

La revue francophone sur les prairies et les fourrages

The French Journal on Grasslands and Forages

Les articles publiés dans Fourrages sont répertoriés dans : Agris, Resagri, Herbage Abstracts, Rural Development Abstracts, Web of Science, World Agricultural Economics and Rural Sociology Abstracts ainsi que par ISI.

Cet article de la revue *Fourrages*,
est édité par l'Association
Francophone pour les Prairies et les
Fourrages

Pour toute recherche
dans la base de
données, pour vous
abonner ou pour
soumettre un article
dans la revue :

<https://afpf-asso.fr/informations-sur-la-revue-fourrages>

ISSN papier 0429-2766

ISSN numérique 2402-7294

N° Commission paritaire : 1127 G 82356+

Notre association a pour objectif, depuis 1959 de mieux diffuser les résultats de la recherche autour des fourrages et des prairies. Pour soutenir notre action et adhérer, consultez notre site internet.

APPORTS DE LA MODÉLISATION POUR ANALYSER LES INTERACTIONS ENTRE PLANTES ET DÉFINIR LES COMPOSANTES DES PRAIRIES MULTI-ESPÈCES – L'EXEMPLE DE VIRTUAL GRASSLAND

Mise en situation

La complexité des prairies multi-espèces rend difficile l'analyse expérimentale de leurs performances. Les modèles mécanistes de dynamiques de communauté offrent un outil stratégique pour analyser les interactions entre composantes d'un mélange et explorer les déterminants de ces performances.

Résumé

Face aux défis du changement climatique et à la nécessité de réduire les intrants, les prairies multi-espèces apparaissent comme un levier majeur pour renforcer la résilience et la durabilité des systèmes fourragers. Leur succès agronomique est reconnu, mais la meilleure façon de les adapter face à ces enjeux reste à définir. Les modèles individu-centrés, tels que Virtual GrassLand, permettent de simuler les interactions plante-plante et les dynamiques des communautés prairiales, offrant un laboratoire virtuel pour tester des compositions d'espèces, déterminer les traits d'intérêt et des pratiques culturales (e.g. mélanges de variétés) favorisant différents services. Ils ont par exemple permis de montrer par simulation que des objectifs de surproduction et de stabilité dans le temps des associations graminées-légumineuses étaient bien possibles dans des environnements bas intrants. Augmenter la diversité intraspécifique favoriserait la stabilité des communautés, mais n'augmenterait pas systématiquement la production. Ces approches ouvrent la voie à la conception de prairies multi-espèces adaptées à différents pédoclimats et à la définition d'idéotypes variétaux raisonnés pour leur usage en association avec d'autres espèces.

Summary

Contributions of modelling to analyzing plant-plant interactions and defining the components of multi-species grasslands – the example of Virtual GrassLand

Faced with the challenges of climate change and the need to reduce inputs, multi-species grasslands appear to be a major lever for strengthening the resilience and sustainability of forage systems. Their agronomic success is recognized, but the best way to adapt them to these challenges remains to be defined. Individual-based models, such as Virtual GrassLand, can simulate plant-plant interactions and grassland community dynamics, providing a virtual laboratory for testing species compositions, traits of interest, and cultural practices (e.g., variety mixtures). For example, they have been used to show through simulation that the objectives of overproduction and stability over time in grass-legume mixtures are achievable in low-input environments. Increasing intraspecific diversity would promote community stability but would not systematically increase production. These approaches pave the way for the design of multi-species grasslands adapted to different soil and climate conditions and the definition of varietal ideotypes designed for their use in mixture with other species.

Auteurs

Louarn G.¹

¹INRAE, UR004 P3F, ROUTE DE SAINTES, F86600, LUSIGNAN, FRANCE

Auteur correspondant :
gaetan.louarn@inrae.fr

Mots clés

Virtual GrassLand, modèle, prairies-multiespèces, évaluation, complémentarité

Key words

Virtual GrassLand, model, multi-species grasslands, assessment, complementarity

Références de l'article

Louarn G., (2026). Apports de la modélisation pour analyser les interactions entre plantes et définir les composantes des prairies multi-espèces – l'exemple de Virtual GrassLand, *Fourrages* 267, pages 31-40, <https://doi.org/10.64256/FOU2512>

Article accepté pour publication le 02 avril 2026.

1. Introduction

Face au changement climatique, à la nécessité de réduire les intrants de synthèse et à l'importance croissante accordée aux services écosystémiques des prairies, les systèmes fourragers sont appelés à évoluer en profondeur. Dans ce contexte, la diversification des couverts, et en particulier le développement de prairies multi-espèces (PME) adaptées à différents usages, apparaît comme un levier majeur. Ces prairies, qui associent généralement plusieurs espèces issues de différents groupes fonctionnels, a minima graminées et légumineuses, visent à renforcer la résilience de la production fourragère, améliorer l'autonomie protéique des exploitations et contribuer à la durabilité environnementale (Capitaine *et al.*, 2008 ; Rodriguez *et al.*, 2025).

Le succès agronomique des PME est largement avéré sur le terrain, même si la compréhension théorique des mécanismes en jeu reste encore incomplète (Lüscher *et al.*, 2022 ; Louarn *et al.*, 2024). Cette avance de la pratique sur la théorie pose deux enjeux. D'une part, cette forte adoption révèle la pertinence agronomique d'associations végétales diversifiées, capables d'assurer une certaine résilience de la production face à la variabilité actuelle des milieux où sont cultivées des prairies. Mais elle soulève d'autres part des interrogations sur la meilleure façon de les faire évoluer pour s'adapter aux nouveaux enjeux, car la combinatoire des mélanges à tester pour chaque zone pédoclimatique est quasi-infinie. Le besoin de développer de nouvelles méthodes d'investigation, revisitant la façon de conduire les expérimentations (O'Malley *et al.*, 2023), ou s'appuyant sur des outils conceptuels capable de prédire le résultat des interactions entre plantes associées (Louarn et Song, 2020), est un levier essentiel pour analyser le comportement et objectiver les services rendus par ces systèmes complexes.

Dans cette perspective, la modélisation du fonctionnement des communautés végétales occupe une place stratégique. Elle permet en effet de représenter et d'explorer des processus biologiques et écologiques qui, dans les prairies diversifiées, sont difficiles à isoler expérimentalement et qui expliquent la performance des couverts diversifiés. Les modèles de culture classiques, conçus pour des monocultures, intègrent relativement mal les interactions plante-plante, la compétition interspécifique pour la lumière, l'eau et l'azote, ou encore les dynamiques temporelles de dominance et de complémentarité (Gaudio *et al.* 2019 ; Van Oijen *et al.*, 2020). Les approches de modélisation détaillant les mécanismes d'interaction entre espèces, et en particulier les modèles individu-centrés (Individual-Based Models, IBM ; Grimm et Railsback, 2013), offrent une opportunité nouvelle pour dépasser ces limites. En simulant explicitement la morphogenèse des plantes et leurs interactions avec l'environnement (biotique, abiotique et management), ces modèles constituent de véritables « laboratoires virtuels » pour expliquer et identifier les facteurs clés de la dynamique des communautés prairiales.

Le développement d'outils comme Virtual GrassLand (Louarn *et al.*, 2014 ; Faverjon *et al.*, 2019) s'inscrit dans cette logique. Conçu comme un modèle individu-centré pour les communautés prairiales semées, il permet de simuler les interactions plante-plante au-dessus du sol et dans le sol, en intégrant des traits morphologiques (e.g. croissance en hauteur, surface des feuilles) et physiologiques (e.g. capacité d'absorption d'azote) spécifiques aux espèces herbacées. L'intérêt majeur de ce type d'outil réside dans sa capacité à explorer un grand nombre de scénarios théoriques : composition en espèces et/ou variétés, gradients de fertilité, gradient de conditions climatiques, modalités de gestion (rythmes de défoliations, fertilisation...). L'introduction de la modélisation dans la réflexion sur les prairies diversifiées répond à trois objectifs principaux :

- **Intégrer des processus complexes** : les prairies multi-espèces sont gouvernées par des interactions non linéaires entre espèces, ressources et pratiques. Les modèles permettent de formaliser ces interactions et d'en explorer la dynamique.
- **Tester des scénarios virtuels** : la mise en place expérimentale de tous les mélanges et contextes possibles est irréalisable. Les modèles constituent un outil de criblage, capable d'identifier des combinaisons prometteuses ou, à l'inverse, peu viables.
- **Appuyer l'innovation variétale** : en reliant certains traits des espèces (et plus précisément la valeur de ces traits) aux performances en mélange, la modélisation ouvre la voie à l'idéotypage, c'est-à-dire la définition de profils variétaux adaptés aux associations et aux environnements cibles (Fig 1).

Les simulations issues de tels modèles permettent actuellement de tester des hypothèses écologiques sur leur fonctionnement (par exemple sur le rôle de la diversité spécifique ou de la diversité génétique intraspécifique ; ou pour évaluer le rôle et l'impact de tel ou tel traits ou espèce dans la communauté). À terme aussi, ces modèles ont vocation à permettre d'orienter la conception de mélanges variétaux et d'idéotypes adaptés aux contextes de production des PME.

Cet article propose une synthèse des acquis récents dans ce domaine, en s'appuyant sur l'exemple du modèle Virtual GrassLand (VGL) et de ses applications. Je discuterai des apports et des limites des modèles individu-centrés pour l'analyse des interactions entre plantes. J'illustrerai ensuite quelques enseignements théoriques issus de la modélisation en termes de complémentarité entre graminées et légumineuses, et d'effets de la diversité intraspécifique. Enfin, j'ouvrirai des perspectives pour la conception d'associations variétales et la définition d'idéotypes.

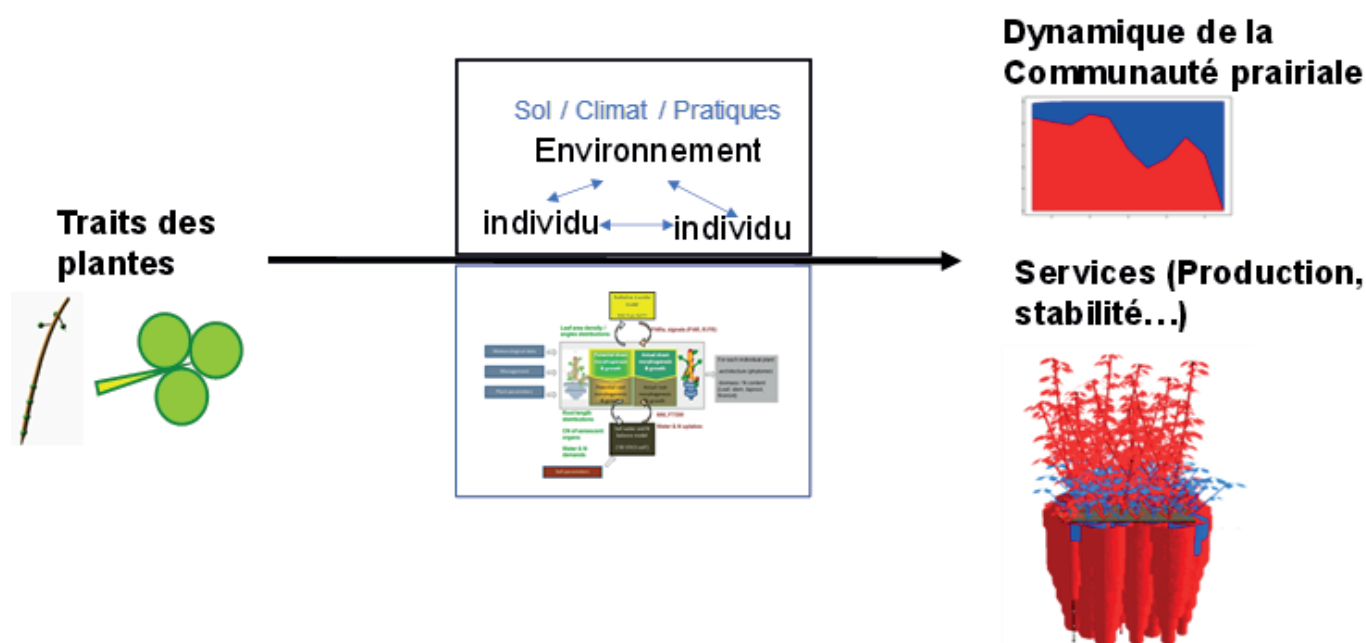


Figure 1 : Schéma de fonctionnement de Virtual Grassland illustrant le rôle d'un IBM pour mettre en relation les traits des plantes et la performance d'une communauté prairiale

Figure 1: Virtual Grassland operating diagram illustrating the role of an IBM in linking plant traits and the performance of a grassland community

2. Virtual GrassLand, qu'est-ce donc ?

2.1. Un outil de simulation dédié aux communautés prairiales

Les modèles individu-centrés ont pour principe de représenter chaque plante comme une entité distincte, définie par des paramètres morphologiques et physiologiques propres à un génotype. Ces plantes interagissent entre-elles, via des modèles d'environnement (partage de rayonnement solaire ; modèle de sol) qui définissent les ressources (lumière, eau, azote...) qui leur sont accessibles. Ces modèles permettent ainsi de capturer des phénomènes de compétition et de complémentarité pour les ressources qui échappent aux modèles de culture plus simples. Ils sont particulièrement adaptés à l'étude des prairies multi-espèces, où la diversité d'architectures et de stratégies d'acquisition des ressources joue un rôle central dans la dynamique des communautés (Louarn *et al.*, 2010).

Le modèle Virtual GrassLand (VGL) a été développé pour répondre à ce besoin. Il se présente comme l'agrégation de 4 modules gérant respectivement 1) les plantes de graminées (Rouet *et al.*, 2022), 2) les plantes de légumineuses et autres dicotylédones (Louarn et Faverjon, 2018), 3) un module simulant la compétition pour la lumière à partir de l'architecture aérienne et enfin 4) un module de sol simulant les bilans d'eau et d'azote et la compétition pour ces deux ressources à partir de l'architecture racinaire (Louarn *et al.*, 2016). Ces modèles **respectent les principes physiques de la thermodynamique** (bilan d'énergie et des différents éléments carbone, azote et eau équilibrés), **les principes écologiques des**

interactions entre plantes (effets indirects via les ressources ; effets directs via des signaux perçus par les autres plantes, e.g. qualité de la lumière) **et intègrent les réponses écophysiologiques des plantes** à leur milieu.

L'un des atouts majeurs de VGL est de pouvoir représenter non seulement des espèces prairiales, mais aussi des variétés, et même d'intégrer une dimension de variabilité intra-population au sein des variétés synthétiques typiques des espèces fourragères (via une moyenne et variance des traits d'une espèce au sein du mélange ; Wolff *et al.*, 2024).

Un autre atout est de simuler explicitement les interactions entre plantes pour chaque ressource (et non de les déduire d'une loi fixe prédéfinie en entrée du modèle). Ainsi la dynamique d'une espèce résulte de ses caractéristiques propres, mais aussi de l'état de développement des plantes de son voisinage (indépendamment de leur identité) et donc de son positionnement relatif dans la compétition pour les ressources par rapport aux autres espèces présentes (Faverjon *et al.*, 2019). **La dynamique des communautés « émerge » du fonctionnement du modèle**, qui intègre aussi les effets pédoclimatiques et les effets du management (défoliation, fertilisation azotée, irrigation).

2.2. Ce que permet de faire Virtual GrassLand... et ce qu'il ne permet pas

Dans son état de développement actuel, l'apport de VGL peut se décliner en plusieurs contributions :

- **Analyser les déterminants de la compétition lumière/eau/azote** : VGL permet de quantifier le rôle relatif de différents traits dans la compétition entre espèces. On peut ainsi comparer, dans un mélange, l'importance d'architecture contrastées (compétition pour la lumière ; réponse à la fauche...) et des traits racinaires (impact de la fixation des légumineuses ; compétition pour l'eau et l'azote) sur le partage de ressources.

- **Explorer les traits expliquant la robustesse des associations** : grâce à des expériences virtuelles combinant plusieurs environnements (fertilité du sol, profondeur de sol, régime de précipitation) et des associations contrastées, VGL permet d'évaluer la robustesse d'un mélange à la variabilité des conditions et les facteurs explicatifs associés (e.g. importance de la part de légumineuses).

- **Tester l'effet potentiel de la diversité génétique intraspécifique** : en définissant des variétés d'une même espèce distinctes pour leur variabilité génétique, il est possible d'explorer l'effet de cette variabilité sur la stabilité et la productivité des communautés. Cela ouvre des perspectives pour le raisonnement des mélanges variétaux chez les fourragères.

- **Contribuer à la définition d'idéotypes** : en reliant les traits des espèces à la performance des mélanges (via toutes les échelles intermédiaires : plante / population / communauté), VGL offre une base pour hiérarchiser les traits ayant le plus d'impact sur les services recherchés et des pistes pour définir de nouveaux idéotypes et/ou de nouvelles pratiques de gestion. Par exemple, accroître la présence d'une espèce de légumineuse et la production de protéines en association pourra être réalisé plus efficacement en jouant sur son accès à la lumière (qui stimule la demande en N et la fixation) qu'en jouant sur sa capacité intrinsèque à fixer.

En résumé, VGL permet ainsi de hiérarchiser des effets en lien avec le fonctionnement des plantes et de tester des hypothèses sur les facteurs clés affectant le niveau de production et la robustesse d'un mélange déjà paramétré pour un vaste nombre de situations (i.e. projection d'impact, toutes choses égales par ailleurs).

En revanche, VGL n'est pas un outil de prévision du rendement et de la composition botanique pour une localité et/ou une année donnée. La raison en est principalement la sensibilité du modèle à une bonne calibration de l'ensemble de ses modules (y compris le sol) et la difficulté d'accès de certains paramètres pour des parcelles de production (importance de l'initialisation du modèle et de la description de toutes les espèces et variétés présentes). Le paramétrage d'une nouvelle espèce/variété est exigeant en données, ce qui peut restreindre son applicabilité à court terme. Enfin le coût de calcul rend aussi difficile l'exploration de communautés complexes (nécessitant de grandes surfaces simulées et de nombreux individus) pour de longues séries temporelles (simulation actuellement de prairies de 1 à 3 ans).

3. Quelques enseignements des approches de modélisation pour les associations et les PME

3.1. Maximiser à la fois complémentarité et stabilité des associations graminées-légumineuses : est-ce possible ?

La performance agronomique d'une PME (e.g. rendement, production de protéines...) dépend de beaucoup de facteurs (espèces fourragères utilisées, pédoclimat, conduite...) et est difficile à évaluer dans l'absolu. Elle est en général évaluée en relatif, soit par rapport à une référence représentant la performance des espèces pures dans les mêmes conditions (de Wit, 1960 ; Loreau et Hector, 2001 ; Justes *et al.*, 2021), soit par rapport à une référence de la moyenne de différentes PME comparées en même temps (Wright, 1985). L'un des moyens les plus utilisés sur les prairies est l'analyse des effets d'identité des espèces (qui définissent un rendement théorique attendu, Y_{theo}) et des effets de surproduction liés à la diversité (ou 'overyielding', OY) en comparaison aux espèces pures. Cette dernière s'explique par deux composantes additives : l'effet de complémentarité lié à une meilleure utilisation des ressources en mélange (CE) et l'effet de sélection (SE) lié à la dominance des espèces les plus productives et les mieux adaptées aux conditions de culture (Fig. 2). Les expérimentations à mettre en œuvre pour déterminer ces contributions sont lourdes et coûteuses, difficiles à multiplier pour beaucoup de sites ou de composition d'espèces à tester. La modélisation trouve ici une place de choix pour compléter l'expérimentation et permettre une analyse fine des facteurs explicatifs de la performance des prairies diversifiées dans un gradient de conditions (e.g. de climats, de sols ou de différences entre les espèces testées).

Un exemple de raisonnement des caractéristiques des espèces à associer a été réalisé avec VGL pour une exploration de la performance des associations binaires à base de luzerne (Louarn *et al.*, 2020). Un plan de simulation rendant compte de différentes espèces voisines théoriques a été testé pour identifier les caractéristiques les plus importantes affectant la production et l'équilibre des mélanges à base de luzerne (phénologie, hauteur, croissance et fonctionnement racinaire). Il a été analysé pour différentes proportions des espèces au semis (5 proportions initiales), et différents niveaux de fertilisation (0, 120 et 300 kg N.Ha⁻¹) pour identifier si, et comment, les caractéristiques désirables de l'espèce compagne changeaient selon le management et les caractéristiques du sol. En lien avec les problèmes de persistance de luzerne en association (Louarn *et al.*, 2024), la question a été d'évaluer les éléments favorables à deux critères de performance : une plus forte complémentarité entre les espèces dans l'acquisition des ressources (OY élevés ; Fig 3A-C) et à une stabilité des proportions de luzerne au cours du temps (Figure 3D-F).

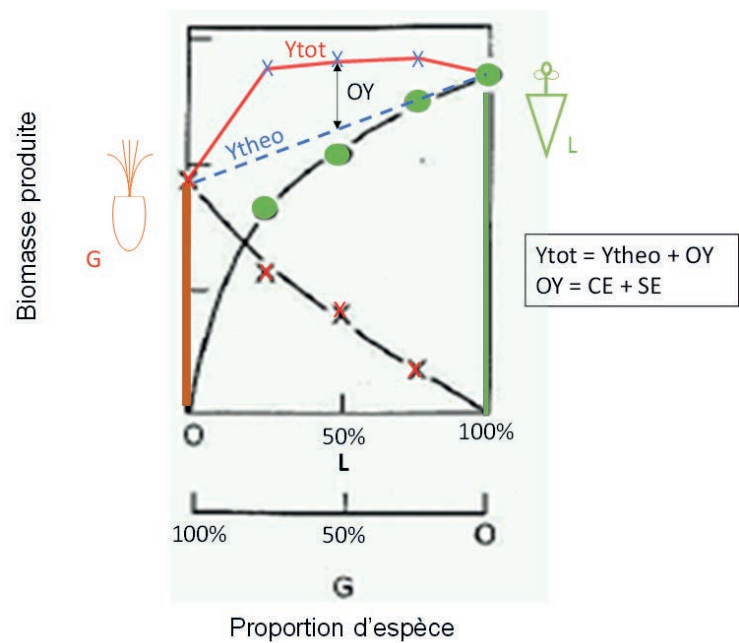


Figure 2 : Schéma illustrant les composantes de la performance d'une association bispécifique (G et L) et décomposant la production totale du mélange (Ytot) en la somme du rendement théorique attendu en absence d'interaction entre les espèces (Ytheo, égal à la moyenne des cultures pures) et d'un effet de surproduction de l'association (OY) pour différentes proportions initiales possibles. OY peut lui-même être décomposé en un effet de complémentarité (CE) et un effet de sélection (SE) non visibles sur le graphique. Le même principe peut être généralisé à des communautés de plus de deux espèces (Loreau et Hector, 2001) et a été appliqué dans différentes études de simulations.

Figure 2: Diagram illustrating the components of the performance of a bispecific mixture (G and L) and breaking down the total production of the mixture (Ytot) into the sum of the theoretical yield expected in the absence of interaction between species (Ytheo, equal to the average of pure crops) and an overproduction effect of the association (OY) for different possible initial proportions. OY can itself be broken down into a complementarity effect (CE) and a selection effect (SE) not visible on the graph. The same principle can be generalized to communities of more than two species (Loreau and Hector, 2001) and has been applied in various simulation studies.

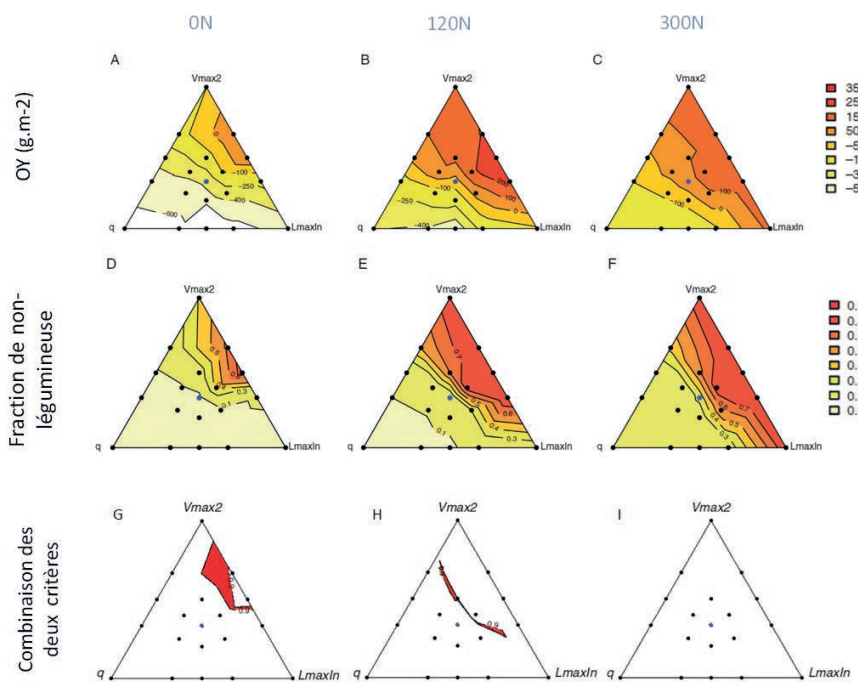


Figure 3 : Diagrammes ternaires illustrant l'impact des différences de valeur de trait entre espèces pour 3 traits (LmaxIn, Vmax2 et q) sur la surproduction (A-C), la proportion des espèces dans l'association (D-F) et les régions de l'espace phénotypique combinant favorablement ces deux critères (E-G ; quartiles supérieurs d'OY et de maintien des proportions). Les données sont présentées pour trois niveaux d'azote : ON, 120N et 300N. Les pointes du triangle illustrent des espèces associées présentant les différences maximales avec la luzerne et le centre des espèces phénotypiquement similaires. 'q' : paramètre affectant la réponse à la température et la phénologie ; 'LmaxIn' : longueurs maximales d'entre-nœuds, paramètre affectant la hauteur ; 'Vmax2' : capacités intrinsèques d'absorption d'azote minéral, paramètre affectant la compétition racinaire (adapté de Louarn et al., 2020).

Figure 3: Ternary diagrams illustrating the impact of trait value differences between species for three traits (LmaxIn, Vmax2, and q) on overproduction (A-C), species proportion in the association (D-F), and regions of the phenotypic space that favorably combine these two criteria (E-G ; upper quartiles of OY and proportion maintenance). The data are presented for three nitrogen levels: ON, 120N, and 300N. The tips of the triangle illustrate associated species with the maximum differences from alfalfa, and the center of phenotypically similar species. 'q' : parameter affecting temperature response and phenology ; 'LmaxIn' : maximum internode lengths, parameter affecting height ; 'Vmax2' : intrinsic mineral nitrogen absorption capacities, parameter affecting root competition. (adapted from Louarn et al., 2020).

Il ressort de ces simulations plusieurs conclusions :

- Un effet de surproduction (faire mieux que la moyenne des espèces pures ; $OY > 0$) est quasiment constitutif de n'importe quelle association avec de la luzerne ; en revanche **le niveau de surproduction est très variable selon les caractéristiques de l'espèce voisine** (Fig. 3).
- La complémentarité entre les espèces est maximale quand la luzerne et sa voisine sont similaires en termes de hauteur, mais contrastées (et à l'avantage de l'espèce compagne) en termes de précocité de développement et de capacité d'acquisition de l'azote (Fig. 3A-C).
- Pour chaque niveau de fertilisation, **il n'y a pas une seule combinaison idéale, mais plutôt une zone, ou plage de l'espace phénotypique, qui donne des performances similaires**. En revanche, cette zone peut changer **de façon marquée si l'environnement change** (e.g. prime au espèces compagnes plus hautes sous fort azote).
- Les associations les plus stables au cours du temps ne sont pas situées dans les mêmes zones de l'espace phénotypique que les associations les plus performantes en termes d'OY (Fig. 3D-F). Les caractéristiques recherchées **peuvent être antagonistes** selon les objectifs. Par exemple dans ce cas, les complémentarités les plus élevées sont atteintes pour des associations où la légumineuse décline au cours du temps (non stables) et relargue son azote du fait de la mortalité des plantes.
- Croiser les objectifs de production (e.g. associations avec une production acceptable à tous les niveaux d'N ; associations à la fois stable et performante en production) **amène à faire des compromis sur chacun des objectifs**. Dans certains cas ces compromis sont possibles (par exemple de combiner stabilité et production dans un environnement faiblement fertilisé, Fig. 3G), mais parfois ils se révèlent simplement irréalistes (par exemple de combiner stabilité et production sous forte disponibilité en N, Fig. 3I). Dans un cas comme dans l'autre, le modèle permet de préciser les combinaisons prometteuses à aller explorer expérimentalement ou au contraire à éviter car présentant de faibles probabilités de succès.

Ce travail, encore largement théorique, illustre un intérêt de tels modèles pour explorer une large gamme de situations et d'association « à gros grain ». Il confirme des pratiques empiriques déjà mises en œuvre (c.f. recommandations au niveau des espèces ; Suter *et al.*, 2012 ; AFPF, 2014) plus qu'il ne dévoile de nouvelle façon de constituer des associations ou des PME. Néanmoins, il permet d'identifier clairement des clés de décision sur des critères spécifiques et variétaux ayant le plus d'effet (e.g. sens de variation et effets relatifs des différences de précocité ou de hauteur par exemple dans ce cas) et confirme la possibilité de définir des associations à la fois productives et stables en conditions bas intrants. Une étape ultérieure pourrait-être d'aborder la question des atouts/limites de mélanges d'espèces plus complexes et celle

de la typologie des variétés à assembler pour un mélange cible d'espèces.

3.2. Diversité intraspécifique : effets sur le rendement et la stabilité des communautés

Une autre question pour raisonner les compositions de prairies semées porte sur l'utilisation de la diversité génétique intraspécifique (IV, pour intraspecific variation). Elle a aussi été explorée à travers des simulations d'associations théoriques à base de luzerne avec VGL (Wolff *et al.*, 2024). L'hypothèse communément admise est que la variabilité génétique au sein d'une espèce pourrait améliorer la production et la résilience des communautés végétales en cas d'aléas. Dans le cas des prairies, une plus grande stabilité dans le temps de la composition du mélange a aussi été suggérée (Meilhac *et al.*, 2019). La pratique des mélanges variétaux est ainsi de plus en plus répandue dans les PME commercialisées par les semenciers sans que les règles pour les raisonner ou pour objectiver les avantages de cette pratique au regard du coût des semences ne soient encore clairement établis (Schaub *et al.*, 2021).

Un exercice de simulation testant les impacts de la diversité intraspécifique dans 63 associations virtuelles contrastées a été réalisé. Les espèces compagnes testées étaient positionnées selon un gradient de similitude fonctionnelle avec la luzerne (i.e. des différences plus ou moins grandes pour les valeurs moyennes des traits de phénologie, hauteur et acquisition d'N entre l'espèce cible et sa compagne) et trois niveaux possibles de diversité intra (très faible, intermédiaire ou élevé pour les trois). Il ressort de ces simulations plusieurs conclusions :

- Augmenter la variabilité génétique intraspécifique **ne conduit pas en soi à une augmentation de la complémentarité entre espèces et de l'OY des associations** dans les situations testées. Au contraire, l'étendue des valeurs d'OY et des effets de complémentarité se trouve réduit sous fort IV (Fig. 4AB).
- En revanche, augmenter la variabilité génétique intraspécifique **favorise bien la stabilité de la composition spécifique de l'association et le maintien dans le temps des espèces dominées** de la communauté (Fig. 4C).
- Les **effets de IV sur la stabilité sont plus prononcés dans des conditions stressantes** (i.e. forte limitation azotée dans cet exercice) que dans des conditions très poussantes.
- Les effets de IV sur la stabilité sont aussi **plus prononcés dans les association fonctionnellement similaires** (i.e. différences de hauteur ou de caractéristiques racinaires intermédiaires entre les deux espèces) que dans des couverts maximisant les contrastes au niveau phénotypique. Les effets de la diversité intraspécifique sur l'équilibre des espèces sont en effets plus modestes que les effets liés à la moyenne des valeurs de traits qui définissent les espèces dans ces simulations.

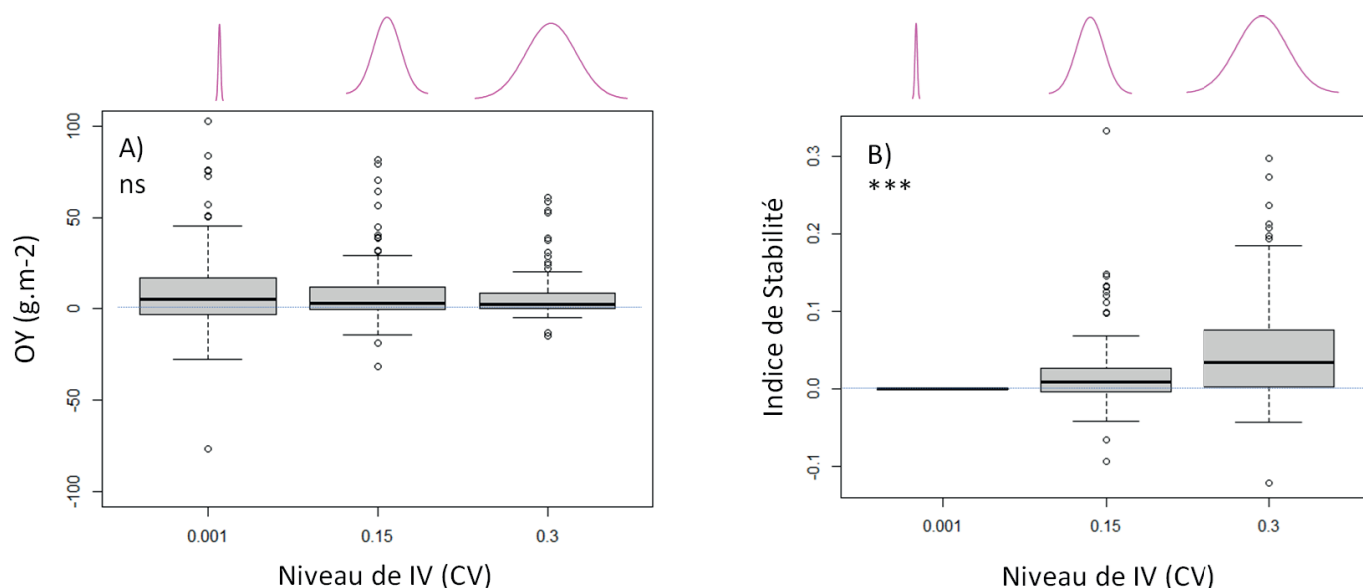


Figure 4 : Impact du niveau de diversité intraspécifique sur les distributions de la surproduction (A, OY) et du maintien de stabilité (B, Indice de stabilité) de 63 associations simulées (adapté de Wolff *et al.*, 2024). CV : coefficient de variation des traits définissant chaque espèce.

Figure 4: Impact of intraspecific diversity level on distributions of overyielding (A, OY) and community stability (B, Stability Index) of 63 contrasting simulated mixtures (adapted from Wolff *et al.*, 2024). CV: Coefficient of variation of the traits defining each species.

- Enfin, les mécanismes écologiques associés à ces effets dans les couverts simulés relèvent en premier lieu d'un relâchement de la compétition locale du fait d'une **plus grande hétérogénéité spatiale** des couverts sous fort IV (hypothèse des microenvironnements plus favorables aux plantes dominées ; Ehlers *et al.*, 2016). Ils n'apparaissent pas liés à une amélioration significative de la complémentarité entre les espèces.

Ces résultats restent exploratoires, mais illustrent bien l'intérêt potentiel d'augmenter la diversité intraspécifique dans certaines configurations de mélanges. Les atouts de la modélisation pour investiguer des plans d'expérience complexes, hiérarchiser des impacts et identifier de potentiels mécanismes d'action dans ces systèmes dynamiques et complexes sont manifestes dans ce cas.

4. Perspectives pour la conception des prairies multi-espèces et l'idéotypage

Les recherches récentes ont fait la preuve de concept de la capacité des modèles individu-centrés comme VGL à prédire la production et la dynamique de mélanges pour lesquels le modèle a été correctement calibré (Faverjon *et al.*, 2019). De premières études ont aussi montré leur intérêt pour explorer les combinaisons de traits qui améliorent un mélange cible existant (Louarn *et al.*, 2020) ou à évaluer les impacts d'une diversité intraspécifique accrue pour certains traits phénotypiques d'intérêt (Wolff *et al.*, 2024). Au-delà de la compréhension des mécanismes, l'enjeu est de traduire ces connaissances en règles opérationnelles, capables d'orienter la

sélection, le conseil aux agriculteurs et la mise en place de systèmes fourragers plus résilients. Une liste non exhaustive de directions de recherche concerne i) l'amélioration des recommandations en fonction du pédoclimat local, ii) les préconisations en termes de diversité intraspécifique à favoriser (ou non) selon les traits et iii) l'identification de critères et méthodes de sélections pour les mélanges.

4.1. Concevoir des mélanges adaptés à différents environnements cibles

L'un des enseignements majeurs des réseaux d'essais de PME (Finn *et al.*, 2013) et des exercices de modélisation présentés ci-dessus est qu'il n'existe pas de mélange universellement optimal. Au mieux, le fait que des plages de composition initiales donnent des résultats proches peut-être exploité pour définir des mélanges « passe-partout », mais qui ne sont généralement pas les plus performants dans un site ou un pédoclimat donné (Schaller, 2025). Mais bien souvent, l'identité des espèces est cruciale et serait à adapter selon l'usage et le pédoclimat pour maximiser les effets d'identité (Ytheo, Fig 2 ; Suter *et al.*, 2012). Un corolaire de ces changements d'espèces est aussi que les proportions initiales et désirables à atteindre pour maximiser leur contribution au mélange sont différentes et à adapter selon la composition spécifique et l'environnement cible (OY et CE, Fig 2 ; Louarn *et al.*, 2016). Pour les deux questions associées qui sont i) **prédire les potentialités de rendement des espèces pures et leur dépendance à l'environnement** et ii) explorer in silico un grand nombre de **proportion d'un même mélange**, les modèles mécanistes pourraient s'avérer un atout précieux à la conception.

4.2. Mieux mobiliser la diversité intraspécifique

La diversité intraspécifique (IV) constitue un levier encore largement sous-exploité. L'objectif principal avec ce levier ne serait pas tant d'augmenter la productivité moyenne que de réduire la variabilité et d'améliorer la résilience face aux aléas. Une difficulté qui persiste à mobiliser cette diversité est qu'il s'agit bien souvent :

- **d'effets plus faibles que ceux liés aux choix des espèces** (Wolff *et al.*, 2024),
- lors d'un mélange de plusieurs variétés, d'effets liés à un grand nombre de traits, chacun pouvant jouer positivement ou négativement sur les services attendus (i.e. la résultante étant donc difficile à prédire et souvent minorée par rapport à l'action de IV sur un seul trait),
- d'effets pour partie dépendants des **corrélations génétiques** entre traits (pléiotropie)
- et enfin d'un levier facilement **susceptible d'effet d'aubaine** (par exemple en raisonnant davantage en coût des semences vendues qu'en termes de services agronomiques et environnementaux).

Pour ces questions aussi la modélisation peut se révéler un atout pour objectiver les gains attendus d'une diversité intraspécifique accrue, évaluer différentes stratégies de diversification intraspécifique (mélange de variétés versus sélection de variétés à base génétique large sur certains traits d'intérêts) ou encore en intégrant l'effet des corrélations génétiques entre traits dans ces réflexions.

4.3. Vers un idéotype variétal pour les couverts diversifiés ?

La notion d'idéotype, introduite initialement en sélection végétale pour définir des profils variétaux adaptés à un objectif de production, prend une dimension nouvelle en ce qui concerne les couverts plurispécifiques (Litraco et Violle, 2015). Il ne s'agit plus seulement de sélectionner des plantes performantes en monoculture, mais de définir des idéotypes performants et adaptés à des voisins différents d'eux même.

Cela peut mettre en jeu de **nouveaux traits d'intérêt** qui ne jouent pas avec la même force dans un couvert monospécifique et un couvert diversifié (e.g. traits affectant la plasticité de la hauteur ou du tallage ; Louarn et Faverjon, 2018), de **l'identification d'une direction de sélection favorable** à la performance de l'association, qui dépend à la fois du trait et du partenaire (e.g. décalage de précocité ; Louarn *et al.*, 2020) ou encore de **nouvelles méthodes d'évaluation** du matériel à sélectionner (e.g. choix des testeurs pour révéler l'aptitude à l'association ; Becker *et al.*, 2023). Pour toutes ces questions aussi, la modélisation peut s'avérer un outil indispensable en complément de l'expérimentation (Martre *et al.*, 2015 ; Bourke *et al.*, 2021).

4.4. Complémentarité entre modélisation mécaniste et IA

L'essor récent des approches d'intelligence artificielle (IA) et notamment d'apprentissage automatique ouvre de nouvelles perspectives pour la sélection (Farooq *et al.*, 2024) et la modélisation des couverts diversifiés (Pichler *et al.*, 2020). Loin de se substituer aux modèles mécanistes, ces approches peuvent en constituer un complément intéressant. Les modèles individuels centrés, fondés sur des **relations physiques et écophysiologiques explicites, décrivent un système de contraintes** (internes et externes) dans lequel se mettent en place les interactions plante-plante. Toutes les réponses, et tous les ordres de grandeur des valeurs de traits ne sont pas possibles, bio-physiquement parlant, dans de tels modèles. Les modèles d'IA, quant à eux, **excellents dans l'extraction de régularités à partir de grands volumes de données** expérimentales ou de terrain (souvent lourdes à obtenir pour les communautés prairiales), et dans la détection de relations non linéaires complexes. L'enjeu est donc de combiner la puissance explicative des modèles mécanistes avec la capacité prédictive des approches d'apprentissage.

L'IA peut par exemple contribuer à accélérer le paramétrage des modèles mécanistes (e.g. faciliter l'estimation de certains paramètres par des méthodes d'imagerie, Aillery *et al.*, 2024) et ainsi contribuer à lever un des freins d'utilisation de ces modèles. Elle peut aussi aider à simplifier l'accès aux sorties et l'interactivité avec les modèles IBM lourds en calcul, par l'apprentissage et construction de méta-modèles (modèles synthétisant les sorties d'un modèle plus complexe) capables de rendre compte du comportement de simulations complexes de façon plus fluide et instantanée. Inversement, les modèles mécanistes offrent aux approches d'IA un accès à de grands jeux de données simulées (ou données synthétiques) avec potentiellement accès à de nombreuses variables intermédiaires difficiles d'accès et rarement mesurées. Ils offrent aussi via leurs sorties multivariées un cadre interprétable et fondé sur des lois biophysiques, limitant le piège des prédictions « boîtes noires » (e.g. hallucinations) des modèles d'IA. L'avenir réside probablement dans **des approches hybrides, où l'acquisition de données réelles, la modélisation mécaniste et l'appui de l'IA** se complèteront pour analyser, comprendre et transférer vers le terrain des recommandations de conduite des PME et des critères permettant d'objectiver leur performance.

Remerciements

Cette étude a bénéficié du soutien du ministère français de l'Agriculture et de l'Alimentation (« fond CASDAR, appel à projets Semences et sélection végétale 2020, projet MELANGES »).

Références bibliographiques

- Aillery, V., Vleugels, T., Cnops, G., De Swaef, T., Gentelet, F., Jeudy, C., ... & Louarn, G. (2024). Genetic variation and morphogenetic determinants of root-shoot allocation in two perennial forage legumes. *Plant and Soil*, 507(1), 433-449.
- AFPF (2014). Préconisations agronomiques pour les mélanges de semences pour prairies en France (www.afpf-asso.fr/files/Outils/Plaquette_AFPF-Melanges.pdf)
- Becker, C., Berthomé, R., Delavault, P., Flutre, T., Fréville, H., Gibot-Leclerc, S., ... & Roux, F. (2023). The ecologically relevant genetics of plant-plant interactions. *Trends in Plant Science*, 28(1), 31-42.
- Bourke, P. M., Evers, J. B., Bijma, P., van Apeldoorn, D. F., Smulders, M. J., Kuyper, T. W., ... & Bonnema, G. (2021). Breeding beyond monoculture: Putting the "intercrop" into crops. *Frontiers in Plant Science*, 12, 734167.
- Capitaine M., Pelletier P., Hubert F., (2008). Les prairies multisécifiques en France : histoire, réalités et valeurs attendues. *Fourrages* 194, 123-136.
- De Wit, C.T., 1960. On competition. Verslag Landbouw-Kundige Onderzoek 66, 1-28.
- Ehlers, B. K., Damgaard, C. F., & Laroche, F. (2016). Intraspecific genetic variation and species coexistence in plant communities. *Biology letters*, 12(1), 20150853.
- Farooq, M. A., Gao, S., Hassan, M. A., Huang, Z., Rasheed, A., Hearne, S., ... & Li, H. (2024). Artificial intelligence in plant breeding. *Trends in Genetics*, 40(10), 891-908.
- Faverjon, L., Escobar-Gutiérrez, A., Litrico, I., Julier, B., & Louarn, G. (2019). A generic individual-based model can predict yield, nitrogen content, and species abundance in experimental grassland communities. *Journal of Experimental Botany*, 70(9), 2491-2504.
- Finn, J. A., Kirwan, L., Connolly, J., Sebastià, M. T., Helgadottir, A., Baadshaug, O. H., ... & Lüscher, A. (2013). Ecosystem function enhanced by combining four functional types of plant species in intensively managed grassland mixtures: a 3-year continental-scale field experiment. *Journal of Applied Ecology*, 50(2), 365-375.
- Gaudio, N., Escobar-Gutiérrez, A. J., Casadebaig, P., Evers, J. B., Gérard, F., Louarn, G., ... & Justes, E. (2019). Current knowledge and future research opportunities for modeling annual crop mixtures. A review. arXiv preprint arXiv:1902.10542.
- Grimm, V., & Railsback, S. F. (2013). Individual-based modeling and ecology. Individual-based modeling and ecology. Princeton university press.
- Huyghe C., Delaby L., (2013). Prairies et systèmes fourragers. Editions France Agricole, Paris.
- Julier B., Louarn G., Gastal F., Surault F., Sampoux J.-P., Maamouri A., Fernandez L. (2014). Les associations graminées - légumineuses prairiales. Comment sélectionner des variétés pour accroître leur productivité et faciliter leur conduite ? *Innovations Agronomiques*, 40, 61-72.
- Justes, E., Bedoussac, L., Dordas, C., Frak, E., Louarn, G., Boudsocq, S., ... & Li, L. (2021). The 4C approach as a way to understand species interactions determining intercropping productivity. *Frontiers of Agricultural Science and Engineering*, 8(3), 3.
- Litrico, I., & Violle, C. (2015). Diversity in plant breeding: a new conceptual framework. *Trends in plant science*, 20(10), 604-613.
- Loreau, M., & Hector, A. 2001. Partitioning selection and complementarity in biodiversity experiments. *Nature*, 412(6842), 72-76.
- Louarn, G., & Faverjon, L. (2018). A generic individual-based model to simulate morphogenesis, C-N acquisition and population dynamics in contrasting forage legumes. *Annals of Botany*, 121(5), 875-896.
- Louarn, G., & Song, Y. (2020). Two decades of functional-structural plant modelling: now addressing fundamental questions in systems biology and predictive ecology. *Annals of Botany*, 126(4), 501-509.
- Louarn G., Corre-Hellou G., Fustec J., Lô-Pelzer E., Julier B., Litrico I., Hinsinger P., Lecomte C., (2010). Déterminants écologiques et physiologiques de la productivité et de la stabilité des associations graminées-légumineuses. *Innovations Agronomiques* 11, 79-99.
- Louarn, G., Escobar-Gutiérrez, A., Migault, V., Faverjon, L., & Combes, D. (2014). "Virtual grassland": an individual-based model to deal with grassland community dynamics under fluctuating water and nitrogen availability. *Grassland Science in Europe*, 19, 242-244.
- Louarn, G., Pereira-Lopès, E., Fustec, J., Mary, B., Voisin, A. S., de Faccio Carvalho, P. C., & Gastal, F. (2015). The amounts and dynamics of nitrogen transfer to grasses differ in alfalfa and white clover-based grass-legume mixtures as a result of rooting strategies and rhizodeposit quality. *Plant and Soil*, 389(1), 289-305.
- Louarn, G., Faverjon, L., Migault, V., Escobar-Gutiérrez, A. J., Combes, D. (2016). Assessment of '3DS', a soil module for individual-based models of plant communities. IEEE International Conference on Functional-Structural Plant Growth Modeling, Simulation, Visualization and Applications (FSPMA). (Piscataway, N.J: IEEE), 125-132.
- Louarn, G., Barillot, R., Combes, D., & Escobar-Gutiérrez, A. (2020). Towards intercrop ideotypes: non-random trait assembly can promote overyielding and stability of species proportion in simulated legume-based mixtures. *Annals of Botany*, 126(4), 671-685.
- Louarn, G., Edouard, S., Barre, P., Julier, B., & Gastal, F. (2024). The older the better? Delayed complementarity, overyielding, and improved residue composition in ageing alfalfa-fescue mixtures. *Plant and Soil*, 499(1), 553-567.
- Lüscher, A., Barkaoui, K., Finn, J. A., Suter, D., Suter, M., & Volaire, F. (2022). Using plant diversity to reduce vulnerability and increase drought resilience of permanent and sown productive grasslands. *Grass and Forage Science*, 77(4), 235-246.
- Martre, P., Quilot-Turion, B., Luquet, D., Memmah, M. M. O. S., Chenu, K., & Debaeke, P. (2015). Model-assisted phenotyping and ideotype design. *Crop physiology*, 349-373. Academic Press.
- Meilhac, J., Durand, J. L., Beguier, V., & Litrico, I. (2019). Increasing the benefits of species diversity in multispecies temporary grasslands by increasing within-species diversity. *Annals of Botany*, 123(5), 891-900.
- O'Malley, J., Finn, J. A., Malisch, C. S., Adler, P. R., Bezemer, M., Black, A., ... & Brophy, C. (2023). LegacyNet: introducing an international multi-site experiment investigating potential benefits of increasing the species diversity of grassland leys within crop rotations. *Grassland Science in Europe*, 28, 249-251.
- Pichler, M., Boreux, V., Klein, A. M., Schleuning, M., & Hartig, F. (2020). Machine learning algorithms to infer trait-matching and predict species interactions in ecological networks. *Methods in Ecology and Evolution*, 11(2), 281-293.
- Rodriguez A., Chabbi A., Louarn G. (2025). Relation entre la diversité floristique des prairies, leur performance productive, et leur capacité de stockage de Carbone. *Innovations Agronomiques*, 105, 15-30.
- Rouet, S., Durand, J. L., Leclercq, D., Bernicot, M. H., Combes, D., Escobar-Gutiérrez, A., & Barillot, R. (2022). L-GrassF: a functional-structural and phenological model of Lolium perenne integrating plant morphogenesis and reproductive development. *silico Plants*, 4(2), diac012.
- Suter D., Rosenberg E., Mosimann E., Frick R. (2012). Mélanges standards pour la production fourragère – Prairies temporaires -Révision 2013-2016. Recherche Agronomique Suisse 3(10) : 1-12.
- Schaller, C. (2025) Analyse de la performance d'un mélange fourrager commercial générique : Intérêts et Limites. Rapport de master-ingénieur, ESA Angers, 32p.
- Schaub, S., Finger, R., Buchmann, N., Steiner, V., & Klaus, V. H. (2021). The costs of diversity: higher prices for more diverse grassland seed mixtures. *Environmental Research Letters*, 16(9), 094011.
- Van Oijen, M., Barcza, Z., Confalonieri, R., Korhonen, P., Kröel-Dulay, G., Lellei-Kovács, E., ... & Bellocchi, G. (2020). Incorporating biodiversity into

- biogeochemistry models to improve prediction of ecosystem services in temperate grasslands: Review and roadmap. *Agronomy*, 10(2), 259.
- Vertes F., Jeuffroy M.H., Louarn G., Voisin A.S., Justes E. (2015). Légumineuses et prairies temporaires : des fournitures d'azote pour les rotations. *Fourrages*, (223), 221-232.
- Wolff, B., Julier, B., & Louarn, G. (2024). Impact of intraspecific genetic variation on interspecific competition: a theoretical case study of forage binary mixtures. *Frontiers in Plant Science*, 15, 1356506.
- Wright, A. J. (1985). Selection for improved yield in inter-specific mixtures or intercrops. *Theoretical and applied genetics*, 69(4), 399-407.