument les probabilités de dépasser des seuils relatifs ou absolus, la significativité associée ainsi que l'échelle de vraisemblance (sur le modèle de l'échelle IPCC).

L'annexe E fournit des corrélations établies, d'une part, entre la productivité primaire brute et le drainage (Fig. E.1) et d'autre part, entre différentes variables d'intérêt et les gradients d'aridité et d'enrichissement en CO_2 étudiés (Fig. E.2).

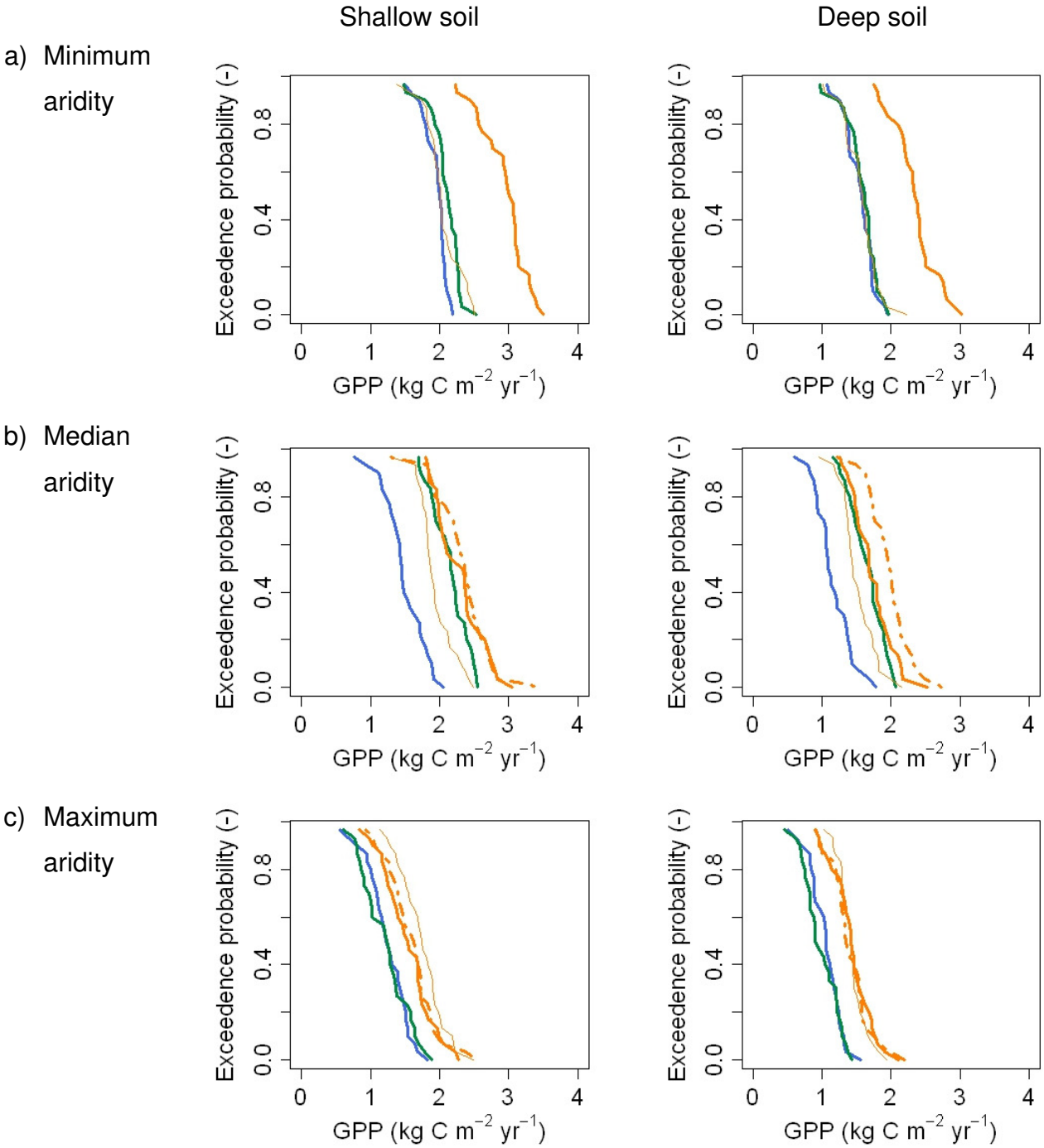
Annexes du chapitre 5

Appendix D. Exceedence probability distribution functions

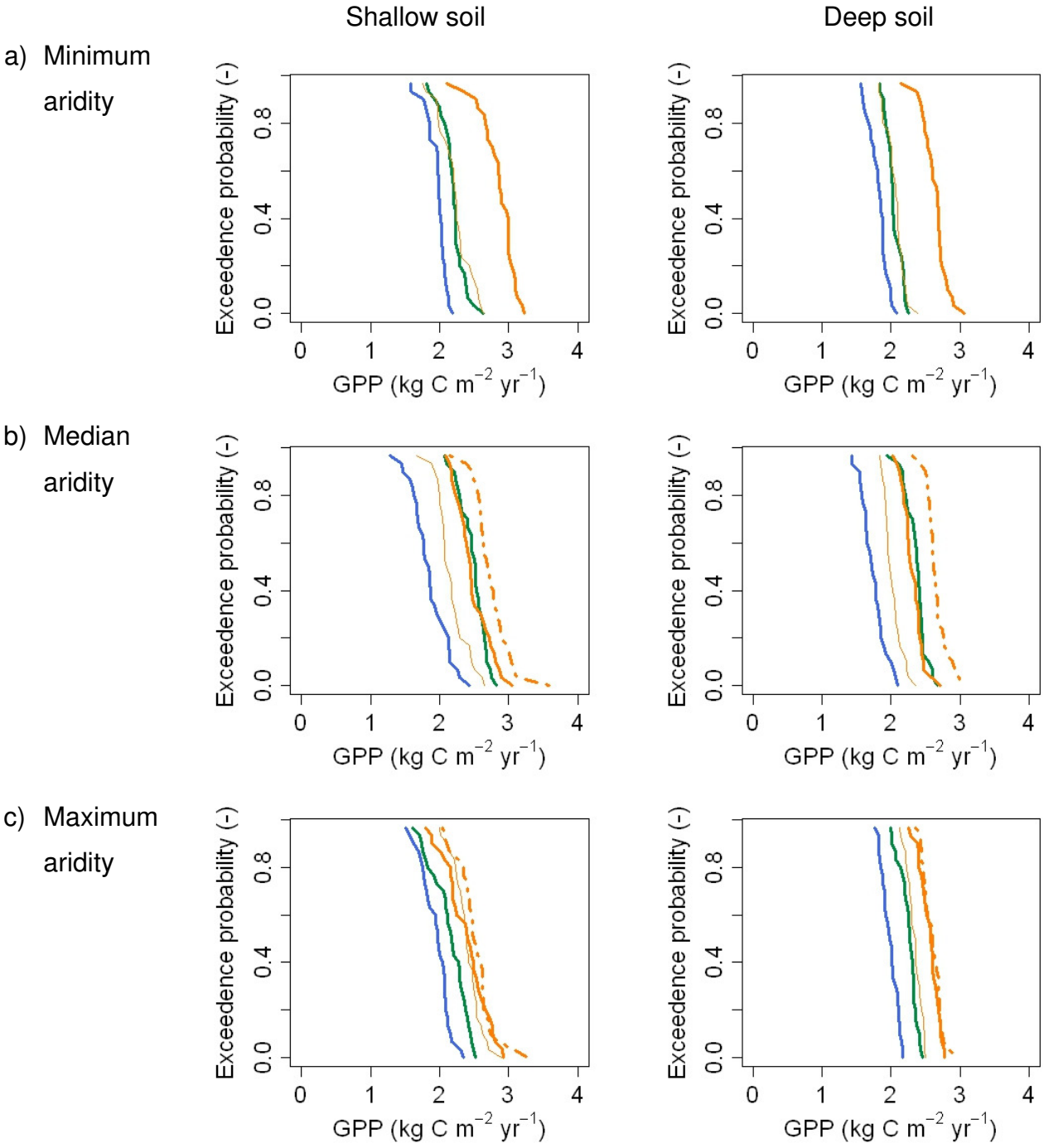
Results 1: Exceedence probability distribution for the identified “climate types”. Distributions are displayed according the levels of aridity and CO_2 enrichment, and to the different time horizons.

A. GPP

PE system



SI system


Shallow soil
Deep soil
a) Minimum aridity
b) Median aridity
c) Maximum aridity
Exceedence probability (-)
0.0
0.4
0.8
0
1
2
3
4
GPP (kg C m^{-2} yr^{-1})

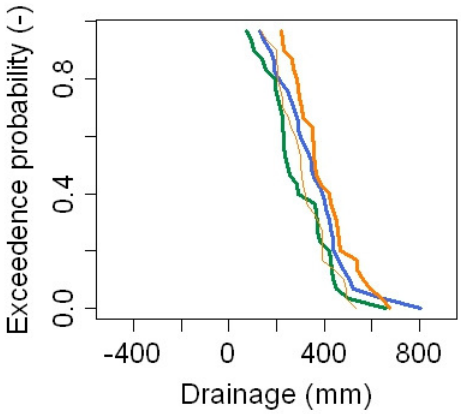
B. Drainage

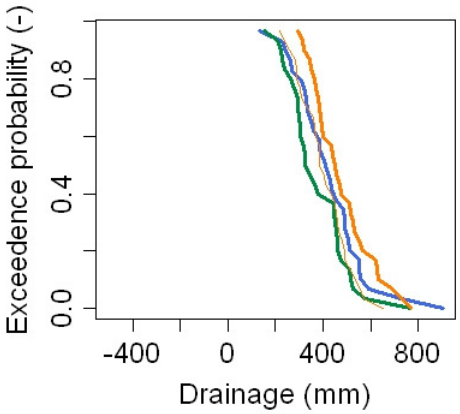
PE system

Shallow soil

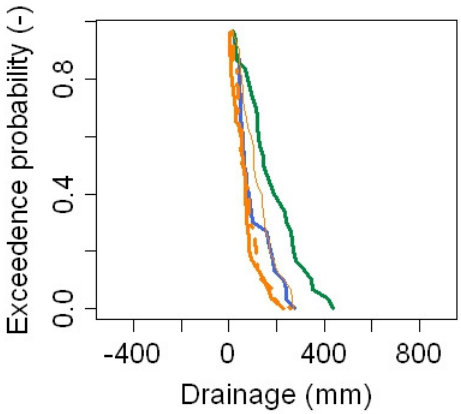
Deep soil

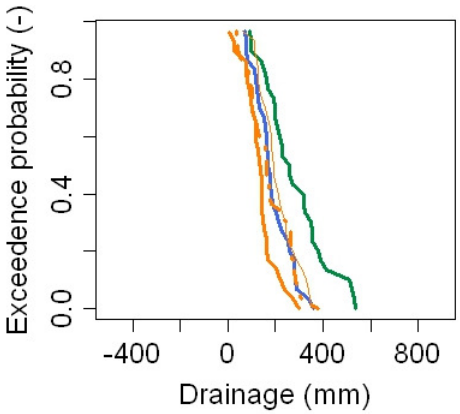
a) Minimum aridity



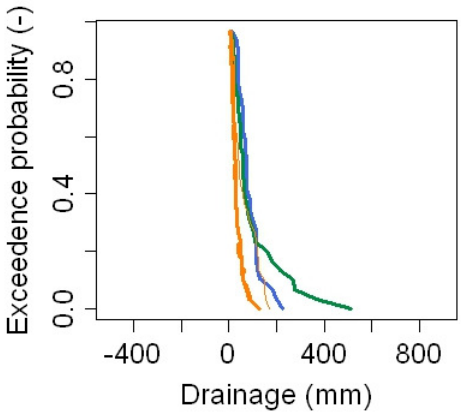


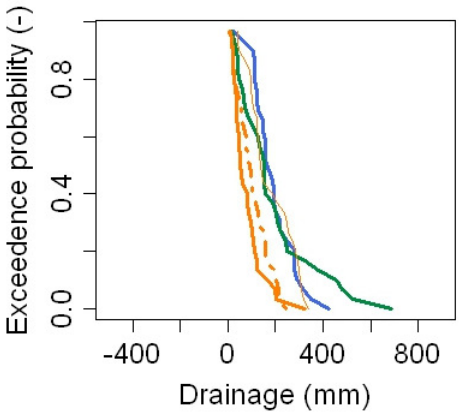
b) Median aridity



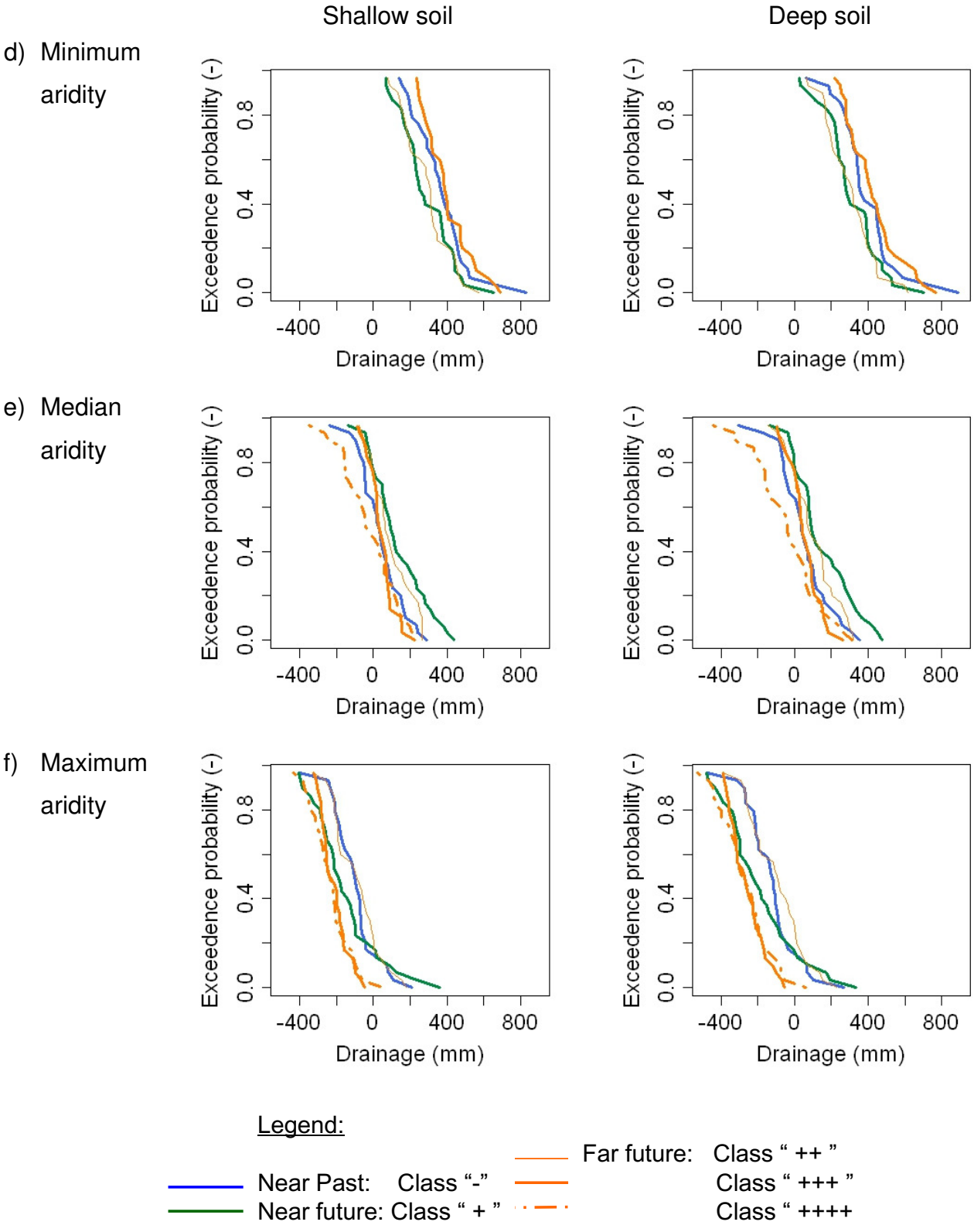


c) Maximum aridity



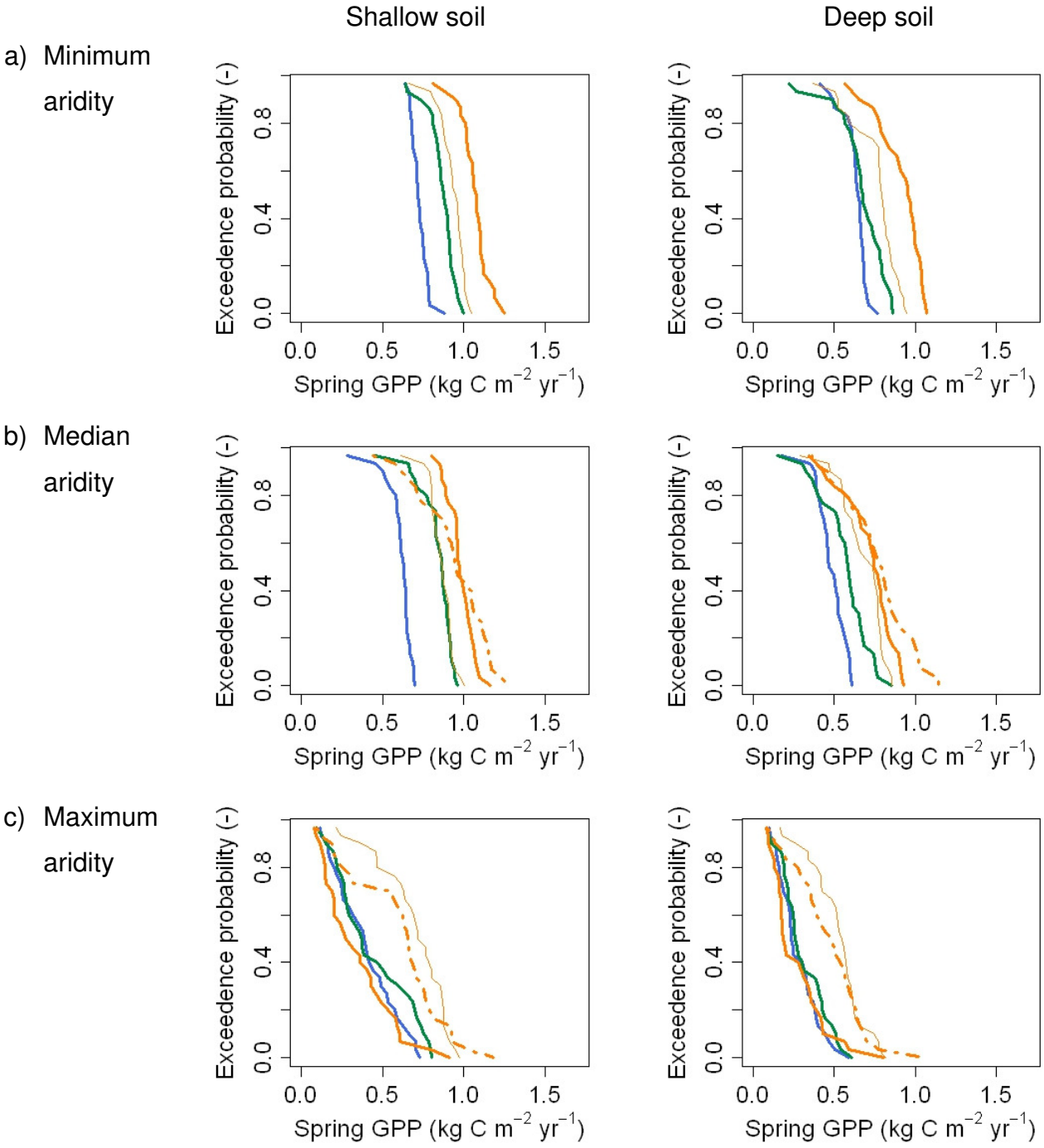


SI system

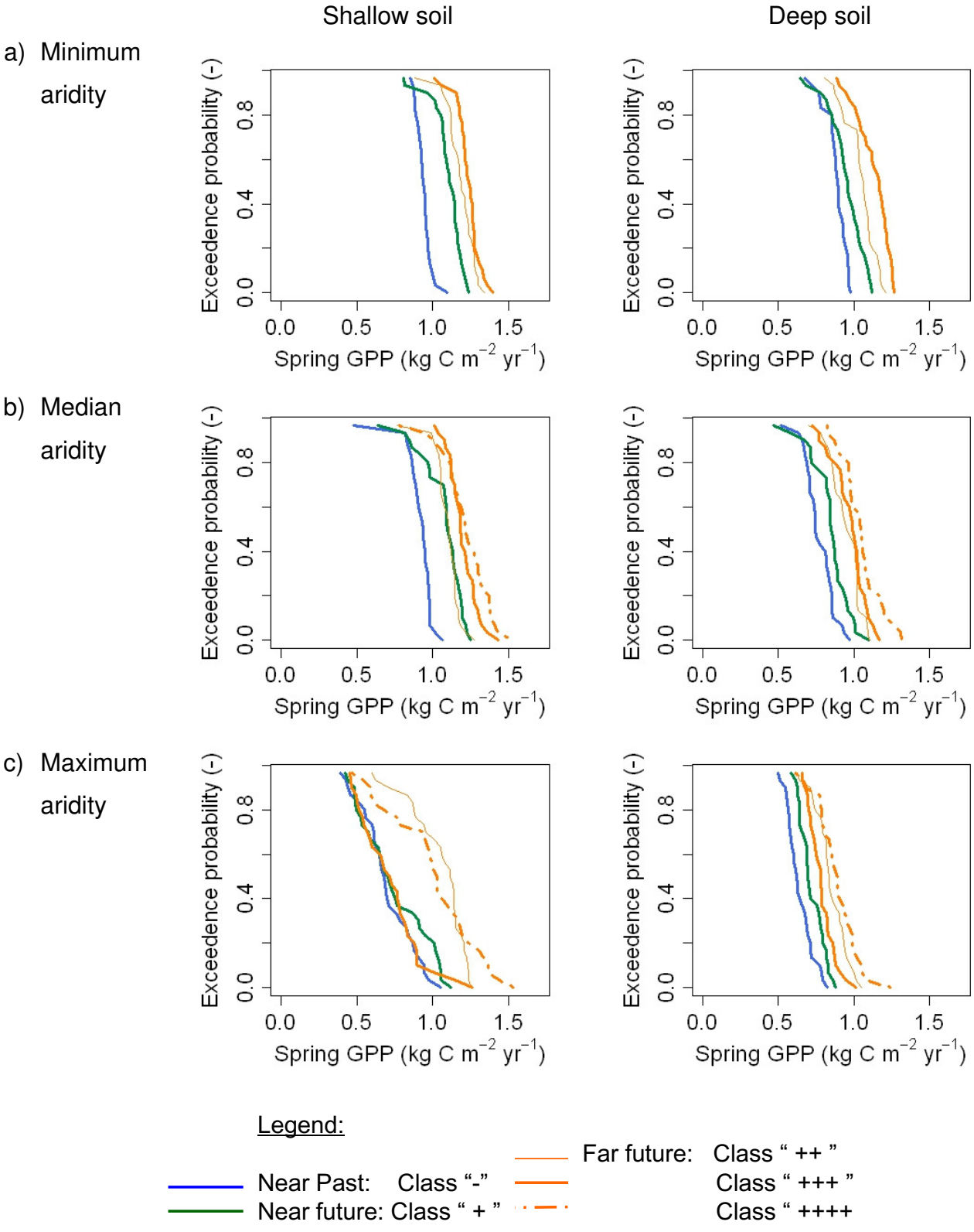

Shallow soil
Deep soil
d) Minimum aridity
e) Median aridity
f) Maximum aridity
Exceedence probability (-)
0.0
0.4
0.8
-400
0
400
800
Drainage (mm)
Legend:
Near Past: Class "-"
Near future: Class " + "
Far future: Class " ++ "
Class " +++ "
Class " ++++

C. GPP_{spring}

PE system

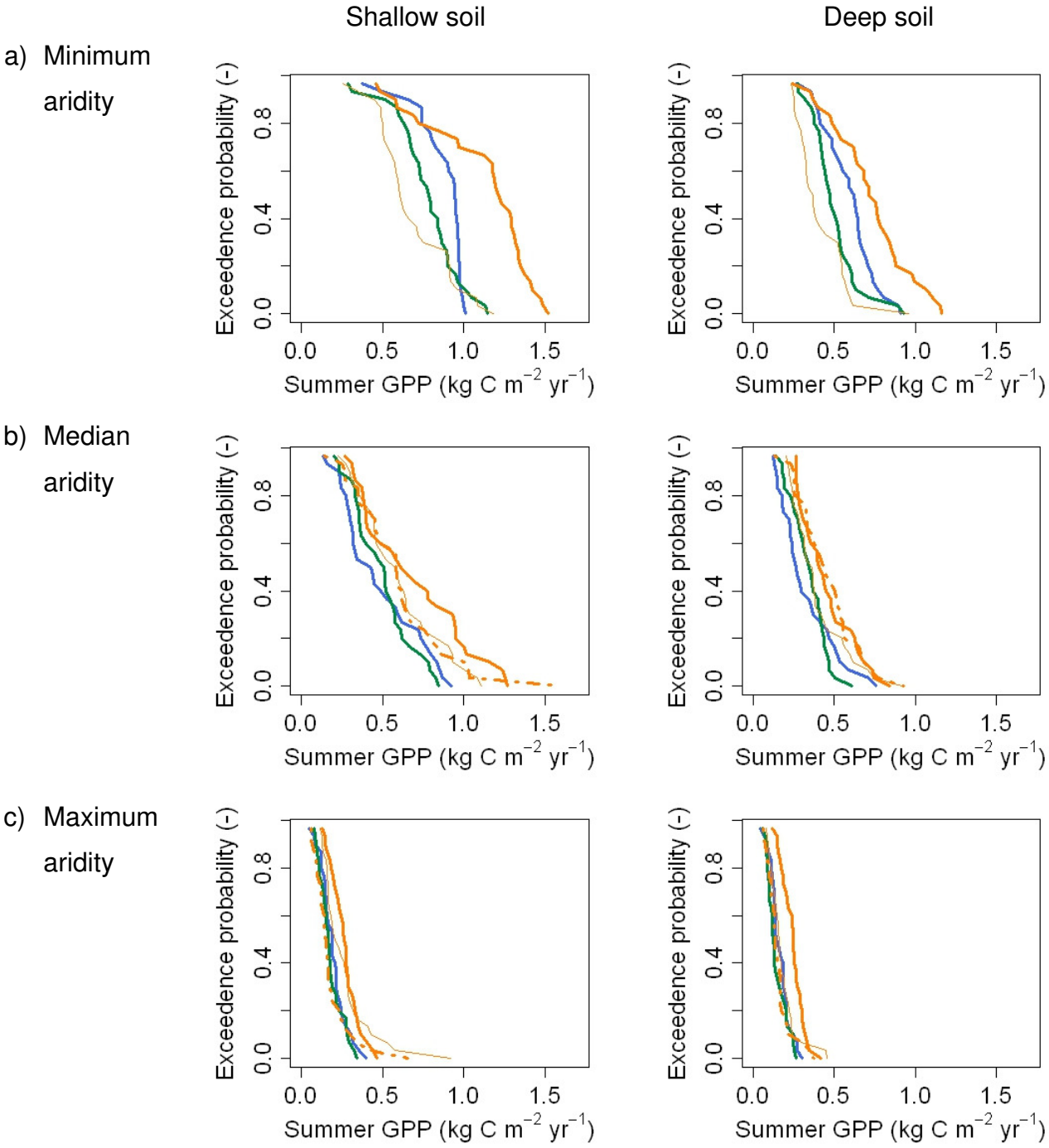


SI system

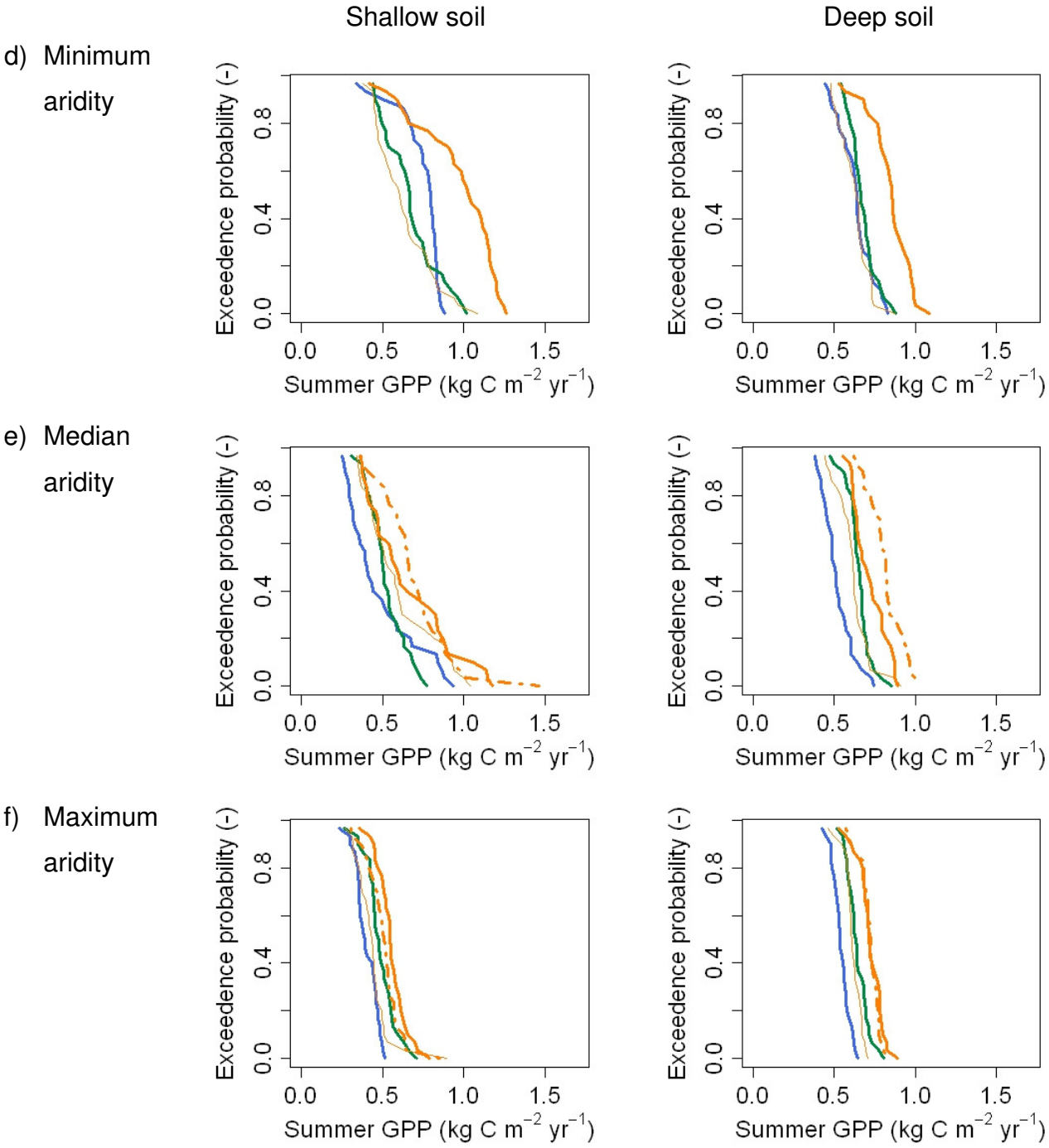

Shallow soil
Deep soil
a) Minimum aridity
b) Median aridity
c) Maximum aridity
Exceedence probability (-)
0.0
0.4
0.8
0.0
0.5
1.0
1.5
Spring GPP (kg C m^{-2} yr^{-1})
Legend:
Near Past: Class "-"
Near future: Class " + "
Far future: Class " ++ "
Class " +++ "
Class " ++++

D. GPP_{summer}

PE system

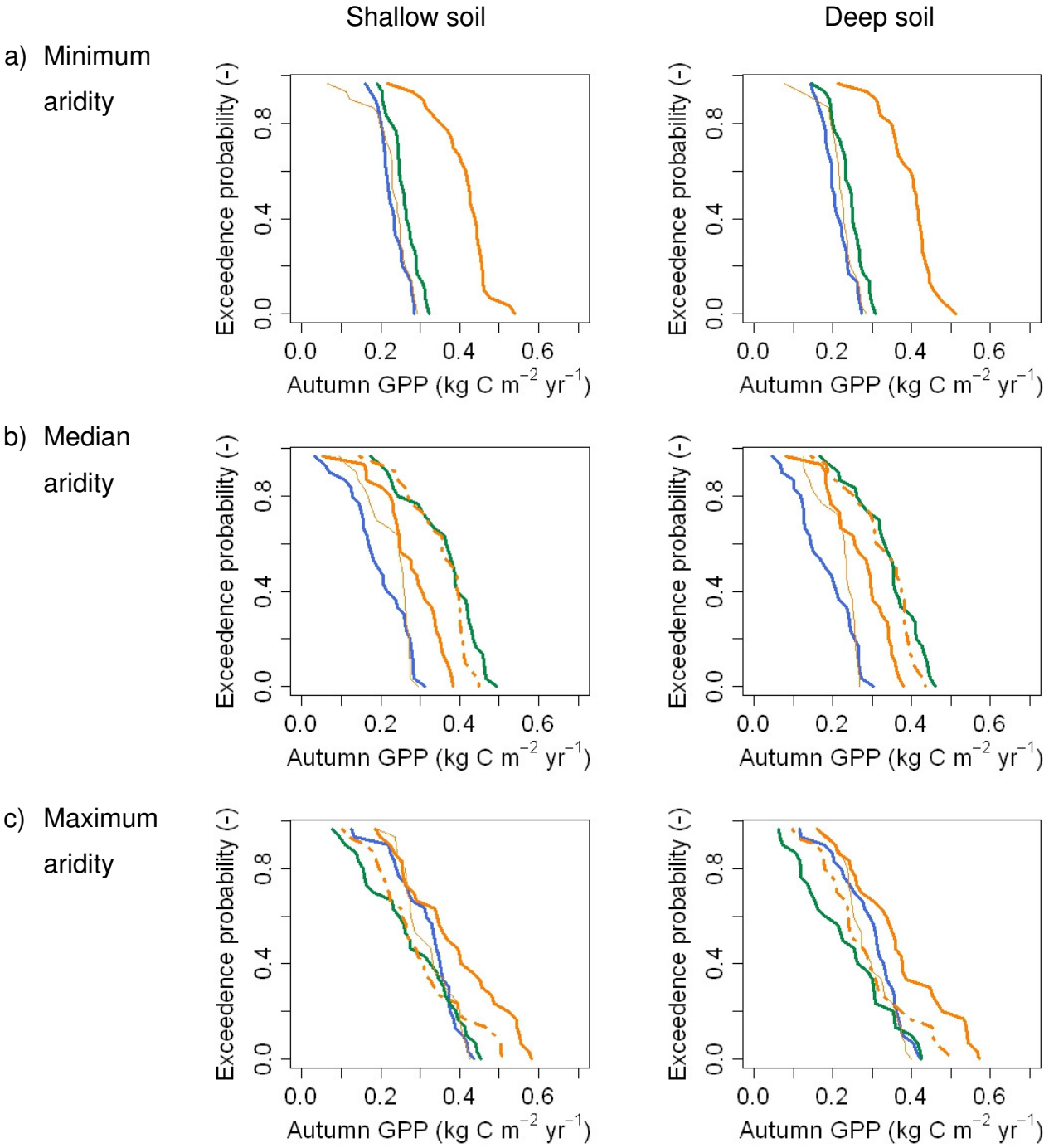


SI system

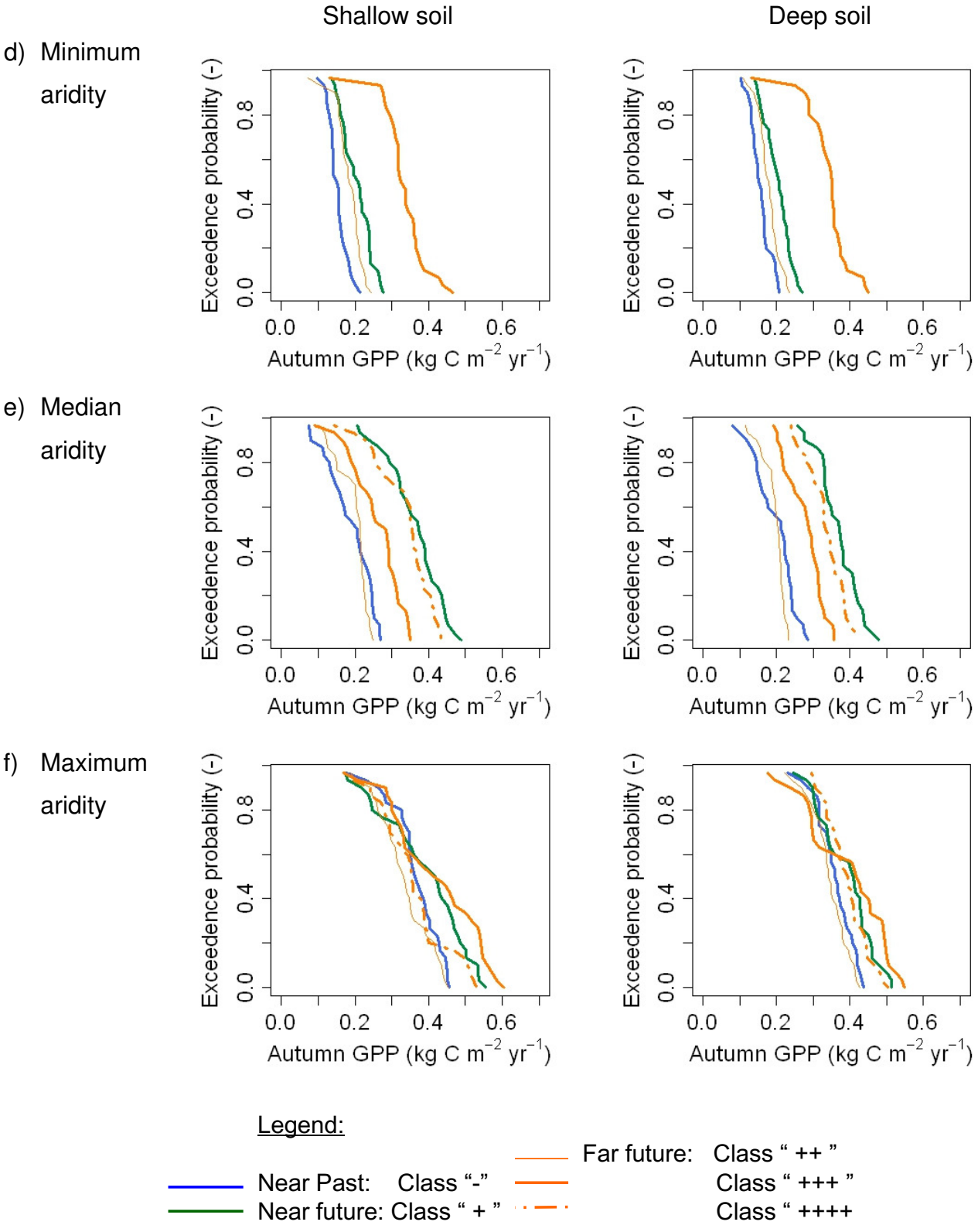

Shallow soil
Deep soil
d) Minimum aridity
e) Median aridity
f) Maximum aridity
Exceedence probability (-)
0.0
0.4
0.8
0.0
0.5
1.0
1.5
Summer GPP (kg C m^{-2} yr^{-1})
Legend:
Near Past: Class "-"
Near future: Class " + "
Far future: Class " ++ "
Class " +++ "
Class " ++++

E. GPP_{autumn}

PE system

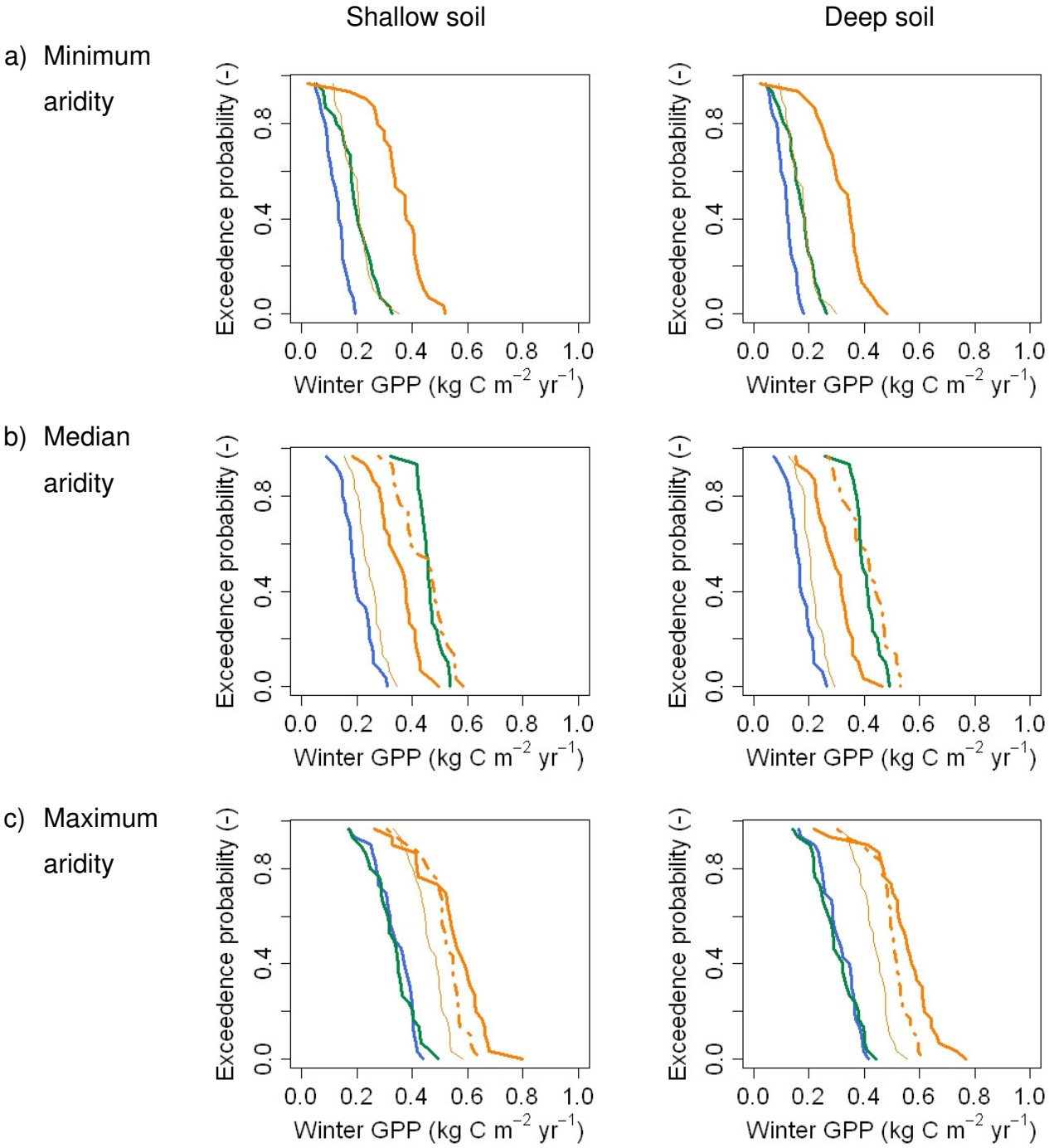


SI system

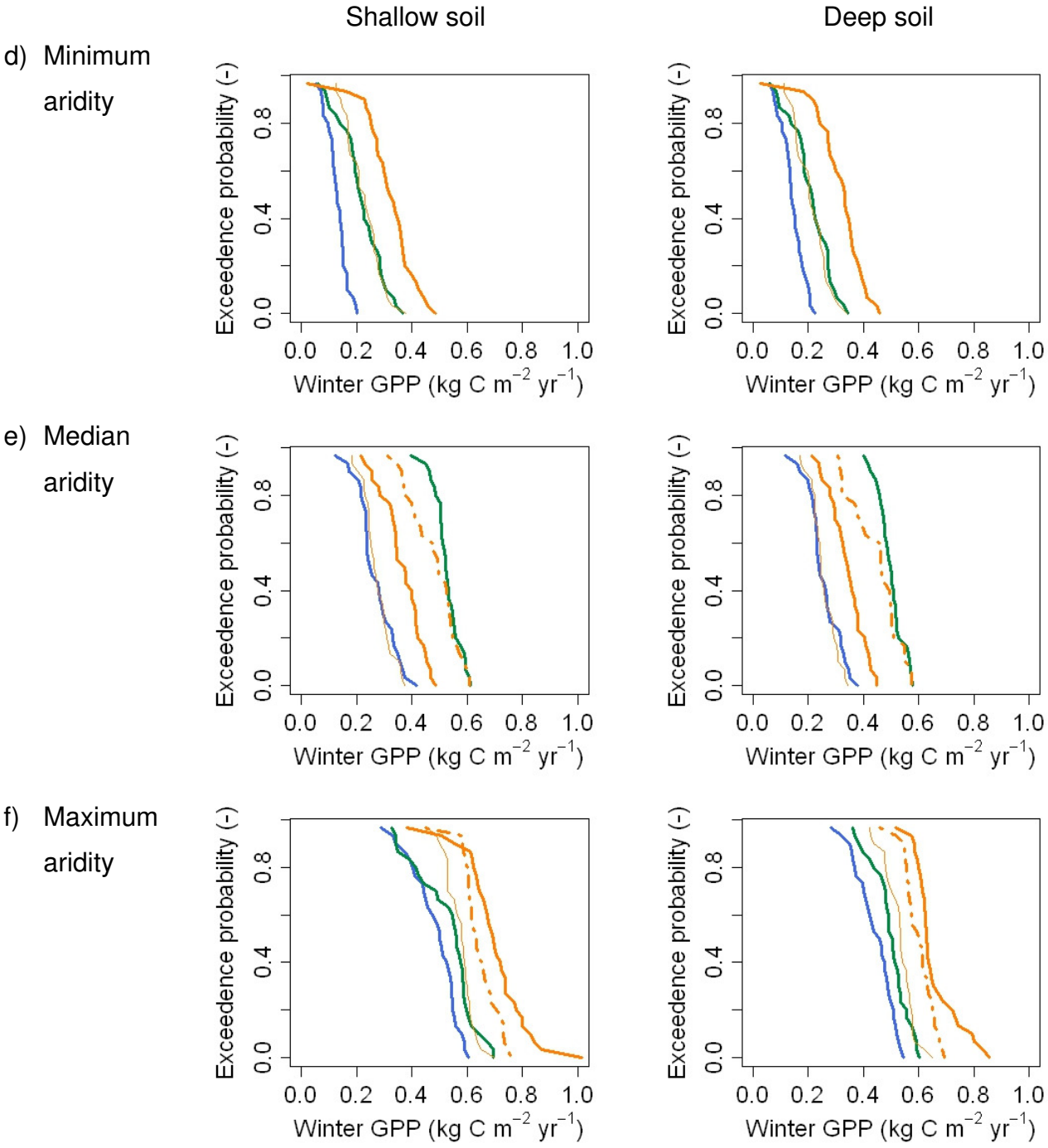

Shallow soil
Deep soil
d) Minimum aridity
e) Median aridity
f) Maximum aridity
Exceedence probability (-)
0.0
0.4
0.8
0.0
0.2
0.4
0.6
Autumn GPP (kg C m^{-2} yr^{-1})
Legend:
Near Past: Class "-"
Near future: Class " + "
Far future: Class " ++ "
Class " +++ "
Class " ++++

F. GPP_{winter}

PE system



SI system

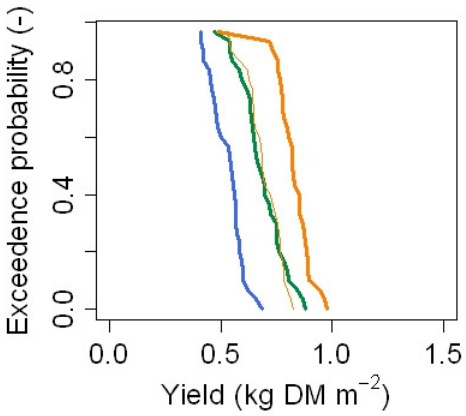

Shallow soil
Deep soil
d) Minimum aridity
e) Median aridity
f) Maximum aridity
Exceedence probability (-)
0.0
0.4
0.8
0.0 0.2 0.4 0.6 0.8 1.0
Winter GPP (kg C m^{-2} yr^{-1})
Legend:
Near Past: Class "-"
Near future: Class " + "
Far future: Class " ++ "
Class " +++ "
Class " ++++

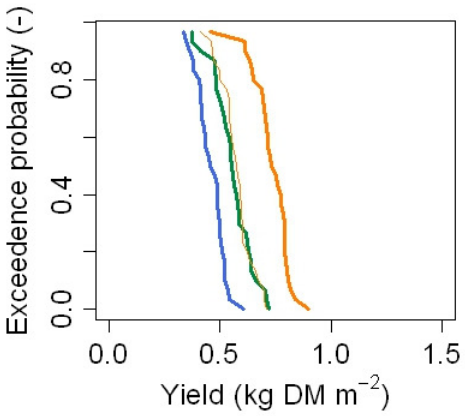
G. DM Yield (for spring harvests with PE system and harvests from the whole year with SI system)

PE system

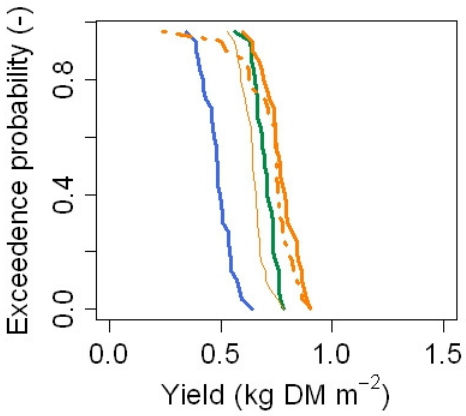
Shallow soil | Deep soil

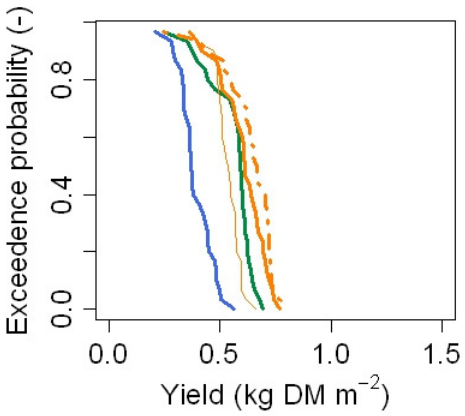
a) Minimum aridity



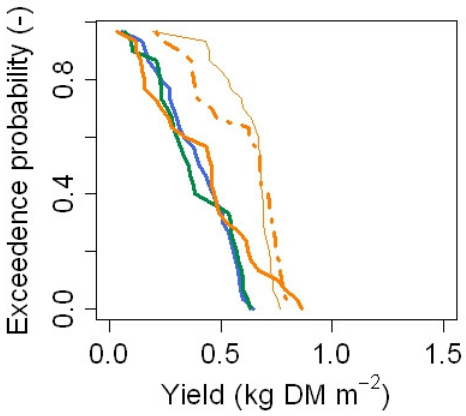


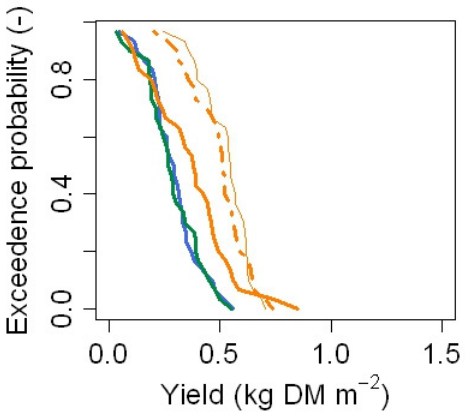
b) Median aridity



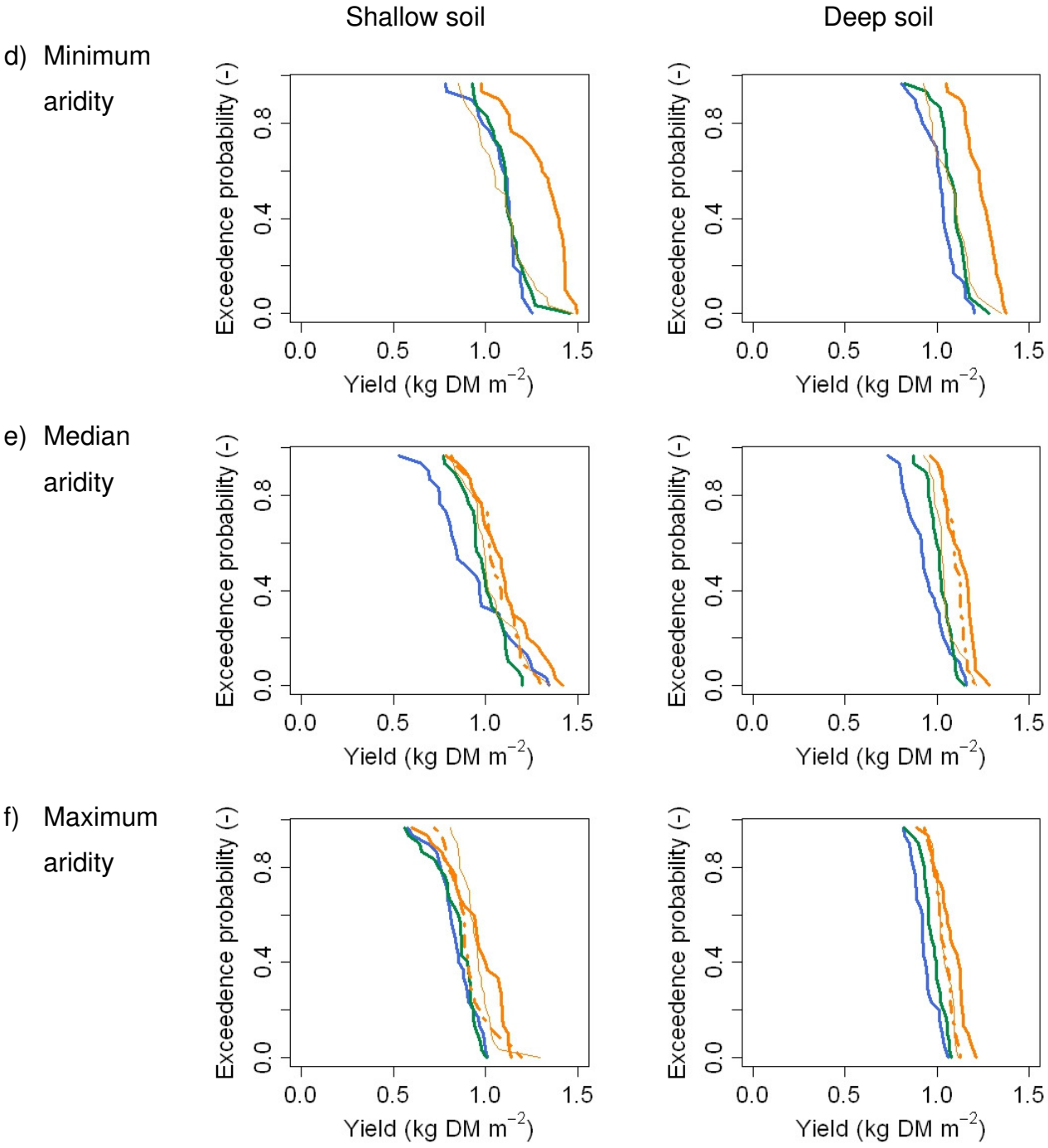


c) Maximum aridity



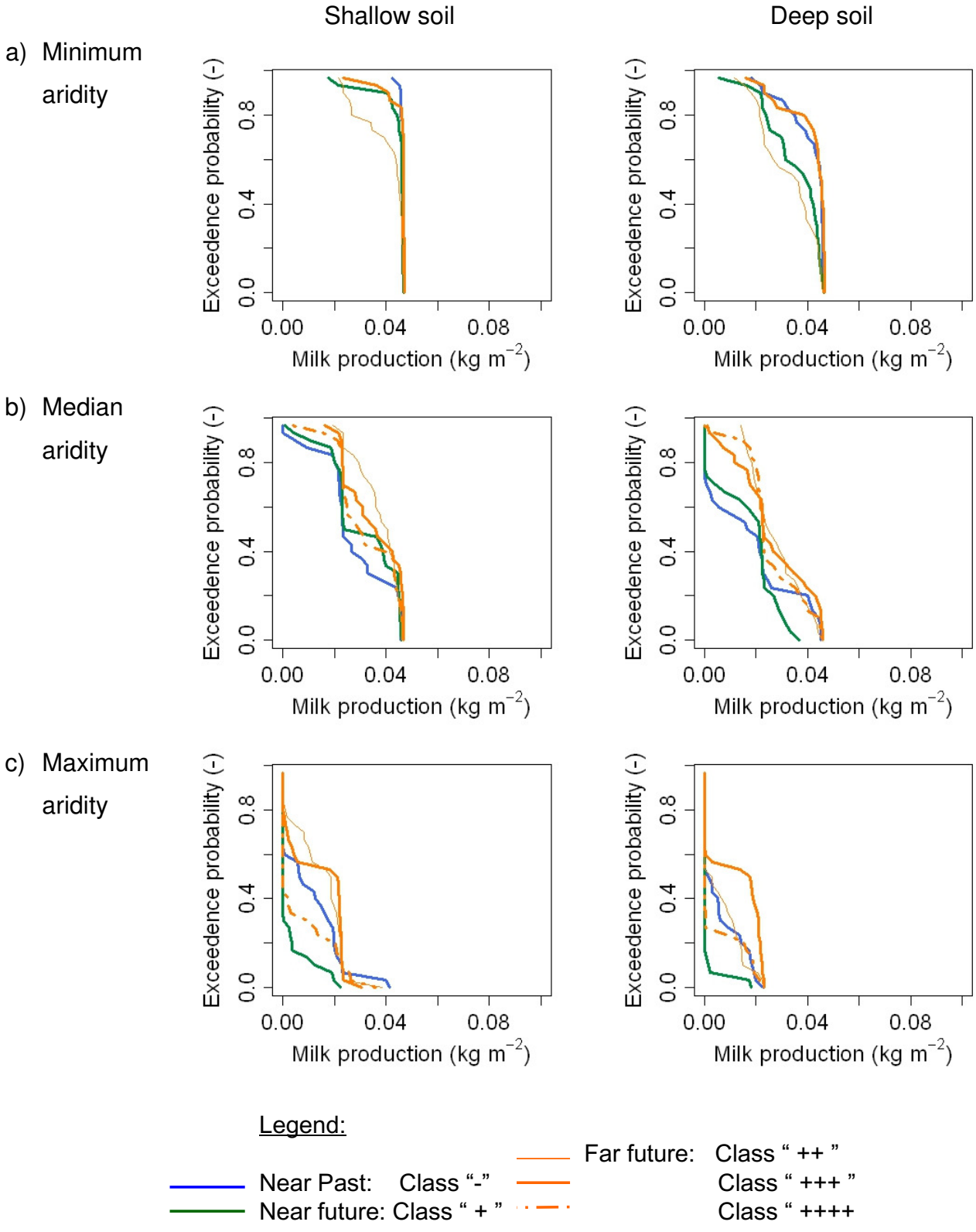


SI system


Shallow soil
Deep soil
d) Minimum aridity
e) Median aridity
f) Maximum aridity
Exceedence probability (-)
0.0
0.4
0.8
0.0
0.5
1.0
1.5
Yield (kg DM m^{-2})
Legend:
Near Past: Class "-"
Near future: Class " + "
Far future: Class " ++ "
Class " +++ "
Class " ++++

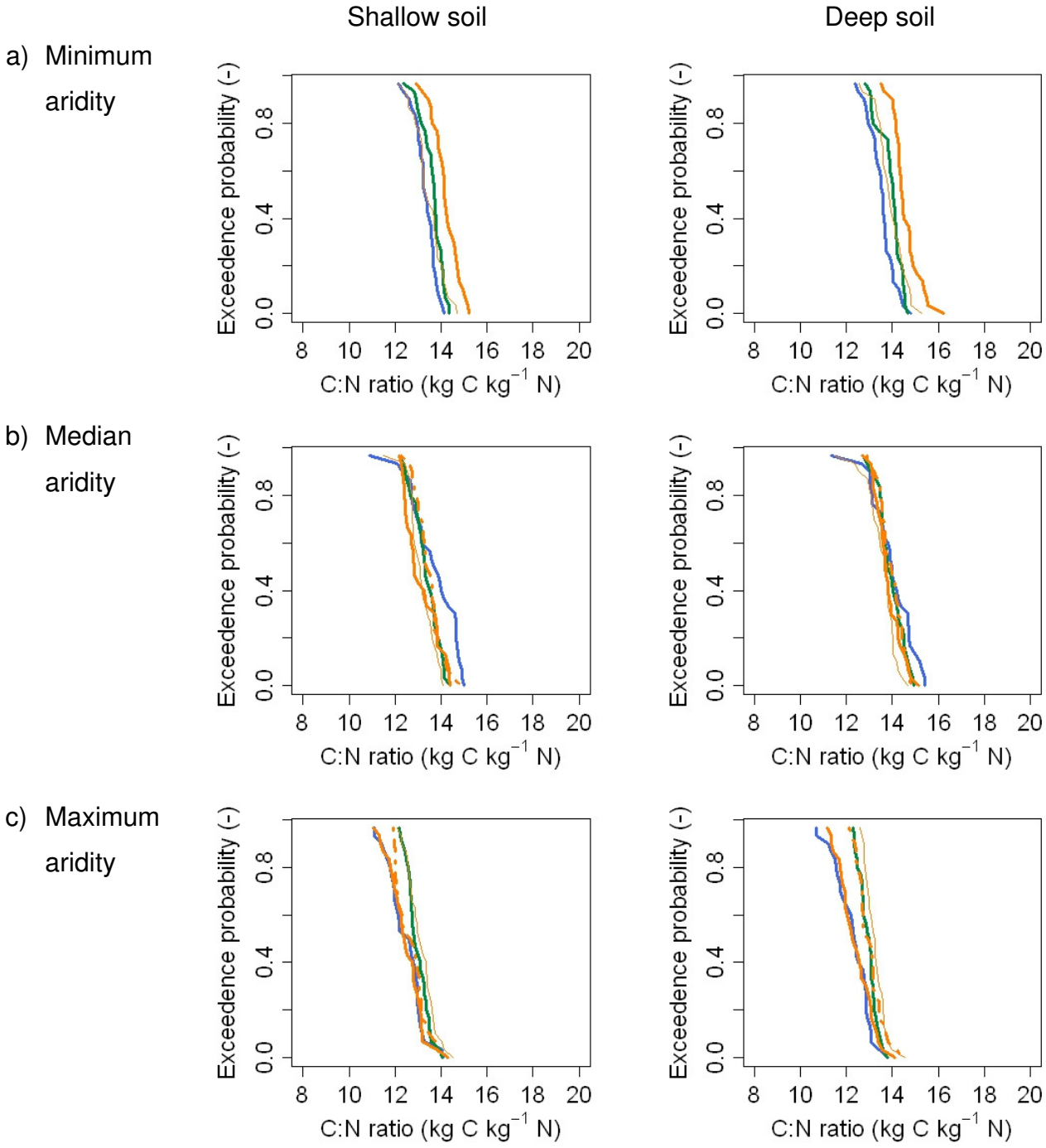
H. MP at pasture (summer and autumn)

PE system

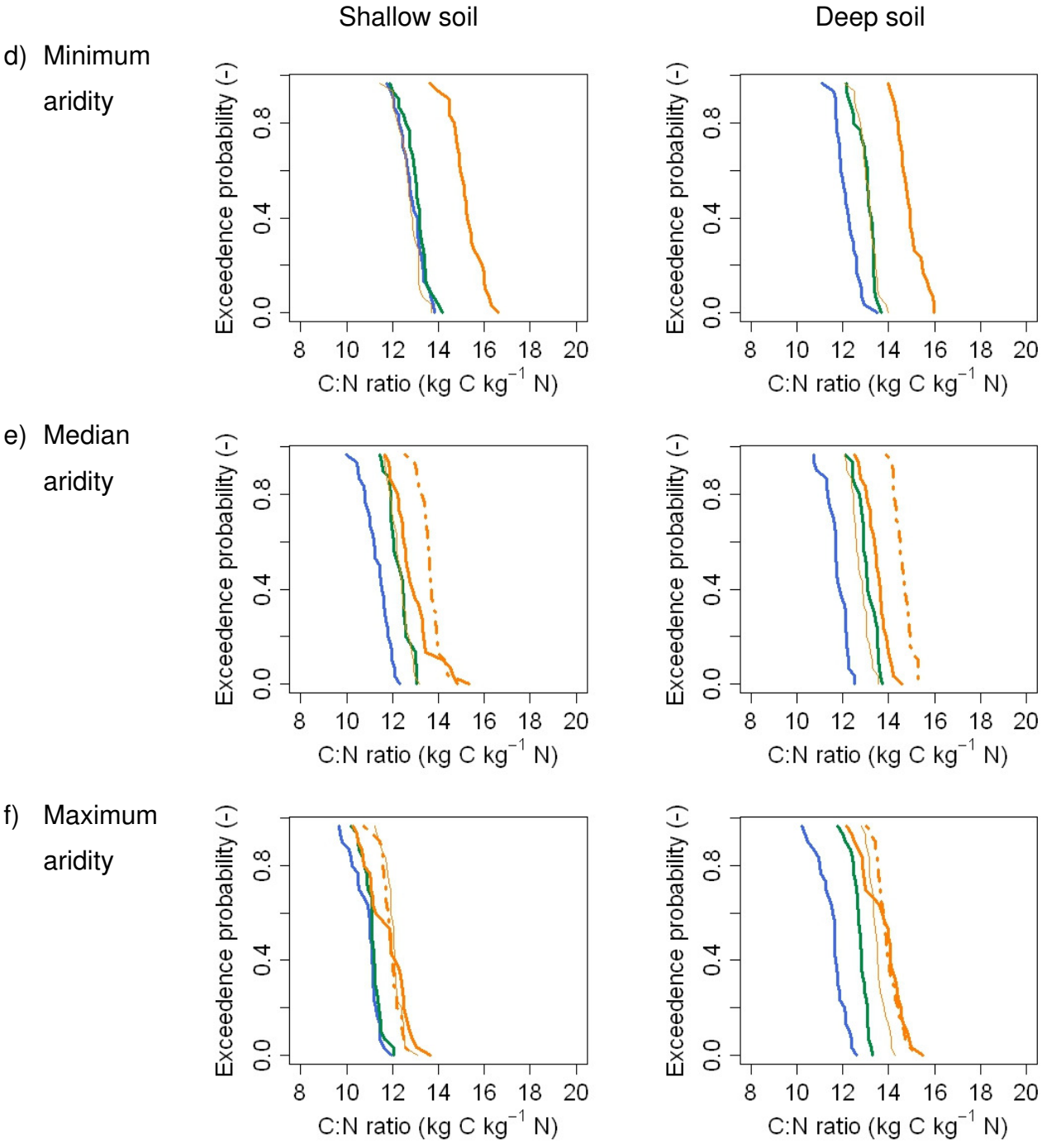


I. C/N

PE system



SI system

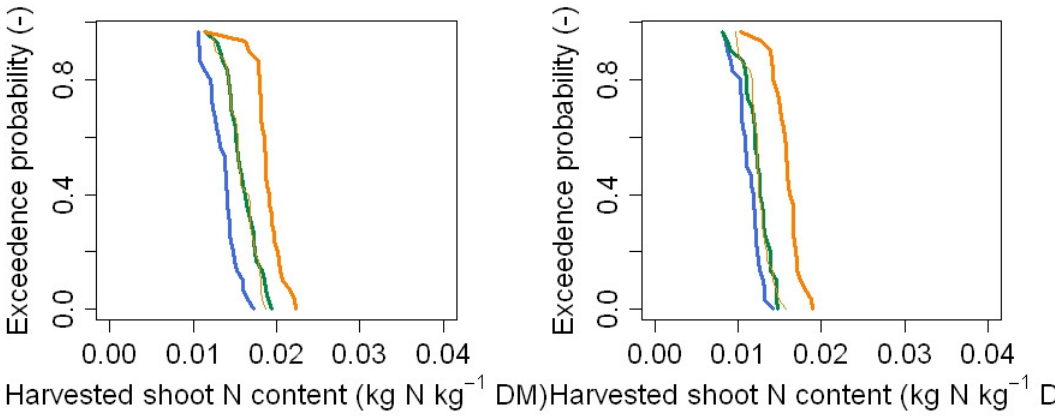

Shallow soil
Deep soil
d) Minimum aridity
e) Median aridity
f) Maximum aridity
Exceedence probability (-)
0.0
0.4
0.8
8 10 12 14 16 18 20
C:N ratio (kg C kg^{-1} N)
Legend:
Near Past: Class "-"
Near future: Class " + "
Far future: Class " ++ "
Class " +++ "
Class " ++++

J. $N_{sh,harv.}$ (for spring harvests with PE system and harvests from the whole year with SI system)

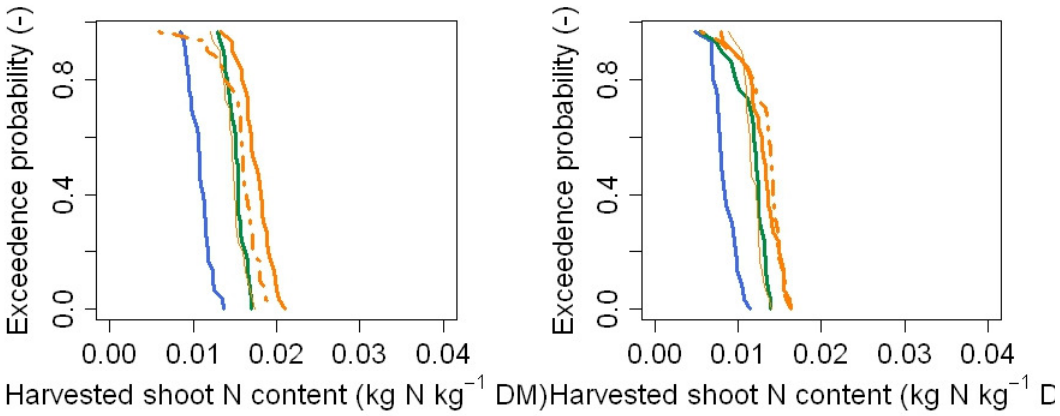
PE system

Shallow soil | Deep soil

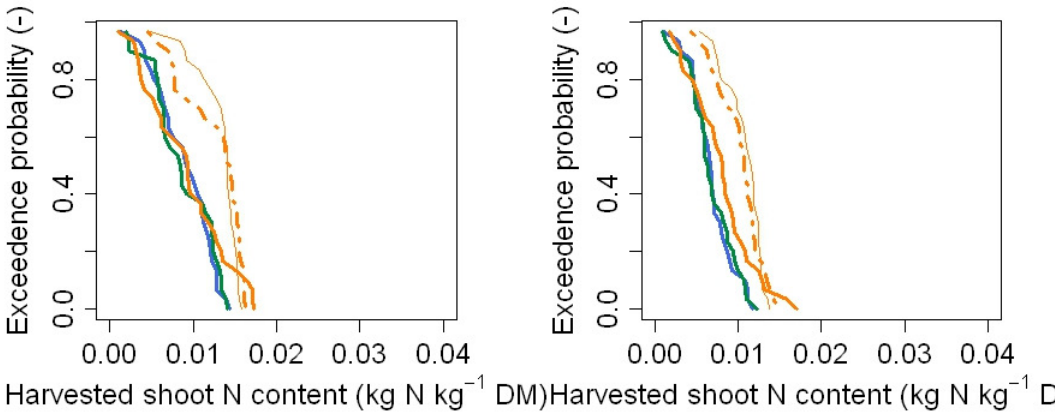
a) Minimum aridity



b) Median aridity



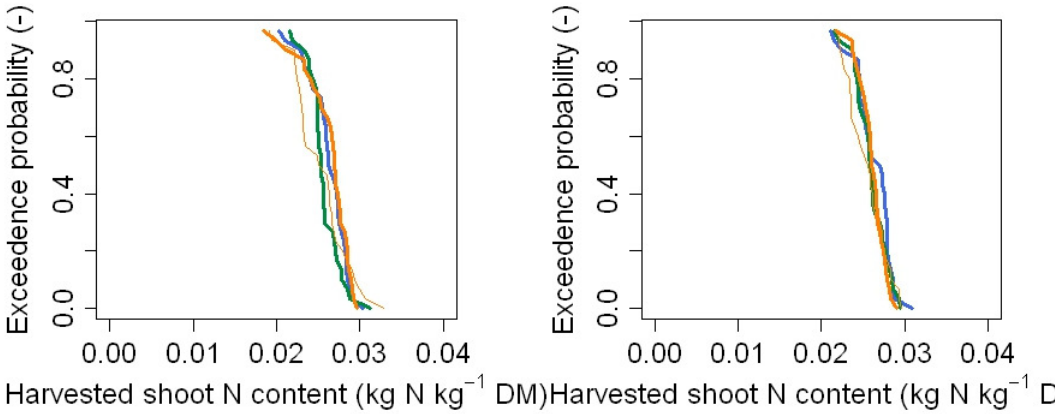
c) Maximum aridity



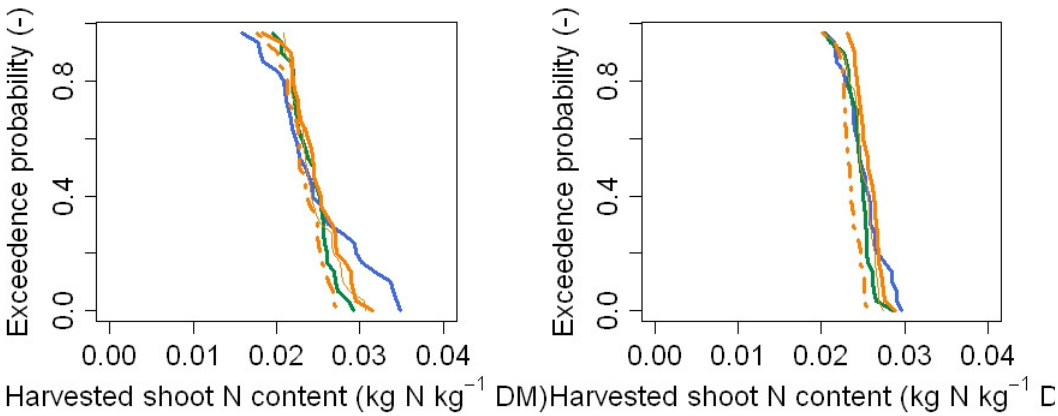
SI system

Shallow soil | Deep soil

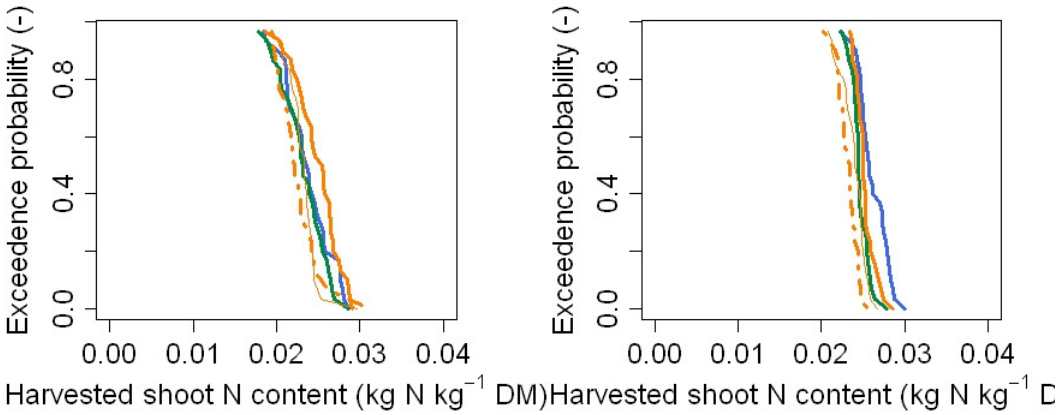
d) Minimum aridity



e) Median aridity



f) Maximum aridity

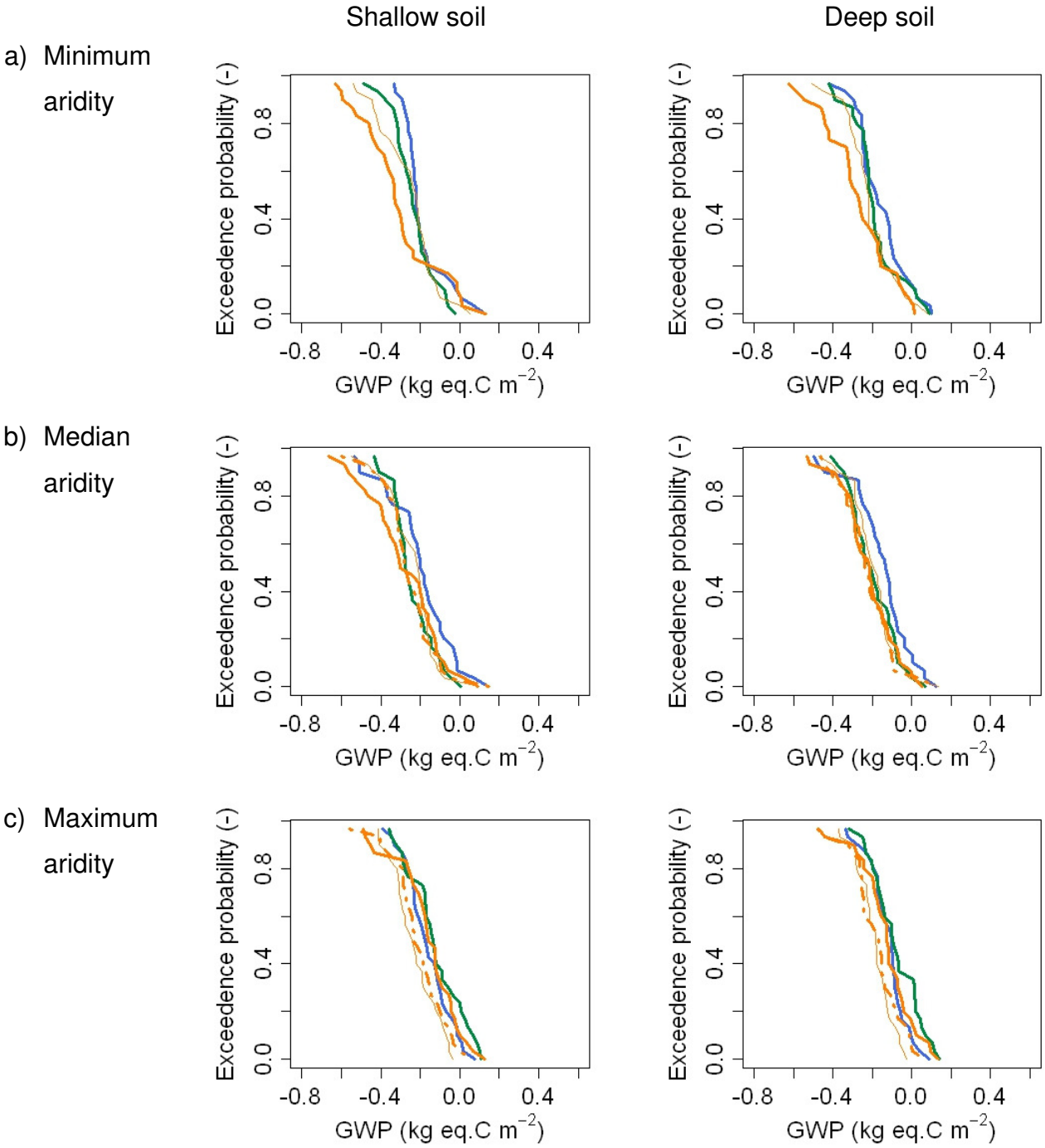


Legend:

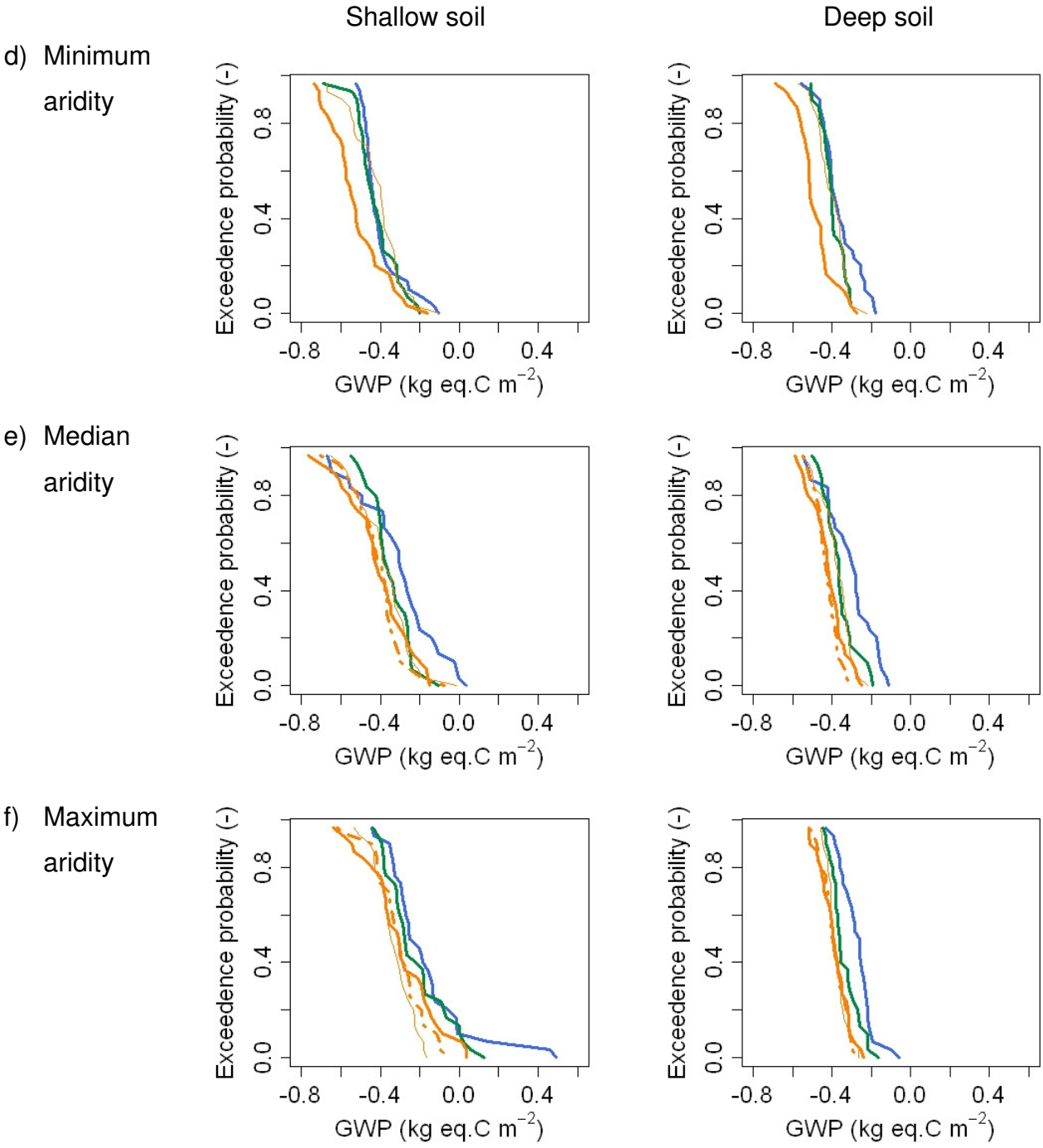
Near Past: Class "-"
Near future: Class " + "
Far future: Class " ++ "
Class " +++ "
Class " ++++

K. GWP

PE system



SI system


Shallow soil
Deep soil
d) Minimum aridity
e) Median aridity
f) Maximum aridity
Exceedence probability (-)
0.0
0.4
0.8
-0.8
-0.4
0.0
0.4
GWP (kg eq.C m^{-2})
Legend:
Near Past: Class "-"
Near future: Class " + "
Far future: Class " ++ "
Class " +++ "
Class " ++++

L. NBP

PE system

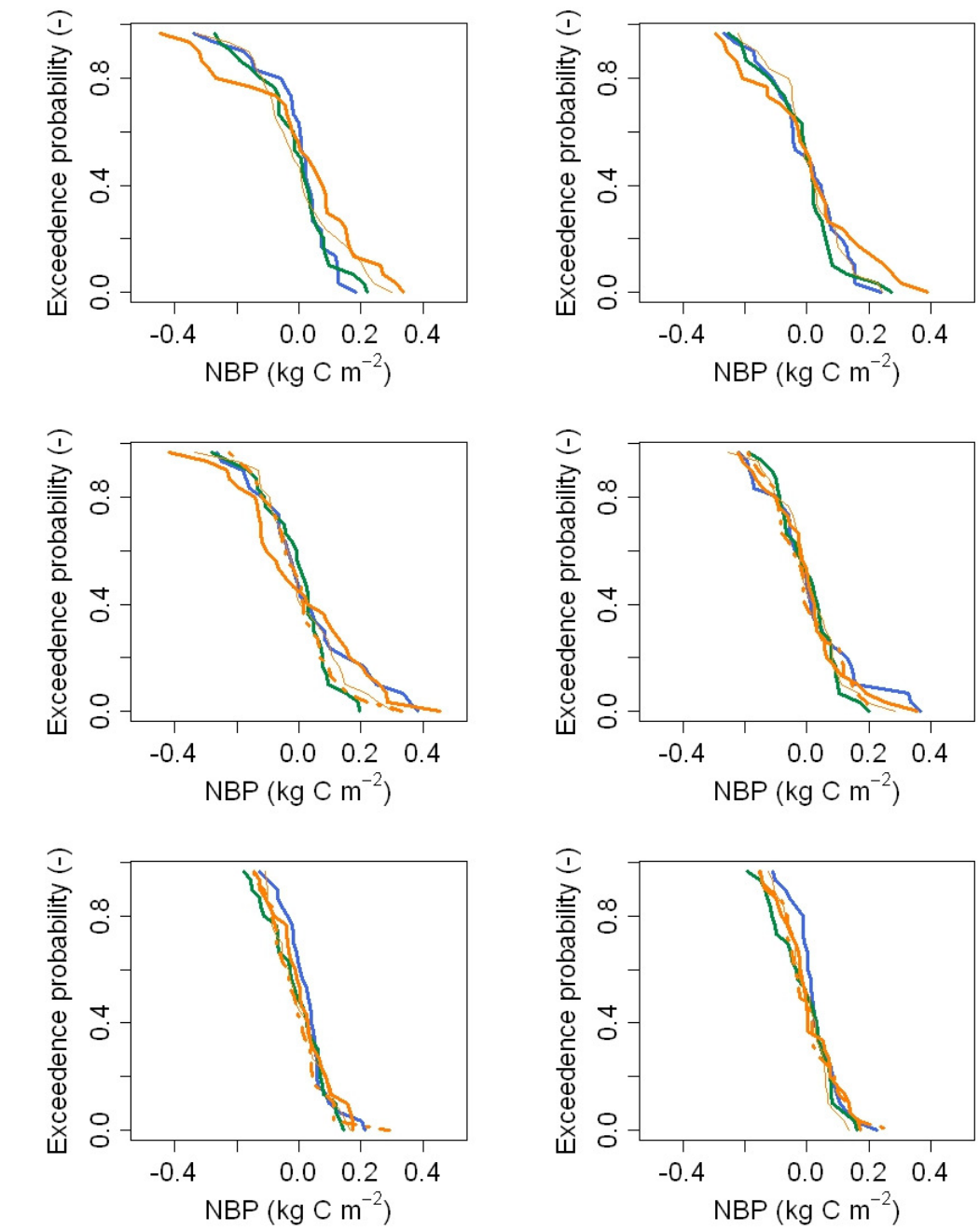
Shallow soil

Deep soil

a) Minimum aridity

b) Median aridity

c) Maximum aridity



SI system

Shallow soil

Deep soil

d) Minimum aridity

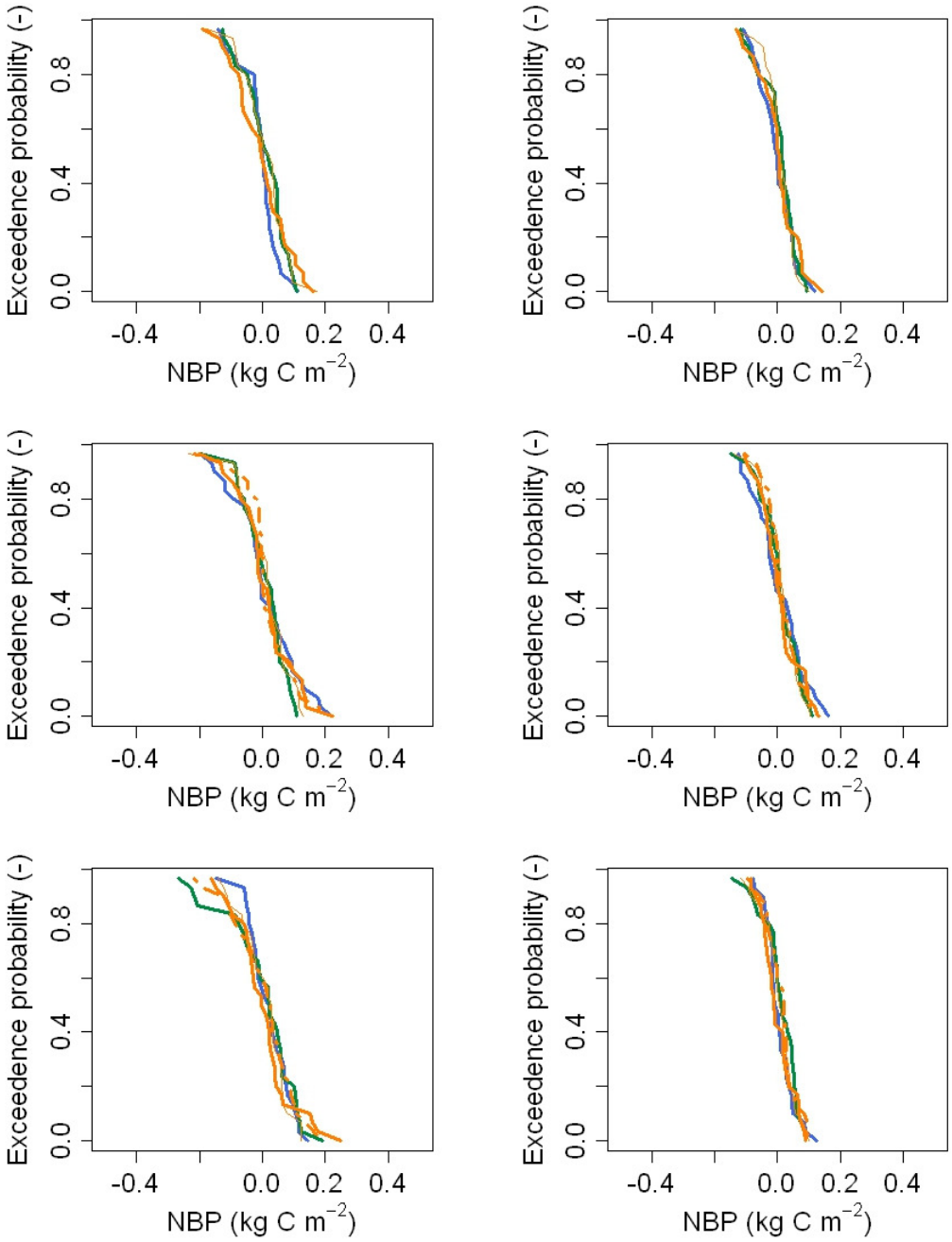


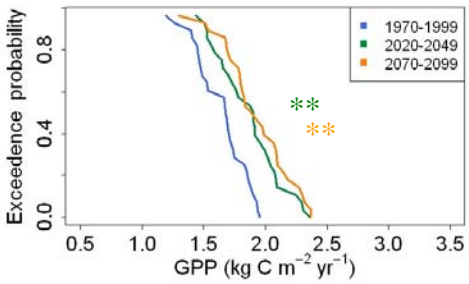
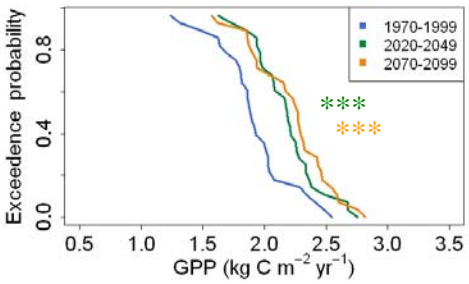
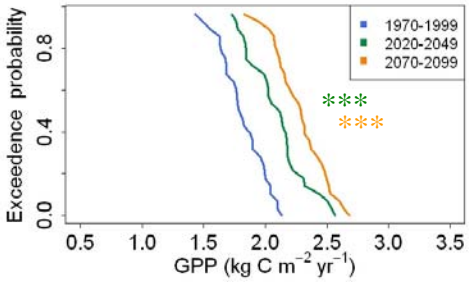
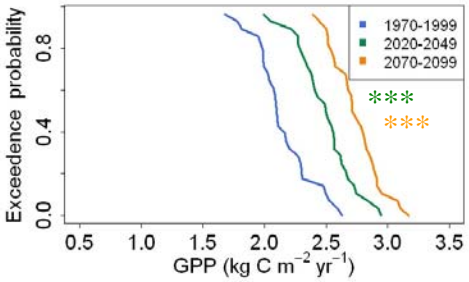
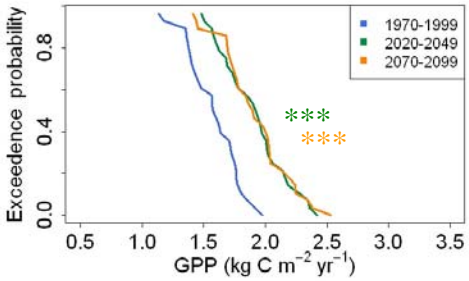
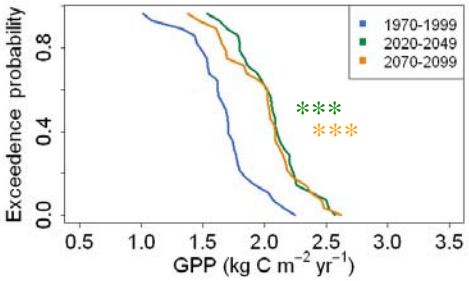
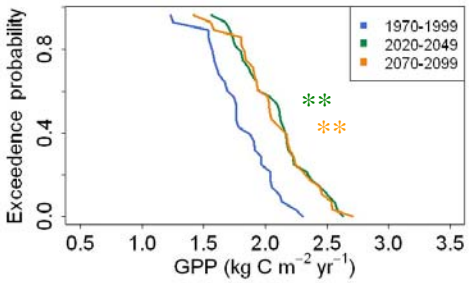
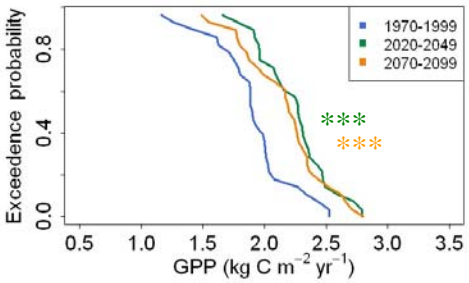
Fig. D.1. Exceedence probability distribution functions of A) annual gross primary production, B) annual drainage, (C to F) seasonal GPP, G) spring dry matter yields, H) milk production (MP) during summer and autumn grazing, I) plant C/N ratio, J) harvested shoot N content ($N_{sh,harv.}$), K) global warming potential (GWP) and L) net biome productivity (NBP) of permanent grasslands established on deep soils and extensively managed (PE system). Distributions are depicted under a) minimum, b) median and c) maximum aridity. For each level of aridity,

distributions are given for close past (blue line), close future (green line) and far future (orange line). For the latter, differences in CO_2 fertilization are detailed through the line thickness and type. A negative GWP indicates a net sink of greenhouse gases for the atmosphere in CO_2 equivalents and a positive NBP means that grasslands stored C in their soil, and conversely.

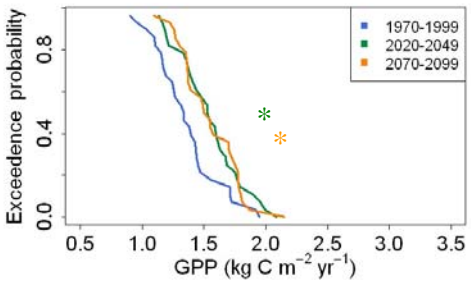
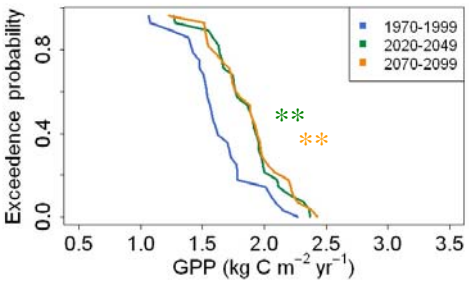
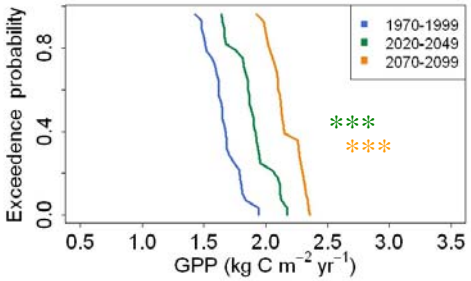
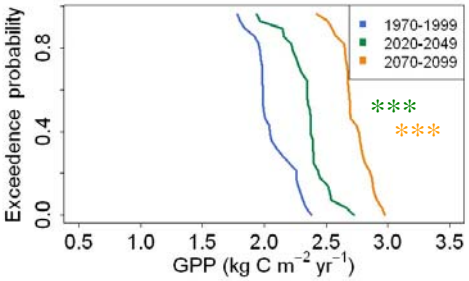
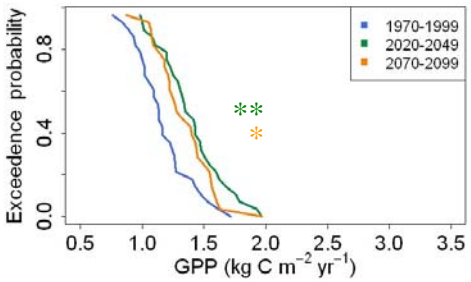
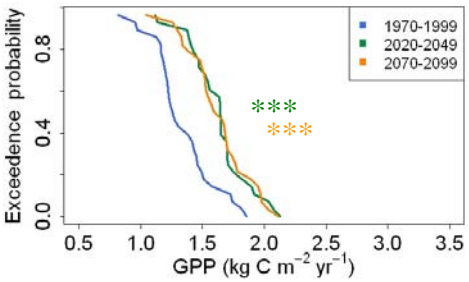
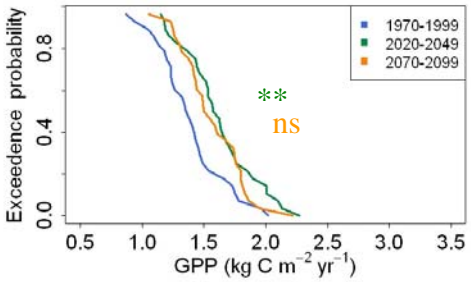
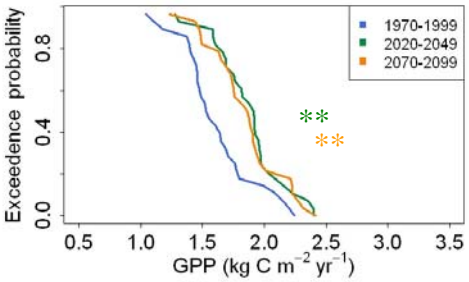
Results 2: Exceedence probability distribution for the four simulated systems and the current most humid and arid studied stations, i.e. Mirecourt and Avignon in this order, and for a regional projection of the SRES storyline A2 from downscaling the ARPEGE climate model using the variable correction method.
ns : not significant, * : $p<0.05$, ** : $p<0.01$, *** : $p<0.001$

A. GPP

a. Grasslands established on deep soils

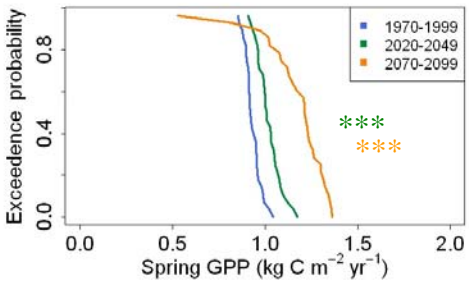
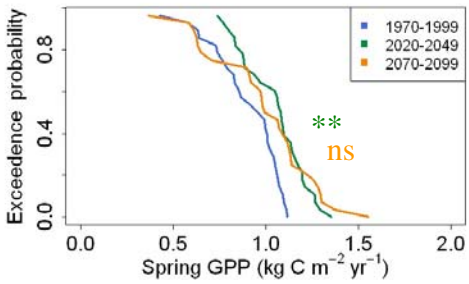
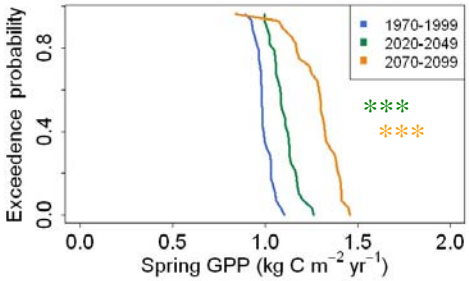
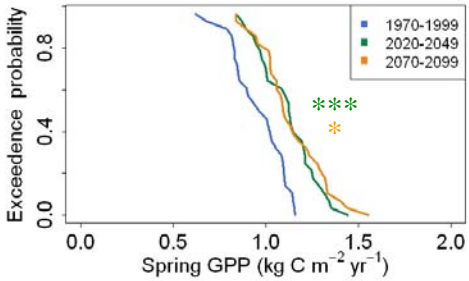
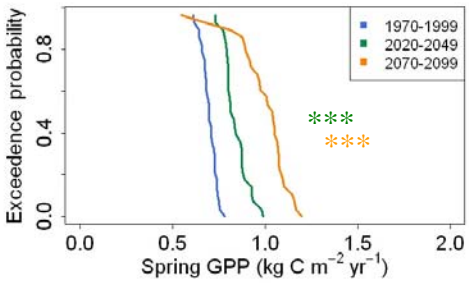
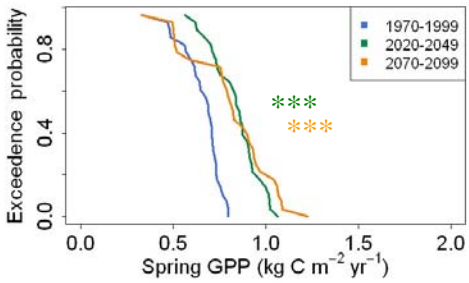
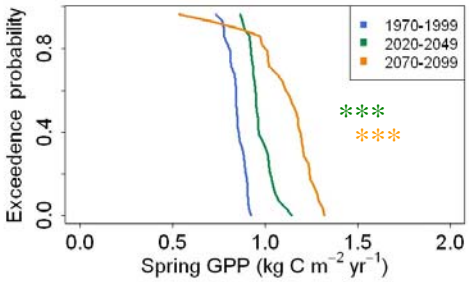
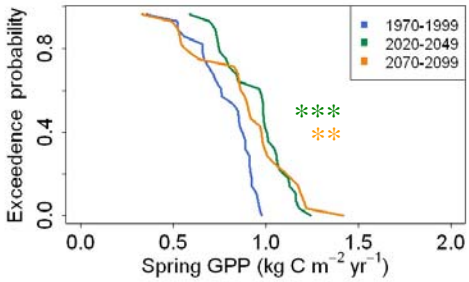
System	Mirecourt	Avignon
S		
SI		
PE		
PI		

b. Grasslands established on shallow soils

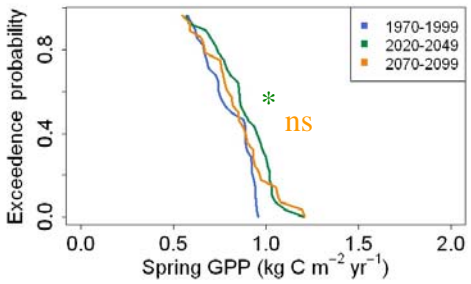
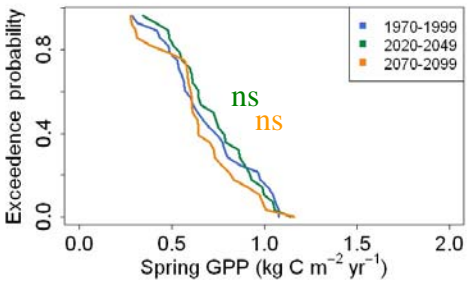
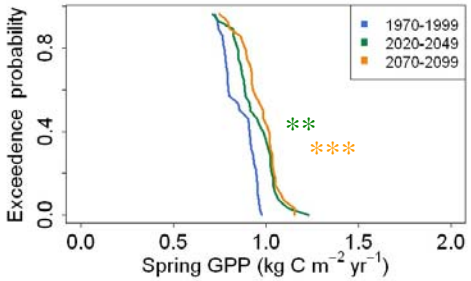
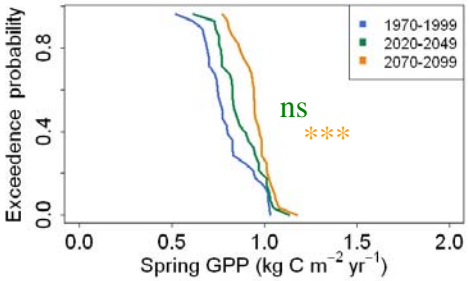
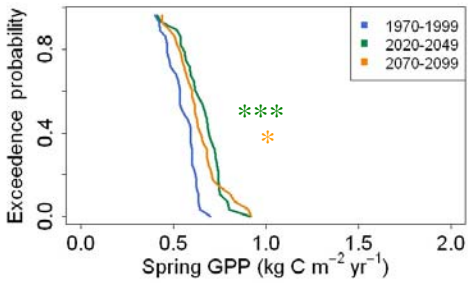
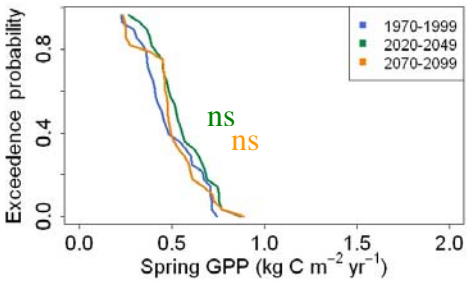
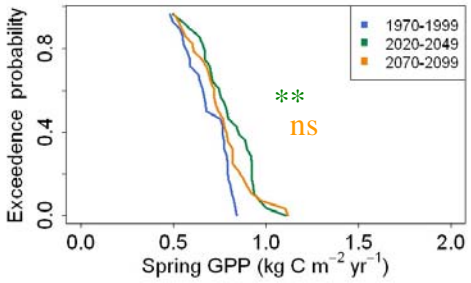
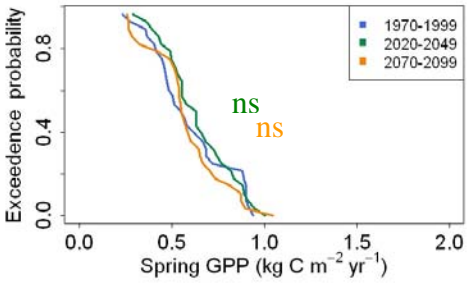
System	Mirecourt	Avignon
S		
SI		
PE		
PI		

B. GPP_{spring}

a. Grasslands established on deep soils

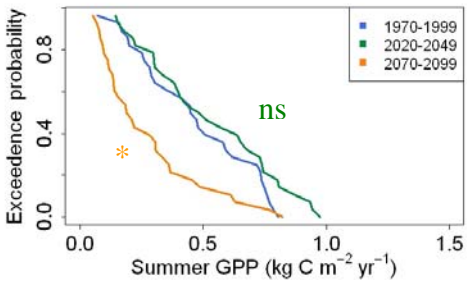
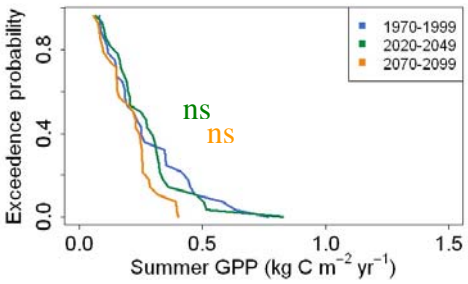
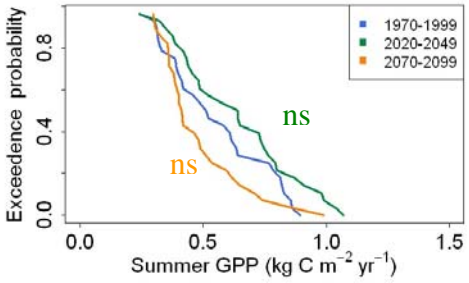
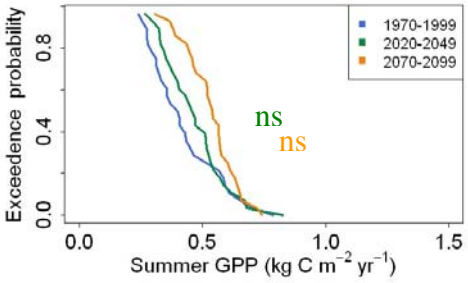
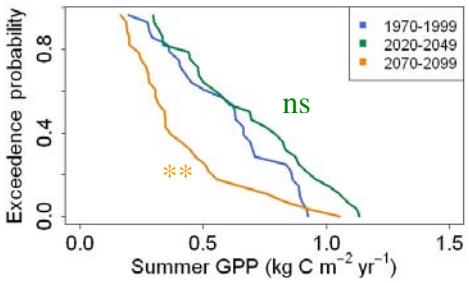
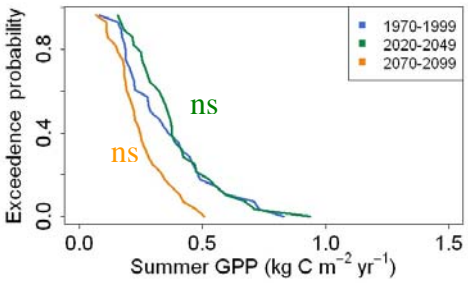
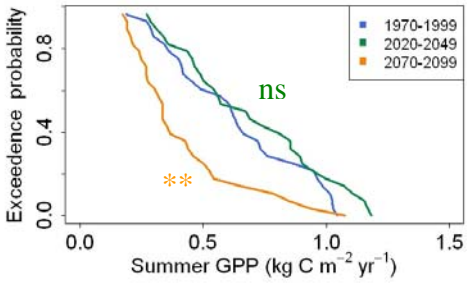
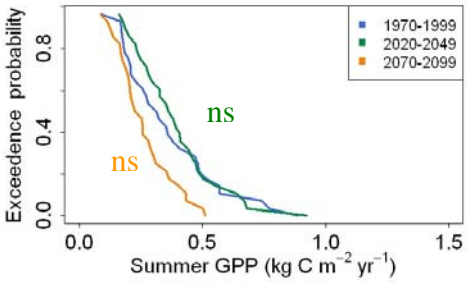
System	Mirecourt	Avignon
S		
SI		
PE		
PI		

b. Grasslands established on shallow soils

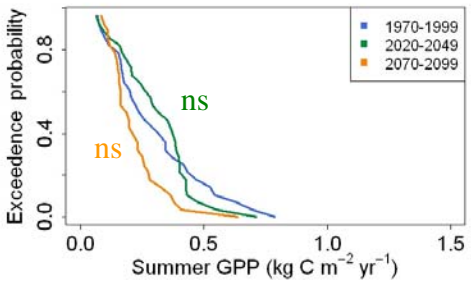
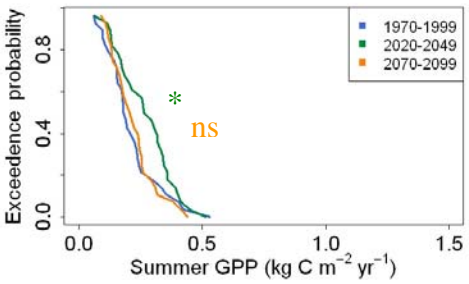
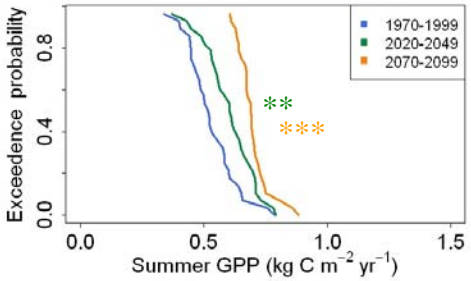
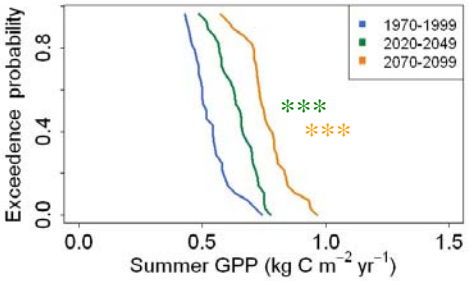
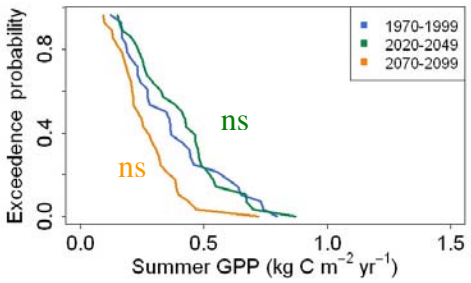
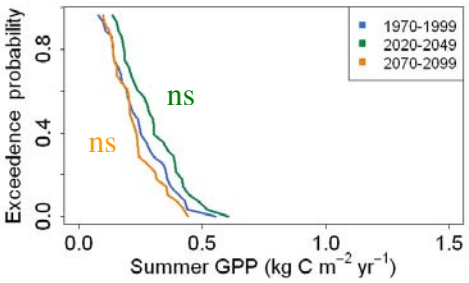
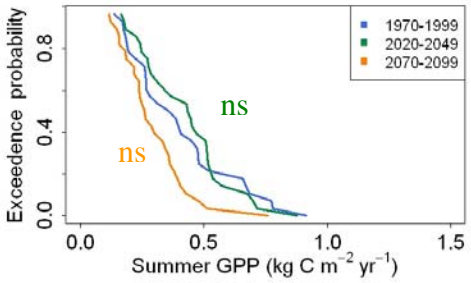
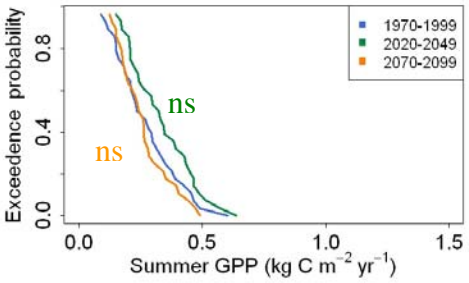
System	Mirecourt	Avignon
S		
SI		
PE		
PI		

C. GPP_{summer}

a. Grasslands established on deep soils

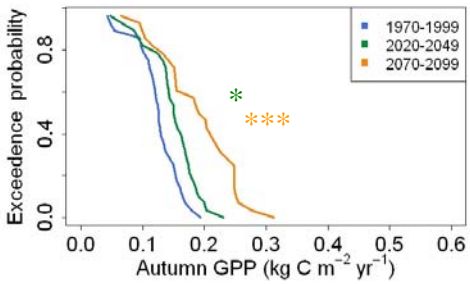
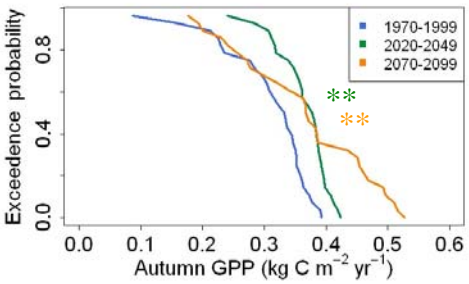
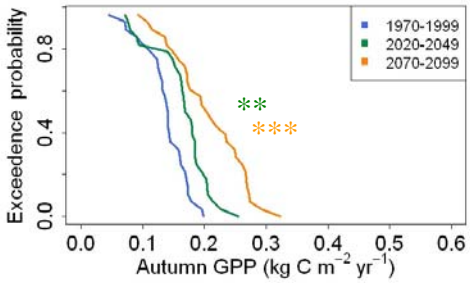
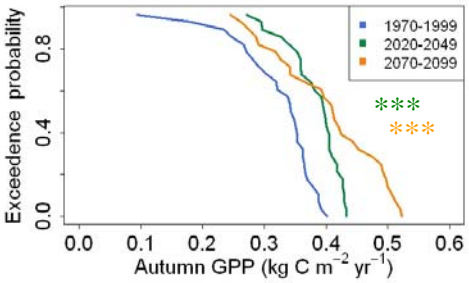
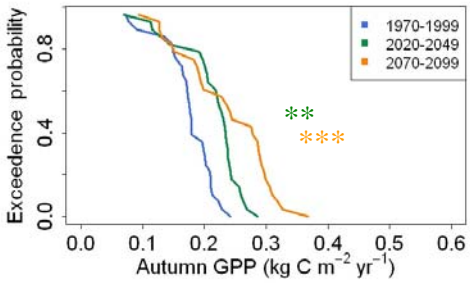
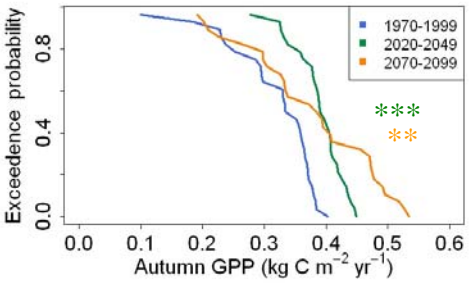
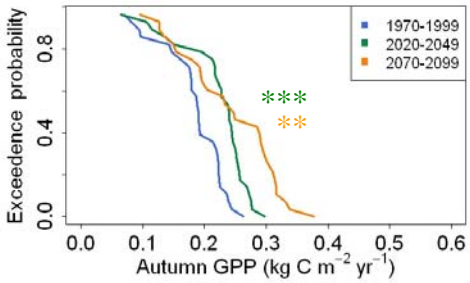
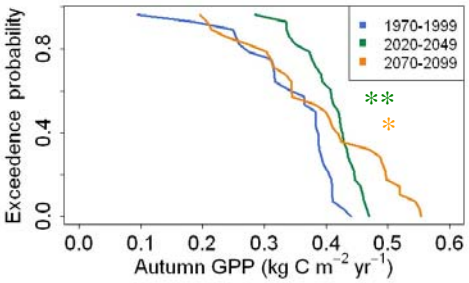
System	Mirecourt	Avignon
S		
SI		
PE		
PI		

b. Grasslands established on shallow soils

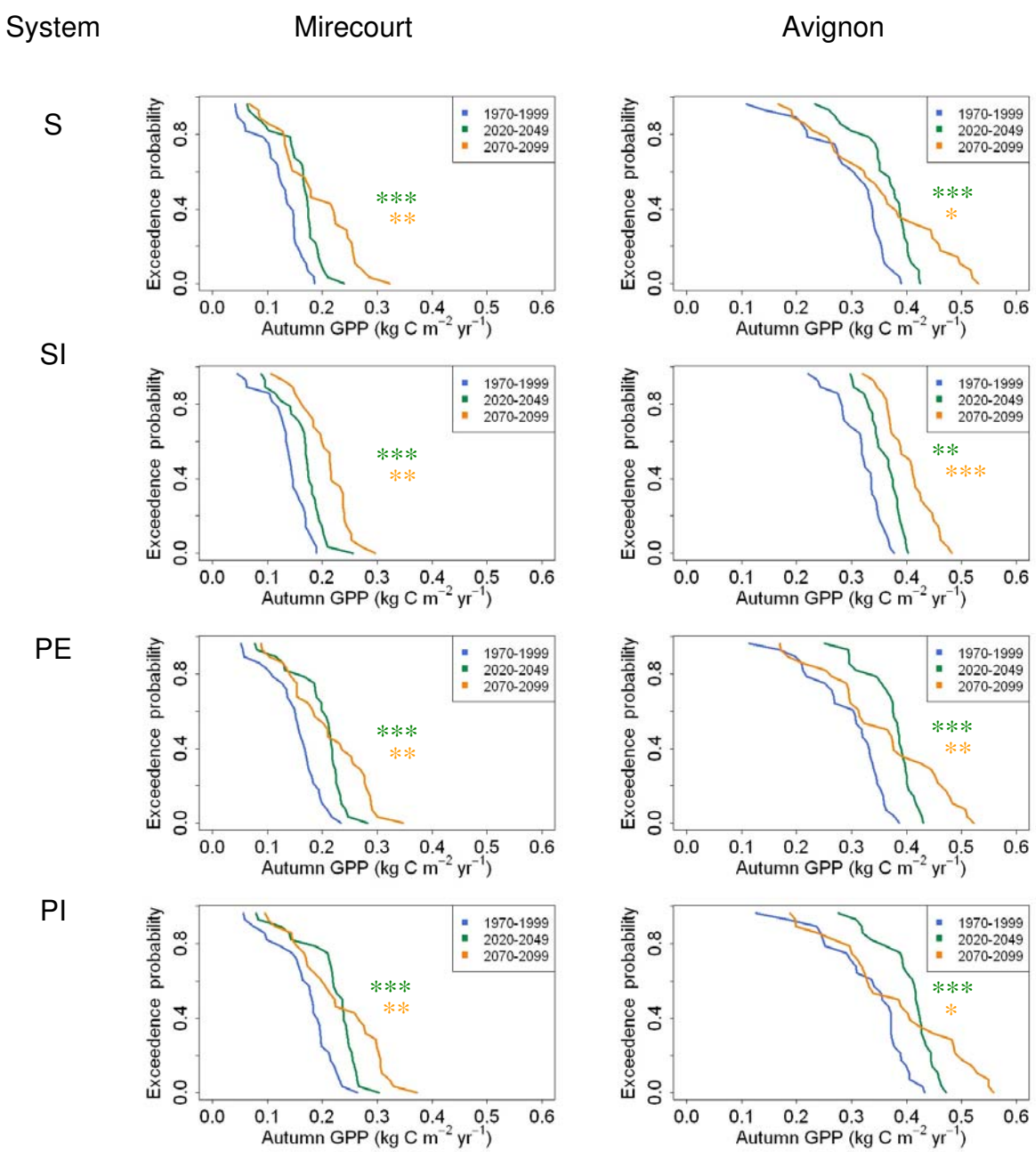
System	Mirecourt	Avignon
S		
SI		
PE		
PI		

D. GPP_{autumn}

a. Grasslands established on deep soils

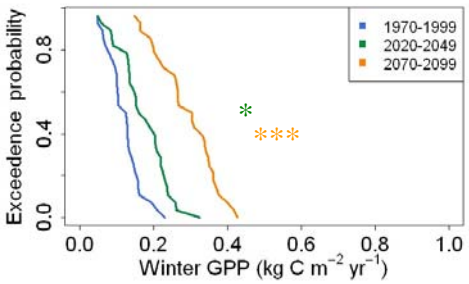
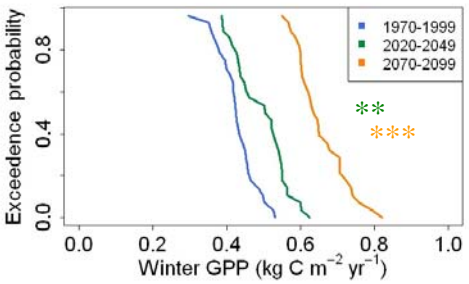
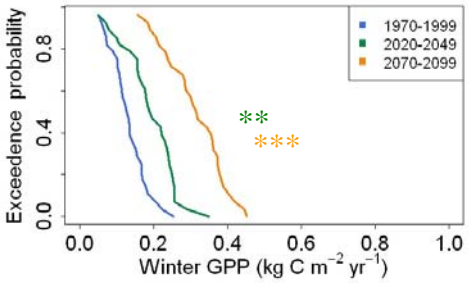
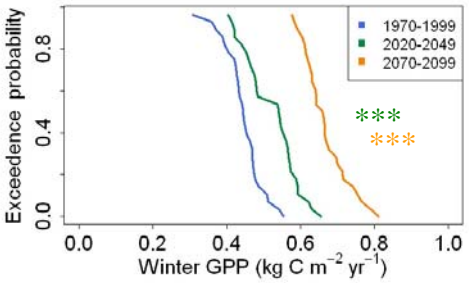
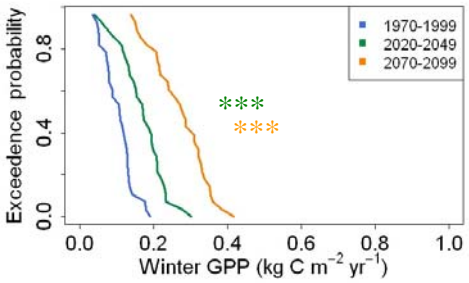
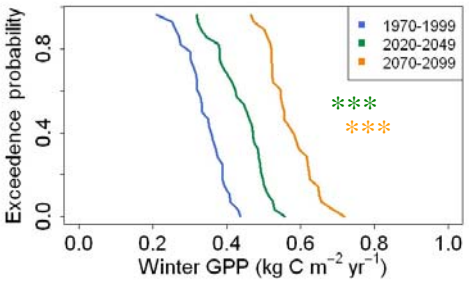
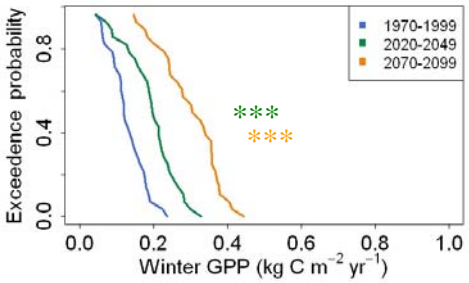
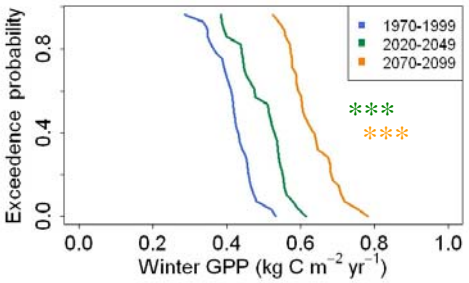
System	Mirecourt	Avignon
S		
SI		
PE		
PI		

b. Grasslands established on shallow soils

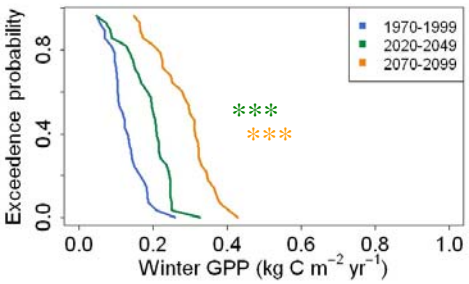
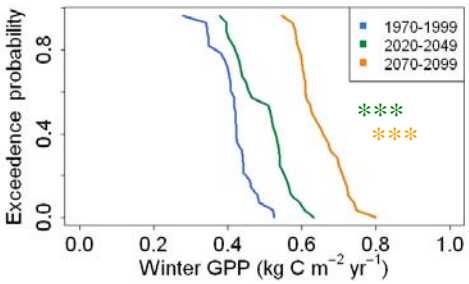
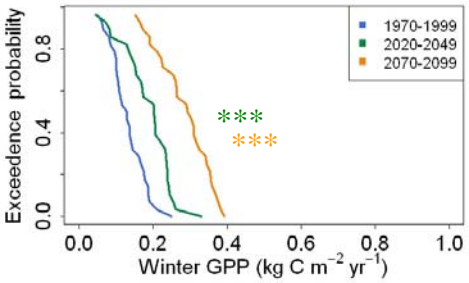
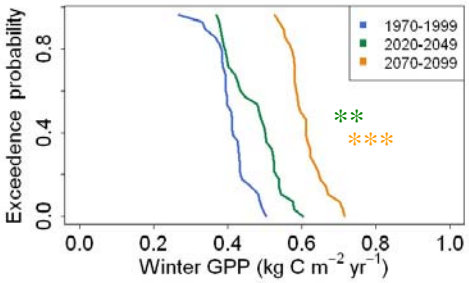
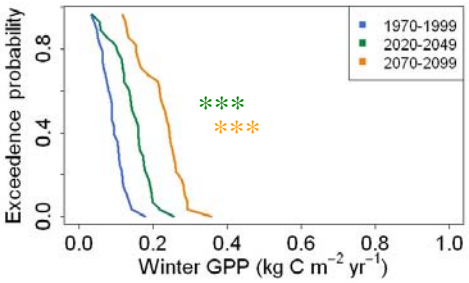
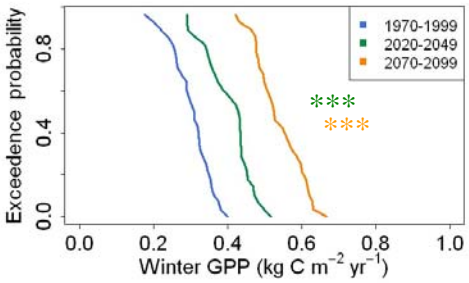
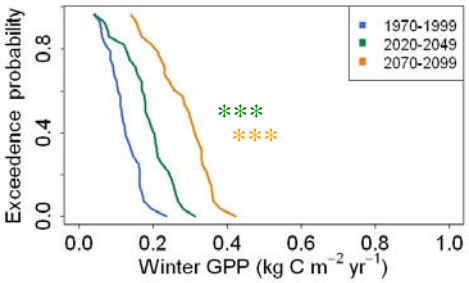
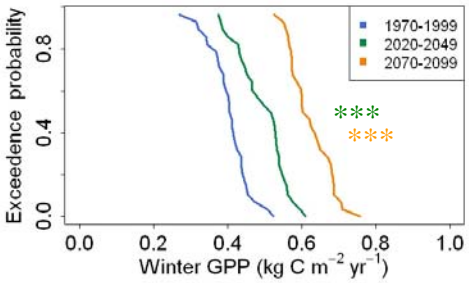


E. GPP_{winter}

a. Grasslands established on deep soils

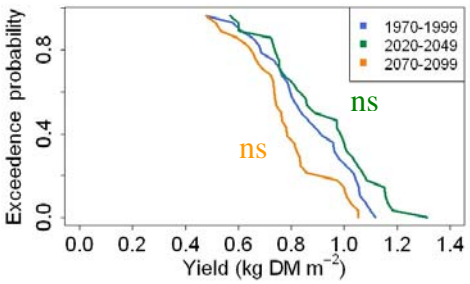
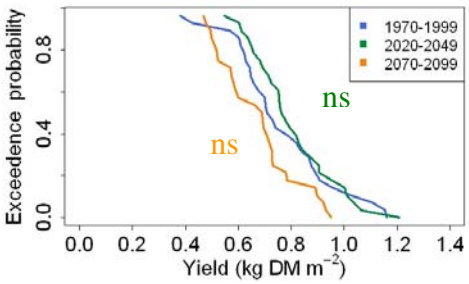
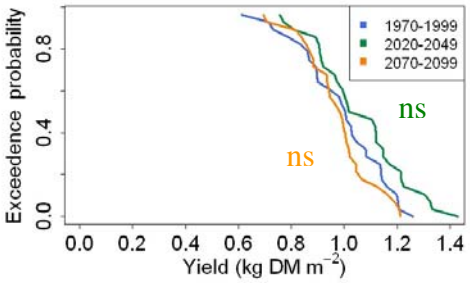
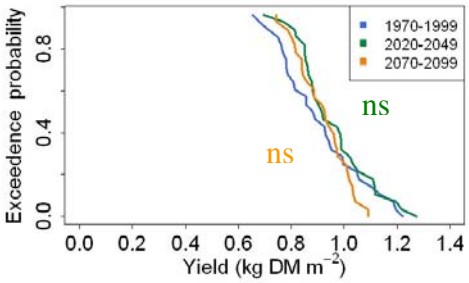
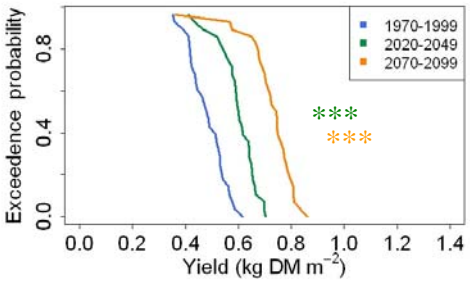
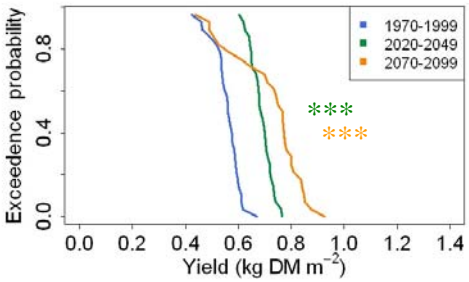
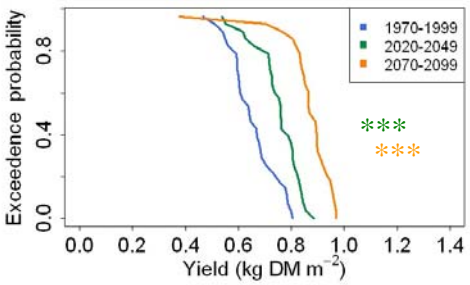
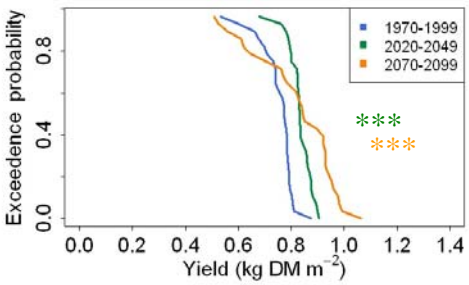
System	Mirecourt	Avignon
S		
SI		
PE		
PI		

b. Grasslands established on shallow soils

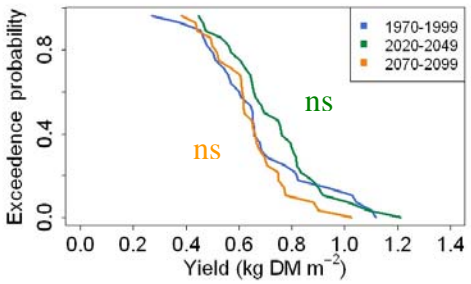
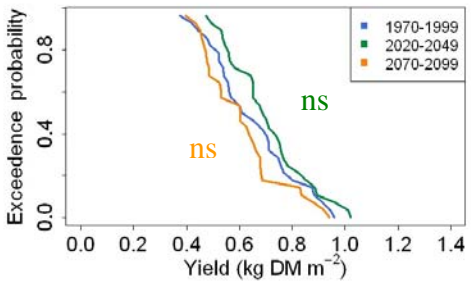
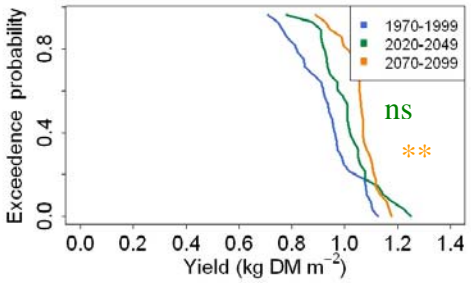
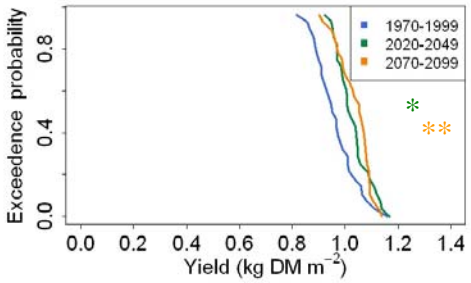
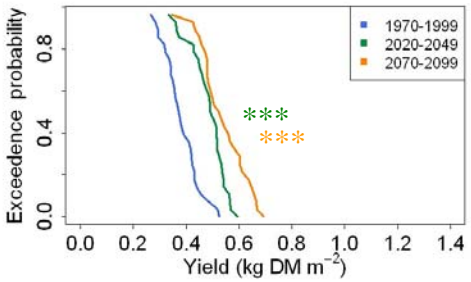
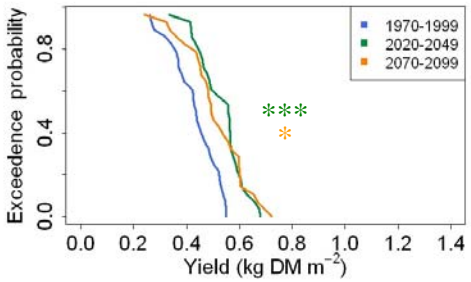
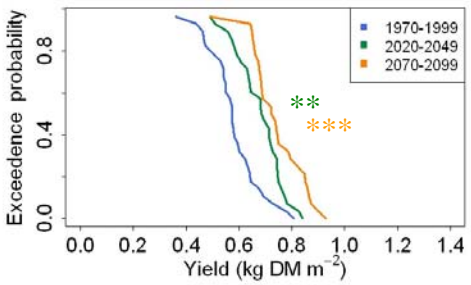
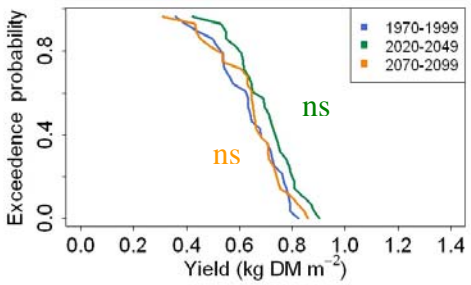
System	Mirecourt	Avignon
S		
SI		
PE		
PI		

F. DM yield

a. Grasslands established on deep soils

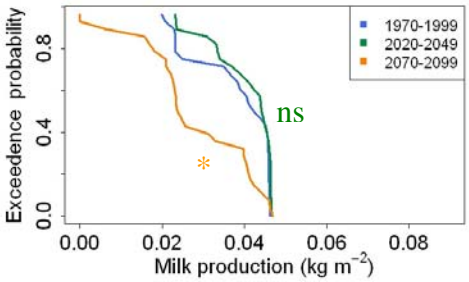
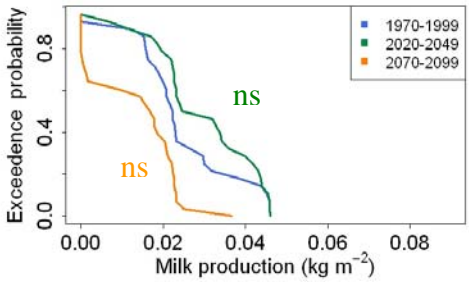
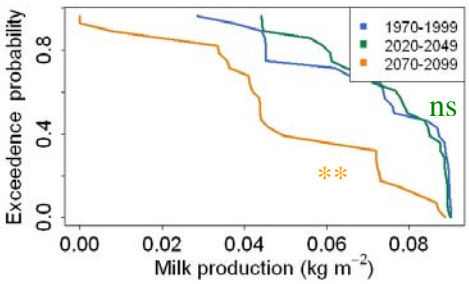
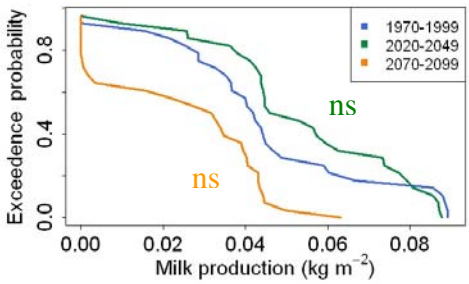
System	Mirecourt	Avignon
S		
SI		
PE		
PI		

b. Grasslands established on shallow soils

System	Mirecourt	Avignon
S		
SI		
PE		
PI		

G. MP at pasture (summer and autumn)

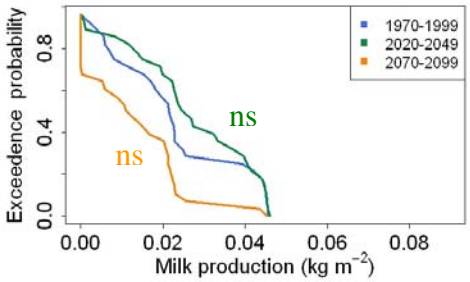
a. Grasslands established on deep soils

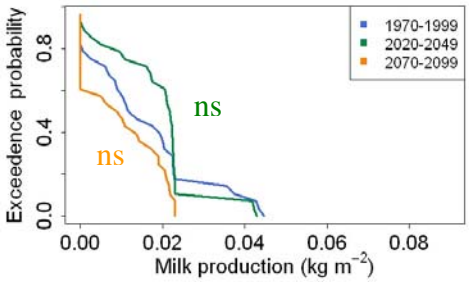
System	Mirecourt	Avignon
PE		
PI		

b. Grasslands established on shallow soils

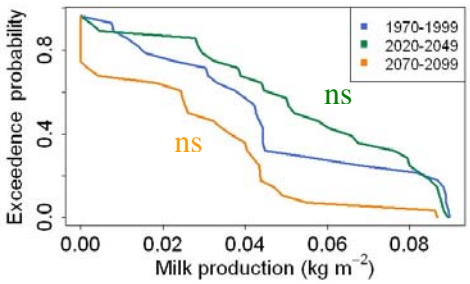
System Mirecourt Avignon

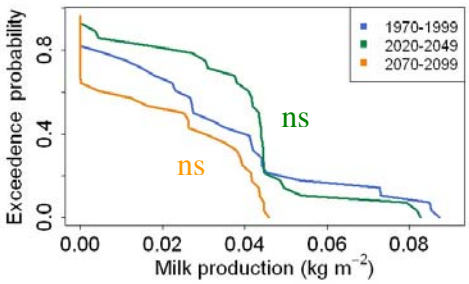
PE





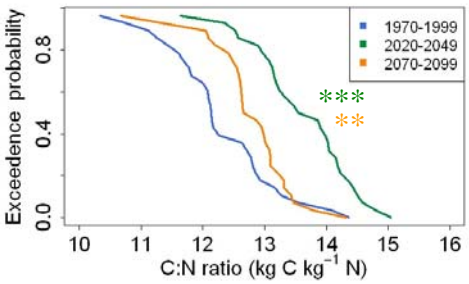
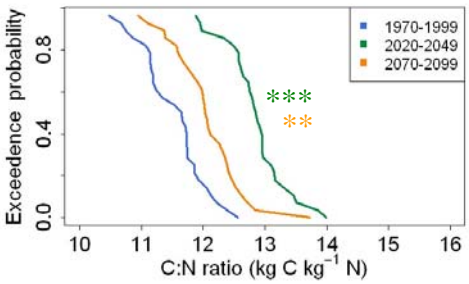
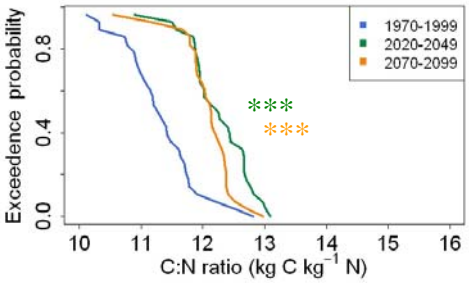
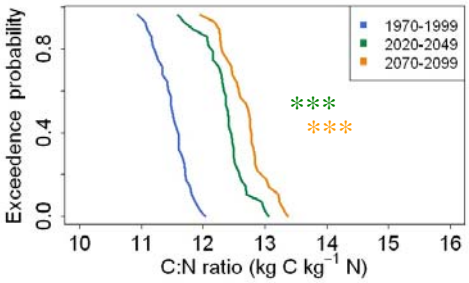
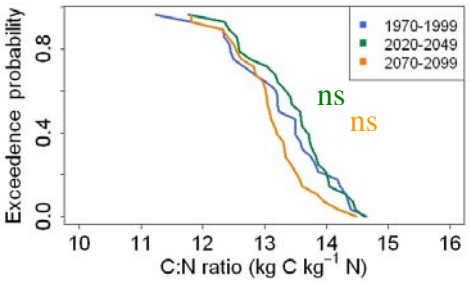
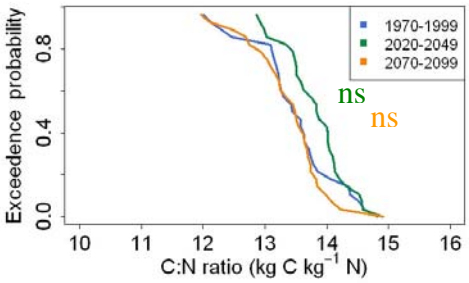
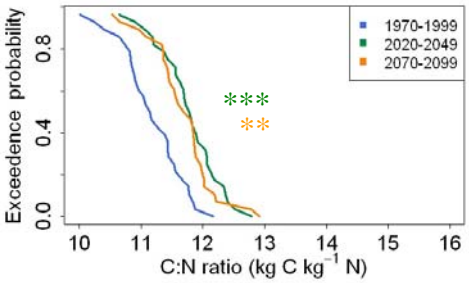
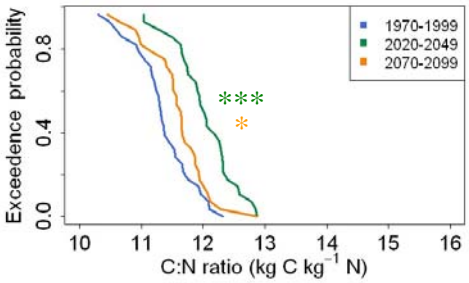
PI



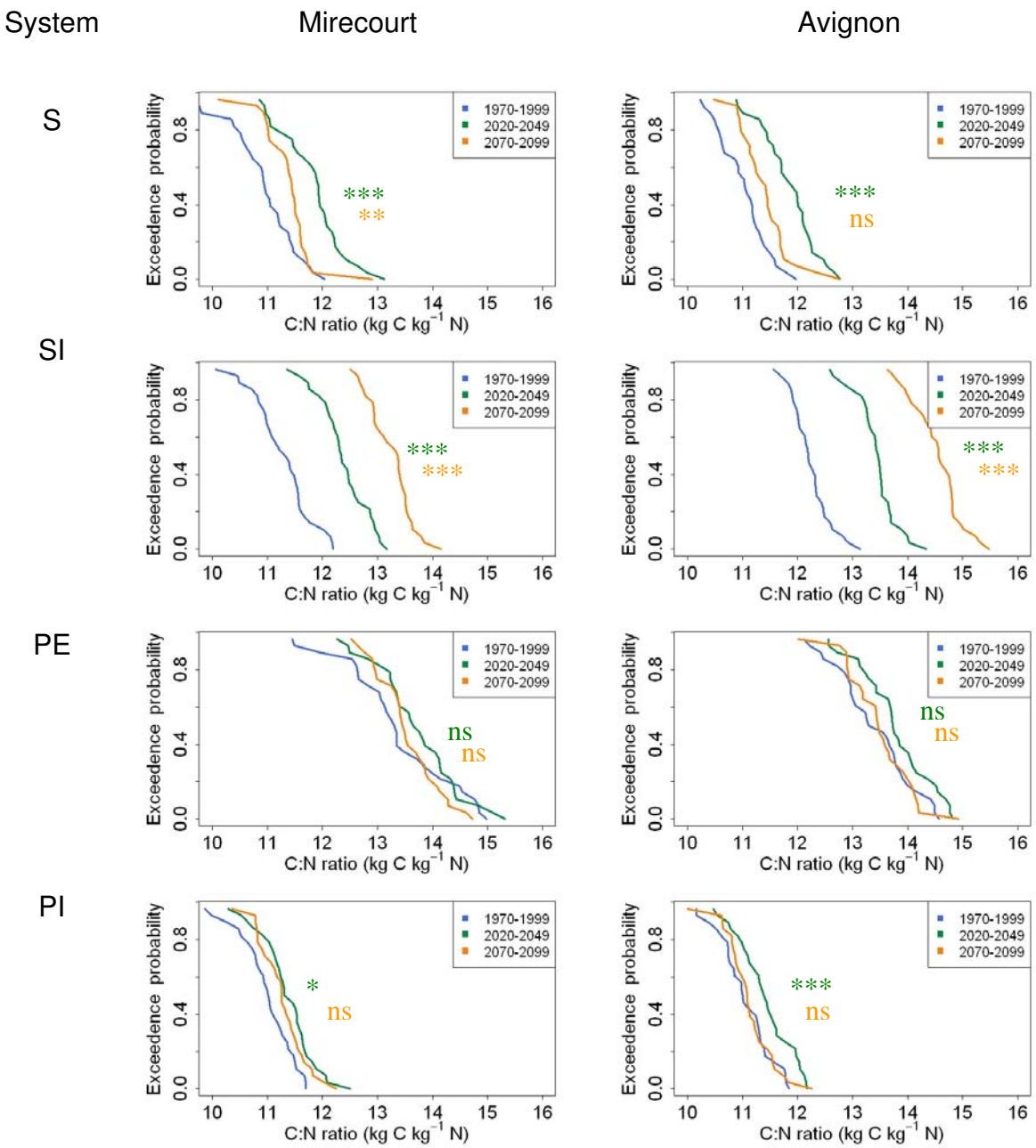


H. C/N

a. Grasslands established on deep soils

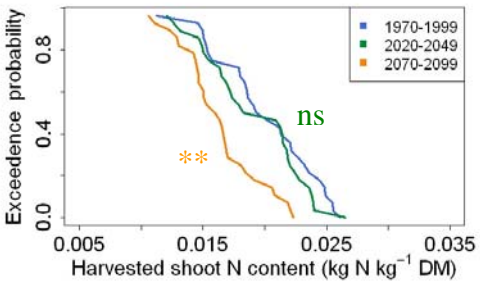
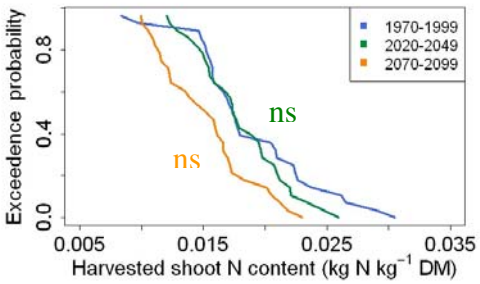
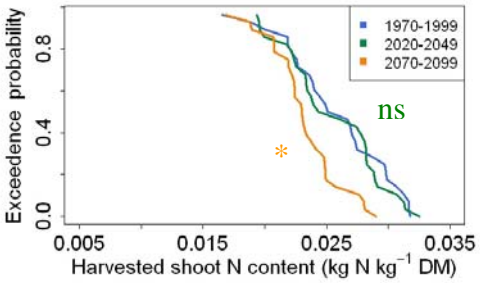
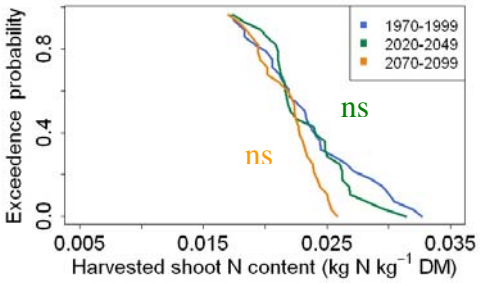
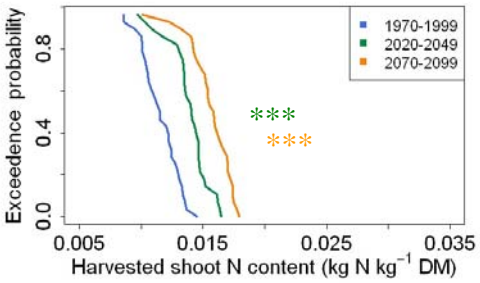
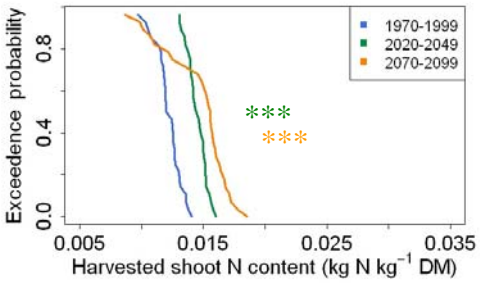
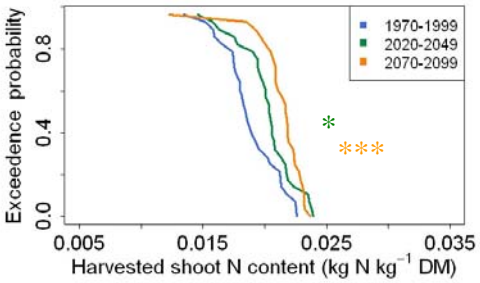
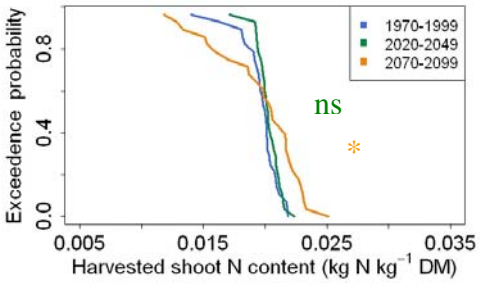
System	Mirecourt	Avignon
S		
SI		
PE		
PI		

b. Grasslands established on shallow soils

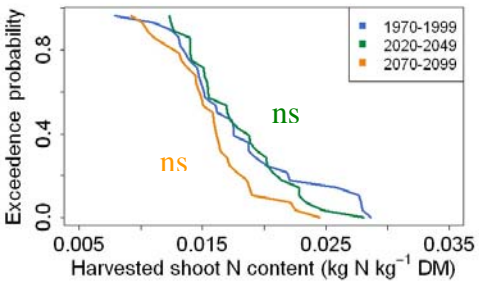
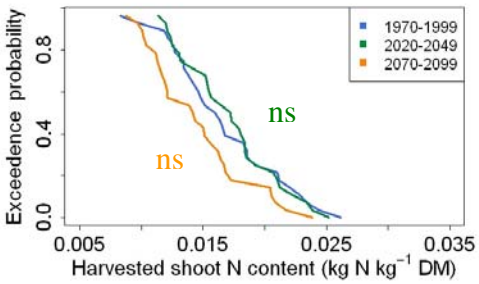
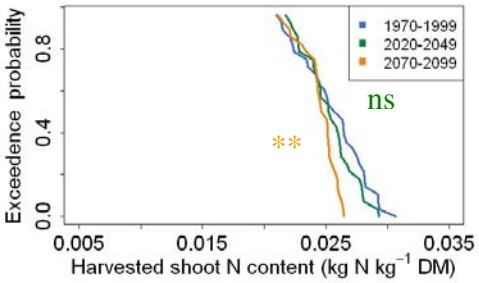
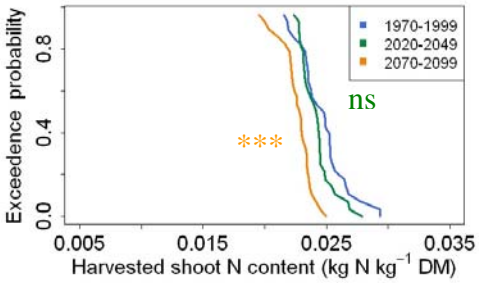
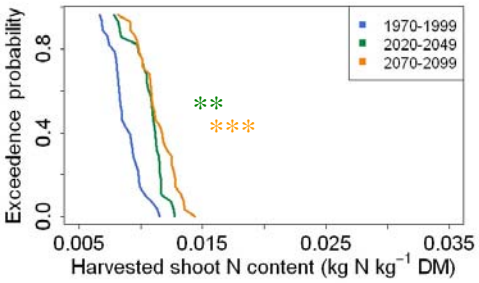
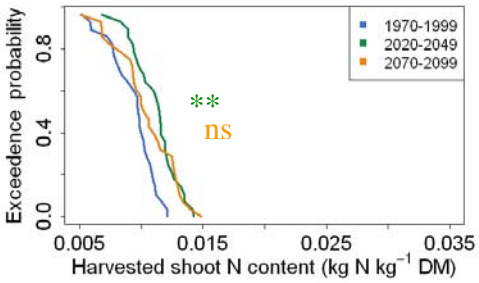
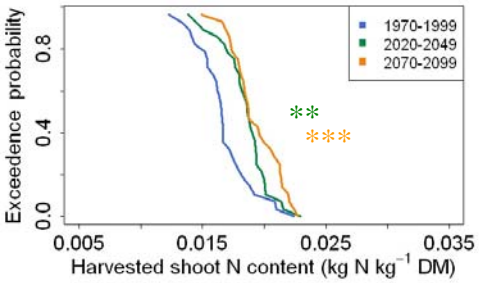
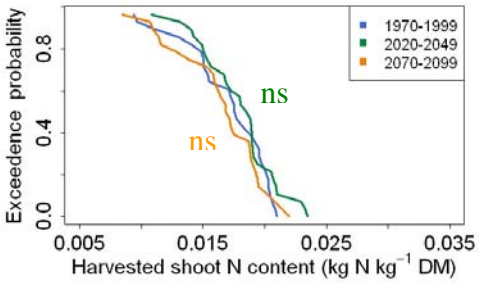


I. $N_{sh,harv.}$

a. Grasslands established on deep soils

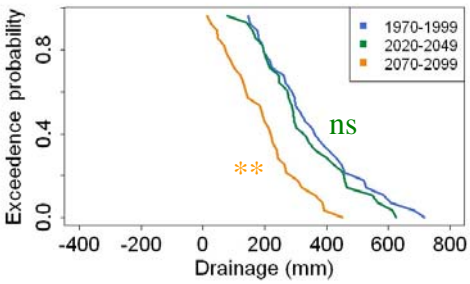
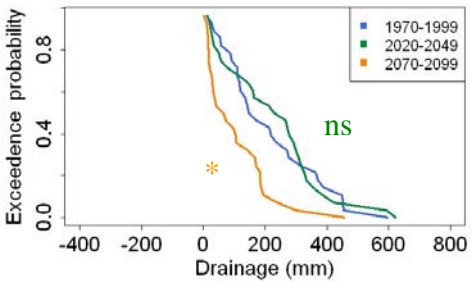
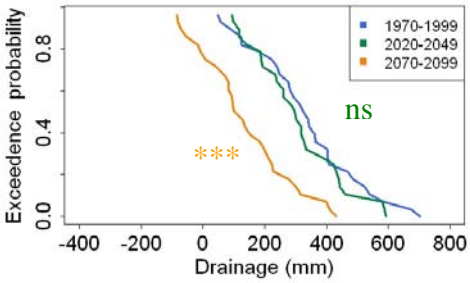
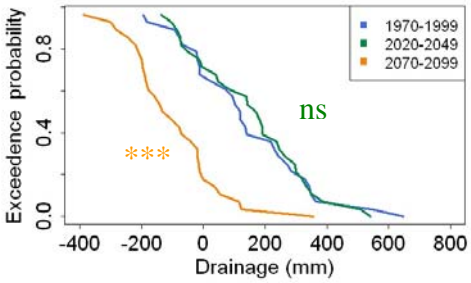
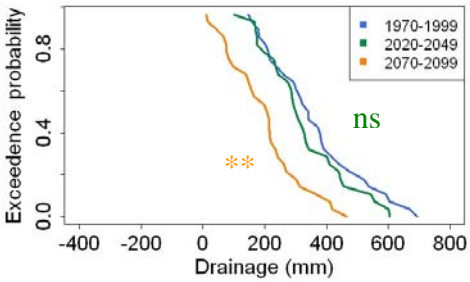
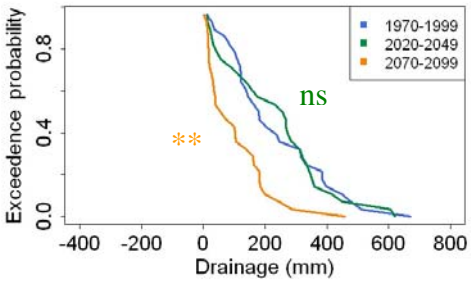
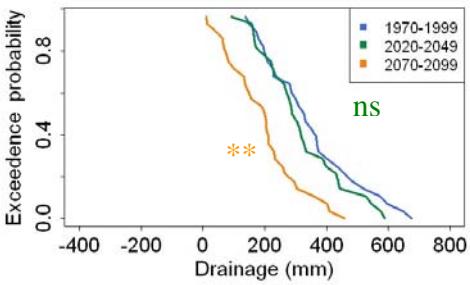
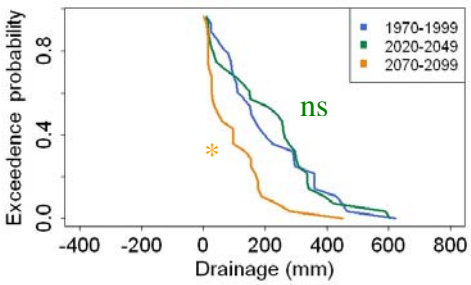
System	Mirecourt	Avignon
S		
SI		
PE		
PI		

b. Grasslands established on shallow soils

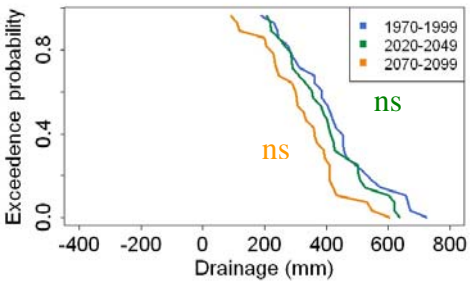
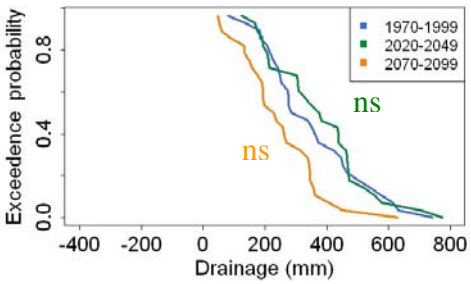
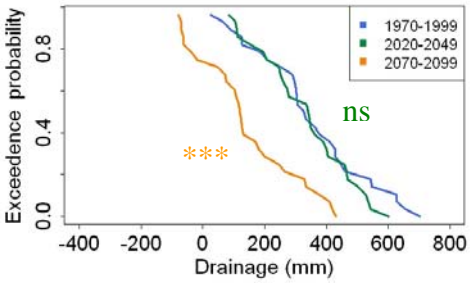
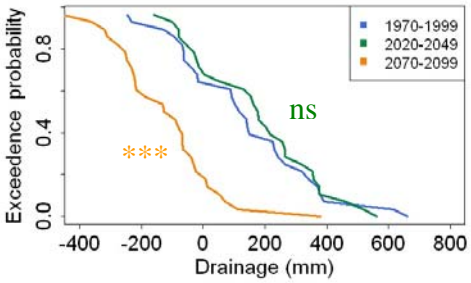
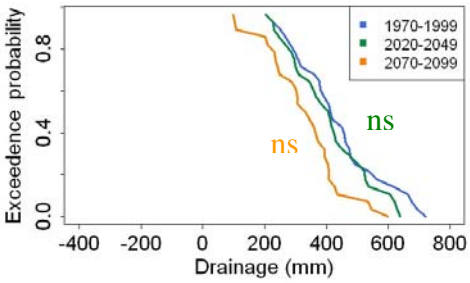
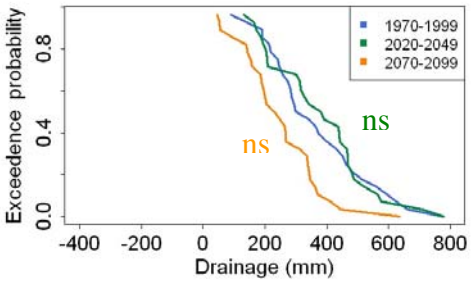
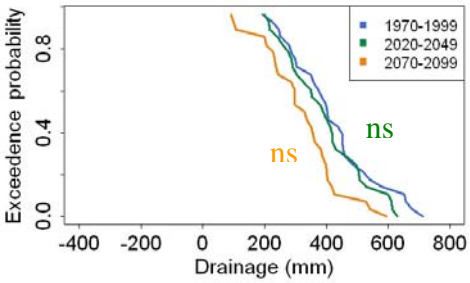
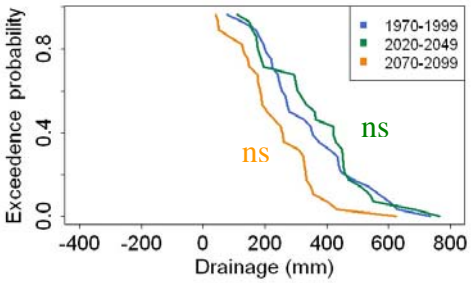
System	Mirecourt	Avignon
S		
SI		
PE		
PI		

J. Drainage

a. Grasslands established on deep soils

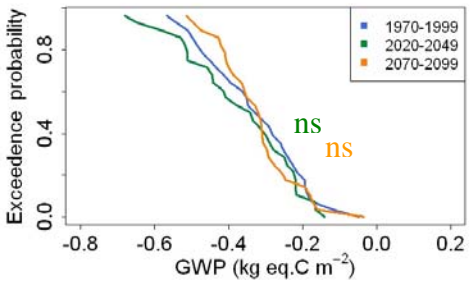
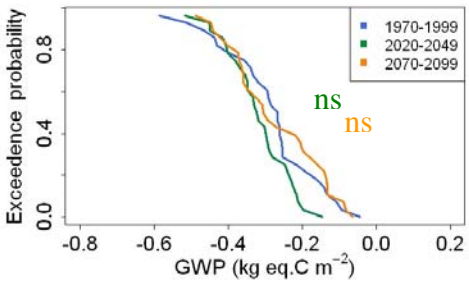
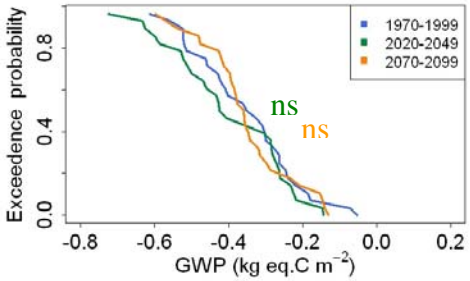
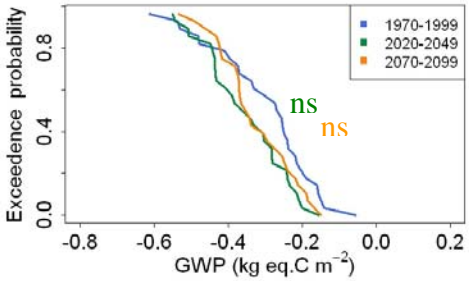
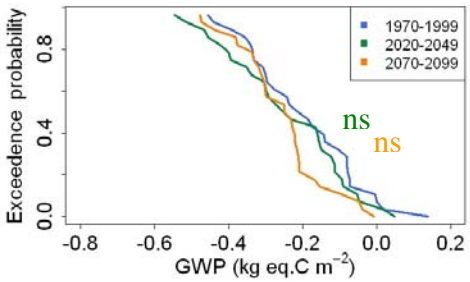
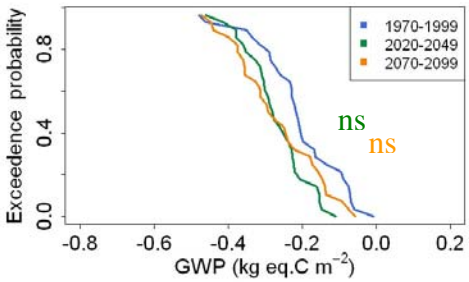
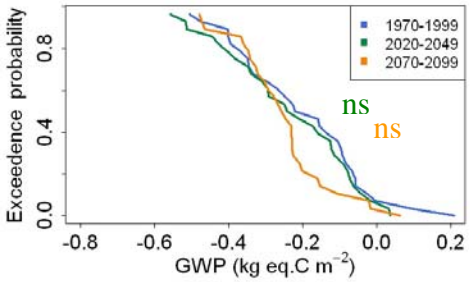
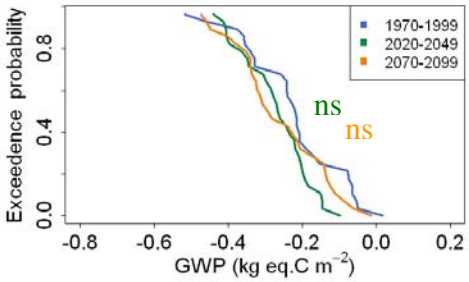
System	Mirecourt	Avignon
S		
SI		
PE		
PI		

b. Grasslands established on shallow soils

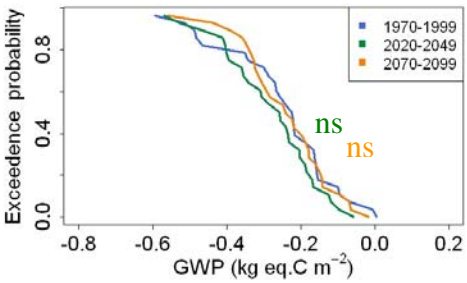
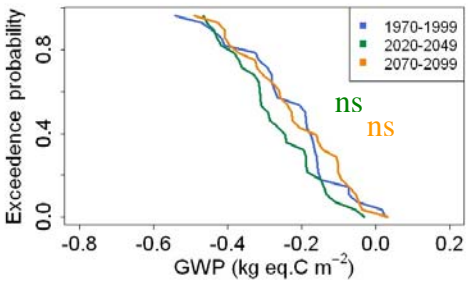
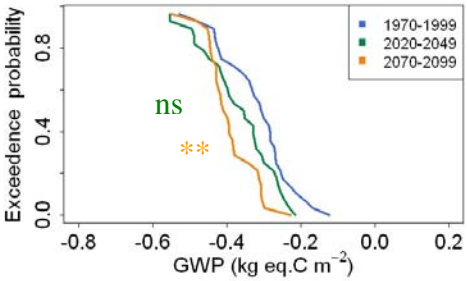
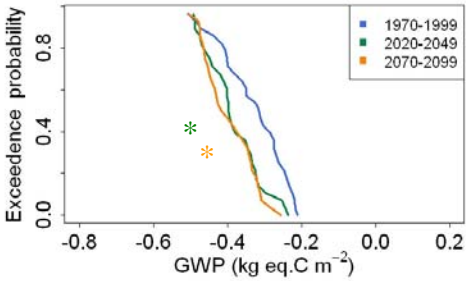
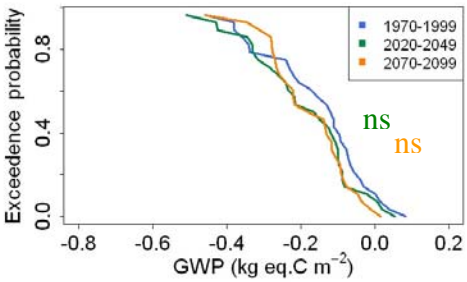
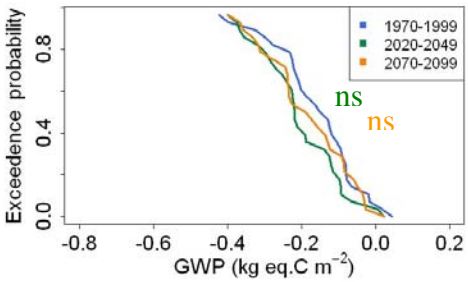
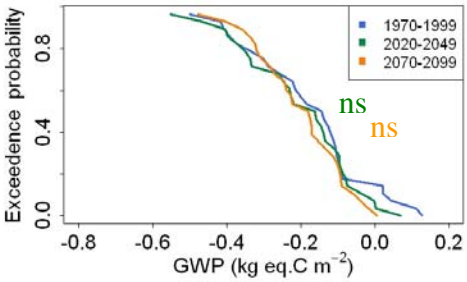
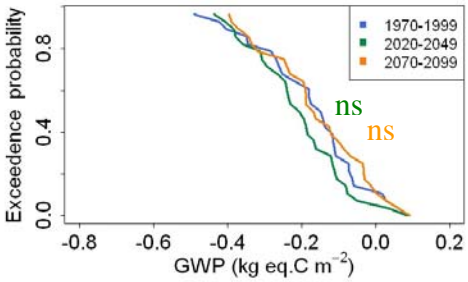
System	Mirecourt	Avignon
S		
SI		
PE		
PI		

K. GWP

a. Grasslands established on deep soils

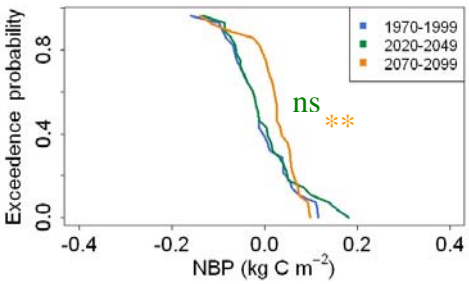
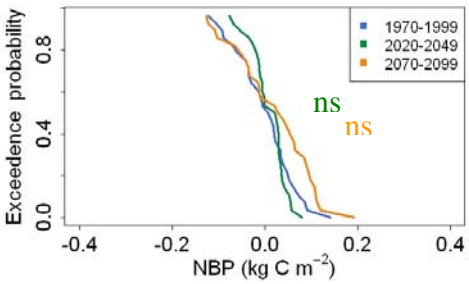
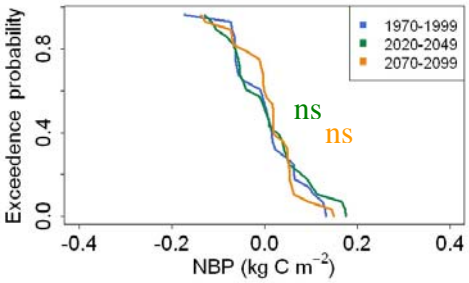
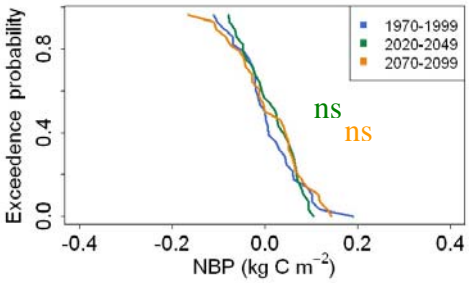
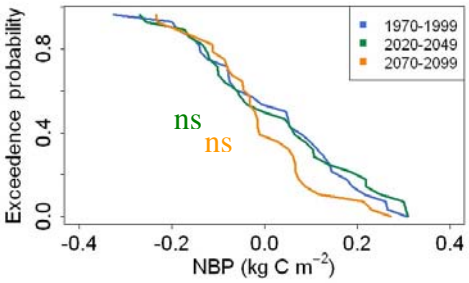
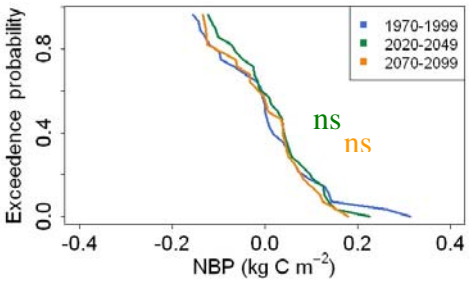
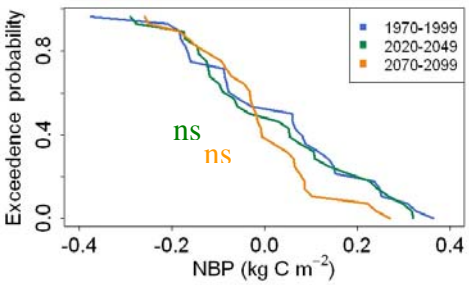
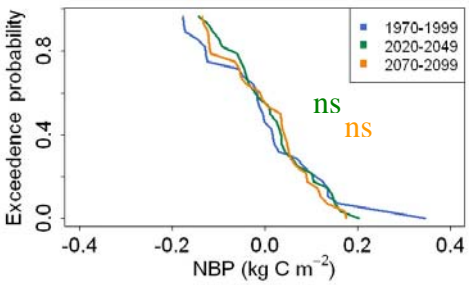
System	Mirecourt	Avignon
S		
SI		
PE		
PI		

b. Grasslands established on shallow soils

System	Mirecourt	Avignon
S		
SI		
PE		
PI		

L. NBP

a. Grasslands established on deep soils

System	Mirecourt	Avignon
S		
SI		
PE		
PI		

b. Grasslands established on shallow soils

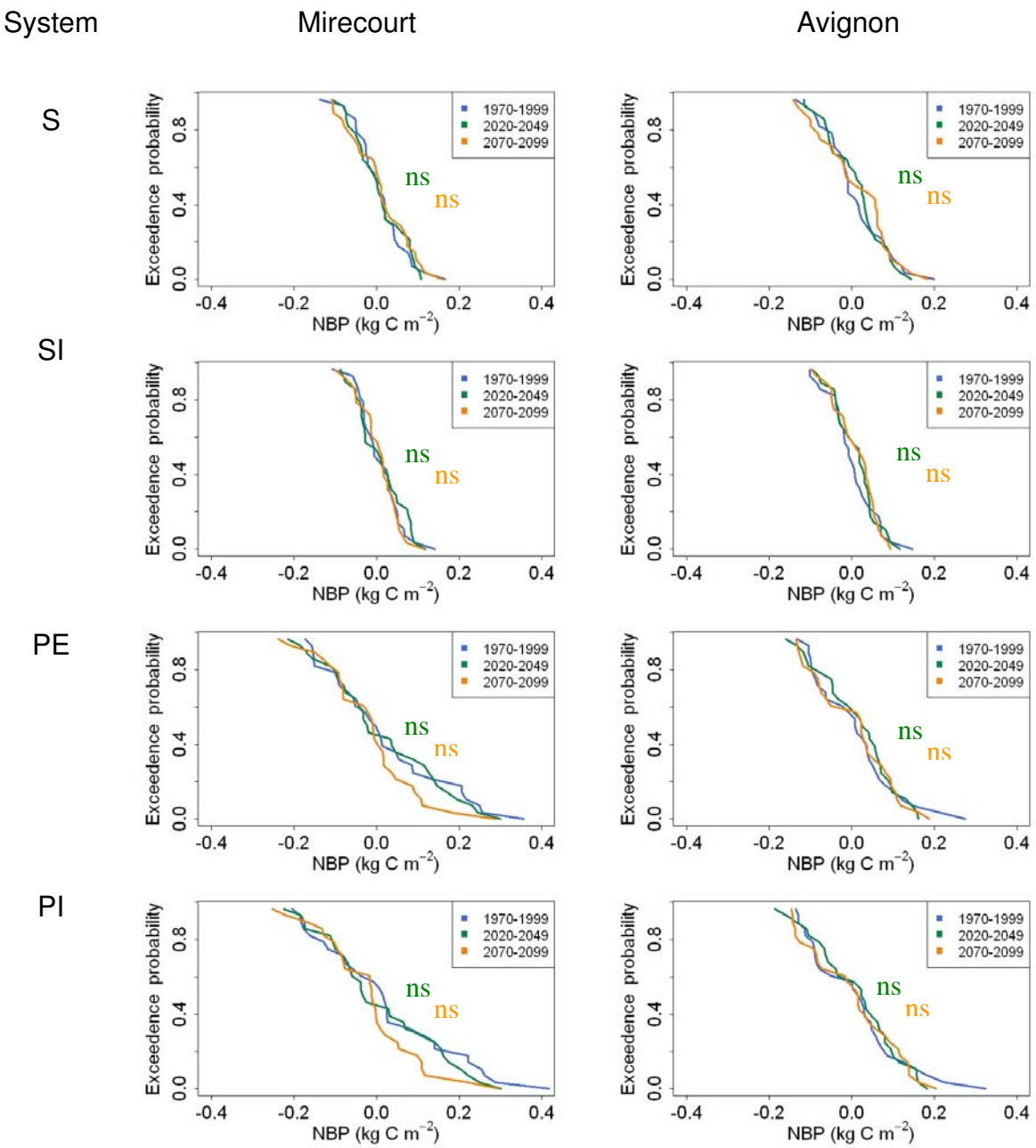


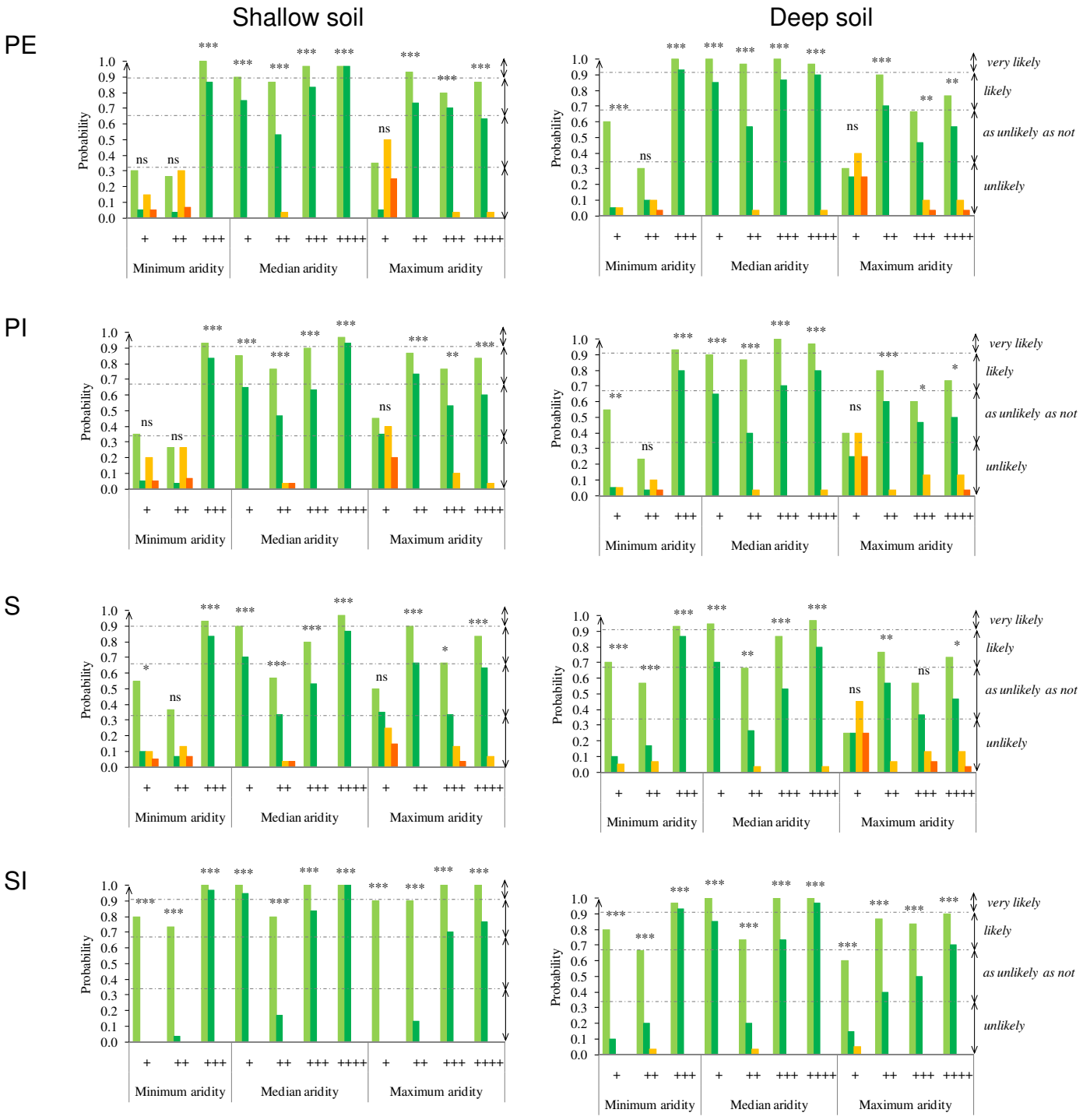
Fig. D.2. Exceedence probability distribution of (A to E) annual and seasonal gross primary production (GPP), F) annual DM yield, G) milk production (MP) at pasture (only for permanent swards), H) plant C/N ratio, I) harvested shoot N content ($N_{sh,harv.}$), J) drainage, K) global warming potential (GWP) and L) net biome productivity (NBP). Distributions are depicted for the four simulated systems, for the current most humid and arid studied stations, i.e. Mirecourt and Avignon in this order, and for a regional projection of the SRES storyline A2 from downscaling the ARPEGE climate model using the variable correction method. Close past, close future and far future are symbolized

with blue, green and orange lines, respectively. Results are presented for both a) the shallow and b) deep soils. Note that annual dry matter yields and harvested shoot N content of permanent and sown grasslands cannot be compared as the latter are cut, respectively, only in spring and from spring to autumn. A negative GWP indicates a net sink of greenhouse gases for the atmosphere and a positive NBP means that grasslands stored C in their soil, and conversely.

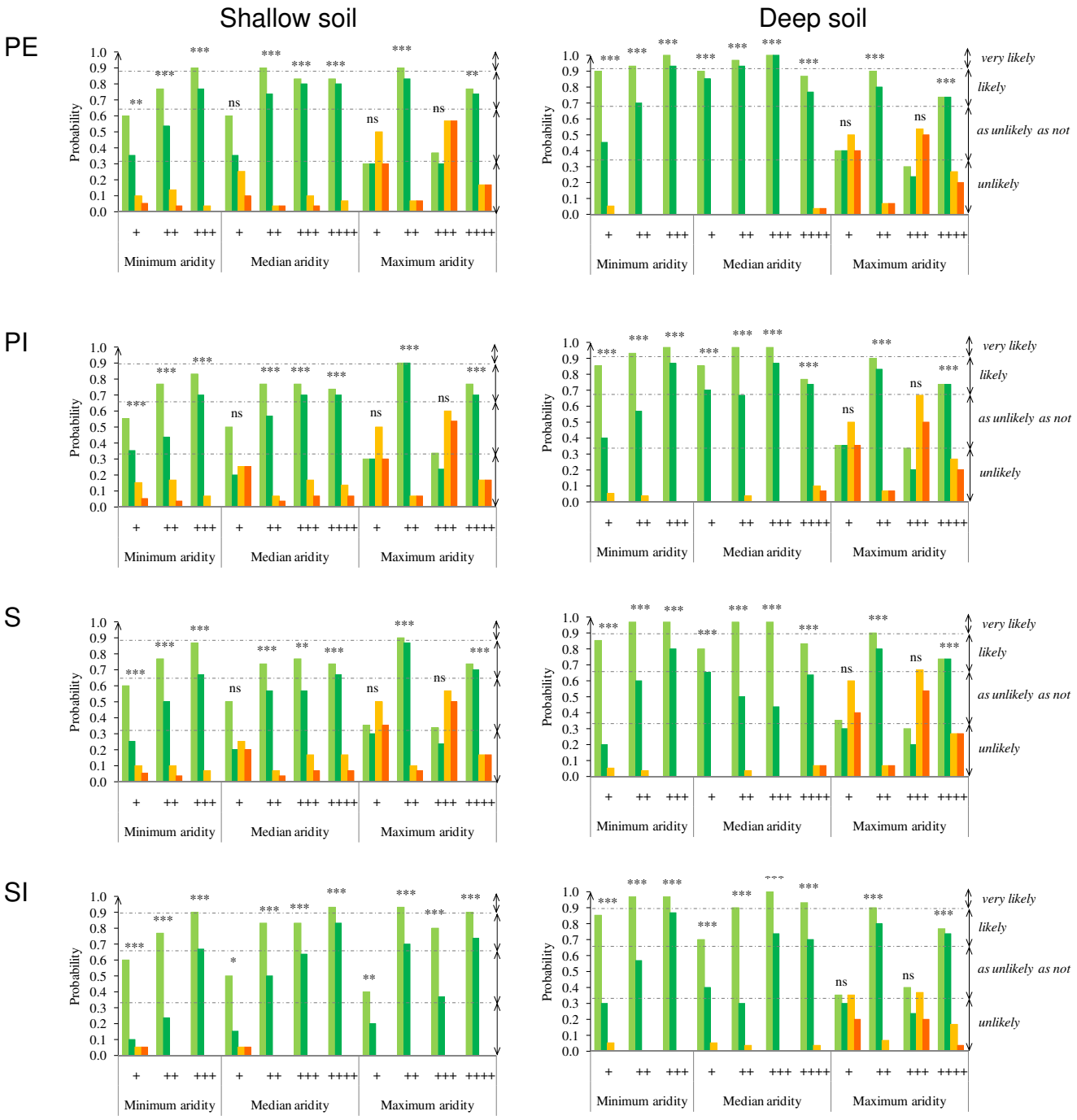
Result 3: Histograms summarizing results from threshold probabilities, associated significance, and likelihood.

ns : not significant, * : $p<0.05$, ** : $p<0.01$, *** : $p<0.001$

A. GPP

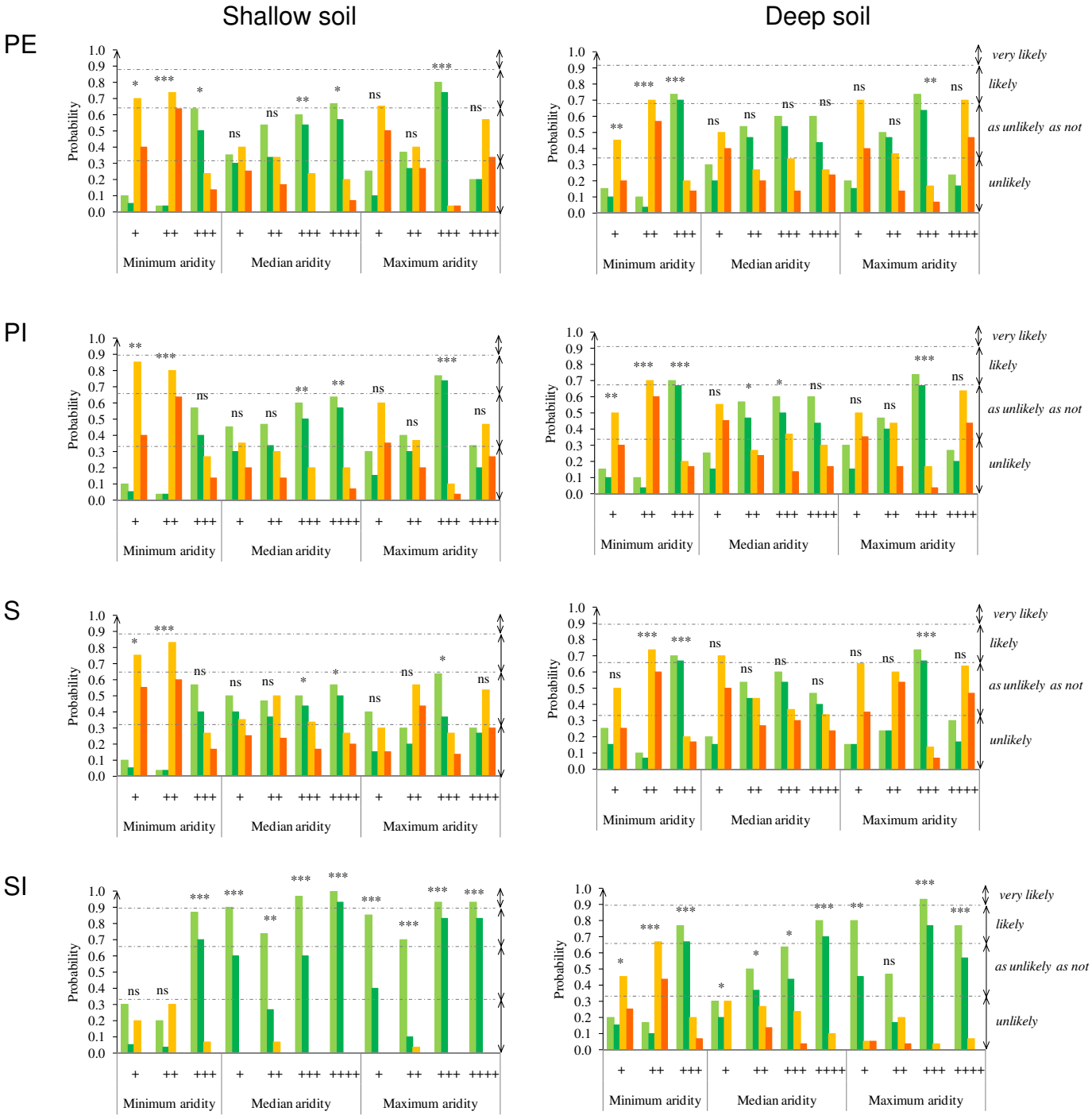

Shallow soil
Deep soil
PE
PI
S
SI
Probability
very likely
likely
as unlikely as not
unlikely
Minimum aridity
Median aridity
Maximum aridity
Legend:
P(GPP > 10% Ref.)
P(GPP > 25% Ref.)
P(GPP < 10% Ref.)
P(GPP < 25% Ref.)

.GPP$_{spring}$



Legend:

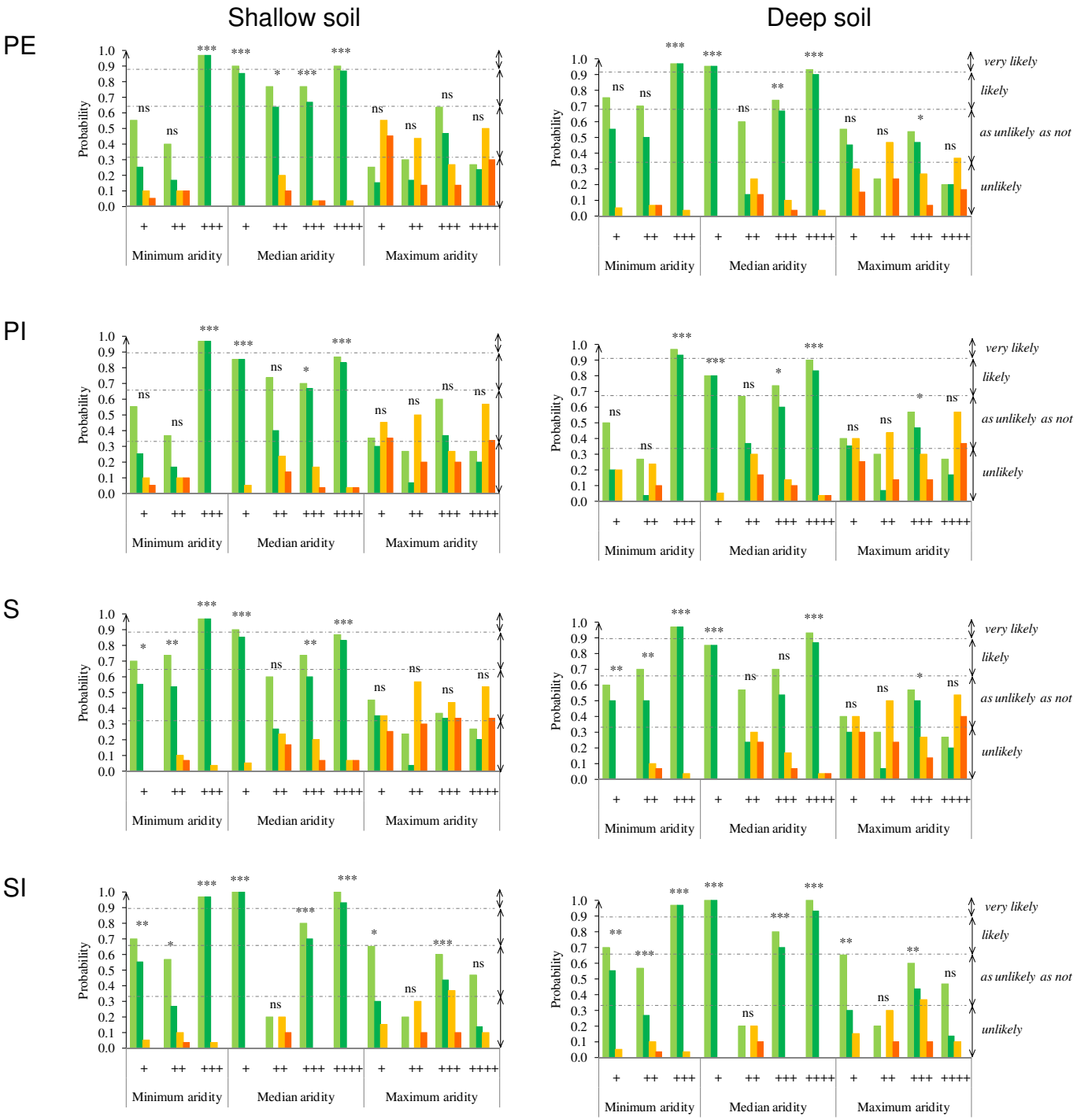
B. GPP_{summer}



Legend:

- P(GPPsummer > 10% Ref.)
- P(GPPsummer > 25% Ref.)
- P(GPPsummer < 10% Ref.)
- P(GPPsummer < 25% Ref.)

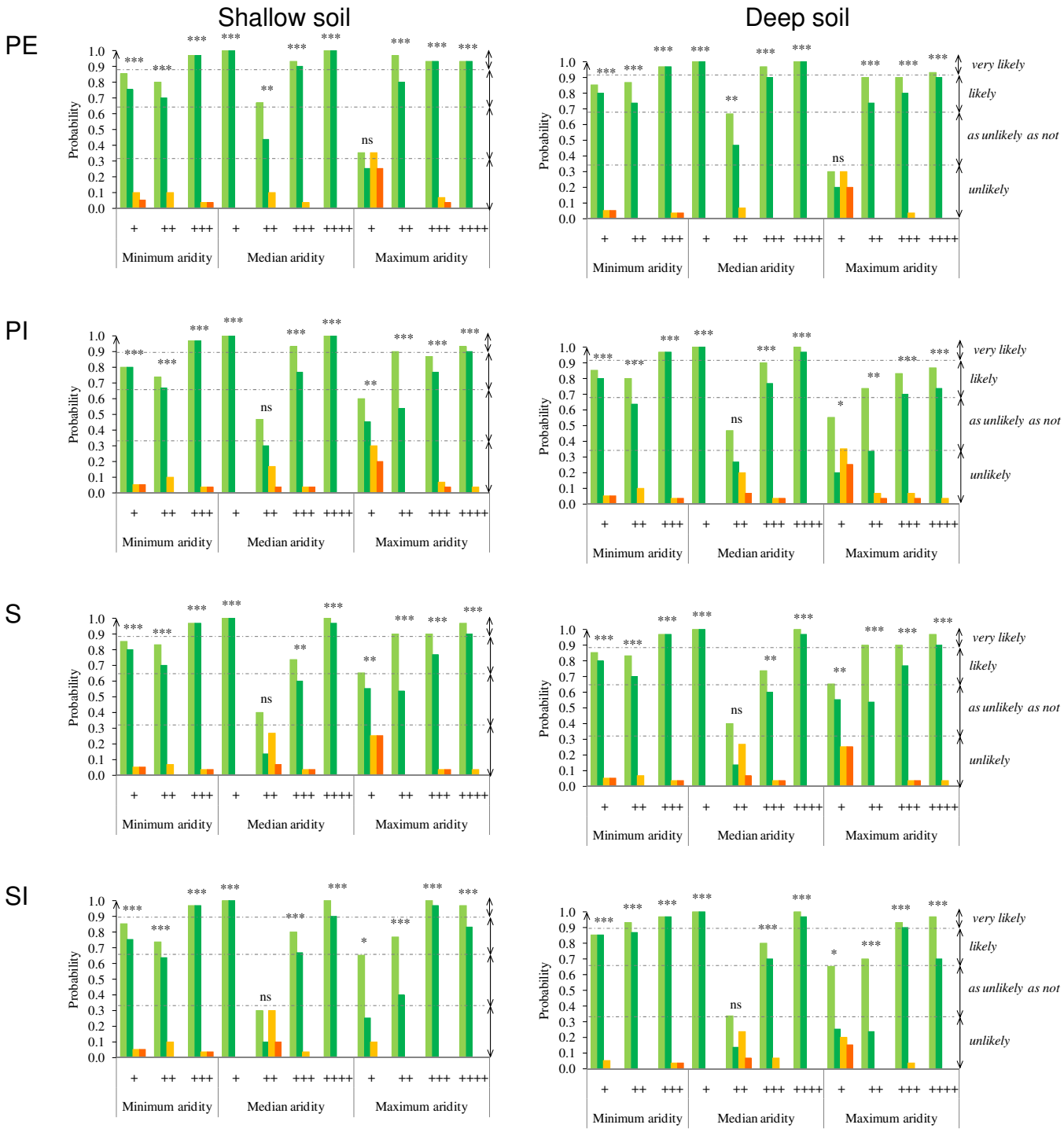
C. GPP_{autumn}



Legend:

- P(GPPautumn > 10% Ref.)
- P(GPPautumn > 25% Ref.)
- P(GPPautumn < 10% Ref.)
- P(GPPautumn < 25% Ref.)

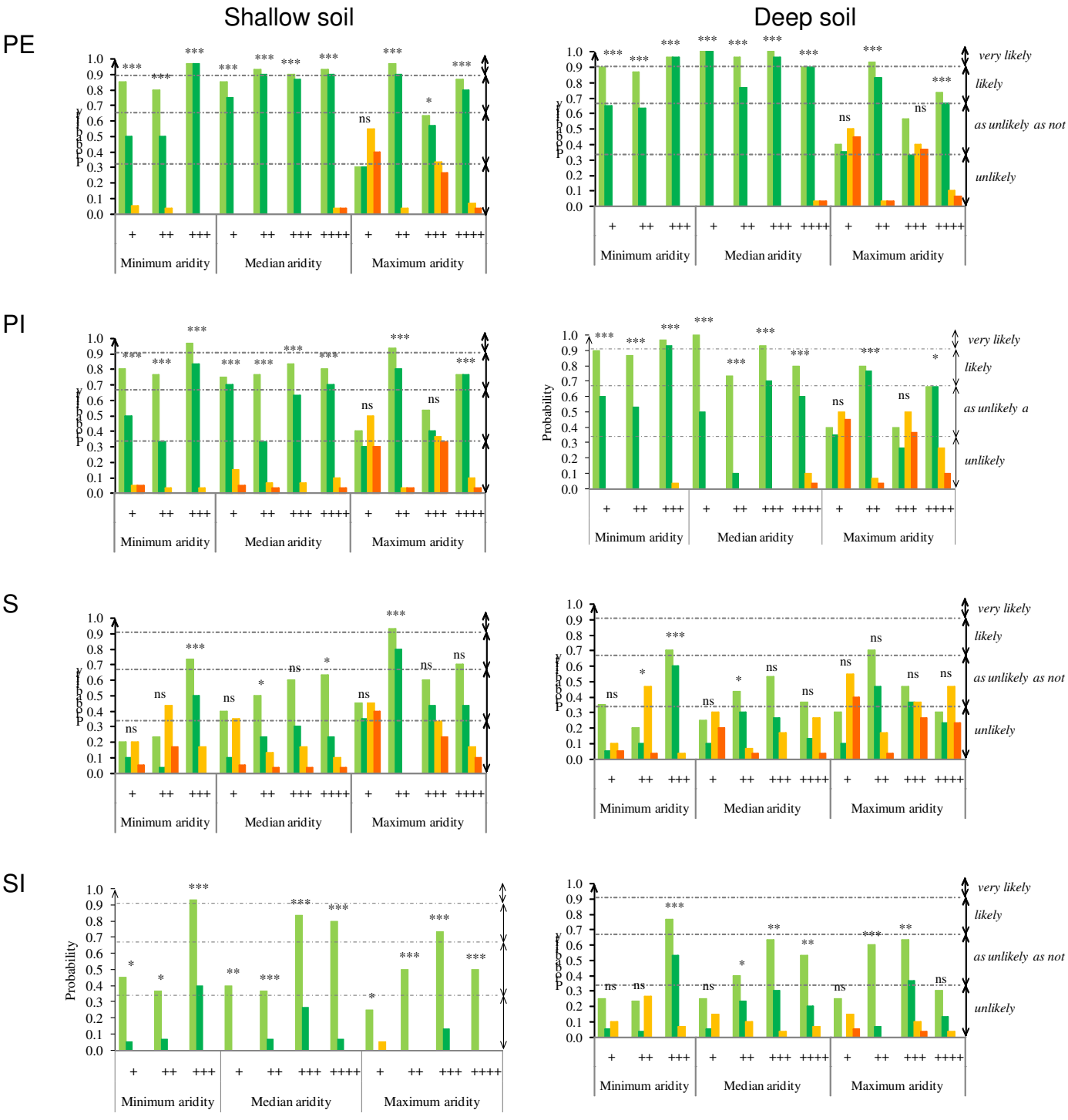
D. GPP_{winter}



Legend:

- P(GPPwinter > 10% Ref.)
- P(GPPwinter > 25% Ref.)
- P(GPPwinter < 10% Ref.)
- P(GPPwinter < 25% Ref.)

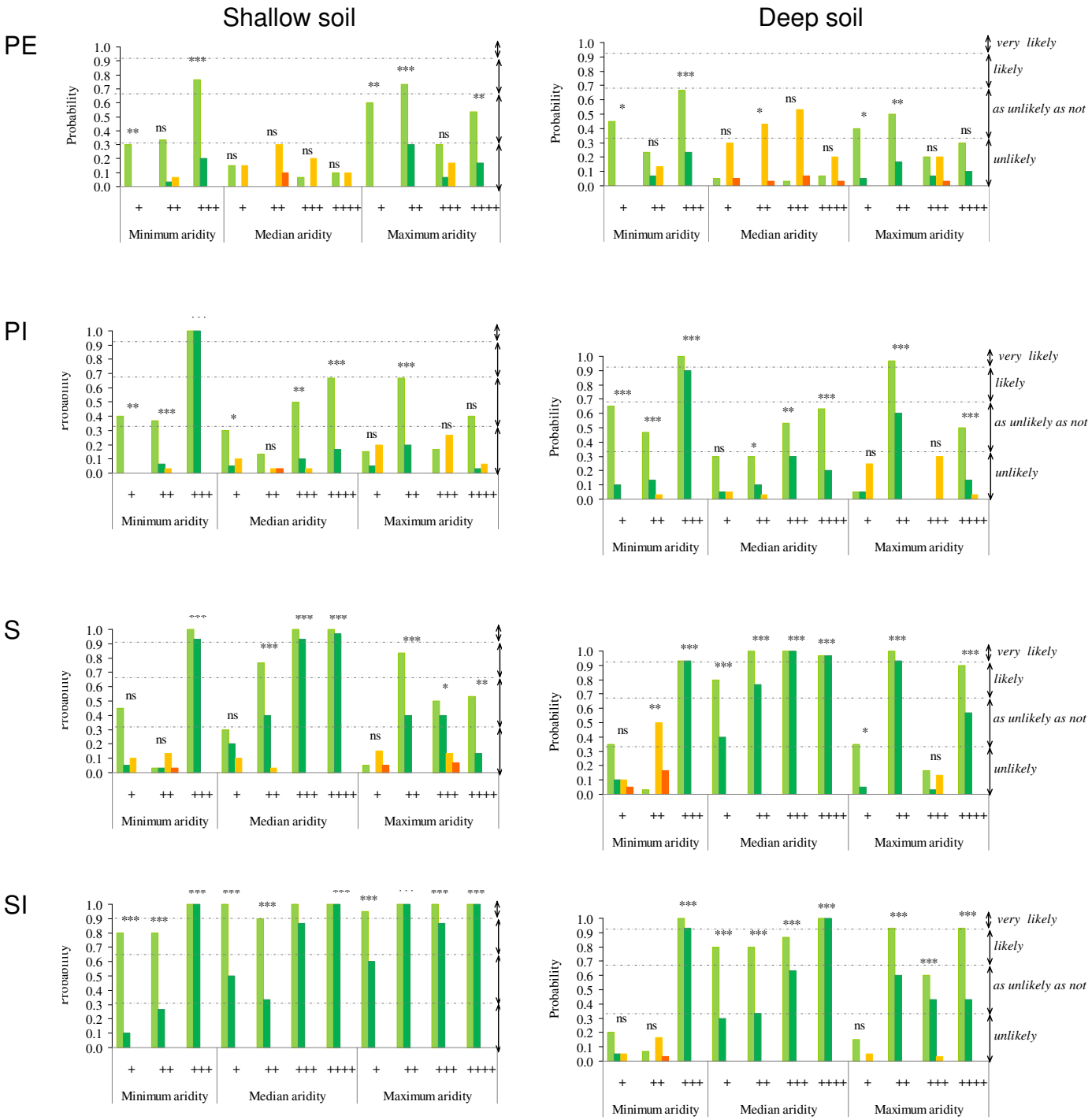
E. DM yield



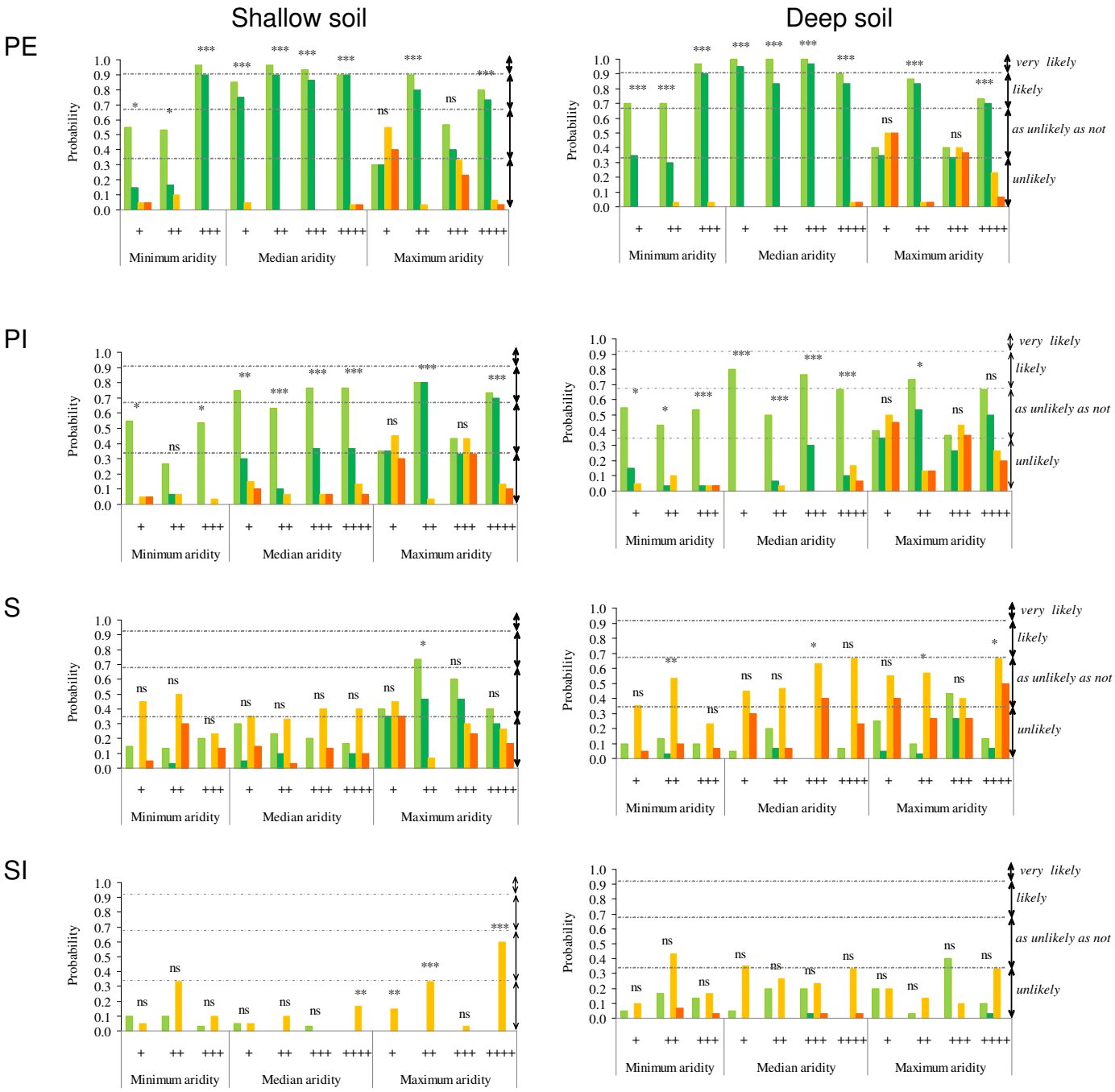
Legend:

- P(Yield > 10% Ref.)
- P(Yield > 25% Ref.)
- P(Yield < 10% Ref.)
- P(Yield < 25% Ref.)

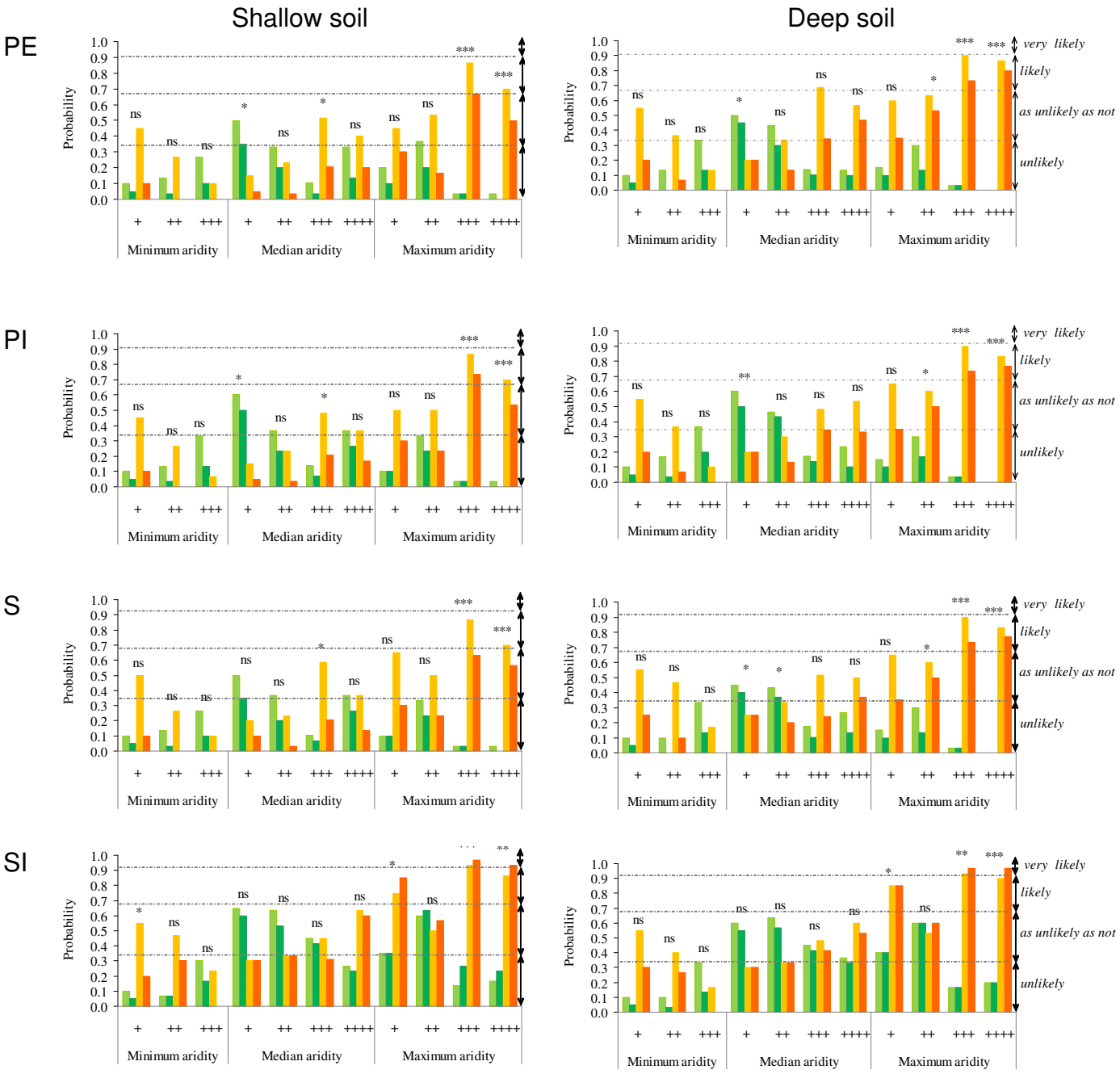
F. C/N


Shallow soil
Deep soil
PE
PI
S
SI
Probability
very likely
likely
as unlikely as not
unlikely
Minimum aridity
Median aridity
Maximum aridity
Legend:
P(C/N > 5% Ref.)
P(C/N > 10% Ref.)
P(C/N < 5% Ref.)
P(C/N <10% Ref.)

G. $N_{sh,harv.}$


Shallow soil
Deep soil
PE
PI
S
SI
Probability
very likely
likely
as unlikely as not
unlikely
Minimum aridity
Median aridity
Maximum aridity
+
++
+++
++++
Legend:
P(Nsh,harv.> 10% Ref.)
P(Nsh,harv. > 25% Ref.)
P(Nsh,harv. < 10% Ref.)
P(Nsh,harv.< 25% Ref.)

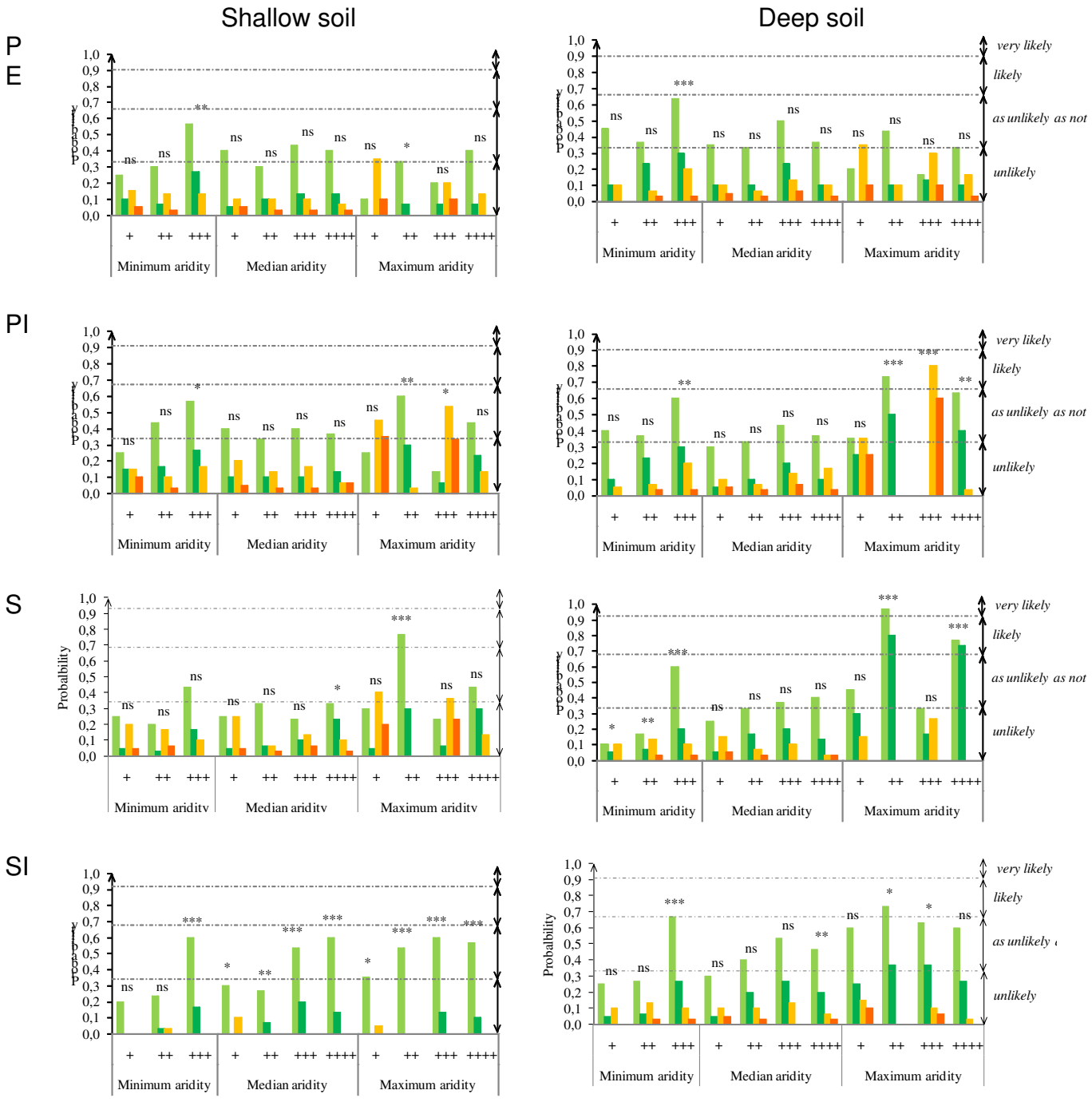
H. Drainage



Legend:

- P(Drainage > 25% Ref.)
- P(Drainage > 50% Ref.)
- P(Drainage < 25% Ref.)
- P(Drainage< 50% Ref.)

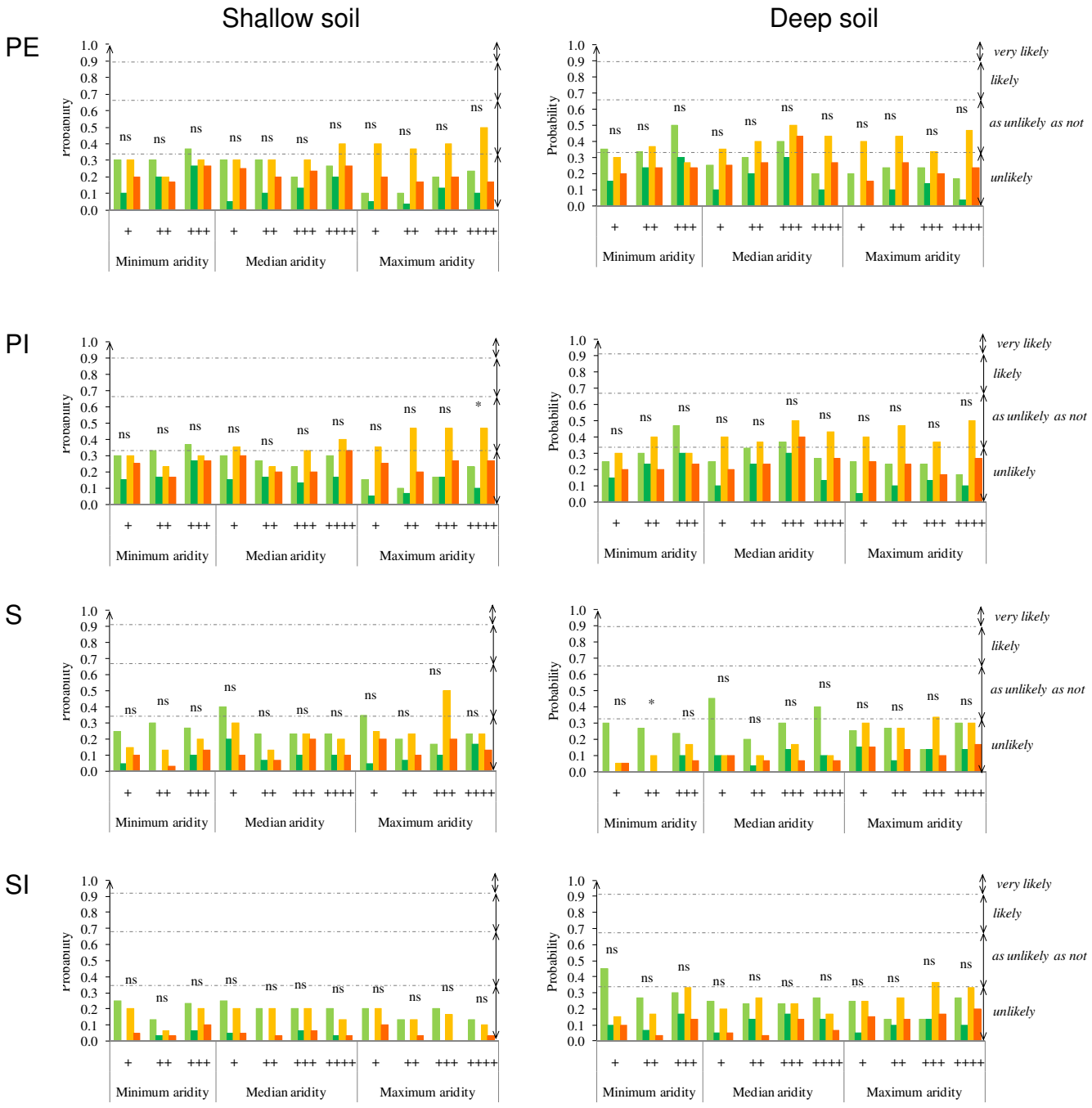
I. GWP



Legend:

- P(GWP< Ref. - 0.1 kg eq.C m-2)
- P(GWP< Ref. - 0.2kg eq.C m-2)
- P(GWP> Ref. + 0.1 kg eq.C m-2)
- P(GWP> Ref. + 0.2 kg eq.C m-2)

J. NBP



Legend:

- P(NBP > Ref. + 0.05 kg C m-2)
- P(NBP > Ref. + 0.1 kg C m-2)
- P(NBP < Ref. - 0.05 kg C m-2)
- P(NBP < Ref. - 0.1 kg C m-2)

Fig. D.3. Probabilities for future annual and seasonal (A to E) gross primary production (GPP), F) annual DM Yield, G) annual average plant C/N ratio, H) harvested shoot N content ($N_{sh,harv.}$), I) drainage, J) global warming potential (GWP) and K) net biome productivity (NBP), to exceed or to be lower than average climate baseline values. Results

are presented along an aridity gradient representative of the possible range of climates from 1970 to 2100, and for different classes of CO_2 fertilization in comparison with climate baseline: from 50 to 149 ppm: "+", from 150 to 249 ppm: "++", from 250 to 349 ppm: "+++" and from 350 to 449 ppm: "++++." Detailed results are given for the four pastoral systems (PE, PI, S and SI) and for A) the shallow and B) the deep soils. As a complementary piece of information, significance from Kolmogorov-Smirnov tests is indicated on each diagram (ns: not significant, * : $p < 0.05$, ** : $p < 0.01$, *** : $p < 0.001$), as well as IPCC likelihood scale (2001). Note that a negative GWP indicates a net sink of greenhouse gases for the atmosphere in CO_2 equivalents and that a positive NBP means that grasslands stored C in their soil, and conversely.

Appendix E. Correlations

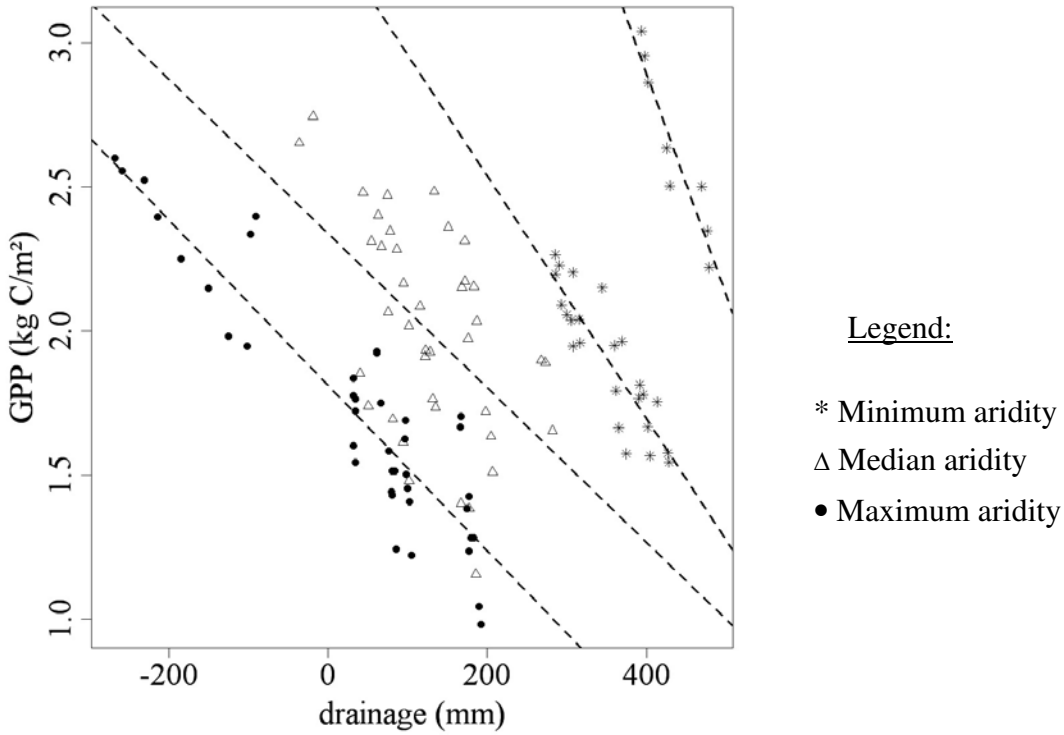
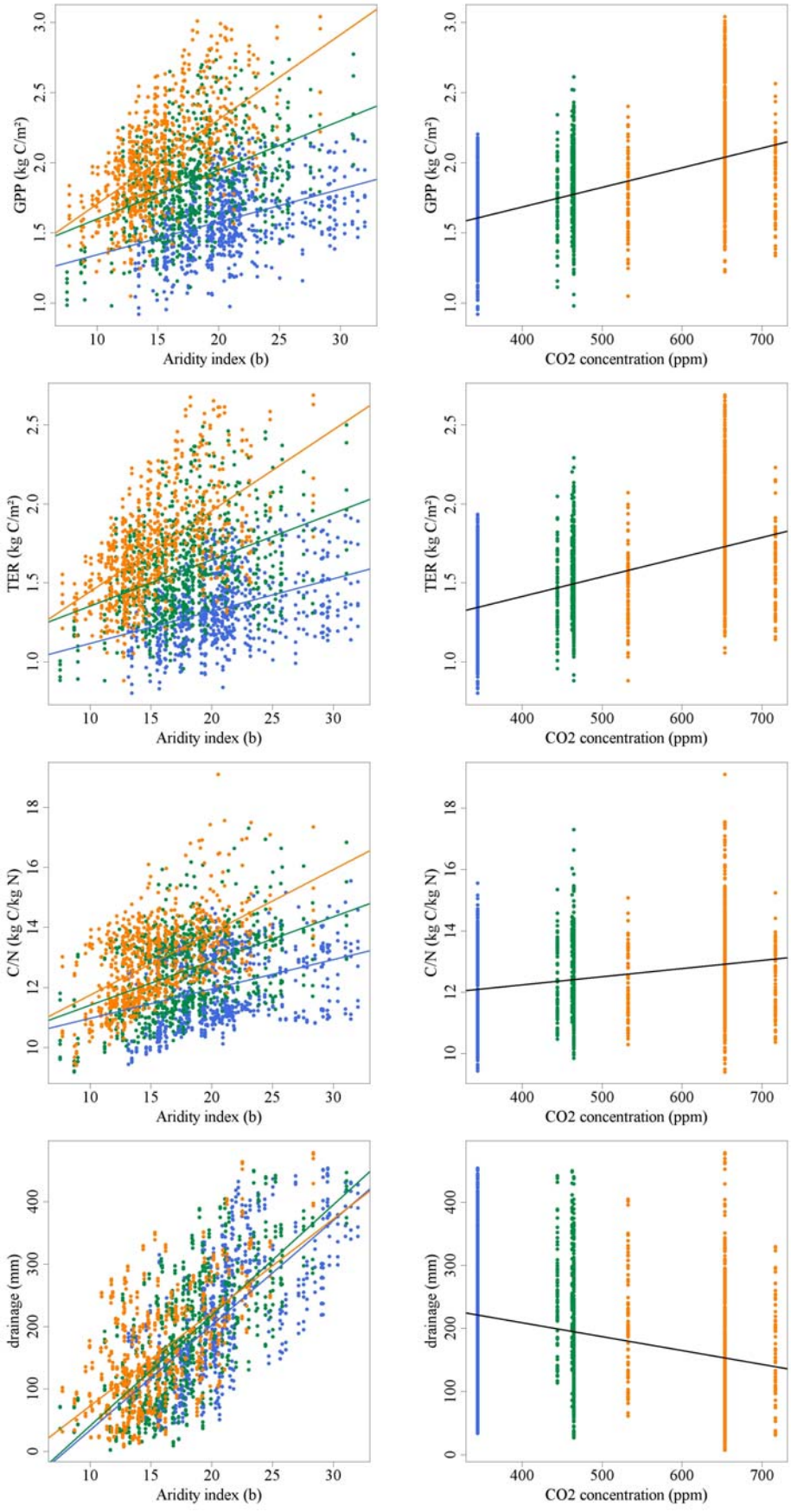
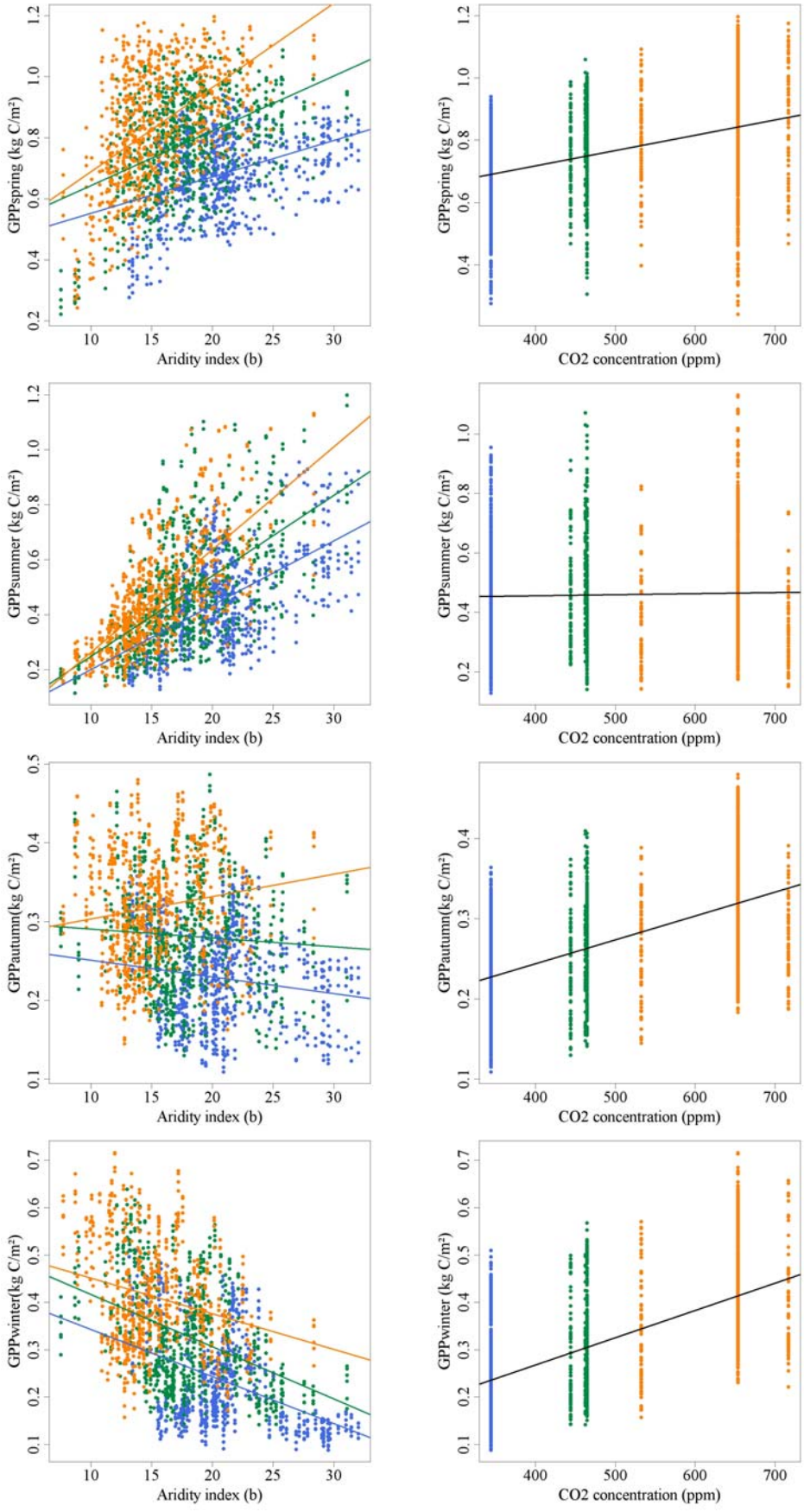


Fig. E.1. Relationship between simulated annual primary production (GPP) and soil water drainage for selected "climate types", soils, grasslands and management practices. Symbols depict the severity of aridity conditions. For minimum aridity, one "climate type" was considered separately, but showed the same kind of relationship between GPP and drainage as observed with the other simulations under such aridity conditions.


GPP (kg C/m²)
Aridity index (b)
CO2 concentration (ppm)
TER (kg C/m²)
C/N (kg C/kg N)
drainage (mm)


GPPspring (kg C/m²)
Aridity index (b)
CO2 concentration (ppm)
GPPsummer (kg C/m²)
Aridity index (b)
CO2 concentration (ppm)
GPPautumn(kg C/m²)
Aridity index (b)
CO2 concentration (ppm)
GPPwinter(kg C/m²)
Aridity index (b)
CO2 concentration (ppm)

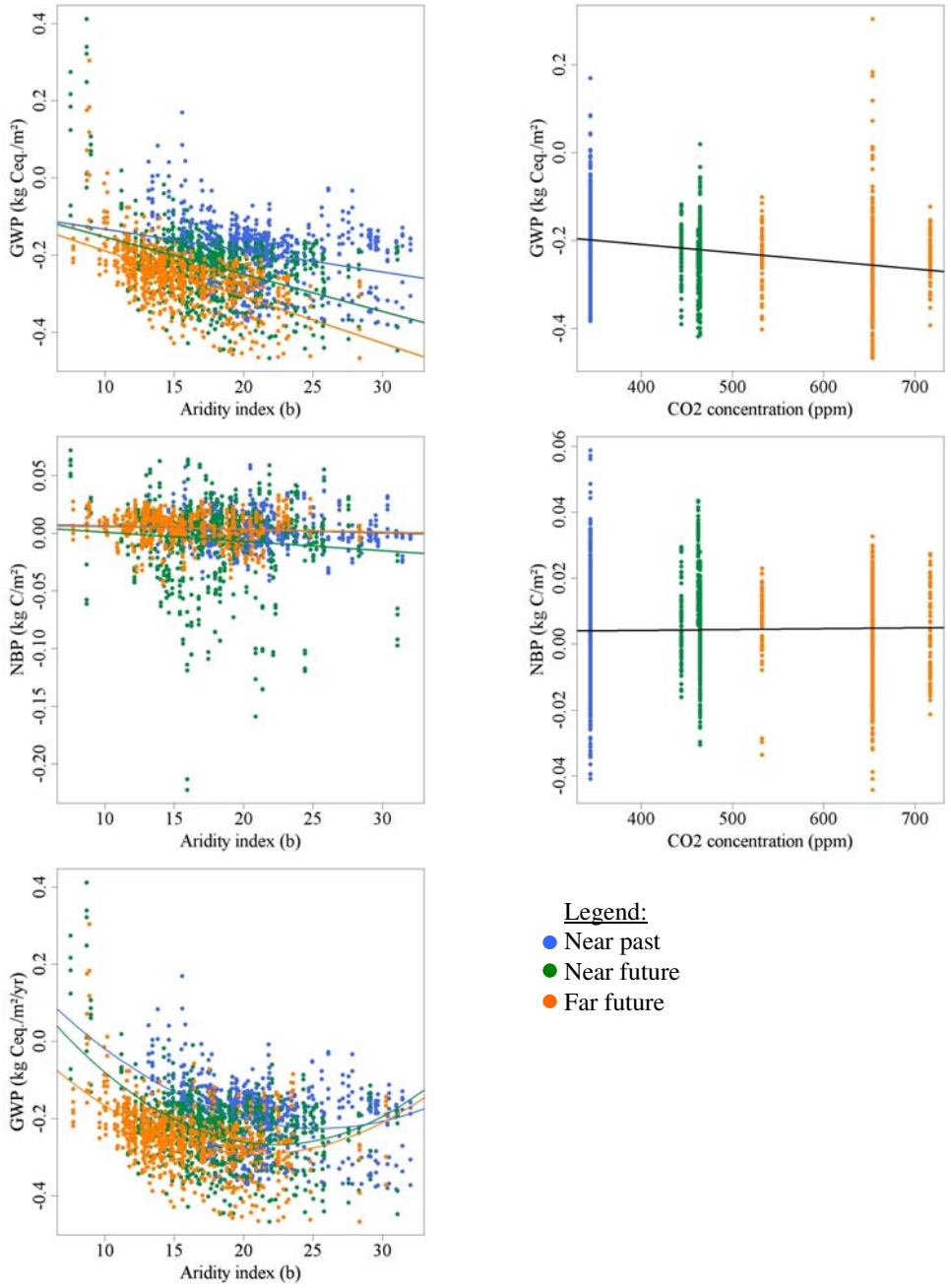


Fig. E.2. Relationships of simulated annual and seasonal gross primary production (GPP), total ecosystem respiration (TER), plant C/N ratio (C/N), soil water drainage, global warming potential (GWP), net biome productivity (NBP) of grasslands with De Martonne-Gottmann aridity index (b) and atmospheric CO_2 concentration. Each point corresponds to a 30-yr average period (blue: near past; green: near future; orange: far future) of the considered variable for a single combination of soil-pastoral system-site-climate scenario out of the whole range of simulations. The higher b value, the more arid climate is.

Annexes du chapitre 6

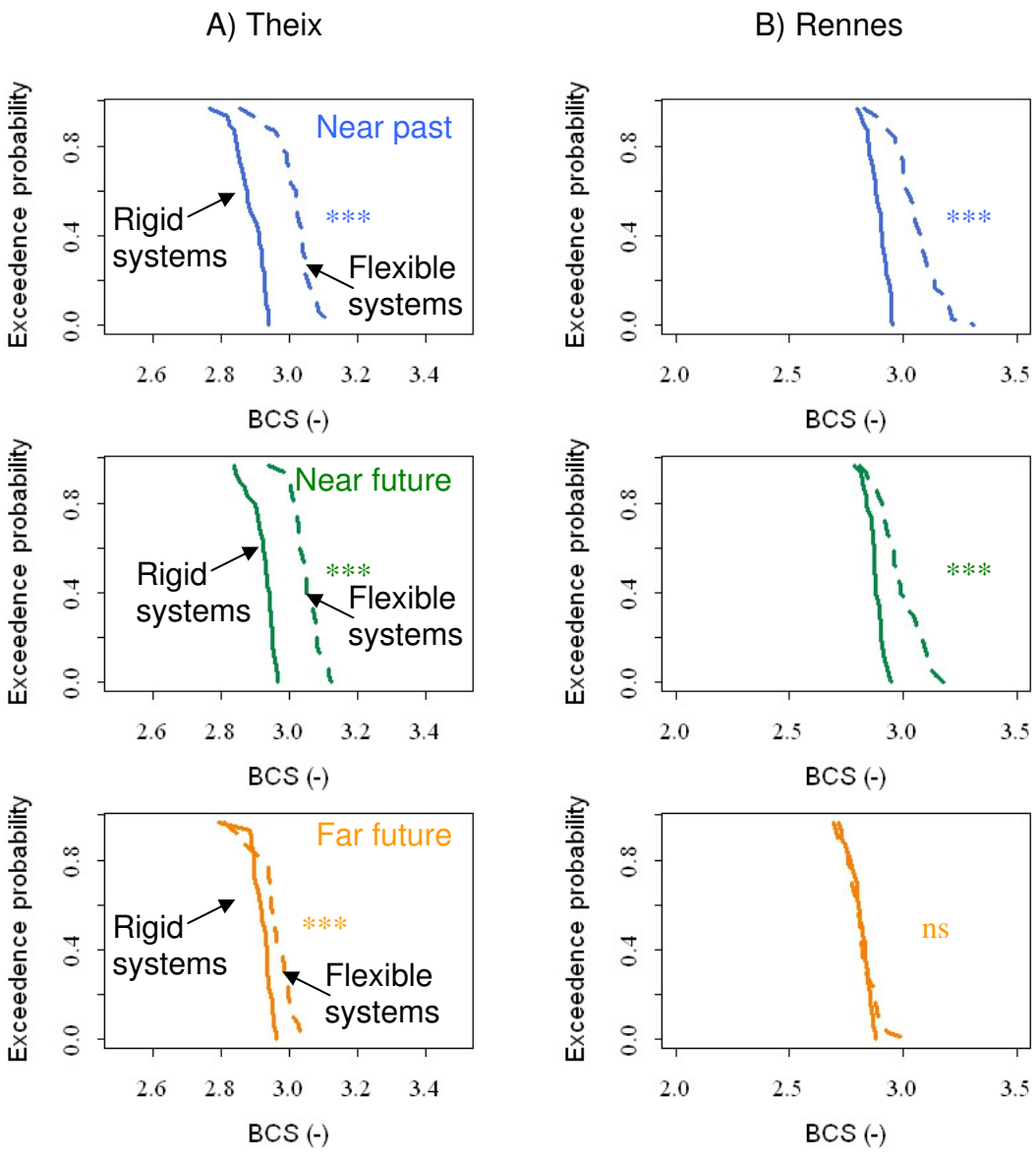
Cette annexe fournit l'ensemble des courbes de distribution de probabilités d'excédence, dans le cas de l'optimisation des chargements animaux et des surfaces allouées au pâturage. La significativité des tests KS est reportée sur les graphiques.

Annexes du chapitre 6

A. Body condition score

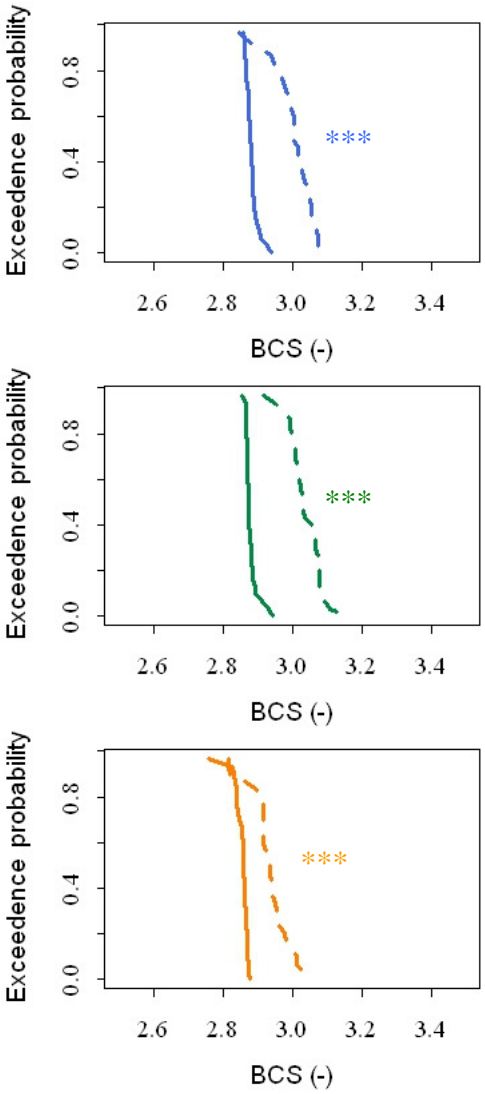
a. autumn-calving-systems

- deep soil

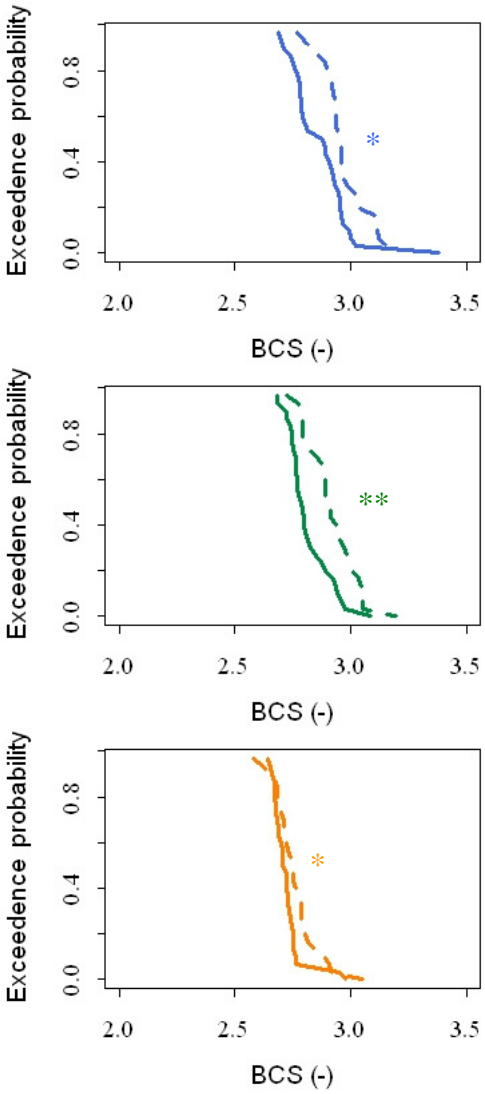


- shallow soil

A) Theix

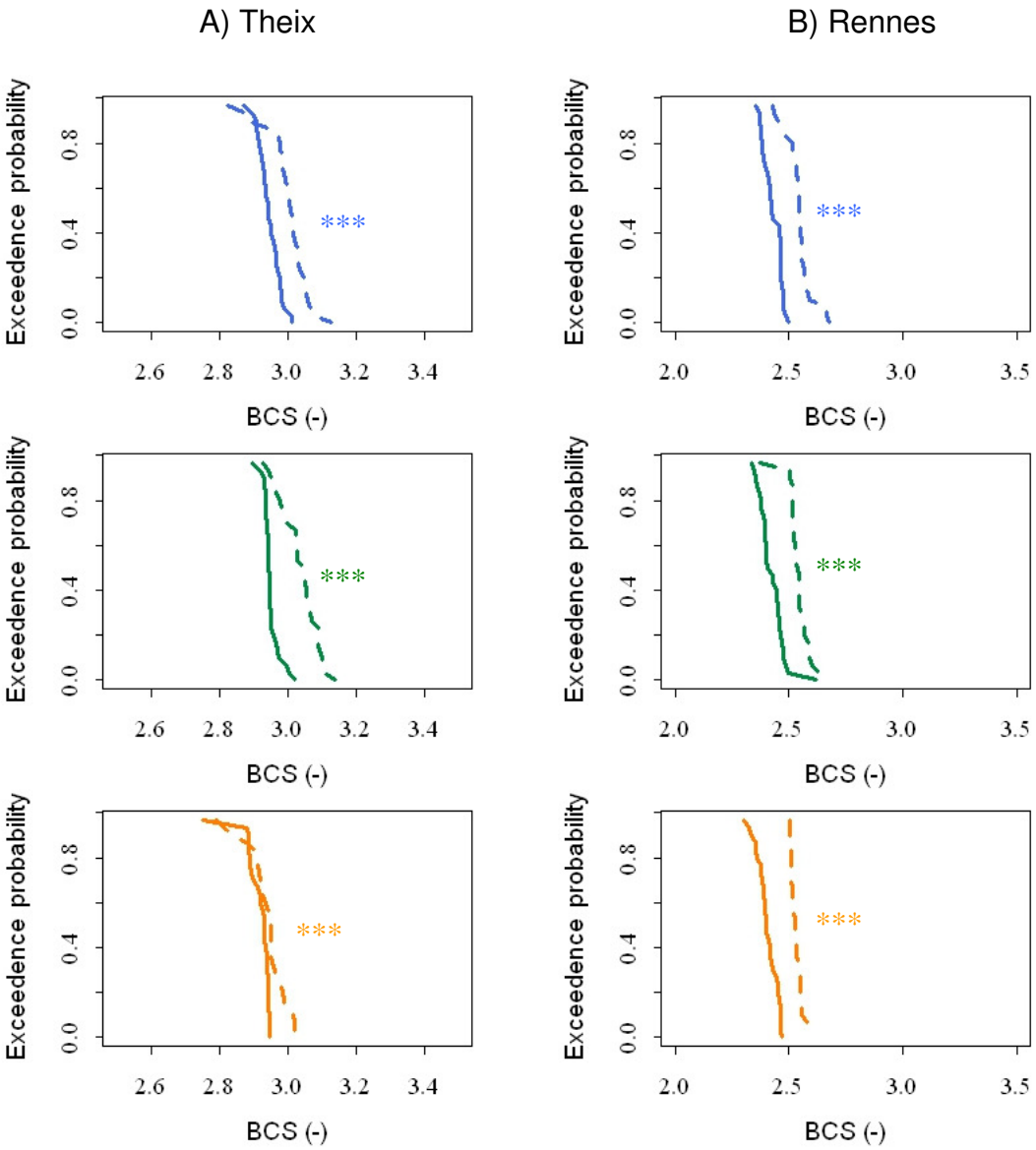


B) Rennes



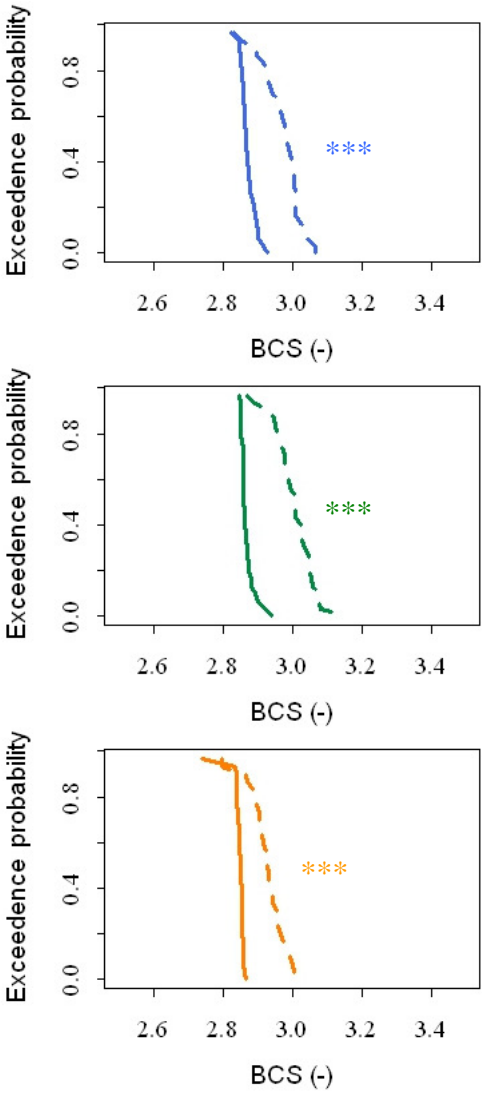
b. spring-calving-systems

- deep soil

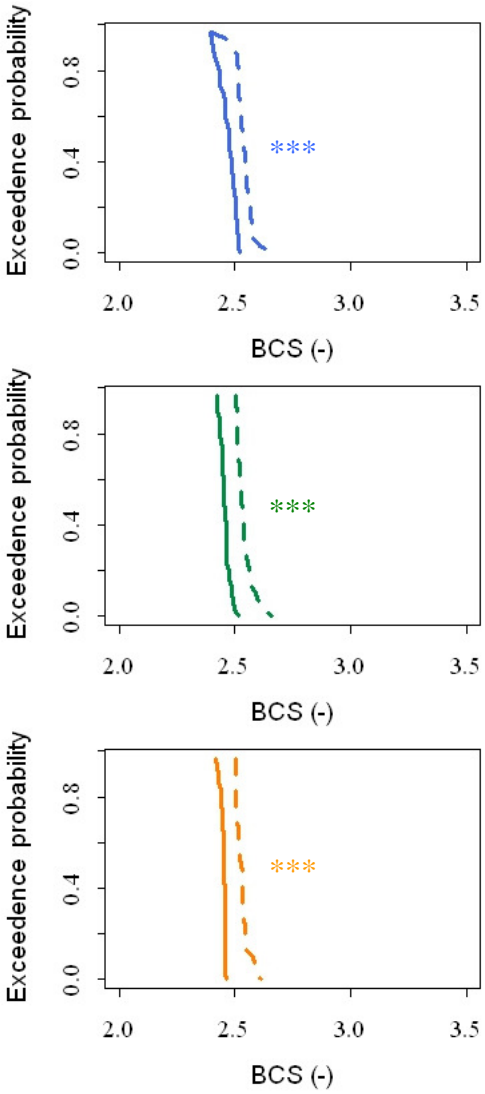


- shallow soil

A) Theix



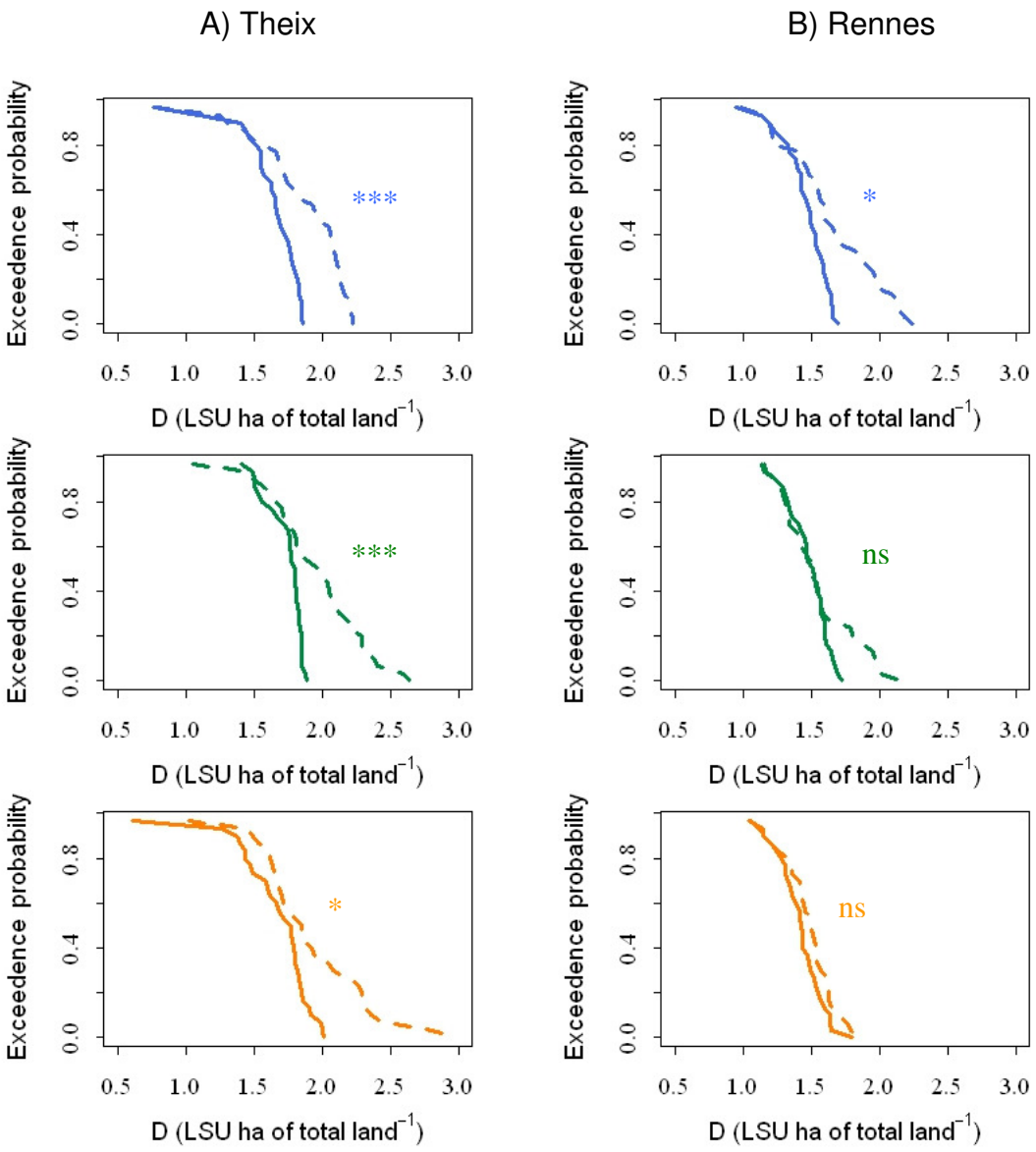
B) Rennes



B. Average stocking rate

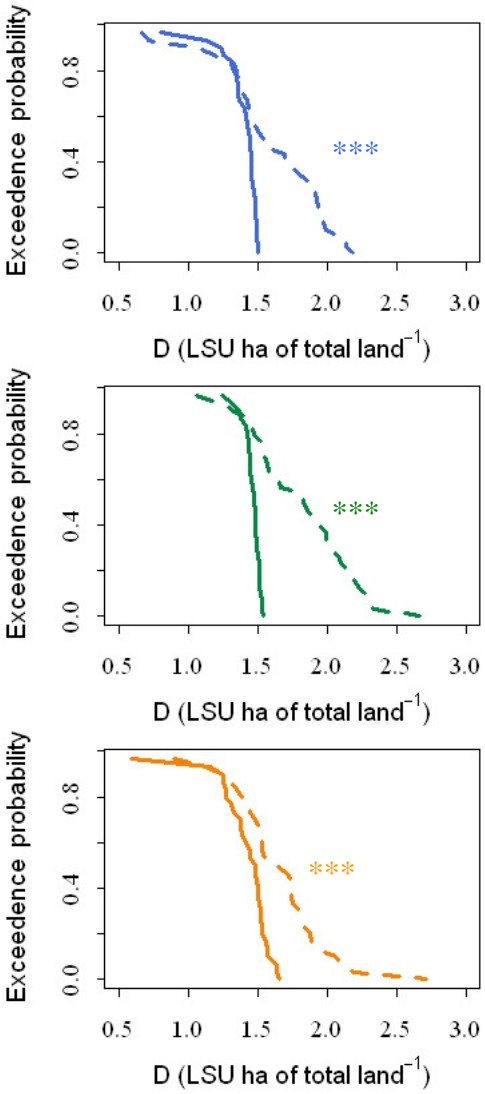
a. autumn-calving-systems

- deep soil

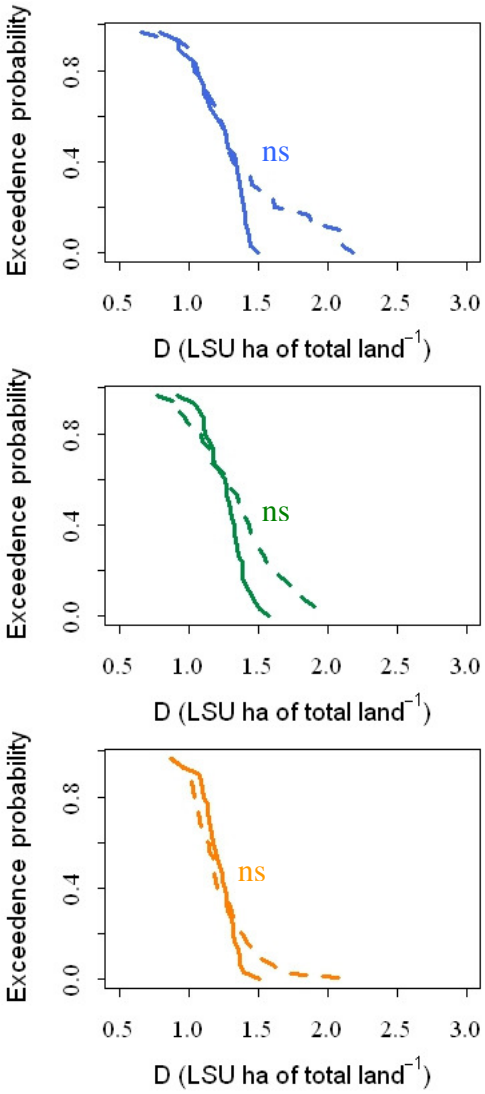


- shallow soil

A) Theix



B) Rennes

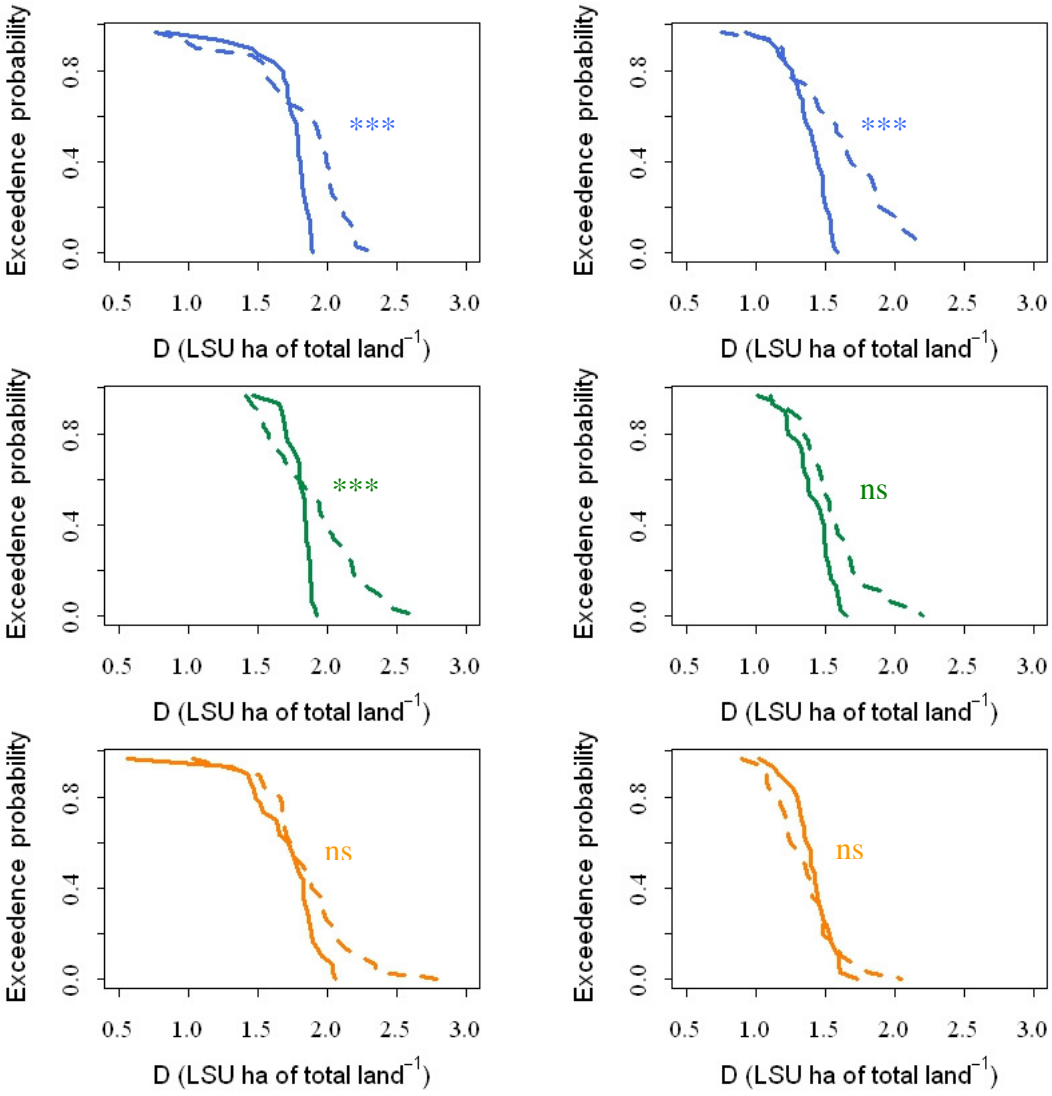


b. spring-calving-systems

- deep soil

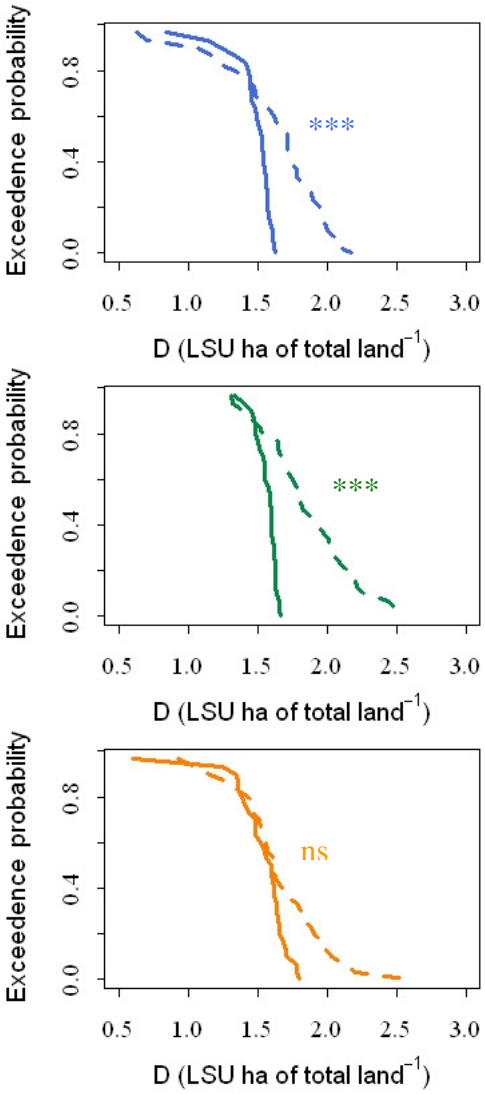
A) Theix

B) Rennes

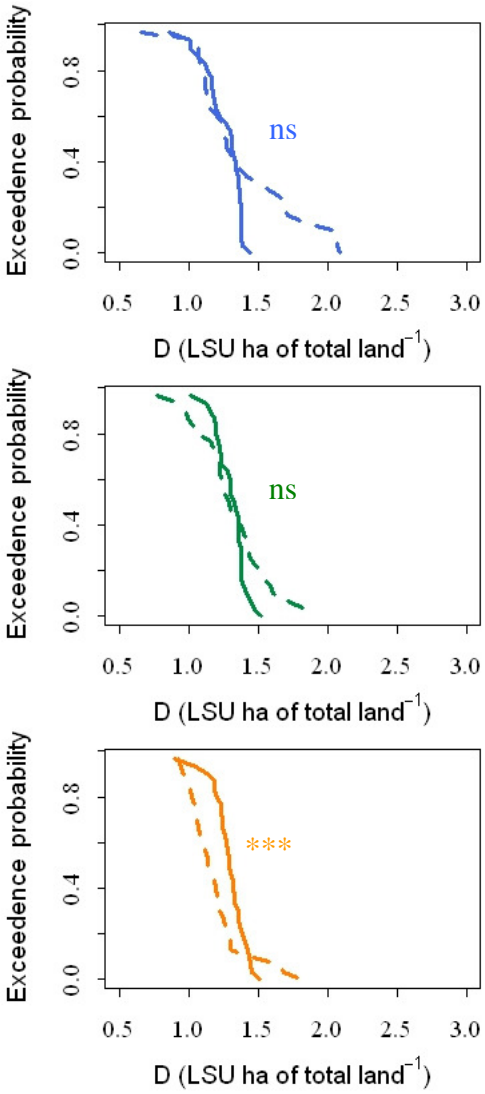


- shallow soil

A) Theix



B) Rennes



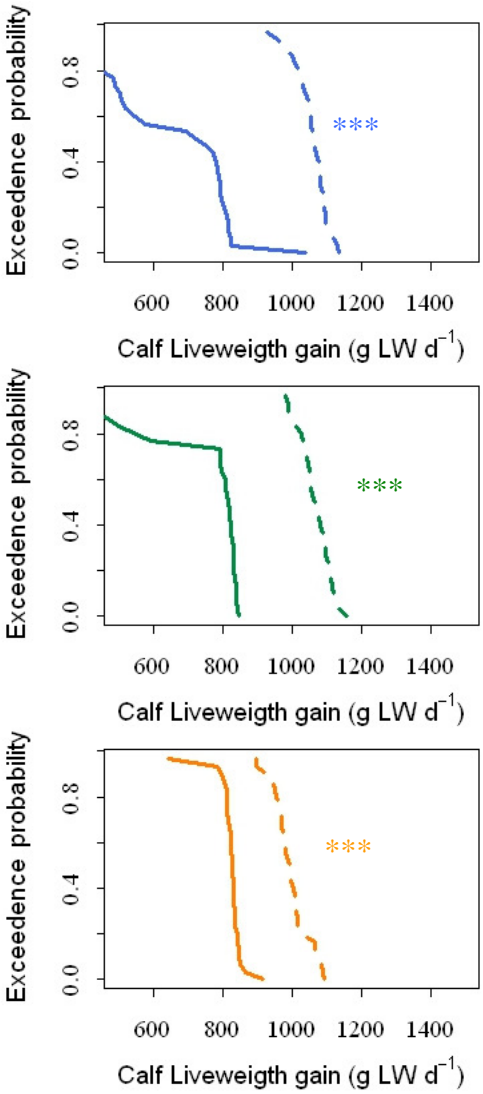
C. Calf liveweight gain

a. autumn-calving-systems

- deep soil

A) Theix

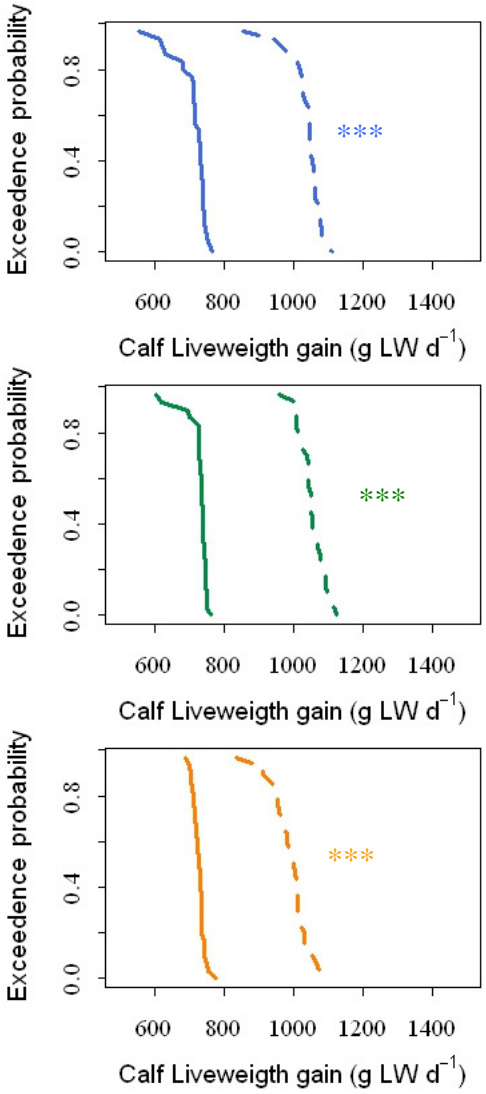
B) Rennes



- shallow soil

A) Theix

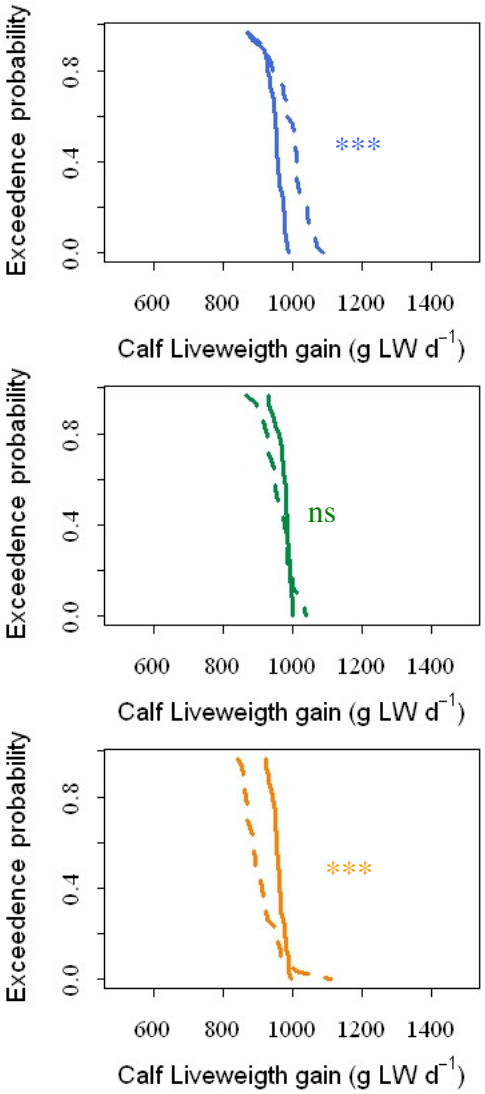
B) Rennes



b. spring-calving-systems

- deep soil

A) Theix

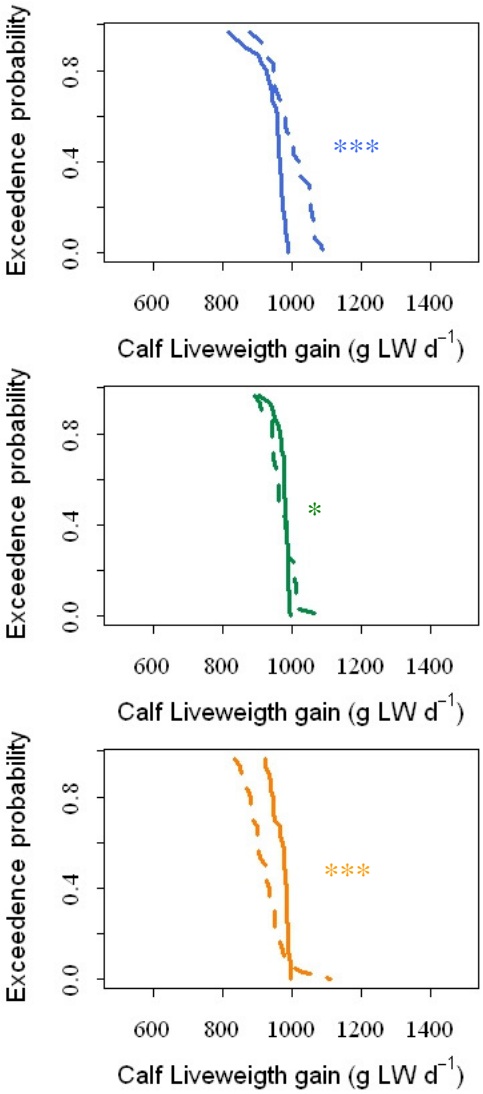


B) Rennes

- shallow soil

A) Theix

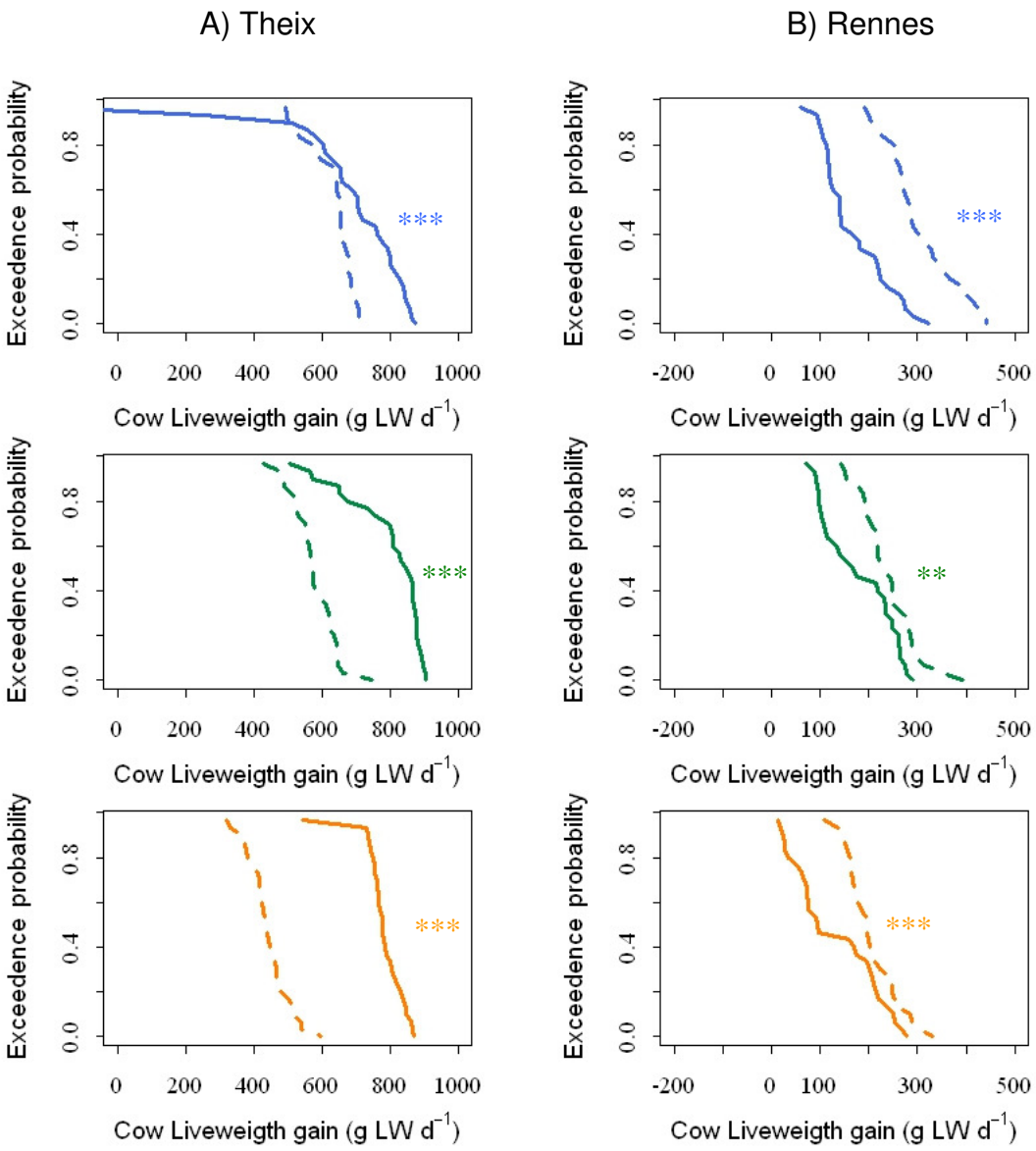
B) Rennes



D. Cow liveweight gain

a. autumn-calving-systems

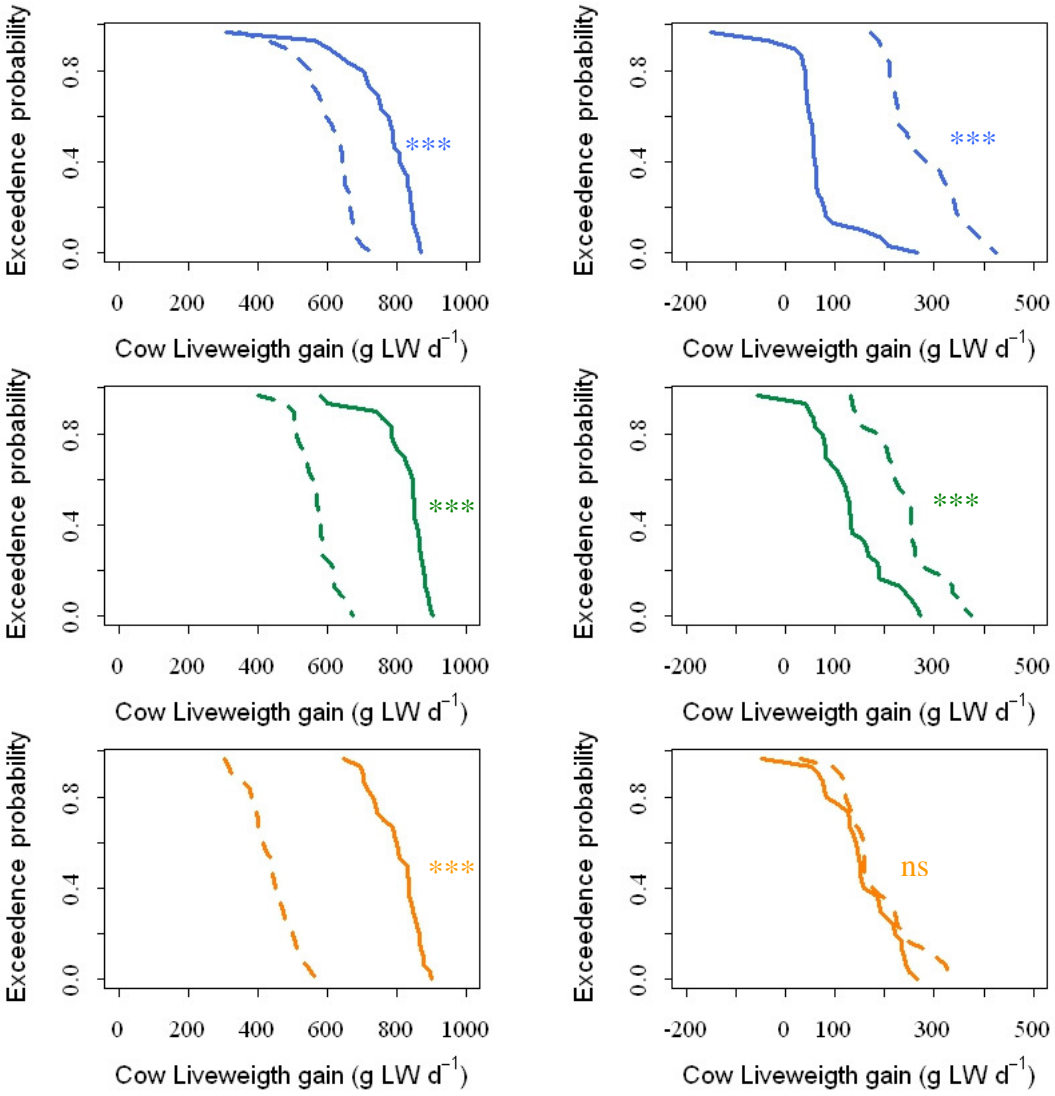
- deep soil



- shallow soil

A) Theix

B) Rennes

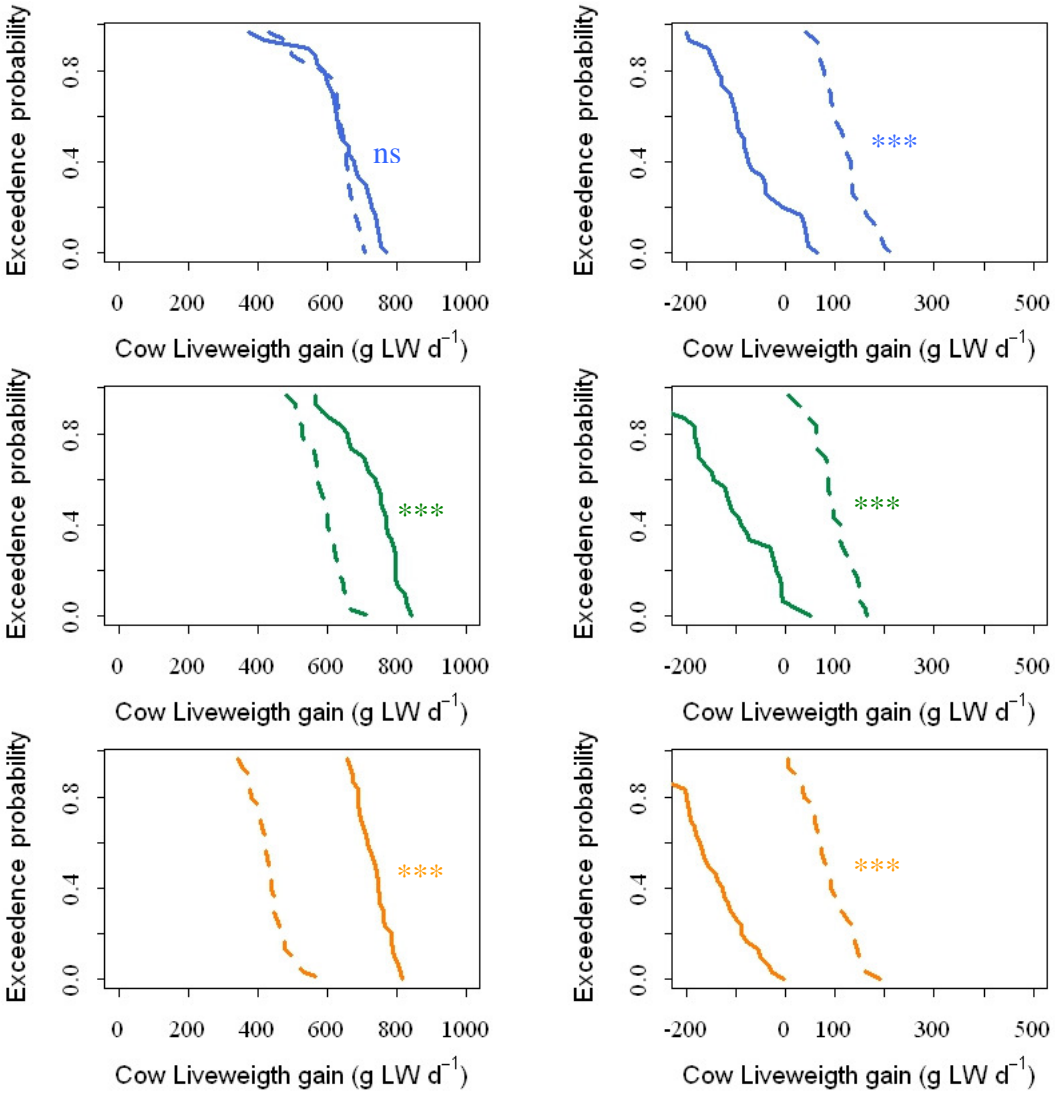


b. spring-calving-systems

- deep soil

A) Theix

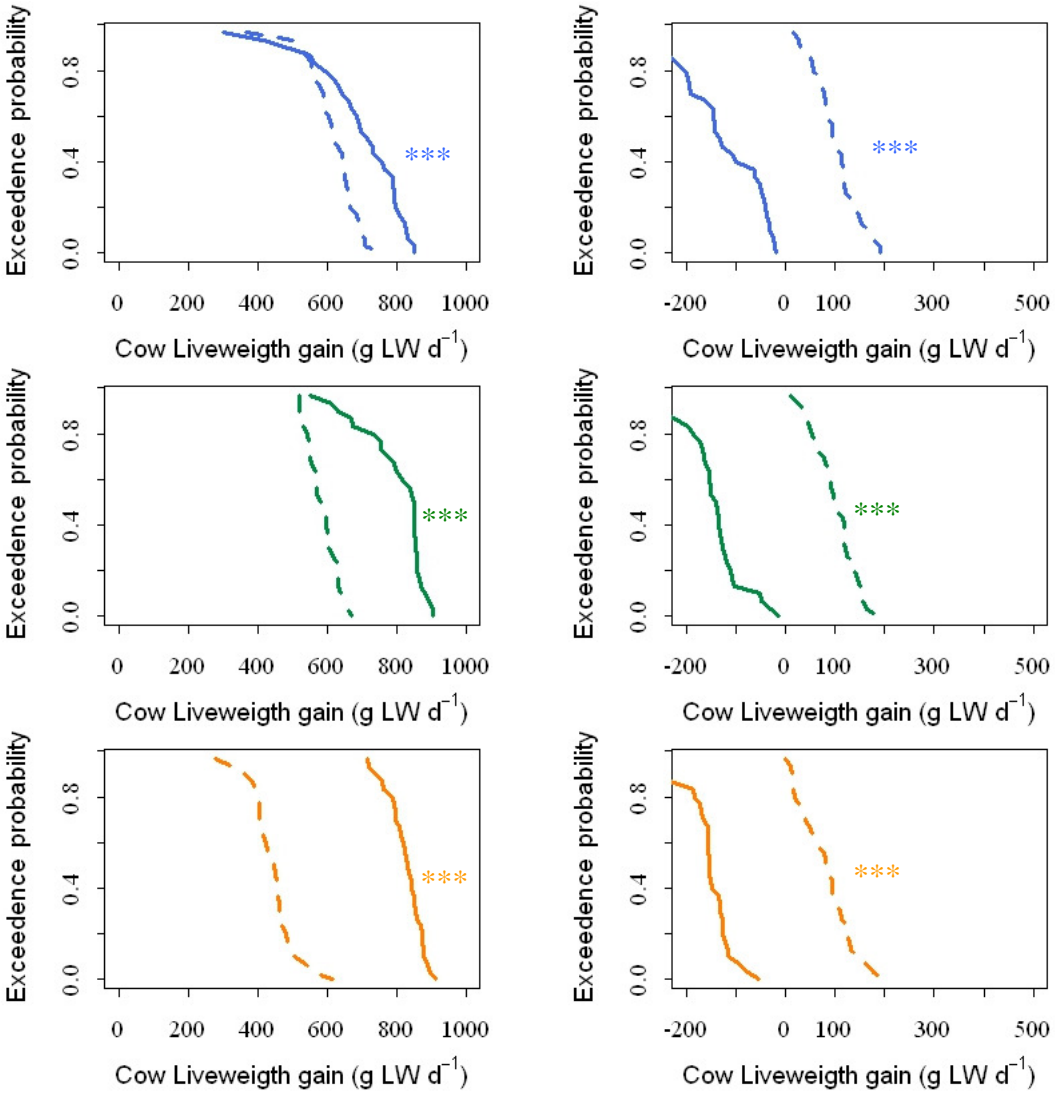
B) Rennes



- shallow soil

A) Theix

B) Rennes



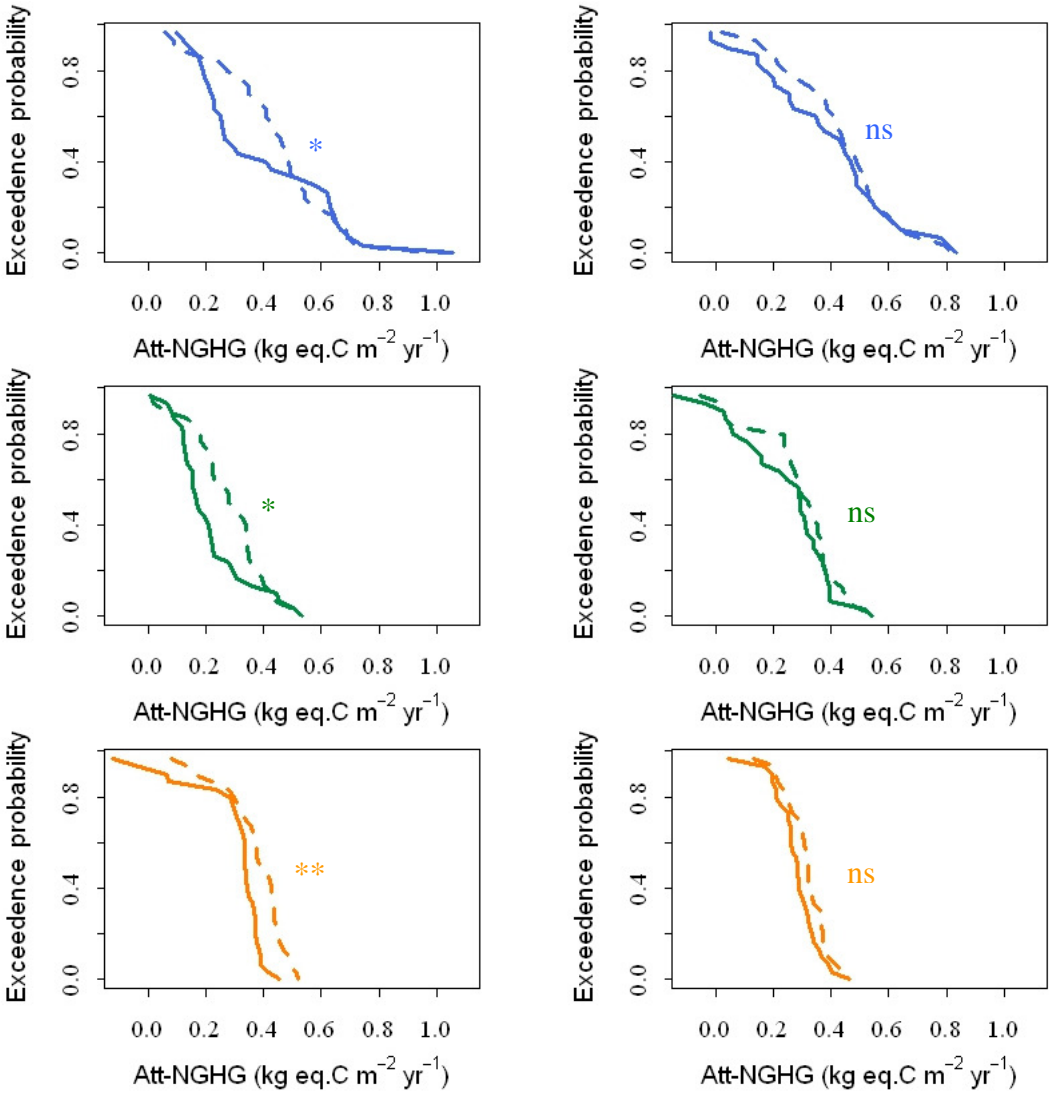
E. Net attributed GHG emissions per unit of area

a. autumn-calving-systems

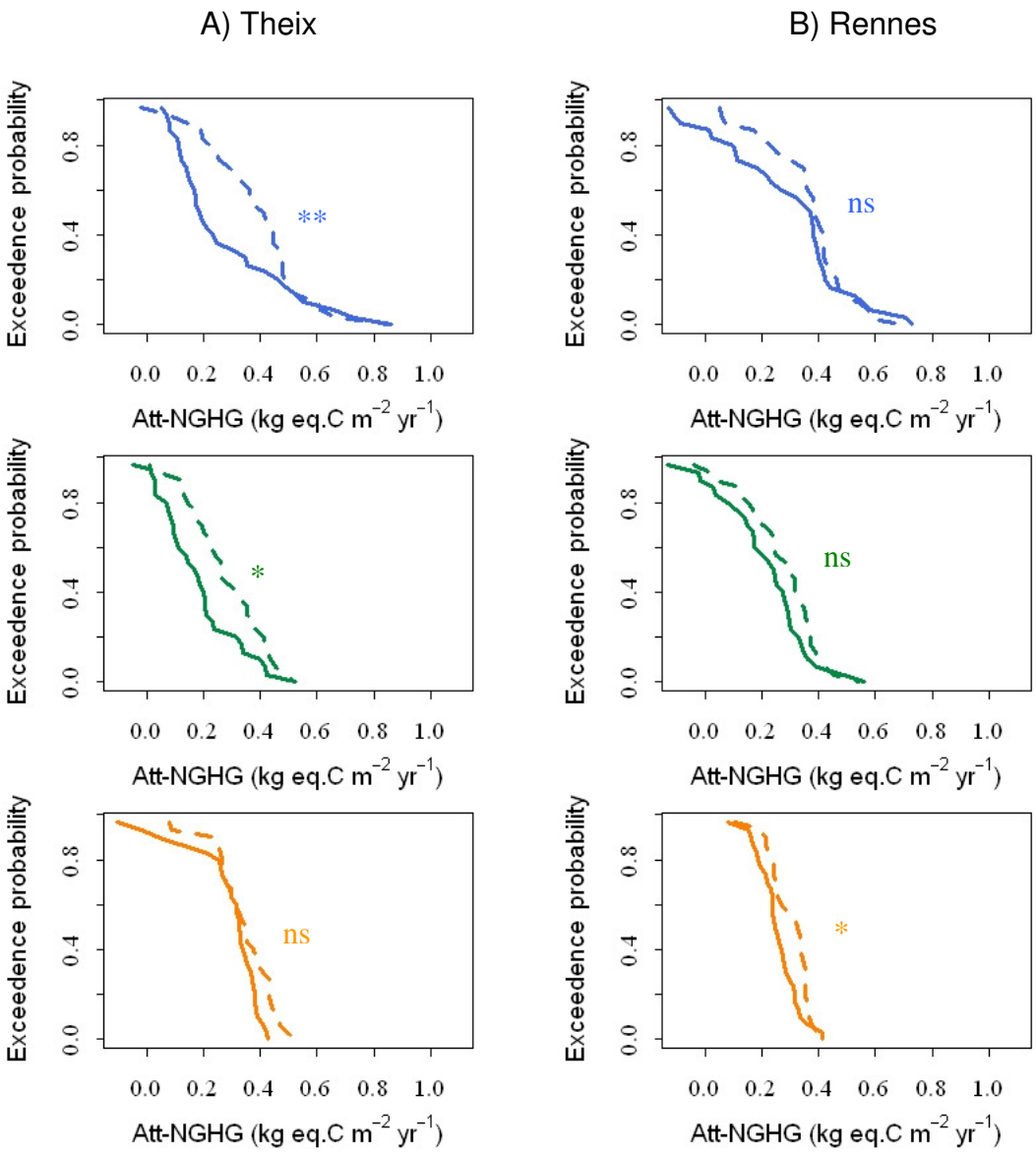
- deep soil

A) Theix

B) Rennes



- shallow soil

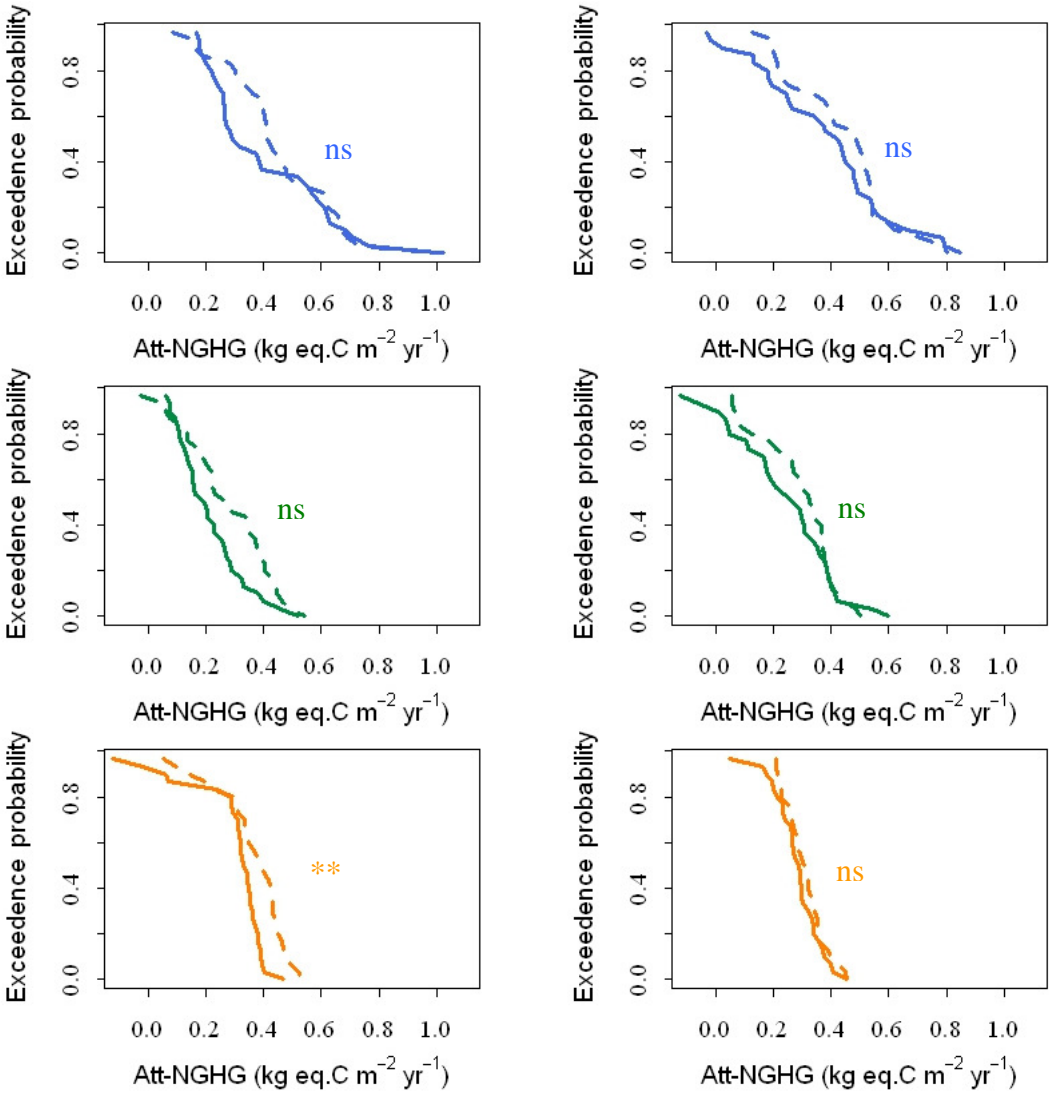


b. spring-calving-systems

- deep soil

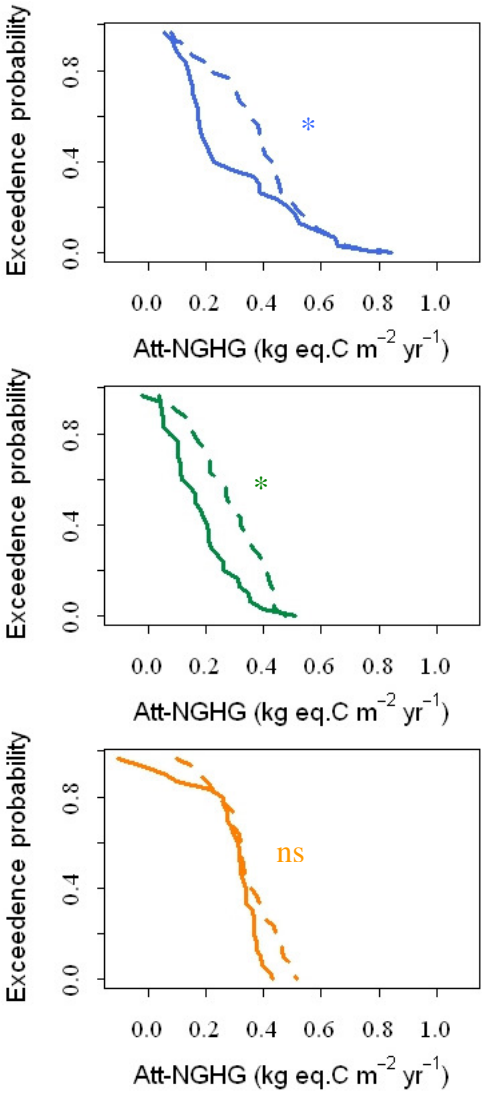
A) Theix

B) Rennes

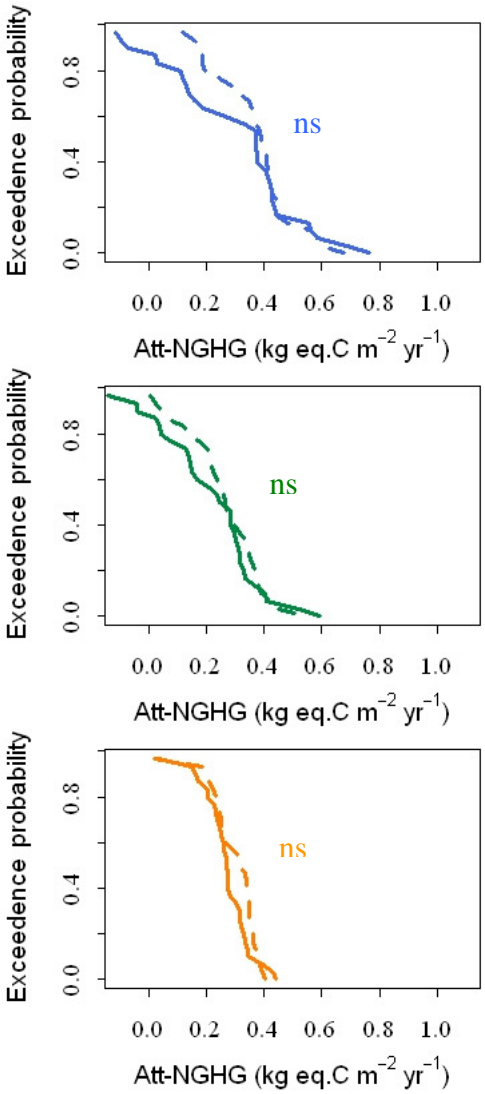


- shallow soil

A) Theix



B) Rennes



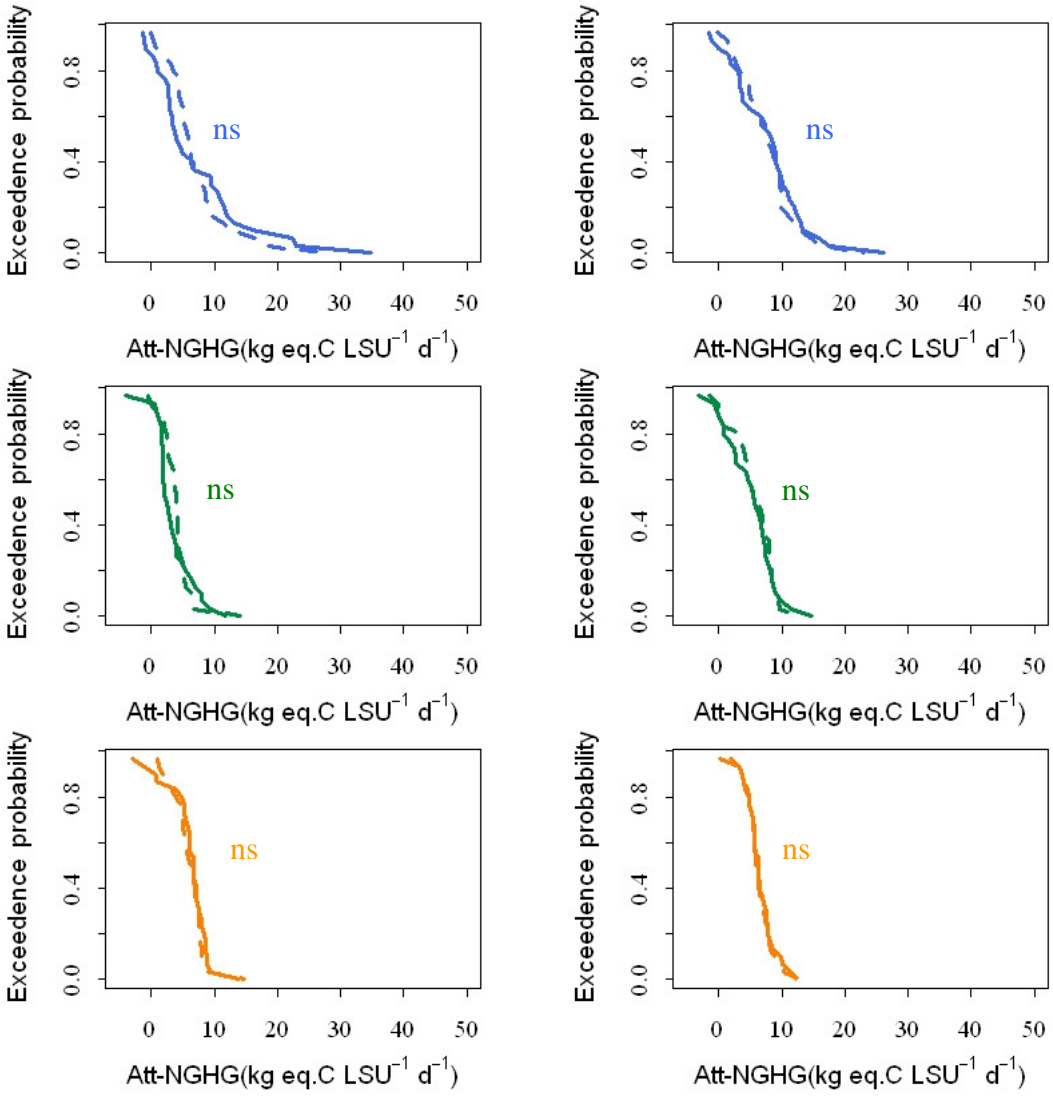
F. Net attributed GHG emissions per unit of production

a. autumn-calving-systems

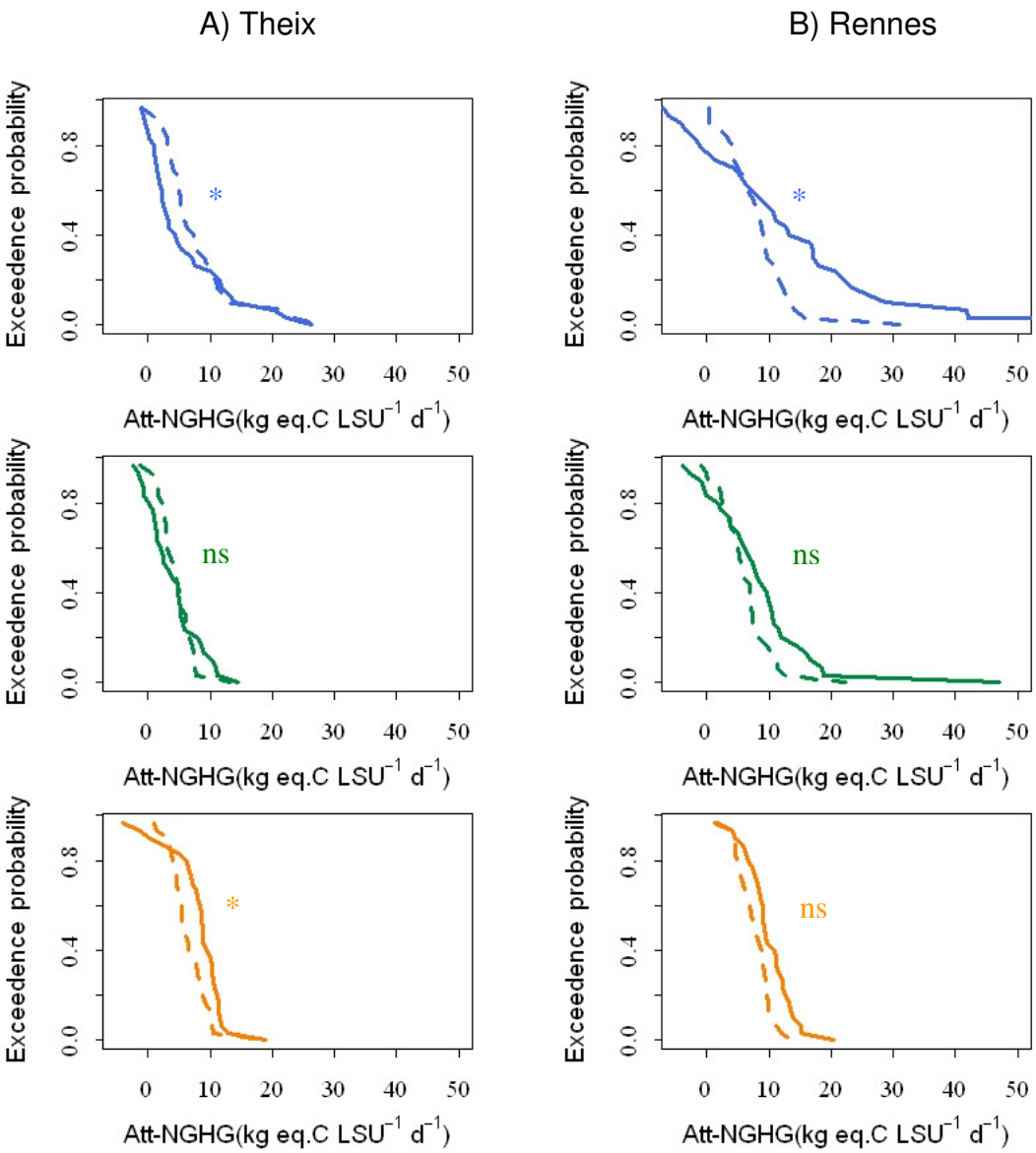
- deep soil

A) Theix

B) Rennes

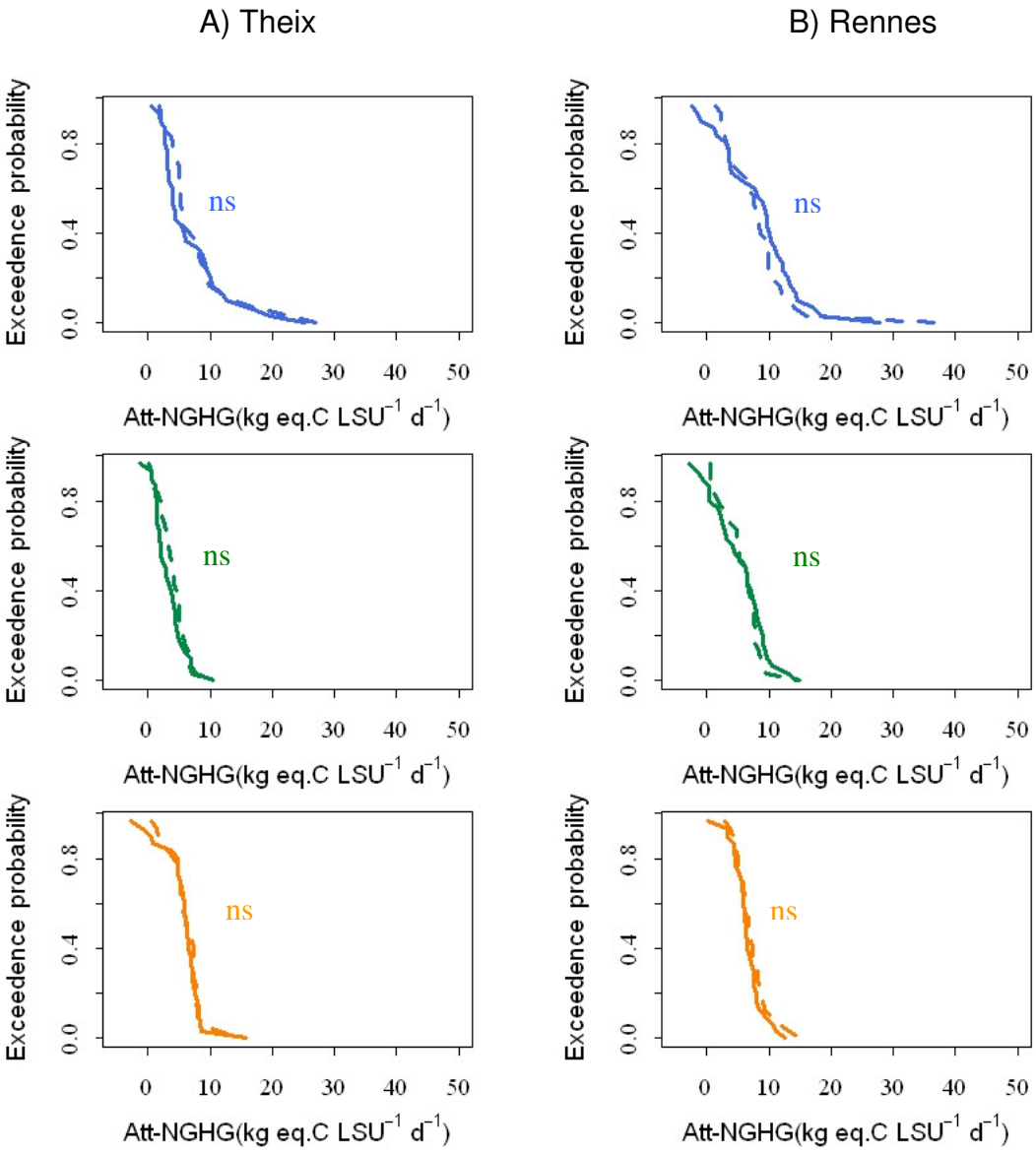


- shallow soil

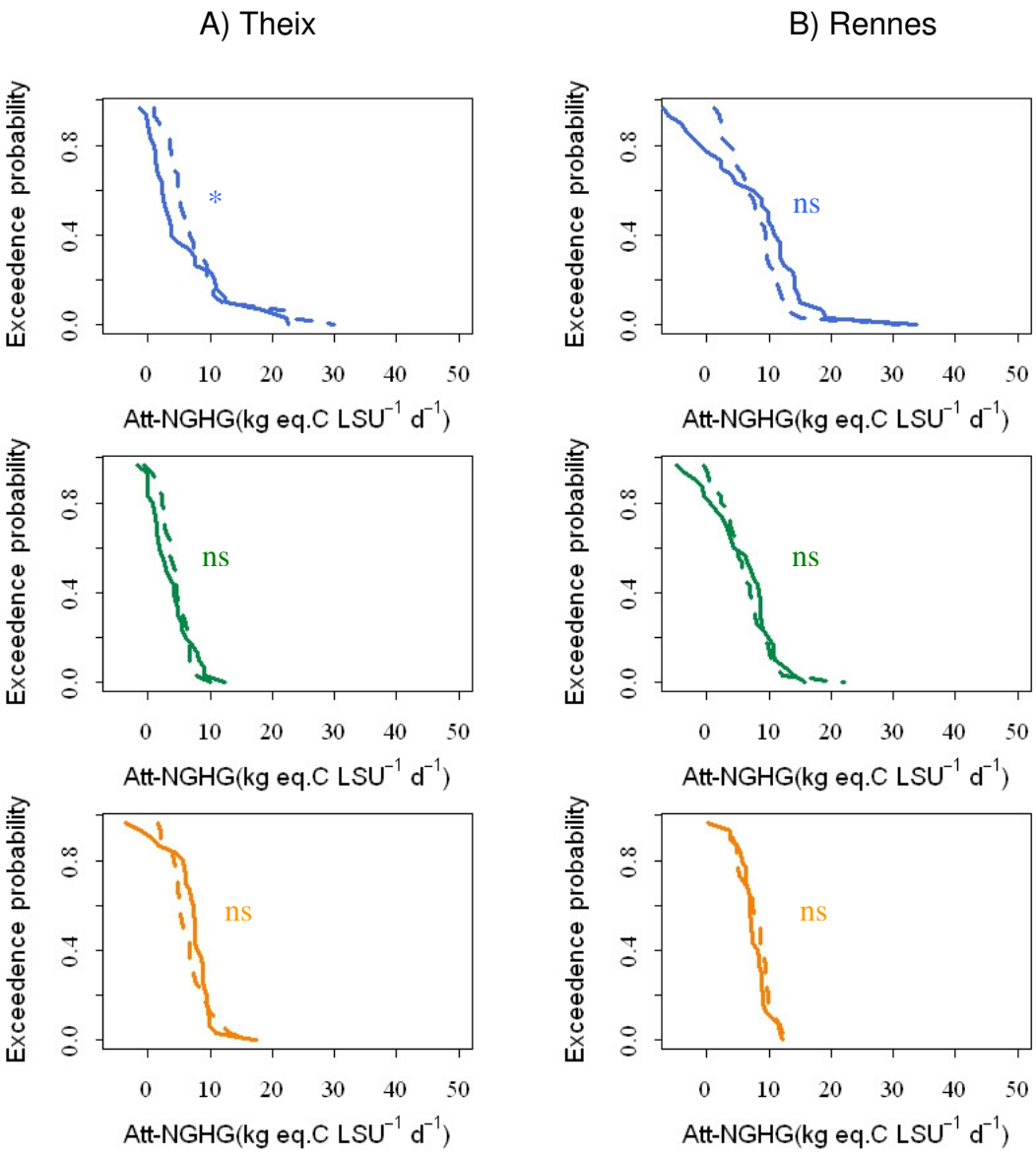


b. spring-calving-systems

- deep soil



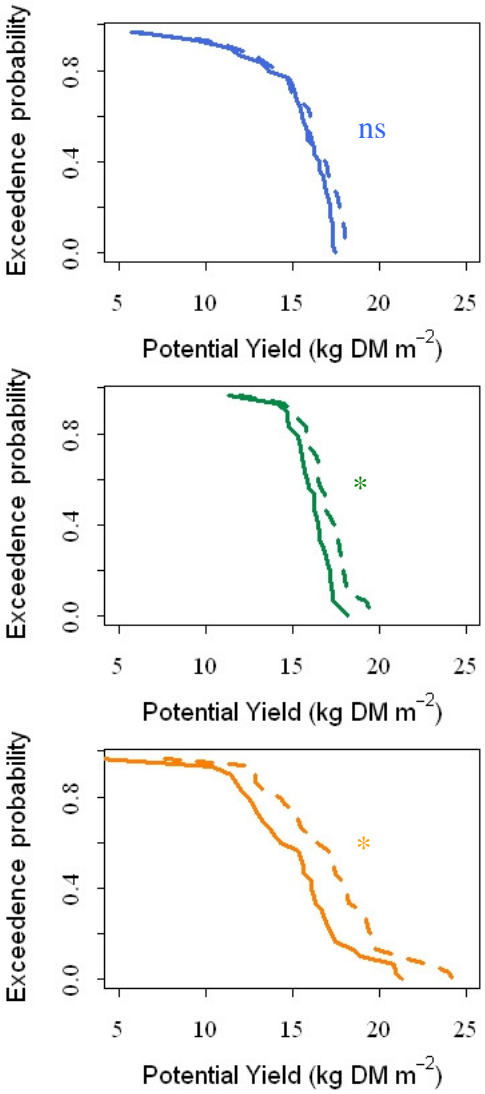
- shallow soil



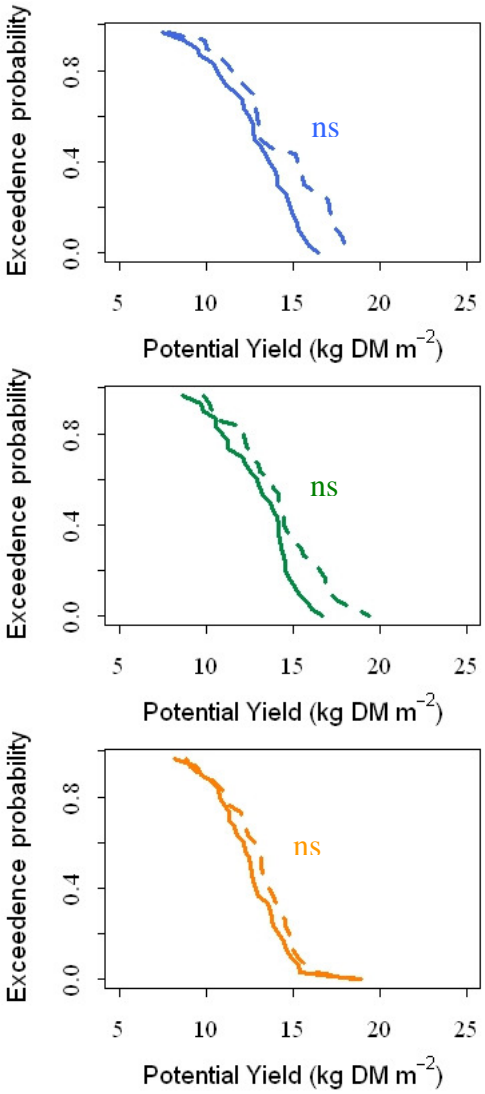
G. Potential yield

- deep soil

A) Theix

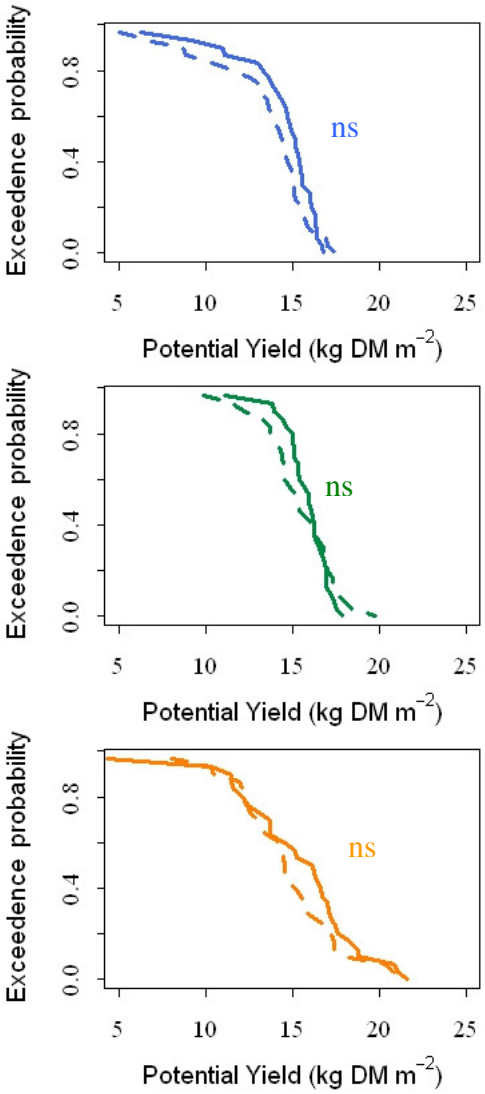


B) Rennes

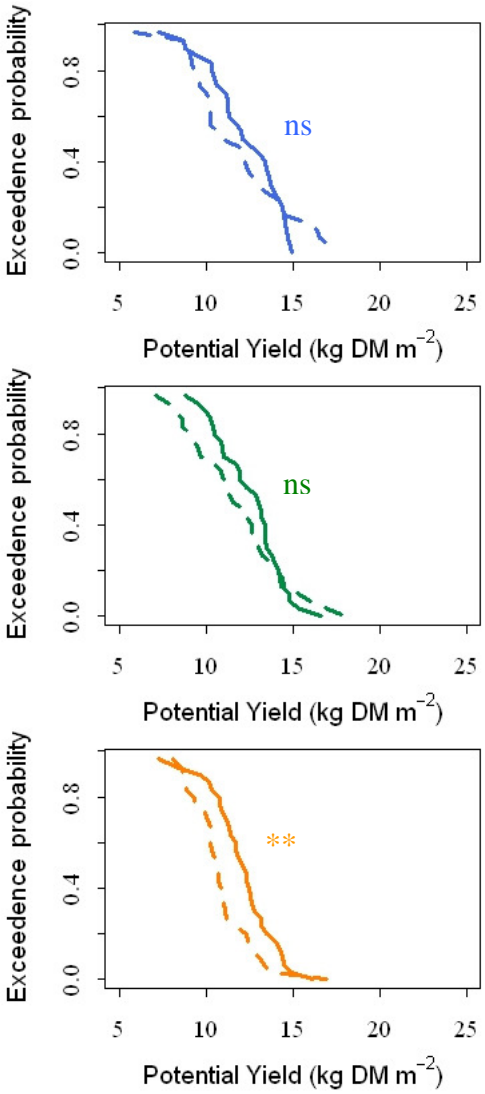


- shallow soil

A) Theix



B) Rennes



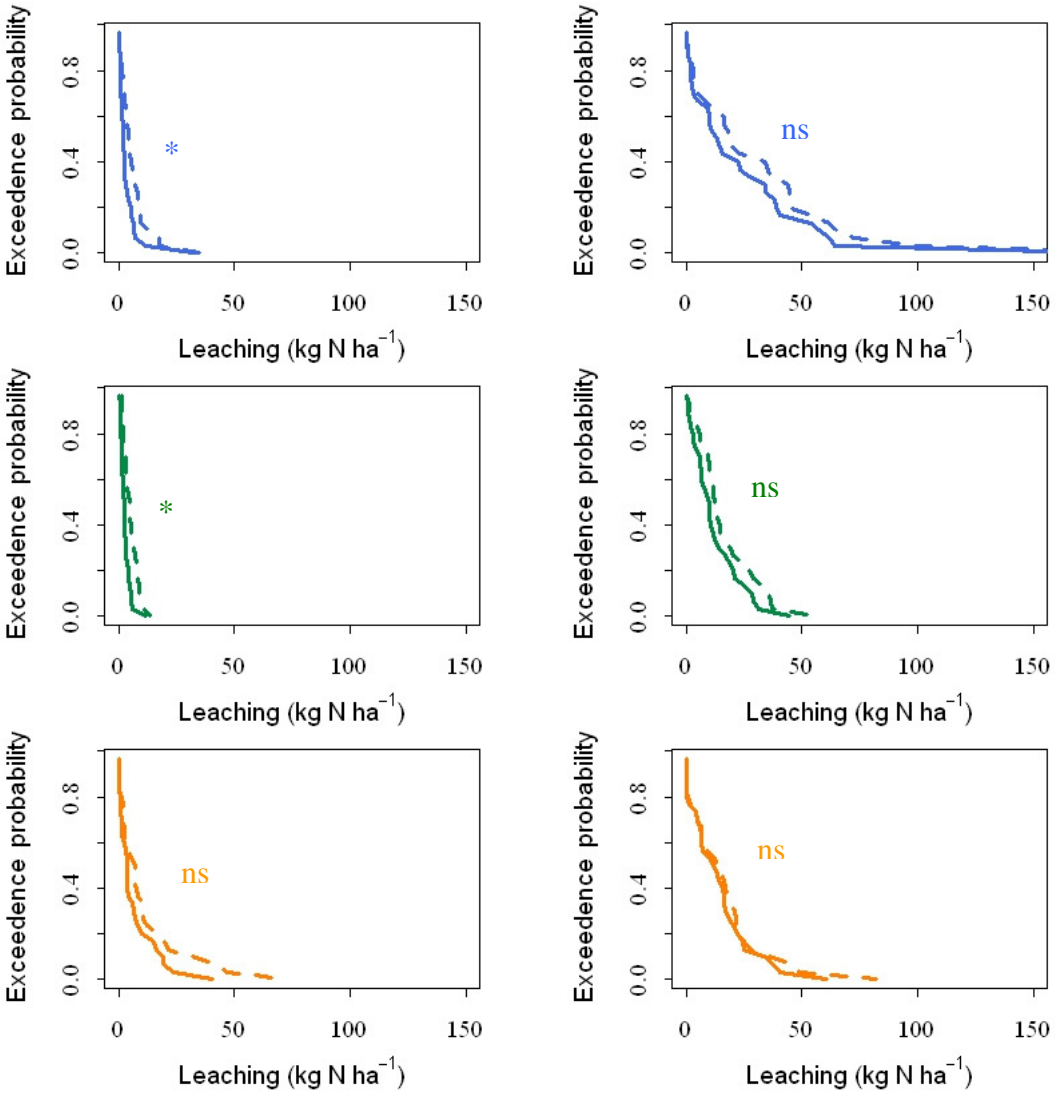
H. Nitrate leaching

a. autumn-calving-systems

- deep soil

A) Theix

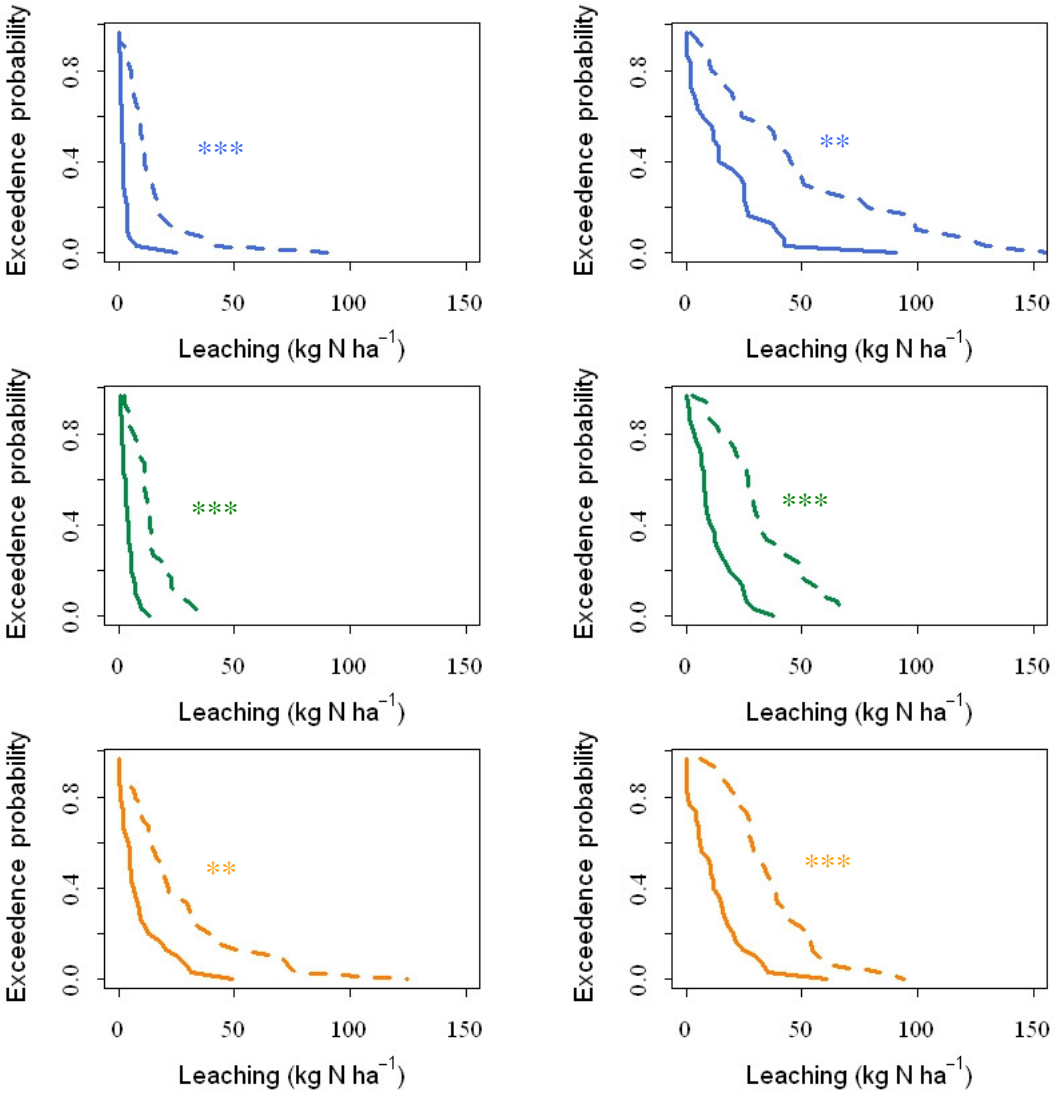
B) Rennes



- shallow soil

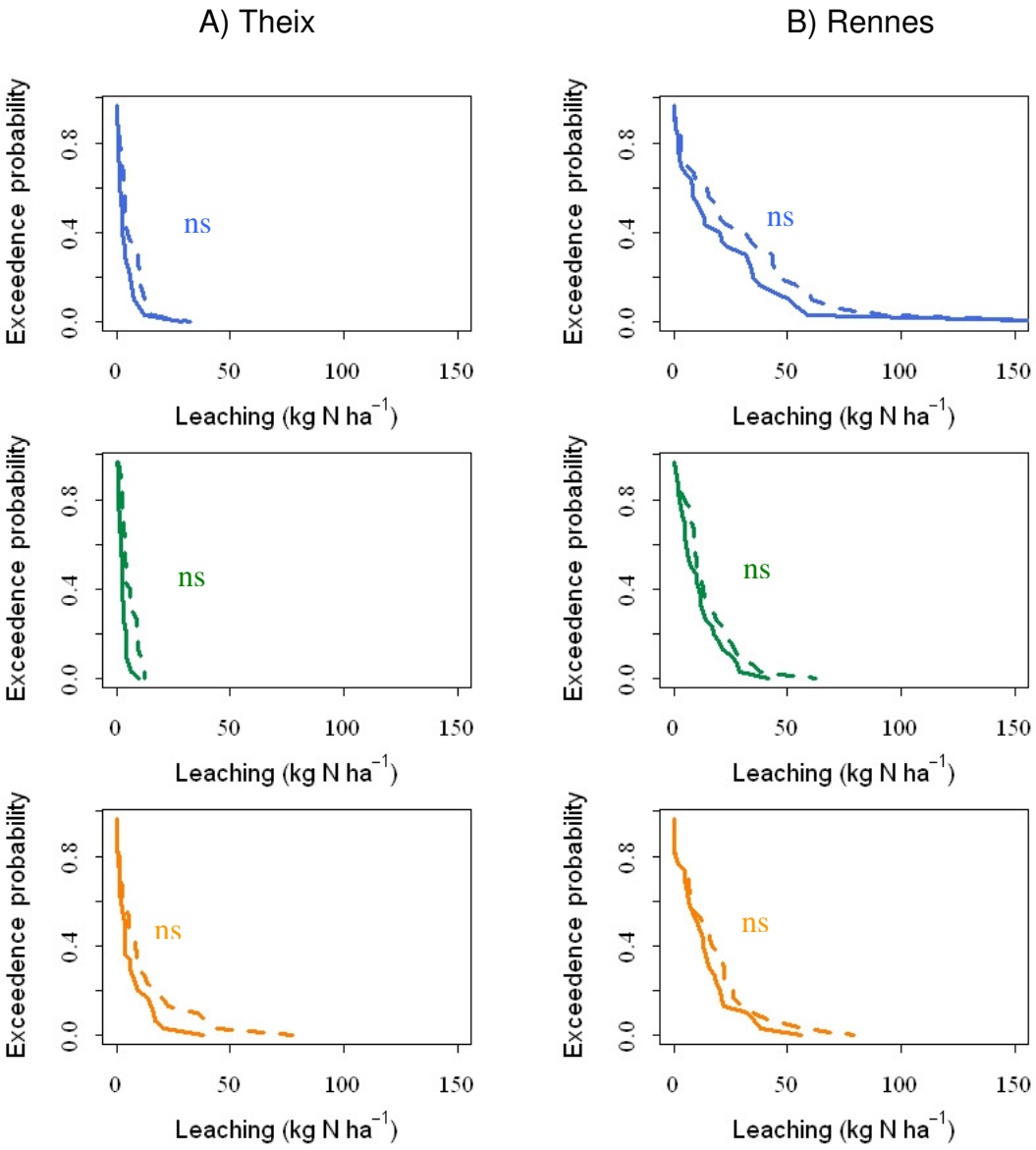
A) Theix

B) Rennes



b. spring-calving-systems

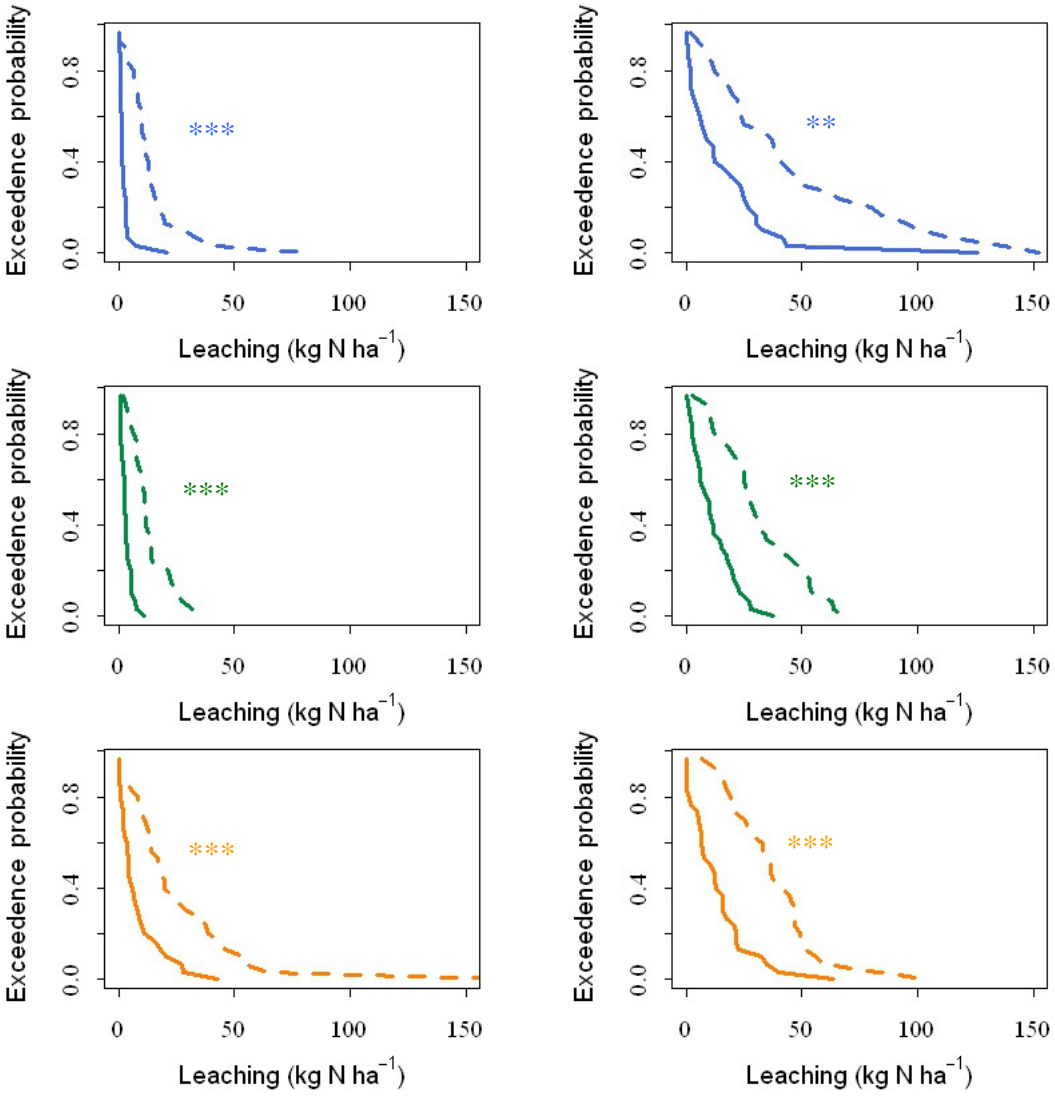
- deep soil



- shallow soil

A) Theix

B) Rennes



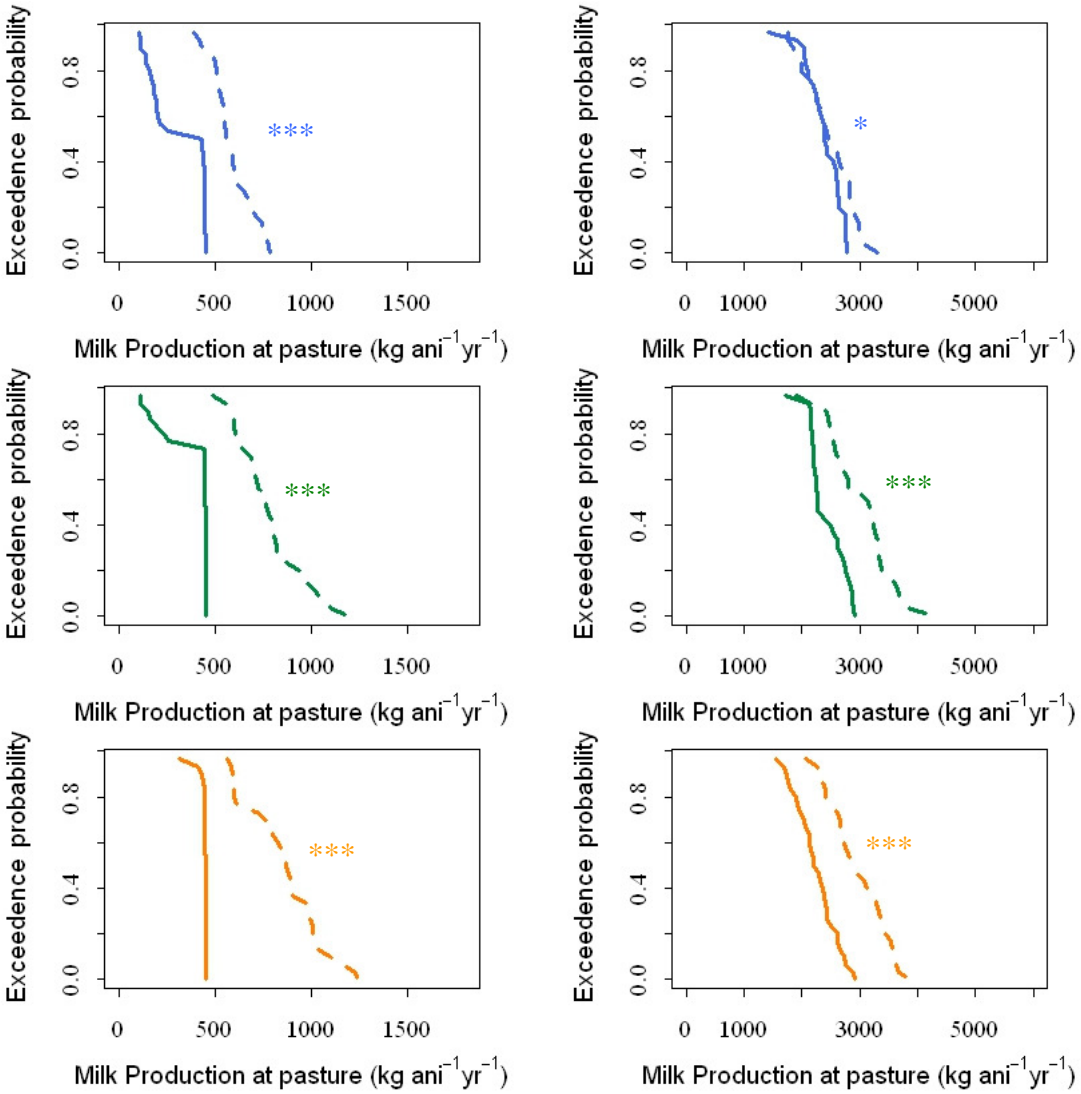
I. Annual milk production

a. autumn-calving-systems

- deep soil

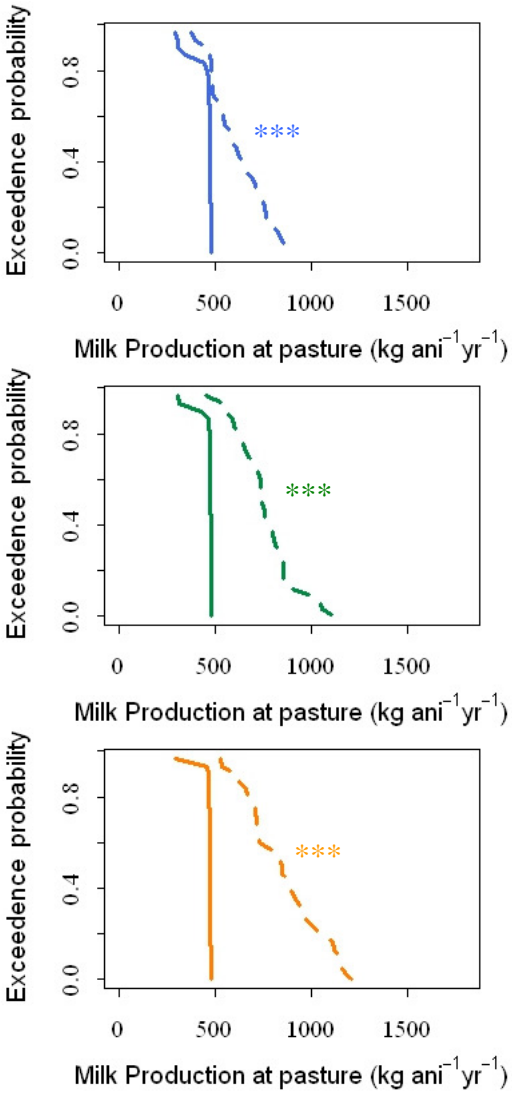
A) Theix

B) Rennes

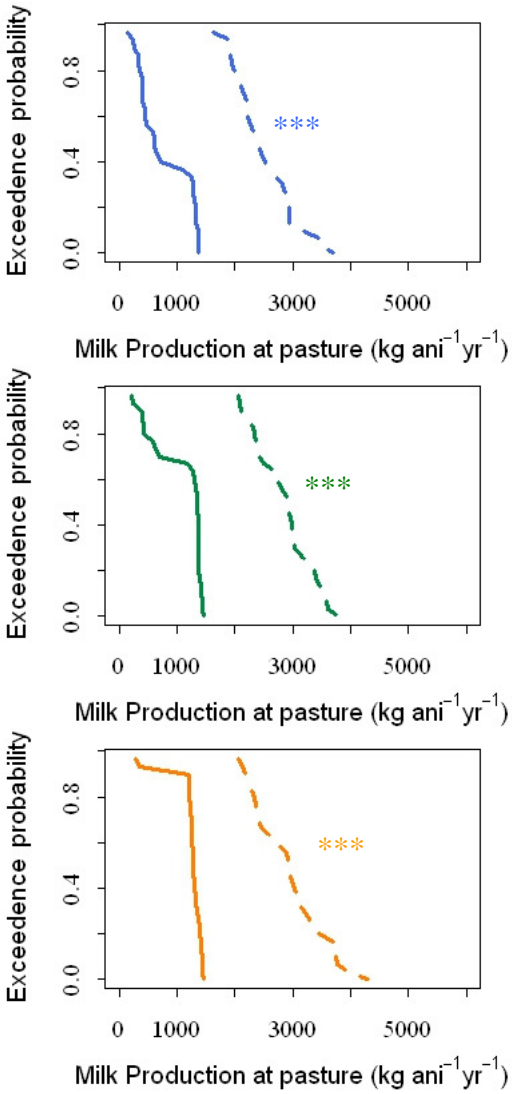


- shallow soil

A) Theix



B) Rennes

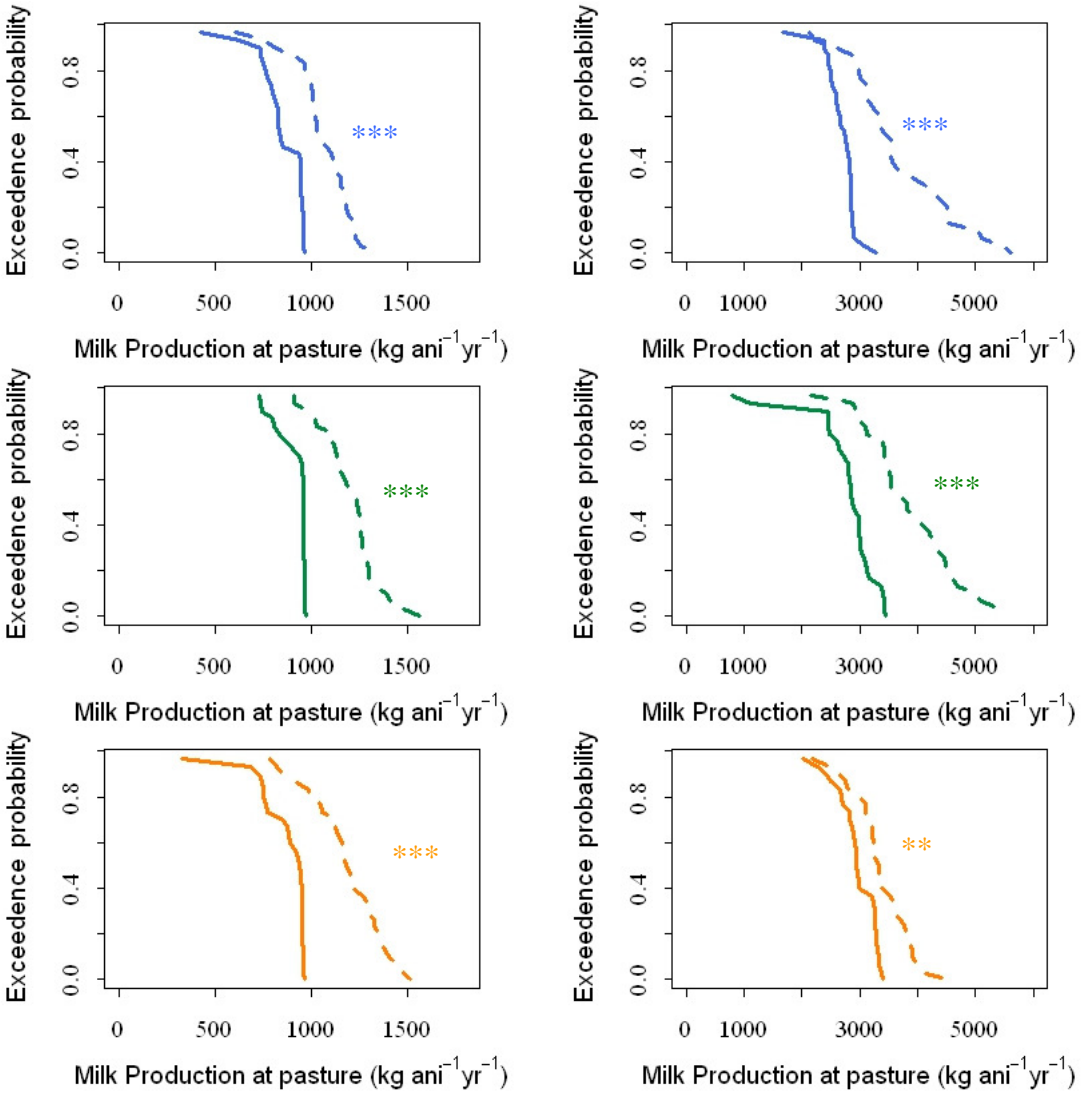


b. spring-calving-systems

- deep soil

A) Theix

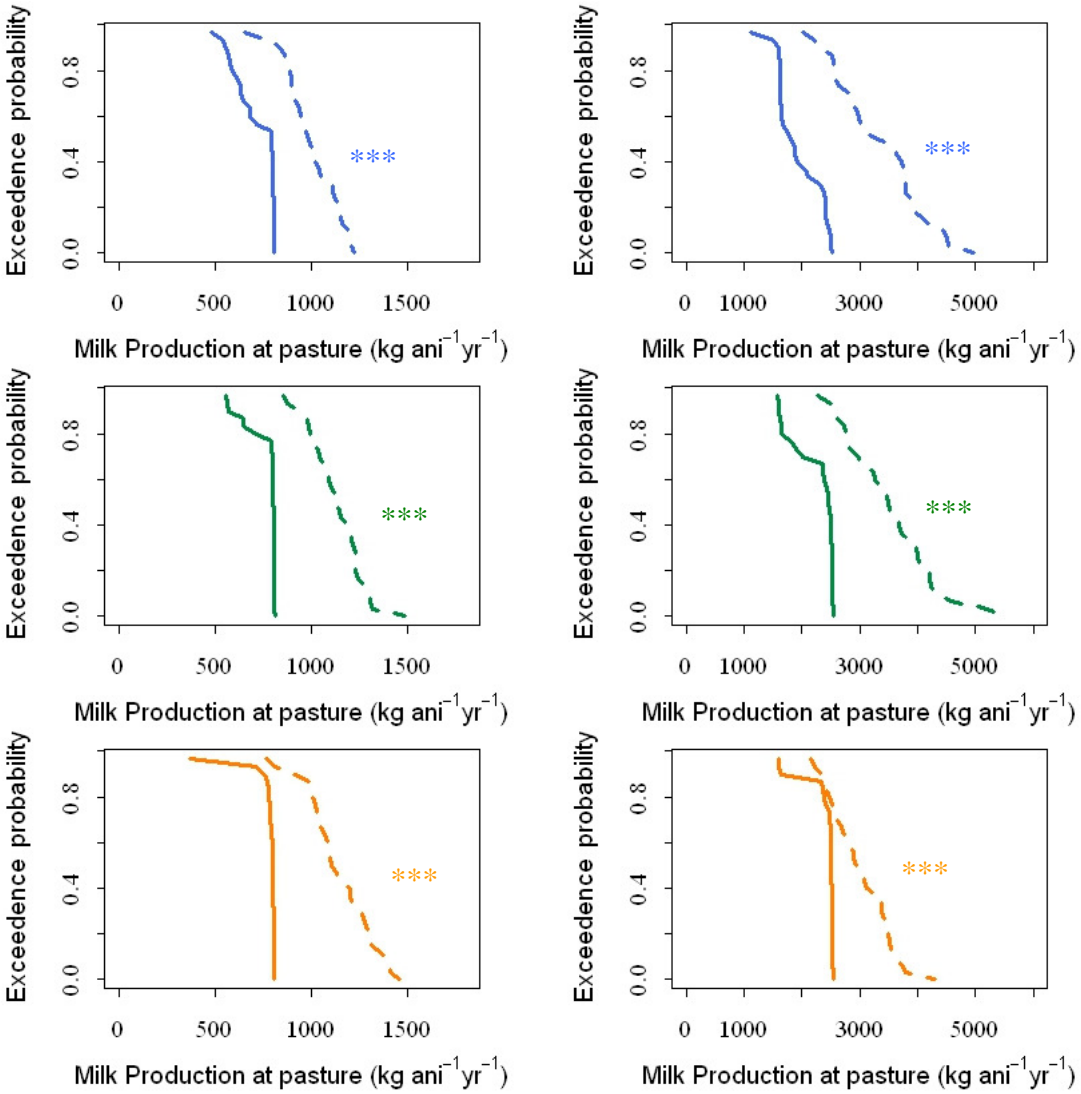
B) Rennes



- shallow soil

A) Theix

B) Rennes



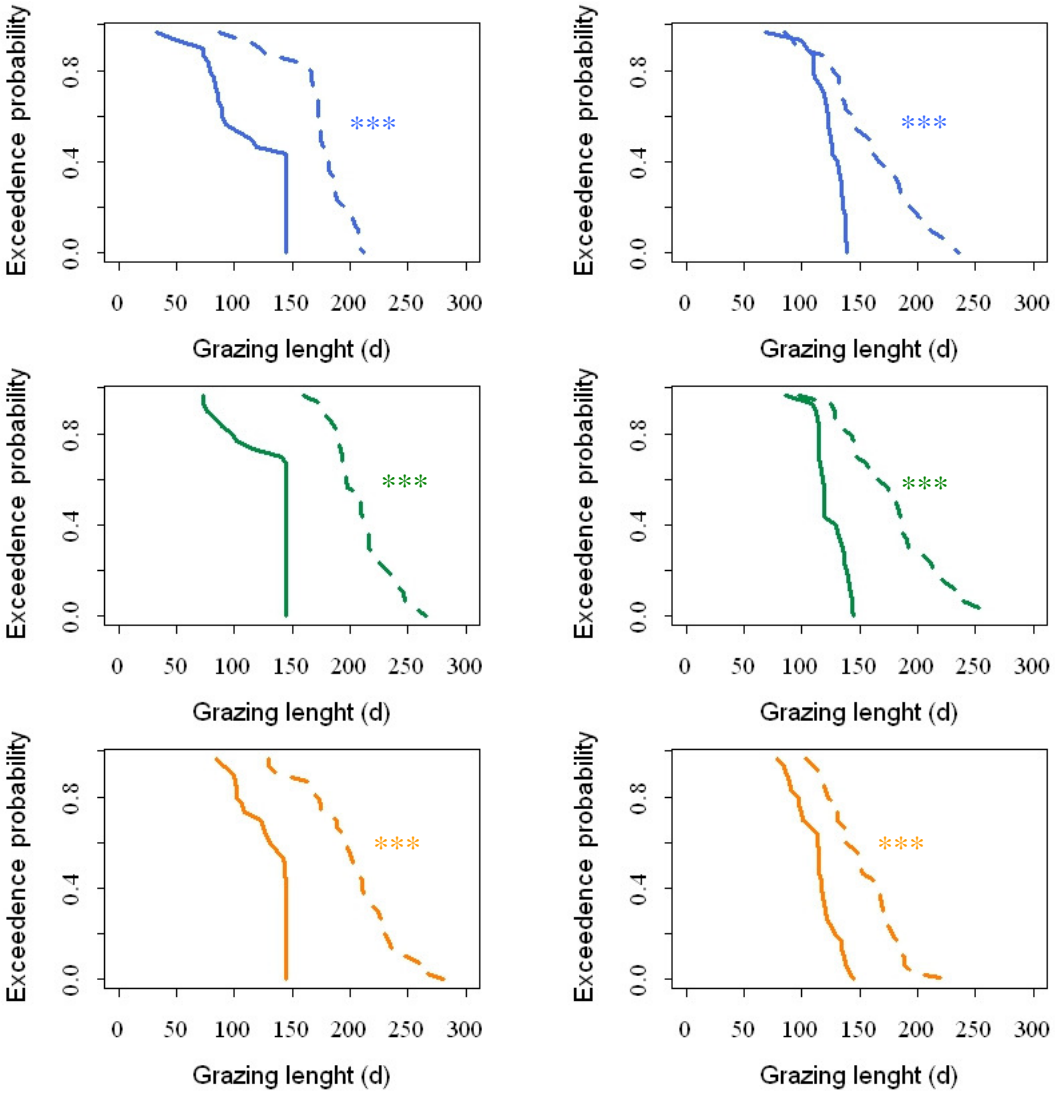
J. grazing length

a. autumn-calving-systems

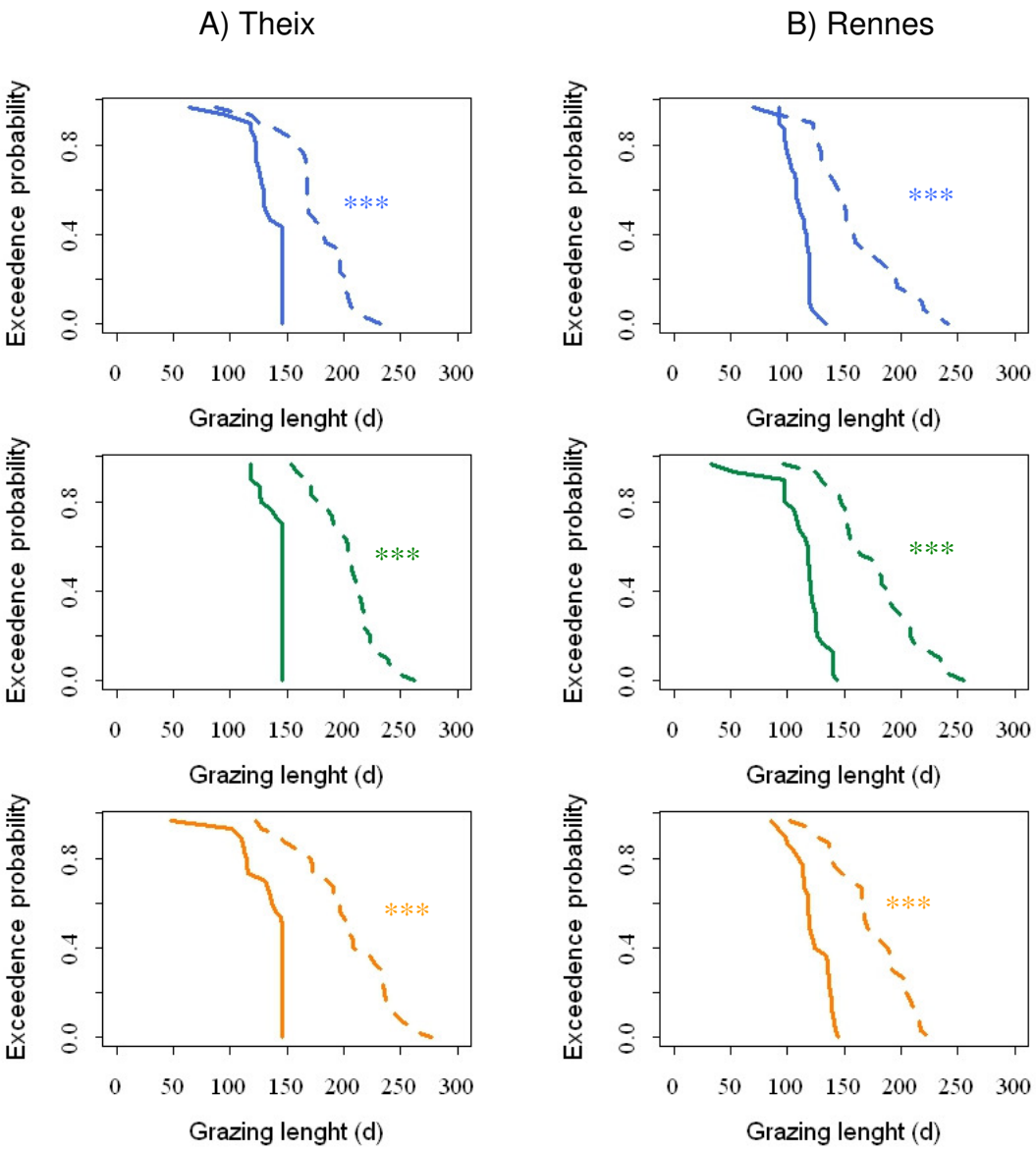
- deep soil

A) Theix

B) Rennes

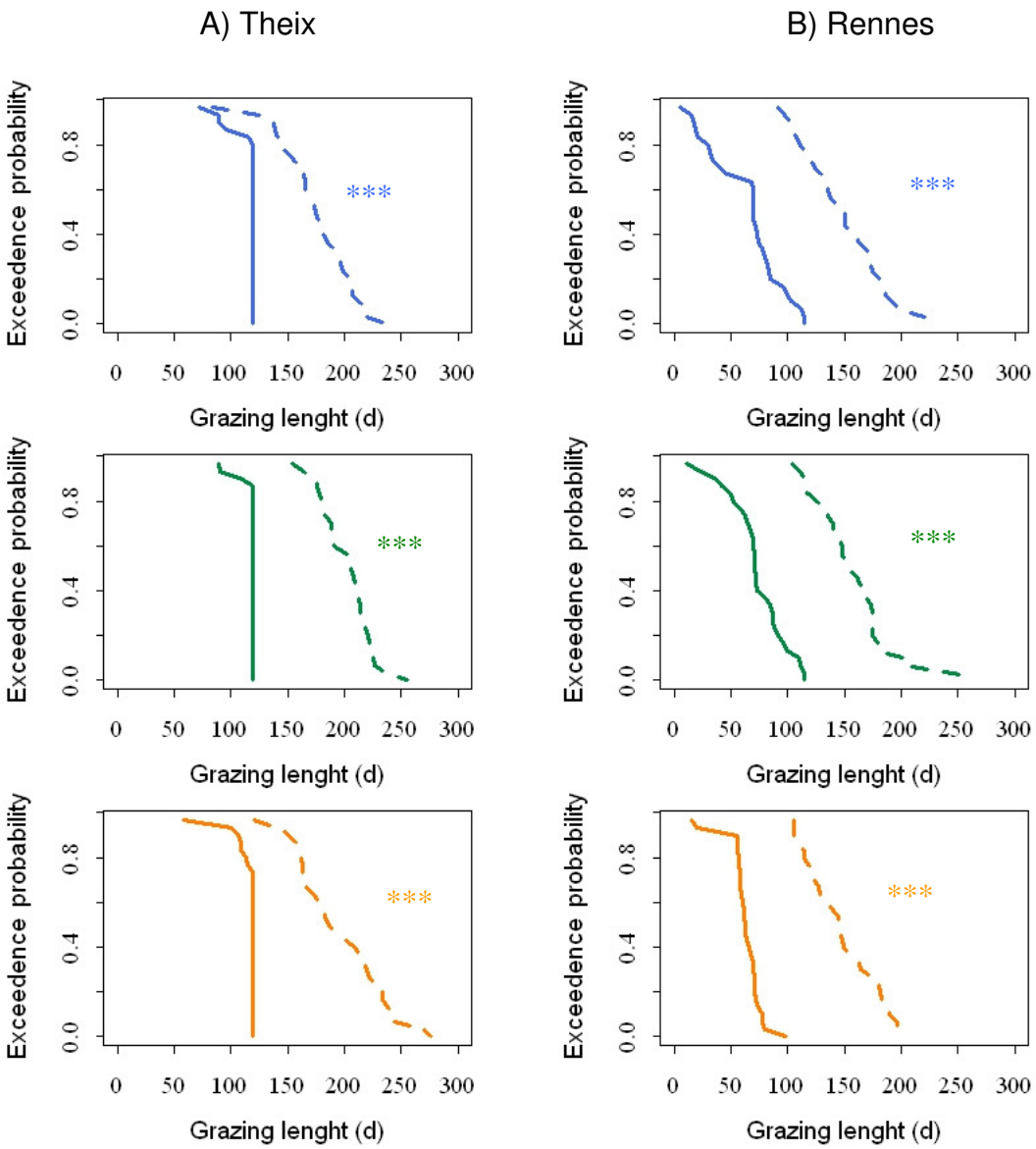


- shallow soil



b. spring-calving-systems

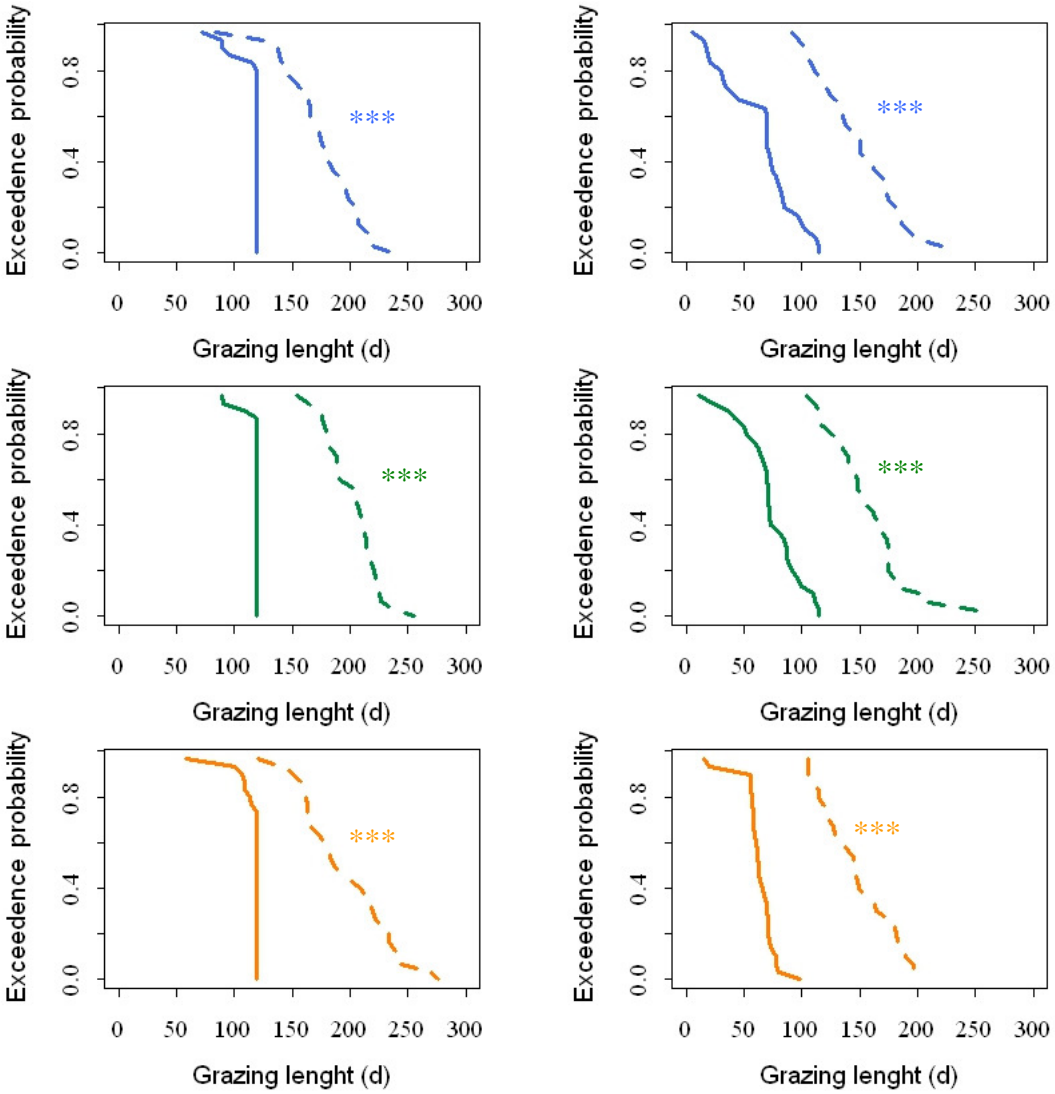
- deep soil



- shallow soil

A) Theix

B) Rennes

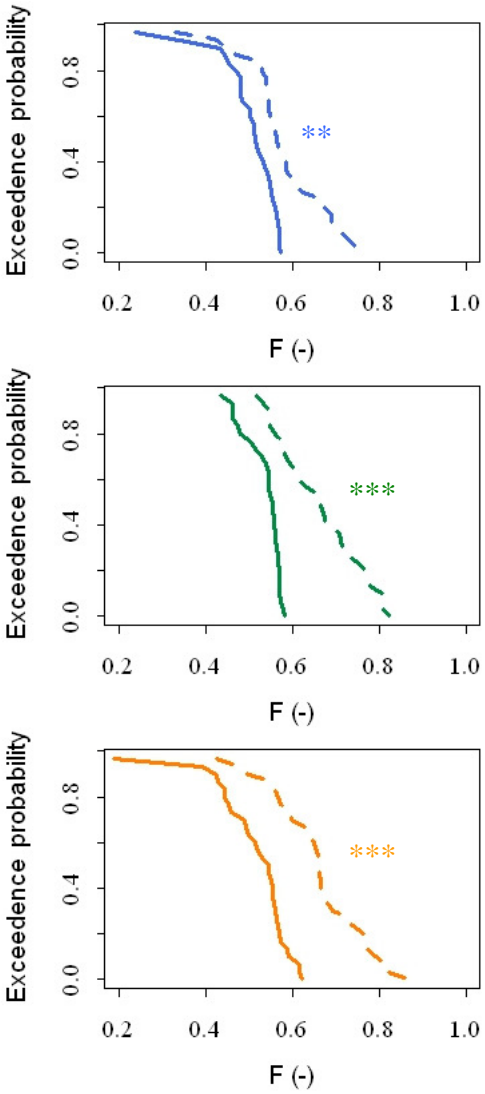


K. Fractional coverage of grazing

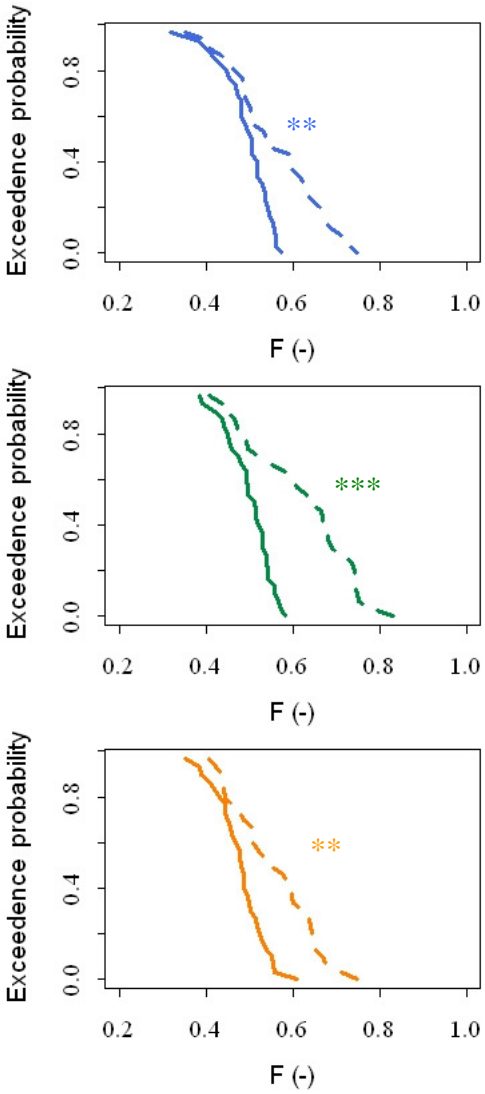
a. autumn-calving-systems

- deep soil

A) Theix

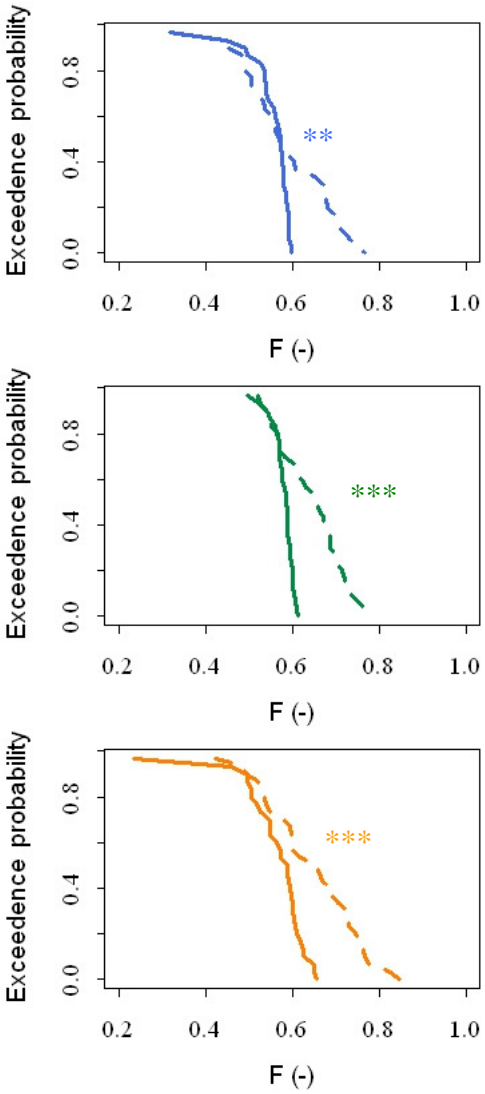


B) Rennes

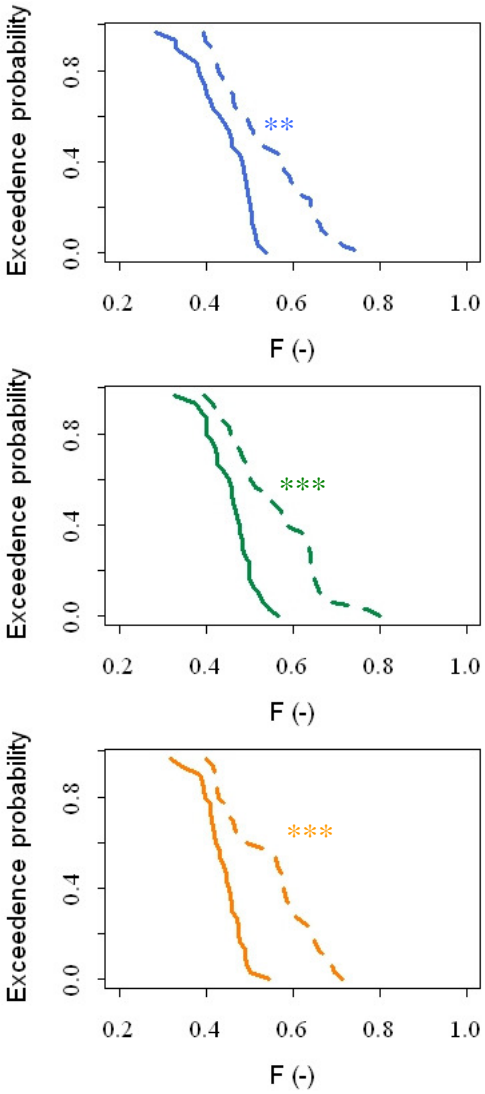


- shallow soil

A) Theix



B) Rennes

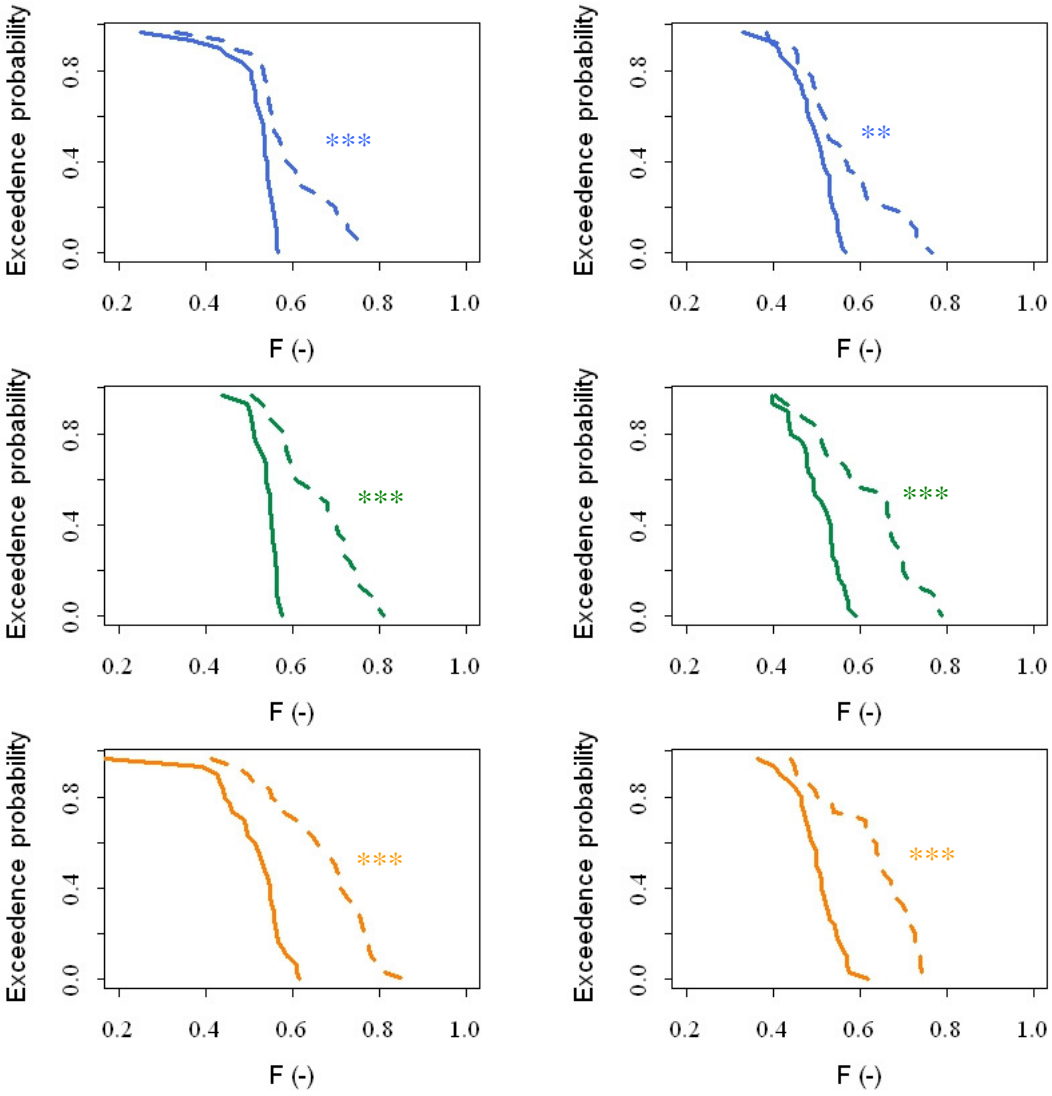


b. spring-calving-systems

- deep soil

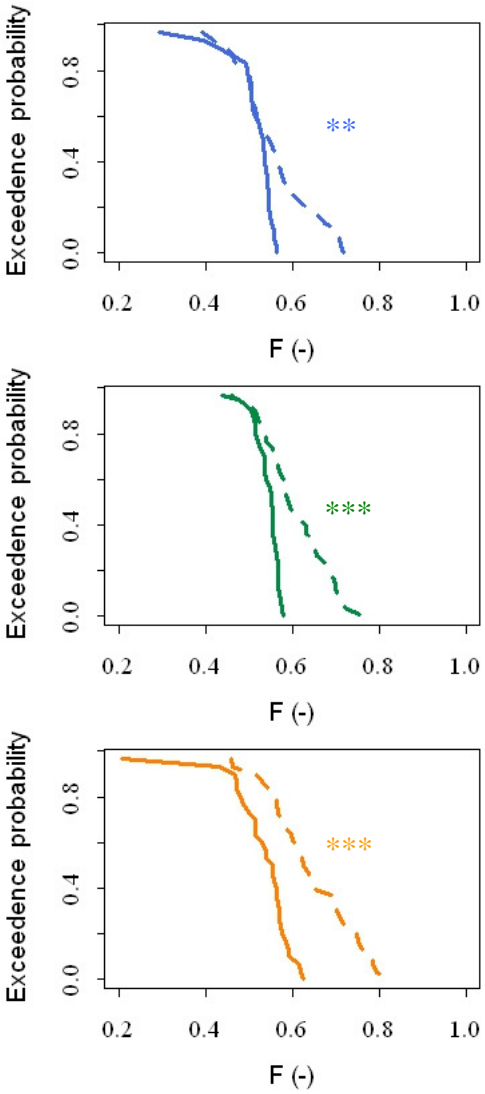
A) Theix

B) Rennes

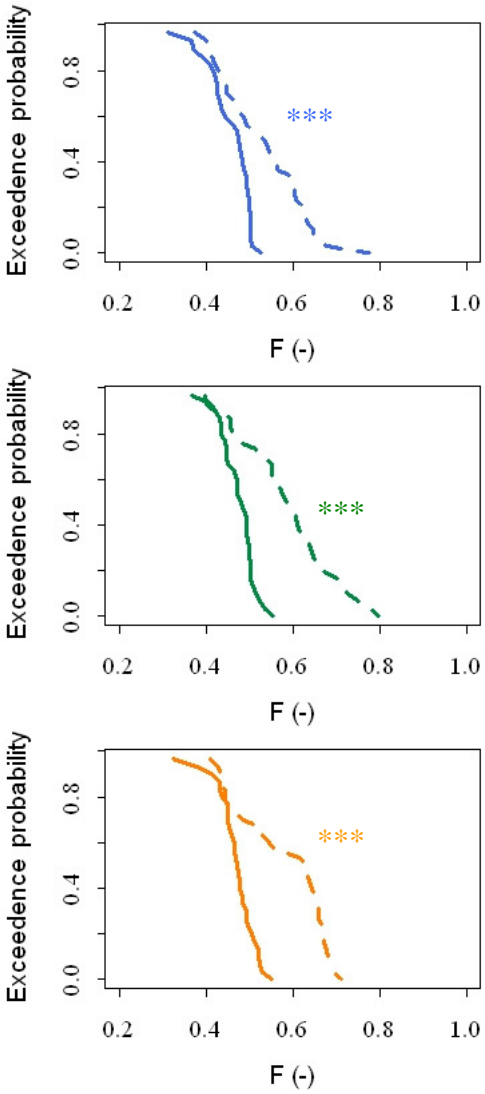


- shallow soil

A) Theix



B) Rennes



Description du modèle

Cette partie décrit de manière générale (mais non exhaustive) les processus simulés par le modèle lorsque je l'ai pris en main, ainsi que les améliorations apportées afin de répondre aux objectifs de cette thèse. La présentation du modèle s'articule autour de chacun des éléments constitutifs du système simulé: la végétation, le sol, les herbivores, la gestion, ainsi que les différentes variables de forçage du modèle. Les parties déjà détaillées au sein des chapitres de thèse ne sont pas redétaillées ici et le lecteur est invité à s'y référer. Un exécutable du modèle, une interface, des fichiers exemples ainsi qu'un guide de l'utilisateur sont téléchargeables à cette adresse, après accord de la personne en charge de la diffusion des données (R. Martin) relatives aux modèles (formulaire à remplir) : https://www1.clermont.inra.fr/urep/modeles/pasim_FR.htm.

Sommaire

1. Les forçages 489

1.1. Effets des températures sur le fonctionnement de la végétation et du sol 489

1.2. Effets de la concentration atmosphérique en CO_2 490

2. La végétation 491

2.1. Compartimentation 491

2.2. Phénologie 491

2.3. Cycle du carbone 493

2.4. Cycle de l'azote 499

2.5. Conductance stomatique 502

2.6. Atténuation de l'effet du stress hydrique sur les processus végétaux 503

2.7. Introduction de réserves 504

2.8. Simulation de monocultures de fétuque élevée et de ray-grass anglais 505

3. Les animaux 507

3.1. Calcul de l'ingéré 507

3.2. Sélection de la biomasse ingérée par l'animal 508

3.3. Flux C et N entrants et sortants de l'animal 509

3.4. Respiration animale 509

3.5. Méthane entérique 509

3.6. Production laitière 510

3.7. Déjections 510

3.8. Nouveau module de pâturage 510

4. Le sol 511

4.1. Décomposition de la matière organique 511

4.2. Azote minéral 513

4.3. Processus de nitrification et dénitrification 514
4.4. Température du sol 515
4.5. Bilan hydrique du sol 518
5. Gestion des prairies 518
5.1. Simulation des fauches 518
5.2. Simulation du pâturage 519
5.3. Fertilisation azotée 520
5.4. Ajout d'un module d'irrigation automatique 520
5.5. Ajout de l'effet du retournement sur la minéralisation de la matière organique 521

Description du modèle

1. Les forçages

PaSim est forcé à l'aide de variables climatiques et atmosphériques horaires incluant le rayonnement global (R_g), la température de l'air (T_a), la pression de vapeur d'eau (e_a), la vitesse du vent (u), les précipitations (P_a), ainsi que les concentrations atmosphériques en dioxyde de carbone (CO_2) et en ammoniac (NH_3).

VARIABLE	DESCRIPTION	UNITE
$\mathbf{P_a}$	Précipitations	mm
$\mathbf{T_a}$	Température de l'air	K
u	Vitesse du vent	$m\ s^{-1}$
$\mathbf{R_g}$	Rayonnement global	$W\ m^{-2}$
$\mathbf{e_a}$	Pression de vapeur d'eau	kPa
$\mathbf{CO_2}$	Concentration atmosphérique en CO_2	ppm
$\mathbf{NH_3}$	Concentration atmosphérique en NH_3	ppm

Tab. 1. Description des variables de forçage du modèle

Il peut désormais être renseigné à partir de données climatiques journalières, le code intégrant des fonctions d'interpolation des données climatiques journalières en données horaires.

1.1. Effets des températures sur le fonctionnement de la végétation et du sol

Les effets de la température sur le fonctionnement du couvert végétal et du sol sont représentés par une fonction sigmoïdale de la température. Le paramètre q_{fT} permet d'opter pour une fonction quadratique (q_{fT}=1), cubique (q_{fT}=2) ou quartique (q_{fT}=3), selon le processus considéré. Cette fonction (f_T) est calculée comme suit :

$$f_T = \frac{(T - T_0)^{q_{fT}} \left(T_0^{'} - T\right)}{\left(T_{ref} - T_0\right)^{q_{fT}} \left(T_0^{'} - T_{ref}\right)} \text{ pour } T_0 < T < T_0^{'} \text{ sinon } f_T = 0 \qquad (1)$$

$$\underline{\text{Où :}}\ T_{\max} = \frac{1}{1 + q_{fT}} \left(T_0 + q_{fT} T_0^{'}\right) \qquad (2a,b)$$

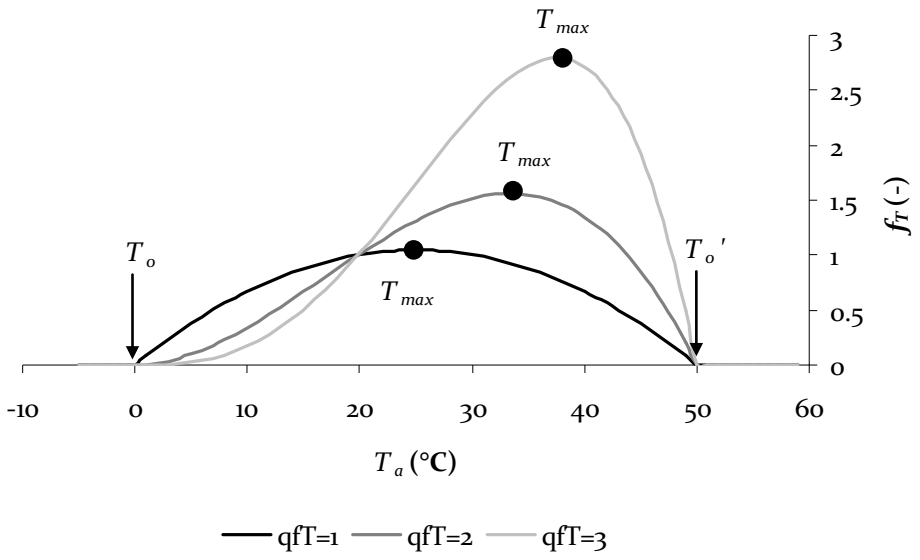


Fig. 1. Fonction de dépendance à la température pour les processus végétaux et du sol dans PaSim, f_T.

Le tableau 2 résume le paramétrage de la fonction f_T pour les processus pour lesquels la température est un facteur limitant dans PaSim :

Processus	T_o	T_{inf}**	T_{max}	T_o'	T_{ref}	q_{ft}
Photosynthèse	0°C	10°C	30°C	50°C*	20°C	1.5
Respiration	0°C	19°C	32°C*	45°C	20°C	2.5
Absorption racinaire d'N *Croissance* *Turnover racinaire & aérien* *Exudation racinaire de C* *Flux intercellulaire de NH4+* *Diffusion de NH3*	0°C	15°C	30°C*	45°C	20°C	2

Tab. 2. Paramétrage de la fonction de dépendance à la température pour les différents processus végétaux et du sol dans PaSim.

1.2. Effets de la concentration atmosphérique en CO_2

Le fonctionnement du couvert végétal est directement dépendant de la concentration atmosphérique en CO_2 pour le déroulement de la photosynthèse (voir section 2.3.1) et au niveau de la conductance stomatique (voir section 2.5).

2. La végétation

A sa conception, PaSim a été conçu pour simuler des prairies permanentes productives à dominante ray-grass anglais et trèfle blanc (Riedo, et al. 1998). C'est donc pour simuler ce type de couvert que le modèle a été paramétré.

2.1. Compartimentation

La représentation de la végétation au sein du modèle se cantonne à la communauté végétale, de sorte que le modèle ne simule qu'une plante moyenne, sans distinction explicite des différents groupes fonctionnels constitutifs du couvert (graminées, légumineuses et dicotylédones) et des différents individus qui les composent. PaSim intègre tout de même une fraction de légumineuses paramétrée en entrée du modèle, et qui permet de prendre en compte l'azote assimilé par le couvert par fixation symbiotique. Le couvert y est représenté par ses parties aériennes (notées *sh* pour *shoot*) et ses parties racinaires (notées *rt* pour *root*). Le compartiment aérien est subdivisé en trois sous compartiments (notés *i*= *laminae*, *sheaths and stems*, *ears* en anglais, pour respectivement limbes, gaines et tiges, épis). Chacun des sous - compartiments aériens ainsi que le compartiment racinaire sont eux-mêmes subdivisés en quatre classes d'âges (notées *j*). Chacun est décrit par sa biomasse, son indice foliaire, ainsi que ses teneurs en C et N, comme autant de variables d'état.

De manière générale, la biomasse est raisonnée en matière sèche (pas de flux d'eau explicite au sein de la plante) et fait la distinction entre les parties structurelles (cellulose, hémicellulose, lignine) et les substrats (contenus cellulaires). La matière sèche structurelle à l'échelle de la plante entière (W_{pl}) s'écrit comme la somme des biomasses structurelles aériennes (W_{sh}) et racinaires (W_{rt}) :

$$W_{pl} = W_{sh} + W_{rt} \qquad (3)$$

Chacun des termes de la somme se décomposant sous la forme :

$$W_{sh} = \sum_{i=\text{laminae, sheaths \& stems, ears}} W_i = \sum_{i=\text{laminae, sheaths \& stems, ears}} \sum_{j=1}^{4} W_{i,j} \text{ et } W_{rt} = \sum_{j=1}^{4} W_{rt,j} \qquad (4\ a,b)$$

2.2. Phénologie

Les différentes périodes et évènements relatifs à la phénologie (développement végétatif, développement reproducteur, début montaison) sont contrôlés par un indicateur nommé *devstage* ($0 \leq devstage \leq 2$), initialisé à zéro au 1er janvier de l'année et calculé dès lors que la

température hebdomadaire de l'air devient supérieure à un seuil (T_{rep}). Sous condition que la température moyenne du sol ($T_{soil,mean}$) soit supérieure à la température de base (T_{base}), cet indice est ensuite calculé comme une somme de températures efficaces et normalisée :

$$devstage = \frac{\sum \left(T_{a,mean} - T_{base} \right)}{T_{sum,ref}}, \; T_{soil,mean} \geq T_{base} \qquad (5)$$

Avec :

$T_{a,mean,}$ la température moyenne journalière de l'air (°C),

$T_{base,}$ la température de base correspondant au zéro de végétation,

$T_{sum,ref,}$ somme de températures conditionnant le passage de la phase reproductrice à la phase végétative (°C j),

$T_{soil,mean}$, la température moyenne du sol (°C)

Si le critère sur la température du sol n'est pas satisfait, *devstage* conserve sa valeur. Le paramètre $T_{sum,ref}$ (°C j) permet de normaliser *devstage*, de sorte qu'une valeur de 1 correspond au passage du développement reproducteur au développement végétatif (Menzi, 1988). Ainsi, dans l'intervalle [0;1[, la végétation est dans la phase de développement reproducteur et dans l'intervalle [1;2] dans la phase de développement végétatif (Fig. 2). Pendant la phase reproductrice, le couvert atteint le stade "épi 10 cm" (début montaison), fixé en entrée par le paramètre *devear* ($0 \leq devear \leq 1$). Ce paramètre joue sur l'allocation d'assimilats entre parties aériennes et racinaires, mais également sur la répartition des assimilats entre les différents sous-compartiments aériens (limbes, gaines et tiges, épis).

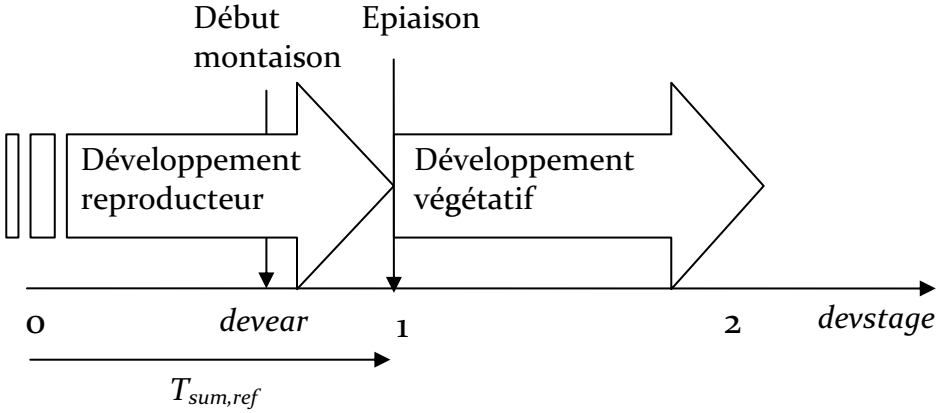


Fig. 2. Schéma de la représentation de la phénologie du couvert par PaSim

Le développement n'est pas seulement déterminé par la température mais également, lorsque la prairie est fauchée, par le régime des fauches. Durant la première phase de développement, le développement reproducteur est supposée continu jusqu'à la première fauche, ou bien à défaut jusqu'à ce que *devstage* atteigne la valeur 2. Durant cette période, tous les processus

(partition des assimilats, croissance aérienne et racinaire) qui dépendent de *devstage* sont calculés pour une valeur de *devstage* = 1. Si la première fauche intervient avant que *devstage* n'atteigne la valeur du paramètre *devsecond* (*devear* < *devsecond* < 1), *devstage* retourne à zéro pour la seconde phase de développement reproducteur.

Après une ou deux fauches, le couvert est considéré comme étant dans la phase végétative et devstage est fixé à 2, tous les processus qui en dépendent sont donc calculés pour une valeur de *devstage* = 2.

2.3. Cycle du carbone

2.3.1. Photosynthèse

Pour le calcul de la photosynthèse, le modèle considère que l'ensemble aérien est découpé en n_{canopy} strates et fait la distinction entre les parties ombragées et celles exposées au soleil. Le taux de photosynthèse à l'échelle du couvert (P_{can}, kg C m^{-2} j^{-1}) est calculé comme la somme des taux photosynthétiques (=taux de carboxylation) à l'échelle de la feuille (P_{leaf}, µmol CO_2 m^{-2} s^{-1}) pour les feuilles au soleil et à l'ombre des n_{canopy} strates, en tenant compte de la pente de la parcelle considérée.

$$P_{can} = P_{c,conv} f_{Wp} \cos(slope) \sum_{h=1}^{n_{canopy}} \left(P_{leaf,sunlit}(h)\, L_{sunlit}(h) + P_{leaf,shaded}(h)\, L_{shaded}(h) \right) \quad (6)$$

Avec :

$P_{c,conv}$, facteur de conversion des µmol CO_2 m^{-2} s^{-1} à des kg C m^{-2} j^{-1},

f_{Wp}, indice de stress hydrique (sans unité), spécifique de la photosynthèse,

$I_{sun,par}(h)$ et $I_{shaded,par}(h)$, le rayonnement photosynthétiquement actif moyen absorbé par les feuilles de la strate h du couvert, respectivement au soleil et à l'ombre (W m^{-2}),

$L_{sun}(h)$ et $L_{shaded}(h)$, les indices foliaires des feuilles de la strate h du couvert, respectivement au soleil et à l'ombre (m^2 feuilles m^{-2} sol),

$ABSOR_{vl}$, coefficient d'absorption dans le visible (sans unité).

La photosynthèse à l'échelle de la feuille est calculée comme la solution d'une hyperbole non rectangulaire :

$$P_{leaf}(h) = \frac{\left(\alpha \frac{I_{PAR}(h)}{ABSOR_{vl}} + P_{\max} \right) - \sqrt{\left(\left(\alpha \frac{I_{PAR}(h)}{ABSOR_{vl}}(h) + P_{\max} \right)^2 - 4\theta_p \alpha \frac{I_{PAR}(h)}{ABSOR_{vl}} P_{\max} \right)}}{2\theta_p} \quad (7)$$

Avec :

α, l'efficacité photosynthétique ou rendement quantique (µmol CO_2 J^{-1}),

$I_{PAR}(h)$, le rayonnement photosynthétiquement actif moyen absorbé par les feuilles de la strate h du couvert (W m^{-2}),

$P_{max,}$ la valeur asymptotique de P_{leaf},

$\theta_{p,}$ paramètre définissant la courbure de l'hyperbole non-rectangulaire (sans unité).

L'efficacité photosynthétique α (nombre d'électrons transmis par photon incident) est calculée selon le modèle de Farquhar et Caemmerer (1982), paramétré par Long (1991). α est normalisée à 1 pour une concentration atmosphérique en CO_2 de 350 ppm, choisie comme référence.

$$\alpha = \alpha_{350}\alpha_{CO2} \quad (8)$$

$$\alpha_{CO2} = \frac{\varepsilon(C_i)}{\varepsilon(350)} \text{ Et } \varepsilon(C_i) = \frac{ABSOR_{vl}\left(C_i - \Gamma^*\right)}{2{,}1\left(4{,}5C_i + 10{,}5\Gamma^*\right)} \quad (9\text{ a,b})$$

Avec :

α_{350}, pente initiale de la courbe de réponse à la lumière ; α_{350} = 0.145 µmol CO_2 J^{-1}

α_{CO2}, efficacité photosynthétique à concentration en CO_2 étudiée (µmol CO_2 J^{-1})

$ABSOR_{vl}$, coefficient d'absorption dans le visible (sans unité)

C_i, concentration intercellulaire en CO_2 (mol mol^{-1})

Γ^*, point de compensation du CO_2 en l'absence de respiration sombre (mol mol^{-1})

Pour chaque strate du couvert, le taux de photosynthèse maximal (P_{max}) de la feuille est calculé à partir du taux de photosynthèse de la feuille en lumière saturante en conditions standards[24] ($P_{max,20}$), modulé par les effets des facteurs environnementaux (température, CO_2, substrats C et N) supposés indépendants et donc multiplicatifs:

$$P_{\max} = P_{\max,20} f_T P_{m\,CO_2 T} P_{m\,C} P_{m\,N} \quad (10)$$

Avec :

f_T, fonction de dépendance de la photosynthèse à la température de l'air (-),

$P_{mC,}$ fonction de dépendance de la photosynthèse à la concentration en C substrat de la plante (-),

$P_{mN,}$ fonction de dépendance de la photosynthèse à la teneur en azote total (-),

[24] Température moyenne de l'air de 20°C, concentration atmosphérique en CO_2 de 350ppm et teneur en azote total du couvert de 0,035 kg N kg^{-1}

P_{mCO2T}, fonction de dépendance de la photosynthèse aux interactions entre température de l'air et concentration atmosphérique en CO_2 (-).

PaSim fait l'hypothèse que le taux de carboxylation en lumière saturante et en conditions standards $P_{max,20}$ dépend de l'indice de développement (*devstage*) décrit précédemment et est plus important durant le développement reproducteur car l'extension des tiges florales expose les feuilles en développement à un fort rayonnement en les rapprochant du sommet du couvert. Par conséquent $P_{max,20}$ est de l'ordre de 50% supérieur durant la phase reproductrice ($P_{m,CO2,rep}$) que pendant la phase végétative ($P_{m,CO2,veg}$):

Avec : $P_{m,CO2,rep}$ et $P_{m,CO2,veg}$, les taux de carboxylation en lumière saturante et en conditions standards pour les phases reproductrices et végétatives, respectivement.

Tout comme l'efficacité photosynthétique, P_{mCO2T} est calculé selon le modèle de photosynthèse foliaire de Farquhar et Caemmerer (1982) et paramétré par Long (1991), comme l'assimilation maximale de CO_2 (A_{max}) en lumière saturante et à concentration en CO_2 étudiée, divisée par le même terme à concentration de référence, fixée à 350ppm. Pour une concentration atmosphérique en CO_2 de 350 ppm, P_{mCO2T} vaut 1 quelque soit la température ambiante. Au-delà, P_{mCO2T} est calculé comme une fonction linéaire croissante de la concentration atmosphérique en CO_2, dont la pente est significativement atténuée lorsque la température de l'air excède l'optimum de réalisation de la photosynthèse fixé à 30°C.

$$P_{mCO2T} = \frac{A_{\max}}{A_{\max,350}} \qquad (11)$$

Où:

$$A_{\max} = \frac{V_{C,\max}\left(C_i - \Gamma^*\right)}{C_i + K_C\left(1 + \frac{O_i}{K_O}\right)} \qquad \text{et} \qquad \Gamma^* = \frac{0{,}5 V_{O,\max} K_C O_i}{V_{C,\max} K_O} \qquad (12, 13)$$

Avec :

$V_{C,max}$ et $V_{O,max}$, respectivement, taux de carboxylation et d'oxydation (photorespiration) maximaux (µmol m^{-2} s^{-1})

C_i et O_i, concentrations intercellulaires en CO_2 et en O_2, respectivement (mol mol^{-1})

K_C et K_O, coefficients de Michaelis-Menten pour le CO_2 et l'O_2, respectivement (mol mol^{-1})

Γ^*, point de compensation du CO_2 en l'absence de respiration sombre (mol mol^{-1})

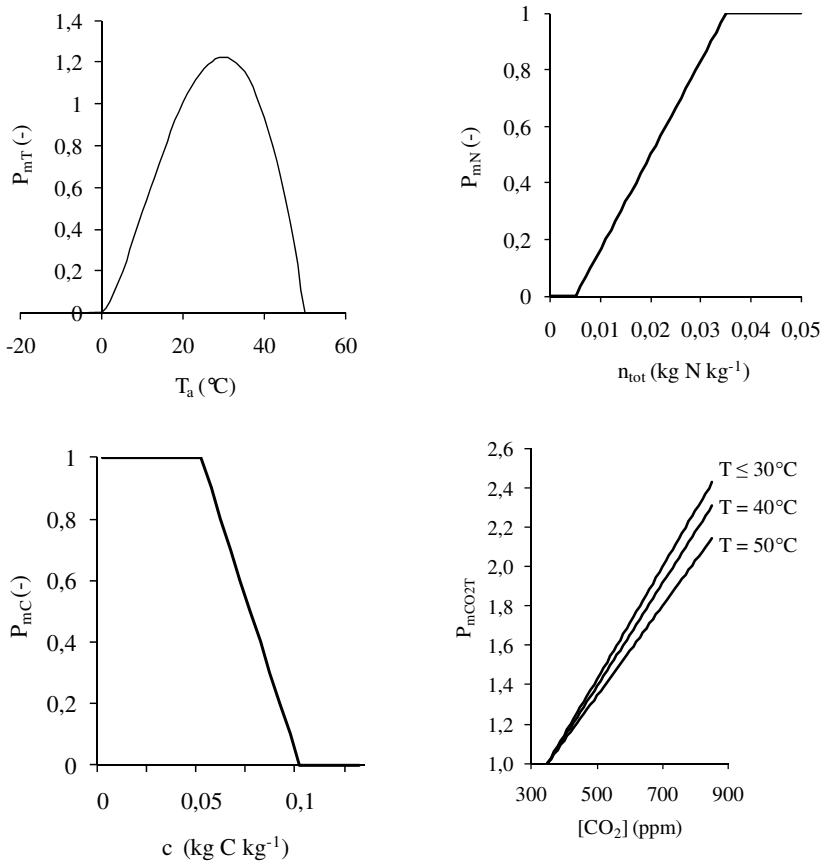


Fig. 3. Dépendance de P_{max} à la température, la concentration en azote total, à la concentration en carbone substrat dans la plante, ainsi qu'aux interactions CO_2-température.

2.3.2. Allocation

Le carbone assimilé par photosynthèse qui n'est pas perdu par respiration est alloué dynamiquement au sein des différents compartiments aériens et racinaires. Les assimilas sont d'abord alloués au réservoir de substrat carboné, W_{CS}, puis dédiés soit à la croissance soit à l'entretien des tissus. La part dédiée à la croissance distingue la croissance aérienne ($I_{C,Gsh}$, kg C m^{-2} j^{-1}) et racinaire ($I_{C,Gr}$, kg C m^{-2} j^{-1}). Ces deux flux sont calculés à partir du C substrat alloué à la croissance durant les développement végétatif et reproducteur ($I_{C,Gsh,veg}$ et $I_{C,Grt,veg}$, kg C m^{-2} j^{-1}), la croissance aérienne étant priorisée lors du développement reproducteur. Les valeurs de $I_{C,Gsh,veg}$ et $I_{C,Grt,veg}$ sont calculées à partir du flux de croissance en conditions standards ($I_{C,G,20}$, [kg C subst. (kg MS struct.)$^{-1}$]$^{-1}$ [kg N subst. (kg MS struct.)$^{-1}$]$^{-1}$ j^{-1}) modulé par l'action de différents facteurs relatifs à la température (f_T), et selon les concentrations en C substrat (C_{sh} et C_{rt}, kg C (kg MS)$^{-1}$) et en N substrat (N_{sh} et N_{rt}, kg N (kg MS)$^{-1}$) dans les parties aériennes ou racinaire et la biomasse structurelle aérienne ou racinaire déjà en place (W_{sh} et W_{rt}, kg MS m^{-2}).

$$I_{C,G_{sh,veg}} = I_{C,G_{20}} f_T C_{sh} N_{sh} W_{sh} \quad (14)$$

$$I_{C,G_{rt,veg}} = I_{C,G_{20}} f_T C_{rt} N_{rt} W_{rt} \quad (15)$$

Les flux de C substrat alloués à la croissance aérienne et racinaire s'écrivent alors:

$$I_{C,G_{sh}} = I_{C,G_{sh,veg}} + f_{devstage} I_{C,G_{rt,veg}} \quad (16)$$

$$I_{C,G_{rt}} = I_{C,G_{rt,veg}} - f_{devstage} I_{C,G_{rt,veg}} \quad (17)$$

$f_{devstage}$ étant un facteur fonction du stade de développement de la plante variant entre 0 et 0.75.

2.3.3. Respiration

A chacun des deux flux ($I_{C,Gsh}$ et $I_{C,Gr}$) est associé un flux de respiration de croissance ($R_{G,sh}$ et $R_{G,rt}$ respectivement), calculé d'après l'efficacité de croissance de la plante ($Y_{G,pl}$, kg C structurel (kg C substrat)$^{-1}$) et sachant que créer 1 kg C structurel nécessite l'utilisation de $1/Y_{G,pl}$ kg de C substrat. On peut alors écrire les flux de respiration aérienne et racinaire, associés à la croissance de la plante :

$$R_{G,sh} = I_{C,G_{sh}} \left(\frac{1}{Y_{G,pl}} - 1 \right) \quad (18)$$

$$R_{G,rt} = I_{C,G_{rt}} \left(\frac{1}{Y_{G,pl}} - 1 \right) \quad (19)$$

Les flux de respiration d'entretien des racines et parties aériennes, $R_{m,rt}$ et $R_{m,sh}$, sont fonction de la concentration en substrat carboné (C, kg C substrat (kg MS)$^{-1}$), du C structurel ($f_{C,sh}$ W_{sh} et $f_{C,rt}$ W_{rt}, en kg C structurel (kg MS)$^{-1}$) et d'un stress associé à la température (f_T).

$$R_{m,sh} = \frac{C}{C + K_{C,mai}} f_T \sum_{i=1}^{4} k_{mai,i,20} f_{C,sh} W_{sh,i} \quad (20)$$

$$R_{m,rt} = \frac{C}{C + K_{C,mai}} f_T \sum_{i=1}^{4} k_{mai,i,20} f_{C,rt} W_{rt,i} \quad (21)$$

avec $k_{mai,1->4,20}$ = 0.02, 0.02, 0.015, 0.01 kg C (kg C MS)$^{-1}$ j^{-1} et $K_{C,mai}$ = 0.03 kg C substrat (kg MS)$^{-1}$.

La figure 4 représente les différents processus relatifs à l'assimilation et l'allocation de carbone, ainsi que ceux traitant de la dynamique de la biomasse et des flux avec l'atmosphère.

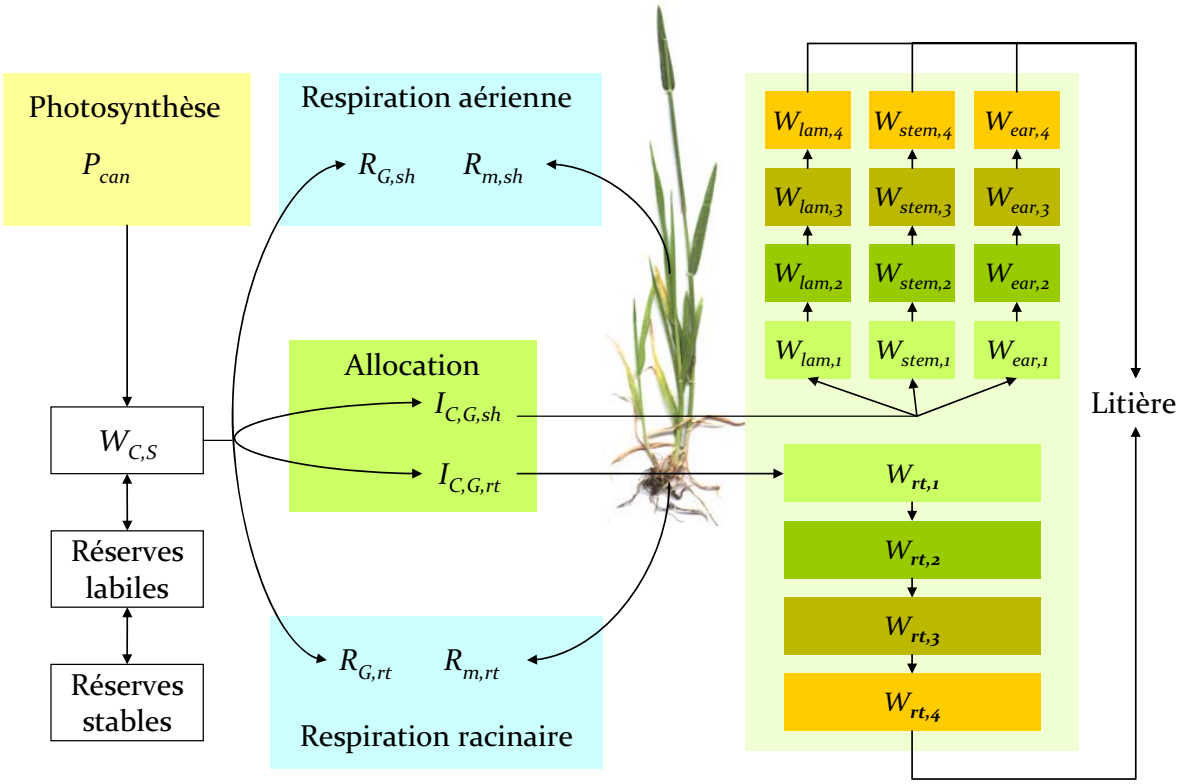


Fig. 4. Schéma décrivant le cycle du carbone au sein du module Plante de PaSim.

2.3.4. Dynamique de la biomasse structurelle racinaire et aérienne

Les flux de C substrat alloués à la croissance (I_{Gsh} et I_{Gr}) alimentent les compartiments aérien et racinaire les plus jeunes (âge 1) ($W_{rt,1}$ et $W_{lam,1}$, $W_{stem,1}$ et $W_{ear,1}$). La biomasse passe ensuite des compartiments les plus jeunes aux compartiments les plus âgés à un taux de renouvellement k_{turn}. Les compartiments les plus âgés (âge 4) sénescent et alimentent le pool de litière végétale. La dynamique de création de la biomasse racinaire s'écrit :

$$\frac{dW_{rt,1}}{dt} = I_{G_{rt}} - k_{turn,rt} W_{rt,1} \qquad (22)$$

$$\frac{dW_{rt,i}}{dt} = k_{turn,rt} W_{rt,i-1} - k_{turn,rt} W_{rt,i} \text{ pour } i = 2 \text{ à } 4 \qquad (23)$$

Pour la biomasse aérienne, on peut écrire de la même manière:

$$\frac{dW_{j,1}}{dt} = f_j I_{G_{sh}} - k_{turn,sh} W_{j,1} - O_{j,1,ani} - O_{j,1,cut} \qquad (24)$$

$$\frac{dW_{j,i}}{dt} = k_{turn,sh} W_{j,i-1} - k_{turn,sh} W_{j,i} - O_{j,i,ani} - O_{j,i,cut} \text{ pour } i = 2 \text{ à } 4 \qquad (25)$$

Les flux $O_{j,i,ani}$ et $O_{j,i,cut}$ représentent les pertes de biomasse aérienne liées aux prélèvements par les animaux au pâturage et par la fauche. Le terme f_j représente l'allocation des assimilas

entre les trois compartiments aériens et est fonction du stade de développement (sachant que lorsque la plante est en développement végétatif, $f_{ear} = 0$). Que ce soit pour les racines ou les parties aériennes, le taux de renouvellement $k_{turn,i}$ est identique pour chaque classe d'âge et fonction de la température :

$$k_{turn,i} = k_{turn,i,20} f_{T,turn} \text{ pour } i = rt, sh \quad (26)$$

avec $k_{turn,sh,20} = 0.05$ j^{-1} et $k_{turn,rt,20} = 0.03$ j^{-1}.

La dynamique de l'indice foliaire (L) résulte directement de celle de la biomasse aérienne *via* la connaissance de la surface spécifique foliaire (*SLA* pour *Specific Leaf Area* en anglais). La dynamique de l'indice foliaire des limbes (L_{lam}) s'écrit, pour chaque classe d'âge:

$$\frac{dL_{lam,1}}{dt} = SLA f_{lam} I_{G_{sh}} - k_{turn,sh} L_{lam,1} - O_{L,lam,1,ani} - O_{L,lam,1,cut} \quad (27)$$

$$\frac{dL_{lam,i}}{dt} = k_{turn,sh} L_{lam,i-1} - k_{turn,sh} L_{lam,i} - O_{L,lam,i,ani} - O_{L,lam,i,cut} \text{ pour } i = 2 \text{ à } 4 \quad (28)$$

Dans PaSim, la *SLA* est dérivée de la concentration en C substrat et s'écrit :

$$SLA = SLA_{\max}(1 - \zeta C) \text{ avec } SLA \geq 5\ m^2\ kg^{-1} \quad (29)$$

Avec:

SLA, la surface foliaire associée à l'allocation d'1 kg MS,

SLA_{max}, la *SLA* maximale qui vaut 33.5 m^2 kg^{-1} MS et ζ un paramètre valant 10.

Le système d'équation régissant la dynamique de l'indice foliaire des gaines (L_{stem}) est exactement le même que celui des limbes, avec une SLA des gaines fixe et valant 6.6 m^2 kg^{-1} MS.

L'indice foliaire total est ensuite calculé comme la somme de ces deux indices :

$$L = L_{lam} + L_{stem} \quad (30)$$

2.4. Cycle de l'azote

L'azote minéral du sol (ammonium, W_{Namm}, et nitrates, W_{Nnit}) est assimilé par absorption racinaire. Il peut être également apporté par les légumineuses par fixation symbiotique de l'azote atmosphérique. Cet azote assimilé par la plante sert à la création de nouveaux tissus. Après la sénescence des organes, la plupart de l'azote assimilé par la plante retourne au sol *via* l'alimentation d'un pool de litière (en un flux $F_{N,litter}$), une partie de cet azote étant toutefois recyclée par la plante.

La dynamique de l'N substrat (kg N substrat m^{-2} j^{-1}) est donnée par:

$$\frac{dW_{NS}}{dt} = I_{N,soil->rt} + I_{BNF} + F_{N,rec} - F_{N,growth} \quad (31)$$

avec $I_{N,soil->rt}$ l'assimilation d'azote par les racines, I_{BNF} la fixation symbiotique d'azote, $F_{N,rec}$ le recyclage d'azote et $F_{N,growth}$ le terme associé à la création de nouveaux tissus.

La dynamique de l'N structurel (kg N structurel m^{-2} j^{-1}) est donnée par:

$$\frac{dW_N}{dt} = F_{N,growth} - F_{N,litter} \quad (32)$$

2.4.1. Assimilation d'azote

L'absorption d'azote par les racines ($I_{N,soil->rt}$, kg N m^{-2} j^{-1}) est dérivée de Thornley et Veberne (1989) et Thornley et Cannell (1992). Elle est calculée comme la somme des assimilations réalisées par les graminées et les légumineuses:

$$I_{N,soil->rt} = \min\left(I_{N,soil->rt,\max}; \sigma_N \sum \upsilon_i W_{rt,i} N_{eff} . \frac{1 + \frac{W_{rt,tot}}{K_{W,un}}}{1 + \frac{K_{C,un}}{C}\left(1 + \frac{N}{K_{N,un}}\right)} \right)\left(1 - f_{leg} K_{BNF,\min}\right) \quad (33)$$

$$\text{Et } N_{eff} = \frac{1}{1 + \frac{K_{N,eff}}{W_{N,amm} + W_{N,nit}}} \quad (34)$$

Avec :

σ_N, paramètre de calcul de l'activité racinaire (kg N kg^{-1} j^{-1})

υ_i : paramètre de pondération de l'activité racinaire du compartiment d'âge « i » (-)

$W_{rt,i}$: biomasse racinaire du compartiment d'âge « i » (kg m^{-2})

$W_{rt,tot}$: biomasse racinaire totale (kg m^{-2})

$W_{N,amm}$ et $W_{N,nit}$: azote minéral du sol (ammonium et nitrates) (kg N m^{-2})

C et N : concentrations en C et N substrats dans la plante, respectivement (kg C substrat kg^{-1} et kg N substrat kg^{-1})

$K_{N,eff}$: concentration en N minéral correspondant à la moitié de la saturation (kg N m^{-2})

$K_{C,un}$: concentration en C substrat correspondant à la moitié de la saturation (kg C substrat kg^{-1})

$K_{N,un}$: concentration en N substrat correspondant à la moitié de la saturation (kg N substrat kg^{-1})

$K_{W,un}$: teneur en eau correspondant à la moitié de la saturation (m^3 m^{-3})

f_{leg} : fraction de légumineuses (kg kg^{-1})

Le paramètre σ_N est calculé d'après de sa valeur optimale mesurée à 20°C en conditions optimales et d'après les effets de la température, du stress hydrique, ainsi que d'après une limitation liée au contenu en eau du sol.

$$\sigma_N = \sigma_{N,20}\sigma_{N,T}\sigma_{N,\theta}f_W \quad (35)$$

Avec :

$\sigma_{N,20}$: paramètre de calcul de l'activité racinaire à 20°C (kg N (kg MS)$^{-1}$ j^{-1}),

$\sigma_{N,T}$: effet de la température (minimum à 0°C, optimum à 30°C) (-),

$\sigma_{N,\theta}$: effet du contenu en eau du sol (-),

f_W: effet du stress hydrique (-).

L'absorption maximale du couvert est calculée comme suit :

$$I_{N,soil->rt,\max} = \frac{(W_{rt,tot} + W_{sh,tot})(N_{tot,\max} - N_{tot})}{dt} \quad (36)$$

Avec :

$W_{rt,tot}$: biomasse racinaire totale (kg m^{-2}),

$W_{sh,tot}$: biomasse aérienne totale (kg m^{-2}),

N_{tot} : concentration en N total dans la plante (kg N kg^{-1}),

$N_{tot,max}$: concentration maximale en N total dans la plante (kg N kg^{-1}).

2.4.2. Fixation symbiotique

La fixation symbiotique de l'azote atmosphérique par les légumineuses (I_{BNF}, kg N m^{-2} j^{-1}) est calculée d'après le modèle de Schwinning et Parsons (1996) :

$$I_{BNF} = e_{BNF} f_{leg} I_{N,soil->rt} \frac{(1 - N_{eff})(1 - K_{BNF,\min})}{N_{eff}(1 - f_{leg} K_{BNF,\min})} \quad (37)$$

Avec :

e_{BNF} : cout associé à la fixation symbiotique d'azote atmosphérique par les légumineuses

f_{leg} : fraction de légumineuses (kg kg^{-1})

$I_{N,soil->rt,max}$: assimilation d'azote minéral par le couvert végétal (kg N m^{-2} j^{-1})

$K_{BNF,min}$: exprime la réduction de l'assimilation d'azote par les légumineuses par comparaison avec les graminées (-). $K_{BNF,min}$ vaut 0.15, ce qui signifie que l'assimilation racinaire des légumineuses est réduite de 15% par rapport à celle des graminées.

2.4.3. Part de l'azote substrat dédiée à la croissance

La part de l'azote substrat dédiée à la croissance ($W_{N,G}$, kg N m^{-2} j^{-1}) est proportionnelle à la masse de nouveaux tissus (I_{Gsh} + I_{Grt}) avec un paramètre de proportion qui peut varier en fonction de la valeur de l'azote du substrat (W_{NS}). On écrit alors :

$$W_{N,G} = f_{N,ref} \frac{W_{NS}}{W_{N_{ref}}} \left(I_{G_{sh}} + I_{G_{rt}} \right) \quad (38)$$

Avec : $f_{N,ref}$ = 0.022 kg N (kg MS structurelle)$^{-1}$ et W_{Nref} = 0.004 kg N substrat m^{-2}.

2.4.4. Flux d'azote vers la litière

La quantité d'azote dans la litière ($F_{N,litter}$) est proportionnelle à la matière sèche sénescente. On peut écrire :

$$F_{N,litter} = \left(f_N + N \right) \left(k_{turn,rt,4} W_{rt,4} + k_{turn,sh,4} W_{sh,4} \right) \quad (39)$$

Avec : f_N, la part d'azote associée à la biomasse structurelle (kg N structurel (kg MS)$^{-1}$).

2.4.5. Résorption d'azote lors de la sénescence

Une partie de l'azote sénescent est recyclée. Cette résorption d'azote ($F_{N,rec}$, kg N m^{-2} j^{-1}) varie entre 0 et 40% en fonction de la teneur en azote substrat de la plante et s'écrit :

$$F_{N,rec} = f_{N,rec,\max} \frac{K_{N,rec}}{K_{N,rec} + W_{NS}} \left(f_N + N \right) \left(k_{turn,rt,4} W_{rt,4} + k_{turn,sh,4} W_{sh,4} \right) \quad (40)$$

avec $f_{N,rec,max}$ = 0.4 kg N m^{-2} j^{-1} et $K_{N,rec}$ = 0.02 kg N substrat (kg MS)$^{-1}$.

2.5. Conductance stomatique

La conductance stomatique du couvert est (G_c, mol CO_2 m^{-2} s^{-1}) est calculée d'après une équation dérivée du modèle de Leuning (1995) :

$$G_C = f_{Wp} g_0 L + \frac{g_1 \left(P_{can} / P_{c,conv} \right)}{C_a \left(1 + D_a / g D_0 \right)} \quad (41)$$

Avec :

f_{Wp}, indice de stress hydrique (-),

g_0, g_1 et g_{D0}, paramètres de calculs ; g_0 = 0.08 mol m^{-2} s^{-1}, g_1 =9.5 kPa et g_{D0} =1.5 kPa,

L, indice foliaire du couvert (m^2 m^{-2}),

C_a, concentration atmosphérique en CO_2 (µmol mol^{-1}),

D_a, déficit de pression de vapeur saturante à la hauteur z (kPa),

$P_{c,conv}$, facteur de conversion des µmol CO_2 m^{-2} s^{-1} à des kg C m^{-2} j^{-1}.

2.6. Atténuation de l'effet du stress hydrique sur les processus végétaux

L'effet du stress hydrique sur la photosynthèse est exprimé au travers d'un indice de stress (f_{Wp}) calculé à partir de la moyenne pondérée des potentiels hydriques des différents horizons de sol (Ψ_W):

$$f_{Wp} = \frac{1}{1+\exp(-\psi_{w,s}(\psi_w - \psi_{w,b}))},\ 0.1 \le f_{Wp} \le 1 \qquad (42)$$

Avec:

ψ_W, la moyenne pondérée des potentiels hydriques des différents horizons de sol (m),

$\psi_{W,b}$ et $\psi_{W,s}$, paramètres de la fonction de stress hydrique (m et m^{-1}, respectivement).

Comme l'effet du stress hydrique sur les processus végétaux était trop fort en regard des travaux de Casella et al., (1996) et pouvait stopper prématurément les projections d'impacts, le paramétrage de la fonction de stress hydrique selon Riedo et al. (1998) a été revu ($\psi_{w,b}$=100 m , $\psi_{w,s}$=0.06m^{-1}), afin que le déficit en eau du sol ne devienne limitant (i.e. stressant pour la plante) qu'en deçà de 40% de la capacité au champ.

Le stress hydrique limite l'absorption racinaire de l'azote du sol ainsi que la sénescence foliaire via le calcul d'un nouvel indice (f_W, $0.5 \le f_W \le 1.0$) dérivé de $f_{Wp,}$ selon Vuichard et al. (2007b). La paramétrage de l'équation de calcul de cet indice a donc également été revu:

$$f_W = \frac{0.5\left(f_{Wp} + 0.8\right)}{0.9} \quad 0.5 \le f_{W \le} 1 \qquad (43)$$

Pour une même valeur de potentiel hydrique du sol, les processus végétaux sont donc moins fortement pénalisés par les indices f_{Wp} et f_W (Fig. 5).

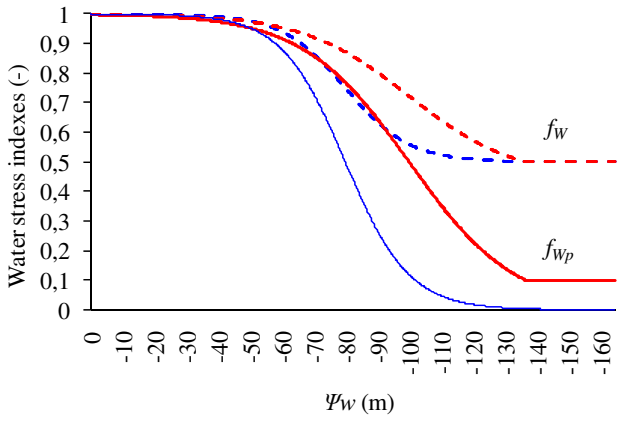


Fig. 5. Précédente (bleu) vs. nouvelle (rouge) fonction de stress hydrique agissant sur la photosynthèse (f_{Wp}) et sur les autres processus végétaux (f_W), en fonction de la moyenne des potentiels hydriques des horizons de sol (Ψ_W) pondérée de leur épaisseur. Plus grand est f_W, plus faible est le stress. Pour une même valeur de Ψ_W, les processus simulés sont moins contraints avec le nouveau paramétrage des indices de stress.

2.7. Introduction de réserves

Dans le cadre de cette thèse, nous avons ajouté des pools de réserves, afin de permettre une croissance plus rapide du couvert au retour de conditions favorables après un épisode climatique extrême. Pour cela, nous avons considéré le même schéma en série pour la représentation des activités de stockage/remobilisation que celui proposé par Maire (2009). Deux types de réserves sont simulées : les réserves labiles (issues des plastes et amyloplastes), dont la remobilisation est rapide et suit la dynamique des glucides ou sucres solubles (la remobilisation augmente quand la teneur en sucres solubles diminuent), (ii) les réserves stables (contenues dans les organes de stockage), dont la dynamique est découplée de celle des sucres solubles et est plus importante que celle des réserves labiles. Les pools de carbone et d'azote substrat alimentent le pool de réserves labiles, ce dernier alimentant en retour le pool de réserves stables (Fig. 4). Les variations journalières des substrats, des réserves labiles et stables sont calculées à partir des flux C ou N (notés 'i') entrant et sortant et détaillés dans les équations suivantes (44 à 46).

Variation journalière du pool de substrat

$$\frac{dW_i}{dt} = k_{ri}\left(\frac{k_{si}W_{ri}}{k_{ri}W_i}\right)^{rem} W_{ri} - k_{si}W_i \qquad (44)$$

Variation journalière des réserves stables

$$\frac{dW_{rri}}{dt} = k_{ssi}\frac{W_{rri,\max}}{W_{rri}}W_{ri} - k_{rri}W_{rri} \qquad (45)$$

Variation journalière des réserves labiles

$$\frac{dW_{ri}}{dt} = -\frac{dW_i}{dt} - \frac{dW_{rri}}{dt} \quad (46)$$

Avec :

W_i, le pool de substrat « i » considéré (kg C m^{-2} ou kg N m^{-2}),

W_{rri}, le pool de réserves stables (kg C m^{-2} ou kg N m^{-2}),

W_{ri}, le pool de réserves labiles (kg C m^{-2} ou kg N m^{-2}),

$W_{rri\ max}$, la valeur maximale du pool de réserves stables (kg C m^{-2} ou kg N m^{-2}),

k_{si} et k_{ssi}, les taux de stockage vers les réserves labiles et stables, respectivement (j^{-1}),

k_{ri} et k_{rri}, les taux de remobilisation depuis les réserves labiles et stables, respectivement (j^{-1}),

rem, un paramètre qui peut être utilisé pour augmenter (*rem*>1) ou diminuer (*rem*<1) la taux de remobilisation par rapport au taux de stockage (-).

Dans PaSim, le facteur puissance *rem* a été défini égal à 1, faisant de fait l'hypothèse que les vitesses de remobilisation et de stockage des réserves sont équivalentes. Etant donné que *rem*=1, les réserves labiles sont en équilibre avec les substrats quand $k_{si}W_{ri} = k_{ri}W_{ri}$.

De plus, aucun coût métabolique associé aux activités de stockage/remobilisation des réserves labiles et stables n'est ici considéré, et les réserves sont supposées préservées de l'effet des fauches et du pâturage.

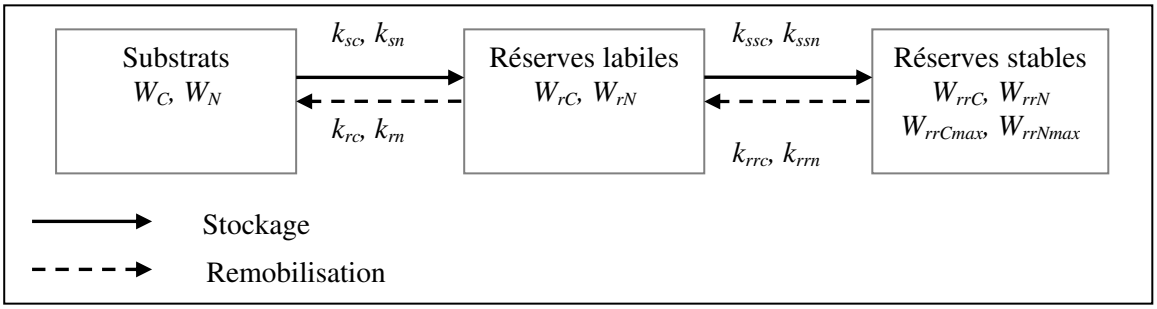


Fig. 6. Schéma en série du stockage et de la remobilisation des réserves dans PaSim.

2.8. Simulation de monocultures de fétuque élevée et de ray-grass anglais

La simulation de la croissance aérienne du couvert et de la production fourragère a déjà été évaluée i) pour des prairies permanentes situées sur le plateau Suisse (Riedo et al., 1998) et pour un site situé dans le Massif Central (Vuichard et al., 2007b), ainsi que pour sa simulation ii) des prairies semées avec des graminées et des légumineuses en mélange et situées en Irelande et en Suisse (Vuichard et al., 2007b). Néanmoins, dans toutes ces situations, la

végétation était paramétrée de manière uniforme selon Riedo et al. (1998). Nous avons donc proposé de spécifier le paramétrage de la végétation, dans l'objectif premier de simuler des monocultures de *Festuca arundinacae* L. and *Lolium perenne* L. en attribuant, d'après la littérature, de nouvelles valeurs à des paramètres identifiés comme des traits fonctionnels clés et relatifs à la composition chimique, la morphologie et la physiologie des plantes (Tab. 3).

	Description	Paramètre	Unité	Prairies semées		Source
				Fes.aru. L.	*Lol. per.* L.	
Composition chimique	Teneur en C de la matière sèche structurelle racinaire	$f_{C,rt}$	kgC kg-1	0.422	0.428	Maire *et al.*, 2009
	Teneur en C de la matière sèche structurelle aérienne	$f_{C,sh}$	kgC kg-1	0.435	0.446	Maire *et al.*, 2009
	Paramètre de contrôle de la teneur en N de la matière sèche structurelle aérienne	$f_{N,ref}$	kgN kg-1	0.017	0.017	Ajustement sur la valeur de $N_{tot,max}$
	Fraction de fibres dans les épis ingérés par les animaux	NDF_{ear}	%	0.592	0.559	Pontes *et al.*, 2006
	Fraction de fibres dans les limbes ingérés par les animaux	NDF_{lam}	%	0.574	0.469	Pontes *et al.*, 2006
	Fraction de fibres dans les tiges et gaines ingérées par les animaux	NDF_{stem}	%	0.609	0.442	Pontes *et al.*, 2006
	Concentration en azote total maximale dans la plante	$N_{tot,max}$	kg N(kg DM)$^{-1}$	0.035	0.035	Louault *et al.*, 2005
Morphologie	Surface foliaire spécifique maximale	SLA_{max}	m^2 m^{-2}	25.27	31.78	Maire *et al.*, 2009
	Proportion de matière sèche racinaire dans chacun des horizons de sol		%			
	Hauteur du couvert à la floraison, feuille drapeau non étirée	$h_{can,max}$	m	0.64	0.59	Louault *et al.*, 2005[a]
Physiologie	Turnover racinaire à 20°C	$k_{tum,rt,20}$	d^{-1}	0.015	0.015	
	Turnover aérien at 20°C	$k_{tum,sh,20}$	d^{-1}	0.041	0.054	
	Taux de carboxylation en lumière saturante et en conditions standards (20°C, CO_2=350µmol.mol^{-1}, N_{tot}=0.035kgN (kg DM)$^{-1}$), pour la phase de développement végétatif	$P_{m,CO2,rep}$	µmol.m^{-2}.s^{-1}	33.95	28.97	Communication personnelle, V. Maire, UREP, Clermont-Ferrand
	Taux de carboxylation en lumière saturante et en conditions standards (20°C, CO_2=350µmol.mol^{-1}, N_{tot}=0.035kgN (kg DM)$^{-1}$), pour la phase de développement reproducteur	$P_{m,CO2,veg}$	µmol.m^{-2}.s^{-1}	22.47	19.17	Communication personnelle, V. Maire, UREP, Clermont-Ferrand

[a] flowering plant height, highest leaf, not elongated

Tab. 3. Description des traits de la végétation utilisés pour paramétrer spécifiquement les couverts de *Festuca arundinacea* L.et *Lolium perenne* en monoculture.

Afin d'évaluer ce paramétrage, nous avons simulé des parcelles expérimentales de fétuque élevée et de ray-grass anglais en monoculture à Theix (prairies d'altitudes dans le Massif Central, 45°43' N, 03°01' E, 890 m a.s.l., 890 m a.s.l) en 2003 et en 2004. Ces parcelles expérimentales croisent deux régimes de fauche (3 or 6 fauches par an, notés C- et C+, respectivement) et deux régimes de fertilisation (120 et 360 kg N ha^{-1}, notés N^- et N^+, respectivement), l'ensemble conduisant à quatre traitements expérimentaux, notés : C-N-, C-N+, C+N-, C+N+. Dans les traitements C+ et C-, les prairies ont été fauchées tous les mois et tous les deux mois, respectivement, entre le début du mois de mai et la fin du mois d'octobre. De l'azote a été apporté sous forme minérale (ammonium-nitrate) environ 5 jours après la fauche. Des sondes TDR ont été utilisées pour suivre l'humidité du sol et vérifier que le contenu en eau du sol ne descendait pas en deçà de 10%, auquel cas les prairies étaient irriguées. Nous avons simulé ces quatre traitements en partant du 1er janvier de l'année 2003 pour chacune des deux espèces étudiées, mais sans tenir compte des irrigations ponctuelles

dans la mesure où la version actuelle de PaSim ne permet de prescrire des irrigations. La comparaison des simulations aux mesures de rendements a toutefois donné de bons résultats quel que soit le régime de fauches et de fertilisation N.

3. Les animaux

Cette section décrit le calcul de l'ingéré et de la sélection effectuée par les animaux au pâturage puis l'ensemble des flux de carbone et d'azote, entrants et sortants de l'animal.

3.1. Calcul de l'ingéré

L'ingéré ($I_{veg->ani}$, kg MS j^{-1} ani^{-1}) augmente avec la biomasse aérienne ($W_{sh,tot}$, kg MS m^{-2}) offerte aux animaux. Au-delà d'une certaine valeur de biomasse sur pied, la valeur de l'ingéré tend vers une valeur asymptotique (I_{max}, kg MS j^{-1} ani^{-1}) qui traduit le fait que, dans ce cas, l'animal mange à satiété. A l'inverse, en deçà d'une certaine valeur de biomasse aérienne ($W_{sh,tot,lim}$, kg MS m^{-2}), les animaux ne sont plus en mesure de pâturer l'herbe et l'ingéré devient nul. On peut alors écrire $I_{veg->ani}$ comme:

$$\begin{cases} I_{veg->ani} = I_{\max} \dfrac{\left(W_{sh,tot} - W_{sh,tot,\lim}\right)^q}{\left(K - W_{sh,tot,\lim}\right)^q + \left(W_{sh,tot} - W_{sh,tot,\lim}\right)^q} \text{ si } W_{sh,tot} > W_{sh,tot,lim} \\ I_{veg->ani} = 0 \text{ sinon} \end{cases} \quad (47)$$

Avec : $W_{sh,tot,lim}$ = 0.03 kg MS m^{-2}, K = 0.1 kg MS m^{-2}, q = 3 (sans unité). De par la forme de la courbe, lorsque $W_{sh,tot}$ vaut K, l'ingéré est égal à I_{max} / 2.

La figure 7 représente l'allure de la courbe définissant l'ingéré $I_{veg->ani}$ en fonction de la biomasse offerte aux animaux.

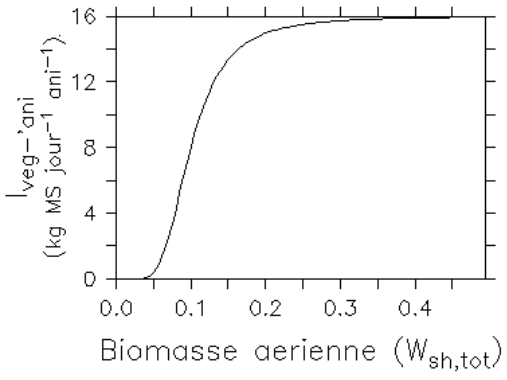


Fig. 7. Courbe de calcul de l'ingéré selon la biomasse aérienne.

3.2. Sélection de la biomasse ingérée par l'animal

On prélève par le pâturage, dans chaque compartiment *i*, une masse I_i (kg MS j^{-1}):

$$I_i = I_{veg->ani} \frac{p_i W_i}{\sum_{j=1}^{3} p_j W_j} \quad (48)$$

Avec : p_i une pondération qui caractérise une préférence de l'animal pour le compartiment *i*. Cette préférence est calculée selon une formule dérivée du travail de Ginane et al., (2002) selon l'écart de digestibilité entre le compartiment considéré (limbes, tiges et gaines, épis) et la digestibilité moyenne de l'ensemble:

$$p_i = \frac{1}{n}\left((1-2\,\mathrm{lim}) \frac{1-e^{-2\beta(NDF_{moy}-NDF_i)}}{1+e^{-2\beta(NDF_{moy}-NDF_i)}} + 1 \right) \quad (49)$$

Avec :

n, nombre de compartiments,

NDF_i, pourcentage de paroi dans la matière sèche de l'aliment *i,*

NDF_{moy}, moyenne des *NDF,*

lim, maximum de discrimination par l'animal entre deux aliments,

d, coefficient de discrimination,

β, paramètre de calcul de la sélection de l'ingéré par l'animal.

Avec :

$$\beta = \frac{dn}{50(n-1)(1-2\,\mathrm{lim})} \quad (50)$$

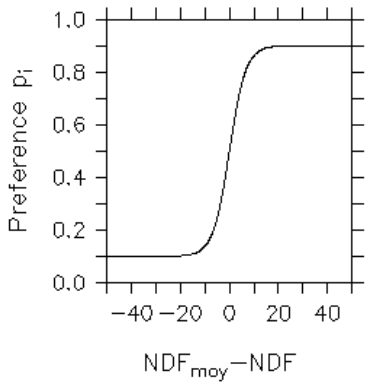


Fig. 8. Courbes définissant la préférence exercée par l'animal dans le cas de 2 compartiments (lim=0,1).

Le calcul du coefficient de discrimination tient compte de la disponibilité de la biomasse aérienne : en effet, plus l'animal passe de temps pour se nourrir moins il peut en prendre pour opérer une sélection sur son alimentation. Ainsi la discrimination (soit le paramètre *d*)

diminue lorsque la biomasse disponible devient faible. Le rapport $I_{veg->ani} / I_{max}$ varie entre 0 et 1 et c'est un bon indicateur de la disponibilité en herbe. Ainsi on peut ré-écrire *d* comme :

$$d' = d\left(\frac{I_{veg->ani}}{I_{\max}}\right) \quad (51)$$

3.3. Flux C et N entrants et sortants de l'animal

Chaque animal présent sur la parcelle prélève, journalièrement, une quantité de matière sèche $I_{veg->ani}$ (kg MS ani^{-1} j^{-1}) (cf section 3.1). Les proportions de substrat et de structure dans l'ingéré sont identiques à celles des parties aériennes de la plante. Aussi, les quantités de carbone et d'azote associées à cet ingéré, $I_{C,veg->ani}$ (kg C ani^{-1} j^{-1}) et $I_{N,veg->ani}$ (kg N ani^{-1} j^{-1}) sont estimées par:

$$I_{C,veg->ani} = \left(f_{C_{sh}} + C\right)\frac{W_{sh}}{W_{sh,tot}} I_{veg->ani} \quad (52)$$

$$I_{N,veg->ani} = \left(f_N + N\right)\frac{W_{sh}}{W_{sh,tot}} I_{veg->ani} \quad (53)$$

3.4. Respiration animale

Dans PaSim, 50% du carbone assimilé par l'animal est respiré ($R_{ani->atm}$, kg C ani^{-1} j^{-1}), soit:

$$R_{ani->atm} = 0.5 I_{C,veg->ani} \quad (54)$$

3.5. Méthane entérique

Le calcul des émissions de méthane entérique a été amélioré par Vuichard et al., (2007b) pour tenir compte de la qualité de l'ingéré. Le méthane produit par fermentation entérique ($F_{CH4,ani->atm}$, kg C kg^{-1} day^{-1}), est calculé selon une régression linéaire de la quantité de fibres digestibles dans l'ingéré (*DNDFI*), d'après Pinarès-Patino, et al. (2007):

$$F_{CH4,ani->atm} = a\ DNFI + b \quad (55)$$

Avec :

DNDFI, la quantité de fibres digestibles dans l'ingéré animal (kg MS ani^{-1} j^{-1}),

a et *b*, paramètres de la régression.

3.6. Production laitière

La quantité de lait produite par vache et par jour (O_{milk}, kg ani^{-1} j^{-1}) est fonction du poids de l'animal (W_{ani}), de la quantité d'herbe ingérée ($I_{veg->ani}$) et de la valeur énergétique de l'herbe (E_{veg}, MJ kg^{-1}). La relation empirique définissant O_{milk} peut alors s'écrire comme:

$$O_{milk} = \frac{\left[E_{veg} I_{veg->ani} - \left(\frac{W_{ani}}{20} + 5.0 \right) \right]}{E_{milk}} \quad (56)$$

Avec : E_{milk}, la valeur énergétique du lait (=3.14 MJ kg^{-1}).

Les quantités de carbone et d'azote associées au lait (C_{milk}, kg C ani^{-1} j^{-1} et N_{milk}, kg N ani^{-1} j^{-1}) sont fixes et correspondent à 5.9% et 0.52% de O_{milk} respectivement.

3.7. Déjections

La quantité résiduelle d'azote et de carbone assimilée par l'animal qui n'est pas utilisée est excrétée en deux flux $O_{N,exc}$ (kg N ani^{-1} j^{-1}) et $O_{C,exc}$ (kg C ani^{-1} j^{-1}):

$$O_{N,exc} = I_{N,veg->ani} - O_{N,milk} \quad (57)$$

$$O_{C,exc} = I_{C,veg->ani} - R_{ani->atm} - F_{CH_4,ani->atm} - O_{C,milk} \quad (58)$$

Chacun de ces deux flux se décompose en rejets sous forme d'urine ($O_{N,uri}$ et $O_{C,uri}$) ou sous forme de fèces ($O_{N,fec}$ et $O_{C,fec}$):

$$O_{N,uri} = 0.6 O_{N,exc} \quad (59)$$

$$O_{N,fec} = 0.4 O_{N,exc} \quad (60)$$

$$O_{C,uri} = \frac{12}{28} O_{N,uri} \quad (61)$$

$$O_{C,fec} = O_{C,exc} - O_{C,uri} \quad (62)$$

3.8. Nouveau module de pâturage

Le modèle a été amélioré pour une simulation plus mécaniste et plus large des performances animales et des émissions de méthane entérique au pâturage (Cf. Chap. 3). Le modèle simule désormais des moutons, des vaches allaitantes et leurs veaux, des vaches laitières ainsi que des génisses.

4. Le sol

Les processus ayant lieu dans le sol, et représentés par PaSim, sont relatifs à la décomposition des résidus de la plante qui forment la litière et alimentent la matière organique du sol qui se décompose et alimente en retour le pool d'azote minéral du sol, et aux processus physiques qui contrôlent la distribution de l'eau dans les différents horizons de sol.

4.1. Décomposition de la matière organique

La structure de ce module reprend celle du modèle CENTURY (Parton et al., 1987). Le carbone et l'azote du sol sont divisés entre 5 pools, dont 2 sont représentatifs de la litière végétale en décomposition : les réservoirs structurels et métaboliques ($W_{C,str}$, $W_{N,str}$, $W_{C,met}$, $W_{N,met}$), les 3 autres correspondant à la matière organique du sol, se décomposant plus ou moins rapidement : l'actif, le lent et le passif ($W_{C,act}$, $W_{N,act}$, $W_{C,slo}$, $W_{N,slo}$, $W_{C,pas}$, $W_{N,pas}$). Les flux de carbone et d'azote de la plante vers le sol peuvent s'écrire de la manière suivante

$$F_{N,residue} = (f_N + N)(k_{turn,rt,4} W_{rt,4} + k_{turn,sh,4} W_{sh,4}) - F_{N,rec} \quad (63)$$

$$F_{C,residue} = (f_{Crt} + C) k_{turn,rt,4} W_{rt,4} + (f_{Csh} + C) k_{turn,sh,4} W_{sh,4} - F_{C,rec} \quad (64)$$

Ces quantités sont alors distribuées entre les pools métabolique et structurel. Le taux de décomposition du réservoir structurel s'écrit :

$$F_{C,dec,str} = k_{dec,lig} k_{dec,\theta} k_{dec,T} k_{dec,str} W_{C,str} \quad (65)$$

Le taux de décomposition du réservoir métabolique, tout comme celui des réservoirs lent et passif, s'écrit :

$$F_{C,dec,i} = k_{dec,\theta} k_{dec,T} k_{dec,i} W_{C,i} \text{ pour } i = met, slo \text{ et } pas \quad (66)$$

Pour le réservoir actif, le taux de décomposition s'écrit :

$$F_{C,dec,act} = k_{dec,text} k_{dec,\theta} k_{dec,T} k_{dec,act} W_{C,act} \quad (67)$$

Les variables $k_{dec,T}$, $k_{dec,lig}$, $k_{dec,tex}$ et $k_{dec,\theta}$ sont des facteurs dépendants respectivement de la température du sol, de la quantité de lignine dans la matière sèche structurelle végétale, de la texture et de la teneur en eau du sol (Fig. 9). Les paramètres $k_{dec,i}$ sont les valeurs du taux de décomposition à 20°C et en conditions optimales. La décomposition de la matière organique contenue dans chacun des réservoirs *str*, *met*, *act*, *slo* et *pas* est accompagnée d'un flux de respiration (R_{str}, R_{met}, R_{act}, R_{slo}, R_{pas}, respectivement), et d'un passage au compartiment suivant : de *act* vers *slo*, de *slo* vers *pas* (Fig. 10). De plus, une faible partie du C passif retourne vers le C actif.

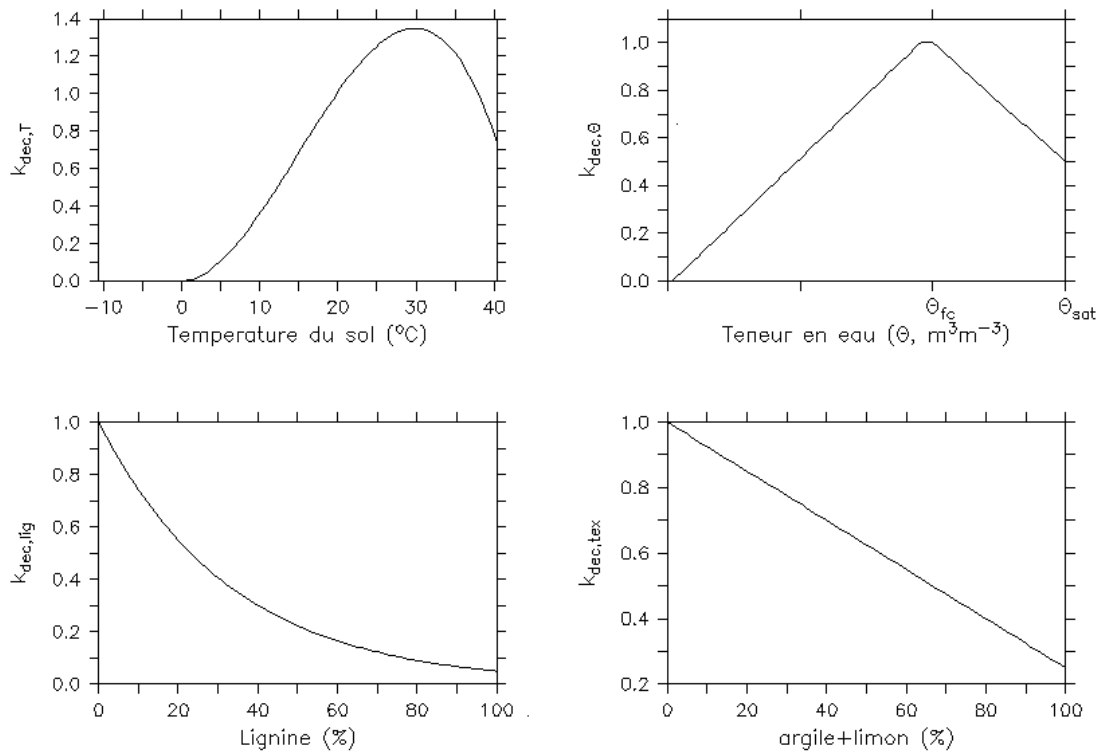


Fig. 9. Dépendance du taux de décomposition de la matière organique à la température, à la teneur en eau, à la fraction de lignine et à la fraction d'argile et de limon.

La figure 10 représente la manière dont sont distribués les différents flux de carbone entre les cinq compartiments de la matière organique.

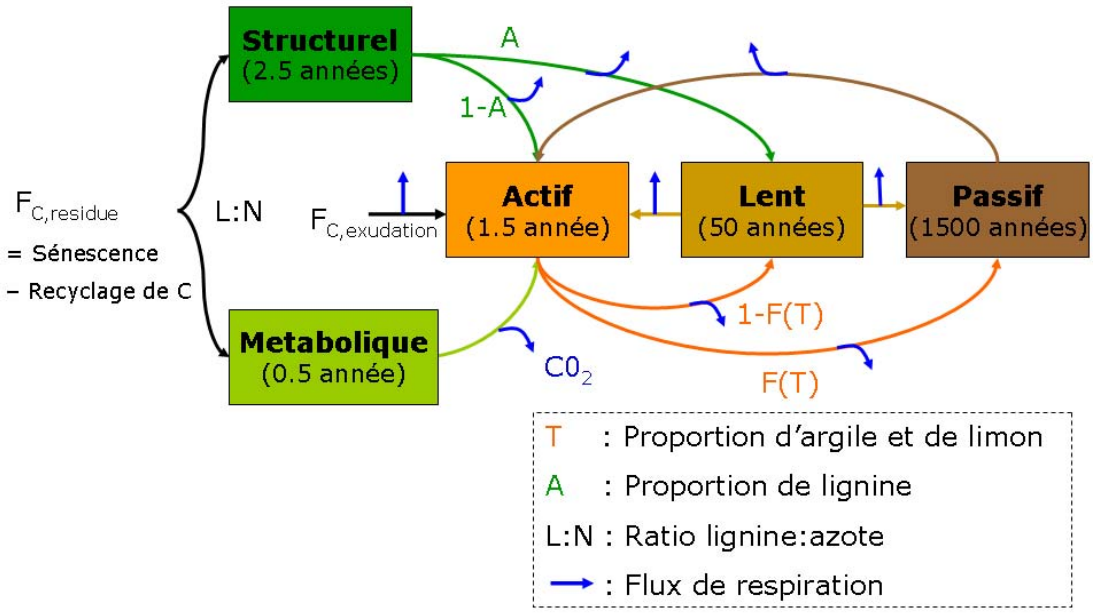


Fig. 10. Diagramme des flux de C échangés entre les cinq compartiments du module de Décomposition de la matière organique (d'après Parton, 1987)

4.2. Azote minéral

L'azote minéral du sol distingue les formes ammonium ($W_{N,amm}$, kg N m^{-2}) et nitrate ($W_{N,nit}$, kg N m^{-2}), dont les dynamiques sont données par:

$$\frac{dW_{N_{amm}}}{dt} = F_{N,\min} + F_{N,fert,amm} + F_{N,atm}/2 - I_{N,soil->rt}\frac{W_{N_{amm}}}{W_{N_{amm}}+W_{N_{nit}}} - F_{N,nit} - F_{N,imm}/2 - F_{N,volatil} \quad (68)$$

$$\frac{dW_{N_{nit}}}{dt} = (1-f_{N_2O,nit})F_{N,nit} + F_{N,fertnit} + F_{N,atm}/2 - I_{N,soil->rt}\frac{W_{N_{nit}}}{W_{N_{amm}}+W_{N_{nit}}} - F_{N,denit} - F_{N,imm}/2 - F_{N,leach} \quad (69)$$

où $F_{N,min}$ est le flux lié à la minéralisation de l'azote; $F_{N,fert,amm}$ et $F_{N,fert,nit}$ sont des flux d'ammonium et de nitrate liés à la fertilisation N; $F_{N,atm}$ est la déposition atmosphérique d'azote; $F_{N,nit}$ est le flux de nitrification, $F_{N,imm}$ est le flux lié à l'immobilisation de l'azote, $F_{N,volatil}$ le flux de volatilisation en ammoniac, $F_{N,denit}$, le flux de dénitrification et $F_{N,leach}$ la perte d'azote par lessivage. $F_{N,fert,amm}$, $F_{N,fert,nit}$ et $F_{N,atm}$ sont des entrées du modèle. La figure 11 schématise l'ensemble de ces flux.

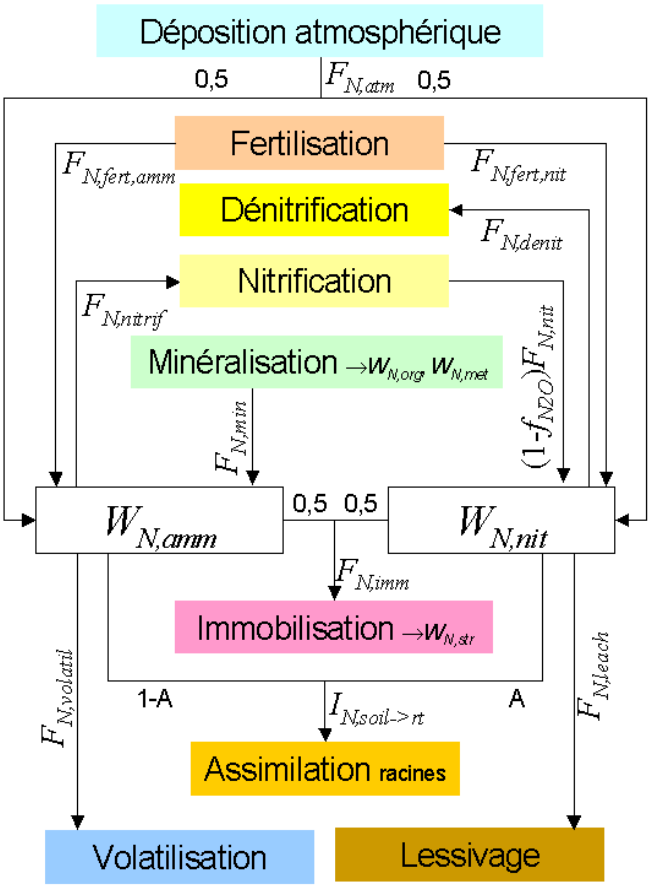


Fig. 11. Processus et flux d'azote entrants et sortants des réservoirs ammonium (NH_4^+) et nitrates (NO_3^-) du sol (avec A=NO_3^-/(NO_3^-+ NH_4^+)

4.3. Processus de nitrification et dénitrification

Schmid et al. (2001) ont amélioré la représentation du cycle de l'azote du sol au sein du modèle afin de simuler la production de N_2O par nitrification et dénitrification. Une part du N_2O est formé par nitrification ($f_{N_2O,nit} F_{N,nit}$, kg N m^{-2} j^{-1}), une autre par dénitrification ($f_{N_2O,denit} F_{N,denit}$, kg N m^{-2} j^{-1}). La vitesse de nitrification $F_{N,nit}$ est fonction de la teneur en NH_4^+ (W_{Namm}), de la température ($k_{nit,T}$) et de la teneur en eau du sol ($k_{nit,\theta}$), soit :

$$F_{N,nit} = k_{nit,T} k_{nit,\theta} k_{nit,20} W_{N_{amm}} \quad (70)$$

Avec : $k_{nit,20}$ le taux de nitrification potentiel à 20°C et à la capacité au champ (θ_{fc}) fixé à 0,2 kg N m^{-2} j^{-1}. La part du flux de N_2O associée à la nitrification, $f_{N_2O,nit}$, est elle aussi fonction de la température ($k_{nit,T}$) et de la teneur en eau du sol ($k_{N2O,\theta}$). La valeur de $f_{N_2O,nit}$ à 20°C et en conditions optimales est égale à 0,02, soit au maximum 2% du flux d'azote qui peut être dénitrifié. La figure 12 représente l'allure de $k_{nit,T}$ en fonction de la température du sol et de $k_{nit,\theta}$ et de $k_{N2O,\theta}$ en fonction de la teneur en eau du sol.

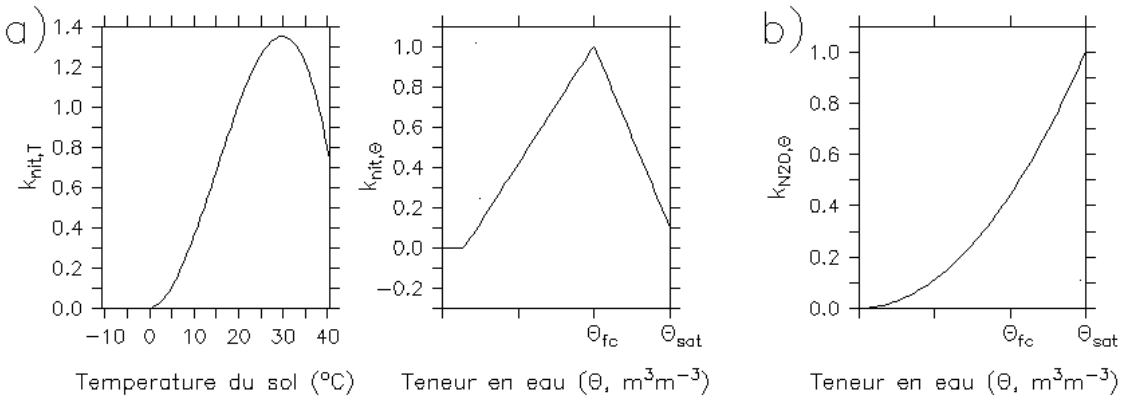


Fig. 12. a) Dépendance du flux de nitrification à la température et à la teneur en eau du sol b) dépendance de la part de N_2O à la teneur en eau du sol.

La vitesse de dénitrification, $F_{N,denit}$, est une fonction linéaire de la respiration du sol. Elle dépend également de la concentration en nitrate (k_{NO3}) et de la teneur en eau du sol ($k_{denit,\theta}$). La part de la dénitrification créant du N_2O, $f_{N_2O,denit}$, n'est fonction que des concentrations en nitrate, nitrite et N_2O, ces deux molécules étant en compétition comme accepteur d'électron. La figure 13 représente la forme des fonctions k_{NO3} et $k_{denit,\theta}$.

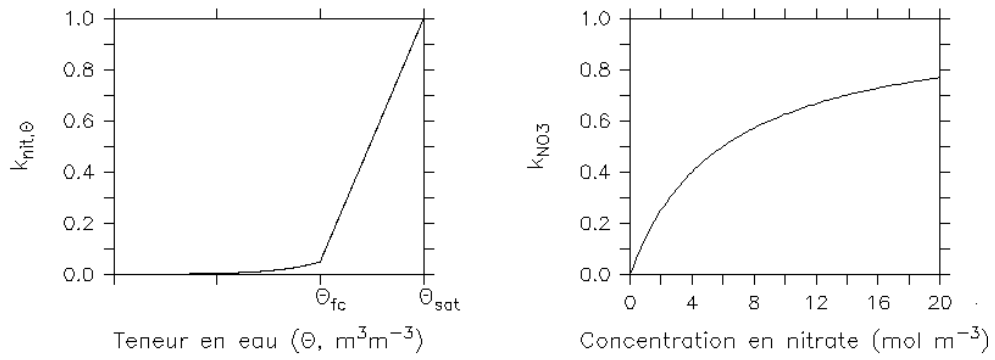


Fig. 13. Dépendance de $F_{N,denit}$ à la teneur en eau et à la concentration en nitrates.

Le flux de N_2O émis par les sols ($F_{N_2O,soil->atm}$, kg N m^{-2} j^{-1}) est calculé à partir de la différence de concentration du N_2O dans l'air du sol ($[N_2O]_g$) et dans l'air de l'atmosphère ($[N_2O]_{atm}$) et d'une résistance de transfert r_{N_2O}, soit :

$$F_{N_2O,soil->atm} = \frac{[N_2O]_g - [N_2O]_{atm}}{r_{N_2O}} \quad (71)$$

4.4. Température du sol

Dans PaSim, la température du sol ($T_s(h)$) est calculée à partir des équations du bilan énergétique des différents horizons de sol (h) (Campbell et al. 1985), chacun de ces horizons étant caractérisé par sa conductivité thermique (λ) et sa chaleur spécifique volumétrique (C_h). La température de surface du sol ($T_s(1)$) définit la condition aux limites « haute » du profil de température et est calculée à partir du bilan énergétique à la surface du sol sur la base des équations de Shuttleworth and Wallace (1985) et de Penman-Monteith (Monteith, 1965). La partition de l'énergie à la surface du sol est calculée comme suit :

$$I_{net,s} = LE_s + H_s + G_s \quad (72)$$

Avec :

$I_{net,s}$, le rayonnement net à la surface du sol (W m^{-2}),

LE_s, l'évaporation d'eau du sol (W m^{-2}),

H_s, le flux de chaleur sensible du sol (W m^{-2})

G_s, le flux de chaleur du sol (W m^{-2}).

Ce dernier est calculé à partir de la température de surface du sol ($T_s(1)$) comme suit:

$$G_s = \frac{k_t(1)}{z_s(2)}\left(T_s(1) - T_s(2)\right) \quad (73)$$

A cause de la dépendance de plusieurs variables à la température de l'air et du sol (notamment la dépendance de G_s à $T_s(1)$), le bilan énergétique à la surface du sol ne peut être résolu de façon analytique comme dans Shuttleworth and Wallace (1985) et la méthode du *downhill simplex* est utilisée à la place (Press et al. 1992). La condition aux limites "basse" est donnée par la variable $T_{s,b}$, qui correspond à la température du sol en dessous du dernier horizon (Riedo et al. 1998).

Les sections suivantes décrivent des améliorations apportées à la simulation des conditions aux limites haute et basse du profil de température du sol.

4.4.1. Atténuation de la température de surface

La simulation par PaSim de la température de surface instantanée ($T_s(1)$) pouvait devenir excessive dans les premières projections climatiques lorsque la température de l'air (horaire) atteignait des valeurs très élevées (jusqu' 48°C pour les scénarios les plus sévères) et que le couvert était fauché. Nous avons émis l'hypothèse que cela provenait de l'absence de représentation du rôle d'isolant thermique de la litière végétale à la surface du sol. Afin que la température de surface instantanée ne puisse pas dépasser 55°C, nous avons donc introduit une couche de litière à la surface du sol, i) dont l'épaisseur (Z_{lit}) est une fonction linéaire de la quantité de litière ($W_{C,lit}$) (représentée par les pools de matière organique structurelle et métabolique), jusqu'à une quantité maximale ($W_{C,lit,max}$) pour laquelle l'épaisseur de la couche de litière ne varie plus et vaut $Z_{lit,max}$. La conductivité thermique de cette couche de litière est supposée équivalente à celle de la paille (0.044 W m^{-1} K^{-1}) (Fig. 14 et Eq. 3). L'effet de la teneur en eau de la litière sur son pouvoir isolant n'est pas pris en compte.

$$Z_{lit} = W_{C,lit} \frac{Z_{lit,\max}}{W_{C,lit,\max}}, Z_{lit} \le Z_{lit,\max} \quad (74)$$

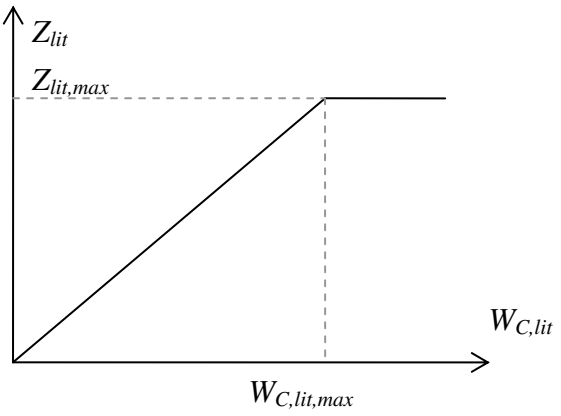


Fig. 14. Modélisation de l'épaisseur de la couche de litière comme une fonction linéaire du pool de litière.

Afin d'évaluer les améliorations précédemment décrites, nous avons comparé la simulation de la température de surface (à 2 cm de profondeur) avec l'ancienne et la nouvelle version du modèle à Oensigen (7°44'E, 47°17'N, 450 m a.s.l.) pour des prairies productives fauchées en 2004. Le sol est un eutri-stagnic cambisol d'une réserve utile de 155 mm. Durant cette année, la température moyenne de l'air était de 9°C et le cumul de précipitations a atteint environ 1160 mm. La température du sol a été mesurée grâce à des sondes, à huit endroits différents sur la parcelle étudiée. La confrontation des simulations aux observations montre une amélioration de la prédiction de la température du sol avec la version incluant la couche de litière. Le modèle a depuis été confronté à d'autres données expérimentales visant à reproduire l'effet du changement climatique et qui témoignent de la bonne représentation du profil de températures par le modèle dans ces conditions.

4.4.2. Calcul automatique de la température limite basse

Dans PaSim, le profil de températures du sol est en partie déterminé par la température à la limite de l'horizon le plus profond ($T_{s,b}$), qui est calculée comme une sinusoïde définie par sa phase (φ_{sb}, rad), son amplitude (A_{sb}, K) et sa valeur moyenne (T_{sbm}, K) :

$$T_{s,b} = T_{s,bm} + A_{s,b}.\sin\left(\omega t + \varphi_{s,b}\right) \quad (75)$$

Ces trois paramètres (φ_{sb}, A_{sb} et T_{sbm}) sont des paramètres d'entrée du modèle. Afin de tenir compte des variations de la température de l'air lors des projections climatiques de 150 ans ainsi que des différences entre sites simulés, il était nécessaire que le modèle puisse recalculer automatiquement ces paramètres à chaque début d'année. Faisant l'hypothèse que la différence entre les températures moyennes de l'air ($T_{a,m}$) et du sol ($T_{s,bm}$) est:

$$T_{s,bm} = T_{a,m} + 2.1 \quad (76)$$

l'amplitude (A_{sb}) et la phase (φ_{sb}) ont été calculées à partir des équations tirées de Campbell (1985) :

$$A_{s,b} = A_a \exp\left(-\frac{z}{z_d}\right) \quad (77)$$

$$\varphi_{s,b} = \varphi_a - \frac{z}{z_d} \quad (78)$$

Avec:

$$z_d = \sqrt{\frac{2\lambda}{\omega C_h}} \qquad (79)$$

Où:

A_a, est l'amplitude de la sinusoïde de la température de l'air (K),

z et z_d, la profondeur du sol et la profondeur d'atténuation, respectivement (m),

ω, la fréquence angulaire de l'oscillation (s^{-1}),

λ, la conductivité thermique du sol (W m^{-1} K^{-1})

C_h, la chaleur spécifique volumétrique (J m^{-3} K^{-1})

Ces équations font l'hypothèse que la conductivité thermique (λ) et la chaleur spécifique du sol (C_h) ne varient pas avec la profondeur, que φ_a est égale à 2.2 rad. λ et C_h est calculée à partir de la réserve utile moyenne du sol et de sa densité apparente (Campbell, 1985).

4.5. Bilan hydrique du sol

Le module de la physique du sol a pour but de calculer la teneur en eau dans les différents horizons, une variable qui joue un rôle clé dans de nombreux processus : photosynthèse, conductance stomatique, vitesse d'activité de processus biologiques du sol. La température dans chacun des horizons de sol, dont dépendent les processus biologiques du sol et de la plante, est également calculée par ce module.

5. La gestion des prairies

Le module de gestion de PaSim permet de simuler les interventions humaines qui peuvent avoir lieu sur une prairie: fauche, pâturage et fertilisation. L'utilisateur peut fixer jusqu'à dix dates de coupe et d'application d'azote et dix périodes de pâturage.

5.1. Simulation des fauches

A chaque évènement de fauche est associée une date t_{cut} (jour julien), une valeur résiduelle après coupe de la biomasse aérienne ($W_{sh,tot,cut}$, kg MS m^{-2}) et de l'indice foliaire (L_{cut}, m^2m^{-2}). Une coupe a pour conséquence d'exporter une quantité de biomasse de la prairie ($Yield_{tot}$, kg MS m^{-2}) et d'affecter en conséquence les variables $W_{lam,i}$, $W_{stem,i}$ et $W_{ear,i}$ ainsi que L (lorsque des valeurs non nulles sont affectées aux prélèvements par la fauche $O_{lam,\ i,\ cut}$, $O_{stem,\ i,\ cut}$, $O_{ear,\ i,\ cut}$, $O_{L,lam,\ i,\ cut}$ et $O_{L,stem,\ i,\ cut}$).

On peut écrire $Yield_{tot}$ en fonction de l'état de la biomasse aérienne avant et après la coupe:

$$Yield_{tot} = \max\left(0., W_{sh,tot} - W_{sh,tot,cut}\right) \quad (80)$$

Une partie de la récolte correspond à de la biomasse structurelle (*Yield*, kg MS m^{-2}), l'autre correspond aux substrats. Les fractions structurelle et substrats dans la récolte étant proportionnelles à celles de la biomasse aérienne sur pied, *Yield* s'écrit comme:

$$Yield = \frac{Yield_{tot}}{1 + \frac{C}{c_{C,suc}} + \frac{N}{c_{N,nit}}} \quad (81)$$

Avec : $c_{C,suc}$ et $c_{N,nit}$ les concentrations massiques de carbone dans le substrat carboné (sucrose) et d'azote dans le substrat azoté (nitrate).

La biomasse structurelle récoltée (définie par *Yield*) est prélevée en priorité dans la biomasse des épis, puis parmi les différentes classes d'âge des limbes et des gaines, proportionnellement à leur importance avant coupe. La biomasse d'épis d'âge « i » récoltés ($O_{ear,i,cut}$) s'écrit:

$$O_{ear,i,cut} = p_{cut,ear} W_{ear,i} \text{ pour } i=1 \text{ à } 4, \text{ avec } p_{cut,ear} = \min\left(1, \frac{Yield}{W_{ear}}\right) \quad (82a,b)$$

La biomasse de limbes, tiges et gaines d'âge « *i* » récoltés ($O_{j,i,cut}$) s'écrit :

$O_{j,i,cut} = p_{cut,lam+stem} W_{j,i}$ pour *j*=*lam* et *stem* et *i*=1 à 4,

avec $p_{cut,lam+stem} = \frac{Yield - O_{ear,cut}}{W_{lam} + W_{stem}}$ (83a,b)

L'impact de la coupe sur l'indice foliaire des gaines de classe d'âge *i*, $O_{L,stem,i,cut}$, s'écrit alors:

$$O_{L,stem,i,cut} = f_{SLA,stem} O_{stem,i,cut} \quad (84)$$

La proportion de l'indice foliaire associée aux limbes restant après coupe, $p_{L,lam,cut}$, s'écrit comme:

$$p_{L,lam,cut} = \frac{L_{cut} - \left(L_{stem} - O_{L,stem,cut}\right)}{L_{lam}} \quad (85)$$

Les termes $O_{L,lam,i,cut}$ s'écrivent alors:

$$O_{L,lam,i,cut} = L_{lam,i}\left(1 - p_{L,lam,cut}\right) \quad (86)$$

5.2. Simulation du pâturage

Les flux associés au pâturage sont décrits dans la section 3. Nous ne mentionnons donc ici que les paramètres de gestion relatifs au pâturage. A chaque période de pâturage est associée une date de début ($t_{graz,start}$), une durée (d_{graz}) et un chargement animal (C_{graz}, animal m^{-2}).

5.3. Fertilisation azotée

A chaque apport d'engrais N est associée une date (t_{fert}), un type d'engrais (minéral ou organique) et une quantité d'azote (W_{Nfert}, kg N m^{-2}). Pour les applications d'engrais organiques, les quantités d'azote et de carbone qui leur sont associées iront dans les compartiments W_{Namm}, $W_{N,metab}$, $W_{C,metab}$ et $W_{C,struct}$ en des proportions fonctions du type d'engrais organique (lisier ou fumier). Dans le cas d'une fertilisation minérale, on spécifie en réalité deux quantités d'engrais, l'une relative à l'ammonium (NH_4), l'autre au nitrate (NO_3^-) correspondant aux termes $F_{N,fert,amm}$ et $F_{N,fert,nit.}$.

5.4. Ajout d'un module d'irrigation automatique

Un nouveau module a été ajouté sur le modèle des équations existantes dans STICS (Brisson et al., 1998, 2002) et qui permet d'optimiser l'irrigation des prairies en fonction des besoins du couvert. Dans ce module, l'irrigation débute quand (i) le stress hydrique limitant la photosynthèse (f_{Wp}) passe en dessous d'un seuil (K_{irr}, qui correspond au degré de couverture des besoins en eau du couvert que l'on vise) and (ii) le volume d'eau nécessaire pour remplir le sol à sa capacité au champ excède une quantité minimum ($A_{Irr,min}$), afin d'éviter des irrigation intempestives. Lorsqu'une irrigation est déclenchée, la quantité d'eau apportée (A_{irr}) correspond au volume nécessaire pour remplir la capacité au champ et n'excédant pas une quantité maximale ($A_{Irr,max}$). Les quantités $A_{Irr,min}$ et $A_{Irr,max}$ et le seuil de déclenchement K_{irr} sont définis en entrée par l'utilisateur.

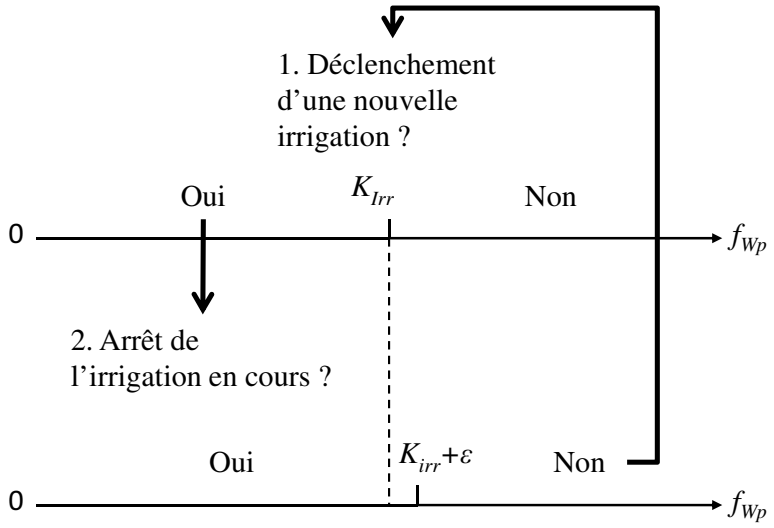


Fig. 15. Schéma de la procédure d'irrigation automatique.

$$A_{Irr} = \theta_{fc} - \theta,\ f_{Wp} > K_{Irr}\ et\ \theta \le \theta_{fc},\ A_{Irr,\min} \le A_{Irr} \le A_{Irr,\max}$$
$$Sinon\ A_{Irr} = 0 \qquad (87)$$

Afin d'éviter des instabilités numériques, l'irrigation s'arrête avant que la satisfaction des besoins en eau du couvert n'ait atteint de nouveau K_{irr}.

5.5. Ajout de l'effet du retournement sur la minéralisation de la matière organique

Selon Paustian et al. (2000), par comparaison aux sols non labourés, la décomposition de la matière organique des sols (MOS) sous l'effet du labour est accélérée d'un facteur multiplicatif moyen de 1,9 pour des sols retournés tous les ans. Néanmoins, il existe peu d'informations sur l'effet de la fréquence du labour sur l'accélération de la décomposition de la MOS. Selon Conant et al. (2007), plus la fréquence de retournement du sol est faible, plus la teneur en C des sols tend à augmenter, mais la rapidité de cette augmentation diminue substantiellement avec l'augmentation de la durée entre deux retournements successifs.

Afin de simuler l'effet du retournement des sols sur leur teneur en C, nous avons fait l'hypothèse que l'effet du labour sur la décomposition de la MOS pouvait être représenté comme une fonction logarithme de la fréquence de labour. Ainsi, les taux de décomposition des différents pools de MOS "i" sont multipliés par la fonction d'accélération de la vitesse de décomposition de la MOS ($k_{tillage}$). $k_{tillage}$ est calculé comme une fonction de la fréquence de retournement ($f_{tillage}$ fixé par l'utilisateur, $0<f_{tillage}<1$, $k_{tillage}$ = 1.9 pour $f_{tillage}=1$), comme suit :

$$F_{C,dec,i} = k_{dec,\theta}.k_{dec,T}.k_{dec,i}.W_{C,i}.k_{tillage} \qquad (88)$$

Où : $k_{tillage} = 0,5\ln(f_{tillage}) + 1,9 \qquad 1 \le k_{tillage} \le 1,9$ (89)

Il faut noter que dans le cas des pools de matière organique structurel et actif, le taux de décomposition est également multiplié par un facteur tenant compte de la quantité de lignine dans la matière structurelle et par un facteur tenant compte de la texture du sol, respectivement.

Afin d'évaluer l'effet du labour sur la MOS, nous avons simulé la dynamique de la teneur en C organique des sols (SOC) durant trois périodes de 25 années chacune, la première représentant un couvert permanent (non retourné), suivie d'une prairie semée en *Festuca arundinacea* L., et à nouveau par un couvert permanent, dans le cas d'un sol brun tronqué, modérément lessivé, et profond (1,40m) à Theix (Massif Central, France).

L'introduction de la fonction d'accélération de la décomposition de la matière organique sous l'effet du retournement des prairies permet bien de reproduire l'effet escompté (soit un retour à 80% du SOC initial à la fin de la troisième période, Sparling et al., 2003).

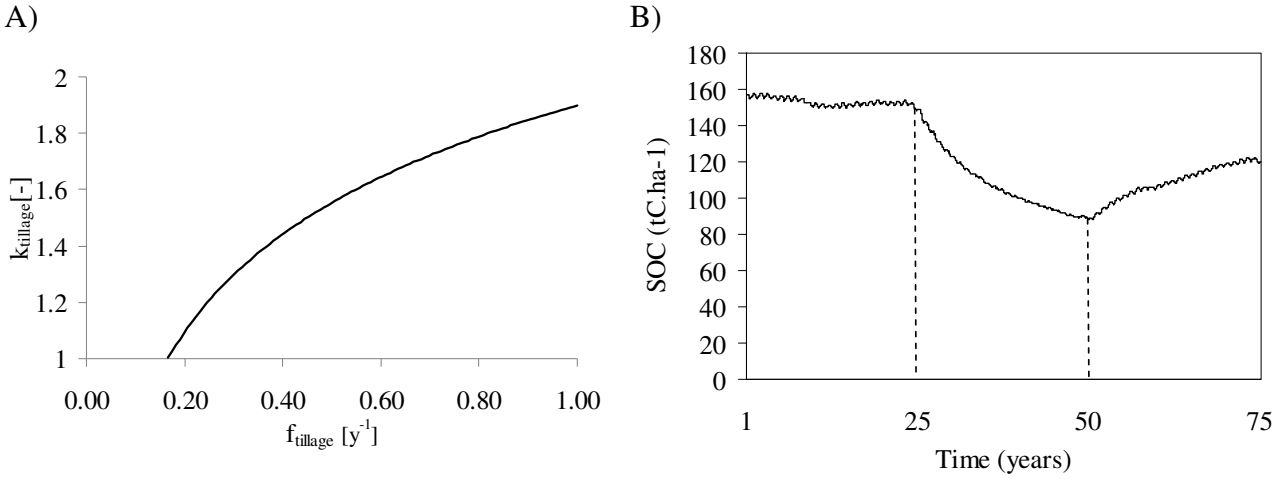


Fig. 16. A) Calcul l'accélération de la vitesse de décomposition de la matière organique des sols ($k_{tillage}$) comme une fonction de la fréquence de retournement ($f_{tillage}$); B) Dynamique simulée du carbon organique des sols (*SOC*) pendant un enchainement de trois périodes de 25 années pour des prairies permanentes, puis des prairies semées en *Festuca arundinacea* L., et à nouveau des prairies permanentes sur un sol brun, tronqué modérément lessivé, à Theix (France).

The FARM SIMulation model (FARMSIM)

FARMSIM (Schils et al., 2007), est né de l'agrégation de PaSim, modèle de simulation des prairies, et de CERES-EGC (Gabrielle et al., 2006), modèle de simulation de grandes cultures (blé, maïs, colza, riz etc.).

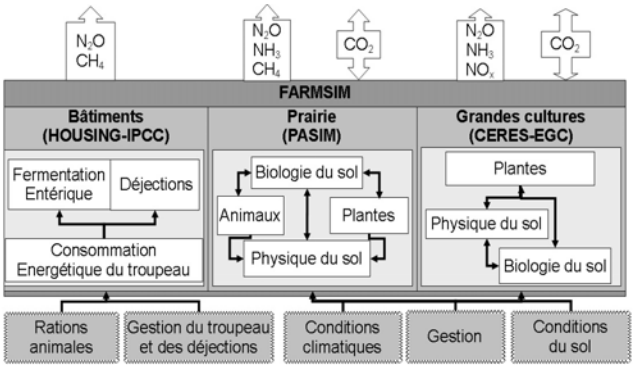


Fig. 17. Structure du modèle de ferme, FARMSIM.

Un troisième module s'ajoute à cet ensemble (Salètes et al., 2004) qui simule le fonctionnement de la ferme et les fonctionnalités concernant la phase hors-sol du système élevage (alimentation des animaux, production de méthane à l'étable et gestion des effluents d'élevage). Les intrants du système sont gérés en accord avec la méthode GES'TIM (Guide méthodologique, CASDAR n°6147).

Le paramétrage d'entrée de FARMSIM requiert des données détaillées concernant la structure de la ferme (surfaces, types de cultures et types de prairies, types d'animaux), le troupeau (nombre d'animaux par type), la gestion des prairies (pâturage et dates de fauches, chargements animaux, fertilisation organique ou minérale), les cultures, les systèmes d'alimentation des animaux et de gestion des effluents d'élevage.

FARMSIM permet de calculer le bilan annuel de gaz à effet de serre (GES) à l'échelle de la ferme d'élevage. Ce bilan inclut les flux de GES internes à la ferme (incluant la consommation d'énergie et d'essence) et les émissions provenant de la production et de l'acheminement des ressources et denrées nécessaires au fonctionnement de la ferme (essence, électricité, engrais, aliments pour le bétail). Dans cette estimation du bilan de GES de la ferme, FARMSIM combine une approche mécaniste, permise par les modèles PaSim et CERES pour ce qui est des émissions issues des prairies et des cultures, et une approche empirique pour le calcul des émissions à l'étable et résultant du transport et de la fourniture des ressources et denrées.

FARMSIM est un modèle agrégatif (qui ne résulte pas d'un véritable couplage), évolutif, couplé à une interface codée en Java (Fig. 1).

Les résultats, synthétisés sur une base annuelle, sont disponibles pour chacun des éléments constitutifs du système (parcelles, troupeau, bâtiments, etc.). Cet outil permet de raisonner des bilans de GES de systèmes de type polyculture-élevage, sous forçage de scénarios prédéterminés, en mettant en évidence les éléments les plus contributeurs au pouvoir de réchauffement des systèmes étudiés.

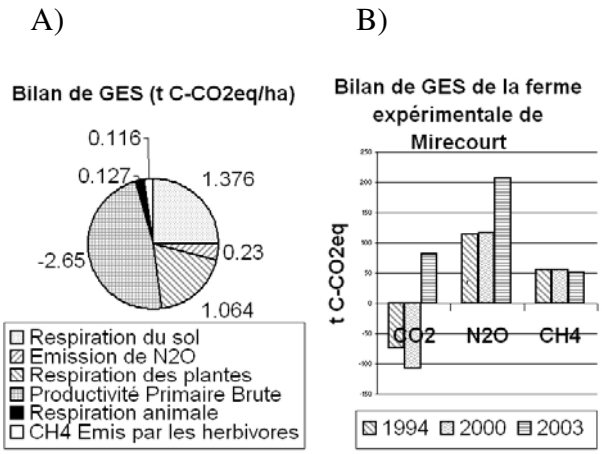


Fig. 18. Bilan de GES, a) à l'échelle de la parcelle (PaSim), ou b) de l'exploitation (FARMSIM).

La figure 2 illustre un exemple d'impact de la variabilité climatique interannuelle sur les données issues d'une ferme expérimentale de l'INRA de Mirecourt. Actuellement utilisé dans les projets EPAD[25] et Nitroeurope IP[26], FARMSIM permet de raisonner les stratégies d'atténuation des émissions de GES à l'échelle du système d'élevage.

Références

Gabrielle, B., Laville, P., Duval, O., Nicoullaud, B., Germon, J.C. and Hénault, C., 2006. Process-based modelling of nitrous oxide emissions from wheat-cropped soils at the subregional scale. Global Biogeochemical Cycles 20:GB4018. doi: 10.1029/2006GB002686.

Salètes, S., Fiorelli, J.-L., Vuichard, N., Cambou, J., Olesen, J.E., Hacala, S., Sutton, M., Furhrer, J., and Soussana, J.-F., 2004. Greenhouse gas balance of cattle breeding farms and assessment of mitigation option. *In* "Greenhouse Gas Emissions from Agriculture Conference", pp. 203-208, Leipzig, Germany.

Schils, R.L.M, Olesen, J.E., Del Prado, A. and Soussana, J.-F., 2007. A review of farm level modelling approaches for mitigating greenhouse gas emissions from ruminant livestock systems. Livestock Science, 112, 240-251.

[25] Efficience environnementale et productions animales pour le développement durable, ANR SYSTERRA 2009.

[26] Traite de la question: Quel est l'effet de la fourniture d'azote réactif sur le bilan de gaz à effet de serre à l'échelle de l'Europe? http://www.nitroeurope.eu/

Les projets CLIMATOR et VALIDATE



Elaboration d'Outils et de Références pour l'analyse de la vulnérabilité des agro-écosystèmes face au changement CLIMATique

Résumé :

Le projet CLIMATOR (2007-2010) a été financé par l'agence nationale de la recherche (ANR) dans le cadre du programme Vulnérabilité : Milieux et Climat. Dix-sept équipes de 7 instituts et organismes y ont travaillé. Ce projet avait pour objectif de fournir des méthodes et résultats sur l'impact du changement climatique sur des systèmes cultivés variés, à l'échelle de la parcelle, et dans des climats français contrastés. CLIMATOR s'est intéressé à des systèmes annuels (monocultures et rotations de blé, tournesol, maïs, sorgho, colza principalement) à divers niveaux d'intrants (sec et irrigué, conventionnel et biologique) et des systèmes pérennes (prairies, forêt, banane, canne à sucre et vigne). L'approche territoriale s'est appuyée sur 13 sites représentatifs des climats français pour lesquels des séries climatiques étaient disponibles sur la période 1970-2000. Les résultats produits sont le fruit du croisement de plusieurs scénarios SRES, modèles climatiques, méthodes de régionalisation, modèles agronomiques (par système de cultures), sols et modes de conduites. Ces résultats sont déclinés sur deux périodes d'intérêts : le futur proche (2020-2049) et le futur lointain (2070-2099), en référence à une période du passé récent (1970-1999). Les évolutions en tendance de variables d'intérêt d'un point de vue agronomique (rendement, cycle de développement, santé des plantes) ou environnemental (drainage ; matière organique) ont été analysées, ainsi que les sources d'incertitude et de variabilité. Ce projet a permis de poser les jalons de relations simples entre variables d'intérêt et variables climatiques de façon à pouvoir déduire rapidement les principales conséquences agro-environnementales pouvant résulter de nouveaux scenarios climatiques.

Pour un complément d'informations :

Brisson N. and Levrault F., 2010. Livre vert du projet CLIMATOR. Changement climatique, agriculture et forêt en France : simulations d'impacts sur les principales espèces. Ed. ADEME, 334p. Téléchargeable à l'adresse suivante : http://www.inra.fr/la_science_et_vous/livre_vert_du_projet_climator



Vulnérabilité des prairies et des élevages au changement climatique et aux évènements extrêmes

Résumé :

Le projet VALIDATE est un projet de 4 ans débuté en 2008 et financé par l'agence nationale de la recherche (ANR) dans le cadre du programme Vulnérabilité : Milieux et Climat. Douze équipes de recherche de l'INRA, du CNRS, du CEA-CNRS Gif / Yvette et du CERFACS y participent. Ce projet a pour objectif d'évaluer pour la France la vulnérabilité des prairies et des systèmes d'élevage face au changement climatique et aux événements extrêmes. Le projet combine expérimentation et modélisation à des échelles allant de la parcelle à la région. Les scénarios climatiques à haute résolution permettant une désagrégation statistique des précipitations sont utilisés pour les expériences et les simulations. Trois expériences complémentaires, utilisant des infrastructures scientifiques majeures (ORE, station Alpine, ECOTRON) permettent de tester en quatre sites climatiques contrastés (des Alpes au Languedoc) les effets d'événements extrêmes (canicule et sécheresse) sur des prairies acclimatées, ou non, aux conditions climatiques (température, pluviométrie) moyennes pour 2050 et soumises, ou non, à une augmentation du CO_2 atmosphérique. Deux modèles mécanistes de prairie (PaSim et STICS-prairie) sont améliorés pour leur représentation des réponses des écosystèmes prairiaux à la canicule et aux sécheresses intenses (mortalité des plantes, écophysiologie végétale et animale, fonctionnement du sol). Les expériences mises en place doivent permettre de paramétrer et d'évaluer les modèles. Ces modèles doivent être utilisés aux échelles de la France et de l'Europe pour simuler les impacts (fréquence et seuils) des scénarios climatiques (WP1) sur la prairie et sa production potentielle (fourrages, viande, lait), en fournissant un bilan des rétroactions sur l'effet de serre et le climat (flux nets de CO_2, N_2O et CH_4). Les adaptations aux scénarios climatiques des pratiques d'élevage et la vulnérabilité de fermes types seront simulées dans deux régions contrastées (Bretagne, Massif-Central). Enfin, le modèle ORCHIDEE, qui intègre PaSim et STICS, est utilisé dans sa version couplée avec le modèle économique AROPAj pour simuler l'adaptation et la vulnérabilité des systèmes agricoles et de l'utilisation des terres. Une approche participative avec des responsables de filières socio-économiques et de collectivités est utilisée pour évaluer, à partir des résultats du projet, la vulnérabilité des prairies et des élevages en France.

Pour un complément d'informations : http://www1.clermont.inra.fr/validate/projet/

Curriculum vitae

Anne-Isabelle Graux est née le 13 avril 1981 en Loire Atlantique à Nantes (France). Elle suivit toute sa scolarité à la Perverie (Nantes) et obtint avec mention son baccalauréat scientifique en 1999. Elle entra ensuite en classes préparatoires BCPST (Biologie Physique Chimie et Sciences de la Terre) à l'Externat des Enfants Nantais (Nantes). En 2002, elle fut admise à l'ENSAIA (Ecole Nationale Supérieure d'Agronomie et des Industries Alimentaires), à Nancy. Lors de sa troisième année d'école, elle choisit de se spécialiser dans les systèmes de productions végétales. Elle prépara en parallèle de cette troisième année un diplôme d'Etudes Approfondies (DEA) en Agronomie qu'elle obtint en 2005 en même temps que son diplôme d'ingénieur agronome. Elle effectua son stage de DEA au sein de l'unité Agroclim de l'INRA d'Avignon. Pendant ce stage, elle mit en place une expérimentation en champ, visant à étudier les effets du stress hydrique sur l'allocation des assimilas chez la betterave sucrière. Elle participa également au développement du modèle STICS dont les simulations furent confrontées aux observations relevées sur le terrain et mesurées en laboratoire. Elle travailla ensuite un an et demi sur les effets de la sécheresse sur la production agricole, à l'INRA d'Avignon puis de Montpellier (UMR system), en tant qu'ingénieur d'étude et toujours avec le modèle STICS. En janvier 2007, elle commença une thèse au sein de l'unité de recherche sur l'écosystème prairial (UREP) de l'INRA de Clermont-Ferrand visant à modéliser les impacts des changements climatiques sur les écosystèmes prairiaux ainsi que les adaptations possibles pour les systèmes fourragers. Ce projet de thèse a été financé par la Région Auvergne. L'ensemble de ce travail de recherche a donné lieu à des valorisations orales et écrites dont le détail est donné ci-dessous.

Valorisation des travaux de recherche

Communications écrites

Revues scientifiques

Graux, A.-I., Bellocchi G., Lardy R. and Soussana, J.F. Ensemble modelling of climate change risks and opportunities for managed grasslands in France. En préparation pour Agricultural and Forest Meteorology.

Graux, A.-I., Gaurut, M., Agabriel, J., Baumont, R., Delagarde, R., Delaby, L., and Soussana, J.-F., 2010. Development of the Pasture Simulation Model for assessing livestock production under climate change. Agriculture, Ecosystems and Environment (accepté).

Fiorelli, J. L., Drouet, J. L., Duretz, S., Gabrielle, B., **Graux**, A. I., Blanfort, V., Capitaine, M., Cellier, P., and Soussana, J. F., 2008. Evaluation of greenhouse gas emissions and design of mitigation options: a whole farm approach based on farm management data and mechanistic models. *In* "8th European International Farming Systems Association Symposium" (B. Dedieu, ed.), pp. 693-701. INRA SAD, Thiverval-Grignon (FRA), Clermont-Ferrand (FRA).

Launay, M., **Graux**, A.-I., Brisson, N., and Guerif, M. (2009). Carbohydrate remobilization from storage root to leaves after a stress release in sugar beet (Beta vulgaris L.): experimental and modelling approaches. Journal of Agricultural Science 147, 669-682.

Launay, M., Maupas, F., and **Graux**, A.-I., 2006. Water stress impact on the sugar beet growth and translocations. Repercussions on the STICS model adaptation, in Proceedings IIRB congress, 15-16 February 2006, Bruxelles (Belgium).

Soussana, J. F., **Graux**, A.-I., and Tubiello, F. N., 2010. Improving the use of modelling for projections of climate change impacts on crops and pastures. Journal of Experimental Botany, 1-12.

Soussana, J. F., **Graux**, A.-I., Cantarel, A., Pilon, R., Bloor, J., and Picon-Cochard, C., 2009. Impacts prévisibles du changement climatique à l'échelle régionale : exemple des prairies et de l'élevage herbager. *In* "L'environnement : un pôle de compétences en Auvergne. Recherche - Formation - Valorisation - Sensibilisation" (A. U. d. A. C.-.-é. P. Carrère, ed.), pp. 135-149. Revue d'Auvergne. Les presses d'Albédia Imprimeurs., Aurillac, Cantal.

Chapitres d'ouvrage

Graux, A.-I., Soussana, J. F., Lardy, R., and Hill, D., 2009. Modélisation des interactions entre dynamique de la diversité végétale et impacts du changement climatique sur les prairies. Sciences (AFAS) N° spécial Changement Climatique et Biodiversité, 211-225. http://www.vuibert.com/livre33722.html

Graux, A.-I., Gaurut, M., Agabriel, J., Soussana, J. F., and Baumont, R., 2009. Modelling the impacts of climate change on suckling grass-based systems with the Pasture Simulation Model. *In* "Modelling Nutrient Digestion and Utilization in Farm Animals", Ed. D. Sauvant, L. van Milgen, P. Faverdin and N. Friggens, 365-375. http://www.wageningenacademic.com/nutrientdigestion

Durand, J.-L., Bernard, F., Lardy, R., **Graux**, A.-I., 2010. Changement climatique et prairie: l'essentiel des impacts. In: Brisson, N., Levrault, F. (Eds.), Changement climatique, agriculture et forêt en France: simulations d'impacts sur les principales espèces. Le livre vert du projet CLIMATOR (2007-2010). ADEME, Angers, France, 181–190, pp. http://www.inra.fr/la_science_et_vous/dossiers_scientifiques/changement_climatique/en_savoir_plus/ouvrages/livre_vert_du_projet_climator

Rapports d'activité

Graux, A.-I., Ruget, F., Brisson, N., Ripoche, D., Launay, M., Lelievre, F., and Volaire, F., 2006. Modélisation de la démographie et de la production de couverts herbacés sous climat méditerranéen: adaptation du modèle de simulation des cultures STICS. Rapport d'activités, INRA Montpellier, 65p.

Brisson, N., Huard, F., **Graux,** A.I., Lebas, C., and Debaecke, P., 2005. Impact de la variabilité des facteurs responsables de la sécheresse agricole à l'échelle du territoire par une approche de modélisation. INRA rapport interne 30p.

Communications orales

Graux, A.-I., Soussana, J.-F., and Hill, D., 2008. Modélisation des effets du changement climatique sur la biodiversité des écosystèmes prairiaux : apports des traits fonctionnels. 120ème congrès de l'Association Française pour l'Avancement des Sciences : Changement climatique et biodiversité – Paris, France, 22-23 mai.

Graux, A.-I., Soussana, J.-F, Lardy, R., and Hill, D., 2008. Modélisation des effets du changement climatique sur la biodiversité des écosystèmes prairiaux : apports des traits fonctionnels. Séminaire des doctorants – Dinard, France, 6-7 octobre.

Graux, A.I., Lardy, R., Bellocchi, G. and Soussana, J.F., 2010. Global warming potential from French grasslands /livestock systems. "Agriculture and ecosystems adaptation to climate change" Congress, Clermont-Ferrand, France, October, 20-22.

Nombreuses communications dans le cadre de projets de recherche financés dans le cadre du programme ANR Vulnérabilité: Milieux et Climats (VMC): CLIMATOR (ANR VMC 2006) et VALIDATE (ANR VMC 2007) http://www1.clermont.inra.fr/validate/.

Communications affichées

Graux, A.-I., Soussana, J.-F., Brisson, N., Hill, D., and Lardy, R. (2009). Modelling climate change impacts on grasslands and possible adaptations of livestock systems. In "Climate Change Congress: Global Risks, Challenges and Decisions" (I. C. S. E. a. E. Science, ed.), Vol. 6, pp. 242046 (3p.). University of Copenhague, Danemark, Copenhague, Danemark.

Graux, A.-I., Soussana, J.-F., Lardy, R., and Hill, D. 2009. Modelling the impacts and feedbacks of climate change on the performance of grazing suckler cattle. In "Modelling Nutrient Digestion and Utilization in Farm Animals" Congress, Paris, France, September, 10-12

Graux, A.I., Lardy, R., Bellocchi, G. and Soussana, J.F., 2010. Potential impacts of climate change on grassland productivity at French sites. In "Agriculture and ecosystems adaptation to climate change" Congress, Clermont-Ferrand, France, October, 20-22.

Cours dispensés

Ces enseignements ont été assurés en 2008 & 2009 à l'IUT d'Aurillac (15) auprès d'élèves de niveau L2.

Cours Magistraux: Introduction à la modélisation des systèmes biologiques (2h).

Travaux Dirigés: Intérêt des modèles de simulation comme outil de recherche (2 x 2h).

Anne-Isabelle GRAUX, inscrite à l'école doctorale des Sciences de la Vie et de la Santé de Clermont-Ferrand, présentera le 26 janvier 2011 sa thèse intitulée : **Modélisation des impacts du changement climatique sur les écosystèmes prairiaux. Voies d'adaptation des systèmes fourragers.** Cette thèse a été réalisée à Clermont-Ferrand et coencadrée par Jean-François SOUSSANA (INRA, UREP) et David HILL (ISIMA), et financée par la région Auvergne.

Résumé

Les prairies assurent différents services auprès de l'agriculture et de la société, dont les plus fondamentaux sont de produire le lait et la viande que nous consommons, mais également d'atténuer les émissions de gaz à effet de serre (GES) en piégeant une partie du carbone atmosphérique dans leurs sols. L'anticipation des risques associés à la continuité de ces services, dans le contexte de changement climatique (CC) et démographique futur, est l'un des enjeux agricole et sociétal de demain. Dans ce cadre, cette thèse vise à i) modéliser les impacts du CC sur les services et le bilan de GES des prairies, en tenant compte de la variabilité climatique accrue prédite par les modèles climatiques, mais également ii) à fournir des pistes d'adaptations du système fourrager dans le cas de systèmes d'élevage bovin herbagers. Pour cela, nous avons développé les modules animal et végétal de PaSim afin, d'une part, de représenter de façon mécaniste les performances animales et les émissions de méthane entérique au pâturage et, d'autre part, de rendre compte des interactions de la diversité végétale avec le CC et la gestion des prairies. PaSim a ensuite été utilisé pour simuler, en 12 sites français, les impacts du CC sur des prairies mono ou plurispécifiques, dans différentes conditions pédoclimatiques et de gestion. Le modèle a été forcé par des scénarios climatiques à haute résolution couvrant la période 1950-2100 et issus de différents scénarios socio-économiques, modèles climatiques et méthodes de régionalisation/initialisation. Les conséquences du CC sont globalement assez favorables, hormis pour la production fourragère estivale et la restitution d'eaux aux nappes, pour lesquels les risques d'une diminution significative sont accrus. Les sites plus arides ne sont pas nécessairement ceux qui connaîtront la plus forte évolution négative, même si, en absolu, ils restent ceux présentant les déficits fourragers et hydriques les plus forts. De nouvelles opportunités pour la production fourragère s'offre aux saisons autres que l'été, laissant présager de changements saisonniers importants qui nécessiteront fatalement une adaptation des systèmes d'élevage de ruminants. Une étude de cas, centrée sur les bassins de production breton et du Massif Central, a permis de montrer que ces changements pourraient s'accompagner de modifications de la distribution de fourrages et de concentré en complément de l'herbe pâturée, avec parfois, une exclusion des troupeaux de la pâture l'été. Des systèmes fourragers offrant une certaine flexibilité face à l'aléa climatique pourraient permettre d'exploiter à son maximum l'herbe pâturée, avec des temps de pâturage plus longs et davantage de surfaces allouées au pâturage, et par conséquent des chargements plus élevés. Ces adaptations ne devraient pas nuire au bilan net de GES à l'échelle du système, exprimé par UGB jour. En revanche, afin de soutenir le potentiel de production, elles pourraient nécessiter un recours plus important à l'azote et, de fait, augmenter les pollutions azotées à l'échelle du système.