

Impacts des changements climatiques et atmosphériques sur la prairie et sa production

**J.F. Soussana¹, F. Teyssonneyre¹, C. Picon-Cochard¹,
E. Casella¹, J.M. Besle², M. Lherm³, P. Loiseau¹**

Le changement climatique prévisible suite à l'accroissement de la concentration atmosphérique en CO₂ aura des impacts sur la production fourragère et sa répartition saisonnière, sur la valeur alimentaire de l'herbe, sur la dynamique de végétation et sur l'utilisation des intrants (eau, azote). Des adaptations des pratiques de gestion sont envisagées.

RESUME

Un doublement de la concentration ambiante en CO₂ augmente la production fourragère de 15-20%. Mais s'il est combiné à un réchauffement de 3°C, il n'y a pas d'amélioration de la production, malgré un allongement de la saison de croissance, car le déficit estival est accru. Sous forte teneur en CO₂, la valeur énergétique de l'herbe augmente (teneur en sucres solubles), mais sa valeur azotée peut diminuer. A court terme, les sols répondent à l'augmentation du CO₂ atmosphérique par un stockage accru de carbone. L'impact de l'enrichissement en CO₂ sur la composition botanique des prairies varie selon le rythme de coupe. Dans le Massif Central, les scénarios climatiques prévus pour la fin du siècle se traduiraient par une augmentation de la production d'herbe, qui autoriserait un chargement animal accru et une extension de la saison de pâturage

MOTS CLES

Azote, changement climatique, dioxyde de carbone, dynamique de végétation, environnement, évolution, ray-grass anglais, prairie permanente, production fourragère, simulation, valeur alimentaire.

KEY-WORDS

Carbon dioxide, climatic change, environment, evolution, feeding value, forage production, nitrogen, perennial ryegrass, permanent pasture, simulation, sward dynamics.

AUTEURS

1 : Equipe Fonctionnement et Gestion de l'Ecosystème Prairial, Unité d'Agronomie, INRA, 234, Av du Brézet, F-63039 Clermont-Ferrand cedex 2.

2 : Unité de Recherches sur les Herbivores, INRA Theix.

3 : Unité d'Economie de l'Elevage, INRA Theix.

CORRESPONDANCE

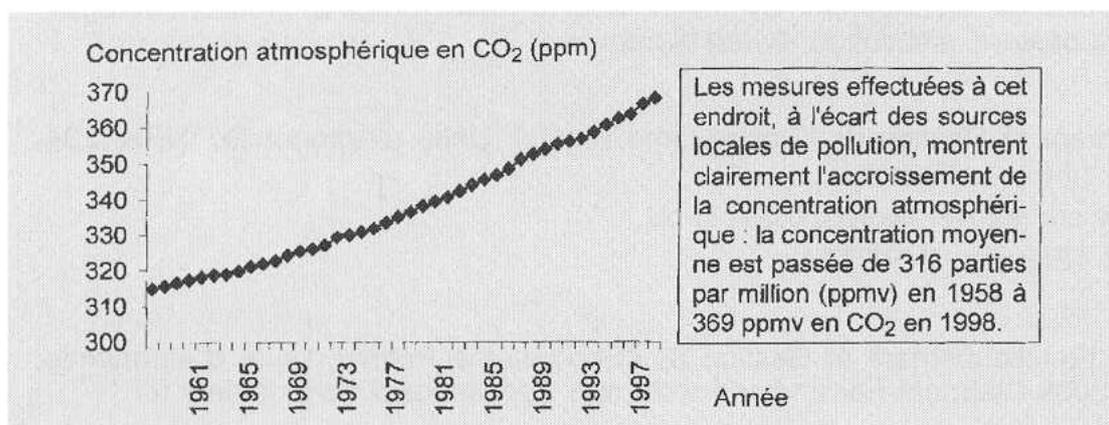
J.F. Soussana, Equipe Fonctionnement et Gestion de l'Ecosystème Prairial, Unité d'Agronomie, INRA, 234, Av du Brézet, F-63039 Clermont-Ferrand cedex 2 ; mél : soussana@clermont.inra.fr

1. Les répercussions climatiques envisagées avec le réchauffement de la planète

Depuis 1750, la concentration atmosphérique de gaz carbonique (CO₂) s'est accrue d'un tiers. Le taux d'augmentation de la concentration en CO₂ de l'atmosphère a atteint 0,4% par an durant les deux dernières décennies (figure 1). Ce taux n'a jamais été aussi élevé depuis au moins vingt mille ans.

Figure 1 : Concentration en CO₂ dans l'atmosphère mesurée à une altitude de 4 000 mètres sur le pic de Mauna Loa à Hawaii depuis 1958 (d'après GIEC-Working group I, 2001).

Figure 1 : Atmospheric concentration of CO₂ measured at 4 000 m a.s.l. on Mauna Loa Peak in Hawaiï since 1958 (after GIEC-Working group I, 2001).



L'accumulation actuelle de CO₂ dans l'atmosphère, comme celle d'autres gaz présents à l'état de trace (méthane, oxyde nitreux et chloro-fluorocarbones), contribue à l'augmentation de l'effet de serre. En piégeant, le rayonnement infrarouge émis par la surface terrestre (forçage radiatif), ces gaz contribuent à la régulation du climat. Les simulations de la réponse du climat à l'accroissement de l'effet de serre et aux facteurs naturels du forçage radiatif indiquent que les concentrations croissantes de gaz d'origine anthropique à effet de serre ont contribué substantiellement au réchauffement observé depuis 50 ans. Des incertitudes demeurent toutefois quant à la réponse future du climat à ces facteurs.

A la fin du siècle, les modèles prévoient des concentrations atmosphériques en CO₂ situées entre 540 et 970 ppm (parties par million), à comparer avec une concentration avant la révolution industrielle de 280 ppm et avec une concentration actuelle d'environ 367 ppm. L'accroissement moyen de la température de surface est estimé devoir être de 1,5 à 6°C de 1990 à 2100. Cette augmentation serait sans précédent dans les dix mille dernières années. Il est presque certain que toutes les surfaces continentales se réchaufferont plus rapidement que la moyenne, particulièrement celles situées à haute latitude en saison froide.

Les impacts sur la production agricole seront largement fonction de l'évolution de la pluviométrie et de sa répartition au cours du temps et entre régions. Le Groupe Intergouvernemental sur l'Evolution du Climat (GIEC-Working group I, 2001) montre une tendance à l'augmentation de la pluviométrie en Europe du nord (0 à + 3% par décennie) au printemps, à l'automne et en hiver. En revanche, les modèles prédisent une réduction de la pluviométrie estivale (de - 0,2 à - 6% par décennie) pour l'Europe du Sud et l'Afrique du Nord, qui pourrait également s'étendre en Europe du nord (de - 1,8 à + 0,8% par décennie).

Parmi les conclusions très probables (à plus de 95%) du GIEC, on retiendra : une augmentation des températures maximales et une augmentation de la fréquence des jours chauds, une diminution des températures minimales et de la fréquence des jours froids (ou encore des gelées). Les conclusions probables (probabilité supérieure à 2/3) concernent une diminution de l'amplitude thermique journalière, des précipitations plus fréquentes et plus intenses, des vagues de chaleurs plus fréquentes et, inversement, des vagues de froid moins fréquentes, une augmentation des épisodes de fortes pluies hivernales et, enfin, une augmentation de la fréquence des sécheresses estivales dans les régions continentales situées à des latitudes intermédiaires.

Dans la suite de ce texte, nous rappelons tout d'abord les principales interactions entre effets du CO₂ et de la température sur la croissance végétale, puis nous évaluons les impacts sur les prairies temporaires en soulignant les interactions probables avec le cycle de l'azote dans le sol. Nous évaluons ensuite les conséquences du changement climatique pour la dynamique de végétation en prairie et pour la qualité des fourrages. Enfin, nous discutons la capacité des modèles à prédire les impacts du changement climatique et les adaptations possibles des pratiques.

2. Rappels sur les effets de l'augmentation de la concentration atmosphérique en CO₂

*** Effets primaires du CO₂ sur la photosynthèse et sur la transpiration**

Pour un premier groupe de plantes dites en C₃ (comprenant les graminées fourragères de la zone tempérée et l'ensemble des légumineuses), la fixation de CO₂ s'exerce sur un substrat à trois atomes de carbone. Chez ces espèces, la concentration atmosphérique actuelle en CO₂ (environ 360 ppm) ne suffit pas pour saturer l'activité de la photosynthèse. Un doublement (700 ppm) instantané de la concentration atmosphérique en CO₂ augmente ainsi de 30 à 40% la photosynthèse des feuilles bien éclairées. Le CO₂ tend aussi à fermer les stomates, ce qui réduit les pertes en eau.

D'autres espèces issues de la zone intertropicale (comprenant des graminées d'origine tropicale comme le maïs ou le sorgho) présentent une photosynthèse dite en C₄ qui est habituellement saturée à la teneur ambiante en CO₂. Pour ce second groupe, une augmentation de la concentration en CO₂ tend à réduire les pertes en eau de la plante, mais n'augmente pas directement l'activité de la photosynthèse.

*** Effets d'un enrichissement contrôlé en CO₂ à l'air libre sur la production végétale potentielle**

Les réponses des principales espèces cultivées à une augmentation de la concentration atmosphérique en CO₂ (notée [CO₂] dans la suite de ce texte) ont été étudiées expérimentalement depuis une trentaine d'années au moins. La première génération d'expériences a été conduite à petite échelle (sur des plantules cultivées en pot, dans l'environnement optimal d'un phytotron) et durant quelques semaines seulement. Les résultats ont le plus souvent indiqué une forte stimulation de la croissance. Le réalisme de ces premières expériences n'ayant pu être démontré, l'on s'est interrogé sur la possibilité de transposer les conclusions obtenues au cas de peuplements et même d'une parcelle de plein champ.

A partir de la fin des années 1980, de nouvelles techniques d'enrichissement en CO₂ de l'atmosphère des cultures ont vu le jour. La technique de référence FACE (*Free Air Carbon dioxide Enrichment*) consiste à réaliser une fumigation contrôlée en CO₂ d'une culture de plein champ : de l'air fortement enrichi en gaz carbonique est injecté dans un anneau creux, placé autour d'une ou de plusieurs parcelles expérimentales. Cette fumigation est contrôlée en fonction de la concentration en CO₂ mesurée au centre de l'anneau et de la vitesse du vent. Une douzaine de dispositifs FACE de grande dimension sont utilisés pour les prairies aux USA contre un seul en Europe (à Zürich).

Dans le climat continental de Zürich, les résultats obtenus avec cette technique indiquent une augmentation de 7% environ de la production d'une graminée fourragère comme le ray-grass anglais lorsque la [CO₂] est portée à 550 ppm. Ces chiffres sont représentatifs de la fourchette généralement observée pour les prairies (+ 15% pour un doublement de la concentration ambiante en CO₂, Campbell et Smith, 2000) ; mais ils sont nettement plus faibles que ceux qui avaient été publiés initialement pour des plantes de "laboratoire".

*** Interactions possibles avec la température et avec la disponibilité en eau**

Chez les plantes en C₃, la stimulation de la photosynthèse obtenue par enrichissement en CO₂ augmente avec la température jusqu'à un optimum. D'un autre côté, l'augmentation de la température accroît en valeur absolue la respiration des cultures et, par conséquent, leurs pertes de carbone la nuit.

L'utilisation de l'eau par les végétaux est également affectée (Gitay *et al.*, 2001) :

- L'augmentation de la concentration atmosphérique en CO₂ entraîne une fermeture partielle des stomates foliaires, ce qui tend à réduire la perte en eau des feuilles sans que la photosynthèse soit pour autant pénalisée. Chez les plantes en C₃, cet effet est souvent compensé par une augmentation de la surface transpirante (feuillage plus développé), ce qui explique qu'une augmentation de la [CO₂] modifie généralement peu l'évapotranspiration par mètre carré de sol.

- Tant chez les plantes en C₃ que chez celles en C₄, l'efficacité d'utilisation de l'eau (définie comme la quantité de matière sèche végétale accumulée par unité d'eau transpirée) augmente en [CO₂] doublée. L'effet relatif du CO₂ sur la croissance est ainsi généralement plus fort en présence d'une contrainte hydrique qu'en son absence. Toutefois, lorsque des températures élevées se combinent à un déficit hydrique, l'efficacité d'utilisation de l'eau n'est plus stimulée par l'augmentation de la [CO₂].

- L'augmentation de la température de l'air et des feuilles accroît la demande climatique et l'évapotranspiration.

A l'échelle du peuplement végétal, les interactions entre température, [CO₂] et disponibilité en eau sont donc importantes et affectent à la fois la production végétale et le bilan hydrique.

3. Impacts d'un doublement de la concentration atmosphérique en CO₂ et d'un réchauffement de 3°C sur une prairie temporaire

A la fin de ce siècle, quels seront les impacts des changements climatiques et atmosphériques prévus actuellement sur la prairie temporaire? A cette date, les scénarios indiquent, en moyenne, un réchauffement de 2 à 3°C et un doublement (700 ppm) de la [CO₂], sans modification sensible des précipitations annuelles (Déqué, 2000). Une expérience a été conduite durant trois ans à l'INRA de Clermont-Ferrand afin de tester les impacts d'un tel scénario (700 ppm CO₂ et + 3°C sans variation de la pluviométrie) sur une prairie temporaire de ray-grass anglais, cultivée à deux niveaux d'apport d'azote.

Des peuplements de ray-grass anglais (cv. Préférence) ont été cultivés dans des bacs de 0,5 m² contenant un sol limoneux reconstitué. Une fois établis, ces peuplements ont été exposés à trois traitements, dans des tunnels plastiques climatisés et fortement ventilés (Casella *et al.*, 1996) :

- 350 : température extérieure et [CO₂] (350 ppm),
- 700 : température extérieure et [CO₂] doublée (700 ppm),
- 700+ : température augmentée de 3°C et [CO₂] doublée (700 ppm).

Deux fertilisations azotées ont été comparées (N+ : 530 kg N/ha/an et N- : 160 kg N/ha/an). Tous les peuplements ont reçu les mêmes apports d'eau, afin de simuler la pluviométrie moyenne du site et une contrainte hydrique estivale.

*** Bilan hydrique**

Sous CO₂ doublé, l'évapotranspiration a été légèrement réduite durant la saison de croissance, tandis que le drainage augmentait de 9% en hiver. L'efficacité d'utilisation de l'eau par les peuplements de graminée s'est accrue de 17 à 30% (tableau 1). A fort apport d'azote, la teneur en eau du sol a décliné graduellement dans le climat témoin (350), pour atteindre 20-30% de la capacité au champ à la fin de l'été. L'augmentation de la [CO₂] a eu peu d'effets sur l'eau du sol. A l'inverse, un réchauffement de 3°C sous CO₂ doublé a entraîné une nette augmentation de l'évapotranspiration, particulièrement au printemps, puis un dessèchement accru et prolongé du sol en été, ainsi qu'une forte réduction du drainage en hiver. En bilan annuel, le changement climatique (700+ comparé à 350) aurait selon ces résultats un impact négatif majeur sur la teneur en eau du sol et sur la recharge des nappes (réduction de 22 à 30% du drainage annuel ; Casella *et al.*, 1996).

*** Production fourragère**

Le doublement de la [CO₂] a accru la production moyenne des peuplements de 19 et 14%, respectivement, à faible et à fort apport d'azote (tableau 1). L'augmentation de la production a été faible et parfois non significative (+ 6%, en moyenne) au printemps et à l'automne, tandis que la réponse estivale en

conditions d'eau limitante était nettement plus forte (+ 48%, en moyenne). L'effet relatif du doublement de la $[CO_2]$ sur la production de matière sèche a été positif au-dessus de 14°C et a augmenté avec la température de l'air. Enfin, il a été accentué lors de quelques repousses par une plus forte teneur en eau du sol sous CO_2 doublé par rapport au climat témoin (Casella *et al.*, 1996).

Tableau 1 : Moyennes durant la saison de croissance (avril à octobre) des flux d'eau, de carbone et d'azote, de paramètres morphologiques, de la composition chimique et de la digestibilité du ray-grass anglais soumis aux traitements 350 (CO_2 ambiant), 700 (CO_2 doublé) et 700+ (CO_2 doublé et + 3°C) à deux niveaux d'apport d'azote (N- : 160 kg N/ha/an et N+ : 530 kg N/ha/an).

Table 1 : Mean values, during the growing season (April to October), of the water, carbon, and nitrogen flows, of morphological parameters, of the chemical composition, and of the digestibility of Perennial Ryegrass under the 350 (ambient CO_2), the 700 (double CO_2) and the 700+ (double CO_2 and +3°C) treatments and two levels of nitrogen fertilization (N- : 160 kg N/ha/yr and N+ : 530 kg N/ha/yr).

	N-			N+			
	350	700	700+	350	700	700+	
Irrigation ^a (mm)		647			647		
Evapotranspiration ^a (mm)	514	504	541	563	550	600	
Drainage ^a (mm)	124	130	98	85	91	49	
Humidité du sol ^a (% capacité au champ)	88	94	73	61	67	41	
Production de MS ^a (t MS/ha)	5,2	6,2	6,2	15,0	17,1	16,4	
Teneur en N des feuilles ^b (%)	2,0	1,5	1,6	2,8	1,9	2,6	
Indice de nutrition azotée ^b	0,39	0,27	0,30	0,85	0,67	0,78	
Exportation d'azote ^b (kg N/ha)	95	86	95	379	315	389	
Masse racinaire ^b (t MS/ha)	6,2	9,0	8,4	7,7	11,7	8,9	
Teneur en N des racines ^b (%)	1,1	0,9	1,0	1,2	1,1	1,2	
Azote racinaire ^b (kg N/ha)	62	74	81	83	116	104	
Assimilation nette ^c (t C/ha/an)	9,5	12,2	12,6	11,5	16,4	15,4	
Respiration aérienne ^c (t C/ha/an)	5,5	6,9	8,0	6,9	8,6	9,0	
Respiration souterraine ^c (t C/ha/an)	3,0	4,0	4,8	3,0	4,1	3,3	
Stockage de C souterrain ^c (t C/ha/an)	4,4	5,8	5,6	2,8	5,5	6,3	
Sucres solubles ^c (mg/g MS)	Limbes	79	128	111	51	95	82
	Gaines	188	230	229	153	194	186
Densité des talles ^e (m ²)	4700	7900	7500	8100	6900	7800	
Longueur étirée des feuilles ^e (cm)	14,1	12,8	13,7	18,8	19,8	23,7	
Masse surfacique des feuilles ^a (g MS/m ²)	39	55	49	34	40	39	
NDF ^d (g/kg MS)	509	518	531	465	504	517	
Hémicellulose ^d (g/kg NDF)	181	204	194	196	189	195	
Cellulose ^d (g/kg NDF)	463	429	423	444	439	433	
Lignine ^d (g/kg NDF)	81	61	85	73	63	83	
Digestibilité NDF ^d (%)	77	78	73	75	70	68	

a : CASELLA *et al.* (1996) ; b : SOUSSANA *et al.* (1996) ; c : CASELLA et SOUSSANA (1997) ;
d : SOUSSANA *et al.* (1997) ; e : SOUSSANA et LOISEAU (1997)

Sous $[CO_2]$ doublée, l'effet d'un réchauffement de $3^\circ C$ sur la production annuelle de matière sèche n'a pas été significatif, l'augmentation de production au printemps et à l'automne étant compensée par une productivité estivale plus faible dans le climat plus chaud (tableau 1). A $+ 3^\circ C$, la chute rapide de la teneur en eau du sol durant le printemps a induit une contrainte hydrique plus précoce en été. Malgré une meilleure utilisation de l'eau sous forte $[CO_2]$, la production fourragère estivale a donc été affectée négativement. En revanche, le réchauffement de $+ 3^\circ C$ s'est traduit par un allongement de trois semaines environ au printemps comme à l'automne de la période de croissance végétative. Ces résultats indiquent donc des impacts du changement climatique sur la production fourragère plus importants à l'échelle de la saison (déficit hydrique estival et allongement de la période de croissance) qu'à celle de l'année.

* **Nutrition azotée**

Un doublement de la $[CO_2]$ a réduit de 25 à 30% la teneur en azote des feuilles au moment de la coupe (tableau 1). L'augmentation du CO_2 atmosphérique entraîne une accumulation accrue de sucres solubles et de sucres de réserves (fructosanes) dans les feuilles des graminées (Casella et Soussana, 1997). L'azote foliaire s'en trouve relativement moins concentré, ce qui conduit à un abaissement de la teneur en azote critique. L'indice de nutrition azotée (Lemaire *et al.*, 1989) doit donc être corrigé pour tenir compte de cette dilution supplémentaire. Une fois cette correction effectuée, il est possible de déterminer l'effet de la $[CO_2]$ sur la disponibilité de l'azote pour la croissance. De même que les exportations d'azote, l'indice de nutrition azotée des peuplements de ray-grass a été réduit de 15 à 20% par un doublement de la $[CO_2]$ (tableau 1). La lixiviation hivernale du nitrate a également été plus faible (Soussana *et al.*, 1996). Ces résultats convergent pour indiquer deux types d'effets sur la nutrition azotée : a) la teneur en azote de la plante en conditions d'alimentation azotée non limitante est réduite (régulation à l'échelle de la plante entière), b) la disponibilité en azote minéral du sol diminue (régulation à l'échelle du système plante-sol). L'amplitude de ces effets négatifs sur la nutrition azotée était toutefois réduite par un réchauffement de $3^\circ C$. Ces résultats nous amènent à poser la question des interactions plante-sol dans la réponse de la prairie aux changements climatiques.

4. Interactions avec les cycles C-N dans le sol

* **Equilibre entre parties aériennes et racines**

Dans l'expérience détaillée ci-dessus, Soussana *et al.* (1996) ont observé une nette diminution de l'indice de récolte de la graminée, résultant de l'augmentation de sa phytomasse racinaire ($+ 45$ à $+ 52\%$; tableau 1). La fraction racinaire de la graminée était fortement corrélée à son indice de nutrition (figure 2). La moindre disponibilité de l'azote minéral sous forte $[CO_2]$ s'est donc accompagnée d'une augmentation de la taille relative des racines. Ce comportement du peuplement était conforme au principe d'un équilibre fonctionnel entre la croissance relative des parties aériennes et des racines. Il avait pour conséquence d'accroître la masse des racines, et potentiellement les apports de carbone au sol après leur mort.

En revanche, la morphogenèse foliaire (vitesses d'émission et longueur étirée des feuilles) n'a pas répondu positivement au CO_2 , mais la masse surfacique des feuilles a été augmentée (tableau 1). L'enrichissement de l'air en CO_2 a permis d'accroître la densité des talles à faible fertilisation azotée, c'est-à-dire en conditions de bonne transmission de la lumière au sol, ce qui constitue un facteur favorable au tallage. En revanche, elle n'a pas eu d'effet sur la densité des talles à fort apport d'azote minéral (Soussana *et al.*, 1994).

* **Accumulation et dynamique du carbone organique dans le sol**

Plusieurs méthodes ont été utilisées au cours de cette expérience pour détecter des variations du flux de carbone parvenant au compartiment souterrain et leurs conséquences pour le stock de carbone organique dans le sol. L'augmentation de la photosynthèse du couvert a été plus marquée à forte ($+ 42\%$) qu'à faible ($+ 28\%$) fertilisation azotée, ce qui s'explique par un effet positif du CO_2 sur l'efficacité d'interception du rayonnement à forte fertilisation. L'utilisation du carbone assimilé pour la respiration des parties aériennes, d'une part, et des racines et du sol, d'autre part, n'a pas été modifiée de façon significative par l'augmentation de la $[CO_2]$. Le bilan des entrées (photosynthèse) et des sorties (respiration et coupe) de carbone indique un stockage de carbone dans le sol durant la saison de croissance atteignant, respectivement, 1,3 et 2,7 t C/ha pour une faible ou une forte fertilisation azotée (Casella et Soussana, 1997 ; tableau 2).

Figure 2 : Corrélation entre l'indice de récolte de l'azote et l'indice de nutrition azotée de la prairie pour deux fertilisations azotées (N-, 160 kg N/ha/an et N+, 530 kg N/ha/an) et pour trois traitements (350, conditions ambiantes ; 700, doublement de la concentration atmosphérique en CO₂, et 700+, doublement du CO₂ et + 3°C ; d'après Soussana et al., 1996).

Figure 2 : Correlation between the nitrogen harvest index and the nitrogen nutrition index of a pasture for two nitrogen fertilizations (N-, 160 kg N/ha/yr and N+, 530 kg N/ha/yr) and three atmospheric treatments (350, ambient CO₂ ; 700, double CO₂, and 700+, double CO₂ and +3°C ; after Soussana et al., 1996).

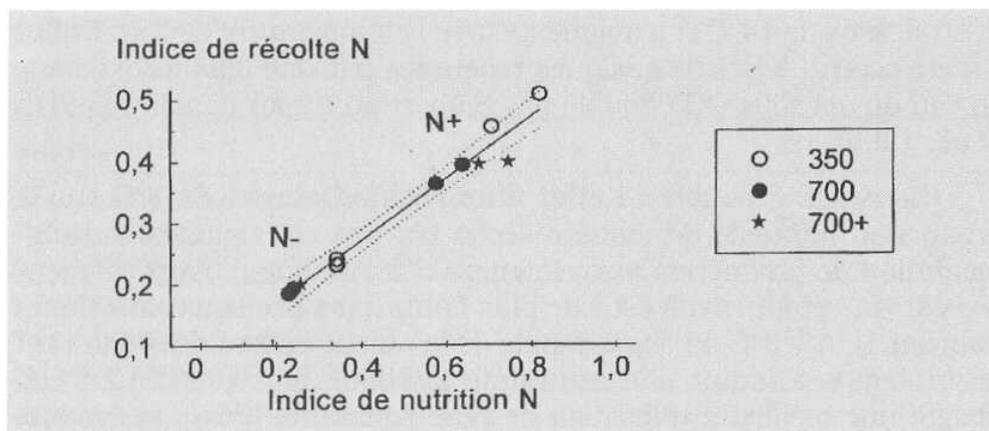


Tableau 2 : Moyennes annuelles (1993 et 1994) de l'accumulation de C, du ratio C/N de la matière organique libre (MOM) du sol, et de l'azote dérivé de l'engrais (NDFE) ou du sol (NDFS) pour des peuplements de ray-grass anglais (traitements 350 (CO₂ ambiant), 700 (CO₂ doublé) et 700+ (CO₂ doublé et + 3°C) à deux niveaux d'apport d'azote (N- : 160 kg N/ha/an et N+ : 530 kg N/ha/an)). Les résultats correspondent au sol de surface (0-15 cm).

Table 2 : Mean yearly values (1993 and 1994) of C accumulation, C/N ratio of the free soil organic matter (MOM), and nitrogen derived from fertilizers (NDFE) or from the soil (NDFS) for Perennial Ryegrass swards under the 350 (ambient CO₂), the 700 (double CO₂) and the 700+ (double CO₂ and +3°C) treatments and two levels of nitrogen fertilization (N- : 160 kg N/ha/yr and N+ : 530 kg N/ha/yr). The results correspond to the top of the soil (0-15 cm).

		N-			N+		
		350	700	700+	350	700	700+
C organique ^a	MOM	2,3	3,0	3,1	1,9	2,9	3,0
	(t C/ha)						
C/N ^a	Total (>200µ)	4,2	6,6	5,4	4,4	7,2	6,9
	MOM (>1 cm)	31	38	30	26	28	26
	MOM (1-10 mm)	21	23	21	20	21	19
NDFE (kg N/ha) ^b		49	41	41	258	208	208
NDFS (kg N/ha) ^b		49	34	38	81	56	89
Valeur A (kg N/ha) ^b		80	69	82	91	77	106

a : LOISEAU et SOUSSANA, 1999 ; b : LOISEAU et SOUSSANA, 2000.

Une partie (de 1,2 à 1,8 t C/ha) de ce carbone supplémentaire a été accumulée dans les racines. Une autre partie (environ 1 t C/ha) a été retrouvée dans des particules de matière organique de taille supérieure à 200 microns (tableau 2). Contrairement à une idée répandue, le bilan de carbone du sol a été peu affecté dans cette expérience par l'augmentation de la température. En effet, un dessèchement accru des plantes et du sol à + 3°C a limité la respiration du compartiment souterrain, ce qui a permis de conserver un niveau important de stockage de carbone dans le sol (Loiseau et Soussana, 1999).

Ces résultats, qui concernent une prairie temporaire jeune en phase d'accumulation de la matière organique dans le sol, soulignent que les changements climatiques et atmosphériques en cours peuvent favoriser le stockage de carbone dans les sols prairiaux. Toutefois, la dynamique observée après un doublement instantané du CO₂ atmosphérique et un réchauffement du sol de 3°C ne peut pas être extrapolée directement, puisqu'il est prévu que de tels changements s'établiront progressivement dans l'espace d'un siècle.

* Azote du sol

L'augmentation du flux de carbone parvenant au sol sous forte [CO₂] peut provoquer une immobilisation accrue d'azote par les micro-organismes du sol, ce qui pourrait limiter la disponibilité de l'azote pour la végétation (Diaz *et al.*, 1993). De plus, l'augmentation du rapport C/N des litières racinaires (Loiseau et Soussana, 1999) pourrait se traduire par une demande en azote supplémentaire pour la décomposition de ces fractions organiques. Effectivement, une forte concentration en CO₂ a diminué la récolte d'azote malgré l'augmentation de la production. Les mesures que nous avons effectuées après apport d'engrais marqué par ¹⁵N ont effectivement indiqué que le doublement de la concentration atmosphérique en CO₂ réduit à la fois la quantité d'azote dérivée du sol (NDFS) et celle dérivée de l'engrais (NDFF) dans les récoltes (Loiseau et Soussana, 2000 ; tableau 2). Ces résultats, ainsi que la diminution de la valeur A, qui constitue un estimateur de la capacité du sol à fournir de l'azote minéral, indiquent que l'augmentation de la [CO₂] a diminué la vitesse nette de minéralisation de l'azote organique du sol. Corrélativement, une fraction plus importante de l'azote marqué et de l'azote natif issu de la minéralisation de la matière organique du sol a été immobilisée dans les fractions organiques du sol, ce qui indiquait une immobilisation plus importante de l'azote quelle que soit sa source.

A température ambiante, le cycle de l'azote a donc été ralenti sous CO₂ doublé, ce qui a apparemment contribué à limiter la nutrition azotée de la graminée et a favorisé le stockage de carbone dans le sol. A l'inverse, l'augmentation de la température a stimulé le cycle de l'azote sous CO₂ doublé en améliorant la nutrition azotée de la graminée.

5. Dynamique de la végétation et rôle des légumineuses

* Cas des associations semées graminées - légumineuses

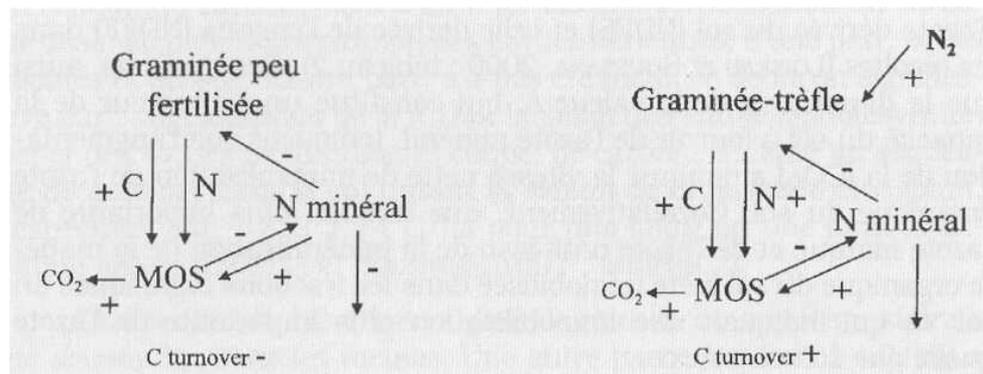
On sait depuis longtemps qu'un enrichissement de l'air en CO₂ stimule la croissance des légumineuses et leur fixation symbiotique d'azote atmosphérique. Chez de nombreuses espèces végétales, l'activité totale de la nitrogénase augmente en quelques jours, essentiellement du fait d'un accroissement du nombre et de la taille des nodosités (Norby, 1987 ; Ryle *et al.*, 1992). L'activité fixatrice est stimulée directement par l'augmentation de la force de puits pour l'azote dans la plante (Oti-Boateng *et al.*, 1994 ; Soussana *et al.*, 2002). Cette stimulation affecte également la vitesse d'absorption d'azote minéral chez la légumineuse, lorsque celui-ci est disponible (Hartwig *et al.*, 2000). Dans une prairie pâturée, l'azote fixé peut être transféré aux espèces non fixatrices soit via les déjections des herbivores, soit via le sol grâce à la décomposition des tissus de la légumineuse et à l'exsudation de composés azotés racinaires.

Sous l'effet du CO₂, la proportion de trèfle a augmenté significativement dans les associations semées (Hebeisen *et al.*, 1997). La baisse de la disponibilité de l'azote après enrichissement en CO₂ favorise donc le développement accru des légumineuses. Cette augmentation de la croissance de la légumineuse était entièrement attribuable à une plus forte fixation symbiotique d'azote, alors que l'assimilation de l'azote à partir du sol restait constante (Soussana et Hartwig, 1996). Le transfert souterrain d'azote a été estimé par une méthode de traçage isotopique ¹⁵N. Il contribuait pour 60% à la nutrition azotée de la graminée associée au trèfle et était généralement plus fort dans les associations exposées à une concentration atmosphérique élevée en CO₂ (Soussana et Hartwig, 1996 ; figure 3).

Ces résultats suggèrent un lien direct entre la fixation symbiotique d'azote et la demande en azote de l'écosystème lorsque la disponibilité des autres ressources (phosphore et eau) est suffisante (Soussana, 2001a). Par son rôle de variable d'ajustement, la fixation symbiotique est ainsi susceptible de rétablir l'équilibre entre les cycles C et N, équilibre qui est perturbé par l'augmentation de la concentration atmosphérique en CO₂.

Figure 3 : Schéma des effets d'un doublement de la concentration atmosphérique en CO₂ sur les interactions carbone-azote dans le système plante-sol dans le cas de prairies semées avec une graminée pure ou avec une association graminée-trèfle.

Figure 3 : Schematic representation of the effects of doubling the CO₂ atmospheric concentration on the C-N interactions in the plant-soil system in the case of pure grass leys or of grass-clover leys.



* Dynamique de végétation en prairie permanente

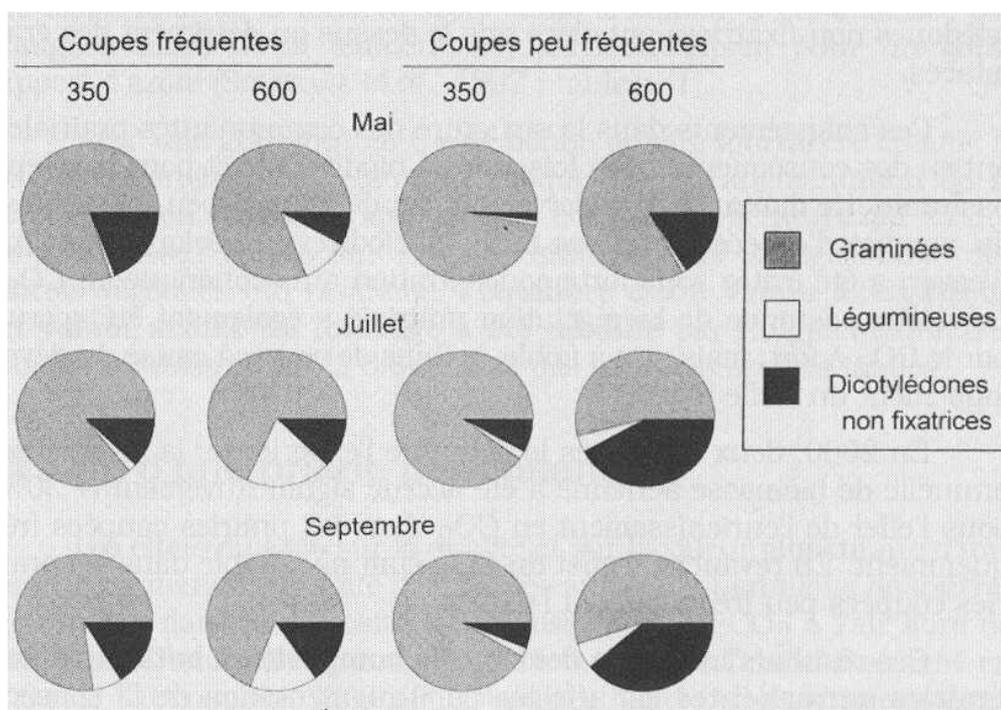
Les changements climatiques et atmosphériques en cours sont-ils susceptibles de modifier la dynamique de végétation dans les prairies permanentes ? Quels seraient alors les effets de changements de la composition botanique sur la production ? Pour répondre à ces questions, de premières expériences ont récemment été réalisées¹ en exposant des monolithes prélevés dans des prairies permanentes à une augmentation de 70% (600 ppm) de la concentration atmosphérique en CO₂, grâce à une technique d'enrichissement à l'air libre (mini-FACE).

L'expérience conduite selon cette technique à l'INRA de Clermont-Ferrand a permis de comparer, à deux rythmes contrastés de coupe, la réponse au CO₂ de monolithes d'une prairie permanente fertile, mais limitée par la disponibilité en azote. L'enrichissement en CO₂ a accru significativement la proportion relative (méthode des points quadrats) de légumineuses et de dicotylédones non fixatrices et a réduit la proportion de graminées dans la prairie (Teyssonneyre *et al.*, 2002a). Le rythme de coupe a différencié la réponse des dicotylédones non fixatrices, stimulées sous un rythme lent, et celle des légumineuses, stimulées sous un rythme rapide de coupe (figure 4). Ces résultats confirment ceux d'études menées en Amérique du nord, qui indiquent également une dominance accrue des dicotylédones non fixatrices (Potvin et Vasseur, 1997). Toutefois, une seule légumineuse (*Trifolium repens*) était abondante et parmi les deux dicotylédones non-fixatrices qui faisaient partie des espèces dominantes, une seule (*Achillea millefolia*) a été favorisée par l'augmentation de la concentration atmosphérique en CO₂. De même, toutes les espèces de graminées n'ont pas régressé sous l'effet de l'enrichissement en CO₂, ainsi la trisetite (*Trisetum flavescens*) s'est développée sous CO₂ élevée alors que des espèces telles que la houlque laineuse (*Holcus lanatus*) ou la fétuque élevée (*Festuca arundinacea*) n'ont pas été affectées par l'augmentation du CO₂ et que le dactyle (*Dactylis glomerata*) a été défavorisé. On peut donc constater qu'au sein d'un même groupe, différentes espèces bénéficient plus ou moins de l'enrichissement en CO₂.

¹ Dans le cadre du programme européen MEGARICH (n° EV5V-CT-93-5213), qui a permis de comparer les réponses obtenues dans 6 sites en Europe.

Figure 4 : Evolution simplifiée de la composition botanique (graminées, légumineuses et dicotylédones non fixatrices) sous l'effet de l'enrichissement en CO₂ (350 ou 600 ppm) et du rythme de coupe (3 ou 6 coupes par an ; d'après Teyssonneyre et al.2002a).

Figure 4 : Simplified representation of the changes in the botanical composition (grasses, legumes and non-fixing dicots) induced by an increased CO₂ concentration (350 or 6000 ppm) and by the cutting frequency (3 or 6 cuts per year ; after Teyssonneyre et al.2002a).



Les mécanismes qui favorisent telle ou telle espèce dans une communauté ne sont pas entièrement élucidés, mais il s'avère que les espèces qui, au sein d'un mélange, sont dominantes en termes de compétition pour la lumière sont plus favorisées par le CO₂ que les espèces partiellement ombragées (Teyssonneyre et al., 2002b). Un autre mécanisme, déjà analysé précédemment, concerne les interactions avec le cycle de l'azote. Comme dans le cas d'associations semées, les légumineuses se sont donc développées de manière préférentielle dans une situation où la demande en azote de la végétation et du sol augmentait sous l'effet de l'enrichissement en CO₂. En cas de coupes peu fréquentes, la forte compétition pour la lumière et un niveau de nutrition azotée plus élevé semblent avoir réduit la croissance des légumineuses (et singulièrement du trèfle blanc), et les dicotylédones non-fixatrices ont alors pris le dessus au détriment des graminées.

Ces changements dans la structure des communautés prairiales ont eu des conséquences à la fois pour la biodiversité et pour la valeur pastorale. La diminution, observée en cas de coupes peu fréquentes, du nombre d'espèces végétales et de la biodiversité (selon Shannon-Weaver) a été évitée sous forte concentration atmosphérique en CO₂. La valeur pastorale de la végétation prairiale, a également été accrue par le CO₂ à fort, mais non à faible, rythme de coupe à cause du développement du trèfle blanc.

En 2000, deux ans après le début de l'expérience, la production annuelle de biomasse aérienne a été accrue significativement (+ 30%) sous l'effet de l'enrichissement en CO₂ dans les prairies coupées fréquemment. En revanche, l'effet CO₂ était plus faible dans les prairies coupées peu fréquemment (+ 11%).

Ces résultats indiquent donc que la composition botanique des prairies permanentes est affectée par l'augmentation de la concentration atmosphérique en CO₂. Même si dans tous les cas les graminées demeurent dominantes, l'équilibre entre espèces se déplace en faveur des légumineuses fixatrices d'azote lorsque la prairie est bien exploitée et en faveur des dicotylédones non-fixatrices lorsque la prairie est peu

exploitée. Ces changements de composition botanique affectent probablement à la fois la productivité et la qualité de la prairie. Des références concernant les effets combinés du réchauffement et de l'augmentation du CO₂ atmosphérique sur la composition botanique des prairies manquent encore. Une telle étude est en cours en Grande-Bretagne, mais les résultats correspondants n'ont pas encore été publiés.

6. Valeur alimentaire

* Cas d'une prairie temporaire semée

Les effets combinés d'un réchauffement de 3°C et d'un doublement du CO₂ atmosphérique sur la composition chimique et sur la valeur alimentaire du ray-grass anglais ont été étudiés (tableau 1) pour des repousses de printemps et d'été.

Après une année d'exposition à un doublement de la [CO₂], la concentration en sucres solubles dans les limbes a été multipliée en moyenne par un facteur de 2 à 3. Une forte augmentation (+ 357%) de la teneur en sucres de réserve (fructosanes) a été observée sous CO₂ doublé, tandis que les concentrations en sucres simples (hexoses et saccharose) se sont accrues de façon modérée (+ 33%) à fort apport d'azote. Un réchauffement de 3°C associé au doublement de la [CO₂] a réduit significativement l'accumulation des sucres solubles (Casella et Soussana, 1997). La teneur en lignine et en fibres a été légèrement réduite sous l'effet de l'enrichissement en CO₂, mais elle a été accrue par un réchauffement de 3°C. La digestibilité mesurée *in situ* (vitesse de disparition de la matière sèche dans le rumen) a été abaissée par l'augmentation de la température, particulièrement pour un faible apport d'azote (Soussana *et al.*, 1997 ; tableau 1).

Avec une graminée en C₃ de bonne qualité fourragère comme le ray-grass anglais, ces résultats indiquent que l'augmentation de la concentration atmosphérique en CO₂ et de la température ont eu des impacts assez faibles sur la composition et sur la digestibilité des parois végétales. En revanche, l'équilibre entre valeur énergétique et valeur azotée du fourrage a été modifié par l'augmentation des sucres solubles et par la diminution des matières azotées totales.

* Cas d'une prairie permanente

Les effets du CO₂ sur la qualité et sur la valeur alimentaire d'une prairie permanente ont été déterminés sur des échantillons de fourrage récoltés dans le dispositif d'enrichissement en CO₂ à l'air libre de l'INRA de Clermont-Ferrand. Sous l'influence de l'enrichissement en CO₂ de l'atmosphère (600 ppm), la digestibilité cellulase (mesurée *in vitro*) de la végétation moyenne a peu varié. La teneur en parois (NDF) a généralement diminué pour les graminées (85% de la teneur initiale dans les limbes de fétuque) mais n'a pas varié pour les dicotylédones.

Les résultats indiquent également une augmentation significative, sous l'effet de l'enrichissement en CO₂, de la concentration en sucres non structuraux dans les parties aériennes des plantes récoltées au moment de la coupe. La teneur en fructosanes et saccharose a fortement augmenté dans tous les échantillons (jusqu'à 3,5 fois la teneur initiale chez la houlque). L'augmentation de la concentration atmosphérique en CO₂ a donc nettement augmenté l'accumulation de glucides de réserve. Enfin, une réduction de 5-10% de la teneur en azote a été déterminée sur ces récoltes la première année d'enrichissement en CO₂, ce qui indique une réduction des matières azotées totales. Cette diminution n'a pas été observée l'année suivante, du fait d'un développement accru des légumineuses.

En conclusion, sous forte [CO₂], les analyses effectuées sur une prairie temporaire de ray-grass et sur une prairie permanente indiquent une forte augmentation de la teneur en sucres solubles, ce qui accroît la valeur énergétique et l'aptitude à l'ensilage de l'herbe. A l'inverse, une diminution pouvant atteindre 30%, chez la graminée pure, de la teneur en matières azotées totales est observée. La réduction du rapport protéines / énergie des fourrages fait baisser la disponibilité en protéines microbiennes pour la croissance et la production des ruminants et elle risque, de plus, d'aboutir à une production accrue de méthane (un gaz à effet de serre) par les micro-organismes du rumen. Ces effets négatifs seraient sensibles pour les ruminants valorisant des parcours extensifs à faible teneur en protéines, alors que l'augmentation de la teneur en sucres solubles constituerait au contraire un facteur positif pour la production des ruminants valorisant des prairies intensifiées à forte teneur en protéines. Par ailleurs, une augmentation de la température entraîne une légère augmentation de la teneur en lignine des fourrages, ce qui réduit d'autant leur digestibilité par les herbivores domestiques.

7. Modélisation des impacts, adaptations possibles et incertitudes

Depuis une vingtaine d'années, de nombreuses études ont tenté de modéliser numériquement les impacts du changement climatique sur la production agricole. En France, des modèles climatiques de circulation générale à haute résolution ont été développés, ce qui permet de simuler pour une petite région (de 80 par 80 km pour le modèle ARPEGE de Météo France, Déqué, 2000) l'ensemble des variables climatiques nécessaires à la prédiction de la croissance végétale à un pas de temps inférieur à la journée. On peut alors tenter de comparer les prédictions du modèle pour un climat actuel de référence et pour un climat futur, correspondant à celui qui est attendu en cas de doublement de la concentration atmosphérique en CO₂.

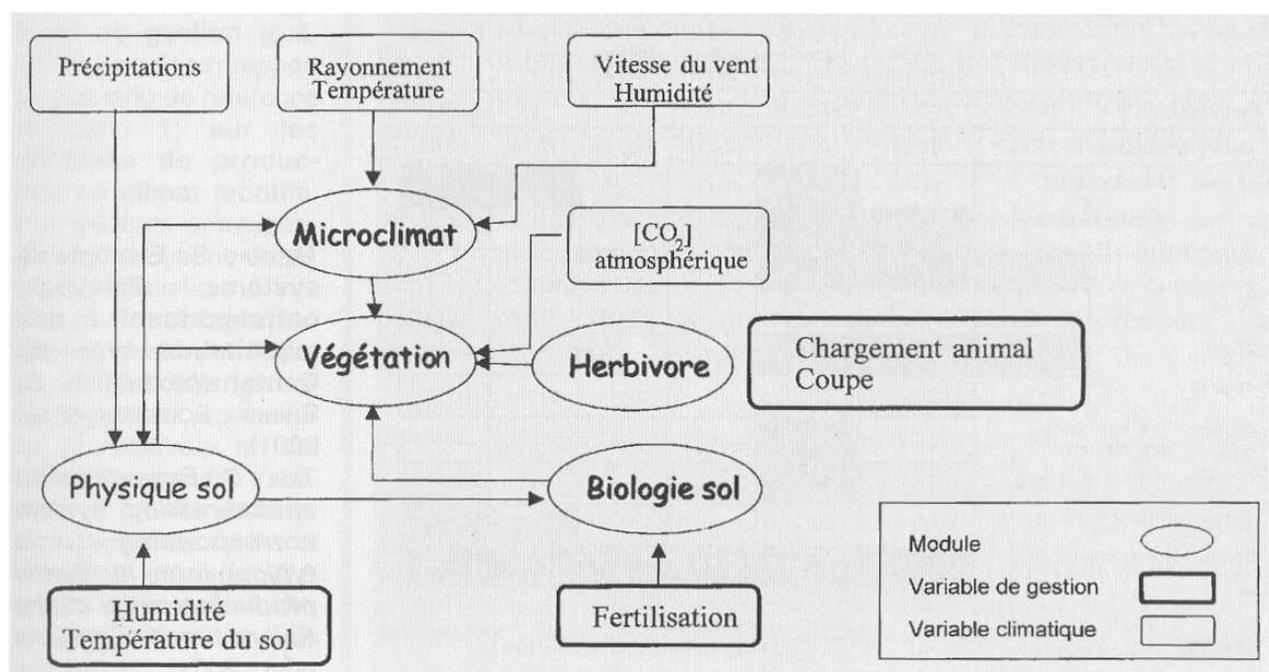
* Modèles couplés à des scénarios climatiques

Nous avons ainsi simulé les impacts du changement climatique pour trois sites de moyenne montagne du Massif central : Allier (420 m d'altitude moyenne), Cantal (1 025 m) et Puy de Dôme (910 m). Ces sites correspondent à des mailles de 80 km de côté pour lesquelles Météo France a fourni les résultats de dix années de simulations par le modèle ARPEGE correspondant à un climat perturbé, ou non, par un doublement de la concentration atmosphérique en CO₂. Les résultats indiquent un réchauffement moyen de 2,3°C sans variation significative de la pluviométrie annuelle qui varie entre 1 080 et 1 310 mm dans le scénario de référence, ce qui correspond à des valeurs élevées.

Un modèle de simulation d'écosystème prairial, dérivé du "Hurley Pasture Model" (Riedo *et al.*, 1998 ; Thornley et Cannell, 1997), a été utilisé pour effectuer des simulations de la production de la prairie, de l'ingestion par l'herbivore, ainsi que des flux de carbone, d'azote et d'eau dans l'écosystème en fonction des variables climatiques et d'autres paramètres d'entrée concernant le sol et la gestion par l'éleveur (fauche, pâture, fertilisation ; figure 5). Comme ce modèle simule une végétation moyenne, les changements de composition botanique sous l'effet du CO₂ décrits précédemment ne sont pas pris en compte.

Figure 5 : Schéma du modèle d'écosystème prairial PASIM (Riedo *et al.*, 1998 ; Thornley et Cannell, 1997) qui a été couplé au modèle climatique Arpege (Déqué, 2000) pour effectuer des prédictions régionales d'impacts du changement climatique sur les prairies du Massif central.

*Figure 5 : Schematic representation of the PASIM grassland ecosystem (Riedo *et al.*, 1998 ; Thornley et Cannell, 1997) coupled with the Arpege climatic system (Déqué, 2000) for the prediction of regional effects of the climatic change on the pastures of Massif Central.*



– Pour une gestion par la fauche, en moyenne annuelle, les simulations indiquent que les changements climatiques et atmosphériques (CO₂) seraient positifs, puisque la photosynthèse et les récoltes de matière sèche et de protéines augmentent respectivement de 37, 25 et 11%, avec peu de variations entre sites. Pour les mêmes variables, l'effet propre (à même climat) de l'augmentation de la [CO₂] atteint 25, 18 et 5%, soit des valeurs qui sont en accord avec les résultats expérimentaux mentionnés précédemment.

Nous avons ensuite testé par simulation les interactions possibles entre la gestion de la prairie et les impacts du changement climatique sur la production. Pour le site de l'Allier, plusieurs fréquences de fauche, plusieurs niveaux de fertilisation azotée et plusieurs modes de pâturage ont été comparés en climat témoin et en climat perturbé par un doublement de [CO₂]. Les résultats de ces simulations indiquent une assez grande stabilité des impacts climatiques sur la production des prairies fauchées (+ 18 à + 25%).

– Qu'en est-il dans le cas du pâturage ? Les équations utilisées par le modèle permettent de calculer l'ingestion par l'herbivore au pâturage et d'estimer un gain de poids vif. Lorsque le chargement est insuffisant pour bien valoriser la production d'herbe (ex. à 0,8 UGB/ha), le changement climatique simulé ne modifie pas l'ingestion par hectare de prairie ou par animal. En revanche, à fort chargement (ex. à 1,6 UGB/ha), on retrouve un effet positif du changement climatique sur l'ingestion et sur la production de viande à l'herbe, que ce soit en pâturage rotatif ou en pâturage permanent. Cet effet est toutefois nettement plus faible qu'en fauche (+ 7% au maximum). Il semble donc que les contraintes liées au pâturage réduisent fortement les bénéfices escomptés du fait de l'augmentation de la production d'herbe sous climat modifié.

Tableau 3 : Exemple de système d'élevage, correspondant à une exploitation type du Cantal (production de Salers ; Soussana et al., 2001).

Table 3 : Example of an animal-rearing system corresponding to a typical farm in Cantal producing cattle of the Salers breed (Soussana et al., 2001).

Parcelles	Foin 1 (1 coupe)	Foin 2 (après déprimage)	Foin 3 (1 coupe + regain)	PB1 (pâturage base)	PB2 (pâturage base)	Estive 1	Estive 2
Fertilisation N-P-K	10-5-5	30-20-20	30-20-20	0	0	0	0
Début de période	15 ha	30 ha	10 ha	12,5 ha	12,5 ha	25 ha	25 ha
01-mai	Mise à l'herbe	70 V+v		30 V+v			
25-mai	Montée en estive				50 V+v	50 V+v	
15-juin				50 V+v			50 V+v
06-juil	Fauche 3,8 t MS/ha	Fauche 2,8 t MS/ha	Fauche 3,8 t MS/ha		50 V+v	50 V+v	
27-juil				50 V+v			50 V+v
15-août	32 V+v		Regain 1,9 t MS/ha		18 V+v	50 V+v	
05-sept	Sevrage, vente des veaux	32 V		18 V			50 V
26-sept	32 V				18 V	50 V	
15-oct	Retour d'estive	57 V	19 V	24 V			
01-nov	Rentrée à l'étable						

V Vache
 Pas d'exploitation
 V+v Vache + veau
 Mise en défens pour le pâturage

* Adaptations possibles

Les trois sites retenus pour notre étude correspondaient à des systèmes d'élevage allaitant : Cantal (élevages de bovins viande Salers-Aubrac, comprenant des surfaces d'estives ; tableau 3), Allier (élevages de bovins viande Charolais), et Puy-de-Dôme (élevages ovins).

Pour chacun de ces systèmes, à partir de bases de données concernant des réseaux d'exploitations d'élevage, les calendriers moyens de pâturage et les pratiques de gestion (fertilisation, fauche, ensilage, pâturage) correspondantes ont été précisés pour trois à quatre types de prairies (prairies de fauche, parcs à génisses, estives) par exploitation. Des simulations ont été effectuées avec le modèle PASIM, afin d'évaluer les impacts des changements climatiques pour chacun de ces types de surfaces prairiales (Soussana *et al.*, 2001). Nous présenterons ici le cas des parcelles du site du Cantal (tableau 3) et quelques résultats obtenus pour trois scénarios contrastés :

- Scénario 1 : Référence, mode d'exploitation actuel.
- Scénario 2 : Augmentation du chargement animal de 20%.
- Scénario 3 : Augmentation de la durée de la saison de pâturage de 3 semaines.

Tableau 4 : Influence relative du changement climatique sur les variables liées à la production pour trois modes de gestion (scénarios 1, 2 et 3, cf. texte) dans le site du Cantal. L'extension de la saison de pâturage (scénario 3) ne s'applique pas aux parcelles de foin. Les résultats correspondent à la moyenne de dix ans de simulation.

Table 4 : Relative influence of a climatic change on the variables linked to production for three types of management (scenarii 1, 2, and 3 ; cf. text) on the Cantal site. The seasonal extension (scenario 3) does not apply to the fields cut for hay. The results correspond to the average of a 10-year simulation.

	Scénario	Foin 1	Foin 2	Foin 3	PB 1	PB 2	Estive 1	Estive 2
Production animale	1	0,94	0,99	1,01	1,05	1,00	0,98	0,98
	2	0,95	1,00	1,01	1,10	1,01	0,98	0,98
	3	-	-	-	1,13	1,00	1,14	1,14
Ingéré total	1	0,97	1,00	1,01	1,03	1,00	0,99	0,99
	2	0,97	1,00	1,01	1,06	1,01	0,99	0,99
	3	-	-	-	1,08	1,00	1,08	1,08
Foin récolté	1	1,09	1,31	1,10	-	-	-	-
	2	1,09	1,34	1,10	-	-	-	-
	3	-	-	-	-	-	-	-

Tableau 5 : Indice d'adaptation : influence relative du changement de gestion (scénarios 2 ou 3) par rapport au scénario de référence (scénario 1) sur les variables de production en climat modifié. Les résultats correspondent à la moyenne de dix ans de simulation.

Table 5 : Adaptation index : relative influence of the change of management (scenarii 2 or 3) relatively to the reference scenario (scenario 1) on the production variables under a modified climate. The results correspond to the average of a 10-year simulation.

	Scénario	Foin 1	Foin 2	Foin 3	PB 1	PB 2	Estive 1	Estive 2
Production animale	2	1,07	1,19	1,20	1,09	1,15	1,17	1,18
	3	-	-	-	1,16	1,02	-	-
Ingéré total	2	1,12	1,19	1,20	1,13	1,17	1,18	1,18
	3	-	-	-	1,20	1,01	-	-
Foin récolté	2	0,99	0,95	0,99	-	-	-	-
	3	-	-	-	-	-	-	-

Les résultats de ces simulations indiquent que, pour chaque mode d'exploitation et quel que soit le scénario considéré, le changement climatique n'aurait qu'une influence réduite sur la production animale et sur l'ingéré total (- 5 à + 14% selon les parcelles et les scénarios de gestion, tableau 4). En revanche, il induirait une augmentation plus importante de la quantité de foin récoltée (+ 9 à + 34% selon les parcelles et les scénarios de gestion, tableau 4).

L'effet relatif d'un changement de gestion en climat modifié (ou indice d'adaptation) a ensuite été testé pour les scénarios 2 et 3, en comparaison du scénario de référence (tableau 5).

L'augmentation de 20% du chargement animal (scénario 2) a eu un effet positif sur les variables liées au pâturage (ingéré total et production animale, + 7 à + 20%). L'adaptation permettrait ainsi de mieux bénéficier du changement climatique pour la production de viande à l'herbe et l'ingestion totale par les animaux.

Une extension de 3 semaines de la saison de pâturage (scénario 3) aurait également, selon le modèle, des effets positifs qui concernent les parcelles uniquement pâturées pour lesquelles ce scénario a pu être testé. L'ingestion moyenne au pâturage et la production de viande ont ainsi été accrues en moyenne sur l'année de 2 à 20% (tableau 5). L'extension de la saison de pâturage a eu un effet particulièrement important sur la parcelle PB1, pour laquelle l'effectif animal était élevé en début et en fin de saison.

* Principales incertitudes

Ces premiers résultats indiquent donc la possibilité d'une adaptation autonome des éleveurs en réponse au changement climatique, adaptation qui pourrait se traduire par une augmentation du nombre d'animaux et par une extension de la saison de pâturage. Il convient toutefois de souligner les incertitudes qui accompagnent forcément ce type de simulation :

- Le premier niveau d'incertitudes concerne la prédiction du climat et, notamment, de la pluviométrie régionale. La croissance de la prairie est particulièrement sensible à ce type de paramètre climatique. Les sites simulés reçoivent une pluviométrie annuelle abondante, qui est peut être un peu exagérée. Les impacts du changement climatique sur la production prairiale pourraient devenir négatifs si l'on considérait soit des sites plus secs (ex. région méditerranéenne), soit des sites pour lesquels la pluviométrie serait réduite par le changement climatique.

- La répartition intra-annuelle de la production n'a pas été examinée de manière détaillée dans cette étude. Cependant, un indice synthétique de sécheresse (nombre de jours pendant la période estivale à indice foliaire inférieur à 1) montre que la fréquence des épisodes secs pourrait augmenter en moyenne de 10% environ dans le climat perturbé comparé au climat témoin.

- Le modèle considère un chargement constant sur chaque parcelle pendant des périodes relativement longues. La rigidité relative du chargement animal simulé crée une alternance de périodes de sous et de surpâturage au cours de la saison, ce qui limite d'autant le réalisme des calculs effectués.

- Il serait abusif d'extrapoler directement les résultats obtenus de l'échelle de la parcelle à celle de l'exploitation d'élevage. En effet, nous n'avons pas tenu compte de la possibilité d'adaptations plus importantes du système d'élevage, concernant notamment la taille du troupeau et l'utilisation des différentes parcelles : par exemple, une extension de la saison de pâturage s'accompagne d'une réduction des besoins de stocks fourragers, ce qui pourrait conduire à une réduction de la proportion de surfaces fauchées.

Par conséquent, toute simulation des adaptations à l'échelle de l'exploitation doit également prendre en compte les choix stratégiques de l'éleveur concernant la taille de son troupeau et l'utilisation de ses parcelles. Ces choix sont complexes, car ils dépendent de nombreuses contraintes socio-économiques (travail, primes, prix...) qui ne peuvent être prévues actuellement pour la fin du siècle.

Conclusions

Au cours du XXI^e siècle, la production agricole sera très vraisemblablement affectée par les changements atmosphériques et climatiques (Soussana, 2001b). Comme on l'a vu précédemment, des effets sur la production fourragère et sa répartition saisonnière, sur la valeur alimentaire de l'herbe, sur l'utilisation d'intrants (azote, eau) et sur la dynamique de végétation sont hautement probables. Des adaptations des pratiques (mode

d'exploitation, fertilisation) de gestion des prairies sont également prévisibles. A partir de ce constat, deux questions simples doivent être posées : quand et comment faudra-t-il réagir en priorité ?

– Quand faudra-t-il réagir ? Autrement dit, existe-t-il un seuil à partir duquel, on pourra considérer que le climat a changé ? Malheureusement, ce n'est qu'*a posteriori*, avec un recul de plusieurs décennies, que l'on pourra affirmer qu'un changement climatique significatif est intervenu à telle ou telle période. La décennie 1990 a été exceptionnellement chaude en France, comme dans le reste du monde, et les dates de mise à l'herbe ont été souvent modifiées en réponse à un réchauffement qui pourra apparaître rétrospectivement, soit comme une anomalie, soit au contraire comme un signe précurseur. Il est donc utile d'explorer dès maintenant toutes les pistes qui peuvent conduire à une meilleure adaptation de la production fourragère et des élevages au climat, à sa variabilité et à son évolution.

– Comment faudra-t-il, réagir ? A moyen terme (horizon 2020-2030), les besoins concernent essentiellement l'adaptation des conseils aux agriculteurs. Dans cette perspective, nos connaissances doivent être affinées :

- en considérant l'horizon 2030, plutôt que l'horizon 2100,
- en simulant les impacts de différents scénarios climatiques et atmosphériques pour plusieurs types de prairies et d'élevages,
- en évaluant les adaptations possibles des pratiques.

Il sera également nécessaire de réduire les incertitudes concernant les impacts à long terme du changement climatique sur les cycles C et N dans le sol (séquestration de carbone, minéralisation d'azote) et sur la dynamique de la végétation prairiale. Des études expérimentales sur des prairies permanentes ou semées, soumises aux variations climatiques (CO₂, température, eau) prédites pour un proche avenir, sont donc indispensables afin de prévoir les impacts et les adaptations possibles.

Accepté pour publication, le 25 janvier 2002

REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES

Campbell B.D., Smith D.M.S. (2000) : "A synthesis of recent global change research on pasture and rangeland production: reduced uncertainties and their management implications", *Agriculture Ecosystems and Environment*, 82, 39-55.

Casella E., Soussana J.F. (1997) : "Long-term effect of CO₂ enrichment and temperature increase on the carbon balance of a temperate grass sward", *J. of Experimental Botany*, 48, 1309-1321.

Casella E., Soussana J.F., Loiseau P. (1996) : "Long-term effect of CO₂ enrichment and temperature increase on a temperate grass sward. I. Productivity and water use", *Plant and Soil*, 182, 83-99.

Déqué M. (2000) : "Modélisation numérique des changements climatiques", *Impacts potentiels du changement climatique en France au XXI^e siècle* (2^{de} édition).

Diaz S., Grime J.P., Harris J., McPherson E. (1993) : "Evidence of a feedback mechanism limiting plant response to elevated carbon dioxide", *Nature*, 364, 616-617.

GIEC-Working group I (2001) : *Contribution of working group I to the third assessment report of Intergovernmental Panel on Climate Change : The scientific basis*, Cambridge university press, 881 pp.

Gitay H., Brown S., Easterling W., Jallow B., Antle J., Apps M., Beamish R., Cerri C., Frangi J., Laine J., Erda L., Magnuson J., Noble I., Root T., Schultze E.D., Semenov S., Soussana J.F. (2001) : "Ecosystems and their goods and services", *Impacts, Adaptation and Vulnerability to Climate Change. Third Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change*, Cambridge University Press, 235-342.

Hartwig U.A., Lüscher A., Daepf M., Blum H., Soussana J.F., Nösberger J. (2000) : "Due to symbiotic N₂ fixation, elevated atmospheric CO₂ may have no effect on litter N concentration in a grassland ecosystem", *Plant Soil*, in press.

Hebeisen T., Lüscher A., Nösberger J. (1997) : "Effects of elevated atmospheric CO₂ and nitrogen fertilisation on yield of *Trifolium repens* and *Lolium perenne*", *Acta Oecologica*, 18, 277-284.

Lemaire G., Gastal F., Salette J. (1989) : "Analysis of the effect of N nutrition on dry matter yield of a sward by reference to potential yield and optimum N content", *XVIth Int. Grassland Cong., AAFP*, 179-180.

Loiseau P., Soussana J.F. (1999) : "Elevated [CO₂], temperature increase and N supply effects on the turnover of below-ground carbon in a temperate grassland ecosystem", *Plant and Soil*, 210, 233-247.

Loiseau P., Soussana J.F. (2000) : "Effects of elevated CO₂, temperature and N fertilization on nitrogen fluxes in a temperate grassland ecosystem", *Global Change Biology*, 6, 953-965.

Norby R.J. (1987) : "Nodulation and nitrogenase activity in nitrogen fixing woody plants stimulated by CO₂ enrichment of the atmosphere", *Physiol. Plantarum*, 71, 77-82.

Oti-boateng C., Wallace W., Silsbury J.H. (1994) : "The effect of the accumulation of carbohydrate and organic nitrogen on nitrogen fixation (acetylene reduction) of Faba bean cv Fiord", *Ann. Bot.*, 73, 143-149.

Potvin C., Vasseur L. (1997) : "Long-term CO₂ enrichment of a pasture community: Species richness, dominance, and succession", *Ecology*, 78, 666-677.

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.

Ryle G.J.A., Powell C.E., Davidson I.A. (1992) : "Growth of white clover, dependent on N₂ fixation, in elevated CO₂ and temperature", *Annals of Botany*, 70, 221-228.

Soussana J.F. (2001a) : "N fixers", *Encyclopaedia of Global Environmental Change, volume 2, The Earth System* (Wiley Pub), in press.

Soussana J.F. (2001b) : "Changement climatique. Impacts potentiels sur l'agriculture et adaptations possibles", *Déméter 2001*, Armand Colin ed., 195-222.

Soussana J.F., Hartwig U.A. (1996) : "The effects of elevated CO₂ on symbiotic N₂ fixation : a link between the carbon and nitrogen cycles in grassland ecosystems", *Plant and Soil*, 187, 321-332.

Soussana J.F., Loiseau P. (1997) : "Temperate grass swards and climatic changes. The role of plant-soil interactions in elevated CO₂", *Abstracta Botanica*, 21, 223-234.

Soussana J.F., Casella E., Loiseau P. (1994) : "Climate change impacts perennial ryegrass swards regrowth components during spring and summer at low and high inorganic N supply", *Grassland and Society*, Frame J. and L.'tMannetje Eds, 402-407.

Soussana J.F., Casella E., Loiseau P. (1996) : "Long-term effects of CO₂ enrichment and temperature increase on a temperate grass sward. 2. Plant nitrogen budgets and root fraction", *Plant Soil*, 182, 101-114.

Soussana J.F., Besle, J.M., Chabaux I., Loiseau P., Faccio Carvalho P.C. (1997) : "Long term effects of CO₂ enrichment and temperature on forage quality in a temperate grassland", *XVIIIth Int. Grassl. Conf.*

Soussana J.F., Besles J.M., Jouany J.P., Lherm M., Loiseau P., Louault F., Picon-Cochard C., Teyssonneyre F., S. Toillon, Narce T., Baixas A.L., Delpierre V., Riedo M. (2001) : "Impacts régionaux de changements climatiques sur les prairies et sur la filière viande dans les régions d'élevage peu intensif", *Rapport final du programme REGCLIM du ministère de l'environnement*, chap X.

Soussana J.F., Minchin F.R., Macduff J.F., Raistrick N., Abberton M.T., Michaelson-Yeates T.P.T. (2002) : "Feed-back regulation of nitrate uptake and N₂ fixation in contrasting phenotypes of white clover can be described by a simple five parameter model", soumis à *Annals of Botany*.

Teyssonneyre F., Picon-Cochard C., Falcimagne R., Soussana J.F. (2002a) : "Effects of elevated CO₂ and cutting frequency on plant community structure in a temperate grassland", soumis à *Global Change Biology*.

Teyssonneyre F., Picon-Cochard C., Soussana J.F. (2002b) : "How can we predict the effects of elevated CO₂ on the balance between perennial C3 grass species competing for light?", *The New Phytologist*, in press.

Thornley J.H.M., Cannell M.G.R. (1997) : "Temperate grassland responses to climate change : an analysis using the Hurley Pasture Model", *Annals of Botany*, 80, 205-221.

SUMMARY**Effects of climatic and atmospheric changes on grasslands and their production**

The carbon dioxide content in the atmosphere is presently increasing by 0.4% per annum and should reach 540 to 970 ppm by the end of the century. Besides, there will probably occur at the same time an increase in temperature of 1.5 to 6°C. These changes will affect the production of forage and its seasonal distribution and also the feeding value of grass, the sward dynamics, and the utilization of inputs (water, nitrogen). Management practices will also have to be adapted to these changes. A twofold increase in CO₂ content brings about an increase in forage production by 15-20%. At the present level of rainfall, an increase in temperature of 3°C under doubled CO₂ does not affect the yearly production. The increase in temperature results in a more severe summer shortage and a lengthened growing season. With a large CO₂, there is an increase in the energy value of grass (larger soluble carbohydrate content), but the nitrogen value may decrease as a result of a lower N nutrition due to a stronger immobilization of the soil mineral nitrogen. In the short term, soils will respond to increased atmospheric CO₂ by a larger storage of carbon. In permanent pastures, depending on the cutting rate, there will be a beneficial effect of an increased CO₂ on the legumes and the non-fixing dicots. According to the forecasts of the French Weather Office, the changes (700 ppm CO₂ and +2.5°C) could result, at the end of the century, in a larger grass production of the pastures of Massif Central, making possible a larger stocking rate and a lengthened grazing season.