

Impacts du changement climatique

sur les prairies permanentes

C. Picon-Cochard¹, J. Bloor¹, M. Zwicke¹, M. Duru²

1 : INRA, UR 874, Unité de Recherche sur l'Ecosystème Prairial, 5 chemin de Beaulieu, F-63100 Clermont-Ferrand, catherine.cochard@clermont.inra.fr

2 : INRA, UMR 1248 AGIR, F-31326 Castanet Tolosan, France

Résumé

Le changement climatique se caractérise par une augmentation dans l'atmosphère des gaz à effet de serre qui sont les acteurs principaux du réchauffement de l'air. De plus, ce changement climatique moyen s'accompagne d'une augmentation de la variabilité du climat avec l'apparition plus fréquente d'évènements dits extrêmes. Des travaux expérimentaux de manipulation des principales variables du changement climatique ont mis en évidence des effets bénéfiques pour la production de prairies permanentes de moyenne montagne observés après 1 à 2 ans mais qui s'annulent au bout de 3-4 ans. Outre les effets observés sur la production annuelle de la prairie, les cycles biogéochimiques sont modifiés avec une baisse de la disponibilité en N et en eau dans le sol mais aussi une augmentation de l'efficacité d'utilisation de l'eau. Cependant, la composition en graminées a légèrement baissé au profit des légumineuses. Lorsque la prairie permanente est soumise à un évènement de type canicule, la prairie garde en mémoire pendant 2 ans l'effet négatif du stress sur la productivité sans changement significatif de composition des principaux groupes fonctionnels. Cependant, l'enrichissement en CO₂ de l'atmosphère pourrait favoriser une récupération plus rapide de la prairie suite à un extrême comme cela a été observé dans une expérimentation menée à l'Ecotron de Montpellier. Une deuxième approche comparant la proportion de graminées à stratégie de capture (graminées productives) dans près de 900 prairies permanentes montre que cette proportion est susceptible d'augmenter suite à un changement climatique modéré, mais l'augmentation de CO₂ n'est pas prise en compte. Ces résultats montrent la nécessité de mener des expérimentations sur le long terme pour comprendre et évaluer la capacité de résilience des services rendus par les prairies.

Introduction

Le **changement climatique** correspond à une augmentation dans l'atmosphère des gaz à effet de serre (GES, dioxyde de carbone, vapeur d'eau, méthane, protoxyde d'azote), qui sont les acteurs principaux du réchauffement de l'air (IPCC, 2007). A l'échelle du globe et depuis le début de l'ère préindustrielle, la concentration en **CO₂** dans l'atmosphère a augmenté de 100 ppm et le **réchauffement** de l'air a été de 0,6°C, avec une accélération depuis les années 1990. De plus, ce changement climatique moyen s'accompagne d'une augmentation de la **variabilité du climat** avec l'apparition plus fréquente d'**événements** dits **extrêmes**, car non ou peu référencés dans les bases de données météorologiques (SENEVIRATNE *et al.*, 2012). Les canicules estivales de 2003 et 2010, observées en Europe de l'ouest et en Russie, ont induit des réchauffements de l'air supérieurs de 6 à 12°C par rapport aux normales. Outre les effets néfastes sur toutes les activités humaines, les forêts et les prairies, considérées comme puits de GES, sont devenues sources. Suite à la canicule de 2003, les travaux menés à l'échelle européenne ont montré que l'équivalent d'environ quatre ans de GES stockés par les écosystèmes a été libéré dans l'atmosphère (CIAIS *et al.*, 2005). Il y a donc un **risque d'emballement** du réchauffement de l'air lorsque ce type d'évènement se produit et un risque de perte de la fonction de régulation que jouent les écosystèmes sur les émissions de GES. La distribution géographique du changement de température à l'échelle du globe est assez bien connue, avec les effets les plus marqués aux hautes latitudes. Par contre, il y a une grande incertitude concernant les **régimes de précipitation** qui sont affectés à une échelle régionale, voire locale, par la topographie, la présence de mers, lacs ou forêts lesquels ont des effets directs très localisés sur le régime de précipitations des petites régions (IPCC, 2007).

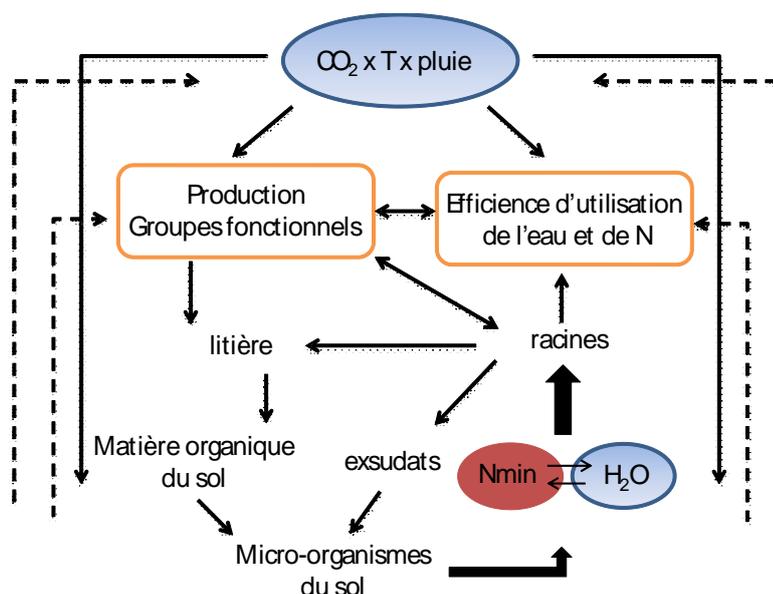
Sous climat tempéré d'Europe de l'ouest, les prairies permanentes sont maintenues au stade herbacé par le pâturage et la fauche pour fournir de l'herbe en quantité et en qualité aux herbivores. Outre ces services qui contribuent directement à la production agricole, d'autres services dits environnementaux tels que la biodiversité végétale et animale, la capacité à filtrer l'air et l'eau, à limiter l'érosion du sol et le lessivage des nutriments et à stocker une grande quantité de C et de nutriments, essentiellement dans le sol, contribuent à la multifonctionnalité des prairies (voir synthèse d'AMIAUD et CARRERE, 2012). La majorité des espèces qui les composent sont des plantes pérennes ce qui contribue à maintenir un fonctionnement physiologique actif toute l'année si les conditions climatiques le permettent. Par ailleurs, les prairies sont un très bon modèle d'étude pour les expérimentations car elles sont faciles à manipuler, les plantes sont de petites tailles et, à l'échelle du m², on peut observer un grand nombre d'individus et d'espèces. **Dans un contexte de changement climatique, plus chaud, plus sec et avec plus de CO₂ dans l'atmosphère, il est important d'évaluer et de comprendre le devenir des services rendus par les prairies, notamment la production de fourrage de qualité. Seront-ils favorisés, maintenus, réduits ? Quel sera le rôle des espèces végétales dans la capacité des prairies permanentes à résister au changement climatique et à récupérer d'évènements extrêmes, type canicule, sécheresse sévère ? Est-ce que les pratiques agricoles peuvent freiner ou limiter ces effets ?**

Les caractéristiques du climat peuvent avoir un effet direct sur la production de biomasse, mais aussi indirect lorsqu'elles engendrent un changement de composition botanique, suite à une modification de l'habitat, les milieux pouvant devenir plus chauds et plus secs. Du fait de la grande diversité des prairies permanentes, les changements de composition botanique ont été analysés au niveau des groupes fonctionnels d'espèces (graminées, légumineuses et autres dicotylédones), ainsi que des types fonctionnels de graminées établis à partir de leur aptitude à acquérir des ressources (stratégie de croissance rapide) ou à les conserver (stratégie de croissance lente) (CRUZ *et al.*, 2010 ; DURU *et al.*, 2013 ; SUN et FRELICH 2011). Ces questions seront abordées en faisant un état des lieux des connaissances fournies par deux approches complémentaires : i) des expérimentations manipulant pendant une ou plusieurs années des facteurs climatiques pour simuler le changement climatique en conditions naturelles, et ii) la comparaison, le long de gradients climatiques, de prairies supposées à l'équilibre avec le milieu. L'objectif principal de cette communication est de mieux connaître la réponse des prairies permanentes en termes de biomasse et/ou de composition fonctionnelle de la végétation aux facteurs combinés du changement climatique, avec ou sans extrêmes. Il en est attendu des enseignements pour évaluer leur résilience et proposer des voies d'adaptation en anticipant les effets du changement climatique.

1. Expériences de manipulation pour simuler le changement climatique en conditions naturelles

Dans les années 1990, les études menées en conditions contrôlées sur l'augmentation de la concentration en CO₂ de l'air ont montré son effet « fertilisant » sur les plantes de type C₃¹, puisque la croissance et l'économie de l'eau² sont en général plus élevées (LONG *et al.*, 2004 ; MORGAN *et al.*, 2011). La composition chimique des plantes est enrichie en glucides non structuraux mais appauvrie en azote (PICON-COCHARD *et al.*, 2004). Cet effet sur l'azote a été lié à un effet de dilution dans la matière organique des plantes, mais aussi à une immobilisation accrue de l'azote par les micro-organismes du sol. L'enrichissement en CO₂ de l'air a donc des effets directs importants sur le cycle du carbone et des effets indirects sur les cycles de l'azote et de l'eau (Figure 1) mais aussi peut avoir des effets directs sur la composition des groupes fonctionnels de la prairie permanente. Ainsi, l'abondance relative des légumineuses est en général favorisée par l'enrichissement en CO₂ de l'air lorsque la disponibilité en lumière (fauche fréquente) et la disponibilité en P et en eau du sol sont suffisantes, tandis que celle des dicotylédones non fixatrices augmentent en fauche peu fréquente, ceci au détriment des graminées (TEYSSONNEYRE *et al.*, 2002). De manière similaire, un réchauffement de l'air modéré peut avoir des effets bénéfiques pour la croissance des plantes, la phénologie peut être avancée tandis que la transpiration augmente. De plus, le réchauffement stimule les activités microbiennes du sol en augmentant la disponibilité en nutriments. Dans ces conditions, les légumineuses peuvent être favorisées (CANTAREL *et al.*, 2013).

FIGURE 1 – Schéma présentant les effets directs (traits pleins) et indirects (traits pointillés) des principales variables du changement climatique (enrichissement en CO₂ de l'air, réchauffement (T), diminution des précipitations (pluie)) sur la production, les groupes fonctionnels (graminées, légumineuses, dicotylédones non fixatrices), l'efficacité d'utilisation de l'eau et de l'azote de la prairie ainsi que sur le fonctionnement du sol.



Des travaux de synthèse récents (NORBY et LUO 2004 ; PENDALL *et al.*, 2004 ; DIELEMAN *et al.*, 2012) ont mis en évidence que l'effet des facteurs climatiques appliqués séparément sur les plantes est

¹ Les plantes dites C₃ sont celles dont la première molécule formée lors de la photosynthèse est composée de 3 atomes de carbone. On les trouve essentiellement en zone tempérée. Toutes les prairies permanentes de l'Europe de l'ouest sont composées de plantes C₃. Les prairies tropicales sont composées majoritairement par des plantes C₄ (4 atomes de carbone) qui sont adaptées à un climat plus chaud et plus sec.

² L'enrichissement en CO₂ de l'air agit directement sur la transpiration des plantes en induisant une fermeture des stomates présents sur les feuilles et qui permettent à la fois la sortie du flux de vapeur d'eau (transpiration) et l'entrée de CO₂.

différent de celui de l'effet des facteurs combinés. Il n'y aurait donc pas d'effets additifs des facteurs climatiques mais plutôt des effets de rétroactions négatives sur la croissance des plantes.

Deux types de réponse des plantes au changement climatique combiné (CO_2 x température) sont attendus (Figure 1) : i) la production des prairies augmente grâce à un allongement de la durée de croissance des plantes, à une efficacité d'utilisation de l'eau plus élevée et à une plus grande disponibilité en N dans le sol ; ii) la production des prairies baisse car la stimulation initiale de la croissance des plantes par effets directs du réchauffement et du CO_2 conduit à un dessèchement accéléré du sol et à une sécheresse plus marquée si le régime de précipitation est insuffisant.

La prise en compte des facteurs climatiques appliqués en combinaison pour simuler le changement climatique est alors indispensable pour extrapoler les réponses des prairies dans le futur. Pour cela, de nouvelles technologies développées dans les années 2000 permettent actuellement de manipuler *in situ* la concentration en CO_2 et la température de l'air : il s'agit du développement des systèmes **FACE** (Free Air CO_2 Enrichment, MIGLIETTA *et al.*, 2001) et **FATI** (Free Air Temperature Increase, NIJS *et al.*, 1996). Des radiateurs "infrarouge" ont été utilisés pour simuler des vagues de chaleur (KIMBALL, 2005) et l'utilisation d'écrans de pluie a permis aussi de manipuler les précipitations (BEIER, 2004).

– Effets d'un climat futur sur une prairie permanente de moyenne montagne

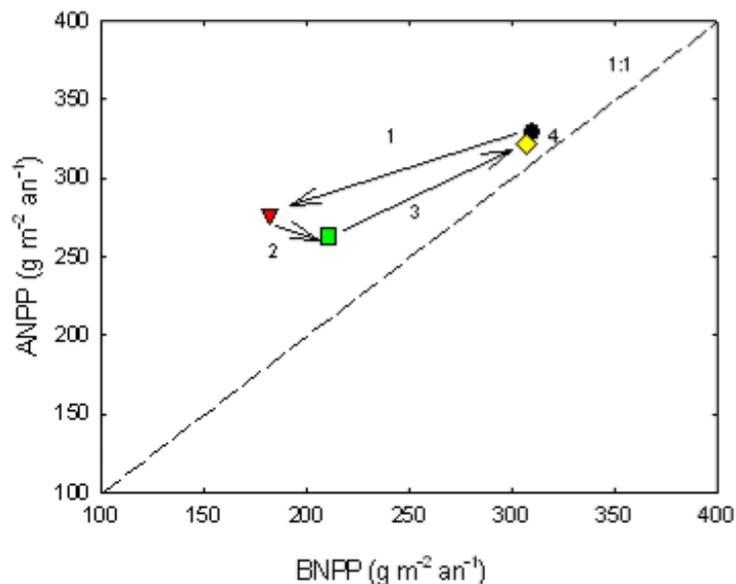
La production aérienne (production de fourrage) et la production de racines (stockage de carbone à court terme dans le sol) d'une prairie permanente de moyenne montagne située sur la commune de St Genès Champanelle (Puy de Dôme, altitude 800 m) soumise à un changement climatique moyen (CC) ont été étudiées *in situ* durant cinq ans. En début d'expérimentation, cette prairie est dominée par la présence de graminées à stratégie de capture (avoine élevée, fétuque élevée) et à stratégie de conservation (agrostis capillaire, chiendent) ; les dicotylédones et les légumineuses y sont faiblement représentées (< 1 %). Avant l'expérimentation, la prairie a été pâturée par des ovins pendant 15 ans et pendant les 5 ans de l'expérimentation aucun engrais n'a été apporté. Le scénario climatique appliqué correspondait à un climat plus chaud de 3,5°C, plus sec l'été (réduction de précipitations de 20 %) et à un enrichissement en CO_2 de l'air de 200 ppm (concentration de 600 ppm). Ce climat futur est prévu à la fin du siècle sous scénario SRES A2 selon l'IPCC. Le réchauffement de l'air a été obtenu par transplantation de monolithes de prairie de moyenne montagne en plaine (500 m de dénivelé), les pluies estivales ont été interceptées par des écrans de pluie amovibles et l'enrichissement en CO_2 a été réalisé grâce au système mini-FACE. Au final, quatre traitements ont été mis en place : contrôle : prairie située en moyenne montagne et trois traitements réchauffés : T : réchauffement recevant les mêmes précipitations que le contrôle, TD : réchauffement avec réduction des précipitations estivales, TDCO₂ : réchauffement avec réduction des précipitations estivales et enrichissement en CO_2 de l'air.

Après 2 ans, les résultats ont montré un effet positif (par rapport au témoin de moyenne montagne) du réchauffement de l'air sur la production aérienne et souterraine de la prairie, sans modification de la diversité végétale. Cependant, **au bout de 3-5 ans**, les effets positifs observés sur la production aérienne ont disparu. La baisse de production aérienne sous réchauffement (T, TD, TDCO₂) par rapport au témoin semble être liée à plusieurs facteurs : i) une forte exportation d'azote en fauche en première année, réduisant la capacité du couvert à constituer des réserves ; ii) une diminution (-10 %) de la proportion des graminées prairiales, appartenant aux deux types de stratégies fonctionnelles, au profit des légumineuses (fixatrices d'azote, mais à moindre productivité, *Vicia* sp.) ; iii) une réduction des activités physiologiques des plantes liée à une forte diminution de la teneur en eau du sol en réponse à une demande évaporative plus élevée (ETP). De plus, des mesures d'échanges gazeux (CO_2) à l'échelle du couvert végétal pendant la saison de croissance ont montré un effet négatif du réchauffement sur l'activité photosynthétique du couvert. Malgré la diminution de l'abondance des graminées après trois années de réchauffement, la richesse spécifique (nombre d'espèces) et les indices de diversité taxonomique n'ont pas montré de variations significatives sous changement climatique (CANTAREL *et al.*, 2013).

Après 5 ans de manipulation climatique, la relation entre productivité aérienne (ANPP) et racinaire (BNPP) de la prairie soumise au CC combiné n'est pas différente de celle du contrôle. Ainsi, pour cette expérimentation, le réchauffement de l'air de +3,5°C appliqué pendant 5 ans a été le facteur le plus limitant de la production de fourrage et de racines de la prairie permanente et **l'enrichissement en CO_2 de l'air a compensé les effets négatifs du réchauffement sur la productivité aérienne et sur la productivité racinaire**. Au niveau souterrain, la stimulation de la production des racines est maintenue

plus longtemps sous climat futur, mais a aussi diminué 5 ans après le début de l'expérimentation. L'enrichissement en CO₂ de l'air, étudié sous climat réchauffé et avec réduction des précipitations, a permis de compenser en partie les effets négatifs du réchauffement sur la production des racines (PILON *et al.*, 2013) (Figure 2).

FIGURE 2 – Production aérienne (ANPP) et racinaire (BNPP) (en 5^e année de l'expérimentation) d'une prairie de moyenne montagne soumise à 3 traitements climatiques. à un réchauffement moyen de l'air de 3,5°C (triangle, flèche 1), à une réduction de précipitations estivales sous climat réchauffé (carré, flèche 2), à un enrichissement en CO₂ de l'air combiné à une réduction de précipitations estivales sous climat réchauffé (losange, flèche 3), par rapport à une prairie témoin de moyenne montagne (rond, 4).

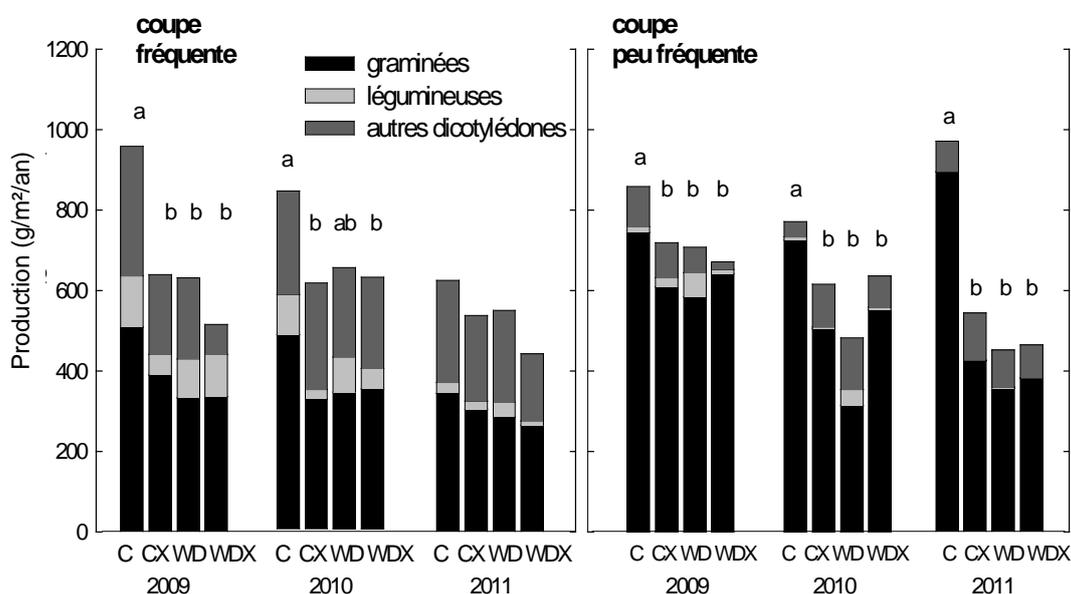


– Effets du changement climatique incluant des évènements extrêmes de type canicule x sécheresse

L'augmentation de la fréquence des extrêmes climatiques, vagues de chaleur et sécheresse estivale marquée, doit aussi être étudiée pour comprendre les effets du changement climatique sur les caractéristiques des prairies. **La production de fourrage d'une autre prairie permanente de moyenne montagne** a été suivie *in situ* avec un régime de précipitation non modifié (climat actuel, témoin) et avec une réduction des précipitations estivales (-30 %) et automnales (-40 %) combinée à un réchauffement des températures minimales (+1-2°C la nuit) (climat futur). Ce climat futur est prévu au milieu du siècle sous scénario SRES A1B selon l'IPCC, mais sans prendre en compte l'augmentation du CO₂ atmosphérique. Cette prairie, située sur la commune de Saint-Genès-Champanelle (Puy-de-Dôme, altitude 800 m), est dominée par la présence de graminées à stratégie de capture (ray-grass anglais, pâturin commun, dactyle), d'une espèce de dicotylédones non fixatrice (*Taraxacum* spp.) et d'une espèce de légumineuse (trèfle blanc). Les manipulations des températures et des précipitations ont été réalisées grâce à l'utilisation d'écrans de pluie automatisés. De plus, sous climats actuel et futurs, un extrême climatique estival a été appliqué par réduction des précipitations et réchauffement actif du couvert végétal (+6°C) grâce à l'utilisation de « radiateurs infrarouge » pendant deux semaines. Au total 4 traitements climatiques ont été suivis : climat actuel sans extrême (C), climat actuel avec extrême (CX), climat futur sans extrême (WD), climat futur avec extrême (WDX). Après la période « extrême », la prairie a reçu des précipitations pour évaluer sa capacité de récupération pendant l'automne. La deuxième année, les deux climats (actuel et futur) ont été maintenus sans appliquer d'extrême. La troisième année, tous les traitements ont reçu les mêmes conditions climatiques : celles de l'année en cours. Enfin, deux traitements de fréquence de fauche ont été appliqués (3 et 6 fauches par an) dans tous les traitements.

Par rapport au traitement témoin (climat actuel), la production de biomasse a été réduite dans les traitements qui ont subi l'extrême climatique à la fois en climat actuel et climat futur, de même que sous climat futur sans extrême (WD). De plus, la réduction a été plus importante en coupe fréquente (-38 %) qu'en coupe peu fréquente (-18 %) (Figure 3). Chaque groupe fonctionnel (graminées, dicotylédones non fixatrices, légumineuses) a été affecté par l'extrême. De manière surprenante, **cet effet négatif sur la production de la prairie a été maintenu pour les deux années suivantes** en 2010 et 2011. Ces résultats suggèrent l'absence de résilience (retour à l'état initial) de cette prairie suite à un extrême climatique estival qui pourrait être liée à une limitation par l'azote de la production, notamment en coupe fréquente.

FIGURE 3 – Production de la prairie soumise à 4 traitements climatiques et à 2 fréquences de défoliation et contribution à la production de chaque groupe fonctionnel (graminées, légumineuses, autres dicotylédones) ; des lettres différentes correspondent à des différences significatives (P< 0,05) entre traitements par année.

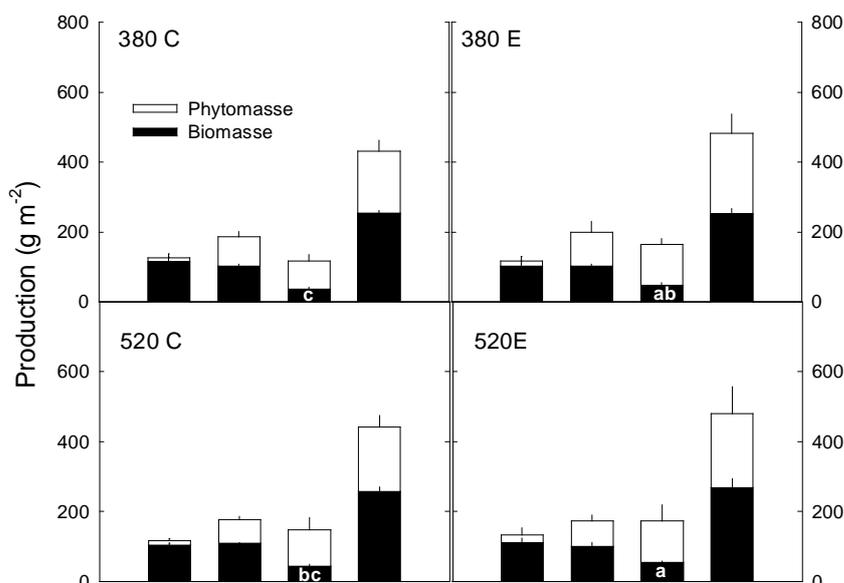


La récupération de la production prairiale suite à un extrême climatique estival a aussi été évaluée avec enrichissement en CO₂ de l'air dans une expérimentation menée à l'Ecotron³ de Montpellier. L'objectif a été de tester les effets à court-terme du CO₂ sur la résistance et la récupération à l'extrême d'une prairie permanente de moyenne montagne (site de Redon, altitude : 850 m, température : 9°C, précipitations : 750 mm) composée essentiellement de graminées à stratégie de capture des ressources (agrostis sp., vulpin, dactyle, houlque laineuse, ray-grass anglais), soumise à un climat plus chaud et plus sec. Avant l'application de l'extrême, les résultats ont confirmé les effets positifs et directs du CO₂ sur la croissance et l'économie de l'eau. De plus, en réponse au climat extrême, l'enrichissement en CO₂ a ralenti la déshydratation du couvert permettant le maintien du fonctionnement de la prairie avant flétrissement. Après retour des précipitations, l'enrichissement en CO₂ a aussi permis une récupération plus rapide du couvert végétal. En conclusion, cette expérience a montré que **l'enrichissement en CO₂ de l'air a ralenti la déshydratation des plantes prairiales et a accéléré la récupération du fonctionnement** de la prairie de moyenne montagne soumise à un climat futur plus chaud et plus sec. Cette meilleure récupération est liée à une très forte augmentation de la photosynthèse (plus de glucides non structuraux) et à une meilleure économie de l'eau contribuant à augmenter la croissance des racines de la communauté végétale. Le fonctionnement du sol a aussi été affecté puisque la décomposition des litières est ralentie. L'extrême estival appliqué a réduit les principaux flux de l'écosystème puis, lors de la phase de récupération, on a mis en évidence une **activité physiologique des plantes et des microbes plus élevée, contribuant à augmenter la masse aérienne verte par rapport au témoin** (Figure 4). Nous avons notamment observé deux réponses contrastées à l'extrême appliqué pour deux espèces de graminées à stratégie de capture : **augmentation de l'abondance relative du dactyle (type B) et baisse marquée de l'abondance de la houlque laineuse (type A)**. Cependant, cette reprise plus intense ne s'est pas accompagnée d'une augmentation de la respiration du sol (ni de la respiration nocturne, mesurée sur 5 dates), suggérant une augmentation du stockage de C dans l'écosystème et le sol.

³ L'Ecotron est une infrastructure du CNRS comprenant différents plateaux techniques permettant d'étudier les principaux processus des plantes et des écosystèmes.

FIGURE 4 – Production (phytomasse : vert + sec ; biomasse : vert) **d’une prairie permanente soumise à 4 traitements climatiques :**

- CO₂ ambiant sans extrême (380C),
 - CO₂ ambiant avec extrême (380E),
 - CO₂ élevé sans extrême (520C),
 - CO₂ élevé avec extrême (520E).
 La production annuelle a été mesurée à partir de 3 dates de coupe (26/04, 09/06, 02/11).



2. Comparaison de la composition fonctionnelle de prairies situées dans des contextes climatiques contrastés

– Matériel et méthodes

Pour comparer un très grand nombre de prairies, il est difficile de caractériser finement le milieu, notamment la disponibilité en eau qui résulte, outre de la pluie et de l'évaporation, de la profondeur de sol exploitée par les racines, mais aussi de la température en montagne lorsque les parcelles sont exposées sur des versants différents. C'est pourquoi, nous avons retenu deux méthodes : (i) les variables climatiques brutes (températures, pluviométrie et ETP) ; (ii) les indices d'Ellenberg (température, humidité, et continentalité) habituellement utilisés pour caractériser des habitats. D'autre part, il est nécessaire de tenir compte des pratiques qui, étant potentiellement différentes entre sites, biaisent les résultats si on n'en tient pas compte. A cet effet, les régressions ont été établies entre la composition fonctionnelle, ici la proportion de graminées à stratégie de capture des ressources (exemple d'espèces : ray-grass anglais, dactyle, houlque laineuse...), et des indicateurs de pratiques (modes d'exploitation, fertilisation), en supplément des variables du climat.

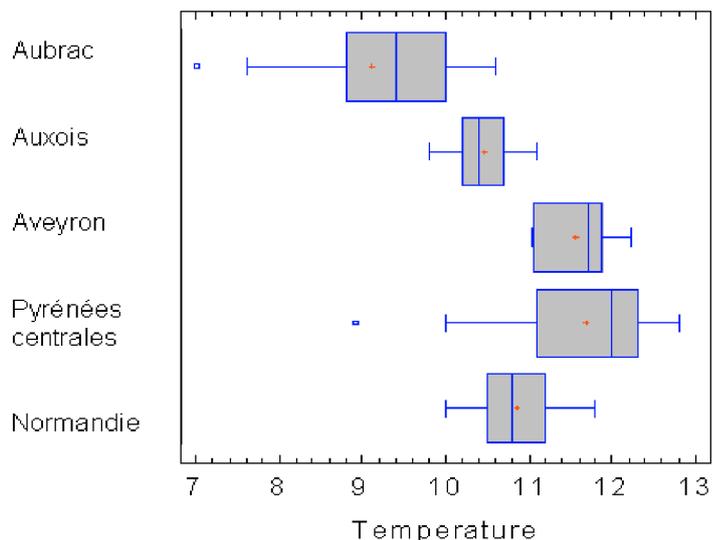
Pour 861 parcelles réparties sur 5 sites (Tableau 1), la température a été estimée en tenant compte de l'altitude (correction de -0,6 °C par 100 m) ou du positionnement géographique par interpolation entre plusieurs stations météorologiques (Normandie). Une valeur unique par région a été considérée pour la pluie et l'ETP, excepté pour la Normandie où des interpolations ont été effectuées à partir de données de 4 stations. Un indice de continentalité a été calculé comme la différence de températures entre le mois le plus chaud et le plus froid (Tableau 1).

TABEAU 1 – Description succincte des 5 bases de données (compléments : cf. MARTIN *et al.*, 2009).

	Aveyron	Auxois	Pyrénées centrales	Aubrac	Normandie
Echelle spatiale (km)	35	50	1	50	150
Altitude (m)	200-1100	300-600	500-1200	900-1200	<100
Nombre de relevés (F, PF, P) ^a	47, 7, 14	0, 0, 94	103, 96, 42	55 et 21, 0, 38	0, 50, 211
Température (°C) ^b	11,6	10,5	11,7	9,1	10,9
Pluviométrie (mm)	971	732	1014	861	735
ETP (mm)	1182	1089	1200	816	606

^a : F : fauchée ; P : pâturées ; PF : pâturées puis fauchées ; ^b : valeurs moyennes corrigées par l'altitude des parcelles

FIGURE 5 – Boîte à moustaches pour les températures estimées à partir de l'altitude des parcelles.

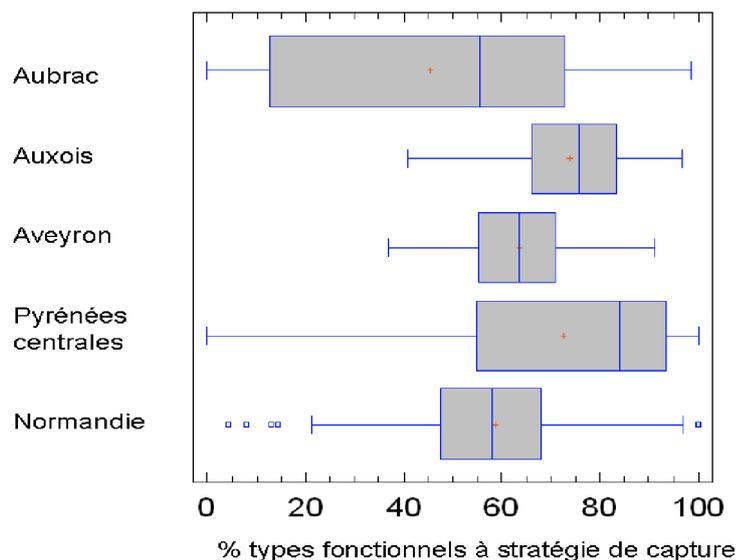


Compte tenu des fortes variations d'altitude (Aubrac et Pyrénées) ou de l'étendue géographique (Normandie), il y a de fortes variations de températures intrasites, de telle sorte qu'il y a des recouvrements entre sites pour les températures moyennes annuelles de 10-11°C (Figure 5). La comparaison des indices d'Ellenberg aux descripteurs du climat a montré à la fois des convergences et des discordances *ex ante* à l'analyse de la réponse de la composition de la végétation. Les relations entre les indices de température et d'humidité et les données climatiques (température et déficit hydrique) dépendent du site d'étude. Cet effet du site peut être expliqué par l'indice de continentalité et le type de milieu (plaine vs montagne).

– Résultats

De manière cohérente avec les variabilités intra et intersites de la plupart des indices de caractérisation du climat et des pratiques, on observe une large gamme de variation du pourcentage de graminées à stratégie de capture, notamment pour les zones de montagne et en Normandie (Figure 6).

FIGURE 6 – Boîte à moustaches pour le pourcentage de graminées à stratégie de capture.



Le pourcentage de types fonctionnels de graminées à stratégie de capture est significativement corrélé aux 3 variables retenues pour caractériser le climat, que ce soit avec les indices d'Ellenberg (Tableau 2a) ou les indicateurs bruts (Tableau 2b). Les corrélations sont positives avec la température et la disponibilité en eau, et négatives avec les indices de continentalité. Les variables caractérisant les pratiques (fertilisation ou disponibilités en nutriment) sont corrélées positivement avec la proportion de graminées à stratégie de capture des ressources et les variables caractérisant les modes d'exploitation ont aussi un effet significatif.

TABLEAU 2 – Coefficients de régression entre la proportion de types fonctionnels de graminées à stratégie de capture et a) les indices d’Ellenberg, b) les descripteurs du milieu (se : erreur standard de la prédiction).

a)	Indices d’Ellenberg pour le climat			Indices d’Ellenberg pour les pratiques et le pH du sol				r ²	se
	Ordonnée à l’origine	Température	Continentalité	Humidité	pH	Azote	Fréquence de coupe		
-154	5,6*	-14,2***	3,5**	+12,7***	4,6***	-3,0***	18,2***	0,46***	11

b)	Climat			Pratiques		r ²	se
	Ordonnée à l’origine	Température (°C)	Déficit hydrique (mm)	Indice de continentalité	Mode ⁽¹⁾ d’exploitation		
34,8	7,1***	-0,02***	-3,5*	-3,2***	9,2***	0,29***	14,8

1 : traitements codifiés 1 pour la fauche et 2 pour le pâturage

Nous avons utilisé ces données de deux manières pour évaluer l’effet du changement climatique sur la composition fonctionnelle des prairies permanentes.

D’une part, nous avons simulé une augmentation de la température de 1,2°C à partir de l’équation du Tableau 2a. La composition fonctionnelle de parcelles situées à 900 m d’altitude a été comparée à celle de parcelles situées à 1 100 m, avec le climat actuel ou suite à une élévation de la température de 1,2°C. Pour cette dernière option, on observe une bonne convergence entre la simulation et la situation de référence (Tableau 3). D’autre part, nous avons comparé les valeurs moyennes de deux sites dont l’un préfigure le climat escompté dans quelques décennies. Ainsi, les températures de l’Aubrac sont de 2,6°C inférieures à celles des Pyrénées centrales, et l’écart de déficit hydrique annuel moyen passe de +45 à -186 mm (Tableau 1). En considérant les indices d’Ellenberg des pratiques comme covariables, on montre que l’effet site est significatif sur la proportion d’espèces à stratégie de capture de ressources (respectivement 49 vs 75 % ; les valeurs les plus élevées étant observées pour les Pyrénées).

TABLEAU 3 – Comparaison des compositions fonctionnelles observées et simulée (%TFG) suite à une élévation de température.

Changement simulé	Caractéristiques des parcelles	Graminées à stratégie de capture (%)
Elévation de température dans l’Aubrac	Parcelles situées à 900 m (n=7)	66
	Parcelles situées à 1 100 m (n=6)	60
	Parcelles situées à 1 100 m suite à une élévation de température de 1,2°C	68

L’analyse des réponses des types fonctionnels de graminées aux caractéristiques du milieu et des pratiques **par les deux méthodes montre des convergences**, ce qui rend les résultats robustes. Cela permet aussi d’**accorder du crédit aux indices d’Ellenberg pour hiérarchiser les effets des facteurs de manière plus fine** qu’il n’est possible de le faire à partir des descripteurs du milieu et des pratiques recueillis par enquête. **Les espèces à stratégie de capture sont favorisées par l’augmentation des températures, mais le stress hydrique a un effet opposé**, favorisant les espèces à stratégie de conservation. La résultante de ces deux facteurs ne peut donc être évaluée à partir de l’approche proposée. Toutefois, la comparaison de sites dont l’un peut préfigurer le climat futur de l’autre (augmentation de la température et du déficit hydrique) montre que l’effet attendu est bien une augmentation significative des espèces à stratégie de capture. Avec les données disponibles, il n’a pas été possible d’expliquer les différences d’abondance des légumineuses qui est de 10 % en moyenne.

Discussion - conclusion

Les approches expérimentales de manipulation du microclimat de la prairie menées *in situ* ont permis de faire avancer les connaissances sur les effets attendus du changement climatique incluant des extrêmes climatiques. Ces travaux ont mis en évidence qu'un réchauffement moyen de l'air de 3,5°C, ainsi que des réductions de précipitations ont diminué la production prairiale. Les effets attendus d'un réchauffement de l'air ont bien été observés au bout d'un an mais n'ont pas été maintenus à partir de la 3^e année. Ceci met en évidence une incapacité des plantes prairiales de moyenne montagne pour s'acclimater et s'adapter à ces conditions climatiques plus stressantes, prédites par les climatologues à l'horizon 2070-2096 (futur lointain). Des résultats originaux ont montré que l'enrichissement en CO₂ de l'air pouvait contrebalancer à court-terme les effets négatifs d'évènements extrêmes sur la production prairiale. Cependant il est très probable que cet effet positif ne soit pas maintenu sur plusieurs années (expérience 1), notamment dans un futur lointain selon les travaux de modélisation de RUGET *et al.*, (2013), le réchauffement ayant un effet d'accentuation du stress non compensé par les effets bénéfiques de l'enrichissement en CO₂. En outre, sachant que durant l'étude la composition fonctionnelle a été beaucoup plus stable que la production prairiale, on peut supposer que la redondance fonctionnelle des espèces présentes dans la communauté prairiale ne contribuerait pas à jouer l'effet tampon attendu sur la stabilité de la production prairiale (YACHI et LOREAU, 1999). Grâce à ce type d'approche, les traitements climatiques sont en partie maîtrisés malgré la variabilité interannuelle qui reste élevée et les parcelles sont équipées en capteurs permettant de connaître le rôle des variables abiotiques dans la réponse des plantes. Des changements d'abondance relative des principaux groupes fonctionnels des prairies permanentes étudiées sont observables à des pas de temps annuels et pluriannuels ; cependant, le recrutement de nouveaux individus par la banque de graines est limité dans les expériences de transplantation de monolithes et est impossible en Ecotron. Mais ces expérimentations sont « lourdes » à mettre en place et coûteuses. Les résultats obtenus doivent alimenter des bases de données et paramétrer des modèles de fonctionnement des prairies non calibrés pour la réponse aux extrêmes par exemple. Cependant, les perturbations induites par les choix expérimentaux (transplantation de monolithes, changements brusques du microclimat de la prairie...) peuvent induire des artéfacts pouvant affecter la réponse des plantes.

La comparaison de la composition fonctionnelle de prairies situées dans des contextes pédoclimatiques très diversifiés présente l'avantage de considérer des végétations le plus souvent en équilibre avec le milieu et les pratiques pour lesquelles le processus d'extinction et de recrutement des espèces est permis par les évolutions lentes du climat. Nos résultats montrent que l'augmentation des températures ou du déficit hydrique favorisent les espèces à stratégie de capture de ressources, en cohérence avec la synthèse de MORECROFT *et al.* (2009) montrant à partir d'une analyse multi-sites en Grande-Bretagne que la réduction de ces deux stress a réduit les espèces tolérantes aux stress selon la classification de Grime. Toutefois, dans les expériences de manipulation présentées dans cette communication, il semble que certaines graminées à stratégie de capture soient favorisées par le changement climatique moyen avec extrême (dactyle) et d'autres non (pâturin commun). Ces résultats montrent qu'il faut améliorer les connaissances sur les réponses des types fonctionnels des plantes prairiales afin de trouver des patrons de réponse des espèces au changement climatique. Cependant, ces études basées sur la comparaison de prairies situées dans des zones biogéographiques différentes présente deux limites importantes. L'effet du CO₂ ne peut être pris en compte pour se projeter dans un climat futur, et il n'est pas possible de dissocier les effets des principaux facteurs : température et régime hydrique. Enfin, une limite propre à l'étude présentée ici est de s'être limitée aux graminées, alors que nous avons vu dans les études expérimentales que la proportion des différents groupes fonctionnels pouvait aussi changer.

Pour toutes ces raisons, les observatoires de prairies sont un outil indispensable de compréhension de leurs trajectoires d'évolution sur lesquels les deux types d'approches pourraient être menés. Ces dispositifs doivent porter sur des prairies ayant des compositions fonctionnelles différentes et situées dans des conditions pédoclimatiques les plus larges possibles (plaine, moyenne et haute montagne), en procédant ou non à des manipulations. C'est une condition pour dégager des patrons de réponse plus précis que les expériences menées à court terme ou que les comparaisons multi-sites afin de quantifier la réponse des prairies (compartiments sol et plantes) au changement climatique incluant des extrêmes climatiques. Concernant les pratiques de gestion, les travaux présentés dans cette communication ont montré qu'une gestion plus extensive par la fauche permettrait une meilleure résistance et une récupération plus rapide de la production prairiale face aux stress. Cependant, la fertilisation azotée

semble jouer un rôle important pour maintenir le fonctionnement de la prairie les années « sèches » comme l'ont montré KLUMPP *et al.* (2011). Le nombre trop restreint d'études ne permettent pas de conclure quant à la gestion la plus adaptée pour limiter les effets néfastes du changement climatique incluant des extrêmes.

Remerciements

Les auteurs remercient D. Leconte et S. Granger pour avoir fournis les relevés botaniques des prairies de Normandie et de l'Auxois, A. Augusti et M.L. Benot pour les données de biomasse et composition botanique obtenues à l'Ecotron, l'équipe CNRS de l'Ecotron, ainsi que les projets O2LA (Organismes et Organisations Localement Adaptés, contrat ANR-09-STRA-09) et VALIDATE (Vulnérabilité des prairies et des élevages de ruminants au changement climatique et aux événements extrêmes, contrat ANR-07-VULN-011) financés par l'ANR.

Références bibliographiques

- AMIAUD B., CARRERE P. (2012) : "La multifonctionnalité de la prairie pour la fourniture de services écosystémiques", *Fourrages*, 211, 229-238.
- BEIER C. (2004) : "Climate change and ecosystem function - full-scale manipulations of CO₂ and temperature", *New Phytol.*, 162, 243-245.
- CANTAREL A.A.M., BLOOR J.M.G., SOUSSANA J.F. (2013) : "Four years of simulated climate change reduces above-ground productivity and alters functional diversity in a grassland ecosystem", *J. Veg. Sci.*, in press.
- CIAIS P., REICHSTEIN M., VIOVY N., GRANIER A., OGEE J., ALLARD V., AUBINET M., BUCHMAN N., BERNHOFER C., CARRARA A., CHEVALLIER F., DE NOBLET N., FRIEND A.D., FRIEDLINGSTEIN P., GRUNWALD T., HEINESCH B., KERONEN P., KNOHL A., KRINNER G., LOUSTAU D., MANCA G., MATTEUCCI G., MIGLIETTA F., OURCIVAL J.M., PAPAIE D., PILEGAARD K., RAMBAL S., SEUFERT G., SOUSSANA J.F., SANZ M.J., SCHULZE E.D., VESALA T., VALENTINI R. (2005) : "Europe-wide reduction in primary productivity caused by the heat and drought in 2003", *Nature*, 437, 529-533.
- CRUZ P., THEAU J.P., LECLoux E., JOUANY C., DURU M. (2010) : "Typologie fonctionnelle de graminées fourragères pérennes : une classification multitraits", *Fourrages*, 201, 11-17.
- DIELEMAN W.I.J., VICCA S., DIJKSTRA F.A., HAGEDORN F., HOVENDEN M.J., LARSEN K.S., MORGAN J.A., VOLDER A., BEIER C., DUKES J.S., KING J., LEUZINGER S., LINDER S., LUO Y., OREN R., DE ANGELIS P., TINGEY D., HOOSBEEK M.R., JANSSENS I.A. (2012) : "Simple additive effects are rare: a quantitative review of plant biomass and soil process responses to combined manipulations of CO₂ and temperature", *Global Change Biol.*, 18, 2681-2693.
- DURU M., JOUANY C., THEAU J.P., GRANGER S., CRUZ P. (2013) : "L'écologie fonctionnelle pour évaluer et prédire l'aptitude des prairies permanentes à rendre des services", *Fourrages*, 213 (sous presse).
- IPCC (2007) : "Climate change 2007: the physical science basis", Solomon S, Qin D, Manning M, Chen Z, Marquis M, Averyt KB, Tignor M, Miller HL eds., *Contribution of Working Group I to the Fourth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on climate change*, Cambridge (UK) and New York (NY, USA): Cambridge University Press, 996 p.
- KIMBALL B.A. (2005) : "Theory and performance of an infrared heater for ecosystem warming", *Global Change Biol.*, 11, 2041-2056.
- KLUMPP K., TALLEC T., GUIX N., SOUSSANA J.F. (2011) : "Long-term impacts of agricultural practices and climatic variability on carbon storage in a permanent pasture", *Global Change Biol.*, 17, 3534-3545.
- LONG S.P., AINSWORTH E.A., ROGERS A., ORT D.R. (2004) : "Rising atmospheric carbon dioxide: Plants face the future", *Ann. Rev. Plant Biol.*, 55, 591-628.
- MARTIN G., CRUZ P., THEAU J.P., JOUANY C., FLEURY P., GRANGER S., FAIVRE R., BALENT G., LAVOREL S., DURU M. (2009) : "A multi-site study to classify semi-natural grassland types", *Agri. Ecosys. Environ.*, 129, 508-515.
- MIGLIETTA F., HOOSBEEK M.R., FOOT J., GIGON F., HASSINEN A., HEIJMANS M., PERESSOTTI A., SAARINEN T., VANBREEMEN N., WALLEN B. (2001) : "Spatial and temporal performance of the MiniFACE (Free Air CO₂ Enrichment) system on bog ecosystems in northern and central Europe", *Environ. Monit. Assess.*, 66, 107-127.

- MORECROFT M.D., BEALEY C.E., BEAUMONT D.A., BENHAM S., BROOKS D.R., BURT T.P., CRITCHLEY C.N.R., et al. (2009) : "The UK Environmental Change Network: Emerging trends in the composition of plant and animal communities and the physical environment", *Biol. Conserv.*, 142, 2814-2832.
- MORGAN J.A., LECAIN D.R., PENDALL E., BLUMENTHAL D.M., KIMBALL B.A., CARRILLO Y., WILLIAMS D.G., HEISLER-WHITE J., DIJKSTRA F.A., WEST M. (2011) : "C4 grasses prosper as carbon dioxide eliminates desiccation in warmed semi-arid grassland", *Nature*, 476, 202-205.
- NIJS I., KOCKELBERGH F., TEUGHELS H., BLUM H., HENDREY G., IMPENS I. (1996) : "Free air temperature increase (FATI): A new tool to study global warming effects on plants in the field", *Plant, Cell Environ.*, 19, 495-502.
- NORBY R.J., LUO Y. (2004) : "Evaluating ecosystem responses to rising atmospheric CO₂ and global warming in a multi-factor world", *New Phytol.*, 162, 281-293.
- PENDALL E., BRIDGHAM S., HANSON P.J., HUNGATE B., KICKLIGHTER D.W., JOHNSON D.W., LAW B.E., LUO Y., MEGONIGAL J.P., OLSRUD M., RYAN M.G., WAN S. (2004) : "Below-ground process responses to elevated CO₂ and temperature: a discussion of observations, measurement methods, and models", *New Phytol.*, 162, 311-322.
- PICON-COCHARD C., TEYSSONNEYRE F., BESLE J.M., SOUSSANA J.F. (2004) : "Effects of elevated CO₂ and cutting frequency on the productivity and herbage quality of a semi-natural grassland", *E J Agron.*, 20, 363-377.
- PILON R., PICON-COCHARD C., BLOOR J.M.G., REVAILLOT S., KUHN E., FALCIMAGNE R., BALANDIER P., SOUSSANA J.F. (2013) : "Grassland root demography responses to multiple climate change drivers depend on root morphology", *Plant Soil*, 364, 395-408.
- RUGET F., DURAND J.L., RIPOCHE D., GRAUX A.I., BERNARD F., LACROIX B., MOREAU J.C. (2013) : "Impacts des changements climatiques sur les productions de fourrages (prairies, luzerne, maïs) : variabilité selon les régions et les saisons", AFPP communication : « Le changement climatique : incertitudes et opportunités pour les prairies et les systèmes fourragers », 26-27 mars 2013, Paris.
- SENEVIRATNE S.I., NICHOLLS N., EASTERLING D., GOODESS C.M., KANAE S., KOSSIN J., LUO Y., MARENGO J., MCINNES K., RAHIMI M., REICHSTEIN M., SORTEBERG A., VERA C., ZHANG, X. (2012) : "Changes in climate extremes and their impacts on the natural physical environment", *Managing the Risks of Extreme Events and Disasters to Advance Climate Change Adaptation*, Field C.B., V. Barros, T.F. Stocker, D. Qin, D.J. Dokken, K.L. Ebi, M.D. Mastrandrea, K.J. Mach, G.-K. Plattner, S.K. Allen, M. Tignor, P.M. Midgley (eds.), *A Special Report of Working Groups I and II of the Intergovernmental Panel on Climate Change (IPCC)*, Cambridge University Press, Cambridge, UK, and New York, NY, USA, , 109-230.
- SUN S., FRELICH L.E. (2011) : "Flowering phenology and height growth pattern are associated with maximum plant height, relative growth rate and stem tissue mass density in herbaceous grassland species", *J. Ecol.*, 99, 991-1000.
- TEYSSONNEYRE F., PICON-COCHARD C., FALCIMAGNE R., SOUSSANA J.F. (2002) : "Effects of elevated CO₂ and cutting frequency on plant community structure in a temperate grassland", *Global Change Biol.*, 8, 1034-1046.
- YACHI, S., LOREAU M. (1999) : "Biodiversity and ecosystem productivity in a fluctuating environment : the insurance hypothesis", *Proc. Natl. Acad. Sci.*, 96, 1463-1468.