



La revue francophone sur les fourrages et les prairies

*The French Journal on Grasslands and Forages*

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

Pour toute recherche dans la base de données  
et pour vous abonner :

**[www.afpf-asso.fr](http://www.afpf-asso.fr)**



AFPF - Maison Nationale des Eleveurs - 149 rue de Bercy - 75595 Paris Cedex 12  
Tel. : +33.(0)1.40.04.52.00 - Mail : [contact@afpf-asso.fr](mailto:contact@afpf-asso.fr)

Association Francophone pour les Prairies et les Fourrages

# Modélisation de la réponse des prairies permanentes aux changements climatiques

T. Moulin<sup>1,2</sup>, P. Calanca<sup>2</sup>

Les prairies permanentes représentent le pilier de l'agriculture dans les régions montagneuses et fournissent d'importants services écosystémiques grâce à une forte biodiversité. La composition s'avère déterminée par le climat et la gestion en place. Comment cette dernière peut-elle alors atténuer les impacts des changements climatiques ?

## RESUME

Nous étudions comment l'augmentation des températures et de l'aridité, induite par les changements climatiques globaux, altère la relation diversité – productivité – stabilité du couvert végétal des prairies permanentes. Nous établissons, à l'aide du modèle DynaGraM, une chute de la productivité estivale et une transformation des compositions botaniques à un horizon lointain, avec des réponses spécifiques qui sont cependant dépendantes de la gestion. Les simulations suggèrent que les formes extensives de gestion permettent un maintien de la dynamique du couvert végétal face à l'augmentation de l'aridité, contrairement aux formes intensives pour lesquelles des ajustements délicats seront nécessaires pour assurer une bonne productivité et les services écosystémiques.

## SUMMARY

### **Modelling the response of permanent grasslands to climate change**

Understanding how permanent grasslands respond to climate changes is essential to show which options would potentially allow agriculture to fulfill its multiple tasks in a warmer and likely drier future. We study how an increase in temperature and aridity induced by global climate change alters the relation diversity-productivity-stability in permanent grasslands. Results of numerical experiments with the model DynaGraM show a decline in summer productivity and changes of the botanical composition in the long term, with specific responses depending on management. The simulations suggest that extensive management forms can maintain vegetation dynamics in spite of increasing aridity, as opposed to intensive management forms, that will have to be adapted to ensure productivity and the provision of ecosystem services.

Les prairies permanentes semi-naturelles (appelées prairies permanentes par la suite) ayant fait l'objet d'une longue gestion extensive, caractérisée par une faible intensité de pâturage et fauche, comptent parmi les écosystèmes végétaux les plus diversifiés au monde et détiennent le record de richesse spécifique à échelle fine (Nicod *et al.*, 2019; Wilson *et al.*, 2012). A titre d'exemple, le réservoir d'espèces des prairies permanentes sur l'ensemble du massif du Jura français dépasse le nombre de mille (Mauchamp *et al.*, 2014). Or plusieurs études ont révélé des changements dans la structure et la composition de ces communautés végétales. Ces derniers sont causés principalement par des modifications des formes de gestion dont l'intensification ou l'abandon induisent des

pertes de biodiversité (Flynn *et al.*, 2009) et secondairement par les changements climatiques globaux, reconnus pour impacter négativement la diversité floristique des prairies (Van Calster *et al.*, 2008; Craine *et al.*, 2011). L'ensemble des écosystèmes prairiaux représentent 42% de la surface agricole totale en France (Service de l'Observation et des Statistiques, 2010), et leur occupation est particulièrement importante dans les régions montagneuses, où elles sont utilisées suivant un large panel d'intensité de pratiques pour soutenir la production de fromage AOC (Mauchamp *et al.*, 2014). Outre leur soutien à la production laitière par la production d'un fourrage de qualité, les prairies permanentes montrent d'importantes valeurs écologiques, culturelles et

## AUTEURS

1 : Université de Lille – CNRS, UMR 8524 Laboratoire Paul Painlevé, 59000 Lille, France ; [thibault.moulin@posteo.net](mailto:thibault.moulin@posteo.net) ;

2 : Agroscope, Agroécologie et Environnement, Reckenholzstrasse 191, CH-8046 Zurich, Suisse ; [pierluigi.calanca@agroscope.admin.ch](mailto:pierluigi.calanca@agroscope.admin.ch)

**MOTS-CLES** : Prairies permanentes, changements climatiques, dynamique des communautés végétales, diversité fonctionnelle, modèles basés sur des processus, sécheresse, graminée, pâturage, prairie de fauche.

**KEY-WORDS**: Permanent grassland, climate change, plant community dynamics, functional diversity, models based on process, drought, grass, grazing, meadow.

**REFERENCE DE L'ARTICLE** : Moulin T., Calanca P., (2021). « Modélisation de la réponse des prairies permanentes aux changements climatiques », Fourrages, 246, 11-20

économiques. La forte diversité floristique des couverts végétaux des prairies permanentes soutient de nombreux services écosystémiques (Gaujour *et al.*, 2012; Mauchamp *et al.*, 2012). Cependant, des études montrent des résultats contradictoires sur le lien entre le niveau de biodiversité d'un assemblage et sa productivité. Les expérimentations effectuées sur des peuplements reconstitués d'espèces montrent qu'une forte diversité tend à augmenter la biomasse aérienne, notamment lorsque les espèces proviennent de différents types fonctionnels (Hector *et al.*, 1999), alors que sur des prairies naturelles l'influence de la diversité sur la productivité semble très limitée (Grace *et al.*, 2007). Au-delà des problématiques de conservation, maintenir de hauts niveaux de biodiversité apparaît primordial pour favoriser la résilience à long terme des fonctions de l'écosystème et la résistance de l'assemblage dans un contexte de changements globaux (Oliver *et al.*, 2015). La productivité de ces écosystèmes dépend, elle, directement des conditions pédologiques du milieu, notamment de la fertilité et de la teneur en eau du sol.

Les changements climatiques globaux impactent les prairies permanentes à travers une **modification des variables climatiques** à long terme ainsi que par **l'accroissement de leur variabilité**. L'adaptation des systèmes agricoles aux changements climatiques nécessite d'anticiper ces tendances (Sautier et Duru, 2013; Smit et Wandel, 2006). Si une **hausse de la productivité primaire** est attendue, liée à une stimulation accrue de la photosynthèse due à l'augmentation atmosphérique du CO<sub>2</sub>, des variations interannuelles importantes sont à prévoir. La réponse à long terme peut différer sensiblement de la réponse à court terme (Soussana, 2016) et présenter des gradients régionaux (Sautier et Duru, 2013). A long terme, Ruget *et al.*, (2013) montrent qu'une augmentation de la **production hivernale** est attendue, dont l'ampleur reste incertaine, accompagnée par une production plus précoce au printemps et une chute de la productivité estivale. Cette **forte diminution de la production estivale** (-20% ou -40% au-dessous des niveaux actuels) est rendue possible dans des conditions de forte aridité et sécheresse (Graux *et al.*, 2013). La composition de l'assemblage répond également à ces changements climatiques globaux et la diversité en place se voit principalement déterminée par le bilan hydrique estival d'une part et des températures de printemps d'autre part (Durand *et al.*, 2013). Ainsi, pour les graminées d'origine tempérée, il existe une corrélation négative entre production et survie, à la suite d'un stress climatique intense.

De nombreuses études soulignent comment la diversité d'un assemblage végétal influence sa résilience face à des événements climatiques extrêmes ainsi que sa capacité à maintenir les niveaux attendus de productivité (Myers *et al.*, 2000). Les pratiques agricoles influencent la structure et la composition des communautés végétales des prairies permanentes, et

donc leur diversité (Gaujour *et al.*, 2012; Perronne *et al.*, 2019). L'évolution future des prairies permanentes sera donc déterminée par l'interaction entre climat et gestion. Les modèles dynamiques offrent un outil pertinent pour étudier l'impact conjoint de la gestion (type et intensité) et des **changements climatiques globaux sur la relation diversité – productivité – stabilité** du couvert végétal, dont les mécanismes en jeu ne sont que partiellement compris. Comprendre comment les prairies permanentes réagissent aux changements climatiques, et quelles réponses apporter en termes de gestion, s'avère alors essentiel, en particulier pour les producteurs et les décideurs politiques. Dans ce travail, nous illustrons par des simulations la **réponse de la composition botanique des prairies permanentes face à deux facettes du changement climatique, l'augmentation des températures et l'augmentation de la sécheresse** (en intensité et en durée moyenne des épisodes), pour différents types et intensités de gestion. A l'aide de simulations d'un nouveau modèle décrivant la dynamique saisonnière de la végétation, *DynaGraM*, nous répondrons à la question de recherche suivante :  **dans quelle mesure la forme et l'intensité de la gestion influencent-elles la relation diversité - productivité - stabilité du couvert végétal et comment peuvent-elles moduler l'impact des changements climatiques ?**

## 1. Méthode

### 1.1. Le modèle DynaGraM

Les modèles basés sur des processus permettent de décrire les relations complexes au sein d'un assemblage prairial qui lient les niveaux de biodiversité végétale (spécifique ou fonctionnelle), sa productivité et sa résilience à des événements extrêmes. Ils jouent alors un rôle important dans la prédiction et la compréhension des impacts de facteurs externes, ici les changements climatiques, sur les écosystèmes prairiaux et le potentiel d'atténuation de leurs impacts par l'utilisation des terres (types et intensité). Puisque très peu de modèles représentent explicitement par des variables d'état la richesse spécifique de la composition floristique, à la fois en termes de proportion et de production, nous utiliserons *DynaGraM*. Ce nouveau **modèle mécaniste** décrit la croissance saisonnière de la biomasse aérienne et la progression saisonnière de la composition botanique d'une prairie permanente tempérée mixte, sous différentes conditions de sol, de gestion et de climat. Contrairement à de nombreux modèles prairiaux qui supposent une composition de la communauté végétale constante au cours du temps, le modèle *DynaGraM* représente explicitement la dynamique de composition du couvert végétal, décrite par  $n$  espèces ou groupes d'espèces. A chaque pas de temps (le jour), le modèle calcule la dynamique de ces  $n$  biomasses herbacées en fonction des variables climatiques ( $T$ ,  $PAR$ ), du niveau d'azote minéral sur

lequel opère une compétition sur la ressource, de la teneur en eau du sol et de la résistance à la gestion en place (Moulin *et al.*, 2021).

Les variables d'état clés simulées par le modèle correspondent aux **biomasses  $B_i$  des  $n$  espèces herbacées** composant le couvert végétal. Le modèle simule les valeurs journalières des biomasses de chaque espèce ou groupe d'espèces  $B_i$ , qui permettent alors d'évaluer la diversité de la communauté herbacée, ainsi que sa stabilité. Nous utilisons le terme de stabilité ou de tolérance pour décrire un assemblage qui répond avec de faibles variations à des perturbations sur les valeurs des variables climatiques. Dans ce contexte, la résistance se définit alors comme la capacité d'une communauté sujette à des perturbations à rester inchangée et à conserver sa dynamique.

Fondamentalement, *DynaGraM* est un modèle basé sur des processus, qui décrit les **relations de compétition entre espèces herbacées** par une compétition sur la ressource. Un choix clé fut de restreindre à l'essentiel la description des processus écophysiologicals, afin d'améliorer la pertinence de l'estimation des valeurs des paramètres d'espèces. Deux sous-modèles composent *DynaGraM*: (i) un **sous-modèle de végétation** décrivant la biomasse aérienne de  $n$  espèces  $B_i$ ; (ii) un **sous-modèle du sol** décrivant les ressources d'azote (minéral  $N_m$  et organique  $N_o$ ) et la réserve en eau  $WR$ . Ces dynamiques sont directement influencées par des **variables de forçage climatique** (températures  $T$ , précipitations  $P$ , radiation photosynthétique active  $PAR$ , évapotranspiration potentielle  $PET$ ) et **de gestion** (intensité des fauches, pâturage et fertilisations). Les dates de fauche, les jours

de pâturage et les dates de fertilisation minérale et organique sont programmés *via* un calendrier de gestion. Les variables de forçage de gestion décrivent la charge en bétail  $SD$ , les taux de restitution d'azote minéral et organique par le bétail et la quantité d'azote minéral et organique déposé lors de fertilisation (Tableau 1).

Soulignons par ailleurs qu'une analyse de sensibilité du modèle montre que les deux paramètres les plus influents sur la biomasse totale et sur l'indice de diversité de l'assemblage sont les valeurs moyennes, respectivement des précipitations et des températures (Moulin *et al.*, 2018). Le choix de ce modèle apparaît judicieux pour étudier l'impact de scénarios climatiques et les possibles atténuations par différentes formes de gestion. Enfin, une description exhaustive du modèle est disponible (Moulin *et al.*, 2021), ainsi que les scripts 'R' des simulations (<https://github.com/fgillet3/DynaGraM>).

## 1.2. Systèmes prairiaux visés par les simulations

Bien que nous ayons utilisé à la base une composition botanique idéalisée, notre étude vise à simuler des **pâturages et prairies de fauche de l'Arc jurassien**. Nous avons testé la plausibilité des résultats en comparant la composition fonctionnelle des communautés simulées avec celle extraite de *Phytobase* (Gillet, 2015), un ensemble de 68 prairies permanentes de l'Arc jurassien décrivant une large palette de gestion. Climat, sol et gestion ont été définis suivant Moulin *et al.*, (2021) par rapport à des situations communément observées dans la région de **Pontarlier**, département du

Variable de forçage (inputs)		Pâturage extensif	Pâturage intensif	Fauche extensive	Fauche intensive
$ncut$	Nombre de fauches	-	-	2	3
	Dates				
	→ actuellement	-	-	26/06, 23/09	10/06, 09/08, 03/10
	→ horizon 2041-2060	-	-	10/06, 12/09	30/05, 01/08, 12/10
	→ horizon 2061-2080	-	-	31/05, 25/08	20/05, 17/07, 22/10
$SD$	Charge en bétail	0.5 UGB ha	1.5 UGB ha	-	-
	Dates de pâturage				
	→ actuellement	Du 21/05 au 01/10	Du 21/05 au 01/10	-	-
	→ horizon 2041-2060	Du 05/05 au 15/09	Du 05/05 au 15/09	-	-
	→ horizon 2061-2080	Du 21/04 au 01/09	Du 21/04 au 01/09	-	-
$\Phi_m$	Fertilisation N minéral	-	90 kg Nm ha <sup>-1</sup> a <sup>-1</sup>	-	180 kg Nm ha <sup>-1</sup> a <sup>-1</sup>
	Nombre applications	-	4	-	5
$\Phi_o$	Fertilisation N organique	-	-	80 kg No ha <sup>-1</sup> a <sup>-1</sup>	80 kg No ha <sup>-1</sup> a <sup>-1</sup>
	Nombre applications	-	-	2	2

TABLEAU 1 : Quatre scénarios de gestion utilisés pour les simulations : pâturage extensif ou intensif et fauche extensive ou intensive.  $ncut$  représente le nombre de fauches par année,  $SD$  la charge en bétail exprimée en Unité Gros Bétail,  $\Phi_m$  et  $\Phi_o$  représentent respectivement la fertilisation minérale et organique

Table 1: Four management scenarios used for the simulations: extensive or intensive grazing and extensive or intensive mowing.

Doubs. Quatre scénarios de gestion agricole sont modélisés. Ils diffèrent par le type de défoliation, par l'intensité de la pratique agricole et par les niveaux de fertilisation : pâturage extensif ou intensif et fauche extensive ou intensive (Tableau 1). La végétation (Figure 1) est définie comme caractéristique de celle communément observée dans la région de Pontarlier (Doubs, 900 m d'altitude).

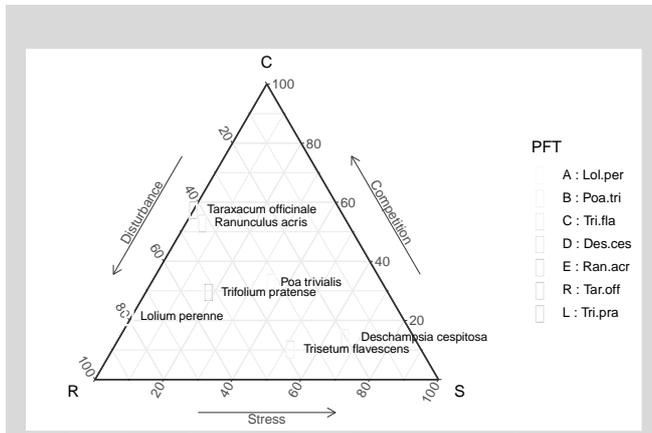


FIGURE 1 : Diagramme triangulaire du triangle CSR indiquant les stratégies de croissance des espèces sélectionnées comme représentatives des sept types fonctionnels de plantes utilisés pour décrire la végétation dans le modèle (Pierce *et al.*, 2017).

Figure 1: Triangular diagram of the CSR triangle showing the growth strategies of the species selected as representative of the seven functional plant types used to describe the vegetation in the model.

La végétation est décrite par sept espèces représentatives de **sept types fonctionnels de plantes (PFTs)**, couvrant une large diversité fonctionnelle. Ces espèces représentatives ont été choisies parmi les espèces les plus fréquentes et abondantes dans la région de Pontarlier. Les quatre premiers types fonctionnels (A, B, C et D) décrivent quatre types de graminées, qui diffèrent selon leur acquisition en azote et leur tolérance aux défoliations (Cruz *et al.*, 2002). Les trois types fonctionnels restants (E, R et L) décrivent des dicotylédones érigées E ou en rosettes R et les légumineuses L. Cette sélection de sept espèces couvre une large diversité de stratégies de vie comme illustré par leur distribution dans le triangle CSR (plantes Compétitrices, tolérantes aux **Stress** sur la ressource, Rudérales ou adaptées aux défoliations fréquentes) introduit par Grime, (1977).

### 1.3. Scénarios poussés de changements climatiques pour différents horizons

Nous considérons quatre jeux de données climatiques décrivant quatre horizons temporels : la situation actuelle (période 1990-2020), l'avenir proche (période 2021-2040), le milieu de siècle (période 2041-

2060) et la deuxième moitié du siècle (période 2061-2080).

Nous avons choisi un canevas concordant avec le **scénario d'émission RCP (Representative Concentration Pathway) 8.5**, qui est le plus poussé parmi les scénarios d'émissions de gaz à effet de serre définis par Van Vuuren *et al.*, (2011). Les données de base ont été tirées des simulations conduites pour ce RCP avec le modèle climatique HadGEM2-ES dans le cadre du Climate Model Intercomparison Project (CMIP), phase 5. Pour le développement de données journalières à l'échelle locale, nous nous sommes servis du **générateur stochastique LARS-WG** (LARS Weather Generator) (Barrow et Semenov, 1997), suivant la procédure décrite par Semenov et Stratonovitch, (2010). Cinquante années sont simulées pour chacun des quatre horizons de temps. Les changements envisagés par les scénarios climatiques pour les différents horizons sont résumés dans le tableau 2.

Horizon	Changements relatifs des précipitations journalières par rapport au climat actuel			Changements absolus des températures moyennes par rapport au climat actuel (°C)		
	2021-2040	2041-2060	2061-2080	2021-2040	2041-2060	2061-2080
Avr.	+15.1%	+22.5%	+8.2%	1.30	2.07	3.02
Mai	+5.4%	-3.5%	-2.2%	1.17	2.10	2.96
Juin	+7.2%	+6.9%	+0.4%	1.46	2.32	3.63
Juil.	-8.0%	-6.1%	-17.5%	1.82	3.06	4.97
Août	-4.8%	-23.1%	-33.2%	2.14	3.97	6.18
Sept.	-15.2%	-36.6%	-50.2%	2.34	4.12	6.77

TABLEAU 2 : Représentation des changements simulés par le générateur LARS-WG pour les trois scénarios climatiques futurs en comparaison avec le climat actuel (Baseline également simulée par LARS-WG). Seule la période de végétation (avril-septembre) est représentée. A gauche sont indiqués les changements relatifs (en %) des précipitations mensuelles des trois horizons de temps futurs par rapport au climat actuel. A droite figurent les changements absolus des moyennes mensuelles des températures journalières entre les scénarios futurs et actuels, correspondant à la valeur moyenne de hausse des températures moyennes mensuelles.

Table 2: Representation of the changes simulated by the LARS-WG generator for the three future climate scenarios in comparison with the current climate (Baseline also simulated by LARS-WG).

La diminution des précipitations envisagée par les scénarios climatiques montrés dans le tableau 2 entraîne une **forte augmentation (durée et intensité) des situations de sécheresse**. Ceci est illustré dans la figure 2, qui montre l'évolution saisonnière de la probabilité d'épisodes de sécheresse pour chaque jour de l'année caractérisée par des valeurs supérieures à 0.5 de l'indice d'aridité ARID proposé par Woli *et al.*, (2012). Il apparaît clairement que le modèle climatique choisi

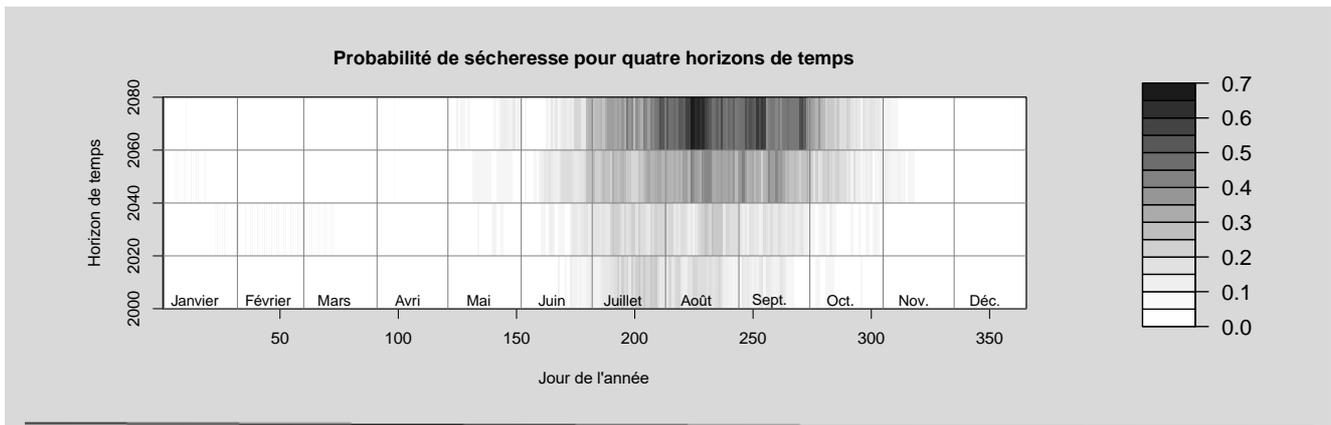


FIGURE 2 : Probabilité de sécheresse pour chaque jour de l'année pour les quatre horizons temporels du modèle climatique HadGEM2-ES pour le scénario RCP 8.5. Chaque ligne correspond à un horizon de temps, de bas en haut : climat actuel, proche (2021-2040), moyen (2041-2060) et lointain (2061-2080). Pour chaque jour de l'année, la probabilité est donnée par le ratio entre le nombre de jeux de données prédisant une sécheresse sur les 50 jeux utilisés par horizon de temps. Un jour correspond à une sécheresse lorsque l'indice ARID > 0.5.

Figure 2: Drought probabilities for each day of the year for the four time horizons of the HadGEM2-ES climate model for the RCP 8.5 scenario.

(HadGEM2-ES) prédit une forte augmentation du risque d'aridité en fin de saison de croissance.

#### 1.4. Expérimentations numériques

Des expérimentations numériques sont effectuées à partir du modèle *DynaGraM*. Les dynamiques du couvert végétal de quatre prairies permanentes, correspondant aux quatre formes de gestion décrites dans le tableau 1, sont simulées pour quatre horizons climatiques : **situation actuelle, l'avenir proche, milieu de siècle et deuxième moitié du siècle**. Des conditions initiales spécifiques sont définies pour chaque forme de gestion à partir de l'état final simulé pour le climat actuel. Nous assumons un calendrier fixe de gestion pour chaque horizon de temps, indiqué dans le tableau 1. Pour chaque forme de gestion et pour chaque horizon climatique, 50 années sont simulées. Les résultats exposés correspondent aux moyennes des sorties sur les 40 dernières années simulées par le modèle, après une période de spin-up de 10 ans. Ce spin-up correspond au temps de simulation nécessaire pour que le modèle atteigne un état proche de l'état d'équilibre caractérisé par la forme de gestion en place (Moulin *et al.*, 2021). La dynamique de la végétation est saisonnière et répond aux variations climatiques interannuelles, cependant la dynamique de la composition floristique reste, d'années en années, similaire une fois l'équilibre atteint.

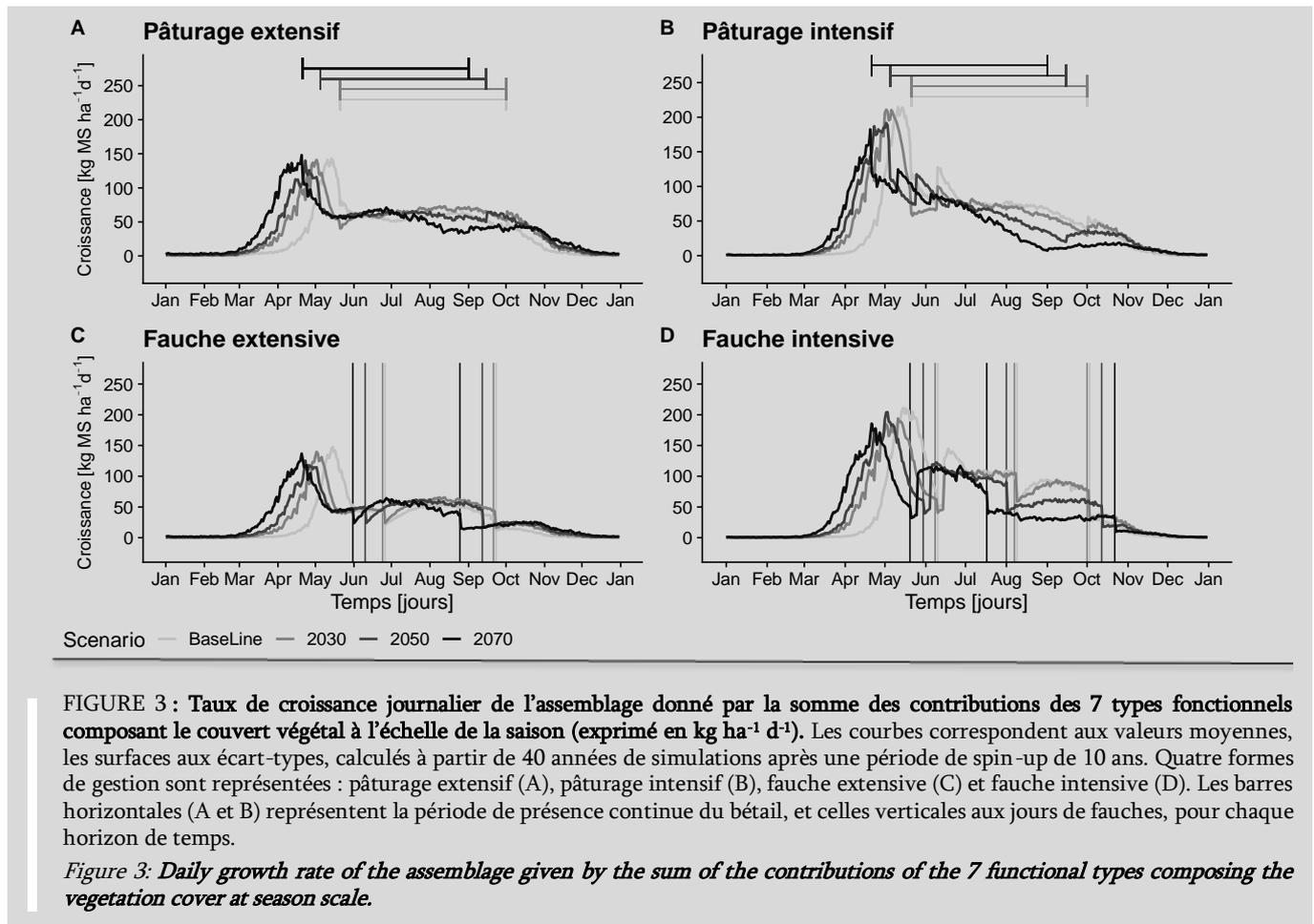
## 2. Résultats

Pour le climat actuel, le modèle *DynaGraM* simule, en réponse aux quatre gestions décrites dans le tableau 1, des dynamiques et des compositions floristiques très contrastées. A partir d'une même composition initiale, les résultats montrent, après la **répétition d'un même traitement** pendant quelques années, l'émergence

d'**assemblages avec des compositions très différentes**, qui peuvent être résumées comme ceci : une dominance des types fonctionnels C et D sous un pâturage extensif, des types A et R en pâturage intensif, et les compositions en régimes de fauche sont dominées par les types fonctionnels C en extensif et B en intensif. Ces compositions coïncident avec des relevés floristiques effectués dans l'Arc jurassien (Moulin *et al.*, 2021). Des différences nettes de productivité sont également simulées selon le niveau d'intensité de la pratique, aussi bien dans le cadre de pâturage que de fauches, expliquées par la fertilisation minérale des régimes intensifs. La biomasse annuelle exportée varie ainsi de 3,9 t MS ha<sup>-1</sup> a<sup>-1</sup> dans le cadre d'une fauche extensive à 8,8 t MS ha<sup>-1</sup> a<sup>-1</sup> pour un régime intensif. En pâturage, la biomasse annuelle consommée par le bétail varie de 1,5 t MS ha<sup>-1</sup> a<sup>-1</sup> à 4,2 t MS ha<sup>-1</sup> a<sup>-1</sup>.

#### 2.1. Impacts climatiques différenciés selon l'intensité de la gestion

En réponse à un signal fort d'augmentation des températures et de l'aridité, deux tendances sont observées pour les quatre formes de gestion : l'augmentation des températures impacte la **phénologie de l'assemblage**, et l'augmentation de la fréquence et de l'intensité des épisodes de sécheresse affecte la **croissance de la végétation en fin de saison** (Figure 3). En premier lieu, la période de végétation s'allonge avec une amorce de croissance printanière de plus en plus précoce au fil des horizons de temps. Les simulations montrent, indépendamment du type et de l'intensité de la gestion, que la **période de végétation** débutera avec plus **d'un mois d'avance** en seconde moitié de siècle. Les maximales des pics de croissance journalière de la végétation observées au printemps suivent ce même gradient de précocité au fil du siècle. Cette augmentation des températures, en réponse à un



signal marqué de changements climatiques, induirait une tendance à un gain de productivité. Cette hausse potentielle de productivité est naturellement pondérée par l'augmentation du stress hydrique, qui est lui associé à une tendance de baisse de productivité.

En revanche, **l'impact** des changements climatiques sur les valeurs maximales de ces pics de croissance **dépend de l'intensité de la gestion**. Sous des formes extensives, les taux de croissance de la végétation apparaissent peu affectés par ces changements climatiques et les valeurs simulées des pics de croissance pour les quatre horizons de temps sont très similaires (Figures 3A et 3C). A l'inverse, sous une gestion **intensive**, les valeurs maximales de ces **pics de croissance diminuent** en seconde moitié du siècle (Figures 3B et 3D). La dynamique de la végétation soumise à un pâturage intensif apparaît particulièrement impactée par ces changements climatiques. L'avancement de la période de pâturage des horizons milieu et fin de siècle, contraint par la sécheresse en fin de saison, entraîne l'arrivée du bétail avant le pic de croissance printanier, qui est alors amoindri par ces défoliations, et provoque une chute du taux de productivité (Figure 3B). Cette baisse des taux de croissance n'est pas observée à l'horizon actuel et proche, où le bétail arrive après le pic de croissance.

En réponse à **l'augmentation de l'aridité** à l'horizon du milieu et fin de siècle, on observe une diminution légère à importante des taux de croissance de la communauté sous les quatre formes de gestion. En revanche, la force de cette diminution est directement fonction de l'intensité de la gestion. Une gestion **extensive atténue l'impact des sécheresses**, et dans ce cas une baisse modérée de la productivité n'est observée que pour le futur lointain (Figures 3A et 3C). A l'inverse, cette **baisse de productivité** apparaît **forte** sous une **fauche intensive** (Figure 3D) et **extrême** sous un **pâturage intensif**, dont la production estivale devient pratiquement nulle à la fin du siècle (Figure 3B). La chute des taux de croissance simulée à l'horizon du milieu et fin de siècle traduit des niveaux trop importants de défoliations par rapport à la production de l'assemblage.

## 2.2. Productivité sous différents horizons climatiques

L'augmentation des températures et de l'aridité induit des **réponses opposées sur la productivité, selon l'intensité de la gestion** (Figure 4). Si une prairie de **fauche extensive** voit sa **productivité se maintenir** voire légèrement augmenter au fil du siècle (Figure 4A), un **déclin continu de productivité** est observé pour les prairies soumises à une **fauche intensive** (Figure 4B).

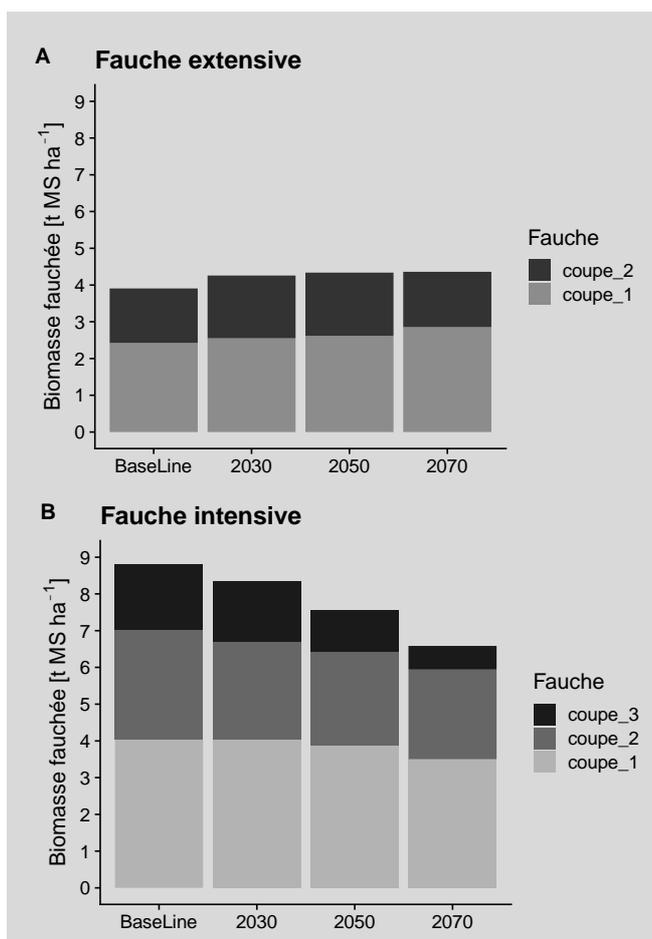


FIGURE 4 : Comparaison des contributions simulées de chaque événement de fauche au volume annuel de biomasse exporté, exprimé en tonne par hectare, sous un régime de fauche extensive (A) ou de fauche intensive (B). Des détails sur chaque régime de fauche sont donnés dans le Tableau 1. Les quatre colonnes correspondent aux horizons de temps actuels, futur proche, milieu de siècle et futur lointain. Pour chaque horizon de temps, les valeurs sont des moyennes calculées à partir de 40 années de simulations, après une période de spin-up de 10 ans.

Figure 4: Comparison of the simulated contributions of each mowing event to the annual volume of biomass exported, expressed in tons per hectare, under extensive mowing (A) or intensive mowing (B).

Ces résultats pointent surtout la difficulté de la programmation pertinente des dates de fauche. En effet, cette perte de productivité en régime intensif est expliquée par le déclin des volumes récoltés lors des deuxième et troisième fauches. A l'horizon de fin de siècle et dans le cadre du modèle, cette seconde fauche intervient fréquemment au cœur d'une vague de sécheresse, empêchant un regain en fin de saison. L'allongement de la saison de végétation entraîné par la hausse des températures ne compense pas ces pertes. La dynamique de la **végétation** soumise à une **gestion intensive** n'apparaît pas impactée à l'avenir proche mais présente un gradient marqué de **perte de croissance** à l'horizon de la seconde moitié du siècle (Figures 3B et 3D).

### 2.3. Réponse de la composition botanique à différents horizons temporels

Comme déjà noté, la composition floristique d'une prairie permanente simulée par le modèle *DynaGraM* apparaît déterminée principalement par la forme de gestion et secondairement par le climat (Moulin *et al.*, 2021). A l'horizon actuel, la composition de la biomasse exportée par les fauches ou par le pâturage diffère significativement entre les différentes gestions (Baseline, Figure 5). A l'horizon lointain, l'augmentation des températures et de la sécheresse favorise, pour toutes les gestions, exceptée la fauche extensive, le **développement de types fonctionnels compétitifs et précoces**, ici A et R (Figure 5). La composition d'un assemblage soumis à un pâturage extensif se verra particulièrement impactée par ces changements climatiques, suivant un gradient continu. Le modèle prédit une diminution progressive des types fonctionnels C et D, espèces typiques des milieux pauvres, au profit des types fonctionnels A et B, typiques des milieux riches (Cruz *et al.*, 2002). A l'inverse, la composition d'un pâturage intensif, déjà dominée par les types A et R, sera ainsi moins impactée. Sous un régime de fauche extensive (Figure 5C), une composition stable est observée au cours du siècle, avec une dominance marquée d'un seul type fonctionnel. Enfin, pour un régime de fauche intensive, les climats des horizons proches et moyens tendent à renforcer une composition largement dominée par un seul type fonctionnel, le type B qui occupe 60 à 80% de l'assemblage (Figure 5D). Une transition nette est observée à l'horizon 2070, où la composition bascule vers une prairie permanente dont les types B et R codominent l'assemblage, avec la présence plus marquée du type A.

### 3. Discussion

L'impact des changements climatiques sur la dynamique de la végétation herbacée est étudié ici par le prisme d'un signal fort, avec un scénario climatique prédisant une augmentation marquée des températures et de l'aridité, avec des épisodes de sécheresse plus fréquents et plus intenses en fin de saison. Les résultats exposés ici reposent uniquement sur le scénario climatique RCP 8.5. Contrairement aux RCP 2.6 et 4.5, les variables climatiques simulées par le RCP 8.5 présentent une évolution continue entre les quatre horizons de temps de cette étude. Notons également que ces trois scénarios ne se différencient nettement qu'au cours de la seconde moitié du siècle, et que les scénarios RCP 4.5 et 8.5 ne révèlent de fortes différences qu'à l'horizon 2061-2080. Afin de mettre en avant les besoins d'adaptation de la gestion, cette étude assume un calendrier identique pour toutes les années d'un même horizon de temps (Tableau 1). Sur le volet de la productivité, les simulations du modèle *DynaGraM*

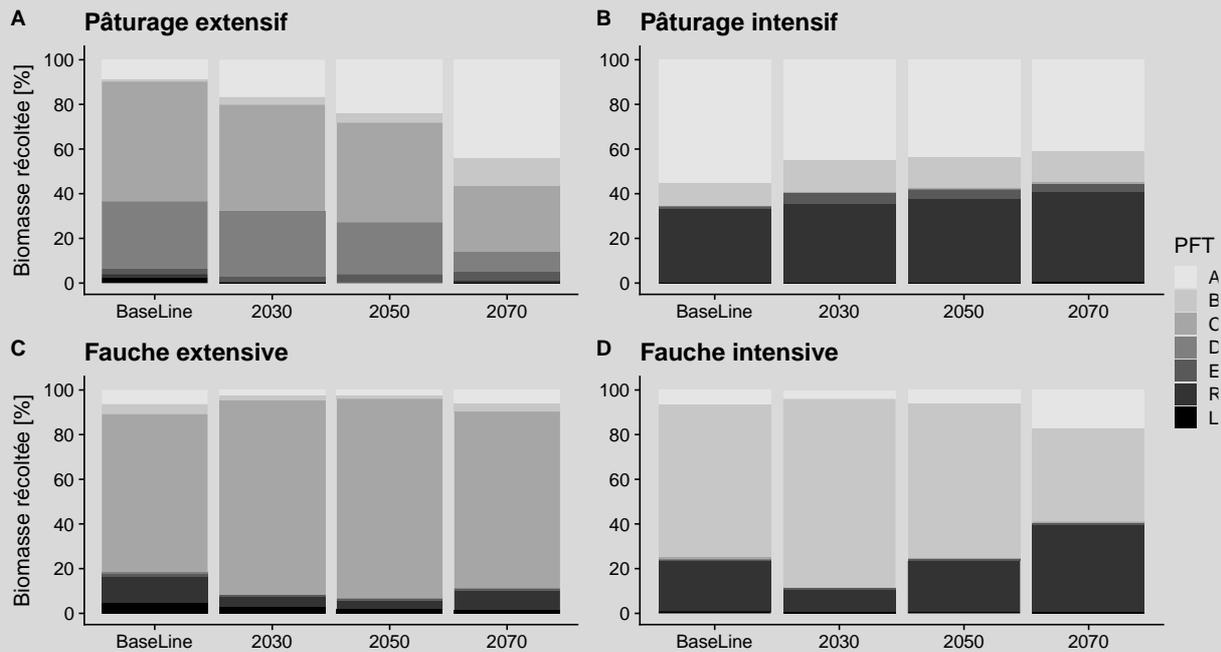


FIGURE 5 : Comparaison des contributions simulées de chaque PFT dans les volumes annuels de biomasse exportés par consommation par le bétail en pâturage extensif (A), ou intensif (B), ou lors des deux événements de fauche extensive (C) ou trois événements de fauche intensive (D). Les quatre colonnes correspondent aux horizons de temps actuels, futur proche, milieu de siècle et futur lointain. Les contributions de chaque PFT sont exprimées en pourcentage de la biomasse totale exportée en une année. Pour chaque horizon de temps, les valeurs sont calculées comme moyennes de 40 années de simulations, après une période de spin-up de 10 ans.

Figure 5: Comparison of the simulated contributions of each PFT in the annual volumes of biomass exported by livestock consumption under extensive grazing (A), or intensive grazing (B), or during the two extensive mowing events (C) or the three intensive mowing events (D).

montrent que les **changements climatiques induisent deux tendances contrastées pour toutes les formes de gestion**. (i) L'augmentation des températures **allonge la saison de végétation**, tendant à provoquer un **léger gain de productivité** (Figure 4). A l'horizon proche, la productivité est très similaire avec celle du climat actuel et une tendance à la hausse est observée pour les deux gestions extensives. Bien que la photosynthèse ne soit modélisée que de façon succincte, ce résultat complète une étude montrant que l'accroissement du taux de CO<sub>2</sub> s'accompagne d'une augmentation des rendements (de 10 à 20 %) dans le futur proche (Ruguet *et al.*, 2013). (ii) L'augmentation de l'aridité, à l'horizon lointain, génère un stress hydrique sur le couvert végétal qui **affecte le taux de croissance de l'assemblage en fin de saison** (Figure 3).

Les résultats des simulations suggèrent que **la gestion permet de moduler les impacts** des changements climatiques et l'impact de ces épisodes de sécheresse s'avère accentué par l'intensivité de la gestion. A l'horizon de milieu et fin de siècle, ces **impacts** deviennent **critiques** lorsque des **exports importants de biomasse** sont effectués au cours d'une **vague de forte sécheresse** (Figures 3B et 3D). Sous fauche intensive, une faible biomasse aérienne résiduelle soumise à un stress hydrique aboutit à une

repousse faible lors de la troisième fauche et l'impact climatique apparaît alors particulièrement marqué (Figure 4B). Des analyses supplémentaires, qui ne font pas l'objet de cet article, montrent que ces deux effets tendent à augmenter la **variation interannuelle de la production**, avec une tendance potentielle à une hausse de productivité, mais sujette à de fortes réductions selon l'intensité de la vague de sécheresse estivale. Une étude de l'exposition des systèmes d'élevage herbagers aux changements climatiques (Sautier et Duru, 2013) montre également une augmentation de la variabilité interannuelle des niveaux de production, face auxquels un réajustement substantiel des systèmes d'élevage sera nécessaire et que des adaptations « à la marge » ne suffiront pas.

A titre d'exemple, la **programmation** de la période de pâturage (Figure 3B) apparaît particulièrement **délicate** et elle devra concilier deux contraintes en début et en fin de saison. Une pression de pâturage trop forte et trop précoce bouleverse le pic de croissance printanier et réduit la croissance de l'assemblage dès le début de la saison de végétation. A l'opposé, la présence prolongée du bétail pendant un épisode de sécheresse contribue à affaiblir la croissance de l'assemblage, qui ne peut alors plus soutenir la présence du bétail. En revanche, les systèmes extensifs apparaissent résilients

à ces changements climatiques et peuvent supporter des épisodes de sécheresse importants, avec des effets négatifs moins marqués au cours du siècle. A l'horizon lointain, en réponse au bouleversement de la dynamique de productivité, la nécessité de stocks de fourrage pour l'hiver diminuerait (pâturage plus tardif à l'automne et plus précoce au printemps) tandis qu'en été le besoin d'import de fourrage depuis d'autres régions serait plus important pour surmonter les vagues de sécheresse (Graux *et al.*, 2013; Ruget *et al.*, 2013). Néanmoins, l'exploitation de cette production hivernale ou printanière accrue pourra s'avérer plus délicate qu'en été. Le tableau 2 souligne qu'une **forte augmentation des précipitations** en fin d'hiver et en début de printemps est prédite à partir de la seconde moitié du siècle. Celles-ci affecteront alors la **portance** de cette biomasse aérienne, supposée compenser une partie de la perte de productivité estivale. Le décrochage marqué des taux de croissance de l'assemblage aux horizons de milieu et de fin de siècle sous les régimes intensifs (Figure 3) souligne le besoin **d'adapter le calendrier et l'intensité de la gestion aux dynamiques climatiques**.

Les résultats montrent que les prairies permanentes plurispécifiques gérées de façon extensive tendent à répondre de façon plus **résiliente** aux contraintes climatiques, avec des **services écosystémiques (productivité)** qui restent globalement **maintenus**. Néanmoins, les scénarios climatiques impactent les mécanismes de compétitions interspécifiques et un **renversement de la composition** est simulé en fin de siècle sous un **pâturage extensif**, au profit de types fonctionnels précoces et compétitifs (Figure 5A). Les types fonctionnels compétitifs pour la ressource, représentatifs des milieux riches (PFT A et B), tendent à occuper la moitié de l'assemblage à l'horizon lointain, alors qu'ils sont très minoritaires pour le climat actuel. Ce résultat souligne une sensibilité accrue de la composition floristique aux perturbations agricoles. Cette composition floristique émergente reste néanmoins très tolérante aux déficits hydriques, où seule une légère baisse de productivité est observée à l'horizon lointain (Figure 3A). Les épisodes de **sécheresse** étudiés d'ici le **milieu de siècle** en régime de **fauche** favorisent **l'exclusion compétitive** et renforcent la domination d'un unique type fonctionnel (Figures 5C et 5D). Une étude sur les dynamiques des légumineuses dans les prairies multi-espèces montre que les événements de sécheresse peuvent orienter l'évolution du couvert végétal vers la dominance, ou la disparition (Pelletier *et al.*, 2016). Enfin, le scénario RCP 8.5 prédit davantage de canicules prolongées et davantage d'années consécutives avec des canicules estivales, qui excluraient alors certaines espèces non-adaptées de l'assemblage. Cependant, la réponse de la dynamique de la végétation aux fortes températures n'a pas fait l'objet d'une étude approfondie car le modèle a été construit et calibré sous un climat standard actuel.

Ceci ouvre la voie à de futurs développements de modélisation.

## Conclusion

Les résultats de notre modèle suggèrent que l'extensivité de la gestion permet de moduler l'impact d'une aridité croissante avec le maintien de la productivité des assemblages. Afin d'assurer la pérennité de cette ressource herbacée, qui apparaît instable en quantité et en qualité, la gestion nécessite de l'anticipation. Les résultats d'outils, tel Patur'Plan (Delaby et Bignon, 2015), devront être intégrés aux modèles de processus pour obtenir des prévisions réalistes. **Avec des exports continus et limités de biomasse, le pâturage extensif apparaît comme la communauté la plus résistante à l'aridité, avec seulement une très légère baisse des taux de croissance à l'horizon lointain.** Cette étude repose sur l'hypothèse d'un calendrier de gestion constant pour chaque horizon de temps, avec des dates de fauche, de pâturage et de fertilisation identiques. Ce choix apparaît peu réaliste et pourrait être affiné au cours de travaux ultérieurs. Néanmoins, nos simulations montrent les conséquences d'événements de défoliations qui ne s'ajusteraient pas parfaitement avec la phénologie du couvert végétal. Cette dernière reste délicate à prévoir car fortement influencée par les conditions climatiques. Soulignons également que les scénarios climatiques considérés ici ne sont pas continus, mais cette étude repose seulement sur trois fenêtres temporelles centrées sur les années 2030, 2050 et 2070. Pourtant ce phénomène de changements climatiques se déroule de façon continue. Une analyse complémentaire (non présentée ici) montre qu'un **épisode de sécheresse importante impacte fortement la composition au cours des années suivantes**. La prise en compte et l'analyse de la variation interannuelle sera le sujet d'une prochaine étude.

Le modèle *DynaGraM* utilisé dans cette étude est un outil parcimonieux et flexible qui simule de manière réaliste la dynamique de composition et de production d'un couvert végétal décrit par n'importe quel nombre d'espèces ou de groupes d'espèces. En revanche, il ne contient qu'une formulation très limitée de la biochimie du sol, n'intègre pas encore la dynamique racinaire de la végétation et ne tient pas compte des effets de l'augmentation du CO<sub>2</sub> atmosphérique. Ces limitations ouvrent la porte à des travaux complémentaires. En outre, une étape future pourrait intégrer des données expérimentales sur des simulations de changements climatiques. Malgré ces limitations, cette étude contribue à mieux comprendre **la relation entre diversité et productivité des écosystèmes prairiaux, dans un contexte de changements climatiques globaux, relevée comme un défi majeur** pour les prochains travaux de modélisation (Kipling *et al.*, 2016).

**Remerciements :** Ce travail s'ancre dans un ensemble d'activités coordonnées par le « National Centre for Climate Services » (NCCS), dont le but est d'établir un centre de connaissance en ligne qui soutienne des prises de décisions judicieuses sur le climat (<http://www.nccs.ch>).

Article accepté pour publication le 19 avril 2021

#### REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- Barrow E. M., Semenov M. A., (1997). «Use of a Stochastic Weather Generator in the Development of Climate Change Scenarios », *Climatic Change*, 35, 397–414.
- Van Calster H., Vandenbergh R., Ruysen M., Verheyen K., Hermy M., Decocq G., (2008). «Unexpectedly high 20th century floristic losses in a rural landscape in northern France », *Journal of Ecology*, 96(5), 927–936.
- Craine J. M., Nippert J. B., Towne E. G., Tucker S., Kembel S. W., Skibbe A., McLauchlan K. K., (2011). «Functional consequences of climate change-induced plant species loss in a tallgrass prairie », *Oecologia*, 165(4), 1109–1117.
- Cruz P., Duru M., Therond O., Theau J. P., Ducourtieux C., (2002). «Une nouvelle approche pour caractériser les prairies naturelles et leur valeur d'usage », *Fourrages*, 172, 335–354.
- Delaby L., Bignon E., (2015). «Pâtur'Plan, nouvel outil dynamique pour anticiper la gestion du pâturage», *Fourrages*, 223, 249–252.
- Durand J.-L., Lorgeou J., Picon-Cochard C., Volaire F., (2013). «Ecophysiologie de la réponse et de l'adaptation des plantes fourragères et prairiales au changement climatique» *Fourrages*, 214, 111–118.
- Flynn D. F. B., Gogol-Prokurat M., Nogeire T., Molinari N., Richers B. T., Lin B. B., Simpson N., Mayfield M. M., DeClerck F., (2009). «Loss of functional diversity under land use intensification across multiple taxa» *Ecology Letters*, 12(1), 22–33.
- Gaujour E., Amiaud B., Mignolet C., Plantureux S., (2012). «Factors and processes affecting plant biodiversity in permanent grasslands. A review», *Agronomy for Sustainable Development*, 32(1), 133–160.
- Gillet F., (2015). «Phytobase: a tool for the integrated synusial approach of vegetation classification at regional to national scale», *Understanding broad-scale vegetation patterns*, 136.
- Grace J. B., Anderson T. M., Smith M. D., Seabloom E., Andelman S. J., Meche G., Weiher E., Allain L. K., Jutila H., Sankaran M., Knops J., Ritchie M., Willig M. R., (2007). «Does species diversity limit productivity in natural grassland communities?» *Ecology Letters*, 10(8), 680–689.
- Graux A. I., Bellocchi G., Lardy R., Soussana J. F., (2013). «Ensemble modelling of climate change risks and opportunities for managed grasslands in France», *Agricultural and Forest Meteorology*, 170(2013), 114–131.
- Grime J. P., (1977). «Evidence for the existence of three primary strategies in plants and its relevance to ecological and evolutionary theory», *The American Naturalist*, 111(982), 1169–1194.
- Hector A., Schmid B., Beierkuhnlein C., Caldeira M. C., Diemer M., Dimitrakopoulos P. G., Finn J. a., Freitas H., Giller P. S., Good J., Harris R., Högberg P., Huss-danell K., Joshi J., Jumpponen A., Körner C., Leadley P. W., Loreau M., Minns A., Mulder C. P. H., O'donovan G., Otway S. J., Pereira J. S., Prinz A., Read D. J., Scherer-lorenzen M., Schulze E. D., Siamantziouras A.-S. D., Spehn E. M., Terry A. C., Troumbis A. Y., Woodward F. I., Yachi S., Lawton J. H., (1999). «Plant diversity and productivity experiments in European grasslands», *Science*, 286, 1123–1127.
- Kipling R. P., Virkajärvi P., Breitsameter L., Curnel Y., De Swaef T., Gustavsson A. M., Hennart S., Höglind M., Järvenranta K., Minet J., Nendel C., Persson T., Picon-Cochard C., Rolinski S., Sandars D. L., Scollan N. D., Sebek L., Seddaiu G., Topp C. F. E., Twardy S., Van Middelkoop J., Wu L., Bellocchi G., (2016). «Key challenges and priorities for modelling European grasslands under climate change», *Science of the Total Environment*, 566–567, 851–864.
- Mauchamp L., Gillet F., Mouly A., Badot P.-M., (2012). «Les prairies : biodiversité et services écosystémiques», *Presses universitaires de Franche-Comté*, Besançon, 134 p.
- Mauchamp L., Mouly A., Badot P. M., Gillet F., (2014). «Impact of management type and intensity on multiple facets of grassland biodiversity in the French Jura Mountains », *Applied Vegetation Science*, 17(4), 645–657.
- Moulin T., Perasso A., Calanca P., Gillet F., (2021). «DynaGraM: A process-based model to simulate multi-species plant community dynamics in managed grasslands», *Ecological Modelling*, 439, 109345.
- Moulin T., Perasso A., Gillet F., (2018). «Modelling vegetation dynamics in managed grasslands: Responses to drivers depend on species richness», *Ecological Modelling*, 374, 22–36.
- Myers N., Mittermeier R., Mittermeier C., Da Fonseca G. A. B., Kent J., (2000). «Biodiversity hotspots for conservation priorities», *Nature*, 403, 853–858.
- Nicod C., Leys B., Ferrez Y., Manneville V., Mouly A., Greffier B., Hennequin C., Bouton Y., Prévost-Bouré N. C., (2019). «Towards the assessment of biodiversity and management practices in mountain pastures using diagnostic species ?», *Ecological Indicators*, 107, 105584.
- Oliver T. H., Heard M. S., Isaac N. J. B., Roy D. B., Procter D., Eigenbrod F., Freckleton R., Hector A., Orme C. D. L., Petchey O. L., Proença V., Raffaelli D., Suttle K. B., Mace G. M., Martin-Lopez B., Woodcock B. A., Bullock J. M., (2015). «Biodiversity and Resilience of Ecosystem Functions», *Trends in Ecology and Evolution*, 30(11), 673–684.
- Pelletier P., Surault F., Gastal F., Besnard A., (2016). «Mieux comprendre les dynamiques d'évolution des légumineuses dans les associations et les prairies multi-espèces», *Fourrages*, 226, 121–133.
- Perronne R., Amiaud B., Benquey G., Bloor J., Choler P., Jolivet C., Violle C., Pottier J., (2019). «Pour toute recherche dans la base de données Quelle pertinence du modèle diversité-productivité-perturbations pour analyser l'influence des pratiques agricoles sur la diversité des prairies permanentes du Massif central ?», *Fourrages*, 237, 47–55.
- Pierce S., Negreiros D., Cerabolini B. E. L., Kattge J., Díaz S., Kleyer M., Shipley B., Wright S. J., Soudzilovskaia N. A., Onipchenko V. G., Van Bodegom P. M., Frenette-Dussault C., Weiher E., Pinho B. X., Cornelissen J. H. C., Grime J. P., Thompson K., Hunt R., Wilson P. J., Buffa G., Nyakunga O. C., Reich P. B., Caccianiga M., Mangili F., Ceriani R. M., Luzzaro A., Brusa G., Siefert A., Barbosa N. P. U., Chapin F. S., Cornwell W. K., Fang J., Fernandes G. W., Garnier E., Le Stradic S., Peñuelas J., Melo F. P. L., Slaviero A., Tabarelli M., Tampucci D., (2017). «A global method for calculating plant CSR ecological strategies applied across biomes worldwide», *Functional Ecology*, 31(2), 444–457.
- Ruget F., Durand J., Ripoche D., Graux A., Bernard F., Lacroix B., Moreau J., (2013). «Impacts des changements climatiques sur les productions de fourrages (prairies, luzerne, maïs) : variabilité selon les régions et les saisons», *Fourrages, The French Journal on Grasslands and Forages*, 214, 99–109.
- Sautier M., Duru M., (2013). «Caractérisation du changement et de la variabilité climatiques en vue de l'adaptation des systèmes fourragers à base d'herbe», *Fourrages*, 215, 201–209.
- Semenov M. A., Stratonovitch P., (2010). «Use of multi-model ensembles from global climate models for assessment of climate change impacts», *Climate Research*, 41(1), 1–14.
- Smit B., Wandel J., (2006). «Adaptation, adaptive capacity and vulnerability», *Global Environmental Change*, 16(3), 282–292.
- Soussana J.-F., (2016). «Prairies et changement climatique», *Fourrages*, 215, 171–180.
- Van Vuuren D. P., Edmonds J., Kainuma M., Riahi K., Thomson A., Hibbard K., Hurtt G. C., Kram T., Krey V., Lamarque J. F., Masui T., Meinshausen M., Nakicenovic N., Smith S. J., Rose S. K., (2011). «The representative concentration pathways: An overview», *Climatic Change*, 109(1), 5–31.
- Wilson J. B., Peet R. K., Dengler J., Pärtel M., (2012). «Plant species richness: The world records», *Journal of Vegetation Science*, 23(4), 796–802.
- Woli P., Jones J. W., Ingram K. T., Fraisse C. W., (2012). «Agricultural Reference Index for Drought (ARID)», *Agronomy Journal*, 104, 287–300.