

MODÉLISATION MATHÉMATIQUE DE LA DYNAMIQUE DES COMMUNAUTÉS HERBACÉES DES ÉCOSYSTÈMES PRAIRIAUX

Thibault Moulin

Thèse de Doctorat
Spécialité Sciences de la Vie et de l'Environnement

Laboratoire Chrono-Environnement (UMR 6249 CNRS-UBFC)



Thèse de Doctorat

Spécialité Sciences de la Vie et de l'Environnement

présentée par

Thibault MOULIN

Modélisation mathématique de la dynamique des communautés herbacées des écosystèmes prairiaux

Soutenue publiquement le 11/10/2018 à Besançon, devant le jury composé de :

Présidente du Jury **Béatrice LAROCHE**

Directrice de Recherche, INRA, Jouy-en-Josas

Rapporteur **Gianni BELLOCCHI**

Directeur de Recherche, INRA, Clermont-Ferrand

Rapporteur **Pierluigi CALANCA**

Senior researcher, Agroscope (Natural Resources and Agriculture), Zurich

Examineur **Ezio VENTURINO**

Professore Ordinario, Università degli Studi di Torino, Turin

Directeur **François GILLET**

Professeur, HDR, Université Bourgogne Franche-Comté, Besançon

Co-directeur **Antoine PERASSO**

Maître de conférences, HDR, Université Bourgogne Franche-Comté, Besançon

Auteur : **Thibault MOULIN**

Thèse :

Modélisation mathématique de la dynamique des communautés herbacées des écosystèmes prairiaux

Soutenance : 11/10/2018, Besançon

Rapporteurs : Gianni Bellocchi et Pierluigi Calanca

Examineurs : Béatrice Laroche et Ezio Venturino

Directeur : François Gillet

Co-encadrant : Antoine Perasso

Université Bourgogne Franche-Comté

Laboratoire Chrono-Environnement

16 route de Gray

25 030 Besançon



Sommaire

Remerciements	ix
Résumé	xiii
Abstract	xv
I Introduction générale	1
1. Contexte du projet de thèse	1
2. Contexte thématique	2
2.1. Services écosystémiques soutenus par la diversité prairiale	2
2.2. Réponse des communautés végétales aux contraintes	2
2.3. Diversité, productivité et stabilité de l'écosystème	3
2.4. Différentes approches de modélisation	4
2.5. Modèles de l'écosystème prairial et biodiversité	6
2.6. Trois modèles dynamiques basés sur des processus	8
2.6.1. Le modèle <i>ModVege</i>	9
2.6.2. Le modèle <i>PROGRASS</i>	9
2.6.3. Le modèle <i>GraS</i>	10
2.7. Choix d'un faible niveau de complexité	10
3. Structure de la thèse.	12
II Construction et description du modèle	13
1. Introduction.	13
2. Modelling approach	13
2.1. Assumptions of the model	14
2.2. Conceptual basis of the model	15
2.2.1. Details on two crucial equations.	15
2.2.2. Key references we used to build the model	16
2.3. Interactions between state variables	16
3. Full description of the model.	18
3.1. Biomass development	18
3.1.1. Photosynthesis	18
3.1.2. Mineral N reducer.	19
3.1.3. Temperature reducer.	19
3.1.4. Water reducer.	20
3.1.5. Light reducer	21
3.1.6. Senescence	21
3.2. Organic nitrogen development	21
3.3. Mineral nitrogen by restitution	22
3.4. Water development	22
3.5. Management development	23
3.5.1. Harvesting	23
3.5.2. Grazing	24
3.5.3. Fertilizing.	25

3.6. Climate development	25
3.7. Synthesis of the <i>DynaGraM</i> model	26
3.8. Detailed description of the ODE system	27
3.9. Method for numerical integration	28
3.10 Reducers dynamics	29
4. Model initialization and parameter estimation	29
4.1. Parameters estimation	29
4.2. Initial conditions	29
4.3. Species-specific parameter estimation	31
5. Plausibility check of simulations	32
III Sensibilité du modèle au niveau de biodiversité	37
1. Enjeux d'une analyse de sensibilité du modèle	37
2. Quelques notions d'analyse de sensibilité	39
2.1. Cadre théorique	39
2.2. Éléments de mise en œuvre	41
2.3. Arbres de régression	42
2.4. Arbres dynamiques	43
2.5. Méthodologie utilisée	44
3. Article : Modelling vegetation dynamics in managed grasslands	45
3.1. Introduction	47
3.2. Materials and methods	49
3.2.1. Model structure and main assumptions	49
3.2.2. Choice of the biomass state variables	52
3.2.3. Selection of the key control parameters	53
3.2.4. Selection of the response variables	53
3.2.5. Assessment of the model's response to variation in species richness	54
3.2.6. Tree-based sensitivity analysis	54
3.3. Results	55
3.3.1. Model response to variation in initial species richness	55
3.3.2. Sensitivity analysis of <i>DynaGraM</i> for 2 and 21 species	56
3.3.3. Impact of species number on the hierarchy of influential parameters	59
3.4. Discussion	59
3.4.1. Final model outputs depend on initial species richness	59
3.4.2. A shift in key parameters across a diversity gradient	61
3.4.3. Grassland diversity, productivity and stability	62
3.4.4. Simplicity or complexity?	62
3.5. Conclusion	63
4. Supporting Informations	63
4.1. Appendix A: Variables and parameters of <i>DynaGraM</i>	63
4.2. Appendix B and C: Online Supplementary Material	64
4.2.1. Appendix B: Preliminary identification stage of the sensitivity analysis of <i>DynaGraM</i>	64
4.2.2. Appendix C: Main effects of key control parameters on biomass and species survival ratio	69
IV Validation et performances du modèle	75
1. Introduction	75
2. Matériel et méthodes	76
2.1. Matériel : données issues de prairies expérimentales	76
2.1.1. Quatre parcelles d'étude	76
2.1.2. La prairie expérimentale d'Oensingen	76
2.1.3. La prairie expérimentale de Laqueuille	77
2.2. Méthode : Validation du modèle	78
2.2.1. Adaptation des variables de contrôle et des paramètres pour chaque site d'étude	78
2.2.2. Optimisation des paramètres en lien avec la végétation observée	79
2.2.3. Ajustement aux données prairiales	80

2.3. Méthode : prairies de fauche d'Oensingen	80
2.3.1. Configuration de l'assemblage d'espèces	80
2.3.2. Valeurs des paramètres spécifiques aux espèces	82
2.4. Méthode : prairie de pâturage de Laqueuille	82
2.4.1. Configuration de l'assemblage d'espèces	83
2.4.2. Valeurs des paramètres spécifiques aux espèces	84
3. Résultats et discussion	85
3.1. Comparaison aux mesures d'Oensingen	85
3.1.1. Simulations de la dynamique du couvert végétal	85
3.1.2. Simulations des mécanismes sous-jacents	91
3.2. Comparaison aux mesures de Laqueuille	94
3.2.1. Simulations de la dynamique du couvert végétal	94
3.2.2. Végétation du site Laqueuille intensif	95
3.2.3. Végétation du site Laqueuille extensif	96
3.2.4. Dynamique des ressources du sol	97
3.2.5. Réducteurs de croissance de la biomasse	97
3.3. Comparaison avec le modèle <i>PROGRASS</i>	98
3.3.1. Performance des simulations	98
3.3.2. Comparaisons des modèles sur la prairie d'Oensingen	98
3.4. Comparaison avec le modèle <i>ModVege</i>	100
4. Conclusion	101
V Conclusions et perspectives	115
1. Synthèse des résultats	115
2. Poursuivre le développement de <i>DynaGraM</i>	116
2.1. Fonction de minéralisation N_{min}	116
2.2. Somme des températures	117
2.3. Sénescence fonction des variables climatiques	117
3. Perspectives de recherche	118
3.1. Structuration en âge de la minéralisation	118
3.2. Optimiser des scénarios de gestion	118
3.3. Ouverture à l'échelle d'un paysage	119
Bibliographie	121
Liste des figures	132
Liste des tableaux	133
Liste des publications et communications	135
ANNEXES	139
A Annexe - implémentation numérique du modèle	139
1. Présentation du script R	140
2. Script principal	140
3. Scripts de définition des équations et paramètres	142
4. Scripts d'affichage des dynamiques des variables d'état	149

Remerciements

Cette thèse est le résultat d'un travail de quatre ans à l'Université de Bourgogne Franche-Comté dans le laboratoire Chrono-Environnement. Elle a été réalisée grâce aux financements du ministère de l'enseignement supérieur et de la recherche (via le conseil régional de Franche-Comté, dont le sujet a été fléché Franco-Suisse).

Pendant ces années, j'ai eu la chance d'interagir avec de nombreuses personnes qui m'ont accompagné dans mes premiers pas de chercheur, qui m'ont aidé à murir ma réflexion scientifique et qui ont ainsi contribué à ce que je puisse aujourd'hui présenter cette thèse. Je souhaite à présent les en remercier.

Je tiens avant tout à remercier mes deux encadrants de thèse : François Gillet et Antoine Perasso pour m'avoir fait confiance et donner la possibilité de réaliser cette thèse. Après des études de mathématiques générales, puis un stage de Master 2 centré sur une application des mathématiques à la médecine en modélisation de l'hématopoïèse, je souhaitais vivement profiter de cette dernière partie de mes études pour découvrir un nouveau champ d'application des mathématiques. François et Antoine m'ont offert cette chance et je me suis plongé avec eux dans l'écologie végétale. Durant ces quatre années, ils m'ont fait découvrir le monde des chercheurs et transmis leur passion pour la recherche. À leur côté, j'ai élargi mon regard de modélisateur, en me confrontant à des échelles radicalement différentes, à des problématiques d'un autre ordre, et découvert de nouveaux outils de modélisation. Ça n'a pas été facile tous les jours, dans les premiers temps nous ne parlions pas exactement le même langage, néanmoins, j'ai fini par prendre un grand plaisir à allier la théorie des systèmes différentiels à la végétation d'un assemblage prairial. Merci à François pour m'avoir initié à l'écologie végétale, pour sa patience, son enthousiasme et de m'avoir laissé libre d'orienter ma thèse vers ce qui m'intéressait le plus. Merci à Antoine pour son dynamisme et ses nombreux encouragements. Merci également de m'avoir fortement aidé à conserver un lien solide avec la communauté biomathématique et donné la possibilité de me rendre à de nombreuses rencontres scientifiques nationales et internationales tout au long de cette thèse. Je les remercie pour leur accompagnement constant dans mes différentes réflexions.

Je remercie vivement Gianni Bellocchi et Pierluigi Calanca pour avoir rapporté mon travail avec un grand intérêt, ainsi que Béatrice Laroche et Ezio Venturino, tous deux examinateurs, d'avoir accepté d'évaluer ce travail. C'est pour moi un honneur et un plaisir de partager ma recherche avec eux.

Je remercie de nouveau Béatrice Laroche, ainsi que Pascal Carrère et Alexander Peringer qui ont suivi avec attention la dynamique de mes travaux de thèse, en tant que membres de mon comité de suivi, m'ont aidé à réorienter ma problématique lorsque je suis arrivé dans une impasse et m'ont chaque année apporté des éléments intéressants de réflexion.

J'ai eu la possibilité d'effectuer des séjours à Clermont-Ferrand et à Turin. Je remercie les différentes équipes pour leur accueil, et en particulier Pascal Carrère, Gianni Bellocchi et Ezio Venturino pour leur disponibilité et nos échanges fructueux.

Je tiens à remercier chaleureusement Laurent Pujo-Menjouet et Fabien Crauste pour leurs conseils, leur écoute et leurs bienveillance autour de nombreux cafés à l'Institut Camille Jordan (Lyon 1). Depuis ma deuxième année de licence, ils m'ont fait découvrir les biomathématiques, l'univers de la recherche et ils ont suivi avec intérêt les avancées de ma recherche. Ils se sont montrés disponibles pour discuter de mes travaux de thèse et parfois m'aider à les remettre en perspective lorsqu'un résultat tardait trop à venir.

J'ai eu le plaisir de faire cette thèse au laboratoire Chrono-Environnement de Besançon et je tiens à remercier l'ensemble des collègues, qui m'ont accompagné dans ce projet. Je me suis senti accueilli dans ce laboratoire, j'ai eu grand plaisir à les côtoyer et j'ai apprécié l'ambiance de travail pendant ces quatre années. Merci notamment à Jean-Daniel Tissot et à Charles-Henri Falconnet du service informatique de m'avoir immédiatement aidé lorsque je n'arrivais systématiquement pas à faire fonctionner la visio ou d'un arrêt soudain de mon ordinateur après un "beep" inquiétant. Merci à Sylvie Costille,

Nathalie Puillet, Yvon Thiriot et Martine Gautheron pour la gestion administrative.

Merci à Cybèle Cholet pour son aide lorsque je n'arrivais plus à compiler mon manuscrit sous L^AT_EX. Un grand merci à Sindy Vrecko et Omayra Martin-Rodriguez de m'avoir embarqué dans notre joyeuse "com'com' team" du Forum des Jeunes Chercheurs. Nous avons tous trois réussi à inviter en conférence d'environnement-santé un mathématicien pour parler de la forme de l'univers et une association militant contre l'usage des perturbateurs endocriniens pour parler "d'éco-orgamses". Je les remercie de m'avoir fortement motivé dans une phase de doutes sur ma thèse. Je remercie Petra Vilette, Michaël Coeurdassier, Geoffroy Couval, Dominique Rieffel, et François Gillet de m'avoir montré qu'un pré-bois ou à campagnol n'est pas uniquement une lettre grecque dans une équation différentielle. Ils m'ont emmené sur le terrain capturer des campagnols, effectuer des comptages de renards et autre "bestioles" nocturnes et observer sur les crêtes du Jura les variations dans la composition du couvert végétal au sein d'un pré-bois.

Je remercie le groupe des doctorants de Chrono au sein duquel règne une ambiance très agréable. Je tiens à remercier particulièrement Virgile Baudrot mon binôme de biomaths pour son écoute, son soutien et son dynamisme. Un grand merci à Michel Duprez du Laboratoire de Mathématiques qui a su être attentif et me communiquer avec entrain son enthousiasme pour la recherche tout au long de ma thèse. J'ai apprécié les nombreuses discussions biomathématiques que nous avons eu ensemble. Je remercie chaleureusement Arthur Mouly pour nos très riches échanges durant lesquels nous avons mis en parallèle la construction de ce travail de thèse, avec les étapes de recherche et de développement dans la création d'une start-up. Il m'a en permanence aidé à prendre du recul sur mes travaux de recherche et à valoriser les riches expériences vécues tout au long de cette thèse. Je remercie tous mes co-bureaux, Fabien Borderie, Javier Fernandez-de-Simon, Lisa Ciadamidaro, Anne-Lise Mariet, Virgile Baudrot, Fanny Duprat-Oualid, Bérangère Leys et Charles Henriot, pour leur bonne humeur, leur énergie et leur complicité, qui va largement au-delà de l'enceinte du laboratoire.

Merci aussi à Quentin Cuenot, Stéphane Pfendler, Céline Maicher, Aurore Dupin, Sonia Loiacono, Cybèle Cholet, Antoine Hache, Vanessa Stéphanie, Bruno Cardey, Pauline Janneret, Maxime Vieville, Christophe Loup, Damien Rius, Marion Lestienne, Amandine Angeli, Corentin Nicod, Shinji Ozaki, Nicolas Carry, Pierre Nevers pour ces nombreux café bu ensemble à la cafétéria, ô combien nécessaire pour achever ce travail de thèse.

Je remercie par ailleurs les cyclistes de l'association Vélocampus Besançon qui m'ont permis de vivre une expérience associative riche. Ils m'ont appris qu'après une longue journée derrière l'ordinateur, la meilleure façon de laisser refroidir les neurones consiste, les mains noires de cambouis, à réparer un jeu dans un boîtier de pédalier ou de tracer les plans du nouvel atelier que nous avons ouvert rue d'arène. Je remercie chaudement ma co-organisatrice de la Western Cat de m'avoir entraîné à porter cet événement sportif et festif autour de la bicyclette, qui fut une grande source d'énergie pour persévérer à l'issue d'une première année de thèse mitigée. Merci aussi aux cafistes qui m'ont emmené me changer les idées sur les sommets des Alpes et initié au ski-alpinisme. Je remercie ces nombreuses paires d'yeux qui ont méticuleusement relu plusieurs fois ce manuscrit.

Je remercie chaleureusement mes cousins, mes oncles et tantes, ma grand-mère, et tous mes amis proches de Lyon, de Paris et de Besançon pour la force de leur soutien inconditionnel, qui m'a été si précieux lorsque ce n'était pas simple. Merci à mes parents de m'avoir constamment encouragé dans mes divers projets, de m'avoir laissé libre de mes choix et d'avoir éveillé en moi une esthétique comportementale qui m'a rendu ouvert et curieux au monde qui m'entoure. Merci à ma sœur de m'avoir transmis avec entrain des ondes positives tout au long de ces quatre années de recherche. Pour finir, je tiens à exprimer un grand merci à Olivia pour sa présence, sa curiosité et son enthousiasme lors de nos nombreuses discussions de mes travaux de thèse.

Merci à tous,

Thibault

A mon père...

Résumé

La modélisation dynamique des systèmes écologiques constitue une méthode incontournable pour comprendre, prédire et contrôler la dynamique des écosystèmes semi-naturels, qui fait intervenir des processus complexes. Le principal objectif de cette thèse est de développer un modèle permettant de simuler la dynamique à moyen terme de la végétation herbacée dans les prairies permanentes, en tenant compte à la fois de la productivité et de la biodiversité. Les prairies sont des réservoirs présentant une forte biodiversité végétale, qui soutiennent de nombreux services écosystémiques. Sur le plan agricole, cette importante diversité contribue à la qualité de la production fourragère, et de plus, elle permet une plus grande résistance de la végétation face à des changements climatiques (réchauffement moyen, vagues de chaleur et de sécheresse).

Pourtant, cette notion clé de biodiversité n'est que faiblement prise en considération dans la modélisation de l'écosystème prairial : elle est souvent absente ou alors présente sous une forme très simplifiée. En réponse à ces considérations, ces travaux de thèse présentent la construction d'un modèle de succession basé sur des processus, décrit par un système d'équations différentielles ordinaires, qui représente la dynamique de la végétation aérienne des prairies tempérées. Ce modèle intègre les principaux facteurs écologiques impactant la croissance et la compétition des espèces herbacées, et peut s'ajuster à n'importe quel niveau de diversité, par le choix du nombre et de l'identité des espèces initialement présentes dans l'assemblage. Ce formalisme mécaniste de modélisation nous permet alors d'analyser les relations qui lient diversité, productivité et stabilité, en réponse à différentes conditions climatiques et différents modes de gestion agricole.

Ce modèle mathématique représente la composition du couvert végétal par plusieurs variables d'état, qui décrivent les valeurs de biomasse d'espèces dominantes ou de type fonctionnel de plantes. Or la taille du réservoir initial d'espèces considérée peut avoir des conséquences sur les résultats de la dynamique simulée de l'écosystème, en terme de productivité, de diversité et de stabilité. Ce choix peut également influencer la sensibilité du modèle à différents paramètres de forçage qui le composent. Pour traiter cette question, nous développons une méthode basée sur les outils d'analyse de sensibilité, pour comparer les comportements de versions alternatives du modèle, qui se distinguent par leur niveau de diversité qu'elles considèrent. Soulignons que cette méthodologie présente un aspect novateur, en effectuant l'analyse de sensibilité du modèle par l'utilisation d'arbres de régression multivariée. Nous évaluons et comparons la sensibilité de chacune de ces versions alternatives du modèle aux paramètres de contrôle clés du modèle, qui sont liés à la fertilité du sol, au climat et à la gestion agricole. Nous établissons que la sensibilité de la structure de la communauté et de l'homogénéité de la répartition des espèces au sein de l'assemblage aux paramètres de contrôle diffère considérablement selon le niveau de diversité considéré. Nous montrons un glissement, en réponse à l'augmentation de la taille du réservoir d'espèces, depuis une forte importance de la fertilité du sol vers une forte importance d'intensité du traitement agricole.

Ces résultats soulignent alors le besoin de prendre en compte le rôle clé joué par la biodiversité dans les modèles de l'écosystème prairial, de par son impact sur le comportement des dynamiques simulées. De plus, pour rendre correctement compte des interactions au sein de la végétation, le nombre d'espèces considéré dans le modèle doit être suffisamment important. Enfin, nous comparons les simulations de végétation de ce modèle à des mesures issues de deux sites expérimentaux, la prairie de fauche d'Oensingen, et le pâturage de Laqueuille. Les résultats de ces comparaisons sont encourageants et soulignent la pertinence du choix et de la représentation des processus écologiques clés qui composent ce modèle mécaniste.

Ce travail de thèse propose donc un modèle, en total adéquation avec les besoins actuels en terme de modélisation de l'écosystème prairial, qui permet de mieux comprendre la dynamique de la végétation herbacée et les interactions entre productivité, diversité et stabilité.

Abstract

Dynamic modelling of ecological systems is an essential method to understand, predict and control the dynamics of semi-natural ecosystems, which involves complex processes. The main objective of this PhD thesis is to develop a simulation model of the medium- and long-term dynamics of the herbaceous vegetation in permanent grasslands, taking into account both biodiversity and productivity. Grassland ecosystems are often hot spots of biodiversity, which contributes to the temporal stability of their services. On an agricultural perspective, this important biodiversity contributes to the forage quality, and besides, it induces a higher ability of the vegetation cover to resist to different climatic scenarios (global warming, heat and drought waves).

However, this key aspect of biodiversity is only poorly included in grassland models : often absent of modelling or included in a very simple form. Building on those considerations, this PhD work exposes the writing of a process-based succession model, described by a system of Ordinary Differential Equations that simulates the aboveground vegetation dynamics of a temperate grassland. This model implemented the main ecological factors involved in growth and competition processes of herbaceous species, and could be adjust to any level of diversity, by varying the number and the identity of species in the initial plant community. This formalism of mechanistic models allows us to analyse relationships that link diversity, productivity and stability, in response to different climatic conditions and agricultural management.

In mathematical grassland models, plant communities may be represented by a various number of state variables, describing biomass compartments of some dominant species or plant functional types. The size of the initial species pool could have consequences on the outcome of the simulated ecosystem dynamics in terms of grassland productivity, diversity, and stability. This choice could also influence the model sensitivity to forcing parameters. To address these issues, we developed a method, based on sensitivity analysis tools, to compare behaviour of alternative versions of the model that only differ by the identity and number of state variables describing the green biomass, here plant species. This method shows an innovative aspect, by performing this model sensitivity analysis by using multivariate regression trees. We assessed and compared the sensitivity of each instance of the model to key forcing parameters for climate, soil fertility, and defoliation disturbances. We established that the sensitivity to forcing parameters of community structure and species evenness differed markedly among alternative models, according to the diversity level. We show a progressive shift from high importance of soil fertility (fertilisation level, mineralization rate) to high importance of defoliation (mowing frequency, grazing intensity) as the size of the species pool increased.

These results highlight the need to take into account the role of species diversity to explain the behaviour of grassland models. Besides, to properly take into account those interactions in the grassland cover, the considered species pool size considered in the model needs to be high enough. Finally, we compare model simulations of the aboveground vegetation to measures from two experimental sites, the mowing grassland of Oensingen, and the grazing grassland of Laqueuille. Results of these comparison are promising and highlight the relevance of the choice and the representation of the different ecological processes included in this mechanistic model.

Thus, this PhD work offers a model, perfectly fitting with current needs on grassland modelling, which contribute to a better understanding of the herbaceous vegetation dynamics and interactions between productivity, diversity and stability.

Introduction générale

1. Contexte du projet de thèse

La modélisation dynamique des systèmes écologiques constitue une méthode incontournable pour comprendre, prédire et contrôler la dynamique des écosystèmes semi-naturels, qui fait intervenir des processus complexes à différentes échelles spatio-temporelles. Le principal objectif de cette thèse est de développer un modèle de simulation de la dynamique à moyen et long terme de la végétation herbacée dans les prairies permanentes, en tenant compte à la fois de la biodiversité et des principaux services écosystémiques (production végétale, stockage du carbone). A l'origine du projet, cette modélisation vise ensuite à être intégrée, comme sous-modèle, au modèle dynamique spatialement explicite *WoodPaM* (Gillet, 2008b), construit en raffinant le modèle *PATUMOD* (Gillet et al., 2002). Ce dernier décrit la dynamique de la végétation de l'Arc Jurassien à l'échelle du paysage, comprenant des prairies, des forêts et des pâturages boisés. Ce modèle *WoodPaM* a fait l'objet de récentes améliorations depuis sa formulation originale de 2008 et la modélisation de la dynamique des espèces ligneuses s'est vue sensiblement améliorée (Peringer et al., 2013, 2016; Gavazov et al., 2013).

En revanche la formulation de la strate herbacée est restée inchangée depuis la formulation originale du modèle. Dans la version actuelle de *WoodPaM*, la végétation herbacée est représentée dans chaque cellule de la grille spatiale par quatre compartiments (homécies) correspondant aux recouvrements relatifs des grands types de communautés végétales identifiables dans les pâturages boisés (prés pâturés, pelouses maigres, friches et sous-bois). Pour définir ce sous-modèle comptant pour la strate herbacée, le projet initial visait à construire des modèles alternatifs basés sur différentes variables d'état (communautés herbacées, groupes socio-écologiques d'espèces indicatrices, espèces dominantes, stratégies primaires de croissance des plantes (compétitrices, tolérantes au stress, rudérales correspondant à la théorie CSR (Grime et al., 1988)), types fonctionnels, traits fonctionnels moyens). La résistance et la résilience des écosystèmes seront évaluées à partir de la simulation de différents scénarios de changements climatiques (réchauffement moyen, vagues de chaleur et de sécheresse), biotiques (pullulations de campagnols) et anthropiques (pratiques agricoles).

Mon projet de thèse s'est construit et vu affiné en réponse aux résultats trouvés et son orientation a sensiblement évolué par rapport au projet initial. En accord avec un premier objectif initialement défini, ces travaux de thèse ont bien mené au développement d'un modèle de simulation de la dynamique à moyen terme de la végétation herbacée dans les prairies permanentes et les pâturages. Cependant, l'interaction de la végétation herbacée avec la végétation ligneuse n'a pas été abordée et la dynamique de la végétation des pâturages-boisés n'a ainsi pas été traitée. Il a été à la place choisi de recentrer ce projet de thèse au seul écosystème prairial et d'explorer en détails sa modélisation. Contrairement à un second objectif initialement défini, ce modèle n'a ainsi pas été exploité pour remplacer le sous-modèle 'herb' du modèle dynamique spatialement explicite *WoodPaM*. La dimension spatiale n'a en effet pas été abordée dans le cadre de ces travaux de thèse. En revanche, le troisième objectif initialement défini a été atteint en construisant un modèle générique applicable à la gestion adaptative de ces écosystèmes semi-naturels, dans le cadre de l'écologie de la conservation. Modèle qui peut alors être utilisé pour tester à partir de différentes simulations la résilience et la résistance du couvert végétal d'une parcelle donnée.

Mathématicien de formation (Master 2 recherche en ingénierie mathématique), j'ai accordé une très grande importance au formalisme employé pour écrire les équations différentielles qui composent le modèle. Une

large partie de mes travaux de thèse a été focalisée sur la recherche d'une approche pertinente pour que des développements issus de la théorie mathématique puissent apporter des éléments de réponse à la problématique de thèse. En particulier, j'ai questionné l'existence d'un lien entre deux approches distinctes de modélisation : (i) une approche mathématique portée sur une analyse minutieuse de processus précis composant un système, modèle qui est alors simple vis-à-vis du nombre de paramètres qu'il contient ; (ii) une approche écologique portée sur la compréhension et l'explication de données issues de mesures de l'écosystème. Les modèles associés intègrent alors un nombre plus important de processus, conduisant à un nombre souvent élevé de paramètres rendant toute analyse mathématique difficilement réalisable. Une grande importance est en revanche accordée à l'estimation des valeurs des paramètres de ces modèles.

Ma thèse s'est alors initialement construite autour de deux facettes, l'une davantage "mathématique", l'autre plutôt "écologique". Dans ce premier volet, finalement abandonné faute de résultats concluants, j'ai questionné la dynamique spatialement explicite par patch de la végétation en réponse aux mouvements d'une population d'herbivores. Le second volet porte sur la modélisation de la végétation herbacée d'une prairie et constitue l'ensemble des résultats de cette thèse, dont la structure est donnée ci-dessous.

2. Contexte thématique

2.1. Services écosystémiques soutenus par la diversité prairiale

Les prairies permanentes semi-naturelles sont fréquemment de hauts-lieux de la biodiversité (Marriott et al., 2004). Dans certaines prairies européennes, ayant fait l'objet d'une longue gestion extensive reposant sur une faible intensité de pâturage et fauche, on observe les communautés végétales présentant le record mondial de richesse spécifique à une échelle fine. On peut en dénombrer jusqu'à trois espèces herbacées sur 1 mm² et 89 à l'échelle de 1 m². Les forêts primaires tropicales présentent une diversité spécifique supérieure, mais sur de plus larges échelles (Wilson et al., 2012).

Les prairies permanentes montrent d'importantes valeurs écologiques, culturelles et économiques, et la forte biodiversité végétale qui compose ces écosystèmes soutient de nombreux services écosystémiques (Gaujoux et al., 2012; Mauchamp et al., 2012). Van Oijen et al. (2018) ont référencé les bénéfices clés portés par cette importante biodiversité. Sur le plan agricole, des prairies composées d'un nombre élevé d'espèces présentent, par rapport à celles faiblement diversifiées, de fortes valeurs nutritives, une consommation supérieure de fourrage pâturé par le bétail (Lüscher et al., 2014) et la production d'un lait plus riche en protéines (Stergiadis et al., 2015). En outre, cette biodiversité soutient des services de régulation de l'écosystème telles qu'une meilleure résilience de l'écosystème aux événements climatiques extrêmes (sécheresse), une résistance accrue aux nuisibles (par exemple, pullulation de rongeurs) et une plus forte pollinisation (Rutledge et al., 2017). Ce lien fort entre biodiversité et services écosystémiques s'observe ainsi à plusieurs niveaux, et ces communautés riches en espèces ont tendance à présenter un meilleur fonctionnement que les monocultures (Mace et al., 2012). Cette biodiversité contribue également au maintien et à la stabilité à long terme de ces services.

2.2. Réponse des communautés végétales aux contraintes

Plusieurs études ont révélé, ces dernières années, des changements dans la structure et la composition des communautés végétales des prairies en Europe (Gillet et al., 2016; Homburger and Hofer, 2012; Mitchell et al., 2017; Wesche et al., 2012). Les causes de ces changements sont liées aux contraintes climatiques – réchauffement, événements extrêmes –, anthropiques – changements techniques et socio-économiques dans la gestion – ainsi qu'à diverses perturbations périodiques ou aléatoires – pullulation de rongeurs. L'intensification ou l'abandon de l'utilisation des terres peuvent tous deux mener à d'importantes réductions du niveau de biodiversité végétale, engendrant des impacts négatifs sur les services écosystémiques associés. L'impact de l'intensité de l'utilisation des terres sur la diversité a pu être observé à la suite de la "révolution verte" qui s'est produite au milieu du XX^{ème} siècle. Celle-ci a en effet conduit à une nette intensification dans la gestion agricole de très nombreuses parcelles, voire à leur abandon lorsque cette intensification n'était pas réalisable. En cas d'abandon, le couvert végétal tend à évoluer vers un peuplement faiblement diversifié, dominé par des herbes hautes ou des plantes herbacées non graminéoïdes, pouvant persister plusieurs décennies avant que les espèces ligneuses n'empiètent sur la prairie (Ellenberg,

1996). La prolifération de ces deux formes de gestion sur les prairies ont mené à une homogénéisation et à une perte de diversité dans ces habitats (Isselstein et al., 2005; Stoate et al., 2009).

Il est à noter en particulier que le niveau de fertilisation et l'intensité des régimes de défoliation ont été identifiés comme étant les deux principaux vecteurs de diminution de la richesse en espèces des communautés végétales observées dans les prairies productives (Gaujour et al., 2012; Mauchamp et al., 2014, 2016). Le centre thématique européen sur la biodiversité (European Topic Center on Biological Diversity) a évalué, lors d'une étude réalisée en 2009 (EU-COM, 2009), l'état de conservation des prairies européennes, et a montré que moins de 20 % de ces habitats sont répertoriés dans un "état favorable". Cette étude fait directement écho à la dégradation observée de la flore des prairies naturelles et semi-naturelles d'Europe Centrale et de l'Ouest. Ces études soulignent le rôle essentiel joué par les activités anthropiques sur la diversité de ces milieux et souligne que le type de gestion agricole utilisé sur la parcelle joue un rôle déterminant dans le maintien et la restauration de ces hauts niveaux de biodiversité du couvert végétal (Botkin et al., 2007; Van Calster et al., 2008).

2.3. Diversité, productivité et stabilité de l'écosystème

Ces études s'accordent à établir que le niveau d'intensification des pratiques agricoles est négativement corrélé avec le niveau de diversité de l'assemblage prairial. La biodiversité agit sur les fonctions portées par l'écosystème à travers les relations suivantes : le nombre et l'identité des espèces présentes, l'uniformité de leur répartition dans l'assemblage, leurs traits fonctionnels et leurs interactions (Fetzer et al., 2015). L'une de ces fonctions, fondamentale au regard des objectifs de production d'une exploitation agricole dans le cas de l'élevage laitier, est la productivité de la végétation d'une parcelle. Il apparaît alors intéressant de s'interroger sur la façon dont la productivité de l'écosystème prairial se voit influencée par la richesse des espèces de plantes vasculaires.

D'après des mesures réalisées directement sur le terrain, la richesse locale en espèces herbacées présentes dans les prairies tempérées naturelles et semi-naturelles montre une relation unimodale avec la productivité. La biodiversité maximale s'observe pour des niveaux de productivités intermédiaires (Dengler et al., 2014). Les observations du terrain et les expériences réalisées directement sur les prairies semi-naturelles suggèrent que les communautés les plus productives correspondent à celles qui sont les moins diversifiées, mais aussi les moins résistantes. En revanche, des expériences en prairie fondées sur des mélanges artificiels d'espèces (où l'on vient semer et maintenir des assemblages précis d'espèces dans chaque parcelle) ont montré une corrélation positive entre la richesse des espèces et la productivité de l'assemblage (Hector et al., 1999; Reich et al., 2012). Une méta-analyse a récemment été réalisée à partir de ces études expérimentales sur les assemblages artificiels d'espèces. Elle a établi que la richesse en espèces de ce milieu améliore la résistance de la productivité des prairies face à des événements climatiques extrêmes, mais pas son taux de récupération (Isbell et al., 2015). Ainsi, dans de telles communautés artificielles, l'augmentation de la richesse en espèces contribue à stabiliser la biomasse totale de toute la communauté, mais déstabilise la dynamique de chacune des populations la constituant (de Mazancourt et al., 2013; Gross et al., 2013).

Parallèlement, cette relation étroite entre productivité et biodiversité joue un rôle essentiel dans la résilience à long terme des fonctions de l'écosystème et dans la résistance de l'assemblage (Oliver et al., 2015). Rappelons que la résistance d'un système se définit par sa capacité à présenter une réponse d'amplitude modérée à une perturbation (Holling, 1994). La résilience d'un écosystème se définit, elle, par sa capacité d'adaptation, en réponse à une perturbation importante, pour retourner vers son fonctionnement normal, en évitant de basculer vers un état défavorable (Holling, 1973). Malgré un contraste dans les résultats des études expérimentales réalisées sur prairie semi-naturelles et artificielles, lié à la complexité des interactions entre diversité, productivité et stabilité, il apparaît, pour une majorité de cas, que la biodiversité limite l'impact des conditions externes et de stress environnementaux sur l'assemblage. Cet effet tampon s'explique par la diversité fonctionnelle des espèces et par leurs réponses différenciées à différents processus (Yachi and Loreau, 1999; McCann, 2000).

D'une façon plus globale, nous observons que les écosystèmes du monde entier subissent des changements sans précédent, marqués par une disparition importante d'espèces qui s'observe sur un large éventail d'écosystèmes et de niveaux trophiques (Ceballos et al., 2015). Dans les prairies semi-naturelles, la dynamique de la richesse des espèces végétales se voit principalement influencée par la présence du bétail qui influence la répartition des espèces et la biodiversité que l'on peut retrouver à l'échelle d'un paysage.

2.4. Différentes approches de modélisation

Puisque cette biodiversité joue un rôle central dans de nombreuses fonctions de l'écosystème prairial, et que les différentes approches expérimentales ne suffisent pas à fournir une explication générale sur le lien entre diversité, productivité et stabilité, il devient primordial de considérer le rôle que peut jouer l'approche par modélisation pour rendre compte de ces relations complexes. En la matière, les modèles constituent des outils puissants pour tester les prédictions de théorie écologiques. En considérant les défis auxquels les écosystèmes prairiaux se voient confrontés aujourd'hui, il apparaît pertinent de construire, à partir des connaissances scientifiques actuelles, des modèles intégrant cette notion de diversité végétale. De tels modèles permettent de visualiser les objectifs de gestion attendus et contribuent à faciliter la mise en place de mesures de gestion en tenant compte des trois volets précédemment cités, à savoir diversité, productivité et stabilité.

Van Oijen et al. (2018) proposent de classifier les modèles d'écosystème prairiaux en trois catégories : (A) statiques, c'est-à-dire construits avec une vision empirique, ou dynamiques, dans lesquels l'on distingue (B) les modèles basés sur des processus et (C) les modèles intégrés. Ces catégories sont résumées dans le Tableau I.1.

TABLEAU I.1 — Résumé des différentes approches de modélisation et de leurs caractéristiques. Tableau extrait de Van Oijen et al. (2018).

	Empirical Models	Process-Based Models		Integrated Models	
		Ecological	Biogeochemical	Agricultural	
Characteristics	Statistical models (regression etc.)	Small models focusing on biotic interactions; elegant mathematics	Parameter-rich models of cycling of carbon, nutrients, water	Parameter-rich models of phenology and yield formation	Hierarchical models that include process-based models and human agents
Static/Dynamic	Static	Dynamic	Dynamic	Dynamic	Dynamic
Strengths	Flexibility; ease of use; spatial heterogeneity	Explaining general ecological patterns including species interactions	Long-term predictions of biogeochemical cycles and soil pools	Short-term prediction of productivity	Comprehensive; scope for assessing policy
Weaknesses	Non-predictive outside calibration range	Abiotic effects and spatial heterogeneity poorly accounted for	Limited capacity for yield forecasting; no spatial heterogeneity/biodiversity	No long-term predictive capacity; no spatial heterogeneity/biodiversity	Weaknesses inherited from component models; difficult to parameterize and test

(A) Les modèles empiriques sont établis par une analyse statistique de données de biodiversité. Ils analysent de façon statique les liens entre variables réponse et variables de contrôle. Ces modèles statistiques offrent une représentation des effets principaux et des interactions. Ce sont des outils utilisés à des fins descriptives, qui constituent souvent de bons modèles prédictifs. En revanche, ils n'expliquent pas les processus sous-jacents.

(B) Les modèles basés sur les processus (Process Based Models) se définissent comme des modèles dynamiques qui représentent explicitement les processus et mécanismes impliqués dans la description de la biodiversité et de la productivité. Cette catégorie comprend un très large éventail de modèles qui diffèrent tant par leur complexité (*ie.* le nombre de paramètres et des variables considérés) que par leur domaine d'application (*ie.* échelle spatio-temporelle considérés, questions de recherches pour lesquelles ils sont conçus et calibrés). Ces PBM peuvent être de trois natures (Van Oijen et al., 2018) : (1) modèles écologiques, (2) modèles biogéochimiques, (3) modèles agronomiques.

- (1) Les modèles écologiques sont construits à partir d'un nombre restreint de variables et de paramètres, et peuvent correspondre à des modèles définis avec un formalisme mathématique élégant. Ils visent à étudier des tendances et des mécanismes généraux plutôt qu'une dynamique spécifique liée à un écosystème précis.
- (2) a. Les modèles biogéochimiques sont à l'inverse construits à partir d'un grand nombre de variables et de paramètres dans le but de simuler en détail les interactions entre le sol, la végétation et l'atmosphère en tenant compte des cycles biogéochimiques du carbone, de l'eau et des nutriments.

- (3) Les modèles agronomiques correspondent également à des modèles complexes, mais établis dans le but de prédire et d'analyser la production fourragère d'une parcelle.
- (C) Enfin, les modèles intégrés (en particulier individus centrés), simulent explicitement les interactions avec les agents humains et sont construits à partir de réseaux probabilistes. Ils sont des outils d'aides à la prise de décision s'adressant, entre autres, aux responsables politiques.

Enfin, Van Oijen et al. (2018) caractérisent les modèles écologiques basés sur des processus par la force de ces modèles pour expliquer des comportements généraux liant biodiversité, productivité et stabilité. Construire un modèle sur ce formalisme nous semble donc très pertinent pour étudier ces interactions. Il constituera un outil efficace pour mieux appréhender les relations très complexes existant dans les pâturages, entre la biodiversité et la disponibilité en minéraux.

Cette observation est également soulignée par Taubert et al. (2012) dans une revue des modèles prairiaux, qui cible le besoin d'approches de modélisation axées sur la relation entre le niveau de diversité et les fonctions des écosystèmes, tout en intégrant des processus de compétition pour l'eau, l'azote, la lumière et l'espace. Intégrer de façon dynamique cette notion de biodiversité dans les modèles est l'une des priorités majeures référencées par Kipling et al. (2016b), voir Figure I.1. En outre, elle constitue la thématique centrale de programmes de recherche, tel le programme français MODIPRAS, financé par le méta-programme INRA ECOSERV, et développé par un partenariat entre instituts européens de recherche. Soulignons que les travaux de cette thèse ont été intégrés à ce projet, en ouvrant ainsi la voie à de nouvelles idées et perspectives, en lien avec cette priorité de modélisation.

La modélisation développée dans cette thèse s'appuiera sur ce formalisme de modélisation à partir duquel nous construirons un modèle écologique (PBM) qui intègre explicitement cette notion clé de biodiversité. Nous choisissons cette approche mécaniste de modélisation dans la mesure où elle nous permet à la fois d'évaluer l'état d'équilibre de composition d'un assemblage en réponse à un choix de gestion agricole, mais également de simuler la dynamique en fonction du temps de cet assemblage.

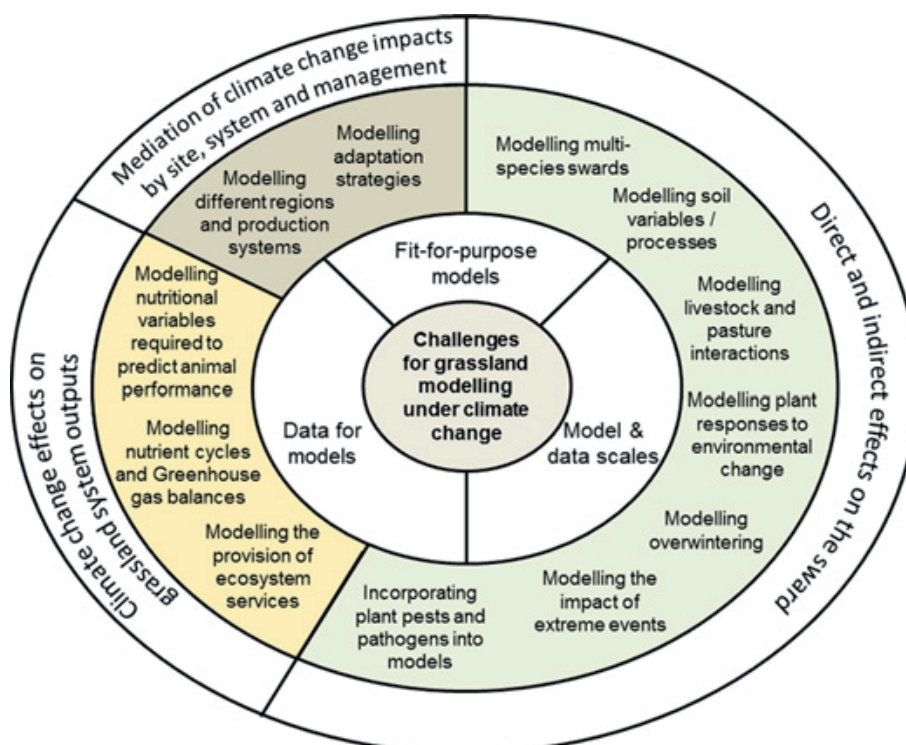


FIGURE I.1 — Résumé graphique des quinze priorités et défis à considérer dans les prochains travaux de modélisation de l'écosystème prairial en Europe. Figure extraite de (Kipling et al., 2016b).

2.5. Modèles de l'écosystème prairial et biodiversité

De nombreux modèles mathématiques décrivant explicitement la dynamique de l'écosystème prairial basés sur des processus écologiques ont été développés. Quelques revues, non exhaustives, de ces modélisations sont disponibles (Snow et al., 2014; Taubert et al., 2012; Wiegand et al., 2008; Van Oijen et al., 2018). La large majorité des modèles de l'écosystème prairial publiés jusqu'à présent portent sur des prairies monospécifiques (Duru et al., 2009; McCall and Bishop-Hurley, 2003; Schapendonk et al., 1998), sur des mélanges d'herbes et de légumineuses (Lazzarotto et al., 2009; Thornley, 1998), ou prennent en considération une communauté multispécifique, mais dont la composition est supposée constante dans le temps (Jouven et al., 2006a; Riedo et al., 1998). Ainsi, dans une revue de treize modèles de l'écosystème prairial (modèles écologiques PBM), voir Tableau I.2, seuls deux considéraient plus de trois espèces ou types fonctionnels de plantes différents (Taubert et al., 2012) : *GraS*, un modèle de succession végétale (Siehoff et al., 2011) et *STEPPE*, un modèle des prairies semi-arides (Coffin and Lauenroth, 1990). Cependant, aucun d'eux ne distingue explicitement les espèces ou groupes d'espèces dans les simulations de la dynamique de la biomasse de la végétation au sein de l'assemblage.

TABLEAU I.2 – Tableau bilan exposant pour chacun des treize modèles synthétisés par Taubert et al. (2012) les facteurs abiotiques, les ressources sur lesquelles ont lieu les processus de compétition, et le niveau de diversité inclus dans l'assemblage prairial ; (S) désigne une seule espèce (par exemple *Lolium perenne*), (PFT) désigne des types fonctionnels de plantes (graminées ou légumineuses), (GMS) désigne une communauté entière. Tableau extrait de Taubert et al. (2012).

Model	Abiotic factors included	Modeled intra-/inter specific competition for which resources	Species representation (S : single species, PFT : plant functional types GMS : generic mean species)		
			S	PFT	GMS
Schippers and Kropff	Radiation, air temperature, soil nitrogen content	Light, nitrogen	(3)		
<i>Hurley Pasture Model</i>	Radiation, air and soil temperature, soil water and nitrogen content, wind speed, atmospheric CO ₂ concentration, precipitation, vapor pressure, (symbiotic N fixation)	Light, nitrogen, water			(1)
<i>PaSim</i>	Radiation, air and soil temperature, soil water and nitrogen content, wind speed, atmospheric CO ₂ concentration, precipitation, vapor pressure, snow cover, (symbiotic N fixation)	Light, nitrogen, water			(1)
Coughenour et al.	Soil nitrogen content	Light, nitrogen		(3)	
Detling et al.	Radiation, air and soil temperature, soil water content, precipitation, photoperiod	Light		(1)	
Coffin and Lauenroth	Air temperature, precipitation	Water		(15)	
Duru et al.	Radiation, air temperature, soil water, nitrogen and phosphor content, seasonality	Light		(3)	
Acevedo and Raventos	-	-	(1)		
<i>LINGRA</i>	Radiation, air temperature, soil water content, precipitation	Light, water			(1)
<i>GEM</i>	Radiation, air and soil temperature, soil water and nitrogen content, wind speed, atmospheric CO ₂ concentration, precipitation, vapor pressure, (symbiotic N fixation)	Nitrogen, water	(1)		
<i>GREENLAB</i>	Air temperature, soil water content	-	(1)		
Reuss and Innis	Air and soil temperature, soil water content, soil nitrogen content, (symbiotic N fixation)	Nitrogen			(1)
<i>GraS-Model</i>	-	Space		(10)	

A ce jour, très peu de modèles de prairies prennent à la fois en compte les changements de composi-

tion et de la biomasse du couvert végétal, dans le contexte de prairies semi-naturelles multispécifiques utilisées en pâturages ou en prairies de fauche. Or cette dynamique se révèle tout simplement essentielle pour comprendre les relations qui lient diversité, productivité et stabilité. En effet, la large majorité des modèles prairiaux développés jusqu'à présent, se focalisent sur l'impact des pratiques agricoles sur la production fourragère. Un exemple est le développement du dispositif ISOP (Information et Suivi Objectif des Prairies) qui vise à modéliser la production fourragère afin d'estimer la production récoltable par région fourragère et par type de prairie (Ruget et al., 2006); dispositif qui s'appuie sur le modèle générique de fonctionnement des cultures STICS (Brisson et al., 1998). Ces modèles intègrent de nombreux détails écophysologiques et biophysiques issus des modèles de culture, mais ignorent en revanche les changements temporels dans la composition taxonomique et fonctionnelle de la prairie. Pour aller dans cette direction, Lauenroth et al. (1993) ont couplé un modèle individu centré décrivant les changements de composition en espèces au sein de l'assemblage (*STEPPE*) et deux modèles écosystémiques, *CENTURY* rendant compte du cycle des nutriments du sol et de la production de biomasse, et *SOIL-WAT* modélisant le bilan hydrique de la parcelle. Ce couplage a conduit au développement du modèle *ECOTONE*, capable de simuler les transitions entre biomes (Peters, 2002). Des modèles biophysiques de pâturage permettent de simuler un couvert végétal décrit par plusieurs types fonctionnels ou espèces, en fonction de différentes stratégies de gestion de la parcelle. Par exemple, *CLASS-PGM* est un modèle générique de croissance en pâturage (Vaze et al., 2009) ou *DAIRYMOD* ou encore *SGS Pasture Model* (Johnson, 2016). Cependant, en utilisant un grand nombre de paramètres, ces modèles sont complexes. Ils se limitent donc au maximum à cinq "espèces" différentes et ne sont pas calibrés pour décrire des régimes de fauches. *GEMINI* (Soussana et al., 2012) est également un modèle biophysique qui décrit d'une façon très détaillée la dynamique des écosystèmes prairiaux. Ce modèle simule explicitement les mécanismes de compétition, pour deux ressources essentielles, la lumière et l'azote, entre un nombre quelconque de populations clonales, le long d'un profil vertical de la canopée et du sol. Les traits fonctionnels de plantes sont utilisés pour expliquer la réponse de la productivité primaire de la biomasse aérienne (ANPP) et de la structure de la communauté végétale aux différentes conditions de sol, de climat et de gestion – à savoir, le pâturage, la fauche et la fertilisation. Récemment des modèles mathématiques ont été construits à partir de systèmes d'équations différentielles stochastiques qui dérivent des équations de Lotka-Volterra, pour simuler les changements de biomasse aérienne d'assemblage d'espèces herbacées. Ces modèles visent à expliquer la dynamique de l'assemblage des communautés végétales par la stochasticité environnementale et démographique (de Mazancourt et al., 2013; Lohier et al., 2016).

En réponse à ce besoin identifié d'inclure la notion clé de biodiversité dans les modèles de l'écosystème prairial, l'objectif de cette thèse est de développer un modèle qui capture la dynamique d'un assemblage prairial à la fois en termes de production et de composition. La production est décrite par une dynamique sur la biomasse aérienne du couvert végétal, la composition en faisant varier nombre et l'identité des espèces dans la communauté végétale initiale.

Néanmoins, inclure cette notion de diversité dans un modèle soulève quelques interrogations, car la prise en compte exhaustive de la diversité des espèces de prairies dans un modèle mathématique est tout à fait impossible, étant donné le très grand nombre d'espèces de plantes vasculaires pouvant potentiellement coexister au sein d'un tel écosystème. A titre d'exemple, le réservoir régional d'espèces dans les prairies permanentes sur l'ensemble du massif du Jura français dépasse le nombre de mille, sachant que le nombre moyen d'espèces par prairie est de l'ordre de trente, variant de trois à quatre-vingt-douze (Mauchamp et al., 2012). En conséquence, si l'on associe à chaque espèce potentiellement présente à l'échelle d'une région une variable d'état dans le modèle, il en résulte une explosion de la complexité du système, qu'il n'est pas raisonnable de prendre en considération. La richesse en espèces de cette végétation nécessite donc d'être synthétisée. Plusieurs approches sont alors possibles, en considérant par exemple des groupes socio-écologiques d'espèces indicatrices, des espèces dominantes, des stratégies adaptatives selon le modèle CSR, des types fonctionnels ou des traits fonctionnels moyens.

Le modèle CSR des stratégies adaptatives des plantes fut introduit par Grime (1974). Il définit trois types de stratégies primaires adoptées par les populations végétales pour croître et persister en fonction des conditions de leur environnement. Les facteurs externes affectant la biomasse végétale peuvent, selon Grime (1977), être regroupés en deux catégories : la première, qualifiée de stress, correspond aux conditions environnementales qui agissent comme facteurs limitants sur la production végétale (par exemple le manque de lumière, d'eau, de nutriments, ou des températures sous-optimales) ; la seconde, correspondant aux perturbations, est associée aux processus de destruction partielle ou totale de la biomasse végétale (par exemple liée à la fauche, l'herbivorie, l'action d'agents pathogènes, les gelées ou les incendies). Le

Tableau I.3 ci-dessous présente les quatre combinaisons obtenues en considérant des niveaux faibles ou élevés de stress et de perturbation. Il apparaît que seules trois combinaisons présentent des habitats viables pour la végétation ; dans les habitats fortement perturbés l'ajout d'un stress sévère empêche le rétablissement de la végétation. Grime et al. (1988) associent alors à chacune des trois combinaisons restantes un type de stratégie primaire : plantes compétitrices C (aptitude à la compétition dans les habitats les plus favorables, sans stress ni perturbations), plantes tolérantes au stress S (un ou plusieurs facteurs limitants mais sans perturbations) et plantes rudérales R adaptées aux perturbations (dans des conditions de croissance favorables mais avec de fortes et/ou fréquentes perturbations). Selon les caractéristiques de son habitat et en fonction de ses traits fonctionnels hérités de son histoire évolutive, chaque espèce de plante réalise un compromis entre ces stratégies primaires C, S et R, figuré par sa position dans un triangle.

TABLEAU I.3 – Le modèle CSR exposant les trois stratégies primaires : plantes compétitrices, plantes tolérantes au stress ou plantes rudérales. D'après Grime (1977).

Intensité des perturbations	Intensité du stress	
	Faible	Forte
Faible	C - compétitrices	S - tolérantes au stress
Forte	R - rudérales	(Pas de stratégie viable)

Pour réduire le nombre de variables d'état décrivant la communauté végétale, une solution courante consiste à s'appuyer sur les types fonctionnels de plantes (PFT) plutôt que les espèces individuelles. Les PFT peuvent être considérées comme des "espèces moyennes théoriques". Ils combinent des paramètres provenant d'un ensemble d'espèces plus ou moins apparentées - comme, par exemple les légumineuses, les graminées ou les plantes herbacées non graminéoides. Un PFT est un groupe d'espèces qui présentent des traits fonctionnels similaires, dans leur réponse (i) aux contraintes et perturbations (liées à la gestion agricoles), et dans leurs effets sur (ii) la fonction de l'écosystème lui-même (par exemple sur la production fourragère) (Cruz et al., 2002, 2010; Duru et al., 2009; Graux et al., 2016). Le modèle *GraS* (Siehoff et al., 2011) simule la succession des espèces dominantes et des PFT décrite par une dynamique portant sur le couvert végétal. Cette approche se distingue de la plupart des modèles de prairies agronomiques, tels que *ModVege* (Calanca et al., 2016; Jouven et al., 2006a), qui se focalisent sur les changements saisonniers à travers un ou plusieurs compartiments de biomasse, mais en supposant que la composition de l'assemblage est, quant à elle, supposée constante. Des modèles individus centrés, décrivent de façon spatialement explicite la dynamique d'une communauté végétale, par des métacommunautés de plusieurs PFT, telle que *IBC-GRASS* (Weiss et al., 2014). Des simulations peuvent alors être effectuées sur une durée de cent ans, mais la représentation des facteurs édaphiques et climatiques s'en trouve nettement simplifiée. En revanche, Confalonieri (2014) propose un modèle de dynamique des communautés végétales qui repose sur une seule instance d'un simulateur de culture générique. Les variables d'état sont alors simulées uniquement pour l'ensemble de la communauté. *ECOHYD* (Lohmann et al., 2017) est un modèle écohydrologique de prairies et de savanes semi-arides, capable de simuler la dynamique de couverture d'un grand nombre de PFT. Néanmoins, cette approche se focalise sur les processus hydrologiques et ne prend pas en considération le stress sur les nutriments du sol.

2.6. Trois modèles dynamiques basés sur des processus

Le modèle qui a été construit au cours de ces travaux de thèse est mécaniste, simple - eu égard au nombre de paramètres introduits - et est décrit par un système d'équations différentielles ordinaires (EDO). Son élaboration repose sur l'agrégation de processus issus de différents travaux de modélisations. Trois ont particulièrement influencé ce travail :

- (i) le processus de croissance de la biomasse végétale par la photosynthèse et l'utilisation des ressources du milieu issu du modèle *ModVege* (Jouven et al., 2006a),

- (ii) la dynamique de la ressource minérale du sol, à travers un cycle de consommation, de dégradation et de minéralisation de l'azote, décrite dans le modèle *PROGRASS* (Lazzarotto et al., 2009),
- (iii) le processus de succession des espèces dominantes du couvert végétal et les mécanismes de compétition introduits dans le modèle *GraS* Siehoff et al. (2011).

2.6.1. Le modèle *ModVege*

ModVege est un modèle agronomique qui considère la dynamique de production du couvert végétal dans une prairie de fauche (uniquement) en réponse à des événements de fertilisation. Les auteurs assument un assemblage d'espèces fixé et uniquement constitué de graminées. L'ensemble de la biomasse aérienne du couvert végétal est subdivisé en quatre compartiments, décrivant la biomasse et la nécromasse des parties végétatives et reproductives des espèces herbacées. Un système d'équations différentielles ordinaires décrit les flux de biomasse entre ces différents compartiments, résumé dans la Figure I.2. A chaque compartiment, sont associés deux variables d'états : la biomasse et l'âge du tissu végétal. Cet âge correspond au vieillissement du tissu au cours de la saison. Pour chaque compartiment, un indice de digestibilité est calculé.

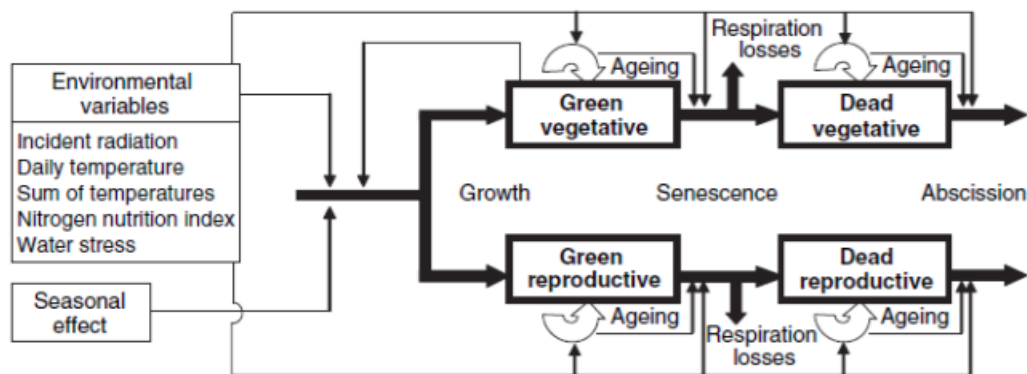


FIGURE I.2 – Le modèle *ModVege* repose sur quatre compartiments (variables d'états du modèle) : les feuilles vertes (*green vegetative*) ; les feuilles mortes (*dead vegetative*) ; les tiges et fleurs vivantes (*green reproductive*) ; et les tiges et fleurs mortes (*dead reproductive*). Figure extraite de Jouven et al. (2006a).

2.6.2. Le modèle *PROGRASS*

Le modèle *PROGRASS* a été développé dans le but d'étudier les mécanismes impliqués dans la coexistence des graminées/légumineuses, et d'évaluer le rôle porté par le système racinaire dans le contrôle et le maintien de ces deux composantes des prairies. La végétation est, dans ce modèle, décrite par un assemblage des deux espèces *Lolium perenne* et *Trifolium repens*. Elles correspondent à deux espèces très fréquemment semées dans les prairies, et dominantes dans les parcelles traitées de façon intensive. Cette étude est directement en lien avec le site expérimental Swiss FACE qui cherche à quantifier les impacts à long terme de niveaux élevés de CO_2 et de fertilisation minérale (N) sur la dynamique d'un mélange de ces deux espèces herbacées. Le modèle *PROGRASS* a ainsi été construit en réponse à cette expérience. La dynamique de la végétation est ainsi centrée autour de l'assimilation du carbone (C) et la consommation d'une ressource minérale (l'azote N). Le modèle décrit ainsi les stocks de C et d'N dans la biomasse de chaque espèce. De nombreux autres processus sont pris en compte dans cette modélisation : des mécanismes décrivant la respiration végétale, les stratégies d'allocation aux tiges ou aux racines des minéraux consommés, ainsi que la décomposition de la litière. Ces interactions sont représentées sur la Figure I.3. Enfin, soulignons que ce modèle décrit uniquement la dynamique végétale de prairies de fauche.

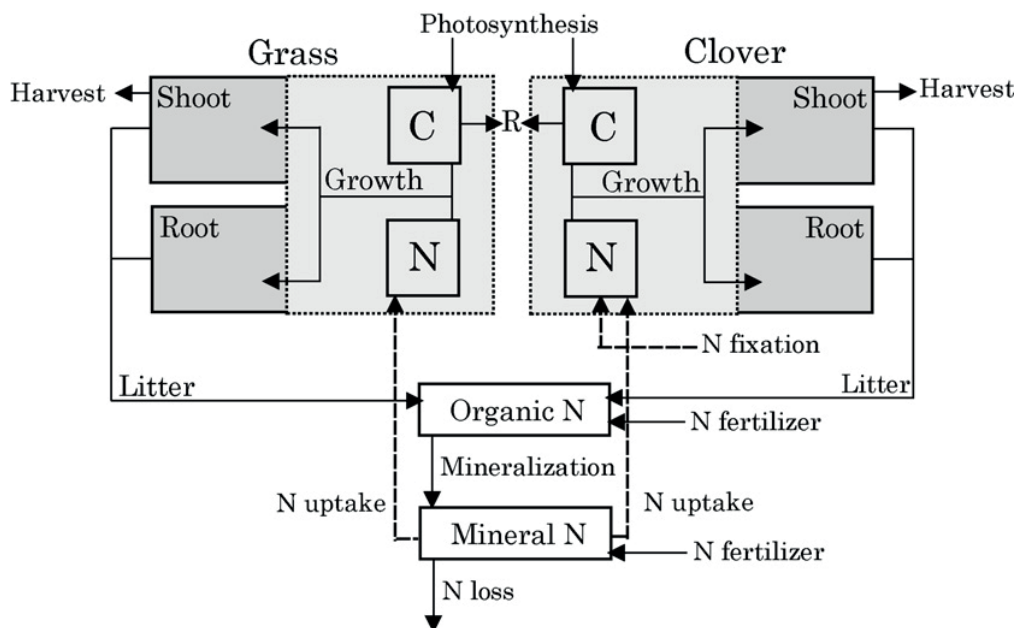


FIGURE I.3 — Représentation schématique du modèle *PROGRASS*. Les compartiments gris clairs décrivent les stocks de carbone (C) et d'azote (N) dans la biomasse de chaque espèce, et les compartiments gris foncés correspondent à la biomasse de la matière sèche contenu dans les parties aériennes et racinaires de la végétation. Figure extraite de Lazzarotto et al. (2009).

2.6.3. Le modèle *GraS*

Le modèle *GraS* simule la dynamique de la végétation au sein d'un paysage décrit par une mosaïque de cellules, chacune étant caractérisée par une forme de gestion agricole qui lui est propre. Ce modèle a été construit dans l'objectif d'illustrer, d'analyser et de prédire l'influence de la gestion des parcelles sur la succession végétale des prairies. Il intègre deux approches à deux échelles distinctes. Chaque cellule contient la dynamique de compétition entre espèces végétales en fonction de la gestion agricole mise en place sur la parcelle. L'ensemble de ces cellules forme un paysage matriciel qui rend compte de la distribution des espèces et de leur interaction spatiale dans le paysage. Ce modèle est structuré selon trois niveaux : paysage, chaque cellule de la grille et les cellules adjacentes rendant compte de la dispersion des espèces végétales, voir Figure I.4. La végétation est explicitement décrite par un ensemble de dix espèces dominantes et groupes d'espèces. La dynamique de recouvrement de chaque espèce ou groupe d'espèces est calculée par sa croissance potentielle, directement liée à la tolérance à la pratique agricole en place, qui est ensuite moyennée en fonction de la densité des autres espèces présentes. Parmi les trois modèles listés ci-dessus, soulignons que *GraS* est le seul à simuler une réponse de la végétation à des régimes de fauche et de pâturage.

2.7. Choix d'un faible niveau de complexité

Nos travaux de construction du modèle *DynaGraM* (Dynamic Grassland Model) reposent sur le formalisme des modèles mathématiques et considèrent un relativement faible niveau de complexité. En lien avec ce formalisme, Gross (1989) a synthétisé de nombreux modèles de biologie végétale, construits avec une approche biomathématique, et en particulier des modèles qui analysent la dynamique de croissance d'une plante au niveau de la population et des modèles qui décrivent la dynamique des communautés végétales. Dans cette synthèse, Gross affirme qu'une composante clé de la théorie des populations végétales repose sur les processus d'interactions et de compétitions entre les différentes espèces végétales, puisque ces dernières sont liées à un emplacement précis, et que leur croissance se voit ainsi limitée par la quantité de lumière disponible, la disponibilité en eau et en nutriments du sol.

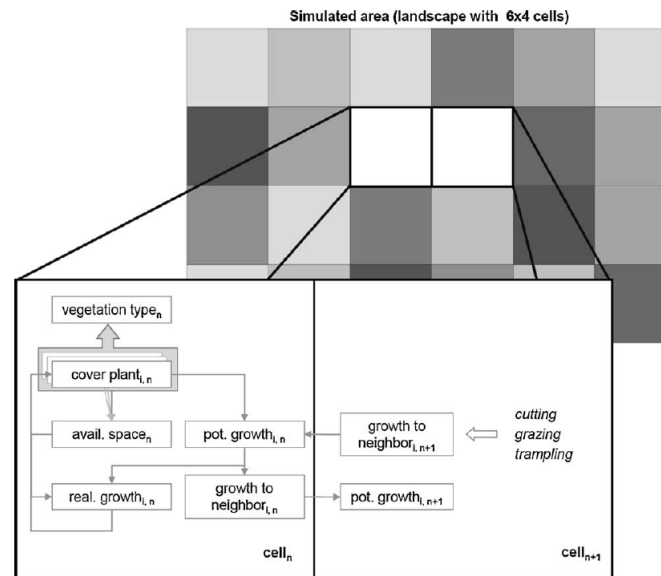


Fig. 1. Model concept. Boxes: state variables, arrows: distribution of space among plants, italics: disturbance variables.

FIGURE I.4 – Schéma conceptuel du modèle spatialement explicite *GraS*. La dynamique de la végétation est décrite à l'intérieur de chaque cellule, et des interactions entre cellules voisines sont ensuite introduites. Figure extraite de Siehoff et al. (2011).

Ce constat pourrait résumer notre approche globale de modélisation : lors de l'élaboration du modèle, nous chercherons dans la littérature (*i*) quels processus et fonctions permettent de capturer cette compétition sur la ressource entre espèces herbacées au sein du couvert végétal et (*ii*) comment la croissance chaque espèce se voit ajustée par la force de la photosynthèse et en fonction du niveau des ressources du sol. Par conséquent, la modélisation d'un assemblage prairial repose fortement sur les processus de compétition entre les populations herbacées. Une première approche standard repose sur des modèles de "consommateurs-ressources" où la consommation de ressources essentielles assure la croissance des espèces végétales. Ces modèles "consommateurs-ressources" questionnent comment plusieurs espèces peuvent coexister sur un nombre limité de ressources (Tilman, 1980). Les modèles de Tilman fournissent une élégante modélisation des processus de compétition observés au sein de l'assemblage, et amènent des conclusions intéressantes sur les propriétés de coexistence de plusieurs espèces dans une même parcelle. Toutefois, ces modèles pourraient être affinés afin d'intégrer des hypothèses plus réalistes de croissance végétale. Poussé au maximum, ce raffinement ouvre sur des modèles agronomiques, construits sur de très nombreuses interactions biotiques et qui incluent une large variété de processus.

Les modèles mathématiques utilisés pour représenter l'écosystème prairial (et plus largement en écologie) se distinguent selon un gradient dont les extrémités sont les approches pragmatiques vs. paradigmatiques, aussi nommées phénoménologiques vs. mécanistes (Tilman, 1991). Cette terminologie correspond également aux modèles explicatifs ou "mécanistes" *versus* les modèles prédictifs ou "empiriques". Hammer et al. (2002) nous rappellent qu'en réalité tous les modèles utilisent dans leur construction un certain degré d'approche empirique (par exemple via des paramètres ou fonctions issus d'optimisation de courbes d'après des données). Dans ce gradient phénoménologique - mécaniste, les modèles construits avec un objectif penchant du côté pragmatique sont très performants pour décrire d'une façon détaillée un système identifié (DeAngelis and Grimm, 2014). Un grand avantage des modèles établis selon cette approche repose sur leur réalisme, en particulier très utile pour les gestionnaires environnementaux. Néanmoins, le grand nombre de phénomènes et mécanismes qu'ils contiennent les rend opaques à l'analyse des comportements émergents. De l'autre côté, les modèles construits avec un objectif paradigmatique visent à apporter une meilleure compréhension générale des mécanismes étudiés. Ainsi, les systèmes d'équations différentielles permettent de concevoir des lois "universelles" et de conjecturer des phénomènes généraux non encore observables (DeAngelis and Grimm, 2014). Ces modèles présentent une faible portée prédictive, mais ils apportent une compréhension de la mécanique interne du système. Tilman (1991) note que

l'approche de modélisation choisie se situe entre ces deux extrêmes, et que la pertinence du placement du curseur se voit conditionné par la problématique posée.

En lien avec ce gradient, Gross (1989) propose que des modèles construits autour d'un niveau intermédiaire de complexité (dans le sens du nombre de paramètres impliqués dans le modèle) constituent une approche pertinente pour décrire la dynamique de productivité des prairies. De tels modèles peuvent être utilisés pour comprendre et analyser les flux de matière, ou de biomasse végétale, entre plusieurs compartiments qui décrivent la végétation de la prairie. Ce cadre de modélisation permet alors d'étudier des tendances écologiques générales plutôt que des questions uniquement relatives à un écosystème spécifique.

3. Structure de la thèse

Ce travail de recherche s'organise en cinq chapitres suivant le schéma classique : introduction (ce présent Chapitre I), trois chapitres de méthodes et de résultats (Chapitres II, III, et IV) et une brève conclusion qui ouvrent sur des perspectives (Chapitre V).

Chapitre II - Construction du modèle. Dans ce chapitre nous présenterons l'élaboration d'un système d'équations différentielles décrivant la dynamique de la végétation de l'écosystème prairial. Ce système est générique dans le nombre d'espèces herbacées qu'il contient. Il s'agit d'un chapitre de méthode qui présente l'élaboration d'un outil. Ce modèle ainsi développé correspond à la méthode à partir de laquelle sont obtenus l'ensemble des résultats de ces travaux de thèse. Ce chapitre contient une description précise et exhaustive de l'ensemble des fonctions impliquées dans les équations qui composent le modèle. Nous détaillerons également les méthodes d'estimation des valeurs des paramètres du modèle, ainsi qu'une brève vérification de la plausibilité des simulations obtenues par intégration numérique.

Chapitre III - Sensibilité du modèle au niveau de biodiversité. Les équations précédemment introduites décrivent la dynamique de la végétation d'une prairie par les interactions d'un nombre n d'espèces ou groupes d'espèces. Lors de ce chapitre nous développerons une méthode pour déterminer et pour expliciter un choix précis d'espèces ou groupes d'espèces (nombre et identités) qui rendent compte de la richesse taxonomique et fonctionnelle observée dans ces milieux. Cette réflexion sur le niveau de diversité à intégrer dans le modèle nous mène à questionner son impact sur le comportement même du modèle. Nous analyserons cet impact par une analyse de sensibilité. Dans un premier temps, nous introduirons et présenterons dans ce chapitre différentes méthodes qui permettent l'analyse de sensibilité d'un modèle. Ensuite nous croiserons les résultats d'analyses de sensibilité issues de versions alternatives du modèle pour définir quel nombre, souhaité le plus réduit possible, d'espèces ou de groupes d'espèces doit être intégré dans le modèle pour rendre compte des interactions complexes observées dans le couvert végétal. Ces résultats ont fait l'objet d'une publication dans *Ecological Modelling*, (Moulin et al., 2018).

Chapitre IV - Validation et performances du modèle. Enfin dans ce dernier chapitre de résultats, nous confronterons le modèle développé au cours du Chapitre II, décrit par le niveau approprié de biodiversité identifié dans le Chapitre III, à des observations provenant de deux sites expérimentaux : Oensingen (prairie de fauche) et Laqueuille (prairie de pâturage). Cette comparaison correspond à l'étape de validation du modèle et fera l'objet d'un futur papier provisoirement intitulé "*Process based modelling of the dynamics of a multi-species grassland*". Dans ce chapitre, nous confronterons également ce modèle à des résultats issus de travaux de modélisation similaires. Nous évaluerons ainsi les performances de simulation du modèle, soulignerons les points de la modélisation proposée et identifierons des points précis du modèle pouvant faire l'objet de développements supplémentaires.

Construction et description du modèle

Langue : ce chapitre sera valorisé comme une annexe technique, jointe à notre prochain papier qui exposera la validation du modèle. Cette annexe décrira en détails le système d'équations différentielles qui compose le modèle DynaGraM (DYNAnamic GRAssland Model), ainsi que l'estimation des valeurs de ses paramètres. Puisque cette annexe sera soumise en langue anglaise, j'ai fait le choix de rédiger ce chapitre en anglais.

1. Introduction

Our work has been designed to study the relationship between biodiversity and ecosystem function (*e.g.* productivity). We chose the formalism of a simple mechanistic model, in which the main ecological processes are implemented (seasonal mechanisms of plant growth, soil resource competition, response to climatic constraints and agricultural management) in which the number and the identity of species in the initial plant community can be adjusted to any level of diversity. As our approach aims to study a general ecological pattern, hence the formalism of ecological process-based models is particularly relevant. Besides, to conserve an important part of significance in our modelling prediction, we impose to keep the number of states variables and parameters involved in the model as low as possible.

Building on those considerations, we established *DynaGraM* (Dynamic Grassland Model), a process-based succession model, described by a system of Ordinary Differential Equations (ODE) that simulates the aboveground vegetation dynamics of a temperate grassland, both in terms of composition and forage production. We designed this model so as to capture only essential processes, and keeping the dimension of the parameter space as reduced as possible. This approach is consistent with a suggestion of Gross (1989) in a review of biomathematical plant models. He advised for further work to deal with relatively simple formulations, coupled with fairly detailed physiological processes. Thus in some extent, deciding to build a relatively reduced model connects this work with a more mathematical approach.

State variables of this ODE system describe the standing aerial biomass of various species or species groups B_i and of two soil resources (nitrogen and water). Builds on remarks of Van Oijen et al. (2018) who highlighted that there is increasing evidence that the relationship between grazing and biodiversity is highly complex and affected by nutrient availability; and of the importance of soil water reserve in the grassland dynamics (Taubert et al., 2012). Those state variables represent compartments connected to each other by three fluxes of matter: in this paper, a single nutrient, mineral nitrogen Nm (nitrate or ammonium), is consumed by plants for growth and supplied by a pool of soil organic nitrogen No , itself supplied by the senescence of standing biomass and litter humidification.

In this methodological work on the implementation of a generic grassland model, we aim at reviewing a large set of modelling approaches, their functions and values for parameter estimation.

2. Modelling approach

In this work a resource is defined as any substance or energy that is consumed by a plant species and leads to an increased growth rate as its availability is increased. We based the *DynaGraM* model on

the formulation of Tilman's resource-reduction competition model, which stands on a *Monod* equation (Tilman, 1980). From this basic formulation, we aggregate many details that account for specific grassland mechanisms (seasonal dynamics of plant growth, soil resource competition, response to climatic constraints and agricultural management).

2.1. Assumptions of the model

We built *DynaGraM* under some key assumptions, so as to capture only essential processes. We pay a great attention to keep the dimension of the parameter space as reduced as possible. We enumerate below the fundamental assumptions related to processes included or not in the model. In field of all grassland models, *DynaGraM* is classified as an ecological process-based model, see Table I.1. To contextualize our work among already published grassland models, we refer to a review of thirteen grassland models from Taubert et al. (2012) for which main properties are list in the Table I.2.

Our modelling work is in the straight continuation of those review; Van Oijen et al. (2018) highlight the merits of this model diversity and the scope for merging different model types; The *DynaGraM* model complies with five out of six criteria introduced in a recent review of grassland models (Taubert et al., 2012), (1) species richness, (2) resource limitation (light, nutrients, water), (3) management activities (mowing, grazing, fertilizing), (4) model simplicity, and (5) interspecific competition for resources. To keep the model simple, we did not comply with the sixth criterion concerning the representation of belowground competition processes.

Exclusion of plant allocation strategies: we exclude all the below-ground dynamics of plants from our model. Furthermore, we do not make any distinction between stems and leaves among the plant biomass: the state variables B_i represent the aboveground biomass of herbaceous species, and we assume that this green biomass corresponds to leaves.

Such a statement implies to totally neglect allocation strategies of plants: contrary to what could be found in a variety of models, no plant pools are considered. Usually, pools correspond to plant parts (roots, stems, leaves) or to plant functions (above and below-ground plant parts, storage or reserve organs, and reproductive pools). Such assumptions distinguish *DynaGraM* from many recently published processed-based models. In particular, out of thirteen models reviewed by Taubert et al. (2012) in the biofuel context, the eight following models explicitly modelled different plant pools: *Schippers & Kropff*, *Hurley Pasture Model*, *PaSim*, *Coughenour et al.*, *Detling et al.*, *LINGRA*, *GEM*, *Reuss & Innis*.

Only vegetative reproduction: the model only takes into account vegetative reproduction and neglects the sexual reproduction of plants, as well as the seed germination from the seed bank. This strong assumption implies excluding potential plant immigration from the seed bank or from seed dispersal. This prevents the emergence of new species in the community. One consequence is to restrict the assemblage to species initially present in the simulation.

An extremely simple modelling of tissues ageing: in the *DynaGraM* model, ageing of tissues is restricted to a constant mortality rate, which accounts for leaf senescence. Mortality and senescence are identified as key characteristics to be included in grassland models: "senescence is mentioned explicitly in only a few models and is mostly included in the mortality rate" (Taubert et al., 2012). One typical example of senescence modelling is the *ModVege* model (Jouven et al., 2006a), which describes leaf senescence and abscission as a continuous flow. An explicit description of tissue ageing allows them to properly model the quality of green compartments.

No plant respiration: our model does not account for plant respiration processes, in contrast to eco-physiological grassland models, which distinguish between growth respiration and maintenance respiration. For example, the *PROGRASS* model (Lazzarotto et al., 2009) considers the maintenance respiration associated with a carbon pool and the respiration associated with N-acquisition.

Absence of N acquisition by legumes: for the purpose of simplicity, we exclude the ability of legumes to fix the atmospheric nitrogen and thus the contribution of legumes to enrich the soil in nitrogen. We also ignore microbial N_2 fixation and de-nitrification processes in the soil.

Not spatially explicit: no spatial dimension is taken into account in the model. We express biomass in $kg\ DM\ ha^{-1}$, in a supposed homogeneous grassland without any particular size. *DynaGraM* was initially supposed to be disaggregated in a grid of cells, representing a landscape following similar

approaches than the spatially explicit *WoodPaM* model (Gillet, 2008a), but this is currently simply a perspective.

One single nutrient and one single organic pool: we only integrate one single nutrient in the model, mineral nitrogen, (nitrate or ammonium), which is the only limiting resource consumed by plants for growth. Other mineral resources, such as P, K, Ca, are supposed to be supplied in sufficient quantity. We also assume a single pool of organic matter, *ie.* we assume one single pack of organic matter accounting for both litter, humus, ... It means to assume a unique mineralization rate for all kind of organic N.

No physiological and genetic adaptation: we totally exclude the physiological and genetic adaptation of grassland species to environmental change. Such an assumption is common to almost all process-based models that do not account for natural genetic change (Van Oijen et al., 2018). Species parameters are fixed and intra-specific variation is not considered.

No cumulated thermal time: *DynaGraM* model is built by considering only daily mean temperatures values and not the yearly cumulated sum of temperature (expressed in degree days). This corresponds to a strong assumption, motivated from a theoretical standpoint: sum of temperatures shows the disadvantage of artificial behaviour with an immediate stop in the plant growing process when they reach a threshold values.

2.2. Conceptual basis of the model

2.2.1. Details on two crucial equations

Before giving a comprehensive description of the whole system of differential equations, we want to highlight two functions that play an essential role in the *DynaGraM* model: consumption of mineral nitrogen by the vegetation and the photosynthesis growth rate of vegetation (see blue arrows in the Fig. II.1 below). They are crucial functions because they explicitly involve and relate state variables.

Before giving a comprehensive description of the whole system of differential equations, we mind to give a description of two key functions involved in the plant growth: the consumption of mineral nitrogen and the photosynthesis (see blue arrows in the Fig. II.1 below). These two functions involve non-linear terms with the state variables and thus reflect, from a mathematical standpoint, the dynamical behaviour of the model.

First, following a finding of Gross (1989) that set competition as "a key component of plant community models", we built *DynaGraM* on the structure of plant communities proposed by Tilman (1988) of multispecies competition: n plant species B_i , $i \in [1, n]$ are competing for the consumption of one soil resource Nm . If we denote by gr_i the maximal plant growth rate; k_i is the threshold value of Nm at which it achieves half of its maximal growth rate and μ_i the senescence rate of biomass, then the vegetative growth rate U of one herbaceous species i is given by a Monod equation (II.1):

$$U_i = \frac{dB_i}{dt} = \frac{gr_i Nm}{Nm + k_i} B_i - \mu_i B_i. \quad (\text{II.1})$$

This classical functional response describing resource-consumer interactions corresponds from a dynamical standpoint to the key component of the vegetation dynamics of *DynaGraM*. This equation (II.1) is considering a second crucial functions. We replace the constant maximal growth rate gr_i of the Monod equations (II.1) by a non-linear function of the plant biomass B_i , as defined in the following equation (II.2).

$$gr_i(B_i) = \gamma (1 - e^{-\alpha B_i}). \quad (\text{II.2})$$

This non-linearity is captured in *DynaGraM* by an Ivlev function with γ being a constant explain later and α a constant related to the leaf area index that accounts for the proportion of light intercepted by the sward. Choice of this Ivlev function stands on *LINGRA* and *ModVege* models (Jouven et al., 2006a; Schapendonk et al., 1998). Hence the function gr_i is defined in equation (II.2).

2.2.2. Key references we used to build the model

In addition to the two equations (II.1) and (II.2), the model structure has been built on various published works. Below, we list the key references we used to build our model. Basic structure of the model has been designed based on a mechanistic resource competition model operating at a daily time step (Tilman, 1985). Plant growth is formulated following *ModVege* (Jouven et al., 2006a) and LINGRA (Schapendonk et al., 1998) models. It is calculated as the product of (i) the potential growth, a photosynthesis growth rate obtained from the utilization of solar radiation in optimal conditions and by (ii) the product of several reducers linked to environmental variables related to soil and climate characteristics. The soil water dynamics is described in a similar way in Jouven et al. (2006a). The mineralization process from organic N to mineral N available for plant growth follows the *PROGRASS* model (Lazzarotto et al., 2009), itself based on (Schwinning and Parsons, 1996; Thornley, 1998). Finally, the species tolerance to agricultural forms of land use (trampling and grazing) are inspired from the *GraS* model, with a dynamics of species assemblage, (Siehoff et al., 2011) as a result of competition processes: competitive ability of a species is strongly influenced by its tolerance to the applied form of land use.

2.3. Interactions between state variables

As a reminder, *DynaGraM* is a process-based succession model operating at a daily time step that simulates the aboveground vegetation dynamics of a temperate grassland, both in term of composition and of forage production. Defining number, identity and functions of states variables B_i composing the grassland assemblage will be the subject of the next chapter. Thus, the description of the model provided below is "generic", as it could be adjusted to any number of species or species groups (Plant Functional Types, PFTs). In Fig. II.1, we provide a synthetic representation of the model by representing fluxes of matter transfer between state variables (solid lines) and interactions (dashed lines).

Table II.1 – State variables and forcing climatic variables implemented in *DynaGraM*.

State variables	Symbol	Description	Forcing climatic variables	Symbol	Description
Green biomass	B_i	Green biomass of plant species (or plant functional type) i	Temperature	T	Daily average surface temperature, acting on plant growth rate and mineralization rate of No to Nm
Organic nitrogen	No	Amount of organic nitrogen in the soil	Precipitation	P	Daily rainfall, the supply to the water reserve
Mineral nitrogen	Nm	Amount of mineral nitrogen in the soil, available for plant growth	Photosynthetically active radiation	PAR	Solar radiations activating the photosynthesis, driver of potential plant growth
Water reserve	WR	Amount of water in the soil, available for the plants	Potential evapotranspiration	PET	A loss in the water reserve due to evaporation and transpiration

In *DynaGraM* model the grassland vegetation is described by n state variables B_i representing the green biomass (leaves) for each plant species i . Three additional state variables describe the belowground dynamics of two soil resources consumed by plants for growth: mineral nitrogen Nm and water reserve WR . The third soil state variable No describe the amount of nitrogen stored in the soil organic matter. Details stand in Table II.1. Relations between vegetation and soil resources are based on those two points:

A feedback loop on N. We mainly based our approach of regulation of green biomass and plant competition on the concept of resource dynamics. A single nutrient, mineral nitrogen Nm (nitrate or

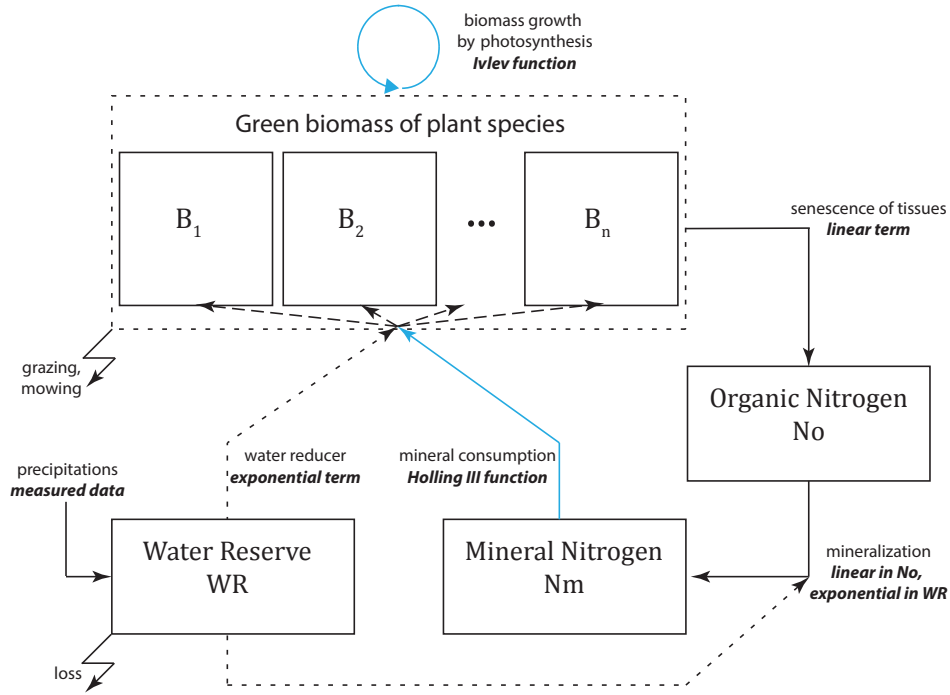


Figure II.1 — Structure of the *DynaGraM* model and link between all state variables. For more details, refer to Table II.1. Solid lines denote flows of matter or energy and dashed lines denote reducers. Blue arrows correspond to the two main processes described in equations (II.1) and (II.2).

ammonium), is consumed by plants for growth and is supplied by a pool of soil organic nitrogen No , itself supplied by the senescence of standing biomass and litter decomposition. This No pool could be seen as a reserve compartment allowing us to finely model the inflow of mineral N. Each unit of biomass produced consumed a fixed amount of mineral nitrogen, hence the Nm pool is depleted by plant growth. As a result, there is a direct regulation of the total forage production on the grassland by the mineral N pool.

Soil water reserve. The water reserve WR accounts for the level of water in millimetre stored in the soil and available for the plant growth. This level varies between 0 and the water holding capacity WHC . We highlight that only the water above a threshold level, the permanent wilting point PWP , can be consumed by plants for growth. Nevertheless, contrary to mineral N, vegetation growth does not directly emptied this WR pool by a consumption of water; but the vegetation strongly influences the strength of water outflow by evapotranspiration. From a modelling standpoint, the level of water reserve acts on biomass as a reducer of growth but does not describe a flux of matter. Whereas the mineral N acts on the model as a resource in the meaning of Tilman's model, the water reserve WR acts as on the model as a reducer of the plant growth.

The model integrates four forcing climatic variables corresponding to daily input data measured on the considered geographic location, see Table II.1. Average daily temperature T acts as a limiting factor for plant growth and litter decomposition; daily rainfall P fills the soil water reserve; photosynthetically active radiation PAR is a driver of biomass production by photosynthesis; and potential evapotranspiration PET determines the loss term in the soil water budget equation that may cause drought stress.

Finally *DynaGraM* is built with $n + 3$ state variables accounting for vegetation and soil resources and with four climatic forcing variables, see Table II.1. In this section we give a comprehensive description of the *DynaGraM* model built on a system of $n + 3$ Ordinary Differential Equations (ODE), corresponding to the $n + 3$ state variables introduced in Table II.1.

3. Full description of the model

In this section, we complete the synthetic representation given above with an exhaustive description of all processes that composed the *DynaGraM* model. Fig. II.1 gives a representation of main interactions included in the model. A more comprehensive figure is provided in the Chapter III. The subsections below expose details of the differential equations associated to all parameters.

3.1. Biomass development

As mentioned above, the green biomass production is jointly ensured by photosynthesis and by the consumption of one mineral resource (N). Concretely, equations (II.1) and (II.2), are the milestone of the vegetation dynamics in our model. We add couples of refinements exposed below, to make the plant growth dependent on seasonality, climate, and soil water. Those additional terms account for reductions. Below we call 'reducer' a function with values in $[0, 1]$.

Following Jouven et al. (2006a) and of Schapendonk et al. (1998), we modelled the vegetation dynamics by the product of a potential growth reached in optimum conditions, reductions terms linked to limitation on resources. This formulation of a plant growth as the product of five terms appears promising to us as it provides very large amplitudes in growth rate values of each species; Amplitude that is particularly useful to capture the observed high biomass growth in spring.

Finally the daily biomass growth rate is as the product of the five terms below, the potential growth with four reducers, each of them representing a stress factors (see equation (II.3)):

- (i) the *potential growth* obtained in optimum conditions (gr_i in equation (II.3)) that models the photosynthesis. Strength of this process depends on the intensity of solar radiations captured by leaves (PAR) and on the leaf area index (LAI) of the considered plant species, which could be link to leaves area available to receive those solar radiations,
- (ii) two *limiting functions* linked to availability of the soil resources included in the model: water and nutrients ($Nred_i$ and $Wred_i$ in equation (II.3));
- (iii) two *limiting functions* accounting for the seasonal pattern of shoot growth captured here by temperatures and solar rays intersection by the plant cover: $Tred_i(T)$ accounts for the need of specific temperatures for optimum plant growth and $Lred_i$ models the competition for light described by solar radiation interception by the sward.

In parallel, green biomass is removed by tissues mortality due to senescence, at a constant rate μ_i . Roughly, without mowing and grazing activities, biomass dynamics is given for specie $i \in [1, n]$ by the following equations (II.3), with details on each function given in equations (II.4) to (II.9).

$$\frac{d}{dt}B_i(t) = gr_i(B_i, PAR) Nred_i(Nm) Tred_i(T) Wred_i(WR, PET) Lred_i(B_i) - \mu_i B_i(t) \quad (II.3)$$

3.1.1. Photosynthesis

Photosynthesis is calculated as the potential growth function, defined by Jouven et al. (2006a), following works of Schapendonk et al. (1998). Thus, the photosynthesis function, gr_i , translates the utilization of the incident Photosynthetically Active Radiation ($PAR(t)$) by leaves to convert minerals into biomass. This process depends both on the strength of solar radiations and on the leaf area that intercepts the radiations as defined in equation (II.4):

- strength of solar radiation is given by the product of (a) a forcing climatic variable: the incident Photosynthetically Active Radiation ($PAR(t)$) corrected by (b) a variable accounting for the efficiency of radiation use, RUE . Following (Schapendonk et al., 1998), this utilization of solar radiation is computed from a maximal efficiency value, RUE_{max} , adjusted by a decrease in RUE at light intensity higher than 5 MJ m^{-2} . This decrease in PAR is assumed to be linear and is computed by including the parameters γ_1 and γ_2 in equation (II.4).

- the leaf surface that intercepts the solar radiations corresponds to the leaf area index introduced in equation (II.5). The area available for photosynthesis is computed for each modelled species as the product of (a) a leaf size, characteristic of a each species: the Specific Leaf Area (SLA_i); (b) the aerial biomass of the specie, B_i and (c) the percentage of laminae present in the green biomass LAM . This Leaf area index is then multiplied by an extinction coefficient, α . The factor 10 simply accounts for units consistency.

$$gr_i(B_i(t), PAR(t)) = PAR(t) RUE(t) \left(1 - e^{-\alpha LAI(B_i(t))}\right) 10, \quad (\text{II.4})$$

$$\begin{aligned} \text{where} \quad LAI(B_i(t)) &= SLA_i \frac{B_i(t)}{10} LAM \\ RUE(t) &= RUE_{\max} \min(0, \min(1, 1 - \gamma_1(PAR(t) - \gamma_2))) \end{aligned} \quad (\text{II.5})$$

3.1.2. Mineral N reducer

This first reduction term accounts for the reduction of vegetation growth according to the availability of one of one nutrient (N). We used typical functional responses from resource-consumer models. We are typically in the context of several herbaceous species competing for a single limited and consumable resource. As the dynamics of mineral N is explicitly described in the model, this function that characterizes the Nm consumption by each herbaceous species is from a modelling standpoint fundamental.

We built a $Nred_i$ function that describes the regulation of the plant growth rate according to the level of the mineral N resource, Nm . The gain in plant biomass is modelled by multi-species functional response, MSFR. Functional responses are milestones in ecology as they contribute to the structure of food webs. They are widely used to describe predator-prey interactions but describe also perfectly well the consumption of resources by a population. Baudrot et al. (2016) reference nine different MSFRs in the case of predator-prey system and suggest that Holling III function well captured the growing reduction of one consumer population according to the level on resource. Such functions have also been used by Tilman to describe the dynamics of multi plant species competing for one limited resource (Tilman, 1988; Gillet, 2008a).

We expect the selected $Nred_i$ functional response to satisfy those two assumptions:

- if Nm is set to zero (very high stress on mineral resource), then the Holling function is equal to zero, the $Nred_i$ term cancels the growth function gr_i and there is no vegetative growth;
- if Nm is infinitely large (no stress on mineral resource), then the Holling function is equal to one, and the $Nred_i$ term does not impact the vegetative growth.

Following considerations on functional responses from Baudrot et al. (2016), we introduced a switch on resource-consumer interactions. In this $Nred_i$ function it corresponds to an inflection point on a mineral N value that depends on the considered species. Hence, we selected an Holling-III function, with an exponent set to $\nu = 2$. The half-saturation term k_i of the Holling function corresponds to the amount of mineral N resource for which the vegetation growth rate could reach half its maximum (if the other resources are limiting). This parameter k_i describe for a given specie i its requirement in nutrients for its growth. Finally level of Nm affects herbaceous growth with the function defined in equation (II.6).

$$Nred_i(Nm(t)) = \frac{Nm(t)^\nu}{k_i^\nu + Nm(t)^\nu}. \quad (\text{II.6})$$

3.1.3. Temperature reducer

This second reducer describes the phenology of the herbaceous vegetation. We model it with a large range of values (belonging from 0 to 1) in the way to (i) stop the vegetation growth for very low temperature and thus accounts for the seasonal pattern of the vegetation ($Tred_i = 0$) and (ii) maximize the vegetative growth when temperatures reach the range of optimum values for each species ($Tred_i = 1$). Following the formulation of the *Lingra* model (Schapendonk et al., 1998), we define a linear piecewise function with a null growth rate below a threshold temperature T_0 and above T_3 , which both give $Tred = 0$; with no temperature limitation when temperatures belong to the optimum temperature range $[T_{1,i}, T_2]$, leading

to $T_{red} = 1$. For temperature values in sets $[T_0, T_{1,i}]$ and $[T_{1,i}, T_3]$, we simply consider the linear function in T that makes the T_{red} function continuous. Hence, we get the equation (II.7).

This reducer shows the double interest of in some extent to account for a spatial effect. Indeed the observed delay in vegetation growth linked to elevation is captured by this reducer: lower temperature induces lower values in the limiting term.

$$T_{red_i}(T(t)) = \begin{cases} 0 & \text{if } T(t) \leq T_0 \\ \frac{T(t) - T_0}{T_{1,i} - T_0} & \text{if } T_0 \leq T(t) \leq T_{1,i} \\ 1 & \text{if } T_{1,i} \leq T(t) \leq T_2 \\ \frac{T_3 - T(t)}{T_3 - T_2} & \text{if } T_2 \leq T(t) \leq T_3 \\ 0 & \text{if } T(t) \geq T_3. \end{cases} \quad (\text{II.7})$$

3.1.4. Water reducer

The third growth limitation depends on the water content stored in the soil. This limitation is given by a function of two variables:

- (a) the water stress W , is defined in equation (II.8) as the ratio of water available for plant growth, *ie.* the ratio of the maximal level of water that could be available for plant growth $WR - PWP$, on the soil water-holding capacity decreased by the permanent wilting point, $WHC - PWP$:

$$W(t) = \frac{WR(t) - PWP}{WHC - PWP}. \quad (\text{II.8})$$

- (b) a climatic forcing variable, the Potential Evapotranspiration PET : the plant growth rate is directly linked to this PET as plant transpiration restricts uptake of CO_2 for assimilation by photosynthesis (Johns and Smith, 1975).

Johns and Smith (1975) reviewed several approaches to model the relationship between PET and the water stress W . We built our W_{red} limitation function on the formulation used by McCall and Bishop-Hurley (2003). They highlight that the threshold of soil water content at which the plant growth rate starts to be impacted and restricted depends on PET : "Under conditions of high environmental evaporative demand ($PET > 6.35 \text{ mm day}^{-1}$), growth is restricted independent of soil water content. At low PET ($< 3.81 \text{ mm day}^{-1}$) unrestricted growth occurs until available soil water content reaches 60% of field capacity."

As expressed by McCall and Bishop-Hurley (2003), the water effect on plant growth is modelled by a variety of three piecewise functions. This presents the advantage of using only linear functions, but ten lines are required. Besides, discontinuities between lines leads to threshold effects, when jumping from one line to another. We rather use a convex combination of an Ivlev function to capture this phenomenon defined in equation (II.9). We also refined the expression of water stress with the expression in equation (II.8). The Ivlev function in W , numerator in equation (II.9), gives us the appropriate shape. The denominator is a scaling factor that ensures $W_{red} \in [0, 1]$ when $W \in [0, 1]$. We also updated the original formulation considering AET values instead of PET that better account for the loss of water by evapotranspiration. AET is a function of the PET expressed in [mm] accounting for the actual loss of water by evapotranspiration. This function is defined in (II.17). We adjust the coefficients to fit each piecewise function. This fit required to introduce coefficients β_1 and β_2 , as threshold values in PET given by PET_{max} . It results in the continuous function of two variables (W and AET) of equation (II.9). Expression of AET is provided in equation (II.17) below. Finally, we set the exponent η_i as an amplification term to increase differences between species.

$$W_{red_i}(WR(t), AET(t)) = \left(\frac{1 - e^{-\left(\frac{AET(t)}{PET_{max}} \alpha_{max} + \left(1 - \frac{AET(t)}{PET_{max}}\right) \alpha_0\right) \frac{WR(t) - PWP}{WHC - PWP}}}{1 - e^{-\left(\frac{AET(t)}{PET_{max}} \alpha_{max} + \left(1 - \frac{AET(t)}{PET_{max}}\right) \alpha_0\right)}} \right)^{\eta_i}. \quad (\text{II.9})$$

3.1.5. Light reducer

The fourth growth limitation depends on the light interception by the sward. Among the canopy, leaves of all species are competing for intercepting light rays. For a species i , strength of this light competition depends on the volume occupied by this species i (relative abundance of i in the total vegetation cover) and on the leaf high of this given species (captured by parameters λ_i , see Section 4.3.). Finally this reducer is expressed as follows:

$$Lred(B_i) = 1 - \frac{\left(\sum_{i=1}^n B_i\right) - B_i}{\sum_{i=1}^n B_i} \max \left(\frac{\left(\sum_{i=1}^n \frac{\lambda_i}{n}\right) - \lambda_i}{\sum_{i=1}^n \frac{\lambda_i}{n}}, 0 \right). \quad (\text{II.10})$$

3.1.6. Senescence

While we accurately adjusted plant growth rate according to climatic, seasonal, soil and agricultural conditions, we made strong assumptions on the senescence process by neglecting the ageing of herbaceous leaves. Similarly to Siehoff et al. (2011), we fixed a species specific senescence rate, μ_i . From a modelling standpoint, this ensures renewal in the composition and contributes to the global mineralization process by feeding the litter pool. This corresponds to the last term in equation (II.3).

3.2. Organic nitrogen development

Similarly to works of Schwinning and Parsons (1996) we restrain the whole soil nutrients dynamics to nitrogen divided in two pools: No accounting for N stored in the soil in the organic matter and Nm for N stored in the soil under mineral. Only N under mineral form could be consumed by plants for growth. The *PROGRASS* model designed by Lazzarotto et al. (2009), is also built with those only two N compartments. As results of the simulated vegetation dynamics are excellent, we make the same assumption of one single pool of organic matter. This means to assume that nitrogen stored in all different organic matters is mineralized at the same rate.

We define a feedback loop for the nitrogen: the loss of green biomass due to senescence constitutes the litter, which fills a pool of organic nitrogen No stored in the soil organic matter. Depending on surface temperature $Tmin(T)$ and soil moisture $Wmin(WR)$, this organic nitrogen is mineralized in mineral nitrogen Nm (nitrate and ammonium) that becomes available for plant uptake. For each unit of biomass produced, we assumed that a fixed proportion δ_i of mineral nitrogen is consumed.

It results that the organic N compartment is fed by two sources: (i) by senescence of herbaceous tissues, with the assumption that abscission immediately follows the senescence, *ie.* the loss of standing biomass instantly feeds this litter compartment of organic N, with a proportion δ_i for each herbaceous specie; (ii) from agriculture by cattle restitution (dungs). One should notice that we assume no solid fertilization, hence the organic N pool is not filled by such events (all details stand in the subsection 3.5.). The only outflow of this compartment corresponds to the mineralization of organic N in mineral N, corresponding to the $Nmin$ function. We assume no external loss or degradation, nor maximal carrying capacity. Hence, the organic N dynamics, without cattle restitution, is given by equation (II.11):

$$\frac{d}{dt}No(t) = \sum_{i=1}^n \delta_i \mu_i B_i(t) - Nmin(No(t), T(t), WR(t)). \quad (\text{II.11})$$

Following the modelling approach of Schwinning and Parsons (1999) reused by Lazzarotto et al. (2009), we define this net mineralization rate, $Nmin$, as the product of the organic N pool, No , and a constant accounting for the maximal mineralization rate θ , as regulated by two reducers linked to (i) soil temperature, assumed here to be equal to the surface air temperature, and (ii) the soil moisture, depending on the water reserve, see equation (II.12).

$$Nmin(No(t), T(t), WR(t)) = \theta No(t) \left[e^{g_T \frac{T(t) - T_{m1}}{T(t) + T_{m2}}} \right] \left[g_{W1} + g_{W2} e^{g_{W3} \frac{WR(t) - PWP}{WHC - PWP}} \right]^{-1}. \quad (\text{II.12})$$

Effect of soil temperature on this mineralization rate has been modelled by Kirschbaum (2000) and reused later in *PROGRASS* model by Lazzarotto et al. (2009): this function corresponds to the one in the first brackets of equation (II.12) and is an exponentially increasing function of T (from value close to zero, to 1 when the temperature increases). Tm_1 corresponds to the critical temperature that leads to a maximal mineralization rate. g_T and Tm_2 are two empirical parameters introduced by Kirschbaum (2000) for adjustments.

The effect of soil water on mineralization is the function in the second brackets. Paul et al. (2003) defined and compared eight functions to describe the influence of water on mineralization. In the *PROGRASS* model (Lazzarotto et al., 2009), we selected the one that best fits the dataset of this study. This is an increasing sigmoid function of WR , depending on a ratio of the real level of water available for plant growth, computed from the permanent wilting point PWP and the water holding capacity WHC . g_{W1} , g_{W2} and g_{W3} are shape parameters, obtained by linear models fitted from large set of data (Paul et al., 2003).

It results from equation (II.11) that we neglect decrease in organic N by leaching or other outflow phenomena. This is consistent with observations of (Ammann et al., 2009; Zeeman, 2008) that found that the loss of organic nitrogen by leaching is very small compared to other carbon fluxes.

3.3. Mineral nitrogen by restitution

From equation (II.12), we get the inflow of mineral nitrogen, $Nmin$: the amount of nitrogen that leaves the organic N compartment by mineralization directly fills the mineral N pool. This input is also completed by two other agricultural sources: liquid cattle restitution (urine) and liquid fertilization, see details below in section 3.5.. We consider two outflows of mineral N: (a) the loss of minerals by plant uptakes for their growth, as each unit of biomass produced consumes a fixed proportion δ_i of mineral N and (b) the lixiviation Λ , corresponding the loss of the amount of mineral N that exceeds the soil holding capacity in minerals (details in equation (II.14)). We give the dynamics of mineral N, without agricultural practices, in equation:

$$\begin{aligned} \frac{d}{dt}Nm(t) = & Nmin(No(t), T(t), WR(t)) - \Lambda(Nm(t)) \\ & - \sum_{i=1}^n \delta_i gr_i(B_i(t), PAR(t)) Nred_i(Nm(t)) Tred_i(T(t)) Wred_i(WR(t), PET(t)). \end{aligned} \quad (II.13)$$

The difference between organic N pool and mineral N pool only depends on the states of the minerals, but are expressed with the same unit. Hence, the equation (II.12) describes both the outflow of organic N and the inflow of mineral N, as we assume no loss in the mineralization process, without any scaling term. This gives the first term in equation (II.13).

The consumption of mineral N by plants is determined by the fact that each amount of herbaceous tissues contains a fixed amount (species specific δ_i) of nitrogen. Availability of mineral N is then required to produced any amount of biomass. For each time step, the production of biomass corresponds to the positive term in equation (II.3), and we get the last term of equation (II.13).

Besides, we assume that the soil has a storage capacity and could only store the amount a limited amount Nm_{max} of mineral nitrogen. This parameter accounts for a storing capacity in mineral N and is useful from a modelling standpoint to describe soil richness. But this also adds a theoretical parameter hardly measurable. If the amount of nitrogen exceeds this holding capacity, the overflow of mineral N is drained off by the lixiviation, at a rate Λ defined in equation (II.14). The coefficient $\frac{1}{2}$ roughly describes a kind of delay in the lixiviation of exceeding minerals.

$$\Lambda(Nm(t)) = \frac{1}{2} \max(Nm(t) - Nm_{max}, 0). \quad (II.14)$$

3.4. Water development

The last equation of the *DynaGraM* model describes the dynamics of the soil water reserve WR . Here, the soil is considered as one homogeneous layer characterized by a volumetric soil water content, which is constant in the whole pasture. The water content is expressed as the height in millimetres of the level

of water. Again, this level varies between 0 and the water holding capacity WHC . Nevertheless, only the water above a threshold level, the permanent wilting point PWP , can be consumed by plants for growth. PWP corresponds to the minimal level of water always retained by the soil.

Following approaches of published models (Jouven et al., 2006a; Lazzarotto et al., 2009; Thornley and Cannell, 1997), we consider that the water reserve is filled by precipitation, $P(t)$, depleted by evapotranspiration, $AET(t)$, and by drainage, $\Delta(t)$. Hence, WR follows the equation (II.15).

$$\frac{d}{dt}WR(t) = P(t) - AET(B_i(t), WR(t), PET(t)) - \Delta(B_i(t), WR(t), PET(t), P(t)). \quad (\text{II.15})$$

Precipitation corresponds to a climatic forcing variable and is measured in millimetres. They are the only inflow ensures water availability for plant growth. Drainage corresponds to the loss by infiltration of the water overflow that exceeds the water holding capacity WHC . The water reserve could be seen as a reservoir of size WHC , only filled by precipitation, where the overflow of water is instantly drained off when, for a given time t , $WR(t) > WHC$. With AET defined below, drainage of water is expressed in equation (II.16).

$$\Delta(t) = \max(WR(t) + P(t) - AET(t) - WHC; 0). \quad (\text{II.16})$$

This water reserve is depleted by plant (canopy) transpiration, corresponding to the loss by evaporation due to solar radiations. The strength of this evaporation is given by values of a forcing climatic variable: $PET(t)$. This potential evapotranspiration is possibly reduced by the interception of radiation by the cover. Following (Johnson and Parsons, 1985; Jouven et al., 2006a) we consider that the actual transpiration AET expressed in millimetre is equal to PET when the cover intercepts approximately 0.95 of the incident photosynthetically active radiation (PAR), that is when $LAI > 3$. We also consider that AET is proportional to LAI when the proportion of intercepted radiation is lower than 0.95 ($LAI < 3$). We remind that LAI is defined in equation (II.5). The water outflow corresponds to the actual evapotranspiration, and is modelled in equation (II.17).

$$AET(t) = \min \left(WR(t); \min \left(PET(t); PET(t) \frac{\sum_{i=1}^n LAI_i(t)}{3} \right) \right). \quad (\text{II.17})$$

Let us point out that in the lost fluxes of water, we neglect the water consumed by plants for growth. This amount is known to be negligible compared to the loss by the canopy transpiration (AET), which is modelled to be directly dependent on the total aboveground biomass of the vegetation.

3.5. Management development

The four equations (II.3), (II.11), (II.13) and (II.15) defined the whole dynamics of the *DynaGram* model but did not account for agricultural practices. We now need to define how the land use impacts these dynamics. We consider three kinds of grassland management to the system: mowing, grazing and fertilizing. These events impact both the aboveground and belowground dynamics.

Mathematical notation: The *indicator function of a subset* A of a set Ω , is the function $\mathbb{1}_A : \Omega \rightarrow \{0, 1\}$ such as: $\mathbb{1}_A(x) = 1$ if $x \in A$ and $\mathbb{1}_A(x) = 0$ if $x \in \Omega \setminus A$.

3.5.1. Harvesting

The canopy is periodically cut for harvests, following a pre-specified mowing schedule. Although in practice, mowing events are likely re-scheduled depending on weather conditions during the growing season, we assume here this schedule to be constant and independent of climatic forcing variables. It is assumed that these mowing events take place within one time step Δt , corresponding here to one day. All B_i variables related to green biomass are pulse-wise reduced: a proportion λ_i of the biomass of all species

is removed. We assume this proportion to be constant: each mowing event removes a fixed proportion of plants, as if the plant had reached its maximal size. Thus, this proportion depends on the species but not on the growth stage of those species.

Parsons et al. (2001) established a factor to adjust the net growth rate according to the importance of the defoliation. They took into account that regrowth rates differ between intermediate and sever defoliation, with a multiplicative term $(1 - B_{\text{res}}/B_{\text{max}})$. Nevertheless, for simplicity reasons, we neglect this regrowth phenomenon.

Then, if we write τ_{mowing} the discrete set of all mowing days on the given period of simulation, this loss flux is written in equation (II.18).

$$\text{mow}_i(B_i, t) = \lambda_i B_i(t) \mathbb{1}_{\{t \in \tau_{\text{mowing}}\}}(t) \quad (\text{II.18})$$

3.5.2. Grazing

Cattle acts on the grassland dynamics in three ways: a direct uptake of standing biomass by grazing, a reduction of plant growth rate by trampling and a nutrient enrichment of the soil by cattle restitution (dung and urine).

Grazing uptake. As in the case of mowing, the canopy is also reduced by cattle grazing following a predefined schedule. Daily consumption of the cattle is computed as the product of κ , the daily consumption of one adult bovine unit in $\text{kg DM ABU}^{-1} \text{d}^{-1}$, and of SD , the livestock density present on the pasture, in ABU ha^{-1} . This volume of biomass consumed daily is composed of a mixture of all species present on the pasture. One should notice that this livestock density is a function of time, as this density could vary from one grazing period to another.

Thus, this forage amount needs to be distributed between all species, with a proportion of each species grazed directly depending on the cattle's appetite for it. We set this attractiveness to be function of (i) an index accounting for the appetite for a specie ρ_i , and of (ii) the relative abundance of the species, $\frac{B_i}{\sum_{j=1}^n B_j}$. It translates a balance between a very attractive species with a weak density and a poorly attractive species with a high density. As bovine cattle is generalist enough in their feeding regime not to look for a long time for a particular plant specie, this assumption appears to be realistic. We model this grazing by referring to functional responses of predator-prey systems. We refer to a comparison of several functional responses from Baudrot et al. (2016) and, finally, we capture this switch by a Holling III function, defined in equation (II.19) by setting $ng = 2$ and denoting τ_{grazing} the set of intervals of grazing days.

$$\text{graz}_i(B_i, t) = \kappa SD \frac{\rho_i B_i^{ng}(t)}{1 + \sum_{j=1}^n \rho_j B_j^{ng}(t)} \mathbb{1}_{\{t \in \tau_{\text{grazing}}\}}(t). \quad (\text{II.19})$$

We assume the constant 1 to be negligible compared to $\sum_{i=1}^n \rho_i B_i^{ng}$. Thanks to this consideration, we ensure that the sum of all species biomasses removed by grazing equal the cattle consumption, i.e. $\sum_{i=1}^n \text{graz}_i(t) \simeq \kappa SD(t)$.

Trampling. In parallel to biomass uptake, cattle also impacts the herbaceous growth rate by trampling. Trampling can have several effects: spread down the plant stems or creating gaps in the pasture that locally remove all the biomass. Following Siehoff et al. (2011) on the utilization of indicator values, we summarized all those effects with the following control function $Cred_i$, which affects the plant growth rate.

$Cred_i$ is a function of the stock density $SD(t)$ and, as a reducer, presents values between 0.1 and 1. The strength of the growth reducer depends both on the cattle density present on the grassland and on the species' tolerance to trampling. This tolerance is expressed with a species-specific parameter σ_i , which describes the ability to resist to perturbation of each species. As this reducer is also function of a percentage of trampling intensity. Thus, we introduce the parameter SD_{max} ,

the maximal bovine livestock density, to express with the ratio $\frac{SD}{SD_{\max}}$, this intensity in the form of land use.

Similarly to equation (II.9), we introduced an amplification term: the exponent T_{tol} to adjust the trampling effect's order of magnitude to the four other plant growth reducers (equations (II.6), (II.7), (II.9), (II.10)). Nevertheless, as a scaling term, this exponent is here identical for all species, as the species specific sensitivity to trampling is already captured by σ_i .

$$Cred_i(t) = \left((1 - \frac{\sigma_i}{9})(1 - \frac{SD(t)}{SD_{\max}}) + \frac{\sigma_i}{9} \right)^{T_{\text{tol}}} \mathbb{1}_{\{t \in \tau_{\text{grazing}}\}}(t) \quad (\text{II.20})$$

Cattle restitution. By solid and liquid restitution, cattle also contributes to nutrient enrichment of the soil. Solid restitutions enrich the organic N pool, whereas liquid restitutions enrich the mineral N one. Those restitutions are the product of a constant rate with the cattle density, SD ; Φ_d for dungs deposition, and Φ_u for urine. It results in the two following fertilizing terms given in equation (II.21):

$$\begin{aligned} \Phi_d(t) &= \Phi_d SD(t) \mathbb{1}_{\{t \in \tau_{\text{grazing}}\}}(t) \\ \Phi_u(t) &= \Phi_u SD(t) \mathbb{1}_{\{t \in \tau_{\text{grazing}}\}}(t) \end{aligned} \quad (\text{II.21})$$

3.5.3. Fertilizing

In our model, we finally consider the mineral fertilization, directly spreading a fixed amount, Φ , of mineral N on the soil (corresponding to mineral form of nitrogen from industrial fertilizers or liquid manure), amount which instantly fills the Nm pool. Once again, those events follow a pre-specified schedule of fertilizing days given by $\tau_{\text{fertilizing}}$. It is assumed that this amount of fertilizer increases the Nm pool within one time step Δt . One should notice that if the amount of mineral brought to the mineral N pool is too large, exceeding Nm would be drained off by lixiviation.

$$\Phi(t) = \Phi \mathbb{1}_{\{t \in \tau_{\text{fertilizing}}\}}(t) \quad (\text{II.22})$$

3.6. Climate development

The *DynaGraM* model includes four forcing climatic variables defined in Table II.1, naturally depending of the day the year t and of the geographic location and elevation. Values of those control variable corresponds to mean daily measures, recorded by weather station of the considered site. Means of one day are computed from hourly records. They account for external temperature [$^{\circ}\text{C}$], precipitation [mm], photosynthetically active radiations, PAR [$\text{MJ m}^{-2} \text{d}^{-1}$] and potential evapotranspiration [mm d^{-1}]. More detailed in the chapter Validation.

Smooth climatic forcing variables from sinusoidal regression: in anticipation of the sensitivity analysis developed in the next chapter, we need to define climatic values that present a smoothed behaviour without day-to-day heterogeneity. As those four variables show seasonal variations with a period of one year, we built a sinusoidal regression.

As periodical function, they can be modelled by the general equation given by the relation: $h(t) = a_0 \sin(\beta(t - \phi))$, where a_0 is the amplitude, β the length of a cycle and ϕ the dephasing parameter, (Dangbé et al., 2017). With our notation, we define in equation (II.23) those sinusoidal time functions:

$$\begin{aligned} T(t) &= Tm + \frac{Ta}{2} \sin(\omega(t - \Psi_T)), & PAR(t) &= PARm + \frac{PARa}{2} \sin(\omega(t - \Psi_{PAR})), \\ P(t) &= Pm + \frac{Pa}{2} \sin(\omega(t - \Psi_P)), & PET(t) &= PETm + \frac{PETa}{2} \sin(\omega(t - \Psi_{PET})). \end{aligned} \quad (\text{II.23})$$

- T_m , P_m , PAR_m and PET_m : the mean annual values the functions,
- T_a , P_a , PAR_a and PET_a : the amplitude of annual values, defined as the mean between maximal and minimal values.
- ω : the seasonal oscillation period, a parameter converting radian in days of the year.
- Ψ_T , Ψ_P , Ψ_{PAR} and Ψ_{PET} : dephasing time, parameters accounting for the origin phase of the oscillations.

To illustrate the relevance of our choice of function, in Figure II.2 we compare values of the four climatic variables measured and estimated by equations (II.23), with values of Table II.2. Values have been recorded at Marcenat (altitude 1100 m) in Auvergne, an INRA grassland experiment station. For T , PAR and PET functions, we performed the regression from daily values. Nevertheless, because of the high day-to-day heterogeneity of precipitation, we performed the regression from monthly sums of precipitation and we ensure that the annual sum of precipitation simulated corresponds to the measured one.

Table II.2 – Summary of the 13 climatic parameters introduced by the sinusoidal regressions in equation (II.23) with symbols, definitions, units and values. Values have been obtained by curve fitting from climatic measures of Marenat (Auvergne, 1100 m).

Symbol	Definition	Unit	Value
ω	Seasonal oscillation period, conversion of radian in days	d^{-1}	$2\pi/365$
T_m	Mean annual values of temperature T	$^{\circ}C$	8.517
P_m	Mean annual values of sum of monthly precipitation P	$mm\ d^{-1}$	2.056
PAR_m	Mean annual values of PAR	$MJ\ m^{-2}\ d^{-1}$	5.434
PET_m	Mean annual values of PET	$mm\ d^{-1}$	1.93
T_a	Amplitude of T	$^{\circ}C$	14.81
P_a	Amplitude of P	$mm\ d^{-1}$	1.168
PAR_a	Amplitude of PAR	$MJ\ m^{-2}\ d^{-1}$	7.344
PET_a	Amplitude of PET	$mm\ d^{-1}$	3.542
Ψ_T	Origin phase of oscillations for T	d	106.5
Ψ_P	Origin phase of oscillations for P	d	110.5
Ψ_{PAR}	Origin phase of oscillations for PAR	d	80.8
Ψ_{PET}	Origin phase of oscillations for PET	d	87.76

3.7. Synthesis of the *DynaGraM* model

To conclude this chapter, the whole description of the *DynaGraM* model could be summarized by the following $n + 3$ ordinary differential equations. We aim to give a clear overview of our modelling and we express in equations (II.24) a "light" version of the ODE system by using all intermediate variables defined above in equations (II.4) to (II.23). The following equations correspond to the complete description of our *DynaGraM* model, as a synthesis of all processes described from Step 1 to Step 3. For ease of reading, we do not mention the dependence on time of all state variables and climatic functions of, Table II.1, but only the time dependence of agricultural functions to highlight the event-driven behaviour of those functions. We do not write the indicative functions referring to the agricultural schedule, but the dependence on time does refer to this schedule.

To support this compact ODE system, the Table II.3 summarized all intermediate variables used in the description, with appropriate references to equations. This system also contains a few parameters, described in Table II.4.

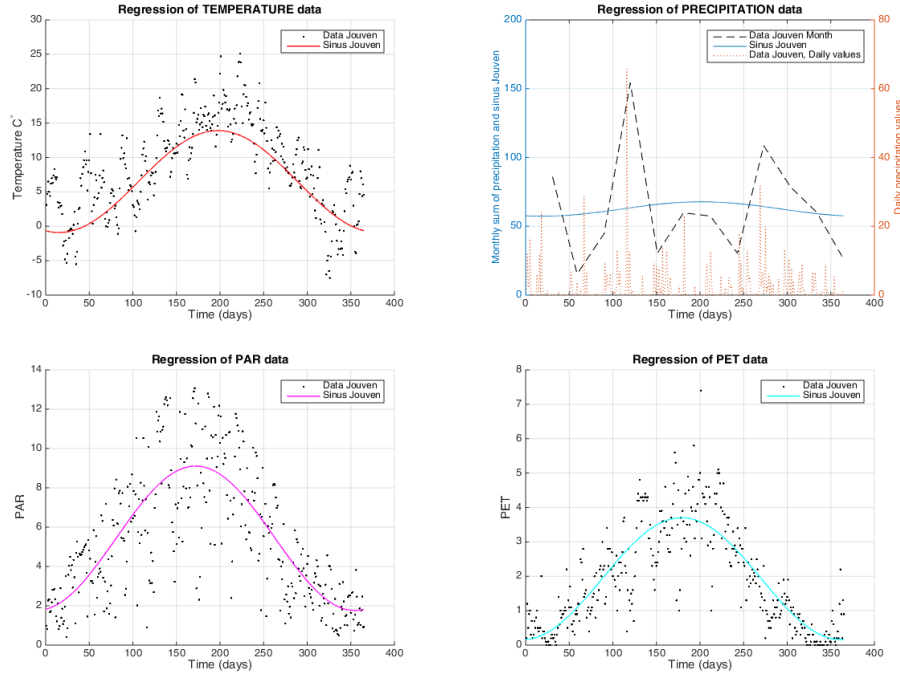


Figure II.2 – Graphical representation of sinusoidal regression of a measured climatic dataset with the four equations in equation (II.23). From top left to bottom right: temperature, precipitation, photosynthetically active radiations and potential evapotranspiration. Regressions are performed from daily measures are recorded at an INRA Research Station in Auvergne, France (Marcenat, altitude 1100 m a.s.l.), except for precipitation where regression are performed from monthly values. Solid lines denote regressions when black points correspond to measures.

$$\left\{ \begin{array}{l} \frac{d}{dt} B_i(t) = gr_i(B_i, PAR) Nred_i(Nm) Tred_i(T) Wred_i(WR, PET) Lred_i(B_i) Cred_i \\ \quad - \mu_i B_i - mow_i(B_i, t) - graz_i(B_i, t), \quad i \in [1, n], \\ \frac{d}{dt} No(t) = \sum_{i=1}^n \delta_i \mu_i B_i + \Phi_d(t) - \theta No Tmin(T) Wmin(WR), \\ \frac{d}{dt} Nm(t) = \theta No Tmin(T) Wmin(WR) + \Phi(t) + \Phi_u(t) - \Lambda(Nm) \\ \quad - \sum_{i=1}^n \delta_i gr_i(B_i, PAR) Nred_i(Nm) Tred_i(T) Wred_i(WR, PET) Lred_i(B_i) Cred_i, \\ \frac{d}{dt} WR(t) = P - AET(B_i, WR, PET) - \Delta(B_i, WR, PET, P). \end{array} \right. \quad (II.24)$$

3.8. Detailed description of the ODE system

As stated above, our model of grassland dynamics consists of $n + 3$ ordinary differential equations, with n being the number of plant species of the model. The n first equations model the biomass dynamics of the grassland assemblage. The three last equations model the soil resource dynamics, respectively organic N, mineral N and water reserve. Thus, to summarize, our full model, including agricultural practices, is given by equations (II.25).

$$\begin{aligned}
\frac{d}{dt}B_i(t) = & PAR(t) RUE(t) \left(1 - e^{-\alpha SLA_i \frac{B_i(t)}{10} LAM}\right) 10 \frac{Nm(t)^\nu}{k_i^\nu + Nm(t)^\nu} \\
& \left(0\mathbb{1}_{]-\infty, T_0]}(T(t)) + \frac{T(t) - T_0}{T_{1,i} - T_0} \mathbb{1}_{]T_0, T_{1,i}]}(T(t)) + 1\mathbb{1}_{]T_{1,i}, T_2]}(T(t)) + \frac{T_3 - T(t)}{T_3 - T_2} \mathbb{1}_{]T_2, T_3]}(T(t))\right) \\
& \left(\frac{1 - e^{-\left(\frac{AET(t)}{PET_{\max}} \alpha_{\max} + \left(1 - \frac{AET(t)}{PET_{\max}}\right) \alpha_0\right) \frac{WR(t) - PWP}{WHC - PWP}}}{1 - e^{-\left(\frac{AET(t)}{PET_{\max}} \alpha_{\max} + \left(1 - \frac{AET(t)}{PET_{\max}}\right) \alpha_0\right)}}\right)^{\eta_i} \left((1 - \frac{\sigma_i}{9})(1 - \frac{SD(t)}{SD_{\max}}) + \frac{\sigma_i}{9}\right)^{T_{\text{tot}}} \\
& \left(1 - \frac{\left(\sum_{j=1}^n B_j\right) - B_i}{\sum_{j=1}^n B_j} \max\left(\frac{\left(\sum_{j=1}^n \frac{\lambda_j}{n}\right) - \lambda_i}{\sum_{j=1}^n \frac{\lambda_j}{n}}, 0\right)\right) \\
& - \mu_i B_i - \lambda_i B_i(t) \mathbb{1}_{\{t \in \tau_{\text{mowing}}\}}(t) - \kappa SD(t) \frac{\rho_i B_i^{ng}(t)}{1 + \sum_{j=1}^n \rho_j B_j^{ng}(t)},
\end{aligned}$$

$$\begin{aligned}
\frac{d}{dt}No(t) = & \sum_{i=1}^n \delta_i \mu_i B_i(t) + N_{\text{dun}} SD(t) - \theta No(t) \left[e^{gT \frac{T(t) - T_{m1}}{T(t) + T_{m2}}}\right] \left[gW_1 + gW_2 e^{gW_3 \frac{WR(t) - PWP}{WHC - PWP}}\right]^{-1}, \\
\frac{d}{dt}Nm(t) = & \theta No(t) \left[e^{gT \frac{T(t) - T_{m1}}{T(t) + T_{m2}}}\right] \left[gW_1 + gW_2 e^{gW_3 \frac{WR(t) - PWP}{WHC - PWP}}\right]^{-1} \\
& + N_{\text{uri}} SD(t) + \Phi \mathbb{1}_{\{t \in \tau_{\text{fertilizing}}\}}(t) - \frac{1}{2} \max(Nm(t) - Nm_{\max}, 0) \\
& - \sum_{i=1}^n \delta_i gr_i(B_i, PAR) Nred_i(Nm) Tred_i(T) Wred_i(WR, PET) Lred_i(B_i) Cred_i(SD), \\
\frac{d}{dt}WR(t) = & P(t) - AET(t) - \max(WR(t) + P(t) - AET(t) - WHC; 0),
\end{aligned}$$

$$\begin{aligned}
\text{with, } RUE(t) = & RUE_{\max} \max(0, \min(1, 1 - \gamma_1(PAR(t) - \gamma_2))), \\
AET(t) = & \min\left(WR(t); \min\left(PET(t); PET(t) \frac{\sum_{i=1}^n LAI_i(t)}{3}\right)\right), \\
& T(t), P(t), PAR(t), PET(t) \text{ and } SD(t) \text{ beeing climatic and management measures.}
\end{aligned} \tag{II.25}$$

3.9. Method for numerical integration

We implemented *DynaGraM* in R language (R Core Team, 2017). Numerical integration of the ODE system was computed with the function `'ode()'` of the R package `'deSolve'` (Soetaert et al., 2010), using the *Euler* method and an integration time step of one day. This choice on the size of the time step dt have been widely discussed to ensure we properly integrate the differential equations and that we well capture the right dynamics. We compared results of numerical integration obtained from several software and from several ODE solver. After solving for various management scenario the model with *matlab* (solver `'ode45'`, `'ode23'` and `'ode113'`) and with *R* (solver `'lsoda'`, `'ode45'` and `'euler'`), we found in all cases identical simulated behaviour for all the $n + 3$ state variables of the model. All those ODE solvers vary according to order of accuracy.

Thus, after having verified that more elaborated solvers with smaller and adaptive time steps gave similar numerical integrations to the ones obtained with a simpler solver, we select the *Euler* method to numerically solve our ODE system. This solver is built with a fixed time step of one day that offers the

advantage to be the faster one which is non-neglectful for the ten of thousands of batch runs performed in the next chapter for our sensitivity analysis. A one day time step corresponds to the length of discrete management events included in the model and allows us to easily integrate in the model agricultural flash events (mowing and fertilizing). Besides this step size allows us to consider daily mean climatic values (very convenient as we do not dispose for every site values at a smaller resolution). Finally this one day time step perfectly matches the horizon time of phenomenon we considered.

We should highlight that this *Euler* method corresponds to a discrete integration scheme, where state variables are estimated by computing day-to-day variations. Hence our model could be seen as a system of discrete difference equations. In the mathematical formalism it means to replace the derivative operator $\frac{d}{dt}$ by the finite difference operator, $\Delta : (Bi_n) \mapsto (\frac{Bi_{n+1}-Bi_n}{dt})$, where dt corresponds to the discretisation length of time. In other words we replace functions of the model of a continuous variable (time t) by suites where each terms n of this suits corresponds to a specific day.

3.10. Reducers dynamics

The Figure II.3 shows a numerical integration of all reducers involved in the biomass and mineral N dynamics, we described above. They are plot functions of the variables or forcing variables introduced in the Table II.1. We remind that role of those reducers if to increase amplitude values in respectively growth rate of the vegetation, and mineralization rate of the organic matter. Graphics of the Figure II.3 show that all (except *Cred*) reducer functions are varying between 0 and 1; and this for ranges of values variables / forcing variables we will consider. Hence we agree with shape and parameters values of those reducers.

4. Model initialization and parameter estimation

4.1. Parameters estimation

All model parameter are summarized in Table II.4, with their appropriate values and references. They could be classified in the following different categories according to their values estimation. This Table II.4 provides the values of all global parameters related to general phenomenon, and identical for any site. Their values are extracted from the literature. Values of some other site-dependent parameters will be estimated in the validation chapter: soil property, climatic measured and management decision.

General parameters: they account for global and theoretical processes and are involved in the functions described above. In Table II.4 they correspond to all parameters with values given by references.

Measured parameters related to the considered site: those site-specific parameters correspond to measured of one given grassland and allow adjustment of the model to the specific dynamics of one given grassland. They are linked to climatic measures (green parameters of Table II.4), management decision (magenta parameters of Table II.4) and soil properties (orange parameters of Table II.4). More details stand in the validation chapter.

Optimized parameters: those parameters account for very theoretical properties which are difficult to be measured. This also corresponds to site-specific parameters and their values are optimized from vegetation measures of one given grassland. More details stand also in the validation chapter.

Species parameters: they account for characteristics that depend of each considered species. Estimation of their values is the subject of the next section.

4.2. Initial conditions

By convention, we set the 1st of January as the initial day of the simulation of *DynaGraM*. Let us remind that *DynaGraM* has been designed to simulate grasslands of middle mountains of Western Europe. Initial

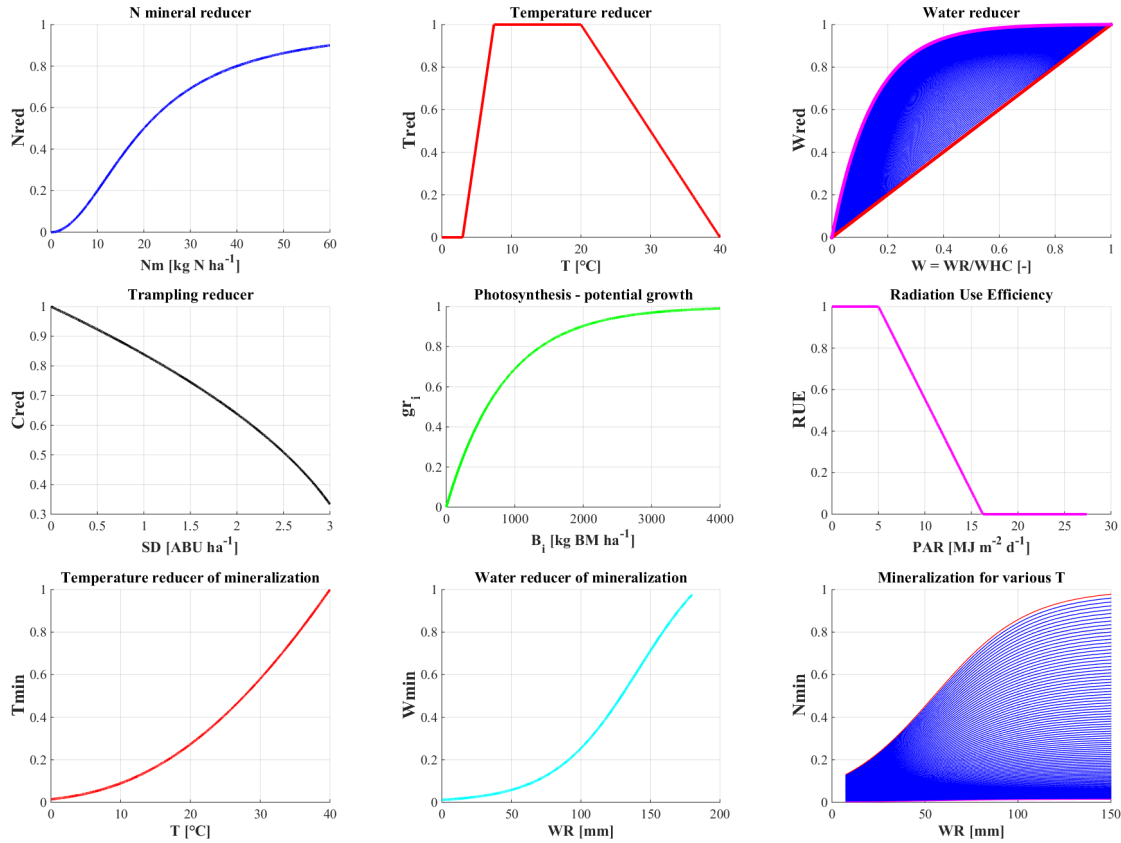


Figure II.3 – Graphical representations of all model reducers. Abbreviations to functions involved in the ODE system (II.25). From top left to bottom right, plots correspond to (A) mineral N reducers, (B) temperature reducer, (C) water reducer, (D) Trampling reducer, (E) potential growth term accounting for the photosynthesis process, (F) decrease in radiation use efficiency for high PAR values, (G) temperature reducer of the mineralization No to Nm , (H) water reducer of the mineralization and (I) the mineralization function. Notice that $Wred$ and $Nmin$ are functions of two variables : x -axis corresponds to water reserve and all blues curves account for various temperatures values (magenta curves corresponds to the lower T value, red curve to the higher T value and blue curves are the gradient).

conditions values for the $n + 3$ state variables of the model correspond to a winter period, characterized by a very low green biomass level of vegetation, and by a high soil water content.

We set the initial amount of vegetation to be low, and equal to measures of standing biomass performed on the site of Oensingen : $B_{tot} = 140 \text{ kg DM ha}^{-1}$. From this measure, we assume all species to be equally distributed on the grassland, thus:

$$\forall i \in [1, n], \quad B_i(0) = \frac{140}{n}.$$

We assume that cold temperatures associated with high precipitation make the soil wet and that the level of water stored in the soil reaches the water holding capacity, a site dependent parameter.

$$WR(0) = WHC.$$

We estimate the initial amount mineral N stored in the soil as values obtained after several years of simulations, corresponding to very low values. This corresponds to the assumption performed by Lazzarotto et al. (2009), hence:

$$Nm(0) = 10$$

Again, following Lazzarotto et al. (2009) we estimate the amount of N stored in the organic matter to be large. The initial value of No directly impacts the daily net rate of N mineralized, which has been

estimated to $30 - 60 \text{ kg N ha}^{-1}$, as estimated by (Soussana and Machado, 2000). The initial value of organic N is a site-specific parameter and the value corresponds to the one measured on the field.

4.3. Species-specific parameter estimation

The *DynaGraM* model, system of equations (II.25), contains nine species-specific parameters describing various biological characteristics of each herbaceous species. The following paragraphs of this subsection expose the method we used to estimate values for these nine species parameters. Titles of paragraphs refer to names and descriptions of parameters given in Table II.4.

SLA, Specific Leaf Area, $[\text{m}^2 \text{ g}^{-1}]$ SLA values for all species are reported from measurements (Perronne et al., 2014) and of (Kattge et al., 2011), and simply converted from $[\text{m}^2 \text{ kg}^{-1}]$ to $[\text{m}^2 \text{ g}^{-1}]$ for consistency with the formula used from *ModVege* (Jouven et al., 2006a).

λ , proportion of biomass removed at each mowing event, [-] λ accounts for the proportion of biomass removed by a mowing event. Values have been estimated from canopy height (H_{canopy} of each species, for which we got values from (Perronne et al., 2014)). We consider that one mowing event removes all standing biomass in the grassland taller than 0.05 m. We assume the proportion of removed biomass to be independent of the real plant size, *ie.* this proportion of biomass removed λ is fixed, whether B_i is important or not. Hence, we found values of λ from the following ratio:

$$\lambda_i = \frac{H_{canopy,i} - 0.05}{H_{canopy,i}} \quad (\text{II.26})$$

ρ and σ , cattle appetite's and trampling tolerance, [-] ρ appetite for cattle values for all species are reported from Bioflor (Kühn et al., 2004), as are values of σ the trampling tolerance. These two ordinal parameters correspond to utilization indicator values $\in [1, 9]$ and have no unit.

δ , leaf nitrogen content, $[\text{kg N (kg DM)}^{-1}]$ δ corresponds to the leaf nitrogen content. The TRY database (Kattge et al., 2011) provides us measures of Leaf Nitrogen Content for all species we considered, expressed in $[\text{mg N (g DM)}^{-1}]$. We finally got δ values by a simple conversion.

k , half-saturation constant of the nitrogen resource, $[\text{kg N ha}^{-1}]$ k corresponds to the half-saturation constant of the nitrogen resource. This parameter describes the tolerance of one herbaceous species to a stress on the nitrogen resource. We estimated these half-saturation values from indicator values ($\in [1, 9]$) accounting for N requirement (Julve, 2017). To adjust the order of magnitude of this parameter k to Nm , we multiplied those given values by a factor 2.

μ , senescence rate, $[\text{day}^{-1}]$ μ represents the leaf senescence rate. Ryser and Urbas (2000) reported measures of leaf's life span in days for 32 grass species, including 9 we consider in *DynaGraM*. Beside, we found an acceptable correlation between (i) the specific leaf area (SLA) and the leaf dry matter content (LDMC), and (ii) this leaf's life span. From (Perronne et al., 2014), we get SLA and LDMC values for the 32 species studied by (Ryser and Urbas, 2000). For this given set of 32 species, we performed a linear regression to estimate the linear coefficients and found the regression significant with a $p\text{-value} = 5.562 \cdot 10^{-5}$, with an adjusted $R^2 = 0.521$, and with a residual standard error of 0.00508 on 24 degrees of freedom. Finally, we got:

$$\mu_i = 0.023 + 0.382 \times SLA_i - 0.0000629 \times LDMC_i.$$

Once we have a leaf lifespan measured or estimated for all species considered in *DynaGraM*, we obtained μ by a multiplicative reverse of this leaf life span.

$T_{1,i}$, **lowest limit of optimal growth temperature, [°C]** T_1 describes the lowest temperature limit for an optimal growth, expressed in Celsius degrees. Al Haj Khaled (2005) provided for a set of 32 species, a measure of the mean flowering date, expressed as days of one given year. We consider this flowering date to correspond to the beginning of the temperature optimum, for plant growth. To convert days in Celsius degrees, we took the yearly temperature series of the appropriate year and site of the study, performed a sinusoidal regression of the temperature data (see 3.6.) to obtain a smooth curve of temperature data and then associated the first flowering days to the corresponding estimated temperature. This temperature is equal to T_1 .

They classified grass species in seven categories of precocity (Al Haj Khaled et al., 2005). When the value for one species of our model did not belong to their species set of measures, we simply computed a mean temperature values from species of the same PFT. Nevertheless, the reference provided no information for legumes: we arbitrary set the following temperature for legumes $T_{1,i} = 12.5$ °C.

η_i , **Tolerance to water stress, [-]** η_i accounts for the water requirement of each species and is an exponent $\in [0.5, 2]$ in the water reducer function W_{red} , which adjusts the impact of water stress on the plant growth rate. Hence, for a given level of water in the soil, a value $\eta_i=2$ decreases the W_{red} function and decreases the plant growth rate, whereas a value $\eta_i=0.5$ increases the W_{red} function, thus increasing the plant growth rate.

Julve (2017) provides an index HEj that describes the optimal soil moisture for a maximal growth rate of one given species. This index corresponds to indicator values that belong to the interval $[1, 9]$. A value of 1 corresponds to a high tolerance of the plant species to a water stress, when a value of 9 corresponds to a high sensibility of the species to a water stress. For our set of 21 species, these indicator values belong to the interval $[3, 7]$. Then, we consider:

- a value of 3 translates a high tolerance to water stress, so we set $\eta_i = 0.5$.
- a value of 5 translates a normal tolerance to water stress, so we set $\eta_i = 1$.
- a value of 7 translates a poor tolerance to water stress, so we set $\eta_i = 2$.

We then we performed a regression with an exponential model ($R^2 = 1$) from those three points, in order to estimate η_i from the indicator value provided by Julve (2017) (named HEj_i for the species i).

$$\eta_i = 0.1768 \times e^{0.3466 \times HEj_i}$$

5. Plausibility check of simulations

To ensure we properly modelled competition processes among species we related species composition to the form of land use by comparing simulated results to expert knowledge of grassland ecosystems (Cruz et al., 2010). Hence, we checked that variations in external conditions, such as management practices, impacted the plant community composition in a realistic way. We solved numerically the four *DynaGraM* models, with 2 species, 4 PFTs, 7 PFTs and 21 species, respectively, under various climatic and management conditions, and we calibrated the most uncertain parameters so that simulated dominant species or PFTs match those observed in real grasslands under such conditions. As an example, we present a hypothetical six-year simulation experiment with three successive management regimes: intensive grazing, extensive grazing and intensive mowing (Figure II.4).

For those simulations, we used values given in the Table II.4. The selection of species or PFT describing the vegetation will be the subject of the next chapter. Briefly, we build four alternatives model version corresponding to four different number n and identity of species. A first version considers a mixture of two species, namely white clover (*Trifolium repens*) and perennial ryegrass (*Lolium perenne*); a second model version is based on the four plant functional types of grass species (A, B, C and D) defined by Cruz et al. (2002); the third version is defined by extending this classification with three non-grass PFTs (E, R and L); the last version contains 21 plant species, representative of the species pool in mid-mountain European pastures and hayfields.

First immediate and theoretical numerical simulations exposed in the Figure II.4 show satisfactory behaviours. As one of our first motivation to designed *DynaGraM* model was to study the impact of various

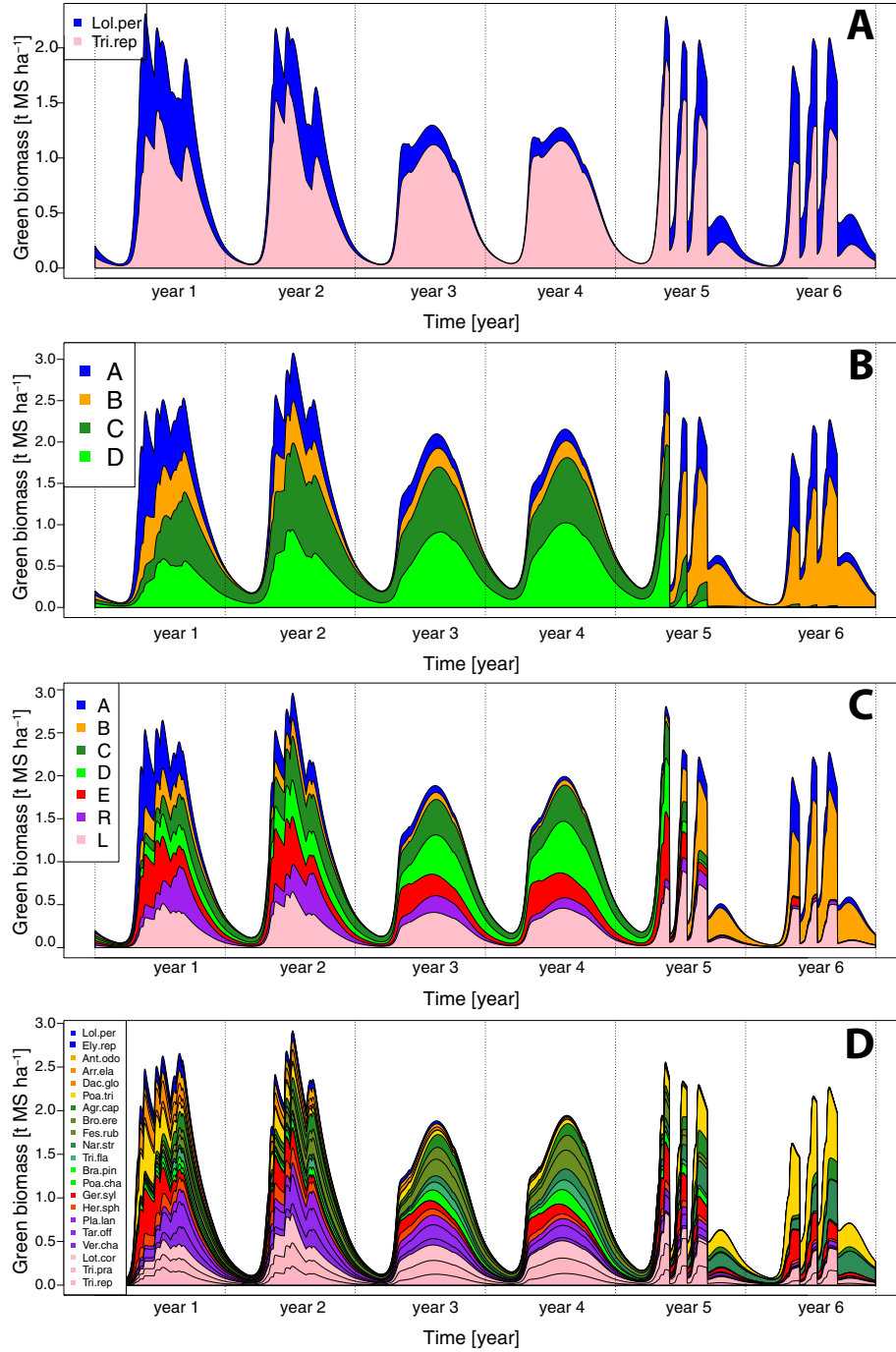


Figure II.4 – Numerical simulations of *DynaGraM*, applying a 6-year management scenario to a grassland described by 2 species (A), 4 PFTs (B), 7 PFTs (C) or 21 species (D): 2 years of intensive grazing ($SD = 2$ ABU ha⁻¹, from 1st of July to 31st of August, with fertilization $\Phi = 80$ kg N ha⁻¹ y⁻¹), 2 years of extensive grazing ($SD = 0.5$ ABU ha⁻¹, from 1st of June to 30th of September without fertilization), and 2 years of intensive mowing (3 cuts on 1st of June, 20th of July and 15th of August with fertilization $\Phi = 80$ kg N ha⁻¹ y⁻¹).

agricultural practices on composition of the grassland assemblage, we did strongly expect to observe responses of the vegetation to sudden changes in the form of land use. An immediate observation on the total biomass shows that fertilization events (one-off inflow in mineral N compartment) are well inte-

grated in the model by an increase of around 30% to 40% in the total biomass between abandonment and intensive management (mowing or grazing).

In response to successive management regimes, model simulations show in Figure II.4 large variations within the assemblage, as evidenced by shifts of dominant species or species groups under each agricultural practice. We clearly observe for all diversity level in Figure II.4 a quite homogeneous assemblage of all species distribution under intensive grazing (year 1 and 2), then a dominance of grasses of type C and D, and of erect forbs under abandonment (year 3 and 4), and then a large dominance of grasses type A and B and of legumes under intensive mowing (year 5 and 6). This shift in composition of the assemblage is especially well simulated in Figure II.4B and C, where the model predicts a completely different species composition between an intensive grazing management and an intensive mowing one. The model follows well the variations in composition according to practices, and for any level of diversity. Nevertheless this is less clear in Figure II.4A as we apparently observe a competitive exclusion of *Lolium perenne* by *Trifolium repens*. In Figure II.4B, II.4C and II.4D, the model predicts a completely different species composition between an extensive grazing management and an intensive mowing one. Besides, this shift quickly happens and vegetation converges in two years of simulation to its new equilibrium.

Besides, the dominant species predicted by the model match with botanical knowledge of grassland ecosystems. Let's consider Figure II.4B and II.4C. Cruz et al. (2002) classified PFT A and B to correspond to competitive species dominant environment rich in nutrients, contrary to PFT C and D that correspond to species of poor environment. In simulations we observe well a dominance of PFT A and B under intensive mowing management (years 5 and 6), and a dominance of C and D in extensive grazing (years 3 and 4).

PFT A and C also correspond to species with abilities of resistance to defoliation that present aptitude to intensive grazing. Hence PFT A and C are indeed dominant in the simulated intensive grazing conditions (years 1 and 2) contrary to PFT B and D.

Conclusion This chapter exposes a methodology, and is focused on the elaboration of one new grassland model. We provided a comprehensive description of all functions composing the ODE system of *DynaGraM*, appropriated references. We supported this description with a parameter estimation giving values of all model parameters. To conclude, preliminary qualitative results given by simulations of the vegetation under theoretical management scenarios are consistent with knowledge of grassland ecosystems. This model describes interactions between forcing variable (*e.g.* climatic variables) and the biodiversity-productivity relationship in grasslands. Thus, this work contributes to benefit to model diversity and matches the need for grasslands models to include diversity, highlighted by Van Oijen et al. (2018) in a very recent review.

Table II.3 – Summary of all intermediate variables used in the model description, in particular in the compact ODE system (II.24). Intermediate variables are listed by order of apparition in this system.

Symbol of intermediate variable	Definition	Equation
LAI	Leaf Area Index	(II.5)
gr_i	Photosynthesis growth of biomass by use of solar radiation	(II.4)
$Nred_i$	Mineral N reducer of vegetative growth	(II.6)
$Tred_i$	Temperature reducer of vegetative growth	(II.7)
$Wred_i$	Water reserve reducer of vegetative growth	(II.9)
$Lred_i$	Light reducer of vegetative growth	(II.10)
$Cred_i$	Cattle reducer of vegetative growth by trampling	(II.20)
mow_i	Mowing of standing biomass (instant event)	(II.18)
$graz_i$	Grazing of standing biomass (duration event)	(II.19)
$Tmin$	Effect of temperature on the rate of mineralization	(II.12)
$Wmin$	Effect of soil water reserve on the rate of mineralization	(II.12)
Φ	Mineral N inflow by agricultural fertilization	(II.12)
Λ	Lixiviation process of exceeding mineral N	(II.14)
AET	Actual EvapoTranspiration	(II.17)
Δ	Drainage by infiltration of exceeding water reserve	(II.16)

Table II.4 – Summary of all model variables, control variables and parameters with symbols, definitions, units and values with appropriated references. For "intermediate" variables refer to Table II.3. For species-specific values refer to Table of species parameters in the Chapter III. Parameters with references correspond to global parameters with identical values for every considered grassland. "Field measured" parameters corresponds to measures specific to the considered site; "optimization" parameters are optimized from vegetation measures and are also site specific; "climatic" and "management" parameters are recorded from meteorological station and from decisions. Values of all "site-specific" parameters corresponds to Laqueuille intensive site.

Symbol	Definition	Unit	Value	Reference
State variables				
B_i	Green biomass of species or PFT i	kg DM ha ⁻¹	$B_i(0) = 140/n$	-
No	Organic nitrogen, stored in the soil organic matter	kg N ha ⁻¹	$No(0) = 11.4 \cdot 10^3$	site-specific: field measure
Nm	Mineral nitrogen (nitrate and ammonium) in the soil solution	kg N ha ⁻¹	$Nm(0) = 10$	(Lazzarotto et al., 2009)
WR	Water reserve in the soil, available for plant uptake	mm	$WR(0) = WHC$	(Lazzarotto et al., 2009)
Climatic forcing variables				
T	Surface temperature	°C	function	site-specific: climatic measures
P	Daily precipitation	mm d ⁻¹	function	site-specific: climatic measures
PAR	Photosynthetically active radiation	MJ m ⁻² d ⁻¹	function	site-specific: climatic measures
PET	Potential evapotranspiration	mm d ⁻¹	function	site-specific: climatic measures
Plant species-specific parameters				
n	Number of species or PFTs	[count]	{2, 4, 7, 21}	-
SLA_i	Specific leaf area (SLA)	m ² g ⁻¹	species-specific	(Kattge et al., 2011)
λ_i	Proportion of biomass removed by a mowing event	[-]	species-specific	(Perronne et al., 2014)
ρ_i	Appetence for feeding regime of cattle	[-]	species-specific	(Kühn et al., 2004)
σ_i	Utilization indicator value for the trampling tolerance	[-]	species-specific	(Kühn et al., 2004)
δ_i	Leaf nitrogen content (LNC)	kg N (kg DM) ⁻¹	species-specific	(Soussana et al., 2012)
k_i	Half-saturation constant: resource level at which growth rate is half its maximum	kg N ha ⁻¹	species-specific	site-specific: optimization
μ_i	Basic senescence rate of leaves	d ⁻¹	species-specific	(Ryser and Urbas, 2000)
$T_{1,i}$	Lower limit of optimum of daily temperature for photosynthesis	°C	species-specific	(Al Haj Khaled, 2005)
η_i	Water stress tolerance exponent	[-]	species-specific	site-specific: optimization
Plant growth processes and tolerance parameters				
T_0	Base temperature for light utilization and development	°C	3	(Schapendonk et al., 1998)
T_2	Higher limit of optimum of daily temperature for photosynthesis	°C	20	(Schapendonk et al., 1998)
T_3	Maximal temperature for light utilization and development	°C	40	(Schapendonk et al., 1998)
RUE_{max}	Maximum radiation use efficiency	g DM MJ ⁻¹	3	(Schapendonk et al., 1998)
γ_1	Empirical parameter accounting for a decrease in RUE for high PAR values	m ² d MJ ⁻¹	0.0445	(Schapendonk et al., 1998)
γ_2	Threshold value of PAR from which starts a linear decrease in RUE	MJ m ⁻² d ⁻¹	5	(Schapendonk et al., 1998)
LAM	Proportion of laminae in green biomass	[-]	0.68	(Jouven et al., 2006a)
α	Extinction coefficient	[-]	0.6	(Schapendonk et al., 1998)
ν	Holling coefficient for mineral nitrogen consumption	[-]	2	-
ng	Holling coefficient for green biomass removal by grazing	[-]	2	-
T_{tol}	Amplification exponent of the control function $f(X)$ of trampling	[-]	2	-
Soil parameters				
θ	Nitrogen mineralization rate	d ⁻¹	$5 \cdot 10^{-4}$	site-specific: optimization
Nm_{max}	Maximal amount of Nm stored in the soil before lixiviation	kg N ha ⁻¹	30	site-specific: optimization
WHC	Volumetric water content at field capacity	mm	199	site-specific: field measure
PWP	Volumetric soil water content at permanent wilting point	mm	109	site-specific: field measure
Tm_1	Critical temperature for maximal mineralization rate of No to Nm	°C	40	(Kirschbaum, 2000)
Tm_2	Empirical parameters describing effect of temperature on mineralization	°C	31.8	(Kirschbaum, 2000)
g_T	Empirical parameters describing effect of temperature on mineralization	[-]	3.36	(Kirschbaum, 2000)
g_{W1}	Empirical parameters describing effect of soil water on mineralization	[-]	1	(Paul et al., 2003)
g_{W2}	Empirical parameters describing effect of soil water on mineralization	[-]	6.63	(Paul et al., 2003)
g_{W3}	Empirical parameters describing effect of soil water on mineralization	[-]	-5.69	(Paul et al., 2003)
PET_{max}	Maximal measured value of PET	mm d ⁻¹	3.75	(McCall and Bishop-Hurley, 2003)
β_1	Empirical parameter for fitting f_W function of Jouven et al.	[-]	6.47	(McCall and Bishop-Hurley, 2003)
β_2	Empirical parameter for fitting f_W function of Jouven et al.	[-]	$7.62 \cdot 10^{-8}$	(McCall and Bishop-Hurley, 2003)
Management parameters and auxiliary variables				
SD	Livestock density, number of adult bovine units per hectare	LSU ha ⁻¹	1.25	site-specific: management value
SD_{max}	Maximal possible livestock density	LSU ha ⁻¹	2	site-specific: management value
κ	Daily consumption of 1 adult bovine unit	kg DM LSU ⁻¹ d ⁻¹	18	(Gillet, 2008b)
Φ	Yearly input of mineral nitrogen fertilizer in the soil	kg N ha ⁻¹ a ⁻¹	190	site-specific: management value
Φ_u	Rate of mineral nitrogen restitution by cattle urine deposition	kg N ha ⁻¹ d ⁻¹	0.315	(Lazzarotto et al., 2009)
Φ_d	Rate of organic nitrogen restitution by cattle dung deposition	kg N ha ⁻¹ d ⁻¹	0.236	(Lazzarotto et al., 2009)
$ncut$	Number of mowing events per year	[-]	0	site-specific: management value

Sensibilité du modèle au niveau de biodiversité

1. Enjeux d’une analyse de sensibilité du modèle

Cette section expose différentes méthodes permettant de réaliser une analyse de sensibilité d’un modèle (liste non-exhaustive), qui sont nécessaire pour une meilleure compréhension des outils utilisés par la suite dans ce chapitre. Rappelons que le Chapitre II précédent définit la structure générique du modèle *DynaGraM* : un système de $n + 3$ équations différentielles ordinaires qui décrivent la dynamique des ressources du sol (WR, No, Nm) et celle du couvert végétal à travers les biomasses aériennes de n espèces ou groupes d’espèces, B_i . La dynamique de la végétation est directement fonction des conditions climatiques, édaphiques et de gestion agricole. Ces variables d’état B_i décrivent à chaque pas de temps (journalier) la biomasse aérienne exprimée en kg ha^{-1} de chacune des espèces herbacées, ou groupes d’espèces (PFT, types fonctionnels de plantes) considérés. Ce groupe est alors considéré comme une espèce théorique, dont ses caractéristiques sont calculées comme moyenne des caractéristiques des espèces composant le groupe.

La structure du modèle est ainsi générique par son ajustement à n’importe quel assemblage d’espèces ou de groupes d’espèces. Pour un assemblage de n espèces ou PFT donnés, les fonctions précédemment introduites décrivent implicitement les processus de compétition entre espèces et rendent ainsi compte de sa dynamique. Il convient désormais d’explicitier l’assemblage modélisé, c’est-à-dire les choix des n espèces, ou PFT, intégrés dans le modèle. Cet assemblage devra naturellement rendre compte d’une large diversité fonctionnelle, afin que la composition simulée puisse rendre compte de la large diversité d’espèces retrouvées dans les prairies fauchées, pâturées ou abandonnées.

Quel niveau de diversité et quelles identités taxonomiques ou fonctionnelles de la communauté végétale s’avèrent alors être les plus pertinents pour rendre compte de la dynamique de la biomasse aérienne à l’échelle d’une prairie ? Dans notre démarche de modélisation, ceci consiste donc

- (i) à détailler l’identité écologique de chacune des variables d’état B_i ,
- (ii) à fixer ce nombre n d’espèces ou PFT.

La réponse à ces deux questions soulève alors une problématique d’ordre théorique qui peut être généraliser à tout travail de modélisation : sur quel niveau de détails doit reposer la modélisation pour décrire précisément le phénomène souhaité, tout en limitant le nombre de variables d’état et de paramètres associés à prendre en compte ? En pratique, ce choix est fréquemment déterminé par l’objet de l’étude lui-même. Cependant, dans le contexte de l’écosystème prairial, la sélection des espèces herbacées à intégrer dans le modèle apparaît importante. Rappelons qu’une prairie peut être composée de plusieurs dizaines d’espèces herbacées distinctes. Dans le massif jurassien, le nombre moyen d’espèces dénombrées par site prairial est d’environ trente (variant entre trois et quatre-vingt-douze) et on dénombre à l’échelle du massif entier plus de mille espèces herbacées (Mauchamp et al., 2012). Intégrer l’ensemble de ces espèces dans le modèle résulterait en une explosion de la complexité du système (dimension de l’espace des paramètres).

Ainsi, le niveau de diversité choisi sera nécessairement un compromis entre le principe de parcimonie qui vise à réduire le nombre de variables d’état considérées (donc la dimension de l’espace total des paramètres du modèle) et entre une description suffisamment fine de l’assemblage pour capturer la dynamique de composition de l’assemblage prairial émergeant de ces interactions complexes entre espèces.

- (i) Ce premier choix vise à définir la nature fonctionnelle de l'assemblage et relève de l'écologie végétale : quelles espèces ou groupes d'espèces choisir pour capturer une large diversité fonctionnelle ? De nombreuses classifications peuvent être définies en utilisant différents types fonctionnels. Nous allons nous reposer ici sur une liste de 21 espèces dominantes dans les relevés des différents écosystèmes prairiaux proposés en fin de chapitre. Ces 21 espèces peuvent être réparties en trois groupes fonctionnels de plantes suivant une classification couramment utilisée en agronomie : les graminéoïdes, les légumineuses et les autres dicotylédones non légumineuses ; trois larges groupes fonctionnels qui sont eux-mêmes subdivisés en sept groupes.

Nous estimons que les sept groupes suivants suffisent à capturer la diversité fonctionnelle observée dans les prairies semi-naturelles d'Europe de l'ouest. Nous utilisons la classification suivante : quatre groupes de graminées A, B, C et D proposés par Cruz et al. (2002) et Duru et al. (2007), complétés par deux groupes de dicotylédones (plantes érigées *E* et en rosette *R*), ainsi que par un groupe de légumineuses *L*. Cette classification de graminées repose sur les caractéristiques des espèces concernant l'acquisition des nutriments et leur tolérance face aux perturbations, comme représenté en Fig. III.1. Cette classification a été raffinée en 2010 (Cruz et al., 2010) en considérant six groupes de graminées. Dans une optique de minimiser le nombre de PFT modélisés, nous considérons bien la classification de 2002.

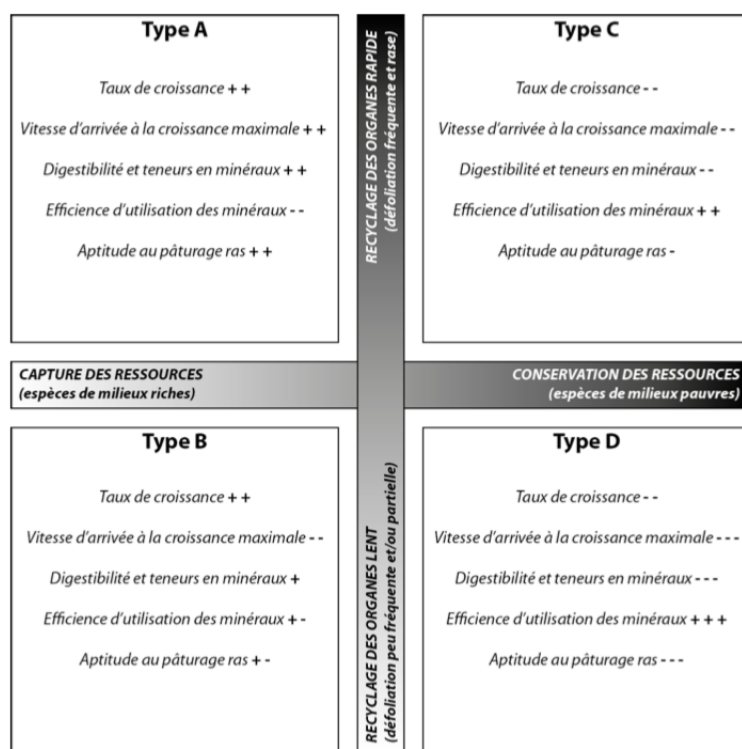


FIGURE III.1 — Classification fonctionnelle des espèces de graminées prairiales selon la disponibilité en ressources et le régime de défoliation. Figure extraite de Cruz et al. (2002).

- (ii) Le second choix consiste à déterminer le nombre n d'espèces à inclure dans le modèle. Nous formulons alors l'hypothèse que le choix du niveau de diversité du modèle ne proviendrait pas de considérations écologiques mais serait guidé par le comportement du modèle lui-même. Quel est l'impact de ce nombre n de variables d'états B_i sur l'importance relative des processus clés de croissance herbacées que nous incluons dans le modèle ?

Autrement dit, nous supposons que deux versions alternatives du modèle *DynaGraM* qui ne diffèrent que par le nombre de variables d'état considérées (un avec peu de variables d'état décrivant une faible diversité et l'autre avec un nombre important de variables d'état décrivant une forte

diversité) présenteront des comportements différents en termes de productivité, de diversité et de stabilité.

Si cette hypothèse se vérifie, et que les changements dans le comportement du modèle, en réponse à des variations du niveau de diversité, suivent un continuum, nous serons alors en mesure de sélectionner un nombre à la fois réduit de variables d'état et induisant un comportement du modèle similaire à celui d'un assemblage très riche en espèces. Nous questionnons donc l'existence d'un seuil de nombre d'espèces à partir duquel l'assemblage simulé présenterait une dynamique analogue à un assemblage présentant une diversité riche.

D'un point de vue mathématique, nous effectuons cette analyse en utilisant les outils d'analyse de sensibilité pour quantifier le comportement de ce modèle. Nous étudions alors l'impact du niveau de diversité sur (i) les variables de sortie du modèle en matière de productivité, de diversité et de stabilité; et sur (ii) la sensibilité du modèle à des paramètres clés de contrôle liés au climat, à la fertilité du sol et au régime de défoliation.

Nous identifions en premier lieu des paramètres clés ou moteurs du modèle qui se traduisent par une grande influence sur les résultats intégrés de notre modèle. Puis nous étudions comment la nature et le nombre de variables d'état ($\in \{2, 4, 7, 21\}$) du modèle viennent influencer sur la sensibilité de ces facteurs clés. Pour chaque assemblage ainsi défini, nous évaluons par une analyse de sensibilité les facteurs clés du modèle les plus influents.

Nous pouvons également remarquer que réaliser une analyse de sensibilité nous permet de nous assurer que le modèle ne présente pas de paramètres avec une très forte sensibilité sur les valeurs de la dynamique simulée des variables d'état. c'est-à-dire s'assurer qu'une faible variation sur la valeur d'un paramètre du modèle n'entraîne pas une forte variation sur la dynamique des variables de sortie.

2. Quelques notions d'analyse de sensibilité

2.1. Cadre théorique

Objectifs généraux d'une analyse de sensibilité : L'analyse de sensibilité d'un modèle vise à étudier l'impact de la variabilité des paramètres d'entrée du modèle sur la ou les variable(s) de sortie (valeur des variables d'état). Cette analyse permet de mieux comprendre certains comportements du modèle, et indique s'il y a lieu de raffiner l'expression de certaines fonctions. En particulier, une analyse de sensibilité est utile pour (Hamza et al., 2012) : (i) déterminer quels paramètres induisent une forte variabilité sur les variables d'état de sortie dans le cas où l'incertitude sur les indices de sortie du modèle est importante et éventuellement modifier leur articulation dans le modèle pour réduire la variance de la sortie; (ii) déterminer les paramètres les moins influents du modèle pour simplifier l'écriture du modèle en les supprimant sans répercussions significatives sur la sortie du modèle, ou en venant formuler différemment la modélisation de ces effets. Une analyse de sensibilité peut avoir les ambitions résumées dans quatre questions listées ci-dessous (Jacques, 2005).

Au cours de cette analyse de sensibilité nous évaluons l'influence de variations de valeurs de paramètres d'entrée sur les variables d'état du modèle (sorties). Bien que lors des simulations chaque paramètre conserve une valeur constante, dans le cadre de cette analyse nous prenons en compte plusieurs valeurs pour chaque paramètre et il s'avère alors pertinent de nommer ces derniers facteur ou variable d'entrée, suivant la terminologie utilisée par Jacques (2005).

- Le modèle paraît-il fidèle à la connaissance que nous avons du phénomène représenté? Une analyse de sensibilité permet en effet de déterminer les paramètres d'entrée du modèle les plus influents. Cette analyse permet de s'assurer que les paramètres les plus influents sur le système sont bien relatifs à des processus connus pour avoir un effet fort sur le système.

- Quels paramètres entraînent la plus forte variabilité sur les variables d'état, réponses du modèle ? Cette question est particulièrement pertinente si cette variabilité se traduit par une imprécision sur les valeurs simulées en sortie du modèle. Pour augmenter la justesse des prédictions du modèle, il convient alors de réduire la variabilité de ces paramètres très influents, notamment avec une grande attention à l'estimation des valeurs de ces paramètres.
- Quelles paramètres sont à l'inverse les moins influents sur le modèle ? Si une variable est très peu influente sur la sortie du modèle, cela signifie que des variations autour de sa valeur de référence n'impactent pas le modèle. Ces variables très peu influentes peuvent éventuellement faire l'objet de simplification, ou au contraire, si elles sont liées à des processus connus pour leur influence, venir signifier une remise en cause de cette partie de la modélisation.
- Quelles sont les relations d'interactions entre variables d'état d'entrée ? Un autre pan de l'analyse de sensibilité vient mettre en avant les relations entre paramètres d'entrée du modèle, et ainsi vérifier la pertinence de ces relations.

Définition : Introduisons désormais quelques notations classiques en analyse de sensibilité que nous utiliserons par la suite. Considérons une fonction f qui représente un modèle mathématique aussi complexe soit-il, qui associe à un ensemble de variables d'entrée (ici les paramètres d'entrée du modèle) $X = (X_1, X_2, \dots, X_k)$ une variable de sortie (ou réponse du modèle) Y .

Une définition de l'analyse de sensibilité pourrait être d'étudier comment des perturbations sur les paramètres d'entrée du modèle engendrent des perturbations sur les variables réponses (sorties du modèle). Autrement dit, une analyse de sensibilité correspond à l'étude de la sensibilité d'une observation $Y = f(X_1, X_2, \dots, X_k)$ à des variations de X_i . Ici, Y décrit donc l'observation du modèle (traditionnellement un réel, mais il peut éventuellement être un vecteur *ie.* contenir plusieurs variables réponses du modèle); $(X_1, X_2, \dots, X_k)$ sont les paramètres d'entrées du modèle; et f représente le modèle lui-même.

$$Y = f(X_1, X_2, \dots, X_k). \quad (\text{III.1})$$

Avec dans notre étude,

- Y : valeur de biomasse, ou indice synthétique, à un temps "final" fixé (observation réponse du modèle, liée aux variables d'état simulées),
- $f(-)$: le modèle considéré (aucune hypothèse nécessaire),
- X_i : valeurs de paramètres (facteurs d'entrées du modèle).

L'étude de la sensibilité de l'observation Y peut s'effectuer suivant plusieurs méthodes. Selon (Jacques, 2005), elles peuvent être regroupées en trois classes : (i) méthodes de *screening*, qui consistent à analyser de façon quantitative la sensibilité de la variable réponse Y aux paramètres d'entrées X ; (ii) les méthodes d'analyse locale qui quantifient l'impact d'une petite variation autour d'une valeur donnée des paramètres d'entrée; et (iii) les méthodes d'analyse globale qui visent à étudier la variabilité de la sortie du modèle dans l'intégralité de son domaine de variation.

Les publications sur le sujet sont nombreuses : elles détaillent des aspects méthodologiques ainsi que des exemples de mise en application. Nous pouvons notamment citer les travaux de Sobol (1993), de Saltelli and Scott (1997) et de Saltelli et al. (1999, 2000).

Indices de Sobol' : Ces indices font référence à des méthodes globales d'analyse de sensibilité, qui reposent sur une analyse de la variance de la variable de sortie (ANOVA). Brièvement, l'objectif est de décomposer la fonction f du modèle en une somme de fonctions de dimension croissante. Cette décomposition proposée par Sobol (1993) permet ensuite d'introduire les indices de sensibilité. Cette décomposition (nommée *High Dimensional Model Representation*) permet de séparer les effets des différents paramètres calculés dans la décomposition de la variance (Hamza et al., 2012).

De façon mathématique, pour apprécier l'importance d'un paramètre d'entrée X_i sur la variance de la variable de sortie Y du modèle, il convient d'étudier comment la variance de Y décroît si l'on fixe la variable X_i à une valeur x_i^* : $V(Y | X_i = x_i^*)$. Puisque nous ne connaissons *a priori* pas cette valeur x_i^* , nous considérons l'espérance de cette quantité pour toutes les valeurs possibles de x_i^* : $E[V(Y | X_i)]$.

Ainsi, plus la variable X_i sera importante vis-à-vis de la variance de Y , plus cette quantité sera petite. Or, d'après la formule de la variance totale, nous avons :

$$V(Y) = V(E[Y | X_i]) + E[V(Y | X_i)].$$

Cette quantité $V(E[Y | X_i])$ sera elle d'autant plus grande que la variable X_i sera importante vis-à-vis de la variance de Y . Si l'on pose $S_i = E[V(Y | X_i)]$, afin de normaliser l'indice, on définit l'indice de sensibilité de Y par rapport à X_i :

$$S_i = \frac{V(E[Y | X_i])}{V(Y)}.$$

Cet indice s'appelle l'indice de sensibilité de premier ordre (Sobol, 1993). Il vise à quantifier la sensibilité de la variable de sortie Y à la variable d'entrée X_i , qui exprime également la part de variance de Y due à la variable X_i . Rappelons que dans notre contexte, les variables X_i correspondent aux paramètres d'entrée du modèle.

2.2. Éléments de mise en œuvre

Analyse de sensibilité globale : des outils de l'analyse mathématique permettent également d'effectuer une analyse de sensibilité. Nous exposons ici brièvement deux outils classiques qui peuvent être utilisés. Les deux méthodes présentées ne dépendent pas des valeurs estimées pour les paramètres, balayent des intervalles plus larges et sont ainsi globales.

★ **Utilisation des dérivées partielles.** Une première méthode permet d'analyser l'impact d'un paramètre sur les variables d'état du modèle. Cette méthode consiste à exprimer à chaque instant les dérivées partielles de chaque variable d'état du système par rapport à ce paramètre. Soit α le paramètre d'entrée considéré. Soient $P_1, \dots, P_n$ les n variables d'état composant le système. Pour chaque P_i , on calcule ainsi :

$$P_{i,\alpha}(t) = \frac{\partial}{\partial \alpha} P_i(t).$$

Afin d'obtenir la dynamique temporelle de cette dérivée partielle par rapport à α , le calcul d'une seconde dérivée est nécessaire, par rapport au temps t . Nous procédons de même pour chacune des populations P_i , et obtenons finalement le système différentiel suivant :

$$\begin{aligned} \frac{d}{dt} P_{1,\alpha}(t) &= \frac{\partial}{\partial t} \left(\frac{\partial}{\partial \alpha} P_1 \right), \\ &\dots \\ \frac{d}{dt} P_{n,\alpha}(t) &= \frac{\partial}{\partial t} \left(\frac{\partial}{\partial \alpha} P_n \right). \end{aligned}$$

Une intégration numérique de ce système d'équations nous donne pour chaque population i une expression temporelle de $P_{i,\alpha}$. On s'intéresse alors au signe en temps long de cette fonction : des valeurs positives de $P_{i,\alpha}$ signifient que le paramètre α a un effet positif sur la population, *ie.* entraîne une augmentation de la population P_i . A l'inverse, des valeurs négatives de $P_{i,\alpha}$ signifient un effet négatif de α sur la population, et induit ainsi une diminution de cette population P_i .

★ **Surface de sensibilité.** Une seconde méthode vise à souligner les effets conjoints de deux paramètres sur les variables de sortie du modèle en traçant une surface tridimensionnelle : l'axe des x décrit le 1^{er} paramètre, l'axe des y le 2^{ème} paramètre et l'axe des z une valeur caractéristique du système calculée à un instant $t = T$ pour chaque couple de valeurs (x, y) .

Cette méthode nécessite d'intégrer le modèle de nombreuses fois, et peut être mise en application pour de larges intervalles de valeurs pour les deux paramètres x et y . Une lecture graphique de la pente de la surface ainsi tracée permet de lire facilement les zones de forte ou faible influence des deux paramètres.

Ces deux méthodes d'analyse de sensibilité fournissent des informations pertinentes sur l'effet d'un, respectivement deux, paramètres. Cependant, notre modèle contient un nombre conséquent de paramètres (voir Tableau III.4) et nous recherchons donc une méthode d'analyse de sensibilité qui puisse s'ajuster à un grand nombre de paramètres. Nous ne retiendrons donc pas ces deux précédentes méthodes.

Analyse de sensibilité locale : elle permet d'évaluer l'effet d'une petite variation des valeurs des paramètres sur les simulations du modèle. Après la calibration d'un modèle, cette analyse permet de facilement comparer la sensibilité des différents paramètres du modèle, en appliquant à chacun la même variation autour de leur valeur par défaut obtenue par la calibration. Une méthode pour effectuer cette analyse locale de sensibilité consiste à modifier à tour de rôle les valeurs de chaque paramètre du modèle de $\pm 10\%$ ou $\pm 20\%$. Il est alors possible d'établir un classement de tous les paramètres du modèle par ordre d'importance de la force avec laquelle ils déstabilisent les variables réponses du modèle. Cette méthode est locale et est fortement dépendante des valeurs initiales des paramètres considérés.

2.3. Arbres de régression

Une analyse de sensibilité peut également être effectuée à l'aide d'outils statistiques, en utilisant deux jeux de données correspondant aux entrées et sorties du modèle. Nous construisons la matrice X en considérant des combinaisons de toutes les valeurs des k paramètres d'entrée X_i du modèle. Pour chaque combinaison de paramètres, le système est simulé jusqu'à un temps choisi $t = T$ pour calculer une (ou des) valeur(s) de sortie, permettant la construction d'un vecteur (d'une matrice) de sortie Y . Les arbres de régression univariée (si Y est un vecteur) ou multivariée (si Y est une matrice à $j \geq 2$ colonnes) permettent d'effectuer une analyse de sensibilité du système en s'appuyant sur ces deux matrices X et Y (De'ath and Fabricius, 2000; De'ath, 2002).

Ces arbres peuvent être utilisés pour analyser les effets d'un large ensemble de valeurs de paramètres sur une (régression univariée) ou des (régressions multivariées) variable(s) réponse(s). Ces arbres sont construits par des divisions successives en deux groupes des variables explicatives de sortie du modèle, en s'appuyant sur des combinaisons de paramètres d'entrée du modèle. Chaque division correspond à un nœud de l'arbre, à partir duquel partent deux branches. La taille d'un arbre correspond au nombre de groupes ainsi formés. Ces groupes composés de valeurs de variables réponses sont calculés pour être les plus homogènes possibles. Plus précisément, chaque groupe est caractérisé par (i) une valeur typique de la variable réponse (ici les valeurs prises par Y), (ii) le nombre d'observations contenues dans ce groupe, et (iii) les valeurs des variables explicatives utilisées pour établir ce groupe (ici les valeurs prises par $X_1, \dots, X_k$). Un aspect intéressant est que ces arbres peuvent se représenter graphiquement et constituent ainsi un outil à la fois d'exploration et de compréhension dans l'analyse de données écologiques (De'ath and Fabricius, 2000).

Un arbre de régression peut être interprété comme un arbre de décision, dans lequel chaque groupe obtenu est construit avec une grande homogénéité dans les variables réponses qui peuvent être expliquées par une série de variables explicatives (ici les paramètres du modèle X_i). L'homogénéité d'un nœud de l'arbre est caractérisée par son impureté, une mesure qui prend la valeur 0 lorsque les deux groupes formés au niveau d'un nœud sont complètement homogènes, et la valeur de cette mesure augmente lorsque l'homogénéité des groupes formés au niveau du nœud diminue. Ainsi, maximiser l'homogénéité des groupes de l'arbre revient à minimiser leur impureté. Plusieurs mesures d'impureté (critère de division) peuvent être définies pour réaliser cette analyse de sensibilité. Dans le cas des arbres de régression, on utilise classiquement : (i) la somme des carrés des groupes moyens, qui correspond à la méthode des moindres carrés, ou (ii) la somme des déviations absolues à la médiane.

Enfin, il convient de définir la taille souhaitée pour l'arbre, c'est-à-dire de définir le nombre de groupes que l'on souhaite former pour à la fois maximiser l'homogénéité au sein de chaque groupe et que cette répartition soit significative. On effectue alors une validation croisée afin d'obtenir une estimation de l'erreur relative commise pour une taille d'arbre donnée. En procédant de même pour toutes les tailles d'arbre jusqu'à un rang donné, on peut alors tracer l'estimation de cette erreur en fonction des tailles de l'arbre, cf. Fig. III.2A. On sélectionne ensuite la taille d'arbre présentant à la fois la plus petite erreur d'estimation et la meilleure capacité de prédiction. La figure illustre (cercle blanc) que la mesure d'impureté diminue à mesure que l'on augmente le nombre de nœuds qui composent l'arbre. La validation croisée permet ainsi de pondérer le gain dans l'impureté contre l'augmentation de la taille de l'arbre. Ceci nous assure l'existence d'un minimum dans l'erreur estimée par validation croisée. (Breiman et al., 1984) proposent alors une méthode de sélection de la taille appropriée de l'arbre en utilisant la règle du *1-SE* (*one standard error*) : parmi toutes les tailles d'arbres, on sélectionne le plus petit arbre tel que son erreur estimée soit comprise entre l'erreur minimale et une fois l'écart-type (pointillés de la Figure III.2A). La Figure III.2B expose un exemple d'arbre multivarié ainsi tracé.

Ces outils statistiques ont initialement été définis pour l'analyse de données écologiques. Néanmoins ces arbres de régression fournissent également des outils performants pour effectuer l'analyse de sensibilité de modèles dynamiques. On compte quelques exemples d'utilisation d'arbres de régression univariés en modélisation. Ils ont, par exemple, été utilisés en ce sens par Deygout et al. (2009) dans le cadre de la modélisation de l'impact des stations d'alimentation sur l'efficacité du service de détection des vautours. Dans le contexte des modèles environnementaux, Pianosi et al. (2016) livrent une synthèse méthodique des différentes approches pour appréhender l'analyse de sensibilité de modèles numériques, ainsi qu'une classification systématique des méthodes d'analyse les plus utilisées dans ce contexte. Ils soulignent que l'utilisation des arbres de classification et de régression (CART, Classification And Regression Trees) à des fins d'analyse de sensibilité sont peu nombreuses, mais que les applications en ce sens suivent un intérêt croissant, en témoignent les travaux de Harper et al. (2011) et Singh et al. (2014). Nous relevons une utilisation par Eynaud et al. (2012), dans le contexte de simplification de modèles, d'arbres de régression multivariés pour la réduction de l'éventail des paramètres utilisés. Il en résulte que l'utilisation d'arbres de régression multivariés pour effectuer l'analyse de sensibilité de modèles dynamiques est novatrice et s'inscrit dans l'essor de l'usage de ces outils. Cependant, à notre connaissance, nos travaux sont les premiers à appliquer les arbres de régression multivariés selon la méthode définie par (De'ath, 2002) à l'analyse de sensibilité d'un modèle dynamique.

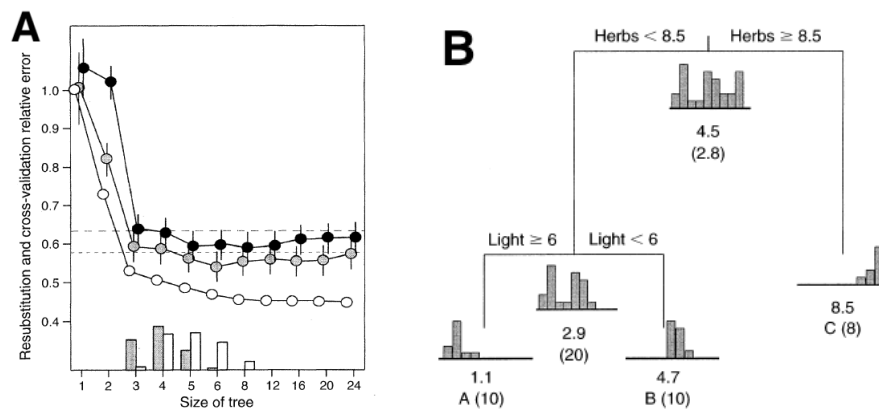


FIGURE III.2 – A titre d'exemple, A. Courbe représentative de l'erreur relative estimée par validation croisée en fonction de la taille de l'arbre (cercles gris et noirs qui correspondent à deux jeux de données) et resubstitution (cercles blancs), extrait de De'ath and Fabricius (2000). B. Un exemple d'arbre de régression univarié : la variable réponse est ici l'abondance (échelle entre 0 et 9) d'une araignée chasseuse, et les variables explicatives correspondent à six caractéristiques environnementales (eau, sable, brindilles, mousse, herbes et lumière), extrait de De'ath (2002).

2.4. Arbres dynamiques

Les arbres dynamiques ont été introduits dans le but de fournir une inférence bayésienne pour les arbres de régression, qui se voient modifiés par l'arrivée de nouvelles observations. Gramacy et al. (2013) soulignent que ces arbres dynamiques constituent un outil très approprié à utiliser dans le cas de modélisation prédictive, ou dans l'analyse de covariance dans des cas complexes. En ce sens, les arbres dynamiques constituent donc un outil complémentaire aux analyses présentées précédemment avec les arbres de régression. Ils permettent d'effectuer de rapides régressions et classifications en s'accordant à de nombreux types de modèles. Dans notre cas, ces arbres dynamiques s'appuient sur le calcul d'indices de Sobol' associés à une analyse de sensibilité (Ravalico et al., 2005), et offrent une représentation graphique de comment chaque paramètre, sur son intervalle d'action, impacte la variable de sortie.

2.5. Méthodologie utilisée

Nous résumons à présent le lien entre les objectifs de notre démarche de modélisation, basés sur le choix d'un nombre approprié d'espèces, et les différentes méthodes d'analyse de sensibilité que nous venons de développer. Ce lien peut être représenté par le schéma de la Figure III.3.

Nous réalisons ainsi dans ce chapitre deux analyses de sensibilité à partir de notre modèle *DynaGraM* :

- Nous déterminons les facteurs clés du modèle, c'est-à-dire quels sont précisément les paramètres du modèle pour lesquels une faible variation autour de leur valeur entraîne une forte variation sur les valeurs de sortie du modèle.
- A partir des différents assemblages d'espèces constitués ($\{2, 4, 7, 21\}$ espèces), nous réalisons une analyse de sensibilité pour hiérarchiser l'influence des facteurs clés identifiés sur la dynamique globale de l'assemblage.

Nous réussissons à établir un gradient entre niveau de diversité en espèces et facteurs les plus influents, gradient qui mène à un renversement dans la hiérarchie des facteurs clés entre l'assemblage à deux espèces et celui à 21 espèces. Nous établissons également que les simulations du modèle avec l'assemblage de sept espèces présentent une dynamique similaire à celle du modèle à 21 espèces. Ceci laisse donc entrevoir qu'un modèle à sept espèces présente des mécanismes d'interactions similaires à un assemblage largement plus riche, et pourrait alors constituer un compromis intéressant entre richesse du phénomène modélisé et parcimonie.

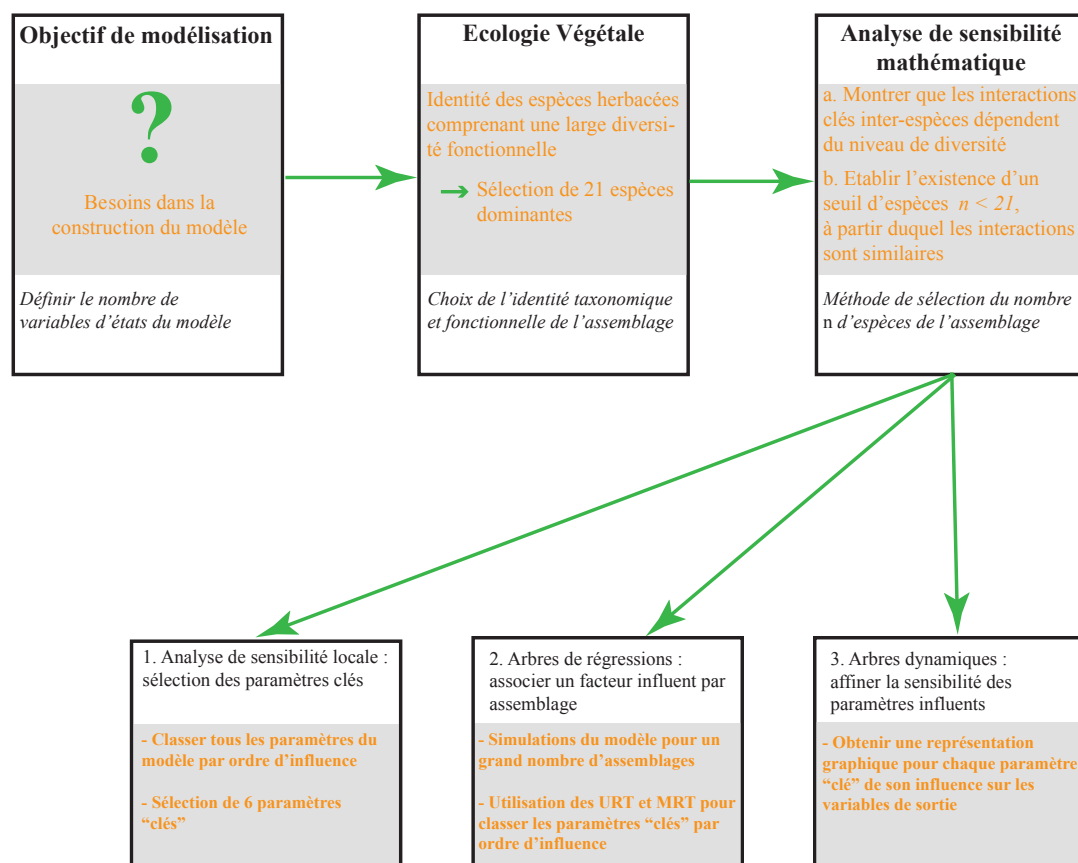


FIGURE III.3 — Représentation schématique de l'utilisation des méthodes de l'analyse de sensibilité pour établir le nombre de variables d'états qu'il convient de prendre en compte dans le modèle.

3. Article : Modelling vegetation dynamics in managed grasslands

Modelling vegetation dynamics in managed grasslands: responses to drivers depend on species richness

Thibault Moulin^a, Antoine Perasso^a, François Gillet^{a,b}

^a *Laboratoire Chrono-environnement - UMR 6249 Université de Franche-Comté / CNRS*

^b *Ecole Polytechnique Fédérale de Lausanne, Ecological Systems Laboratory, Lausanne, Switzerland*

Ecological Modelling 374 (2018) 22-36, Accepted 25 February 2018

Abstract

In mathematical grassland models, plant communities may be represented by a various number of state variables, describing biomass compartments of some dominant species or plant functional types. The size of the initial species pool could have consequences on the outcome of the simulated ecosystem dynamics in terms of grassland productivity, diversity, and stability. This choice could also influence the model sensitivity to forcing parameters.

To address these issues, we developed a dynamic grassland model, *DynaGraM*, designed to simulate seasonal changes in both aboveground biomass production and species composition of managed permanent grasslands under various soil, climate and management conditions. We compared simulation results from alternative instances of *DynaGraM* that only differ by the identity and number of state variables describing the green biomass, here plant species. We assessed the sensitivity of each instance of the model to key forcing parameters for climate, soil fertility, and defoliation disturbances, using univariate and multivariate regression trees and dynamic trees. Results of 10-year simulations under various climate, fertility and defoliation conditions showed that the final total biomass was tending to increase with the size of the species pool, while species evenness and the proportion of surviving species was tending to decrease. We found a positive correlation between the species survival ratio and the defoliation intensity, and this correlation increased with the initial species richness. The sensitivity to forcing parameters of community structure and species evenness differed markedly among alternative models, showing a progressive shift from high importance of soil fertility (fertilisation level, mineralization rate) to high importance of defoliation (mowing frequency, grazing intensity) as the size of the species pool increased. By contrast, the key drivers of total biomass production were independent of species richness and only linked to resource supply (nitrogen and water).

These results highlight the need to take into account the role of species diversity to explain the behaviour of grassland models.

Keywords

dynamic trees; grassland model; multivariate regression trees; plant succession; sensitivity analysis; species pool.

Highlights

- A grassland model linking biomass and species composition dynamics is introduced.
- The correlation between species survival and defoliation increases with diversity.
- A first use of Multivariate Regression Trees to sensitivity analysis is presented.
- As species pool increases, community drivers shift from fertility to defoliation.
- Key drivers of biomass are only linked to resource supply.

3.1. Introduction

Semi-natural permanent grasslands present important ecological, cultural and economic values, and support many ecosystem services due to their biodiversity (Gaujour et al., 2012; Mauchamp et al., 2012). Some temperate European grasslands, managed for a long time with low-intensity grazing or mowing, are the plant communities with the world records for species richness at fine scale (Wilson et al., 2012).

Various diachronic studies have revealed recent changes in the structure and composition of grassland plant communities in Europe (Gillet et al., 2016; Homburger and Hofer, 2012; Mitchell et al., 2017; Wesche et al., 2012). The causes of these changes are related to climatic (warming, extreme events) and anthropogenic (technical and socio-economic changes in management) constraints and disturbances. Land-use intensification or abandonment may lead to a severe reduction of species diversity with adverse impacts on ecosystem services. Fertilisation and defoliation regimes have been identified as the main drivers of plant species richness in productive grasslands (Gaujour et al., 2012; Mauchamp et al., 2016, 2014).

According to field observations, local species richness of temperate natural and semi-natural grasslands shows unimodal relationship with productivity, with a maximum biodiversity for intermediate productivity (Dengler et al., 2014). This questions how grassland ecosystem stability and productivity are influenced by vascular plant species richness. Field observations and experiments on semi-natural grasslands suggest that the most productive communities are the least diverse, but also the least resilient. By contrast, field experiments based on artificial species mixtures showed a positive correlation between species richness and productivity (Hector et al., 1999; Reich et al., 2012). A recent meta-analysis of experimental studies on such artificial species assemblages revealed that species richness generally improves resistance of grassland productivity to climatic extreme events, but not its recovery rate (Isbell et al., 2015). Increasing species richness in such artificial communities stabilizes whole community biomass but destabilizes the dynamics of constituent populations (de Mazancourt et al., 2013; Gross et al., 2013).

Since experimental studies have not been able to provide a general explanation to the relationships observed between grassland diversity and their productivity and stability, dynamical models are powerful tools for testing predictions of ecological theories. A lot of mathematical models of grassland dynamics based on explicit ecological processes have been developed. Some non-exhaustive reviews of grassland models are available (Snow et al., 2014; Taubert et al., 2012; Wiegand et al., 2008). Grassland models published so far have targeted monospecific swards (Duru et al., 2009; McCall and Bishop-Hurley, 2003; Schapendonk et al., 1998), mixtures of a grass and a legume species (Lazzarotto et al., 2009; Thornley, 1998), or a multispecies community constant in time (Jouven et al., 2006a; Riedo et al., 1998). In a review of thirteen grassland models (Taubert et al., 2012), only two considered more than three different species or plant functional types: *GraS*, a succession compartment model (Siehoff, 2011) and *STEPPE*, a gap model of semiarid grasslands (Coffin and Lauenroth, 1990); however, none of them simulate biomass. So far, very few grassland models have been designed to simulate both composition and biomass changes in multispecies semi-natural grasslands used as pastures or/and hayfields, a requirement for understanding diversity-productivity-stability relationships. Indeed, most of current grassland models focus on the impact of agricultural practices on forage production with many ecophysiological and biophysical details inherited from crop models but do not consider temporal changes in taxonomic and functional composition. An attempt (Lauenroth et al., 1993) to couple individual-based gap models describing changes in species composition (*STEPPE*) and ecosystem models describing nutrient cycling and biomass production (*CENTURY*) or water balance (*SOILWAT*) led to the development of the *ECOTONE* model, able to simulate transitions between biomes (Peters, 2002). Several biophysical pasture models can be

used to simulate growth of composite pasture types of several species under various management strategies, such as *CLASS-PGM*, a generic pasture growth model (Vaze et al., 2009), or *DAIRYMOD* and the *SGS Pasture Model* (Johnson, 2016), but these models are rather complex, limited to five “species” and not optimized for mowing management. *GEMINI* (Soussana et al., 2012) is another very detailed biophysical model of grassland ecosystems that explicitly simulates competition among any number of clonal populations for two key resources (light and nitrogen) along vertical canopy and soil profiles; plant functional traits are used to explain the response of aboveground net primary production and of plant community structure to various soil, climate and management conditions, including grazing, cutting and fertilization. Some recent mathematical models are based on stochastic differential equations adapted from the Lotka-Volterra equations to simulate changes in aboveground biomass of plant species mixtures and to explain community dynamics by environmental and demographic stochasticity (de Mazancourt et al., 2013; Lohier et al., 2016).

Taking into account the whole species diversity of grasslands in a mathematical model is quite impossible, given the large number of vascular plant species that may potentially co-occur in such ecosystems. For example, the regional species pool in permanent grasslands of the French Jura Mountains exceeds 1000 and the average number of species per local grassland is about 30, ranging from 3 to 92 (Mauchamp et al., 2012). To reduce the number of state variables describing the plant community in the model, a common solution is to consider plant functional types (PFTs) instead of individual species. PFTs can be viewed as theoretical “average species” combining parameters from a set of more or less functionally related species, such as legumes, perennial grasses or erect forbs. Typically, a PFT is a group of species with similar functional traits explaining their response to constraints and disturbances, such as management practices, and their effect on ecosystem function, such as forage production (Cruz et al., 2002, 2010; Duru et al., 2009; Graux et al., 2016). The *GraS* model (Siehoff et al., 2011) simulates the succession of both dominant species and PFTs described by their cover dynamics, contrary to most agronomic grassland models, such as *ModVege* (Calanca et al., 2016; Jouven et al., 2006a), which simulate seasonal changes in one or several biomass compartments, assuming a constant assemblage of species or PFTs. Individual-based, spatially explicit community grassland models such as *IBC-GRASS* (Weiss et al., 2014) are able to simulate metacommunities of many PFTs over hundred years, but at the price of a simplified representation of edaphic and climatic drivers. By contrast, (Confalonieri, 2014) suggested a model of plant community dynamics based on a single instance of a generic crop simulator, state variables being only simulated for the whole community. *ECOHYD* (Lohmann et al., 2017) is an ecohydrological model of semi-arid grasslands and savannas, able to simulate cover dynamics of a large number of PFTs, but focuses on hydrological processes and does not implement nutrient stress.

In this paper, we address a general issue that could be raised in any modelling study: the appropriate choice of the level of detail of the model, i.e. the number of state variables and associated parameters to be taken into account for describing the dynamical system, here the plant community. Although this choice is usually motivated by model objectives (e.g., with a focus on forage production or on biodiversity conservation) and by technical constraints (e.g., data availability, model performance), what are its consequences on the simulated dynamics of the virtual community in terms of grassland productivity, diversity, and stability? This question is especially relevant for permanent grasslands used for grazing or mowing and subject to seasonal changes in species composition and forage production, because of the high number of species coexisting in such ecosystems.

Thus, the first aim of the present study is to examine the consequences of increasing the number of state variables (i.e. the size of the local species pool) describing plant community composition on model behaviour, regarding grassland productivity, diversity and stability. Specifically, we formulated four hypotheses: (H1) the inclusion of more species in the model increases its productivity, hence the final total biomass after ten-year simulations with various values of control parameters; (H2) the inclusion of more species in the model decreases its final species evenness, the component of community diversity measuring equitability in biomass and resource partitioning among species; (H3) the inclusion of more species in the model decreases its stability, hence the final proportion of surviving species (species survival ratio); (H4) species survival ratio increases with intensity and frequency of disturbances, and this positive correlation increases with the size of the species pool.

The second purpose is to assess the consequences of increasing the size of the species pool on the model sensitivity to key control parameters regarding climate, soil fertility and defoliation. We hypothesized that (H5) the hierarchy of influential parameters depends on species identity but not on the size of the

species pool.

For these purposes, we need a simple mechanistic model in which the main ecological processes are implemented (seasonal mechanisms of plant growth, soil resource competition, response to climatic constraints and agricultural management) and in which we can vary the number and the identity of species in the initial plant community. As no such model was available, we developed *DynaGraM*, a simple and flexible dynamical model based on ordinary differential equations (ODEs), able to simulate various combinations of climate, soil and management conditions. The aim of this paper is not to present this model in detail along with results of calibration and validation with experimental data, which will be the topic of a next paper, but to use it as a tool to address two general relevant questions in ecological modelling. We simply ensured we properly modelled competition processes among species, under various forms of land use, by comparing simulated results to expert knowledge of grassland ecosystems (Cruz et al., 2010).

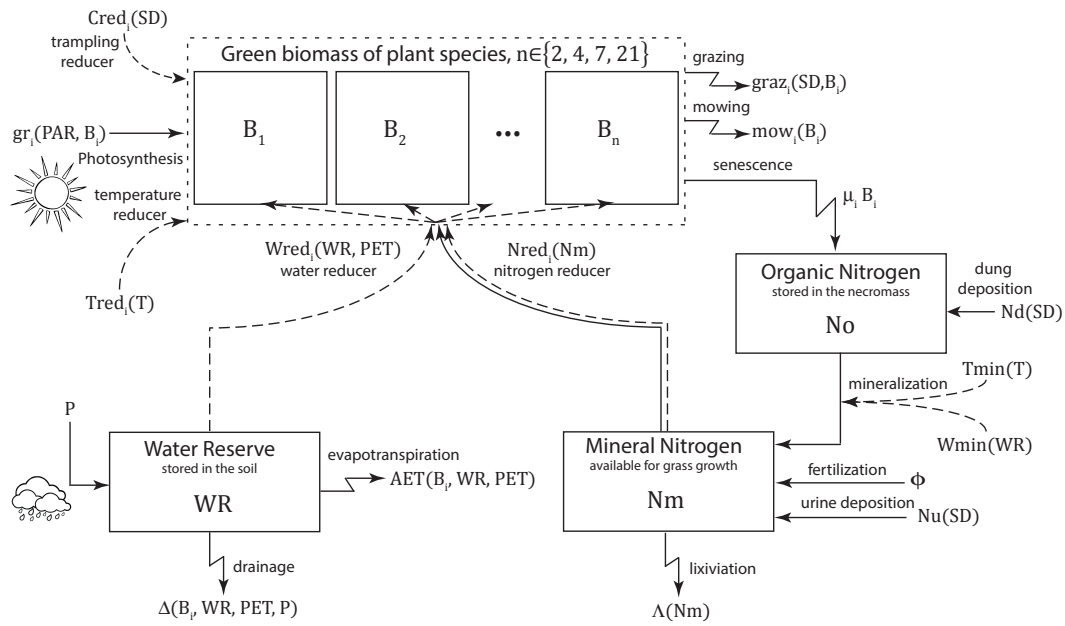


Figure III.4 – Structure of the *DynaGraM* model. Solid lines denote flows of matter or energy and dashed lines denote reducers (mineral nitrogen acts both as a flow and as a reducer). State variables and forcing climatic variables are listed in Table III.1 and a description of all parameters can be found in Tables III.4 and III.5 (Appendix A).

3.2. Materials and methods

3.2.1. Model structure and main assumptions

DynaGraM is a process-based succession model that simulates the aboveground vegetation dynamics of a temperate grassland, both in term of composition and of forage production. Using a common structure (Fig III.4), we developed four alternative versions of the model, which correspond to different levels of diversity.

We built *DynaGraM* under some key assumptions, in the way to capture only essential processes, and keeping as reduced as possible the dimension of the parameter space. Grassland vegetation is described by n state variables B_i representing the green biomass (leaves) for each plant species i . We did not consider the belowground biomass (roots) and the reproductive parts of the plants. Hence, we assumed no seed production and no recruitment from the seedbank. Two other state variables describe available resources in the soil: mineral nitrogen Nm and water reserve WR Table III.1.

Basically, *DynaGraM* is a mechanistic model of resource competition (Tilman, 1980) operating at a daily time step. We mainly based the regulation of green biomass and plant competition from the standpoint of resource dynamics. A single nutrient, mineral nitrogen (nitrate or ammonium), is consumed by plants for growth and is supplied by a pool of soil organic nitrogen No , itself supplied by the senescence of standing biomass and litter decomposition.

We considered four forcing climatic variables defined as simple sinusoidal functions of time and acting on different processes Table III.1. This simplified formulation of the annual cycle allows the manipulation of a reduced number of climatic parameters. Average daily temperature T acts as a limiting factor for plant growth and litter decomposition, daily rainfall P fills the soil water reserve, photosynthetic active radiation PAR is a driver of biomass production by photosynthesis, and potential evapotranspiration PET determines the loss term in the soil water budget equation that may cause drought stress.

Table III.1 – State variables and forcing climatic variables implemented in *DynaGraM*.

State variables	Symbol	Description	Forcing climatic variables	Symbol	Description
Green biomass	B_i	Green biomass of plant species i	Temperature	T	Daily average air temperature acting on plant growth and mineralization rates
Organic nitrogen	No	Amount of organic nitrogen in the soil	Precipitation	P	Daily rainfall, the supply to the water reserve
Mineral nitrogen	Nm	Amount of mineral nitrogen in the soil available for plant growth	Photosynthetically active radiation	PAR	Portion of the solar radiation spectrum driving photosynthesis and determining potential growth
Water reserve	WR	Amount of water in the soil available for the plants	Potential evapotranspiration	PET	Function that determines the loss term in the water budget

Green biomass dynamics for each species is described by the following ODE (III.2). For clarity reason, we only wrote the dependence on state variables:

$$\frac{dB_i}{dt} = gr_i(B_i) Nred_i(Nm) Tred_i(WR) Cred_i - \mu_i B_i - mow_i(B_i) - graz_i(B_i). \quad (III.2)$$

where μ_i is a constant leaf senescence rate, as assumed in the *GraS* model (Siehoff et al., 2011). A comprehensive description of *DynaGraM* will be the subject of a next paper. Below we provide details on the three functions gr_i , mow_i and $graz_i$, useful to better understand the sensitivity analysis we performed. A complete description of all parameters is given in Tables III.4 and III.5 (Appendix A).

We assumed plant growth $gr_i(PAR, B_i)$ to be driven by an Ivlev function describing the photosynthesis process, as defined in *ModVege* (Jouven et al., 2006a) and in *LINGRA* (Schapendonk et al., 1998). This function defines the maximal growth obtained in optimum conditions regarding resources (nutrients, water) and temperature, and in absence of disturbances (trampling). It describes the efficiency of use of solar radiation for photosynthesis and is modelled as the product of the Photosynthetically Active Radiation (PAR), the maximal Radiation Use Efficiency (RUE), which accounts for a decrease in efficiency at light intensity higher than 5 MJ m^{-2} , and an Ivlev function of the Surface Leaf Area (SLA_i) and of the plant biomass (B_i) that accounts for the proportion of light intercepted by the sward. This optimum plant growth function is given by equation (III.3).

$$gr_i(B_i(t), PAR(t)) = PAR(t) RUE(t) \left(1 - e^{-\alpha SLA_i \frac{B_i(t)}{10} LAM} \right) 10, \quad (III.3)$$

where $RUE(t) = RUE_{\max} \max(0, \min(1, 1 - \gamma_1(PAR(t) - \gamma_2)))$.

Four reducers decrease biomass productivity. The first reducer, $Nred_i(Nm)$, is modelled by an Holling function depending on the biomass. The second reducer, $Wred_i(WR, PET)$, is a function of the water reserve and of the potential evapotranspiration. The third growth reducer, $Tred_i(T)$, depends on temperature. The fourth reducer, $Cred_i(SD)$, represents a decrease in plant growth due to trampling and is function of the livestock density, SD . Defoliation disturbances, i.e. mowing $mow_i(B_i)$ and grazing $graz_i(SD, B_i)$, act as a loss in green biomass.

The first defoliation disturbance consists on mowing events with a periodical cut of the canopy, following a pre-specified mowing schedule. All B_i variables related to green biomass are pulse-wise reduced and a proportion λ_i of all species biomass is removed. We assume this proportion to be independent of the biomass value and only depends on the species-specific canopy height. For a given mowing event, we get:

$$mow_i(B_i(t)) = \lambda_i B_i(t). \quad (\text{III.4})$$

The second defoliation disturbance is due to grazing by livestock, following a predefined schedule. At every grazing day, a fixed amount κSD of standing biomass is removed by grazing. This loss of biomass is distributed among all species according to their appetite and their biomass, following a Holling type III function. During a given grazing period, we get:

$$graz_i(B_i(t), SD(t)) = \kappa SD(t) \frac{\rho_i B_i^{ng}(t)}{1 + \sum_{j=1}^n \rho_j B_j^{ng}(t)}. \quad (\text{III.5})$$

Soil processes are summarised by the following ODEs (III.6) to (III.8). Again, we only wrote the dependence on state variables.

$$\frac{dNo}{dt} = \sum_{i=1}^n \delta_i \mu_i B_i + Nd - \theta No Tmin Wmin(WR), \quad (\text{III.6})$$

$$\begin{aligned} \frac{dNm}{dt} = & \theta No Tmin Wmin(WR) + Nu + \Phi - \Lambda(Nm) \\ & - \sum_{i=1}^n \delta_i gr_i(B_i) Nred_i(Nm) Tred_i Wred_i(WR) Cred_i, \end{aligned} \quad (\text{III.7})$$

$$\frac{dWR}{dt} = P - AET(B_i, WR) - \Delta(B_i, WR). \quad (\text{III.8})$$

We introduced feedback loops for the two resources, available nitrogen and water reserve in the soil. The loss of green biomass due to senescence constitutes the litter, which fills a pool of organic nitrogen No stored in the soil organic matter. Depending on surface temperature $Tmin(T)$ and soil moisture $Wmin(WR)$, this organic nitrogen is mineralized in mineral nitrogen Nm (nitrate and ammonium) that becomes available for plant uptake. These two reducer functions affect the mineralization process and should not be confused with $Tred$ and $Wred$ that reduce plant growth. For each unit of biomass produced, we assumed that a fixed proportion δ_i of mineral nitrogen is consumed (Lazzarotto et al., 2009). Lixiviation $\Lambda(Nm)$ limits the amount of mineral nitrogen in the soil solution. Presence of grazing animals in the pasture brings organic $Nd(SD)$ and mineral $Nu(SD)$ nitrogen restitution proportionally to the stock density SD . The mineral nitrogen pool is also filled by mineral fertilization events, Φ .

The water reserve WR is filled by precipitations P and is emptied by the actual evapotranspiration $AET(B_i, WR, PET)$ and by drainage $\Delta(B_i, WR, PET, P)$. AET corresponds to the amount of water lost daily by evapotranspiration, which depends on green biomass, water reserve WR and potential evapotranspiration PET . Drainage corresponds to the loss of water by infiltration once the water reserve in the soil exceeds the water holding capacity WHC .

To summarize, if n is the size of the species pool, *DynaGraM* is defined by a system of $3 + n$ ordinary differential equations associated with $3 + n$ state variables, with $9 \times n$ species-specific parameters, 31 global parameters, and 13 parameters for climatic forcing functions.

The three primary C-S-R plant strategies defined by Grime (Grime, 1977; Pierce et al., 2017) are implicitly included in *DynaGraM*. Competitive ability (C strategy) occurs without any stress or disturbance and mainly depends on the potential growth rate of each species and their efficiency to achieve photosynthesis (parameters SLA_i , μ_i). Stress tolerance (S strategy) is represented by several species-specific parameters included in the reducers of this potential vegetative growth regarding three limiting factors (temperature, mineral nitrogen and water) and a trampling effect (parameters $T_{1,i}$, k_i , η_i , σ_i). Resistance to disturbance

(R strategy) is represented by species-specific parameters concerning resistance to defoliation (mowing and grazing, which correspond to an explicit loss in green biomass; parameters ρ_i , λ_i). To show the wide diversity of life strategies and plant functional types among the 21 species considered in *DynaGraM*, we plotted their location within the CSR triangle in Fig. III.5.

The *DynaGraM* model complies with five out of six criteria introduced in a recent review of grassland models (Taubert et al., 2012), by taking into account: (1) species richness, (2) resource limitation (light, nutrients, water), (3) management activities (mowing, grazing, fertilizing), (4) model simplicity, and (5) interspecific competition for resources. To keep the model simple, we did not comply with the sixth criterion concerning the representation of belowground competition processes.

We implemented *DynaGraM* in R language (R Core Team, 2017). Numerical integration of the ODE system was computed with the function ‘ode()’ of the R package ‘deSolve’ (Soetaert et al., 2010), using the Euler method and an integration time step of one day to correspond to the length of discrete management events included in the model. This choice of discrete time and difference equations was also made to reduce the simulation time in batch runs, after having verified that the model outputs were similar to the ones obtained with a smaller fixed or variable time step and a solver considering continuous time, such as ‘lsoda’, taking into account events (sudden changes in a state variable, e.g. mowing or fertilization).

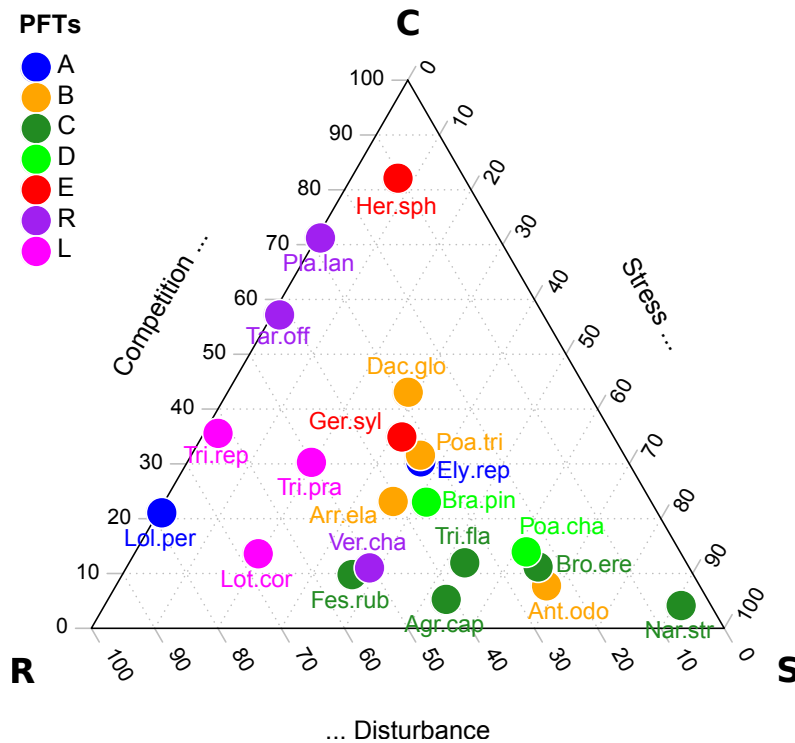


Figure III.5 – Ternary plot of the CSR triangle indicating the strategy of the 21 species included in the full model (Pierce et al., 2017) and grouped into seven plant functional types (PFTs). Abbreviated names of species and PFTs refer to Table III.5

3.2.2. Choice of the biomass state variables

As our aim was to capture the dynamics of the taxonomic and functional community composition and to assess the importance of community diversity, we considered various combinations of species to represent biomass state variables. In this way, we wrote four alternative versions of *DynaGraM* that only differ by the number $n \in \{2, 4, 7, 21\}$ of these state variables. We designed several assemblages containing a

number n of species selected as follows among a list of 21 representative herbaceous species (Table III.5 in Appendix A).

A first model version (DYNAGRAM2) considers a mixture of two species, namely perennial ryegrass (*Lolium perenne*), a grass, and white clover (*Trifolium repens*), a legume. These two species are frequent in intensively managed grasslands and are included in several agronomic grassland models, such as *PRO-GRASS* (Lazzarotto et al., 2009), which derives from the pasture simulation model PASIM (Calanca et al., 2007; Graux et al., 2011; Riedo et al., 1998).

We selected a set of frequent and potentially dominant individual species, differing by their functional traits and ecological preferences, representative of the species pool in mid-mountain European pastures and hayfields to be included in a second version of the model (DYNAGRAM21) with 21 plant species. As shown by Fig. III.5, these species belong to various PFTs and present a wide range of CSR strategies.

Finally, for DYNAGRAM4 and DYNAGRAM7, we kept the two species present in DYNAGRAM2 (*Lolium perenne* and *Trifolium repens*), to which we added ten combinations of two or five other species, respectively, randomly selected among the 19 remaining species included in DYNAGRAM21. Thus, by keeping in all 22 alternative instances of the model (the basic DYNAGRAM2, the full DYNAGRAM21, and ten replicates of DYNAGRAM4 and DYNAGRAM7) a same grass and a same legume species we ensured a minimum common heterogeneity in the functional composition of each instance, and by our random selection of other species we avoided any subjective bias.

3.2.3. Selection of the key control parameters

When performing a sensitivity analysis, we look at the sensitivity of a model output $\mathbf{Y} = f(\mathbf{X})$ to variations of the control parameters in a matrix $\mathbf{X}$. Each line of the matrix $\mathbf{X}$ defines a set of parameters for which we solve the ODE system. In a first identification analysis, we assessed the sensitivity of model outputs (total biomass and species evenness) to a deviation of $\pm 20\%$ of all parameters, except species-specific parameters (Online Appendix B, Tables III.6, III.7 and III.8).

From the results of this first analysis, we selected the six most influential control parameters to be used for a more detailed sensitivity analysis, grouped in three categories: (i) *climate* parameters include mean monthly temperature Tm and mean monthly sum of precipitation Pm ; (ii) *soil fertility* parameters include the mineralization rate of organic nitrogen θ and the amount of mineral nitrogen dropped off each year on the soil as fertilizers Φ ; (iii) *defoliation* disturbance parameters include the livestock density SD during each grazing period and the number of mowing events per year $ncut$. The $\mathbf{X}$ matrix consisted of all 1728 combinations of three or four values for the six control parameters (Table III.2).

We considered a management scenario that is identically repeated each year. Cattle is continuously present in the grassland during one long grazing season, from the 1st of July to the 31st of August. The first mowing event appears on the 1st of June, and a second mowing event on the 2nd of October. The amount of fertilizer, $\Phi = 90 \text{ kg N ha}^{-1}$, is split in six fractions spread on the grassland (May 1st, May 15th, June 10th, June 20th, September 1st and September 15th).

3.2.4. Selection of the response variables

The next step was thus to extract the response variables from the simulation outputs after running each alternative version of the model. Those response variables are either a matrix $\mathbf{Y}$ (if built from several output variables per simulation) or a vector $\mathbf{y}$ (if built from a single output variable).

Each line of the input matrix $\mathbf{X}$ corresponds to a set of parameters, for which we run the model and generated one response matrix $\mathbf{Y}$ and three response vectors $\mathbf{y}$ extracted from the model output at time $t_f = 3559$, that is the 1st of October at year 10 of the simulation. This day is selected just before the second yearly cut and after all other management practices having occurred in the year.

$\mathbf{Y}$ is a n -columns matrix of biomass values of all species at day t_f . $\mathbf{y}_1$ is a vector of the total biomass values B_{tot} at day t_f , simply computed as the sum of the green biomass values of all present species:

$$B_{tot}(t_f) = \sum_{i=1}^n B_i(t_f). \quad (\text{III.9})$$

Table III.2 – Set of values of the selected control parameters in the matrix $\mathbf{X}$ of the sensitivity analysis. Columns of $\mathbf{X}$ correspond to the six key parameters. Lines of $\mathbf{X}$ are built from all combinations of those values, leading to $3^3 \times 4^3 = 1728$ lines. LSU: livestock unit (1 LSU is defined as one livestock unit is the grazing equivalent of a dairy cow producing 3000 kg of milk annually, without additional concentrated foodstuffs (Eurostat-Statistics-Explained, 2018)).

Parameter	Category	Values in matrix $\mathbf{X}$				Unit
Tm	Climate	7	9	11		°C
Pm	Climate	50	80	110	140	mm month ⁻¹
θ	Soil fertility	$4 \cdot 10^{-4}$	$7 \cdot 10^{-4}$	$1 \cdot 10^{-3}$		d ⁻¹
Φ	Soil fertility	0	20	50	100	kg N ha ⁻¹ a ⁻¹
SD	Defoliation	0	0.5	1	1.5	LSU ha ⁻¹
$ncut$	Defoliation	0	1	2		a ⁻¹

$\mathbf{y}_2$ is a vector of Simpson evenness values B_{eve} of the plant community at day t_f . Simpson evenness is a taxonomic diversity index ranging between 0 and 1 and measuring the proportion of dominant species in the community according to differences in biomass (Hill, 1973; Jost, 2006). A value of 1 means that all species initially introduced are equally distributed in biomass in the grassland, whereas a value close to 0 means the persistence of only one single species that outcompeted all others. We computed Simpson evenness by dividing the inverse Simpson diversity index by n , the number of species initially present in the model:

$$B_{eve}(t_f) = \frac{1}{n \sum_{i=1}^n \left(\frac{B_i(t_f)}{B_{tot}(t_f)} \right)^2}. \quad (\text{III.10})$$

$\mathbf{y}_3$ is a vector of the ratio S of the number of surviving species at day t_f to the initial species pool n , considering as virtually absent a species with a biomass less than 1 g DM ha⁻¹:

$$S(t_f) = \frac{\#\{B_i(t_f) > 10^{-3}\}}{n}. \quad (\text{III.11})$$

S represents the final proportion of surviving species, also called "species survival ratio" thereafter.

3.2.5. Assessment of the model's response to variation in species richness

To relate the variation of the computed indexes B_{tot} , B_{eve} and S to the size of the initial species pool, we performed Kruskal-Wallis tests with post-hoc multiple comparisons on the simulation outputs over all combinations of values for the six climate, fertility and defoliation parameters. Differences in total final biomass B_{tot} would allow to know if grassland productivity is impacted by increasing species richness in the model, whereas differences in evenness B_{eve} and survival species S would provide information about the impact on community diversity and resilience.

3.2.6. Tree-based sensitivity analysis

Regression tree is an iterative process of dividing the data into two partitions, and then splitting it up further on each of the branches using discriminant explanatory variables (De'ath and Fabricius, 2000). Each split corresponds to a node. A regression tree can be interpreted as a decision tree, in which terminal leaves group records with homogeneous response variables that can be explained by a series of explanatory variables (here model parameters). The homogeneity of each node is characterized by its impurity, a measure that takes the value zero for completely homogeneous nodes and increases as homogeneity decreases. Then maximizing homogeneity in a given group is equivalent to minimizing their impurity. The predicted value of the output variable for a particular node is the sample average of the

output variable consisting of records included in that node. The splitting process continues until each node reaches a user-specified minimum node size and becomes a terminal node (Makler-Pick et al., 2011).

Dynamic trees (DT) were introduced to provide Bayesian inference for regression trees that change with the arrival of new observations (Taddy et al., 2011). Dynamic trees provide an efficient measure of a covariate's first-order effect, i.e. variance reduction directly attributed to splits on that variable. However, these indices are not appropriate for all applications of sensitivity analysis, as non-constant leaf prediction models, such as for linear trees. This issue has been corrected by a technique of estimation of sensitivity indices (Gramacy et al., 2013), which is model-free and can be constrained to subsets of the input space. Thus, DT computes the Sobol' index associated to the sensitivity analysis (Ravalico et al., 2005), and graphically estimates how each parameter from the set of the matrix $\mathbf{X}$ impacts the output variable in vector $\mathbf{y}$.

To investigate the influence of the number of state variables describing the plant community (above-ground biomass of individual species) on the model sensitivity to key parameters (climate, soil fertility, defoliation), we performed a tree-based sensitivity analysis for each level of complexity of *DynaGraM*, with 2, 4, 7 and 21 species, based on the matrix $\mathbf{X}$ and $\mathbf{Y}$ (or vector $\mathbf{y}$) described previously.

Our sensitivity analysis was based on three kinds of trees: (i) Univariate Regression Tree (URT); (ii) Multivariate Regression Tree (MRT) and (iii) Dynamic Tree (DT). URT and DT consider a vector $\mathbf{y}$ containing one single synthetic variable (B_{tot} , B_{eve} , or S) contrary to MRT (De'ath, 2002) that considers a matrix $\mathbf{Y}$ including several response variables (biomass of each species). URT has been used to rank a set of influential control parameters, here $\{Tm, Pm, \theta, \Phi, SD, ncut\}$, from top to bottom, according to their impact on a single output variable among the set $\{B_{tot}, B_{eve}, S\}$ for performing global sensitivity analysis (Eynaud et al., 2012; Makler-Pick et al., 2011).

We applied URT and DT to assess the sensitivity of the three response variables (total biomass B_{tot} , Simpson evenness B_{eve} and survival rate S at time t_f) to the variation of the six control parameters in matrix $\mathbf{X}$.

To assess the sensitivity of species composition to the variation of the same parameters we applied MRT to the multivariate response matrix $\mathbf{Y}$ of all species biomasses, constrained by the input parameter matrix $\mathbf{X}$. To our knowledge, it is the first application of MRT to model sensitivity analysis.

We pruned each tree to plot the result with six terminal nodes. We determined the most influential parameters selected by univariate and multivariate regression trees by retaining the three discriminant parameters up to the second splits of each URT or MRT, respectively. We compared the average number of discriminant parameters of each category (climate, soil fertility or defoliation) among the four species richness levels (2, 4, 7 and 21).

All analyses were performed in the *R* environment (R Core Team, 2017) with the packages '*mvpart*' (univariate and multivariate regression trees) and '*dynaTree*' (dynamic trees).

3.3. Results

3.3.1. Model response to variation in initial species richness

Under various climate, fertility and defoliation conditions given by all combinations of the six control parameters, the final total biomass after ten years of simulation B_{tot} globally increased with the number of species in the grassland (Fig. III.6A).

By contrast, Simpson evenness B_{eve} tended to decrease with initial species richness, showing that the more the species pool was large, the less the final green biomass was equally distributed among the species (Fig. III.6B).

The proportion of surviving species S tended also to decrease with the size of the species pool (Fig. III.6C). However, for any initial species richness, we observed that some combinations of parameter values led to cases with null values for each response variable, i.e. with the extinction of all species due to excessive stress or disturbance.

For 21 species in the initial species pool, the survival rate increased with the disturbance intensity, which is the product of defoliation parameters SD and $ncut$ (Fig. III.7A). Moreover, the positive Kendall rank correlation between the disturbance intensity and the species survival rate increased with the size of the species pool (Fig. III.7B).

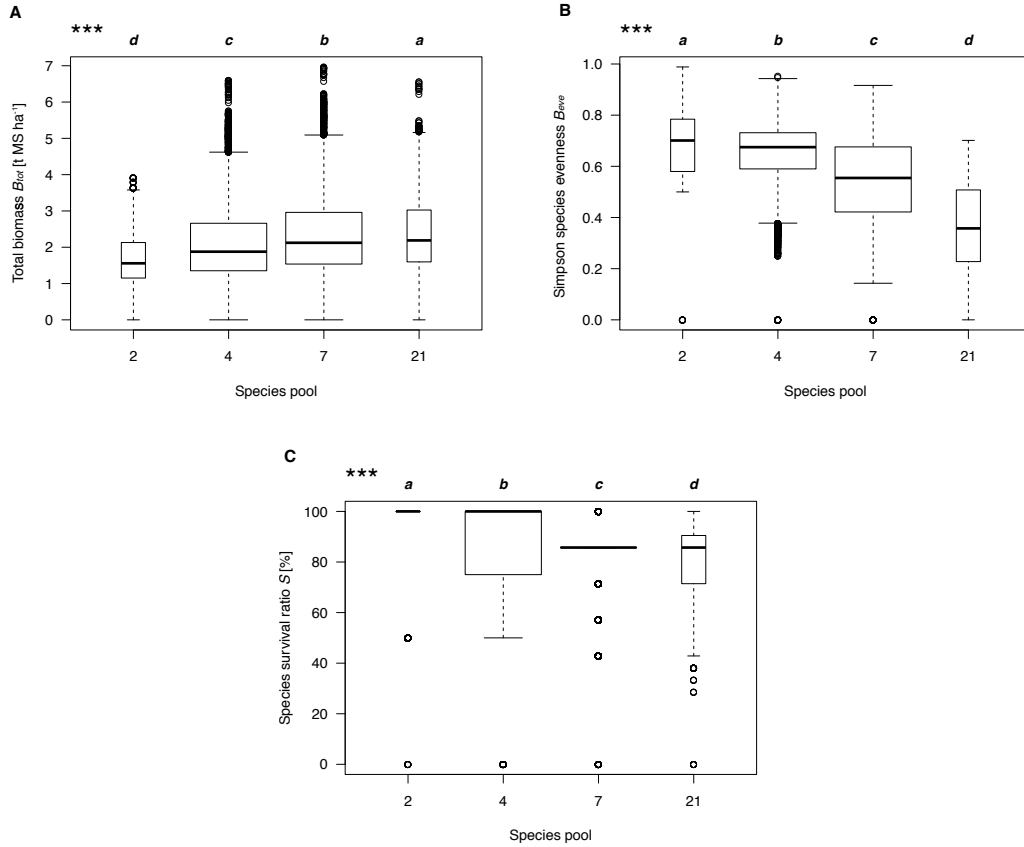


Figure III.6 – Boxplots of final total biomass B_{tot} (A), Simpson species evenness B_{eve} (B) and proportion of surviving species S (C) at the end of simulations from alternative *DynaGraM* models with all combinations of control parameters given in Table III.2. All results of Kruskal-Wallis tests were highly significant (***: $P < 0.001$). Different letters indicate significant differences among groups of simulations, based on 1728 simulations for 2 and 21 species, and 10 series of 1728 simulations for different assemblages of 4 and 7 species.

3.3.2. Sensitivity analysis of *DynaGraM* for 2 and 21 species

To illustrate some details of the sensitivity analysis we performed, let us focus at first on the results of simulations with the extreme values of the species pool, i.e. 2 and 21 species.

Multivariate regression trees The hierarchy of the most influential parameters that explained differences in final species composition differed completely between DYNAGRAM2 and DYNAGRAM21 (Fig. III.8). Variations in quantitative composition of the two-species modelled grassland (Fig. III.8A) were mainly driven by fertility parameters (fertilizer input Φ and mineralization rate θ converting organic N to mineral N) and by water supply Pm . By contrast, defoliation parameters (especially stock density SD) and temperature Tm played the major role in explaining the final composition of the species-rich grassland with 21 species (Fig. III.8B). These results show that processes driving the assemblage may be strongly related to species richness.

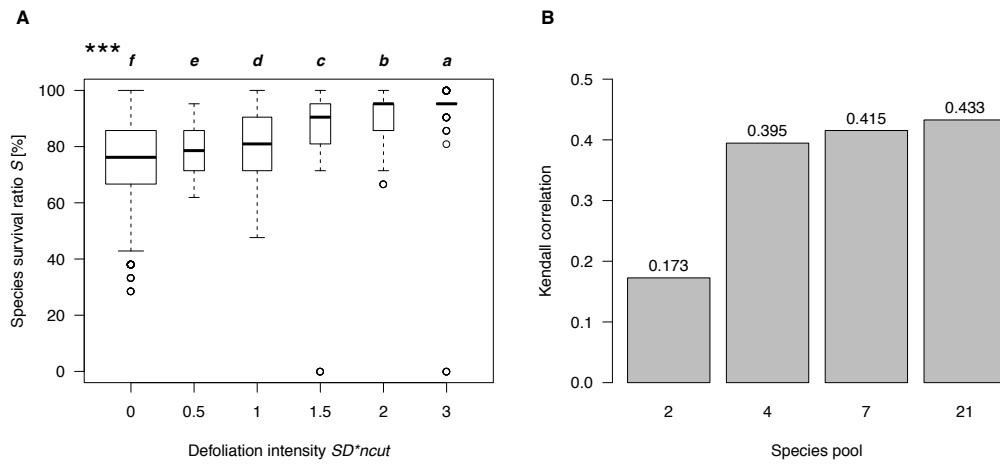


Figure III.7 – The relationship between the defoliation intensity and the species survival ratio. **A:** Boxplots of the proportion of surviving species S at the end of simulations from DYNAGRAM21 with all combinations of control parameters, in function of the level of defoliation intensity, with results of Kruskal-Wallis and post-hoc tests ($***: P < 0.001$); different letters indicate significant differences among levels, based on 1728 simulations for 21 species. **B:** Bar plot of the Kendall rank correlations between the size of the species pool n and the species survival ratio S , based on 1728 simulations for 2 and 21 species, and 10 series of 1728 simulations for different assemblages of 4 and 7 species.

Univariate regression trees Like species composition, species evenness and survival rate depended mainly on soil fertility (Φ and θ) for DYNAGRAM2, but on defoliation (SD) for DYNAGRAM21 (Table III.3).

By contrast, the hierarchy of parameters influencing final total green biomass was independent of the size of the species pool: the first discriminant parameter was in each case fertilisation intensity Φ , followed by mineralization rate θ and mean precipitation Pm . The defoliation regime played no important role in explaining the final standing biomass of a simulated grassland made of 2 or 21 species.

Table III.3 – Hierarchy of key control parameters resulting from a sensitivity analysis of *DynaGram* based on MRT and URT on the final biomass of 2 and 21 species. Response variables were individual species biomasses B_i , total biomass (B_{tot}), Simpson evenness (B_{eve}), and survival rate ratio (S) at the end of 10-year 1728 simulations for each species pool. Numbers in brackets are thresholds applied to split the tree at the first (first line, in bold) or the second level (second line). Climate parameters: Tm (temperature), Pm (precipitation); soil fertility parameters: Φ (fertiliser input), θ (mineralization rate); defoliation parameters: SD (livestock density), $ncut$ (mowing frequency).

Response variables	2 species	21 species
MRT on B_i	$\Phi \{35\}$ $\theta \{5.5 \cdot 10^{-4}\}$ $Pm \{65\}$	$Tm \{10\}$ $SD \{0.75\}$ $SD \{0.75\}$
URT on B_{tot}	$\Phi \{35\}$ $\theta \{5.5 \cdot 10^{-4}\}$ $Pm \{65\}$	$\Phi \{35\}$ $\theta \{5.5 \cdot 10^{-4}\}$ $Pm \{65\}$
URT on B_{eve}	$\Phi \{75\}$ $\theta \{5.5 \cdot 10^{-4}\}$ $\theta \{5.5 \cdot 10^{-4}\}$	$SD \{0.75\}$ $SD \{0.25\}$ $Tm \{10\}$
URT on S	$\theta \{5.5 \cdot 10^{-4}\}$ $\Phi \{35\}$ $\Phi \{35\}$	$SD \{0.75\}$ $\Phi \{35\}$ $Tm \{10\}$

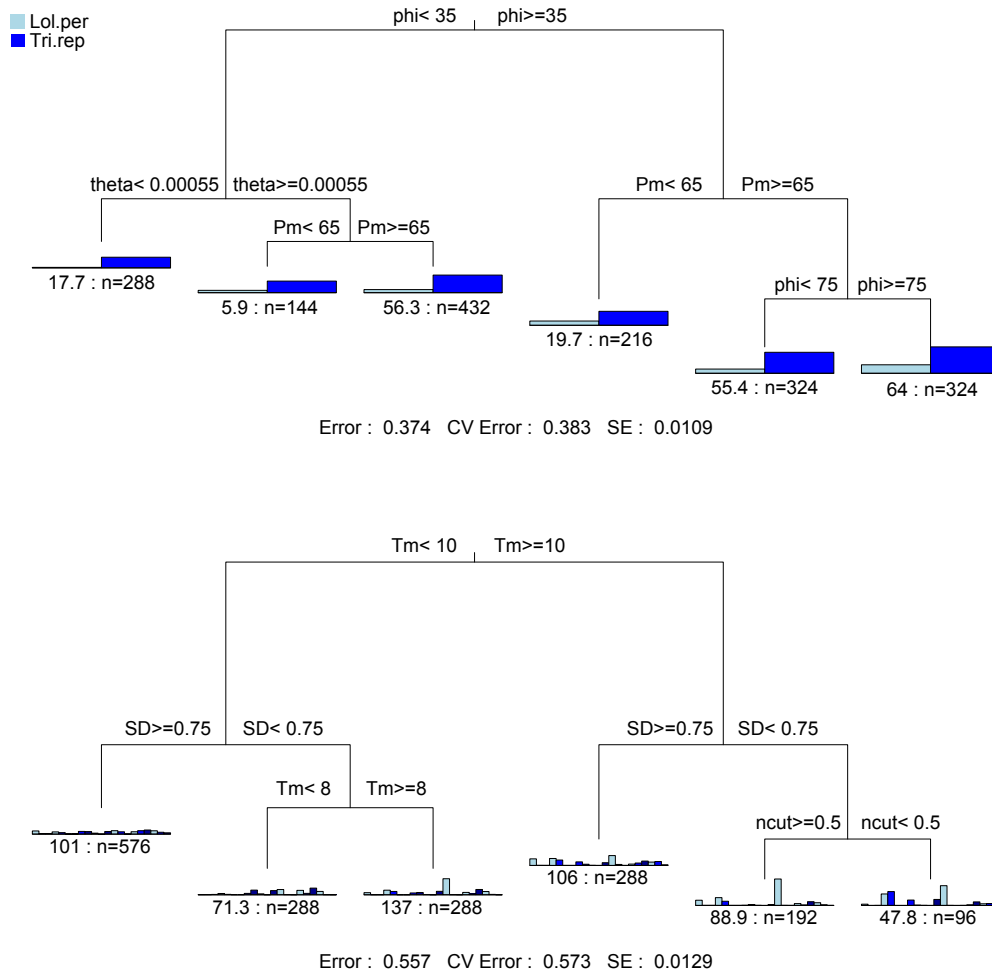


Figure III.8 – Multivariate regression trees of a response matrix $\mathbf{Y}$ containing final green biomass of 2 (A) or 21 (B) species explained by control parameters out of matrix $\mathbf{X}$. Barplots show biomass means for all species, with deviance and number of cases at each terminal node.

Dynamic trees of species evenness As the first results of the sensitivity analysis based on composition (MRT) and on Simpson evenness (URT) were very similar, we will focus on this last relevant index of community structure Beve to investigate in more detail the main effects of the six parameters using dynamic trees (Fig. III.9). Results for total biomass and survival rate are provided as Supplementary Material (Online Appendix C, Fig. C.1 and C.2).

Dynamic trees confirmed the strong positive effect of livestock density SD on species evenness with 21 species (Fig. III.9B), as compared to other parameters. With two species (Fig. III.9A), the main positive effects were also due to the amount of fertilizer Φ and the maximal mineralization rate θ , which were much less influential with a large species pool. The number of mowing events $ncut$ showed opposite effects on evenness: slightly positive for two species and negative for 21 species. In both cases, mean temperature Tm had a negative effect on evenness.

Despite common trends easily explained by their common structure, the sensitivity analysis revealed strong divergences between the two alternative versions of *DynaGraM*, depending on the size of the species pool, suggesting a shift in key parameters influencing community organization.

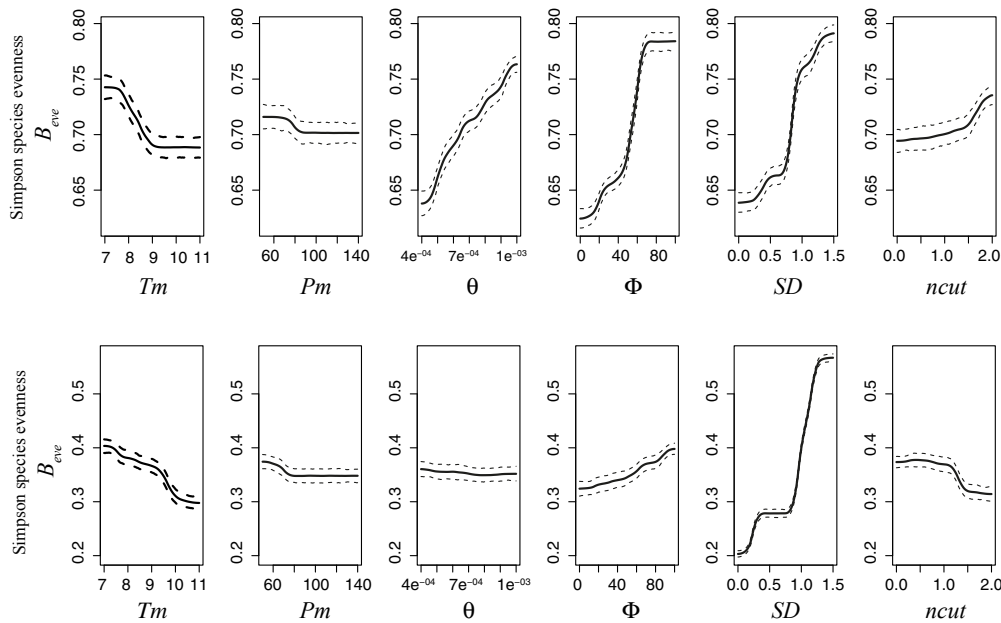


Figure III.9 – Main effects of six key parameters on Simpson species evenness B_{eve} , from dynamic trees performed on DYNAGRAM2 (A) and DYNAGRAM21 (B) outputs. Climate parameters: Tm (temperature), Pm (precipitation); soil fertility parameters: Φ (fertiliser input), θ (mineralization rate); defoliation parameters: SD (livestock density), $ncut$ (mowing frequency).

3.3.3. Impact of species number on the hierarchy of influential parameters

Tree-based sensitivity analysis of DYNAGRAM2 and DYNAGRAM21 suggested a shift in key parameters determining the grassland composition according to the size of the species pool. To assess the impact of species number, irrespective to species identity, on the hierarchy of the key parameters, we have to include in the comparison the results of regression trees for DYNAGRAM4 and DYNAGRAM7, each with ten random samples among the full set of 21 species. Results of this comparison are summarized by bar plots (Fig. III.10).

A progressive shift from high importance of soil fertility to high importance of defoliation as the number of species increased was evidenced for both species composition (Fig. III.10A) and Simpson evenness B_{eve} (Fig. III.10B). A small increase in species number from 2 to 4 induced a small decrease of fertility importance in favour of defoliation and climate. Increasing further species number from 4 to 7 enhanced this trend. Finally, by including all 21 species the influence of soil fertility parameters vanished in favour of defoliation parameters. The shift we evidenced in relative parameter influence followed a gradient only driven by the size of the species pool, whatever the species identity.

By contrast, results for total biomass B_{tot} (Fig. III.10C) confirmed the absence of any trend, already observed in Table III.3: parameters influencing final total green biomass were totally independent of the size of the species pool. B_{tot} always mainly depended on parameters linked to resource supply: input of Nm by soil fertilization Φ , maximal mineralization rate θ of No to Nm , and water supply by rainfall Pm .

3.4. Discussion

3.4.1. Final model outputs depend on initial species richness

The positive relationship between the size of the species pool and the final green biomass after 10 growing seasons (Fig. III.6A) suggests a better overall productivity of species-rich modelled ecosystems in

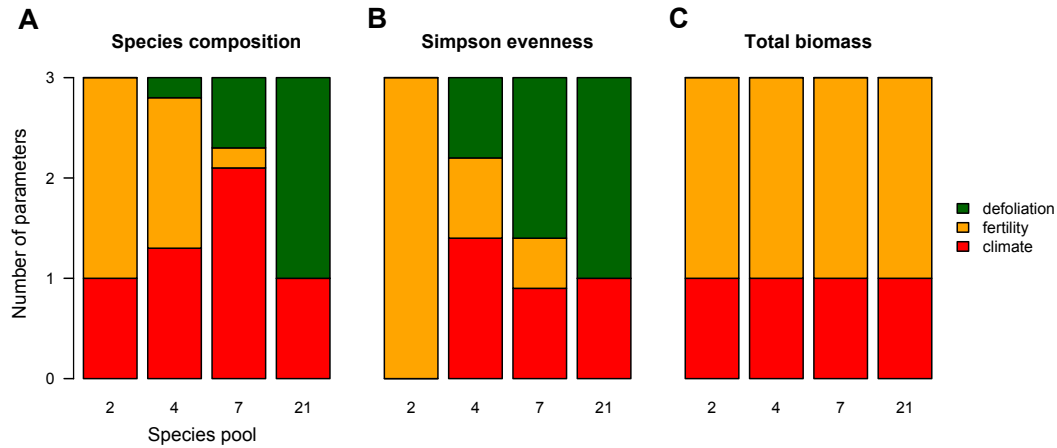


Figure III.10 – Bar plots of the three most influential control parameter categories on species composition (A), Simpson evenness (B) and total green biomass (C) at the end of simulations with 2, 4, 7 and 21 species. Three key parameters were extracted from the first and second splits of each MRT (A) or URT (B, C). Results for 4 and 7 species are mean numbers from ten random species samples.

favourable conditions, whatever species identity. This result is in accordance with our first hypothesis and with the findings of field experiments with artificial plant communities (Hector et al., 1999; Reich et al., 2012). An analysis of these biodiversity experiments (Gross et al., 2013) suggested that interspecific competition generates compensatory dynamics in grasslands that help stabilize community biomass. This stabilizing effect of species richness on community biomass arises because increasing species richness increases mean biomass by a larger amount than it increases variance, thus increasing stability. The contrast with observations in (semi-)natural grasslands, which generally conclude to a negative correlation between species richness and productivity, can be explained by the same reasons that those given in the case of these biodiversity experiments: our simulation experiment considers artificial assemblages of a relatively small number of species (21 species is a relatively low species richness as compared to the one of semi-natural grasslands), which are not likely to coexist in extent plant communities resulting from abiotic and biotic species filtering (Lortie et al., 2004). This contrast between results of simulations or experiments and observations highlights the need to consider multi-species sward in grassland models, which was identified as one of the fifteen key challenges by a panel of European grassland modellers and experts (Kipling et al., 2016a), and a priority for further research. The simulated effect of species diversity on forage production confirms that modelling multi-species swards, along with grassland quality and the impact of management changes, requires further development (Kipling et al., 2016b; Van Oijen et al., 2018).

The negative relationship between initial species richness and final species evenness (Fig. III.6B) confirms our second hypothesis and the ability of our model to capture competition processes that could lead to dominance of some species. *DynaGraM* also simulates species extinction, and this diversity loss is an expression of competitive exclusion, with dominant species that outcompete some others, depending on environmental conditions.

Furthermore, we observed a decrease in the proportion of surviving species as the size of the species pool increases (Fig. III.6C), confirming our third hypothesis. This trend is also in accordance with theory and experiments that suggest that increasing species richness should destabilize the dynamics of individual populations (Gross et al., 2013; Tilman and Jul, 1999). This decrease in the species survival ratio means that for high diversity levels not all species initially present can survive. However, contrary to Tilman's tradeoff-based niche theory rooted on a simple resource-reduction competition model (Tilman, 1980), which states that two different species cannot coexist on a single limiting resource, *DynaGraM* is able to simulate the persistence of more species than essential resources. In this model we considered three essential resources (mineral nitrogen, water and light) but we observed long-term persistence of more than three species. Species coexistence could partly be explained by the cyclicity of plant growth rate due to seasonal periodic fluctuations of climatic conditions implemented in our model, allowing temporal

turnover of species with different temperature optimum for growth.

Among the numerous differences with Tilman's model, we also introduced disturbances due to grassland management (defoliation by grazing and cutting), which as such could be detrimental to some intolerant species and lead to species extinction. However, according to our fourth hypothesis, disturbances are supposed to affect more competitive species and thus prevent competitive exclusion, allowing more species to coexist in the plant community. This is confirmed by our results, as the species survival ratio increased with the defoliation intensity (Fig. III.7A). We report the results for 21 species, but a similar relationship was obtained for any size of the species pool (not shown). The importance of defoliation events, mowing or grazing, has also been highlighted for dynamic global vegetation models: the ORCHIDEE model better reproduces seasonal variation of LAI after integrating a management module for defoliation activities (Chang et al., 2013). It could be of interest to extend this result to other disturbances affecting grasslands, such as pest outbreaks and diseases, for which a lack of model development has been reported (Snow et al., 2014).

As expected, the positive correlation between n and S tended to increase with the size of the species pool (Fig. III.7B), suggesting that disturbances play a more important stabilizing role in species-rich communities, in which non-equilibrium conditions brought by disturbances and fluctuating environment better favour species coexistence by promoting species turnover and preventing competitive exclusion of subordinate species. The relatively low correlation obtained with DynaGraM2 may also be explained by the identity of the selected species, *Lolium perenne* and *Trifolium repens*, which, as shown in Table III.5, are both tolerant to defoliation and trampling (Kühn et al., 2004).

These results confirm the need of taking into account the species composition of grassland vegetation to accurately estimate the leaf area index (Ben Touhami and Bellocchi, 2015). They also add to the growing evidence that increased species richness and functional diversity contribute to stabilizing biomass production and enhancing the resilience of grassland ecosystems, as shown both theoretically and experimentally (Cottingham et al., 2001; Gross et al., 2013).

3.4.2. A shift in key parameters across a diversity gradient

Our sensitivity analysis revealed the existence of an unexpected shift in the hierarchy of the most influential parameters on final community structure (MRT on B_i : Table III.3, Fig. III.8 and III.10), species evenness (URT and dynamic trees on B_{eve} : Table III.3, Fig. III.9 and III.10) and species survival ratio (URT on S : Table III.3) across a gradient of species richness: as the number of state variables describing the plant community increased, the influence of soil fertility parameters related to stress tended to decline in favour of defoliation parameters related to disturbance. By considering various random combinations of species in addition to the clover-ryegrass mixture for DynaGraM4 and DynaGraM7, we showed that this general trend was independent of species identity, contrary to our fifth hypothesis.

This importance of soil nitrogen availability for a low diverse assemblage (two species) is consistent with several recent studies that specifically raised the need to model soil nutrient dynamics (Ma et al., 2015; Sándor et al., 2016; Snow et al., 2017). A sensitivity analysis of the biogeochemical grassland model COUPMODEL (Senapati et al., 2016) showed that more than half of the critical parameters, recognized as most influential on ecosystem processes, were related to nutrient dynamics. This importance of soil nitrogen availability for DynaGraM2 could be explained by the contrasting needs of the two species, expressed by strong differences in species-specific parameters δ_i (leaf nitrogen concentration) and k_i (half-saturation constant for nitrogen uptake) between the grass and the legume (Table III.5). The inclusion in the model of the symbiotic fixation of atmospheric nitrogen N_2 by the legume (Lazzarotto et al., 2009) would probably have still accentuated this contrast, hence the model sensitivity to resource parameters. Conversely, a species-rich grassland, such as the one modelled by DynaGraM21, allows functional redundancy among species, making access to light a key factor of plant growth expressed by a strong importance of defoliation parameters.

One further development could consist on taking into account the uncertainty in parameter distribution, following a method for sensitivity analysis recently proposed (Palaire and Confalonieri, 2016).

3.4.3. Grassland diversity, productivity and stability

Contrary to drivers of community structure, parameters influencing final total green biomass did not depend on the size of the species pool (Fig. III.10C). Thus, the positive effect of species richness on productivity cannot be explained by changes in key drivers. For any combination of species, biomass production was mainly limited by nutrient and water availability, i.e. stress factors, while disturbances always played a minor role.

Here we assume that the green biomass at the end of the tenth growing season is proportional to the aboveground net primary productivity (ANPP) of the final plant community. We base this assumption on the observation of time series from various simulations that showed strong periodic seasonal similarities after six or seven years of repeated climate and management conditions, suggesting that the system has rapidly reached a cyclic equilibrium (results not shown). A stability analysis based on phase or bifurcation diagrams should be carried out to assess the impact of key forcing parameters, e.g. the fertilisation intensity Φ and the stock density SD , on steady states of the system (Louie et al., 2002). As we simulated seasonal dynamics, cyclic steady states are expected but this stability analysis is out the scope of the present paper.

Another possible critical choice is the date at which values of biomass state variables were kept to compare simulation outcomes. We chose the 1st of October at year 10 of each simulation, just before the second cut and after all other management practices occurred eventually in the last year, but other choices could have been possible, such as the day before the first management event, i.e. the 1st of May at year 10. This second choice led to similar results and to the same conclusions (results not shown).

3.4.4. Simplicity or complexity?

Our study highlights consequences of the chosen number of state variables on model's behaviour. In the case of our grassland model, we evidenced a shift in the hierarchy of key parameters involved in the dynamics of community structure depending on the size of the species pool. This should warn the modeller that mathematical grassland models that simplify the plant community by considering a small number of species or PFTs are likely to reveal impacts of soil fertility, whereas more complex models that include a larger species pool will be more sensitive to disturbance processes. Therefore, this result suggests some conditions in the choice of the number of species to define the hierarchy of drivers involved in plant growth, such as performed in the CoSMo sub-model that ranked disturbances as the most important drivers and nitrogen availability as the less important one (Confalonieri, 2014).

This shift of the most influential parameters follows a kind of continuum (Fig. III.10). However, whereas the most influential parameters are markedly different between models with 2 and 21 species, the difference between 7 and 21 species is relatively low. Therefore, the choice of 7 species or PFTs could be a good compromise to take into account functional plant diversity with keeping the number of state variables as lower as possible.

This issue relates to a more general problem in ecological modelling: how to keep the model as simple as possible without missing key variables and processes? *DynaGraM* is simpler than many other grassland models but more complex than other ones. As compared to more parsimonious mechanistic models based on ODE systems (Louie et al., 2002; Siehoff et al., 2011; Tilman, 1985), *DynaGraM* includes a consumption-degradation loop for nitrogen, the main limiting soil nutrient, and takes into account the seasonality of plant growth and resource competition (Lazzarotto et al., 2009). This added complexity was necessary to assess the model's sensitivity to soil fertility, climatic conditions and defoliation.

As both knowledge of grassland ecosystems and computer performance progress, the implementation of more and more details and processes is a general trend in grassland modelling. Our choice of a minimal model complexity implies some strong assumptions. As compared to more detailed models, such as *ModVege*, *Gemini* or *PROGRASS* (Jouven et al., 2006a; Lazzarotto et al., 2009; Soussana et al., 2012), *DynaGraM* considers only one single biomass compartment for each species without distinguishing aboveground plant structural components (i.e. vegetative or reproductive, green or dead) and ignores the belowground biomass (roots, rhizomes and storage organs) as well as many associated physiological processes. In accordance with most grassland growth models, *DynaGraM* only simulates vegetative growth and does not include seed reproduction or emergence of new species from the soil seed bank or by seed dispersal.

Model degradation techniques can be applied to assess consequences on model performance (simulation time, prediction accuracy) of reducing the number of variables and parameters in a complex model. Applied to grassland models, they often conclude to the necessity of keeping the full complexity to ensure an acceptable goodness of fit with empirical data (Lohier et al., 2016). In this paper, our goal was more strategical than tactical: we developed *DynaGraM* to address a specific theoretical question about the response of a grassland model to climatic, edaphic and management forcings in function of the number and identity of the state variables describing the plant community. The next step will be to calibrate and to validate the model against experimental data so as to use it for the simulation of climatic and management scenarios applied to real systems. Its performance in terms of computation time as compared to more complex models makes it possible to implement *DynaGraM* as a submodel in a spatially explicit, mosaic landscape model, such as *WoodPaM* (Gillet, 2008b; Peringer et al., 2013).

Alternatives to the development of new models may rely on re-usable components or submodels that could be coupled with generic crop simulators to simulate an assemblage of several species and reproduce plant community dynamics (Confalonieri, 2014). Another promising approach consists in comparing the performance of multiple grassland models so as to implement a multi-model ensemble prediction system in grasslands (Paleari and Confalonieri, 2016; Sándor et al., 2017).

3.5. Conclusion

Our simulations with *DynaGraM* confirmed most of our expectations but provided new insights on the diversity-productivity-stability relationship. After reaching a cyclic equilibrium, the final structure of the grassland plant community, described by green biomass of a given set of species, depends on the size of species pool. In accordance with the insurance hypothesis (Yachi and Loreau, 1999), increasing species richness insures the ecosystem against declines in its productivity caused by climatic fluctuations and periodic anthropogenic disturbances. However, depending on species identity and environmental conditions, the stability of the community, measured by the proportion of surviving species after 10-year simulations, and the evenness component of its diversity tend to decrease with the size of the species pool, due to environmental filtering and competitive exclusion.

Moreover, results of our tree-based sensitivity analysis revealed an unexpected shift in the key drivers of the final community structure, but not of its total biomass, when increasing the size of the species pool from two to 21 species. These findings create new challenges in ecological modelling to be raised through mathematical and simulation studies.

Acknowledgements

This research takes place in the Long Term Ecological Research (LTER) site Jurassian Arc (<http://zaaj.univ-fcomte.fr/?lang=en>), which supports long-term interdisciplinary research on the dynamics of mountain socio-ecological systems in the Jura Mountains. TM benefited from a PhD fellowship funded by the University of Franche-Comté. We thank Pascal Carrère, Julien Potier, Béatrice Laroche and Alexander Peringer for our fruitful discussions and their valuable advice. We acknowledge the two anonymous reviewers for their constructive comments that helped us improve our manuscript.

4. Supporting Informations

4.1. Appendix A: Variables and parameters of *DynaGraM*

All variables and parameters of *DynaGraM* model are exposed in the Table III.4 below, with their symbols, definitions, units and values. The Table III.5 below provides a list of the 21 herbaceous species to be selected in the alternative versions of *DynaGraM*, with their plant functional type (PFT), CSR strategy and species-specific parameter values.

4.2. Appendix B and C: Online Supplementary Material

The following supplementary material is available for this article.

Appendix B Preliminary identification stage of the sensitivity analysis of *DynaGraM*. This appendix details all results of the preliminary sensitivity analysis we performed to select the six key control parameters. Results stay in the three following tables:

Table III.6 Parameter sensitivity of total green biomass B_{tot} to deviations by $\pm 20\%$ from the default parameter values for DynaGraM2 and DynaGraM21. Changes were applied independently for each parameter, all other parameters keeping their default values.

Table III.7 Parameter sensitivity of species evenness B_{eve} to deviations by $\pm 20\%$ from the default parameter values for DynaGraM2 and DynaGraM21. Changes were applied independently for each parameter, all other parameters keeping their default values.

Table III.8 Ranking of parameters according to the sensitivity of total green biomass B_{tot} and of species evenness B_{eve} to variations in the default parameters for DynaGraM2 and DynaGraM21. Values were computed by both increasing and decreasing the default value of each parameter. Parameters were ranked according to the mean values of the 2 and 21 species.

Appendix C Main effects of key control parameters on biomass and species survival ratio. This appendix contains two figures that detail the main effects of the six parameters on total green biomass B_{tot} and species survival ratio S as revealed by dynamic trees.

Figure III.11 Main effects of six key parameters on total green biomass B_{tot} , from dynamic trees performed on DynaGraM2 (**A**) and DynaGraM21 (**B**) outputs. Climate parameters: Tm (temperature), Pm (precipitation); soil fertility parameters: Φ (fertiliser input), θ (mineralization rate); defoliation parameters: SD (livestock density), $ncut$ (mowing frequency).

Figure III.12 Main effects of six key parameters on species survival ratio S , from dynamic trees performed on DynaGraM2 (**A**) and DynaGraM21 (**B**) outputs. Climate parameters: Tm (temperature), Pm (precipitation); soil fertility parameters: Φ (fertiliser input), θ (mineralization rate); defoliation parameters: SD (livestock density), $ncut$ (mowing frequency).

4.2.1. Appendix B: Preliminary identification stage of the sensitivity analysis of *DynaGraM*

This appendix details all results of the preliminary sensitivity analysis we performed to select the most influential control parameters among all global parameters (except species-specific parameters, which vary among the different instances of the model). We limited to six this set of influential parameters, to keep reasonable the dimension of the matrix X built from all combinations of values in this parameter set (see Table III.2).

We applied a theoretical scenario of extensive land use to compute total biomass and species evenness values at a reference date, set at the 1st of October of the tenth year of simulation time (day 3559). This simulation length was long enough to allow the system to reach a cyclic equilibrium state. The management applied to the grassland, identically repeated over ten years, consisted on one cut event on the 1st of June (if two cuts, also on the 2nd of October), two months of extensive grazing with $SD = 1$ LSU ha⁻¹ from the 1st of July to the 31st of August, and a fertilization with mineral nitrogen spread six times between May and September ($\Phi = 90$ kg N ha⁻¹ y⁻¹, or 15 kg N ha⁻¹ per fertilizing event).

To analyse the sensitivity of the model to each parameter, we applied a deviation of $\pm 20\%$ from its default value (Table III.4), keeping all other parameters to their default values. As we wanted to select common parameters to the different versions of the model, we excluded from this analysis all species-specific parameters. We also excluded the days of management events, as they were part of the management choices, and the annual oscillation period ω , which is fixed to one year.

We computed the sensitivity analysis for both DYNAGRAM2 and DYNAGRAM21. Tables III.6 and III.7 show how the response variables shift following parameter changes. They contain new values, the ratio between modified and default values and the mean ratio deviation to 1 for 2 and 21 species, as calculated below in the case of total biomass.

$$\begin{aligned}
 \text{ratio} &= \frac{B_{tot}^{modified}(3559)}{B_{tot}^{default}(3559)} \\
 \text{mean ratio deviation} &= \left| 1 - \frac{\frac{B_{tot}^{modified}(3559)}{B_{tot}^{default}(3559)} \Big|_{2 \text{ species}} + \frac{B_{tot}^{modified}(3559)}{B_{tot}^{default}(3559)} \Big|_{21 \text{ species}}}{2} \right| \quad (III.12)
 \end{aligned}$$

To rank parameters according to their influence on response variables, Table III.8 gives mean values per parameter modified by both positive and negative deviations for each model. Parameters are sorted in decreasing order of their influence.

Results show that shifting any parameter by $\pm 20\%$ did not induce instabilities. The highest change of total biomass was obtained by decreasing Pm , leading to a decrease of B_{tot} by 22.9%. The highest impact on species evenness was obtained by decreasing $ncut$ with a decrease of Beve by 13.5%. Considering both increase and decrease changes, Table III.8 shows that parameters that most impact total biomass were (in decreasing order) Pm , Tm_1 , $PETm$, Tm and $PETa$, whereas parameters that most impact species evenness were (in decreasing order) Tm , Tm_1 , $ncut$, g_T and Tm_2 .

We selected from this first sensitivity analysis the six key parameters, which **(i)** are the most influential according to results of Table III.8, and **(ii)** belong to the three categories of control parameters presented in Table III.4: climate, soil fertility and defoliation. From Table III.8, we first selected Pm and Tm as the two most influential parameters on the total biomass and the species evenness, respectively. Then we preselected the 15 most influential parameters on total biomass and the 15 most influential parameters on species evenness. In order to diversify parameter categories, we excluded from this preselection some less influential climatic parameters: $PETm$, $PETa$, Ψ_T and Ta . We also excluded parameters that were not supposed to change according to our modelling purposes: Tm_1 , g_T , Tm_2 , g_{W3} , LAM , κ , ν and n_g . Five control parameters remained: $ncut$, WHC , θ , Φ and SD . As we already selected Pm , a climatic parameter linked to the amount of water reserve, we excluded WHC .

Finally, we selected from this preliminary sensitivity analysis six parameters belonging to three categories: climate (Pm and Tm), soil fertility (Φ and θ) and defoliation intensity (SD and $ncut$). We used this parameter set to build the **X** matrix in our further sensitivity analysis whose results are presented in sections 3.2 and 3.3.

Table III.6 – Parameter sensitivity of total green biomass B_{tot} to deviations by $\pm 20\%$ from the default parameter values for *DynaGraM2* and *DynaGraM21*. Changes were applied independently for each parameter, all other parameters keeping their default values.

Parameter	Variation	2 species		21 species		2 and 21 species	
		B_{tot}	Ratio B_{tot}	B_{tot}	Ratio B_{tot}	Mean ratio deviation	Rank
Default	0	1645	1	2174	1	1	
T_0	-20%	1662	1.0103	2225	1.0235	0.0169	52
T_0	+20%	1630	0.9909	2127	0.9784	0.0154	55
T_2	-20%	1645	1.0000	2174	1.0000	0.0000	75
T_2	+20%	1645	1.0000	2174	1.0000	0.0000	76
T_3	-20%	1645	1.0000	2174	1.0000	0.0000	77
T_3	+20%	1645	1.0000	2174	1.0000	0.0000	78
RUE_{max}	-20%	1622	0.9860	2114	0.9724	0.0208	50
RUE_{max}	+20%	1650	1.0030	2237	1.0290	0.0160	54
LAM	-20%	1792	1.0894	2210	1.0166	0.0530	28
LAM	+20%	1544	0.9386	2188	1.0064	0.0339	39
α	-20%	1669	1.0146	2091	0.9618	0.0264	45
α	+20%	1631	0.9915	2262	1.0405	0.0245	47
ν	-20%	1631	0.9915	2070	0.9522	0.0282	42
ν	+20%	1658	1.0079	2339	1.0759	0.0419	34
n_g	-20%	1649	1.0024	2146	0.9871	0.0077	58
n_g	+20%	1642	0.9982	2194	1.0092	0.0055	61
T_{tol}	-20%	1645	1.0000	2184	1.0046	0.0023	69
T_{tol}	+20%	1645	1.0000	2164	0.9954	0.0023	70
θ	-20%	1545	0.9392	1984	0.9126	0.0741	20
θ	+20%	1747	1.0620	2364	1.0874	0.0747	19
Nm_{max}	-20%	1645	1.0000	2174	1.0000	0.0000	79
Nm_{max}	+20%	1645	1.0000	2174	1.0000	0.0000	80
WHC	-20%	1497	0.9100	2012	0.9255	0.0822	17
WHC	+20%	1745	1.0608	2264	1.0414	0.0511	30
PWP	-20%	1651	1.0036	2182	1.0037	0.0037	66
PWP	+20%	1639	0.9964	2166	0.9963	0.0037	67
Tm_1	-20%	1895	1.1520	2707	1.2452	0.1986	2
Tm_1	+20%	1370	0.8328	1722	0.7921	0.1875	3
Tm_2	-20%	1527	0.9283	1951	0.8974	0.0872	16
Tm_2	+20%	1691	1.0280	2289	1.0529	0.0404	35
g_T	-20%	1752	1.0650	2431	1.1182	0.0916	14
g_T	+20%	1483	0.9015	1884	0.8666	0.1159	11
g_{W1}	-20%	1701	1.0340	2314	1.0644	0.0492	31
g_{W1}	+20%	1585	0.9635	2046	0.9411	0.0477	32
g_{W2}	-20%	1689	1.0267	2232	1.0267	0.0267	43
g_{W2}	+20%	1610	0.9787	2123	0.9765	0.0224	48
g_{W3}	-20%	1540	0.9362	2005	0.9223	0.0708	21
g_{W3}	+20%	1748	1.0626	2315	1.0649	0.0637	24
PET_{max}	-20%	1667	1.0134	2261	1.0400	0.0267	44
PET_{max}	+20%	1637	0.9951	2128	0.9788	0.0130	56
β_1	-20%	1633	0.9927	2183	1.0041	0.0057	59
β_1	+20%	1652	1.0043	2165	0.9959	0.0042	64
β_2	-20%	1645	1.0000	2174	1.0000	0.0000	81
β_2	+20%	1645	1.0000	2174	1.0000	0.0000	82
SD	-20%	1641	0.9976	2179	1.0023	0.0024	68
SD	+20%	1650	1.0030	2176	1.0009	0.0020	72

Table III.6 continued from previous page

$SD_{\max}$	-20%	1645	1.0000	2158	0.9926	0.0037	65
$SD_{\max}$	+20%	1645	1.0000	2184	1.0046	0.0023	71
κ	-20%	1701	1.0340	2254	1.0368	0.0354	38
κ	+20%	1608	0.9775	2112	0.9715	0.0255	46
Φ	-20%	1548	0.9410	2049	0.9425	0.0582	26
Φ	+20%	1744	1.0602	2309	1.0621	0.0611	25
Φ_u	-20%	1603	0.9745	2101	0.9664	0.0296	41
Φ_u	+20%	1702	1.0347	2257	1.0382	0.0364	37
Φ_d	-20%	1643	0.9988	2169	0.9977	0.0018	73
Φ_d	+20%	1647	1.0012	2178	1.0018	0.0015	74
$ncut$	0 cuts	1465	0.8906	2430	1.1178	0.1136	12
$ncut$	2 cuts	1569	0.9538	1941	0.8928	0.0767	18
Tm	-20%	1482	0.9009	1877	0.8634	0.1179	10
Tm	+20%	1840	1.1185	2606	1.1987	0.1586	5
Pm	-20%	1233	0.7495	1721	0.7916	0.2294	1
Pm	+20%	1896	1.1526	2390	1.0994	0.1260	7
$PARm$	-20%	1585	0.9635	2106	0.9687	0.0339	40
$PARm$	+20%	1668	1.0140	2221	1.0216	0.0178	51
$PETm$	-20%	1883	1.1447	2373	1.0915	0.1181	9
$PETm$	+20%	1298	0.7891	1825	0.8395	0.1857	4
Ta	-20%	1549	0.9416	2009	0.9241	0.0671	22
Ta	+20%	1788	1.0869	2367	1.0888	0.0879	15
Pa	-20%	1551	0.9429	2076	0.9549	0.0511	29
Pa	+20%	1732	1.0529	2256	1.0377	0.0453	33
$PARa$	-20%	1660	1.0091	2177	1.0014	0.0052	62
$PARa$	+20%	1631	0.9915	2168	0.9972	0.0056	60
$PETa$	-20%	1843	1.1204	2342	1.0773	0.0988	13
$PETa$	+20%	1412	0.8584	1928	0.8868	0.1274	6
Ψ_T	-20%	1392	0.8462	1969	0.9057	0.1240	8
Ψ_T	+20%	1793	1.0900	2256	1.0377	0.0638	23
Ψ_P	-20%	1656	1.0067	2178	1.0018	0.0043	63
Ψ_P	+20%	1572	0.9556	2098	0.9650	0.0397	36
Ψ_{PAR}	-20%	1588	0.9653	2154	0.9908	0.0219	49
Ψ_{PAR}	+20%	1674	1.0176	2173	0.9995	0.0090	57
Ψ_{PET}	-20%	1752	1.0650	2273	1.0455	0.0553	27
Ψ_{PET}	+20%	1602	0.9739	2158	0.9926	0.0167	53

Table III.7 – Parameter sensitivity of species evenness B_{eve} to deviations by $\pm 20\%$ from the default parameter values for *DynaGraM2* and *DynaGraM21*. Changes were applied independently for each parameter, all other parameters keeping their default values.

Parameter	Variation	2 species		21 species		2 and 21 species	
		B_{eve}	Ratio B_{eve}	B_{eve}	Ratio B_{eve}	Mean ratio deviation	Rank
Default	0	0.7518	1	0.5672	1		
T_0	-20%	0.7432	0.9886	0.5512	0.9718	0.0198	45
T_0	+20%	0.76	1.0109	0.5787	1.0203	0.0156	52
T_2	-20%	0.7518	1.0000	0.5672	1.0000	0.0000	75
T_2	+20%	0.7518	1.0000	0.5672	1.0000	0.0000	76
T_3	-20%	0.7518	1.0000	0.5672	1.0000	0.0000	77
T_3	+20%	0.7518	1.0000	0.5672	1.0000	0.0000	78
RUE_{max}	-20%	0.7791	1.0363	0.5708	1.0063	0.0213	41
RUE_{max}	+20%	0.7329	0.9749	0.5474	0.9651	0.0300	34
LAM	-20%	0.7271	0.9671	0.5013	0.8838	0.0745	6
LAM	+20%	0.7716	1.0263	0.5982	1.0547	0.0405	27
α	-20%	0.7316	0.9731	0.5306	0.9355	0.0457	24
α	+20%	0.7709	1.0254	0.5859	1.0330	0.0292	35
ν	-20%	0.7992	1.0630	0.5879	1.0365	0.0498	23
ν	+20%	0.7092	0.9433	0.5166	0.9108	0.0729	7
n_g	-20%	0.7334	0.9755	0.5121	0.9029	0.0608	16
n_g	+20%	0.7662	1.0192	0.6007	1.0591	0.0391	28
T_{tol}	-20%	0.7516	0.9997	0.5683	1.0019	0.0011	69
T_{tol}	+20%	0.7519	1.0001	0.5647	0.9956	0.0023	68
θ	-20%	0.727	0.9670	0.5562	0.9806	0.0262	37
θ	+20%	0.771	1.0255	0.5792	1.0212	0.0233	40
Nm_{max}	-20%	0.7518	1.0000	0.5672	1.0000	0.0000	79
Nm_{max}	+20%	0.7518	1.0000	0.5672	1.0000	0.0000	80
WHC	-20%	0.7554	1.0048	0.5937	1.0467	0.0258	38
WHC	+20%	0.7501	0.9977	0.5478	0.9658	0.0182	47
PWP	-20%	0.7521	1.0004	0.567	0.9996	0.0004	73
PWP	+20%	0.7515	0.9996	0.5674	1.0004	0.0004	74
Tm_1	-20%	0.8154	1.0846	0.6356	1.1206	0.1026	3
Tm_1	+20%	0.6678	0.8883	0.5494	0.9686	0.0716	10
Tm_2	-20%	0.6895	0.9171	0.5352	0.9436	0.0696	12
Tm_2	+20%	0.7835	1.0422	0.6257	1.1031	0.0727	8
g_T	-20%	0.7978	1.0612	0.6364	1.1220	0.0916	4
g_T	+20%	0.6876	0.9146	0.5387	0.9498	0.0678	13
g_{W1}	-20%	0.7713	1.0259	0.5852	1.0317	0.0288	36
g_{W1}	+20%	0.7332	0.9753	0.5574	0.9827	0.0210	42
g_{W2}	-20%	0.7544	1.0035	0.5659	0.9977	0.0029	66
g_{W2}	+20%	0.7495	0.9969	0.5684	1.0021	0.0026	67
g_{W3}	-20%	0.7416	0.9864	0.5695	1.0041	0.0088	54
g_{W3}	+20%	0.7586	1.0090	0.5642	0.9947	0.0072	58
PET_{max}	-20%	0.7713	1.0259	0.5963	1.0513	0.0386	29
PET_{max}	+20%	0.7443	0.9900	0.5375	0.9476	0.0312	33
β_1	-20%	0.7551	1.0044	0.5732	1.0106	0.0075	57
β_1	+20%	0.7491	0.9964	0.5615	0.9900	0.0068	59
β_2	-20%	0.7518	1.0000	0.5672	1.0000	0.0000	81
β_2	+20%	0.7518	1.0000	0.5672	1.0000	0.0000	82
SD	-20%	0.7441	0.9898	0.512	0.9027	0.0538	20
SD	+20%	0.7594	1.0101	0.6125	1.0799	0.0450	25

Table III.7 continued from previous page

$SD_{\max}$	-20%	0.7519	1.0001	0.5626	0.9919	0.0041	63
$SD_{\max}$	+20%	0.7517	0.9999	0.5683	1.0019	0.0010	70
κ	-20%	0.7481	0.9951	0.5063	0.8926	0.0561	19
κ	+20%	0.7553	1.0047	0.625	1.1019	0.0533	21
Φ	-20%	0.7226	0.9612	0.549	0.9679	0.0355	32
Φ	+20%	0.7787	1.0358	0.5875	1.0358	0.0358	31
Φ_u	-20%	0.7485	0.9956	0.5741	1.0122	0.0083	56
Φ_u	+20%	0.7554	1.0048	0.5605	0.9882	0.0083	55
Φ_d	-20%	0.7513	0.9993	0.567	0.9996	0.0005	71
Φ_d	+20%	0.7522	1.0005	0.5674	1.0004	0.0004	72
$ncut$	0 cuts	0.7209	0.9589	0.4374	0.7712	0.1350	1
$ncut$	2 cuts	0.7772	1.0338	0.5434	0.9580	0.0379	30
Tm	-20%	0.8123	1.0805	0.5333	0.9402	0.0701	11
Tm	+20%	0.7313	0.9727	0.462	0.8145	0.1064	2
Pm	-20%	0.7681	1.0217	0.623	1.0984	0.0600	17
Pm	+20%	0.7453	0.9914	0.4903	0.8644	0.0721	9
$PARm$	-20%	0.7676	1.0210	0.579	1.0208	0.0209	43
$PARm$	+20%	0.7409	0.9855	0.5547	0.9780	0.0183	46
$PETm$	-20%	0.744	0.9896	0.4838	0.8530	0.0787	5
$PETm$	+20%	0.7797	1.0371	0.6157	1.0855	0.0613	15
Ta	-20%	0.7677	1.0211	0.5562	0.9806	0.0203	44
Ta	+20%	0.7415	0.9863	0.5271	0.9293	0.0422	26
Pa	-20%	0.7537	1.0025	0.5837	1.0291	0.0158	51
Pa	+20%	0.7504	0.9981	0.5501	0.9699	0.0160	50
$PARa$	-20%	0.7541	1.0031	0.5646	0.9954	0.0038	64
$PARa$	+20%	0.7502	0.9979	0.57	1.0049	0.0035	65
$PETa$	-20%	0.7457	0.9919	0.5014	0.8840	0.0621	14
$PETa$	+20%	0.7674	1.0208	0.6134	1.0815	0.0511	22
Ψ_T	-20%	0.8147	1.0837	0.5867	1.0344	0.0590	18
Ψ_T	+20%	0.7514	0.9995	0.5545	0.9776	0.0115	53
Ψ_P	-20%	0.7498	0.9973	0.5504	0.9704	0.0161	48
Ψ_P	+20%	0.7551	1.0044	0.593	1.0455	0.0249	39
Ψ_{PAR}	-20%	0.7605	1.0116	0.5663	0.9984	0.0066	61
Ψ_{PAR}	+20%	0.7472	0.9939	0.5712	1.0071	0.0066	60
Ψ_{PET}	-20%	0.748	0.9949	0.5645	0.9952	0.0049	62
Ψ_{PET}	+20%	0.7543	1.0033	0.5509	0.9713	0.0160	49

4.2.2. Appendix C: Main effects of key control parameters on biomass and species survival ratio

The two figures III.11 and III.12 below detail the main effects of the six parameters on total green biomass B_{tot} and species survival ratio S as revealed by dynamic trees.

Table III.4 – Summary of all variables and parameters of *DynaGraM*. Values of the species-specific parameters are given in Table III.5.

Symbol	Definition	Unit	Value
State variables			
B_i	Green biomass of species or PFT i	kg DM ha ⁻¹	$B_i(0) = 200/n$
No	Organic nitrogen, stored in the soil organic matter	kg N ha ⁻¹	$No(0) = 5800$
Nm	Mineral nitrogen (nitrate and ammonium) in the soil solution, available for plant uptake	kg N ha ⁻¹	$Nm(0) = 20$
WR	Water reserve in the soil, available for plant uptake	mm	$WR(0) = WHC$
Climatic forcing variables			
T	Surface temperature	°C	function
P	Daily precipitation	mm d ⁻¹	function
PAR	Photosynthetically active radiation	MJ m ⁻² d ⁻¹	function
PET	Potential evapotranspiration	mm d ⁻¹	function
Plant species-specific parameters			
n	Number of species or PFTs	[count]	{2, 4, 7, 21}
SLA_i	Specific leaf area	m ² g ⁻¹	species-specific
λ_i	Proportion of biomass removed by a mowing event	d ⁻¹	species-specific
ρ_i	Appetence for feeding regime of cattle	[-]	species-specific
σ_i	Utilization indicator value for the trampling tolerance	[-]	species-specific
δ_i	Leaf nitrogen content	kg N (kg DM) ⁻¹	species-specific
k_i	Half-saturation constant: resource level at which growth rate is half its maximum	kg N ha ⁻¹	species-specific
μ_i	Basic senescence rate of leaves	d ⁻¹	species-specific
$T_{1,i}$	Lower limit of optimum of daily temperature for photosynthesis	°C	species-specific
η_i	Water stress tolerance exponent	[-]	species-specific
Plant growth processes and tolerance parameters			
T_0	Base temperature for light utilization and development	°C	3
T_2	Higher limit of optimum of daily temperature for photosynthesis	°C	20
T_3	Maximal temperature for light utilization and development	°C	40
RUE_{max}	Maximum radiation use efficiency	g DM MJ ⁻¹	3
LAM	Proportion of laminae in green biomass	[-]	0.68
α	Extinction coefficient	[-]	0.6
ν	Holling coefficient for mineral nitrogen consumption	[-]	2
ng	Holling coefficient for green biomass removal by grazing	[-]	2
T_{tol}	Amplification exponent of the control function $f(X)$ of trampling	[-]	0.5
Soil parameters			
θ	Nitrogen mineralization rate	d ⁻¹	$7 \cdot 10^{-4}$
Nm_{max}	Maximal amount of Nm stored in the soil before lixiviation	kg N ha ⁻¹	120
WHC	Volumetric water content at field capacity	mm	150
PWP	Volumetric soil water content at permanent wilting point	mm	7.5
Tm_1	Critical temperature for maximal mineralization rate of No to Nm	°C	40
TM_2	Empirical parameters describing effect of temperature on mineralization	°C	31.79
g_T	Empirical parameters describing effect of temperature on mineralization	[-]	3.36
gW_1	Empirical parameters describing effect of soil water on mineralization	[-]	1
gW_2	Empirical parameters describing effect of soil water on mineralization	[-]	6.63
gW_3	Empirical parameters describing effect of soil water on mineralization	[-]	-5.69
PET_{max}	Maximal measured value of {PET}	mm d ⁻¹	3.75
β_1	Empirical parameter for fitting f_W function of Jouven et al.	[-]	6.467
β_2	Empirical parameter for fitting f_W function of Jouven et al.	[-]	$7.623 \cdot 10^{-8}$
Management parameters and auxiliary variables			
SD	Livestock density, number of adult bovine units per hectare	LSU ha ⁻¹	[0, SD_{max}]
SD_{max}	Maximal possible livestock density	LSU ha ⁻¹	3
κ	Daily consumption of 1 adult bovine unit	kg DM LSU ⁻¹ d ⁻¹	18
Φ	Yearly input of mineral nitrogen fertilizer in the soil	kg N ha ⁻¹ a ⁻¹	0
Φ_u	Rate of mineral nitrogen restitution by cattle urine deposition	kg N ha ⁻¹ d ⁻¹	0.315
Φ_d	Rate of organic nitrogen restitution by cattle dung deposition	kg N ha ⁻¹ d ⁻¹	0.236
$ncut$	Number of mowing events per year	[-]	{0, 1, 2, 3}
Climatic parameters			
ω	Seasonal oscillation period, conversion of radian in days	d ⁻¹	$2\pi/365$
Tm	Mean annual values of temperature T	°C	8.517
Pm	Mean annual values of sum of monthly precipitations P	mm d ⁻¹	2.056
$PARm$	Mean annual values of PAR	MJ m ⁻² d ⁻¹	5.434
$PETm$	Mean annual values of PET	mm d ⁻¹	1.93
Ta	Amplitude of T	°C	14.81
Pa	Amplitude of P	mm d ⁻¹	1.168
$PARa$	Amplitude of PAR	MJ m ⁻² d ⁻¹	7.344
$PETa$	Amplitude of PET	mm d ⁻¹	3.542
Ψ_T	Origin phase of oscillations for T	d	106.5
Ψ_P	Origin phase of oscillations for P	d	110.5
Ψ_{PAR}	Origin phase of oscillations for PAR	d	80.8
Ψ_{PET}	Origin phase of oscillations for PET	d	87.76

Table III.5 – List of the 21 herbaceous species to be selected in the alternative versions of *DynaGram*, with their plant functional type (PFT), CSR strategy (Pierce et al., 2017) and species-specific parameter values: *SLA* specific leaf area (Perronne et al., 2014); λ proportion of biomass removed by a mowing event, estimated from canopy height (Perronne et al., 2014); ρ appetite for cattle (Kühn et al., 2004); σ trampling tolerance (Kühn et al., 2004); δ leaf nitrogen content (Soussana et al., 2012); k half-saturation constant of the nitrogen resource, estimated from N requirement (Julve, 2017); μ leaf senescence rate (Ryser and Urbas, 2000); T_1 lower limit of optimal growth temperature (Al Haj Khaled et al., 2005); η water requirement (Julve, 2017). In bold, the two species considered for DYNAGRAM2 and kept for defining the assemblages of DYNAGRAM4 and DYNAGRAM7. PFTs are defined by four groups of grasses and three life forms of dicots (Ansquer et al., 2004; Cruz et al., 2002): A, early and fast-growing grasses in fertile and frequently disturbed grasslands; B, competitive and productive grasses in fertile and unfrequently disturbed grasslands; C, late and slow-growing grasses in infertile and frequently disturbed grasslands; D, late and slow-growing grasses in infertile and unfrequently disturbed grasslands; E, erect forbs; R, rosette forbs; L, legumes.

Symbol	Name	PFT	CSR	<i>SLA</i>	λ	ρ	σ	δ	k	μ	T_1	η
Lol.per	<i>Lolium perenne</i>	A	R/CR	0.0286	0.40	9	8	0.0182	13.00	0.0303	7.5	1.000
Ely.rep	<i>Elymus repens</i>	A	CSR	0.0233	0.70	6	7	0.0106	12.00	0.0178	9.5	1.000
Ant.odo	<i>Anthoxanthum odoratum</i>	B	S/SR	0.0283	0.70	4	5	0.0173	12.00	0.0192	11.0	1.000
Arr.ela	<i>Arrhenatherum elatius</i>	B	SR/CSR	0.0299	0.80	8	3	0.0238	11.00	0.0250	8.5	1.000
Dac.glo	<i>Dactylis glomerata</i>	B	CSR	0.0253	0.50	8	6	0.0094	11.00	0.0230	10.0	1.000
Poa.tri	<i>Poa trivialis</i>	B	CSR	0.0331	0.50	7	6	0.0224	11.00	0.0250	8.0	2.000
Agr.cap	<i>Agrostis capillaris</i>	C	SR	0.0286	0.80	5	5	0.0205	7.50	0.0205	16.0	1.000
Bro.ere	<i>Bromopsis erecta</i>	C	S/SR	0.0155	0.90	12	1	0.0105	5.15	0.0160	15.3	0.500
Fes.rub	<i>Festuca rubra</i>	C	SR	0.0164	0.90	5	6	0.0137	7.00	0.0138	13.0	1.000
Nar.str	<i>Nardus stricta</i>	C	S	0.0110	0.58	9	2	0.0175	4.85	0.0115	15.0	1.000
Tri fla	<i>Trisetum flavescens</i>	C	SR/CSR	0.0205	0.91	5	4	0.0130	6.00	0.0212	14.0	1.000
Bra.pin	<i>Brachypodium pinnatum</i>	D	SR/CSR	0.0234	0.92	12	1	0.0202	6.25	0.0167	16.5	1.000
Poa.cha	<i>Poa chaixii</i>	D	S/CSR	0.0207	0.40	3	4	0.0175	10.00	0.0250	8.0	1.000
Ger.syl	<i>Geranium sylvaticum</i>	E	CSR	0.0315	0.82	8	3	0.0175	10.50	0.0220	8.5	2.000
Her.sph	<i>Heracleum sphondylium</i>	E	C	0.0230	0.75	6	3	0.0175	11.00	0.0176	9.0	1.000
Pla.lan	<i>Plantago lanceolata</i>	R	C/CR	0.0196	0.69	3	9	0.0191	9.00	0.0159	12.0	1.000
Tar.off	<i>Taraxacum officinale</i>	R	CR	0.0324	0.92	7	8	0.0175	9.00	0.0224	12.5	1.000
Ver.cha	<i>Veronica chamaedrys</i>	R	SR/CSR	0.0277	0.80	3	7	0.0196	9.00	0.0220	13.0	1.000
Lot.cor	<i>Lotus corniculatus</i>	L	R/SR	0.0224	0.95	9	1	0.0175	7.75	0.0173	11.5	0.707
Tri.pra	<i>Trifolium pratense</i>	L	R/CSR	0.0228	0.82	8	3	0.0196	8.00	0.0175	11.5	1.000
Tri.rep	<i>Trifolium repens</i>	L	R/CR	0.0343	0.90	9	8	0.0195	8.50	0.0234	13.0	1.000

Table III.8 – Ranking of parameters according to the sensitivity of total green biomass B_{tot} and of species evenness B_{eve} to variations in the default parameters for *DynaGraM2* and *DynaGraM21*. Values were computed by both increasing and decreasing the default value of each parameter. Parameters were ranked according to the mean values of the 2 and 21 species.

Total species biomass B_{tot}				Species evenness B_{eve}			
Parameter	Mean ratio deviation for 2 and 21 species	Ratio deviation for 2 species	Ratio deviation for 21 species	Parameter	Mean ratio deviation for 2 and 21 species	Ratio deviation for 2 species	Ratio deviation for 21 species
<i>Pm</i>	0.1896	0.2015	0.1777	<i>Tm</i>	0.0882	0.0539	0.1226
<i>Tm</i> ₁	0.1763	0.1596	0.1931	<i>Tm</i> ₁	0.0871	0.0982	0.0760
<i>PETm</i>	0.1649	0.1778	0.1519	<i>ncut</i>	0.0864	0.0374	0.1354
<i>Tm</i>	0.1235	0.1088	0.1382	<i>gT</i>	0.0797	0.0733	0.0861
<i>PETa</i>	0.1221	0.1310	0.1131	<i>Tm</i> ₂	0.0711	0.0625	0.0798
Ψ_T	0.1079	0.1219	0.0939	<i>PETm</i>	0.0700	0.0237	0.1163
<i>gT</i>	0.0928	0.0818	0.1038	<i>Pm</i>	0.0661	0.0152	0.1170
<i>ncut</i>	0.0865	0.0778	0.0951	ν	0.0614	0.0599	0.0629
<i>Ta</i>	0.0751	0.0726	0.0775	<i>LAM</i>	0.0575	0.0296	0.0854
<i>WHC</i>	0.0710	0.0754	0.0667	<i>PETa</i>	0.0566	0.0144	0.0987
θ	0.0679	0.0614	0.0744	κ	0.0547	0.0048	0.1046
<i>gW</i> ₃	0.0652	0.0632	0.0673	<i>n_g</i>	0.0500	0.0218	0.0781
Φ	0.0596	0.0596	0.0597	<i>SD</i>	0.0494	0.0102	0.0886
<i>LAM</i>	0.0594	0.0754	0.0434	α	0.0374	0.0261	0.0487
<i>Tm</i> ₂	0.0568	0.0498	0.0638	Φ	0.0356	0.0373	0.0339
<i>Pa</i>	0.0516	0.0550	0.0482	Ψ_T	0.0352	0.0421	0.0284
<i>gW</i> ₁	0.0419	0.0353	0.0484	<i>PET</i> _{max}	0.0349	0.0180	0.0518
Ψ_{PET}	0.0408	0.0456	0.0360	<i>Ta</i>	0.0312	0.0174	0.0450
Φ_u	0.0315	0.0301	0.0330	<i>RUE</i> _{max}	0.0257	0.0307	0.0206
<i>k</i>	0.0294	0.0283	0.0305	<i>gW</i> ₁	0.0249	0.0253	0.0245
<i>PAR</i> _m	0.0255	0.0252	0.0258	θ	0.0248	0.0293	0.0203
<i>gW</i> ₂	0.0243	0.0240	0.0245	<i>WHC</i>	0.0220	0.0035	0.0405
Ψ_P	0.0237	0.0255	0.0220	Ψ_P	0.0205	0.0035	0.0376
ν	0.0216	0.0082	0.0350	<i>PAR</i> _m	0.0196	0.0178	0.0214
Ψ_{PAR}	0.0208	0.0261	0.0155	<i>T</i> ₀	0.0177	0.0112	0.0242
<i>a</i>	0.0185	0.0116	0.0254	<i>Pa</i>	0.0159	0.0022	0.0296
<i>PET</i> _{max}	0.0145	0.0091	0.0199	Ψ_{PET}	0.0105	0.0042	0.0167
<i>RUE</i> _{max}	0.0135	0.0085	0.0184	Φ_u	0.0083	0.0046	0.0120
<i>T</i> ₀	0.0129	0.0097	0.0161	<i>gW</i> ₃	0.0080	0.0113	0.0047
<i>PARa</i>	0.0071	0.0088	0.0054	β_1	0.0072	0.0040	0.0103
β_1	0.0054	0.0058	0.0050	Ψ_{PAR}	0.0066	0.0088	0.0043
<i>n_g</i>	0.0044	0.0021	0.0066	<i>PARa</i>	0.0037	0.0026	0.0048
<i>PWP</i>	0.0037	0.0036	0.0037	<i>gW</i> ₂	0.0027	0.0033	0.0022
<i>SD</i>	0.0025	0.0027	0.0022	<i>SD</i> _{max}	0.0026	0.0001	0.0050
<i>SD</i> _{max}	0.0015	0.0000	0.0030	<i>T</i> _{tol}	0.0017	0.0002	0.0032
Φ_d	0.0014	0.0012	0.0016	Φ_d	0.0005	0.0006	0.0004
<i>T</i> _{tol}	0.0011	0.0000	0.0023	<i>PWP</i>	0.0004	0.0004	0.0004
<i>T</i> ₂	0.0000	0.0000	0.0000	<i>T</i> ₂	0.0000	0.0000	0.0000
<i>T</i> ₃	0.0000	0.0000	0.0000	<i>T</i> ₃	0.0000	0.0000	0.0000
<i>Nm</i> _{max}	0.0000	0.0000	0.0000	<i>Nm</i> _{max}	0.0000	0.0000	0.0000
β_2	0.0000	0.0000	0.0000	β_2	0.0000	0.0000	0.0000

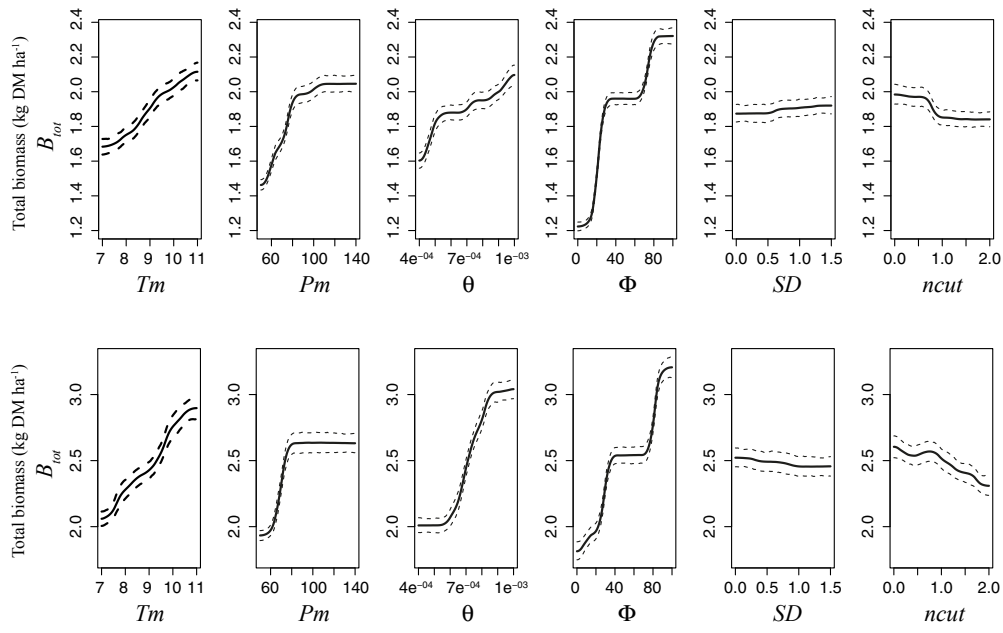


Figure III.11 – Main effects of six key parameters on total biomass B_{tot} , from dynamic trees performed on *DynaGraM2* (A) and *DynaGraM21* (B) outputs. Climate parameters: Tm (temperature), Pm (precipitation); soil fertility parameters: Φ (fertiliser input), θ (mineralization rate); defoliation parameters: SD (livestock density), $ncut$ (mowing frequency).

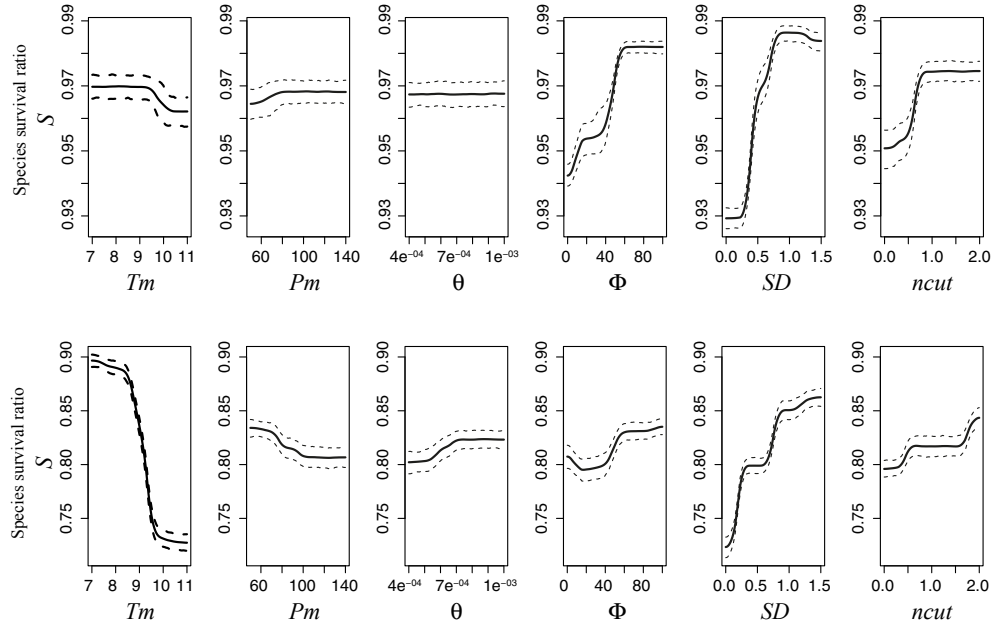


Figure III.12 – Main effects of six key parameters on species survival ratio S , from dynamic trees performed on *DynaGraM2* (A) and *DynaGraM21* (B) outputs. Climate parameters: Tm (temperature), Pm (precipitation); soil fertility parameters: Φ (fertiliser input), θ (mineralization rate); defoliation parameters: SD (livestock density), $ncut$ (mowing frequency).

Validation et performances du modèle

Résumé : A travers les Chapitres II et III, nous avons décrit de façon exhaustive le système d'équations différentielles correspondant au modèle *DynaGraM*, l'estimation des valeurs des paramètres de ce système, le choix de la méthode d'intégration numérique. Ces éléments nous permettent de représenter par simulation numérique la dynamique d'un assemblage prairial donné. Nous avons alors successivement réalisé deux analyses de sensibilité du modèle afin de caractériser le comportement de *DynaGraM* en fonction du niveau de diversité considéré (nombre de variables d'états B_i). Nous avons ainsi établi que le choix de sept espèces herbacées ou Type Fonctionnels de Plantes (PFTs, pour *plant functional types*) semble être un bon compromis pour intégrer une notion de diversité au sein du modèle tout en conservant un nombre relativement limité de variables d'états.

Désormais, nous chercherons à évaluer les performances du modèle *DynaGraM*. Ce quatrième chapitre se focalise ainsi sur une étape clé d'un processus de modélisation : la validation.

1. Introduction

Une étude de 2009 (EU-COM, 2009) a évalué l'état de conservation des prairies européennes et a montré que moins de 20% de ces habitats sont répertoriés dans un "état favorable". Cette étude fait directement écho à la dégradation observée de la flore des prairies naturelles et semi-naturelles d'Europe centrale et de l'Ouest. Rappelons qu'avec les changements climatiques, les modifications et l'intensification de l'utilisation de ces prairies à des fins agricoles sont considérées comme d'importants facteurs responsables de la diminution de cette biodiversité d'espèce herbacée (Botkin et al., 2007; Van Calster et al., 2008). Le maintien et la restauration des hauts niveaux de biodiversité de la flore observée dans les prairies semi-permanentes ayant fait l'objet d'une utilisation extensive de longue date nécessitent d'évaluer l'impact de ces pratiques agricoles sur l'assemblage prairial. Ce type de gestion est déterminant, car un abandon du milieu, au même titre qu'une intensification de son utilisation, mènent à de sévères diminutions de la diversité des espèces (Rosenthal, 2010).

L'utilisation de modèles mathématiques pour comprendre, et ainsi mieux appréhender les conséquences de différents régimes d'utilisation d'une parcelle prairiale, apparaît déterminante. Conclure un travail de modélisation implique une étape de quantification des biomasses végétales en terme de production et de composition. Ce travail théorique pourra contribuer, au fil des réutilisations et ajustements, à soutenir les autorités en charge de la gestion des paysages, qui souvent manquent d'arguments et de connaissances scientifiques pour soutenir leurs décisions (Pullin and Knight, 2005; Sutherland et al., 2004) Après les considérations théoriques du Chapitre III, nous visons à présent à confronter le modèle *DynaGraM* à des dynamiques prairiales réellement observées. Ce travail de quantification du modèle passe par une étape de validation.

Nous allons ainsi comparer les simulations numériques de *DynaGraM* portant sur (i) la production fourragère et sur (ii) la composition en espèces herbacées du couvert végétal avec des mesures réalisées sur des prairies permanentes expérimentales. Nous avons sélectionné quatre parcelles réparties en deux sites, Laqueuille et Oensingen. Ces quatre prairies se distinguent par leur utilisation, intensive ou extensive, en pâturage ou en fauche. Ce choix de modes de gestion très différents nous permet de confronter nos simulations à des assemblages végétaux sensiblement distincts, répondant à une large diversité fonctionnelle. Cette prise en compte de diverses pratiques agricoles est un point fort du modèle *DynaGraM*.

Nous comparerons également nos simulations avec les sorties d'un autre modèle, *ModVege*, afin de mettre en perspective notre travail de modélisation avec la littérature. Le choix de cet autre modèle se justifie par la similarité dans le formalisme utilisé (niveau de complexité et objectifs recherchés de modélisation). Publié et validé en 2006 (Jouven et al., 2006a,b), ce modèle a fait l'objet de récents ajustements (Calanca et al., 2016) ; aujourd'hui des travaux en vue de nouveaux développements sont en cours d'élaboration (application aux pâturages et confrontation du modèle avec des prairies du climat méditerranéen). Néanmoins, de nombreux points distinguent *DynaGraM* de *ModVege* ; aussi seules les productions fourragères en prairies de fauche seront comparées.

2. Matériel et méthodes

2.1. Matériel : données issues de prairies expérimentales

2.1.1. Quatre parcelles d'étude

L'Arc Jurassien et les collaborations avec la ZAAJ (Zone Atelier Arc Jurassien) donnent à cette zone d'étude un intérêt fort pour l'étude des écosystèmes prairiaux. En effet, ces derniers (prairies de fauche, pâturages, pelouses maigres) représentent une proportion non-négligeable du paysage jurassien, un important réservoir de biodiversité et une ressource économique majeure en Franche-Comté et en Suisse voisine, notamment pour l'élevage laitier et la production de fromages AOP (Mauchamp et al., 2012).

Bien que le modèle *DynaGraM* soit construit sous une forme suffisamment générique pour s'ajuster à de nombreux types de prairies, notre cadre d'étude se limitera aux prairies permanentes semi-naturelles d'Europe de l'Ouest. Le massif jurassien ne comprenant pas de sites expérimentaux en prairie, nous confrontons notre modèle à des sites expérimentaux de régions voisines. Nous nous focaliserons donc sur quatre parcelles répartis entre le Plateau suisse et le Massif Central. Confronter le modèle à deux zones géographiques bien distinctes nous permet de tester convenablement sa capacité d'ajustement aux types de prairies communément rencontrées. Ces quatre parcelles se distinguent principalement par leur utilisation agricole (fauche ou pâturage) et par leur altitude. Ils sont chacun divisés en deux parcelles, rendant respectivement compte d'une utilisation intensive et extensive de la prairie.

La végétation de ces quatre parcelles d'étude a fait l'objet d'un suivi pluriannuel, durant lequel ont été mesurés la biomasse totale, l'indice foliaire spécifique (*LAI* pour *Leaf Area Index*, exprimé en m^2 de surface occupée par les feuilles composant le couvert végétal par m^2 de surface au sol) ainsi que la composition en espèces de l'assemblage. Nous nous appuierons sur ces différentes mesures pour évaluer les performances de simulation du modèle *DynaGraM*. Cette comparaison entre simulations et observations correspond donc à l'étape de validation du modèle. Nous confronterons également les simulations de *DynaGraM* avec celles de *ModVege* (Jouven et al., 2006a; Calanca et al., 2016). Cette comparaison nous permet de confronter les performances de ce nouveau modèle à la littérature, c'est-à-dire à un modèle déjà validé. Nous avons choisi ce modèle comme référence car ses objectifs de modélisation et sa complexité s'apparentent à la démarche que nous avons suivie (voir description plus précise dans le Chapitre I).

Nous considérons ici deux écosystèmes prairiaux situés à des altitudes sensiblement différentes : Oensingen (OE, Suisse, 450 m d'altitude) et Laqueuille (LA, France, 1040 m d'altitude). Le premier site, Oensingen, est divisée en deux parcelles sur lesquelles sont respectivement appliqués un régime de fauche intensive (4 à 5 fauches annuelles avec une forte fertilisation) et un régime de fauche extensive (2 à 3 fauches annuelles avec une faible fertilisation). Le site de Laqueuille contient elle aussi deux parcelles comptant respectivement un pâturage intensif (charge en bétail relativement importante et fertilisation) et un pâturage extensif (faible charge en bétail et absence de fertilisation). Les caractéristiques de ces deux sites sont résumées dans le Tableau IV.2.

2.1.2. La prairie expérimentale d'Oensingen

La prairie d'Oensingen se trouve sur le plateau central Suisse ($7^{\circ}44'E$, $47^{\circ}17'N$, 450 m d'altitude), cf. carte en Fig. IV.1. Depuis 2001, deux prairies expérimentales ont été mis en place sur ce site afin de mesurer l'impact des pratiques agricoles sur le couvert végétal (via l'indice foliaire spécifique) et sur la composition en espèces de la prairie.

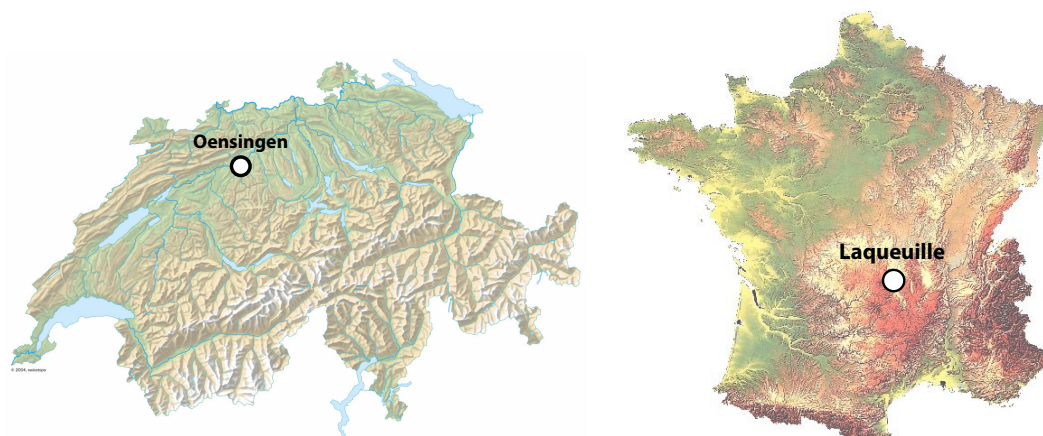


FIGURE IV.1 – Cartes de la Suisse et de la France représentant l'emplacement des deux prairies utilisées pour la validation de notre modèle : les deux parcelles de fauche d'Oensingen et les deux parcelles de pâturage de Laqueuille.

D'un point de vue climatique, le site d'Oensingen se caractérise par une température moyenne de 9.5°C et 1100 mm de précipitations annuelles dont 30% tombent entre les mois de juin, juillet et août (De Bruijn et al., 2012). Le sol est répertorié comme "*Eutri-Stagnic Cambisol*" (FAO, ISRIC and ISSS, 1998), et s'est développé sur des dépôts alluviaux argileux. La teneur en argile du sol est ainsi de 42 – 44%. Jusqu'à l'année 2000 la parcelle fut gérée par un système de rotation des cultures et pratiques agricoles avec un cycle de huit ans. La fertilisation en azote dépendait de la culture en place et suivait la réglementation suisse (en moyenne, $110\text{ kg N ha}^{-1}\text{ a}^{-1}$). En novembre 2000, la parcelle fut labourée une dernière fois avant d'être divisée en deux, afin d'appliquer chacun des traitements. Les deux prairies ainsi formées sont rectangulaires et de tailles égales (0.77 ha) et constituent les deux parcelles sur lesquelles repose la validation de notre modèle.

En 2001, la teneur en azote organique dans les 20 premiers centimètres du sol était respectivement de 0.87 kg m^{-2} et de 0.82 kg m^{-2} pour les parcelles intensives (INT) et extensives (EXT). Ces valeurs sont plus élevées que l'intervalle représentatif (0.25 à 0.75 kg m^{-2}) des prairies tempérées mesuré par l'étude de Jobbágy and Jackson (2000).

La composition floristique de la prairie est visuellement estimée chaque année par la méthode de Braun-Blanquet (1964). La liste complète des espèces herbacées relevées se trouve dans le Tableau IV.3.

2.1.3. La prairie expérimentale de Laqueuille

La prairie de Laqueuille est située sur les hauts plateaux du Massif Central en France ($45^{\circ}39'$ Nord, $2^{\circ}44'$ Est, 1040 m), cf. carte en Fig. IV.1. Cette prairie est divisée en deux parcelles qui, depuis 2002, sont utilisées pour étudier l'impact du pâturage sur la dynamique du couvert végétal à la fois en terme de production et de composition. Nous utilisons ici les données de 2002 à 2012.

Ces sites sont caractérisés par des précipitations moyennes annuelles de 1050 mm , variant entre 755 mm en 2002 et 1362 mm en 2006; et par une température moyenne de 7.6°C , variant entre -15.2°C et 29.6°C . Un fait marquant de ces dix ans de série climatique est l'épisode de forte sécheresse de l'année 2003. Le sol est un *andosol* composé de 16% d'argile, 56% de limon et 28% de sable. Il a une profondeur d'environ 60 cm , et les dix premiers centimètres contiennent 11% de carbone organique, soit 18% de matière organique.

Le plateau sur lequel se situe cette prairie expérimentale fut utilisé dans la première moitié du XX^e siècle pour des cultures arables, avant d'être converti en prairie permanente dans les années 1950. Durant les trente années précédant la mise en place du site expérimental, il fut alternativement utilisé comme prairie de fauche et pâturage, avec des apports en minéraux réguliers par du purin et du fumier.

Ce site correspond à un pâturage permanent, divisé en deux parcelles adjacentes, avec la mise en place d'une gestion spécifique sur chacun de ces deux enclos : intensif (INT) et extensif (EXT). La parcelle intensive mesure 2.81 ha et celle extensive 3.4 ha. Chacune de ces deux parcelles est pâturée de façon continue de mai à octobre. La première parcelle, **LA INT**, correspond à un pâturage relativement intensif avec une charge en bétail de 1.1 ABU ha⁻¹ a⁻¹ et une fertilisation annuelle en azote de 210 kg N ha⁻¹ a⁻¹ appliquée en trois fois. La seconde parcelle, **LA EXT**, correspond à un pâturage extensif avec une charge en bétail de 0.51 UBA ha⁻¹ a⁻¹ et aucune fertilisation.

Sur la prairie de Laqueuille, la composition des communautés végétales est déterminée par la méthode des points-quadrats. La productivité de la parcelle est, quant à elle, évaluée par prélèvements, puis séchage et pesée. Les groupes fonctionnels dominants décrivant la végétation des sites intensifs et extensifs sont présentés dans la Figure IV.2.

2.2. Méthode : Validation du modèle

L'ajustement du modèle (décrit uniquement de façon générique dans le Chapitre II) aux différents sites considérés s'effectue en injectant dans le modèle les valeurs des variables de contrôle liées (i) aux mesures climatiques et (ii) à la gestion agricole du site et en ajustant (iii) les valeurs des paramètres liés à la pédologie du site. L'étape d'estimation des valeurs des paramètres effectuée dans le Chapitre II est exhaustive (tous les paramètres ont pu être estimés à partir de la littérature ou correspondent à des mesures relatives au site prairial) et l'étape de calibration du modèle n'apparaît alors pas nécessaire. Ainsi, dans la listes des paramètres et variables de contrôles du Tableau III.4, nous identifions les trois catégories suivantes dépendantes de mesures ayant directement trait au site prairial :

- (i) Variables de contrôle climatique, correspondant aux mesures de températures T , de radiations actives photosynthétiques PAR , d'évapo-transpiration potentielle PET et de précipitations P .
- (ii) Variables de contrôle de défoliations, correspondant à la fréquence et l'intensité de l'utilisation de la prairie : fauche, pâturage et fertilisation. Ceci correspond aux paramètres SD , $ncut$ et Φ .
- (iii) La pédologie du site, correspondant à sa capacité hydrique (paramètres PWP et WHC) et au volume d'azote stocké initialement dans la matière organique du sol (paramètre $Nm(0)$).

En parallèle, le point de départ de notre analyse de validation du modèle consiste à identifier ces paramètres relatifs au site d'étude qui, une fois modifiés, permettent de simuler une dynamique de la végétation qui reproduit au mieux celle observée *in situ*. Nous identifions ainsi que l'ajustement de la productivité et de la composition de la végétation simulée aux observations nécessitent l'optimisation d'un ensemble (iv) de quatre paramètres liés à la capacité de minéralisation du sol.

- (iv) Quatre paramètres décrivant des processus théoriques internes au modèle à optimiser. Ils correspondent au taux maximal de minéralisation θ , à la densité maximale d'azote minéral retenu dans le sol Nm_{max} , à la constante de demi-saturation relative à la consommation d'azote minéral par chaque espèce k_i et à l'exposant de la tolérance au stress hydrique pour chaque espèce η_i .

Nous décrivons dans cette section la méthode avec laquelle nous ajustons *DynaGraM* à un site d'étude particulier, méthode que nous appliquerons ensuite aux sites de Laqueuille et d'Oensing.

2.2.1. Adaptation des variables de contrôle et des paramètres pour chaque site d'étude

Climat. La première particularité d'une prairie expérimentale à intégrer explicitement dans le modèle concerne les variables climatiques. Soulignons que nous utilisons pour ces variables climatiques des données mesurées directement sur le site (Cf. point 1 de la section II) et non des régressions sinusoïdales. Puisque nous considérons un pas de temps d'intégration de 1 jour, les valeurs de ces quatre variables correspondent à des moyennes journalières calculées à partir de relevés effectués chaque heure. Les mesures sont effectuées directement sur chaque site expérimental, avec la station météorologique installée à cet effet.

Gestion. La seconde particularité de chaque site réside dans la pratique agricole mise en place, c'est-à-dire l'intensité de pâturage, de fauche et de fertilisation en azote appliquée sur la parcelle. La fréquence et l'intensité de ces pratiques injectées dans le modèle correspondent au calendrier de gestion agricole de la prairie.

Paramètres relatifs aux différentes prairies. Enfin, nous identifions les paramètres spécifiques à chaque zone géographique d'étude qui nous permettent, par des modifications de leur valeurs, d'ajuster la dynamique simulée à celle observée. Ces paramètres sont alors considérés constants au sein d'un même site expérimental, sur les différentes parcelles qui la composent, indépendamment de la gestion agricole en place. Les valeurs de ces paramètres diffèrent seulement entre deux sites distincts géographiquement. Ils sont de deux natures :

- **3 paramètres mesurés** : WHC , PWP et $No(0)$, voir Tableau IV.1.

Ces trois paramètres sont reliés à des grandeurs mesurables spécifiques au site prairial, et pour chaque prairie leurs valeurs correspondent simplement aux mesures associées.

- **4 paramètres estimés** : θ , $Nm_{\max}$, k_i et η_i , voir Tableau IV.1.

Ces quatre paramètres sont reliés à des grandeurs écologiques difficilement mesurables car se rapportant à des phénomènes théoriques de modélisation (Cf. estimation des valeurs des paramètres). Ils permettent en conséquence d'ajuster le comportement simulé aux spécificités de chaque site prairial, en particulier en rapport avec la disponibilité en eau et en minéraux N. Nous nous appuyons donc sur ces paramètres pour optimiser la végétation simulée (volume et composition) en fonction des mesures réalisées. Ces paramètres confèrent une certaine "flexibilité" au modèle, afin de l'ajuster aux mesures de biomasse totale, ainsi qu'aux observations de composition de l'assemblage.

Les différents paramètres relatifs au site d'étude (mesurés et estimés) sont résumés dans le Tableau IV.1.

TABLEAU IV.1 – Liste des paramètres du modèle *DynaGraM* spécifiques à la prairie observée, nécessitant d'être mesurés ou estimés en regard du site considéré.

Symbole	Définition	Unité
<i>Mesures - paramètres relatifs aux propriétés du sol</i>		
WHC	Contenu volumétrique en eau du sol à la capacité au champ	mm
PWP	Contenu volumétrique en eau du sol au point de flétrissement permanent	mm
$No(0)$	Densité initiale d'azote organique stocké dans la matière organique du sol	kg N ha ⁻¹
<i>Estimations - paramètres relatifs au site mais non directement mesurables</i>		
<i>Données nécessaires 1 : production fourragère annuelle récoltée</i>		
<i>Données nécessaires 2 : composition de la biomasse totale</i>		
θ	Taux maximal de minéralisation de l'azote organique	d ⁻¹
$Nm_{\max}$	Quantité maximale d'azote minéral stockée dans le sol avant lixiviation	kg N ha ⁻¹
k_i	Constante de demi-saturation : niveau de ressource pour lequel le taux de croissance végétale vaut la moitié de son maximum	kg N ha ⁻¹
η_i	Exposant de tolérance de la plante au stress hydrique	[-]

2.2.2. Optimisation des paramètres en lien avec la végétation observée

Une fois le modèle renseigné avec ses paramètres et variables de forçage, (i) les moyennes journalières climatiques, (ii) le calendrier de fréquence et d'intensité de gestion de la parcelle (fauche, pâturage, fertilisation) et (iii) les paramètres liés aux mesures du site (paramètres de mesures dans Tableau IV.1), il convient de déterminer les valeurs des quatre derniers paramètres (paramètres d'estimation dans le Tableau IV.1). Plus précisément, il s'agit de $n + 2$ valeurs de paramètres, car deux sont des paramètres

liés à l'espèce. Ces paramètres ne correspondent pas à des grandeurs mesurables, et leurs valeurs doivent ainsi être estimées par un processus d'optimisation.

Cependant, cette optimisation ne fait pas partie de notre étape de validation du modèle. L'estimation de valeurs pour ces quatre derniers paramètres (θ , $Nm_{\max}$, k_i et η_i) s'appuie sur les deux mesures suivantes de végétation réalisées sur le site. Elles permettent une prise en considération de la richesse en nutriments du sol, par un ajustement de la biomasse totale simulée (paramètres θ et $Nm_{\max}$); et de la végétation en place, par un ajustement de la composition simulée (paramètres k_i et η_i). Ces deux mesures sont bien distinctes des jeux de données que nous utiliserons lors de l'étape de validation.

- La production fourragère annuelle récoltée sur la parcelle.
- Un relevé de composition du couvert végétal, avec les pourcentages de contribution de chaque espèce au volume total.

L'ajustement de ces $n + 2$ valeurs est détaillé dans les trois points ci-dessous. Soulignons que ces valeurs ajustées sont choisies très proches de celles renseignées dans le Chapitre II. Le besoin du modèle de cette étape d'optimisation constitue toutefois une limite.

1. Premièrement, le paramètre θ permet d'ajuster l'ordre de grandeur des pics de biomasse totale simulée afin de les rendre similaires à ceux observés. Ce paramètre est directement lié au stock mesuré d'azote organique présent dans le sol : nous observons de larges variations dans ces mesures d'un site à l'autre. Le paramètre θ permet d'ajuster la quantité journalière d'azote minéralisé. Cette valeur est fixée pour ajuster la production fourragère annuelle récoltée (fauche ou pâturage) aux observations.
2. Ensuite, pour reproduire l'impact des fertilisations sur la croissance de la biomasse, nous ajustons la valeur du paramètre $Nm_{\max}$ qui définit la taille du réservoir d'azote minéral. Cette valeur est également ajustée en fonction des mesures de production fourragère annuelle récoltée.
3. Enfin, nous ajustons pour chaque espèce, ou PFT, les valeurs des paramètres k_i et η_i , représentant respectivement l'impact de la teneur en azote minéral et en eau dans la croissance végétale. L'optimisation de ces $2n$ valeurs s'effectue pour ajuster la composition de l'assemblage simulé avec celui observé. Cette optimisation nécessite donc de disposer des pourcentages de contribution de chaque espèce ou PFT à la production fourragère totale. Leur utilisation place alors les observations sur dynamique de composition de l'assemblage végétal comme un facteur utilisé pour l'estimation des valeurs des paramètres, ou d'entrée du modèle, et ces mesures ne peuvent être utilisées pour l'étape de validation du modèle.

Les valeurs de ces paramètres ne dépendent que de l'assemblage considéré, et demeurent constantes entre les différentes parcelles d'un même site prairial.

2.2.3. Ajustement aux données prairiales

Les valeurs des paramètres et variables de forçage spécifiques aux sites prairiaux d'Oensingen et de Laqueuille (catégories (i) à (iv) précédentes) sont renseignées dans le Tableau IV.2. Soulignons que les valeurs de tous les paramètres du modèle sont spécifiques à une zone géographique et constantes entre les parcelles intensives et extensives d'un même site (exceptés les paramètres de gestion).

Nous utilisons alors trois sorties du modèle pour comparer les simulations aux mesures, relatives à la biomasse totale et à l'indice de surface foliaire (LAI) de l'assemblage.

2.3. Méthode : prairies de fauche d'Oensingen

2.3.1. Configuration de l'assemblage d'espèces

Le Tableau IV.2 précédent renseigne les différentes valeurs des paramètres relatifs au site d'étude sur le calendrier de gestion agricole de la parcelle et sur les séries temporelles des mesures météorologiques (non présentées ici). Pour simuler la dynamique du couvert végétal des sites intensifs et extensifs d'Oensingen, il ne reste plus qu'à procéder à l'initialisation de chaque site en fonction de la végétation en place.

TABLEAU IV.2 – Caractéristiques des quatre sites d'étude considérés : la prairie de fauche d'Oensingen (intensif et extensif) et la prairie de pâturage de Laqueuille (intensif et extensif). Voir Tableau IV.1 pour les définitions de chaque paramètre.

Site		Oen INT	Oen EXT	Laq INT	Laq EXT
Coordonnées	Altitude [m]	450		1040	
	Longitude	7° 44' E		2° 44' E	
	Latitude	47° 17' N		45° 39' N	
Climate	Température moyenne [°C]	9.28		7.68	
	Total précipitations [mm a ⁻¹]	1224		1054	
	PAR moyenne [MJ m ⁻² d ⁻¹]	5.59		4.48	
	ETP annuelle [mm a ⁻¹]	706		484	
Gestion	Nombre de fauches	~4	3	-	-
	<i>SD</i> [LSU ha ⁻¹],	-	-	1.1	0.51
	κ [kg DM LSU ⁻¹ d ⁻¹]	-	-	22	22
	Φ [kg N ha ⁻¹ a ⁻¹]	175	0	210	0
Sol	<i>WHC</i> [mm]	180		199	
	<i>PWP</i> [mm]	80		109	
	<i>No</i> (0) [kg N ha ⁻¹]	8700		11400	
	θ [d ⁻¹]	7×10^{-4}		5×10^{-4}	
	<i>Nm</i> _{max} [kg N ha ⁻¹]	40		30	
Végétation	k_i [kg N ha ⁻¹]	Cf. Tableau IV.4		Cf. Tableau IV.6	
	η_i [-]	Cf. Tableau IV.4		Cf. Tableau IV.6	
	Graminées [%]	78	45	70	68
	Légumineuses [%]	17	41	1	2
	Autres dicotylédones [%]	4	14	29	30
Années simulées		2002-2007		2002-2012	

Il convient alors de définir la description de la végétation en déterminant le nombre et le type de variables d'état considérées. Ce choix repose principalement sur les relevés de composition de la végétation effectués sur chaque site. Nous ajustons le nombre d'espèces herbacées modélisées en fonction de la richesse fonctionnelle observée sur la parcelle. De plus, le choix de ce nombre de variables d'état doit être cohérent avec les conclusions de notre analyse de sensibilité du Chapitre III.

Les relevés botaniques de composition en espèces de la prairie d'Oensingen révèlent la présence de quarante-quatre espèces herbacées distinctes, ayant une large diversité fonctionnelle (quatorze graminées, vingt-trois dicotylédones (en rosette ou érigées) et sept légumineuses). Pour capturer cette richesse d'espèces, nous utilisons sept groupes fonctionnels de plantes, suivant le compromis entre diversité végétale et nombre réduit de variables d'état formulé en conclusion du Chapitre III.

Les prairies permanentes utilisées à des fins agricoles étant dominées par les graminées (voir Tableau IV.2), nous décrivons la composition de l'assemblage avec les quatre types fonctionnels de graminées (A, B, C et D) définis par Ansquer et al. (2004); Cruz et al. (2002). Cette classification a été utilisée dans différents modèles existants (Duru et al., 2009; Jouven et al., 2006a). Les types A et B correspondent à des espèces herbacées compétitives dans l'acquisition de nutriments, que l'on retrouve dans des habitats riches en nutriments. Les types C et D sont économes sur la consommation de ressources, tolérants au stress que l'on retrouve dans les habitats pauvres en nutriments ou arides. Les types A et C sont tolérants aux défoliations fréquentes, contrairement aux types B et D. Nous étendons cette classification par l'ajout de trois autres groupes fonctionnels : E pour les dicotylédones érigées, R pour les dicotylédones en rosette et L pour les légumineuses.

Ces sept types fonctionnels de plantes nous permettent de décrire la végétation du site d'Oensingen. Les variables d'état B_i du modèle correspondent à chacun des sept PFT. La classification des espèces

observées en type fonctionnel est présentée dans le Tableau IV.3.

TABLEAU IV.3 – Liste des 44 espèces observées sur la prairie d'Oensingen (sites intensifs et extensifs) et leur classification associée en types fonctionnels de plantes.

Espèce	Abréviation	PFT	Espèce	Abréviation	PFT
<i>Alopecurus pratensis</i>	Alo.pra	A	<i>Glechoma hederacea</i>	Gle.hed	R
<i>Anthoxanthum odoratum</i>	Ant.odo	A	<i>Lychnis flos-cuculi</i>	Lych.flo	E
<i>Arrhenatherum elatius</i>	Arr.ela	B	<i>Myosotis arvensis</i>	Myo.arv	R
<i>Bromus hordeaceus</i>	Bro.hor	A	<i>Plantago lanceolata</i>	Pla.lan	R
<i>Bromus sterilis</i>	Bro.ste	A	<i>Plantago major</i>	Pla.maj	R
<i>Dactylis glomerata</i>	Dac.glo	B	<i>Polygonum aviculare</i>	Pol.avi	R
<i>Festuca pratensis</i>	Fes.pra	B	<i>Prunella vulgaris</i>	Pru.vul	R
<i>Festuca rubra</i>	Fes.rub	C	<i>Rumex acetosa</i>	Rum.ace	E
<i>Lolium multiflorum</i>	Lol.mul	A	<i>Rumex obtusifolius</i>	Rum.obt	E
<i>Lolium perenne</i>	Lol.per	A	<i>Sanguisorba officinalis</i>	San.off	E
<i>Poa annua</i>	Poa.ann	A	<i>Silene dioica</i>	Sil.dio	E
<i>Poa pratensis</i>	Poa.pra	B	<i>Stellaria media</i>	Ste.med	R
<i>Poa trivialis</i>	Poa.tri	A	<i>Taraxacum officinale</i>	Tar.off	R
<i>Trisetum flavescens</i>	Tri.fla	B	<i>Tragopogon orientalis</i>	Tra.ori	E
<i>Leontodon hispidus</i>	Leo.his	R	<i>Veronica chamaedrys</i>	Ver.cha	R
<i>Capsella bursa-pastoris</i>	Cap.bur	R	<i>Lathyrus pratensis</i>	Lat.pra	L
<i>Centaurea jacea</i>	Cen.jac	E	<i>Lotus corniculatus</i>	Lot.cor	L
<i>Cerastium fontanum triviale</i>	Cer.fon	R	<i>Medicago lupulina</i>	Med.lup	L
<i>Leucanthemum vulgare</i>	Leu.vul	E	<i>Medicago sativa</i>	Med.sat	L
<i>Convolvulus arvensis</i>	Con.arv	E	<i>Trifolium pratense</i>	Tri.pra	L
<i>Crepis biennis</i>	Cre.bie	E	<i>Trifolium repens</i>	Tri.rep	L
<i>Daucus carota</i>	Dau.car	E	<i>Vicia sepium</i>	Vic.sep	L

2.3.2. Valeurs des paramètres spécifiques aux espèces

Nous définissons à présent des valeurs pour chacun des sept types fonctionnels de plantes introduits dans le Tableau IV.3. A chacun de ces types fonctionnels sont associées des espèces le représentant, elles-mêmes caractérisées par des paramètres spécifiques qui leurs sont propres (paramètres définis selon la méthode présentées Chapitre II, section 4.3.). Ces PFT sont considérés, d'un point de vue de la modélisation, comme des espèces théoriques dont les valeurs de chaque trait sont calculées comme étant la moyenne des valeurs de ces traits pour les espèces représentatives de chaque type.

En revanche, nous ajustons la méthode d'estimation décrite précédemment pour les valeurs des deux paramètres k_i et η_i , utilisés pour ajuster les simulations de l'assemblage à la composition observée. Ces ajustements sont effectués dans un intervalle proche des valeurs estimées. Ces deux paramètres ont été sélectionnés comme les plus incertains dans l'estimation de leurs valeurs ; celles-ci, qui ne correspondent pas à une grandeur directement mesurable et leurs estimations, reposent sur des relations construites à partir de valeurs indicatives. Le Tableau IV.4 donne finalement une description complète des valeurs des paramètres utilisées pour nos simulations.

2.4. Méthode : prairie de pâturage de Laqueuille

Afin d'évaluer le caractère générique du modèle *DynaGraM*, il apparaît pertinent de le confronter aux données issues d'observations d'une prairie expérimentale située sur une zone géographique distincte et soumise à une pratique agricole en place différente. La prairie expérimentale de pâturage de Laqueuille située sur le haut plateau du Massif Central (1040 m a.s.l.) vérifie pleinement ces deux critères. Les caractéristiques de ce site sont décrites dans le Tableau IV.2. Les valeurs des paramètres (mesurées ou ajustées selon le Tableau IV.1) suffisent à l'ajustement du modèle au site de Laqueuille. Les séries temporelles climatiques utilisées correspondent aux relevés de la station météorologique du site.

TABLEAU IV.4 – Liste des 7 types fonctionnels de plantes sélectionnés pour décrire la végétation du site d'Oensingen (classification par groupes effectué dans le Tableau IV.3) et des valeurs associées. *SLA* surface foliaire spécifique (Perronne et al., 2014; Kattge et al., 2011) ; λ proportion de biomasse supprimée lors de chaque fauche, estimée à partir de la hauteur de canopée (Kattge et al., 2011) ; ρ appétence pour le bétail (Kühn et al., 2004) ; σ tolérance au piétinement (Kühn et al., 2004) ; δ teneur en azote des feuilles (Soussana et al., 2012) ; k constante de demi-saturation pour la ressource en azote, estimée en fonction de l'assemblage initial d'espèces (Julve, 2017) ; μ taux de sénescence des feuilles (Ryser and Urbas, 2000) ; T_1 limite inférieure de température pour une croissance optimale de l'espèce (Al Haj Khaled et al., 2005) ; η besoin en eau, estimée en fonction de l'assemblage initial d'espèces (Julve, 2017).

PFT	CSR	<i>SLA</i>	λ	ρ	σ	δ	k	μ	T_1	η
A	R/CR	0.0332	0.72	7	6	0.0232	12	0.0116	10.4	1
B	CSR	0.0292	0.87	7.5	5.5	0.0226	10.5	0.0118	10.6	0.5
C	SR	0.0184	0.82	6	5	0.0193	8.5	0.0087	13.6	0.9
D	S/CSR	0.0202	0.89	2.5	5	0.0181	11	0.0072	14.8	1.5
E	C/CSR	0.0273	0.89	4	4	0.0282	9	0.0123	12.9	0.5
R	CR	0.0266	0.76	7	6	0.0227	13	0.0114	5.9	1.5
L	R/SR	0.0265	0.85	8	4	0.0362	10	0.0116	10.7	0.5

2.4.1. Configuration de l'assemblage d'espèces

Il convient maintenant de définir le nombre et l'identité des variables d'état qui décrivent la végétation observée sur le site de Laqueuille. A nouveau, nous considérons un nombre $n > 7$ d'espèces qui capturent la diversité fonctionnelle de l'assemblage. Les relevés botaniques du site répertorient soixante-cinq espèces herbacées sur la parcelle intensive et soixante-six espèces sur celle extensive. Nous classons, suivant la classification proposée par les relevés, ces espèces en huit groupes fonctionnels : cinq groupes de graminées (A, B, bb, C et T), qui se distinguent par leurs besoins de fertilité du milieu, leurs tailles et leurs précocités ; deux groupes de dicotylédones (en rosettes R ou érigées E) et un groupe de légumineuse (L). La Figure IV.2 présente deux diagrammes d'aire décrivant la dynamique de composition des parcelles intensives et extensives. Ces graphiques représentent, pour chaque année, la contribution en pourcentage de chaque PFT au volume total de biomasse observé sur la parcelle.

La Figure IV.2 montre que l'assemblage est très largement dominé par quatre groupes de graminées **A** (espèces de milieux fertiles, de petite taille, phénologie très précoce), **B** (espèces de milieux fertiles, de grande taille, phénologie moyennement précoce), **bb** (espèces préférant des milieux relativement fertiles mais à phénologie tardive) et **C** (espèces de petite taille, typiques de pacage maigre, peu adaptées aux pratiques de fauche). Ces quatre groupes expliquent jusqu'à 90 % du volume de fourrage observé. Cette très forte domination d'un nombre restreint de groupes fonctionnels de graminées suggère que cette classification n'est possiblement pas la plus pertinente pour décrire la végétation.

Si nous considérons à présent l'échelle de l'espèce, nous observons que, sur un nombre de soixante-cinq (respectivement soixante-six) espèces relevées, l'assemblage est dominé par un nombre restreint d'espèces : chaque année et sur chaque site, 80% du volume total de fourrage est atteint avec cinq à onze espèces herbacées. Nous représentons sur la Figure IV.3 une Analyse en Composante Principale de la constitution du couvert végétal et de la contribution dans ce volume de fourrage des groupes fonctionnels et des espèces pour les sites intensif et extensif. Cette Figure IV.3A illustre que trois ou quatre groupes représentent à eux seuls la quasi intégralité du volume mesuré. La Figure IV.3B confirme que seul un nombre restreint d'espèces contribue fortement à ce volume.

Cette figure IV.3A illustre également la dynamique de la composition du couvert végétal à l'échelle de la prairie. Nous observons des variations inter-annuelles du groupe fonctionnel dominant, qui semble se stabiliser sur le site intensif. La figure IV.3B montre d'importants changements dans la composition floristique entre l'année 2002 et 2004 pour les deux sites. Ces larges variations correspondent à un état transitoire de la prairie, expliqué par le lancement du dispositif agricole en 2002, duquel résulte un

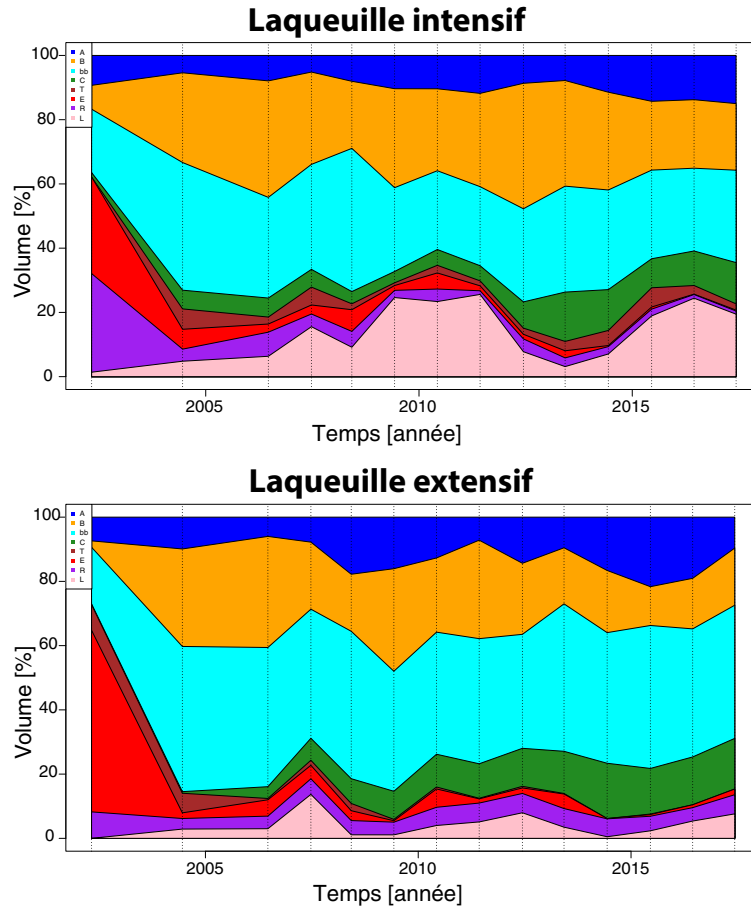


FIGURE IV.2 – Graphiques décrivant pour chaque année, la contribution en pourcentage de chaque PFT au volume total de biomasse observé sur la parcelle. A gauche les relevés d’observation pour le site intensif et à droite pour le site extensif.

changement du régime d’utilisation de la parcelle.

Ainsi, nous passons d’une description du couvert végétal via l’intermédiaire de groupes fonctionnels à une description par espèces dominantes. Nous intégrons alors dans le modèle chaque espèce dont la présence est supérieure à 10% sur au moins un relevé sur l’un des sites (intensif ou extensif). Nous obtenons ainsi une liste de quatorze espèces dominantes, reprises dans le Tableau IV.5, et qui constitueront les variables d’états du modèle pour le site de Laqueuille.

2.4.2. Valeurs des paramètres spécifiques aux espèces

Nous définissons maintenant les valeurs des paramètres des quatorze espèces introduites dans le Tableau IV.5. L’estimation des valeurs de ces différents paramètres est désormais simple, puisque nous considérons des espèces et non des groupes. Les valeurs sont directement issues de la littérature, selon les mêmes références et la même méthode que pour le site d’Oensingén.

A nouveau, les paramètres k_i et η_i sont utilisés pour ajuster la composition simulée à celle observée. Cet ajustement s’effectue toujours autour des valeurs qui ont été estimées selon la méthode présentée au Chapitre II. Ces deux paramètres ont simplement été utilisés pour ajuster à la hausse ou à la baisse la contribution de chaque espèce au volume total de biomasse. Le Tableau IV.6 donne une description complète des paramètres, et de leurs valeurs, qui décrivent la végétation de Laqueuille.

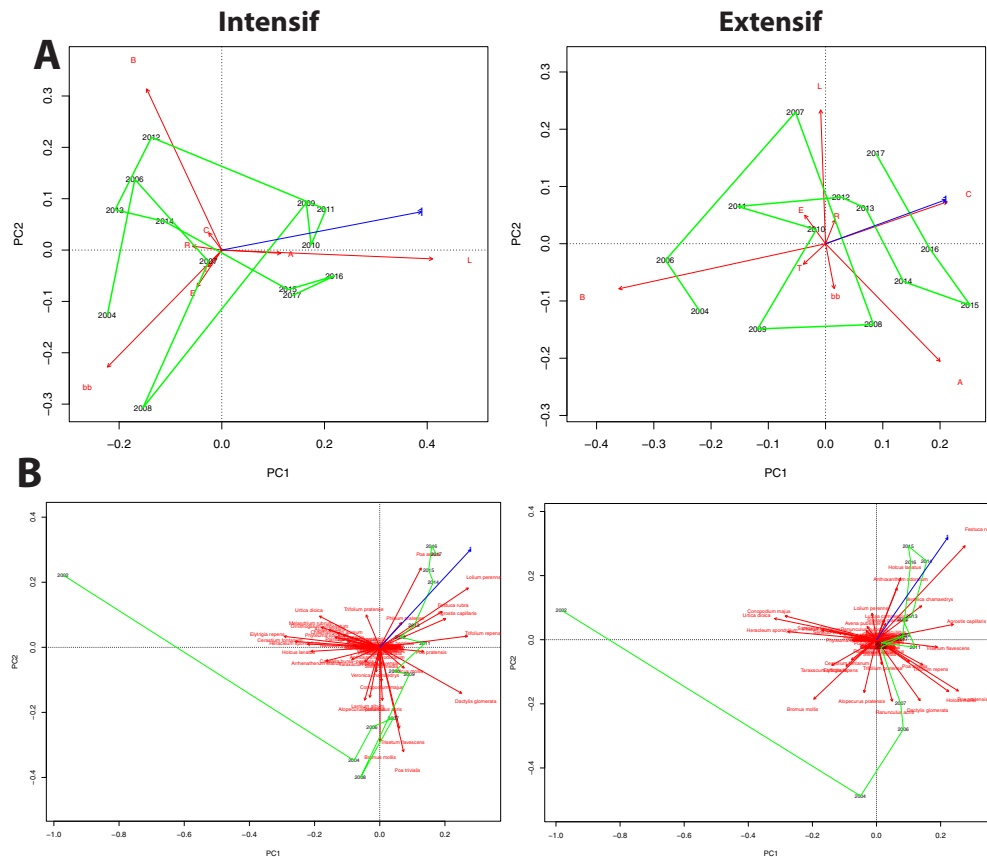


FIGURE IV.3 – Analyse en Composante Principale qui illustre l'importance de la contribution de chacun des groupes fonctionnels, PFTs, (A) ou de chacune des espèces répertoriées (B) au volume fourrager total mesuré.

TABLEAU IV.5 – Liste des quatorze espèces dominantes du site de Laqueuille, et leur groupes fonctionnels associés selon la classification de Cruz et al. (2010). Ces espèces ont été sélectionnées comme contribuant à hauteur d'au moins 10% du volume fourrager total sur au moins un relevé de végétation du site intensif ou extensif.

Espèces	Abréviation	PFTs	Espèces	Abréviation	PFTs
<i>Agrostis capillaris</i>	Agr.cap	bb	<i>Lolium perenne</i>	Lol.per	A
<i>Anthoxanthum odoratum</i>	Ant.odo	A	<i>Phleum pratense</i>	Phl.pra	bb
<i>Cerastium fontanum</i>	Cer.Fon	R	<i>Poa pratensis</i>	Poa.pra	B
<i>Dactylis glomerata</i>	Dac.glo	B	<i>Poa trivialis</i>	Poa.tri	bb
<i>Festuca rubra</i>	Fes.rub	C	<i>Trisetum flavescens</i>	Tri.flu	bb
<i>Holcus lanatus</i>	Hol.lan	A	<i>Trifolium repens</i>	Tri.rep	L
<i>Holcus mollis</i>	Hol.mol	bb	<i>Veronica chamaedrys</i>	Ver.cha	R

3. Résultats et discussion

3.1. Comparaison aux mesures d'Oensingen

3.1.1. Simulations de la dynamique du couvert végétal

Les valeurs des paramètres renseignés dans les Tableaux IV.2 et IV.4 nous permettent de simuler la dynamique des sites intensifs et extensifs d'Oensingen. Le modèle est évalué en comparant les résultats

TABLEAU IV.6 – Liste des quatorze espèces herbacées dominantes sélectionnées pour décrire la végétation du site de Laqueuille (noms complets et groupes fonctionnels associés à chacune de ces espèces dans le Tableau IV.5) et des valeurs associées. SLA surface foliaire spécifique (Perronne et al., 2014; Kattge et al., 2011); λ proportion de biomasse supprimée lors de chaque fauche, estimée à partir de la hauteur de canopée (Perronne et al., 2014); ρ appétence pour le bétail (Kühn et al., 2004); σ tolérance au piétinement (Kühn et al., 2004); δ teneur en azote des feuilles (Soussana et al., 2012); k constante de demi-saturation pour la ressource en azote, estimée en fonction de l’assemblage initial d’espèces (Julve, 2017); μ taux de sénescence des feuilles (Ryser and Urbas, 2000); T_1 limite inférieure de température pour une croissance optimale de l’espèce (Al Haj Khaled et al., 2005); η besoin en eau, estimé en fonction de l’assemblage initial d’espèces (Julve, 2017).

PFT	CSR	SLA	λ	ρ	σ	δ	k	μ	T_1	η
<i>Agr.cap</i>	SR	0.0285	0.83	6	5	0.0193	8	0.0101	15.2	1
<i>Ant.odo</i>	S/SR	0.0266	0.78	4	5	0.0184	13	0.0101	7.1	1.5
<i>Cer.Fon</i>	R/CSR	0.0274	0.67	4	4	0.0185	14	0.0073	9.5	2
<i>Dac.glo</i>	CSR	0.0253	0.90	8	6	0.0230	8	0.0101	11.3	0.5
<i>Fes.rub</i>	SR	0.0094	0.83	7	6	0.014	6	0.0081	11.3	0.5
<i>Hol.lan</i>	C/CSR	0.0242	0.88	5	4	0.0216	10	0.0101	11.3	2
<i>Hol.mol</i>	C/CSR	0.0399	0.82	4	4	0.0369	15	0.01	15.2	0.75
<i>Lol.per</i>	R/CR	0.0257	0.84	9	8	0.0291	10	0.013	9.5	0.75
<i>Phl.pra</i>	CR/CSR	0.0201	0.93	9	6	0.0191	10	0.0161	15.2	0.5
<i>Poa.pra</i>	CSR	0.0147	0.85	9	8	0.0158	7	0.0109	11.3	1
<i>Poa.tri</i>	R/CSR	0.0356	0.91	7	6	0.0236	11	0.0139	12.7	0.75
<i>Tri fla</i>	SR/CSR	0.0248	0.86	7	4	0.0272	8	0.0098	14.4	1
<i>Tri.rep</i>	R/CR	0.0218	0.74	9	8	0.0391	6	0.0164	9.5	1
<i>Ver.cha</i>	SR/CSR	0.0194	0.75	3	6	0.0222	10	0.0118	7.1	1.5

des simulations avec des mesures de l’indice de surface foliaire de l’assemblage prairial (LAI exprimé en $[m^2 m^{-2}]$). Ces observations ont été réalisées entre les mois de mai et décembre des années 2002 à 2007. Les simulations ont été exécutées en supposant l’état initial des biomasses des sept PFT identique : $\forall i, B_i(0) = 20 \text{ kg DM ha}^{-1}$, une faible quantité d’azote minéral : $Nm(0) = 10 \text{ kg DM ha}^{-1}$, et une saturation initiale du sol en eau : $WR(0) = WHC$. Ces valeurs correspondent à l’état simulé par le modèle au 1^{er} janvier après plusieurs années de simulations.

Les résultats de ces comparaisons dans les sites intensifs et extensifs d’Oensingen sont illustrés dans les Figures IV.4 et IV.5. Ces deux figures illustrent également la dynamique de composition en espèces du couvert végétal, par les proportions en pourcentage des sept PFT simulées (une valeur par jour) et observées (0 à 2 mesures par année). Enfin, la Figure IV.6 illustre, pour les deux sites, la dynamique des ressources du sol - azote organique, azote minéral et réserve en eau.

Tout d’abord, les simulations des indices de surfaces foliaires des Figures IV.4 et IV.5 montrent que le modèle capture plutôt bien la dynamique de la végétation observée sur les deux sites d’Oensingen. Les ordres de grandeur sont en particulier, très bien décrits pour l’année 2002 en régime intensif et l’année 2007 en régime extensif. Le modèle s’ajuste bien aux deux régimes de gestion, en témoignent les simulations de différentes intensités de défoliation sur la végétation. Cette description de la dynamique de la composition du couvert végétal nous permet d’illustrer la contribution de chaque espèce dans la biomasse récoltée lors de chaque fauche, voir Figure IV.7.

Les simulations du LAI sont particulièrement pertinentes pour le milieu et la fin de l’année 2003, référencée comme une année de sécheresse. Ce résultat suggère une bonne aptitude du modèle à simuler la réponse de la végétation face à des événements de sécheresse. D’une façon générale, la végétation décrite dans le modèle *DynaGraM* semble très sensible au niveau des réserves en eau présentes dans le sol. Ainsi, nous observons sur le site intensif une sous-estimation du couvert végétal simulé au début des années 2005 et

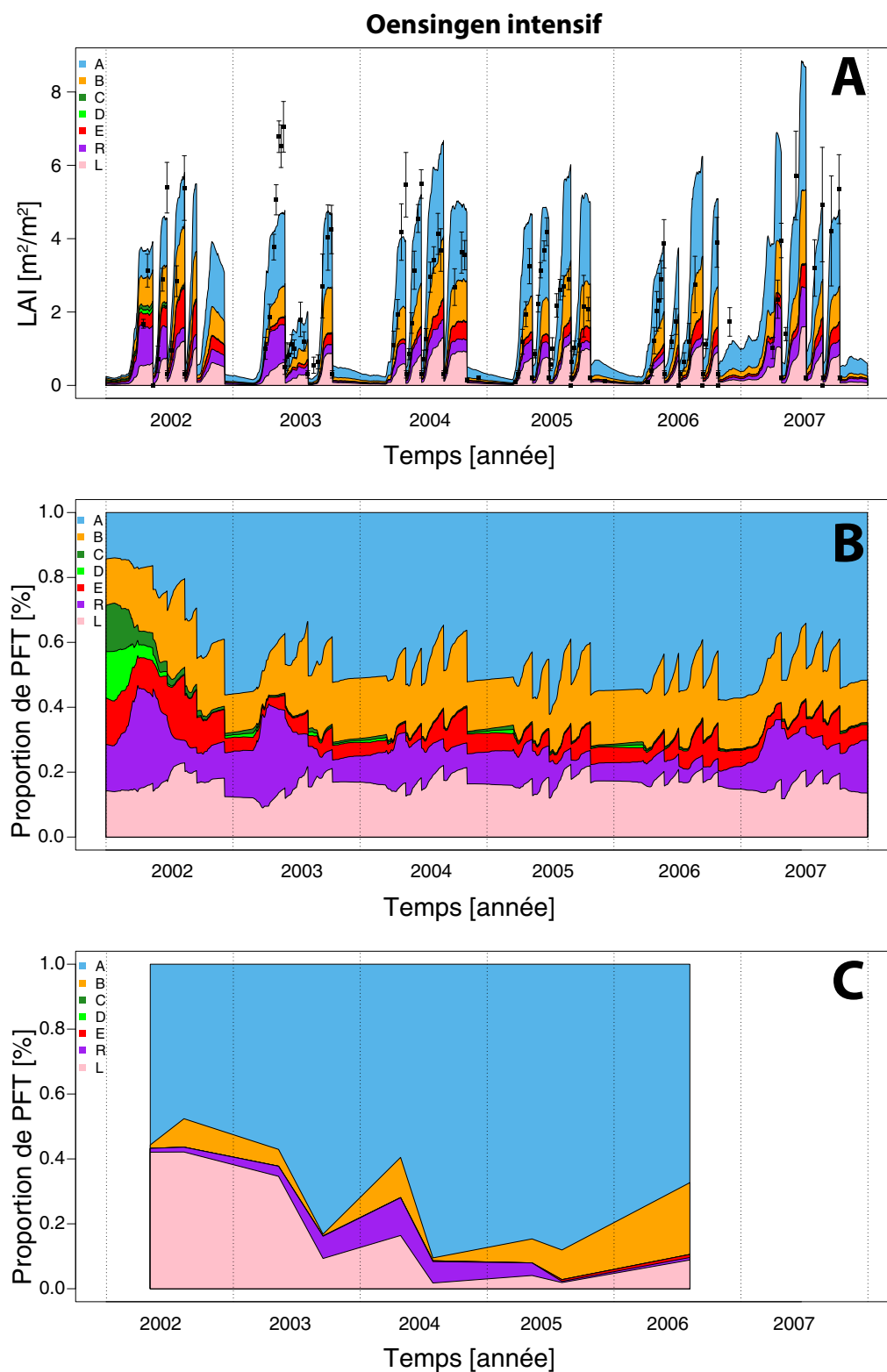


FIGURE IV.4 – Comparaisons (A) entre l'indice de surface foliaire (LAI exprimé en $[m^2]/[m^2]$) observé (carrés noirs dont les barres indiquent les intervalles d'observation) et simulé (lignes). Composition simulée (B) et observée (C) du couvert végétal exprimée en pourcentage ([%]) de contribution de chaque PFT à la biomasse totale de la parcelle exprimée en $kg\ DM\ ha^{-1}$. Simulations réalisées sur la parcelle d'Oensingén intensif pour six années de simulations.

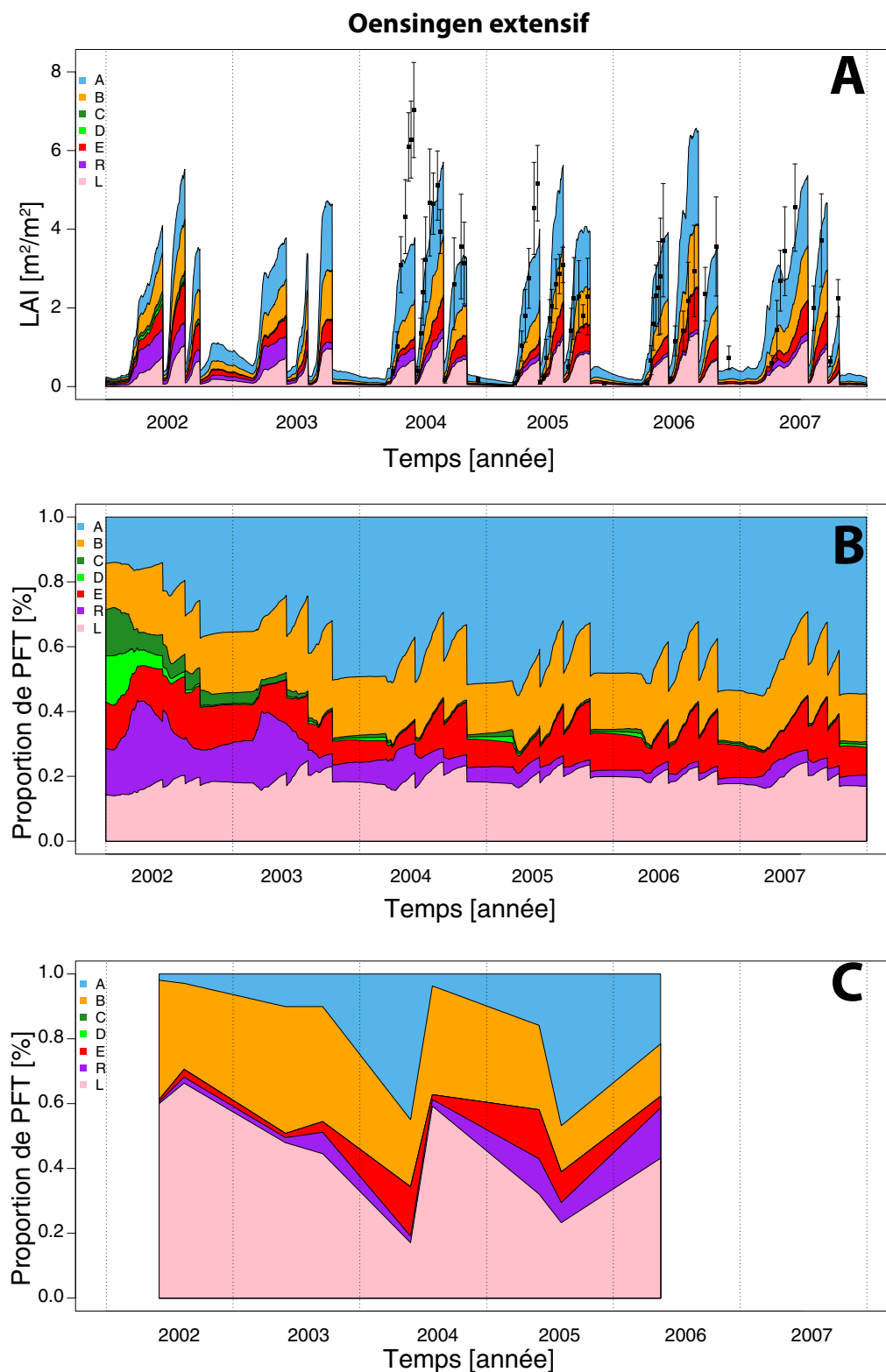


FIGURE IV.5 – Comparaisons (A) entre l'indice de surface foliaire (LAI exprimé en $[m^2]/[m^2]$) observé (carrés noirs dont les barres indiquent les intervalles d'observation) et simulé (lignes). Composition simulée (B) et observée (C) du couvert végétal exprimée en pourcentage (%) de contribution de chaque PFT à la biomasse totale de la parcelle exprimée en $kg\ DM\ ha^{-1}$. Simulations réalisées sur la parcelle d'Oensing extensif pour six années de simulations.

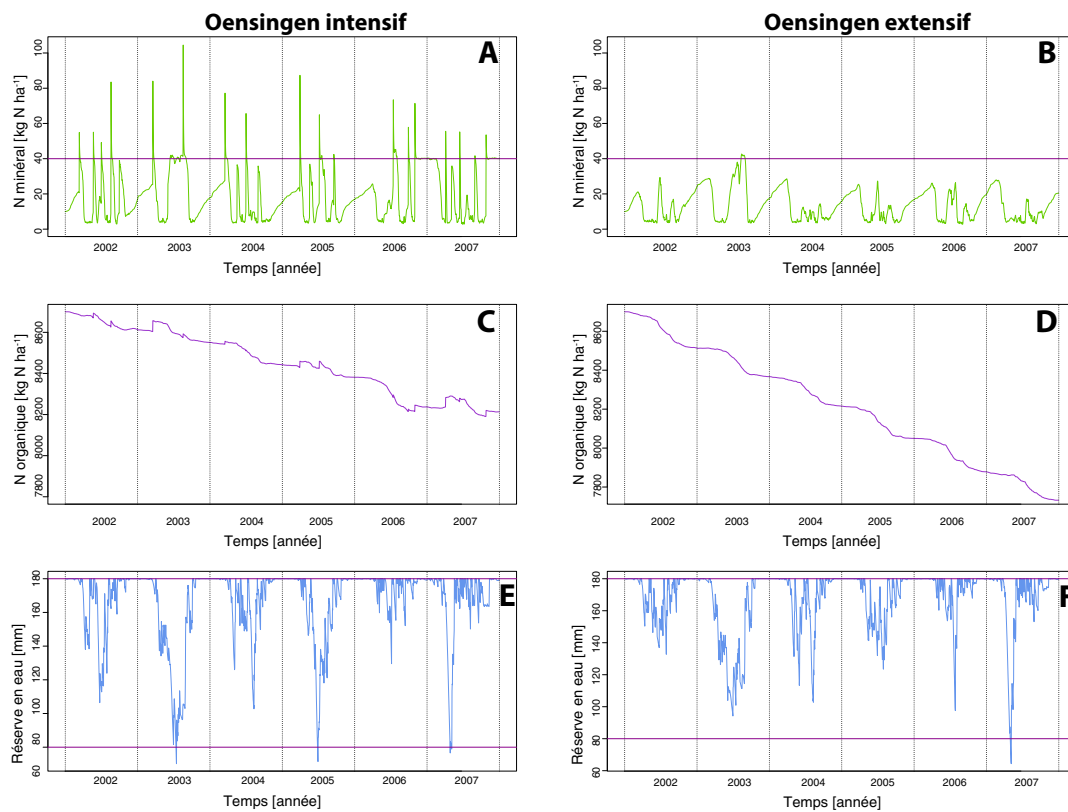


FIGURE IV.6 – Simulation (2002-2007) de la dynamique des trois variables d'état du modèle *Dyna-GraM* décrivant la dynamique des ressources du sol : azote minéral (A et B), azote organique (C et D) et réserve en eau (E et F). Les graphiques de gauche correspondent à la parcelle Oensingen intensif, et ceux de droite à Oensingen extensif. Les lignes horizontales violettes des graphiques A et B correspondent à la droite $y = Nm_{\max}$, la valeur maximale d'azote minérale retenu par le sol. Les pics du graphique A correspondent aux événements de fertilisation. Les lignes violettes des graphiques E et F correspondent aux droites $y = PWP$ et $y = WHC$, entre lesquelles se trouvent le volume d'eau utile pour la croissance de la végétation.

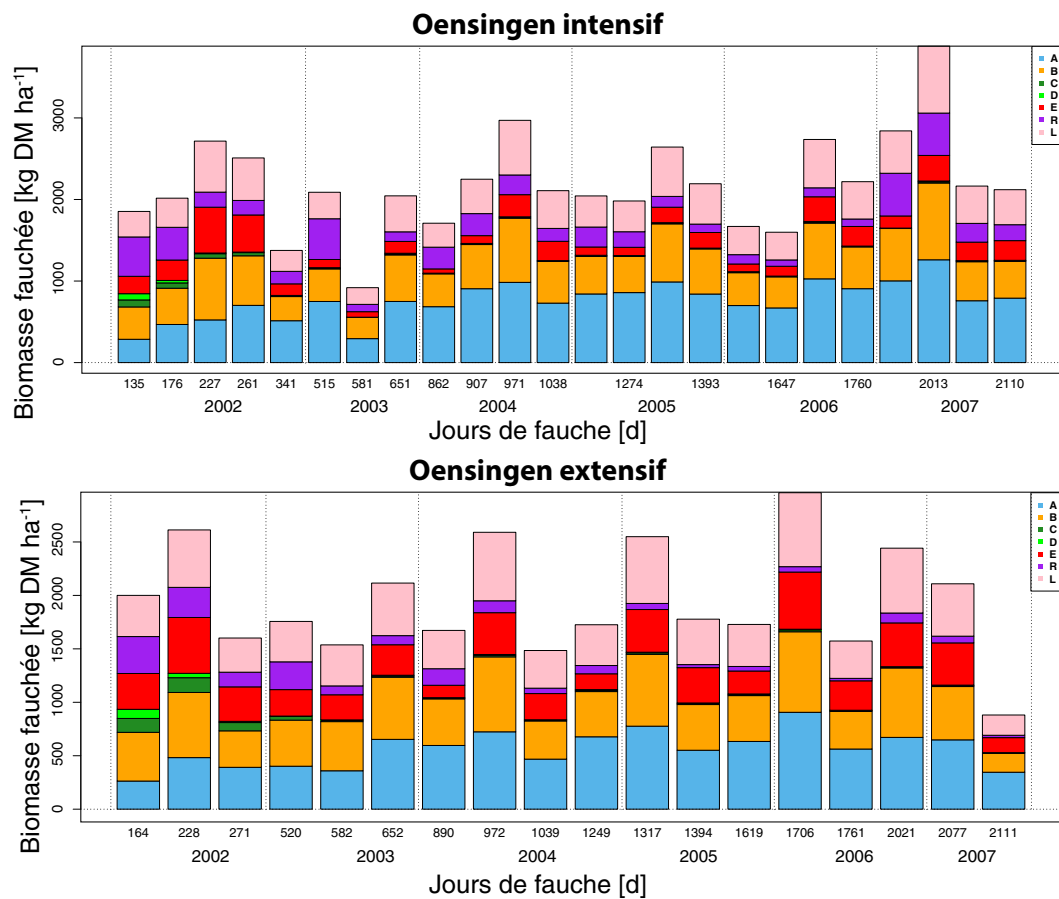


FIGURE IV.7 – Simulation du poids total de biomasse récolté lors de chaque événement de fauche (exprimé en kg DM ha⁻¹) et de sa composition fonctionnelle (exprimée en [%]) fonction des sept PFT considérés : **G**raminées (ABCD), autres **d**icotylédones (ER) et **l**égumineuses (L).

2007, années caractérisées par un épisode simulé de sécheresse en début de saison, avec un niveau d'eau dans le sol inférieur au point de flétrissement permanent.

La concordance entre simulation et observation est généralement meilleure en début et en fin de saison et les plus grandes erreurs de prédiction sont commises en milieu de saison (lors de la 3^{ème} fauche en intensif, ou de la 2^{ème} en extensif). La modélisation des bons ordres de grandeur de végétation sur toutes les fins de saison pour les deux régimes (excepté pour l'année 2005) est un résultat très encourageant du modèle *DynaGraM*.

La Figure IV.6 souligne un appauvrissement en azote des deux sites, avec une nette diminution du volume d'azote stocké dans la matière organique du sol (graphiques C et D). Les fertilisations limitent cet effet sur le site intensif. En revanche, l'appauvrissement simulé des réserves en azote est très marqué sur le site extensif, correspondant à la perte de l'équivalent d'une tonne par hectare d'azote organique durant les six années de simulation. Toujours sur cette même Figure IV.6, la dynamique de l'azote minéral stocké dans le sol apparaît comme cyclique : une forte minéralisation s'observe en fin d'hiver / début de printemps, produisant des nutriments qui sont ensuite très rapidement consommés par les plantes lors du pic de croissance. Nous observons presque systématiquement un volume faible d'azote minéral à la fin de chaque année. En effet, ces dernières ressources ont été consommées lors du dernier pic de biomasse de l'automne, pic permis par des températures et des réserves en eau suffisamment importantes. Une exception s'observe lors de la fin de l'année 2006 du site intensif où un événement de fertilisation a lieu tardivement, ne permettant pas aux plantes de le consommer directement. Le sol se voit alors saturé en azote minéral (stock égal à la taille du réservoir) au début de l'année 2007 et explique les surestimations du couvert végétal sur les deux premiers épisodes de croissance sur le site intensif. L'absence de croissance du couvert végétal en hiver liée aux températures trop froides entraîne un arrêt de la consommation des nutriments, et le volume de N minéral augmente, pour sa part, progressivement tout au long de l'hiver par minéralisation.

3.1.2. Simulations des mécanismes sous-jacents

Il apparaît à présent intéressant de chercher à mieux comprendre le comportement du modèle et, en particulier, les mécanismes qui se retrouvent fortement liés à la dynamique de la végétation. Cette analyse approfondie des mécanismes sous-jacents de ce dernier s'avèrera utile pour en cerner les points d'amélioration et, ainsi, corriger les incohérences constatées dans le comportement simulé par rapport aux observations.

Nous nous intéressons donc aux différents flux entrant et sortant de biomasse végétale et de nutriments (N) au sein de l'écosystème modélisé, à la fois sur les parcelles intensives et extensives. Nous représentons ainsi en Figure IV.8A et IV.8B la variation instantanée de biomasse ($\frac{dB_v}{dt}$) correspondant au gain net (positif ou négatif) journalier de biomasse. La Figure IV.8C et IV.8D représente également le flux entrant de biomasse végétale potentiel (correspondant à la fonction gr de photosynthèse) et réel (qui tient compte de tous les réducteurs, correspondant au terme positif dans l'équation différentielle $\frac{dB_v}{dt}|_+$). La Figure IV.8 contient également les flux entrants (liés à la minéralisation de matière organique) IV.8E et IV.8F et sortants (acquisition par la production de végétation, *ie.* azote consommé) IV.8G et IV.8H de N minéral par unité de temps.

La comparaison de cette Figure IV.8 nous permet de comprendre quels flux de matière (biomasse ou N) expliquent les différences significatives dans les valeurs de LAI observées entre les sites intensifs (Fig. IV.4) et extensifs (Fig. IV.5). Les ordres de grandeur des taux nets de croissance végétale sont naturellement deux fois supérieurs dans la parcelle intensive (Fig. IV.8A) par rapport à la parcelle extensive (Fig. IV.8B). En revanche, il est intéressant d'observer que les ordres de grandeur des fonctions de croissance potentielle sont pratiquement identiques (courbes bleues des graphiques Fig. IV.8C et Fig. IV.8D), ce qui n'est plus le cas lorsque l'on considère les différents termes de réduction de la biomasse (courbes oranges des graphiques Fig. IV.8C et Fig. IV.8D). Cette différence s'explique uniquement par la minéralisation du site intensif qui bloque l'effet du réducteur lié à l'azote (N_{red}). Cette tendance se confirme directement par les quatre derniers graphiques de la Figure IV.8 : les gains de nutriments par minéralisation sont tout à fait similaires entre les deux parcelles, mais la quantité de N minéral acquis par la biomasse varie du simple au double entre les deux parcelles. Ce résultat illustre le rôle prépondérant que joue l'azote minéral dans la dynamique de production simulée du couvert végétal.

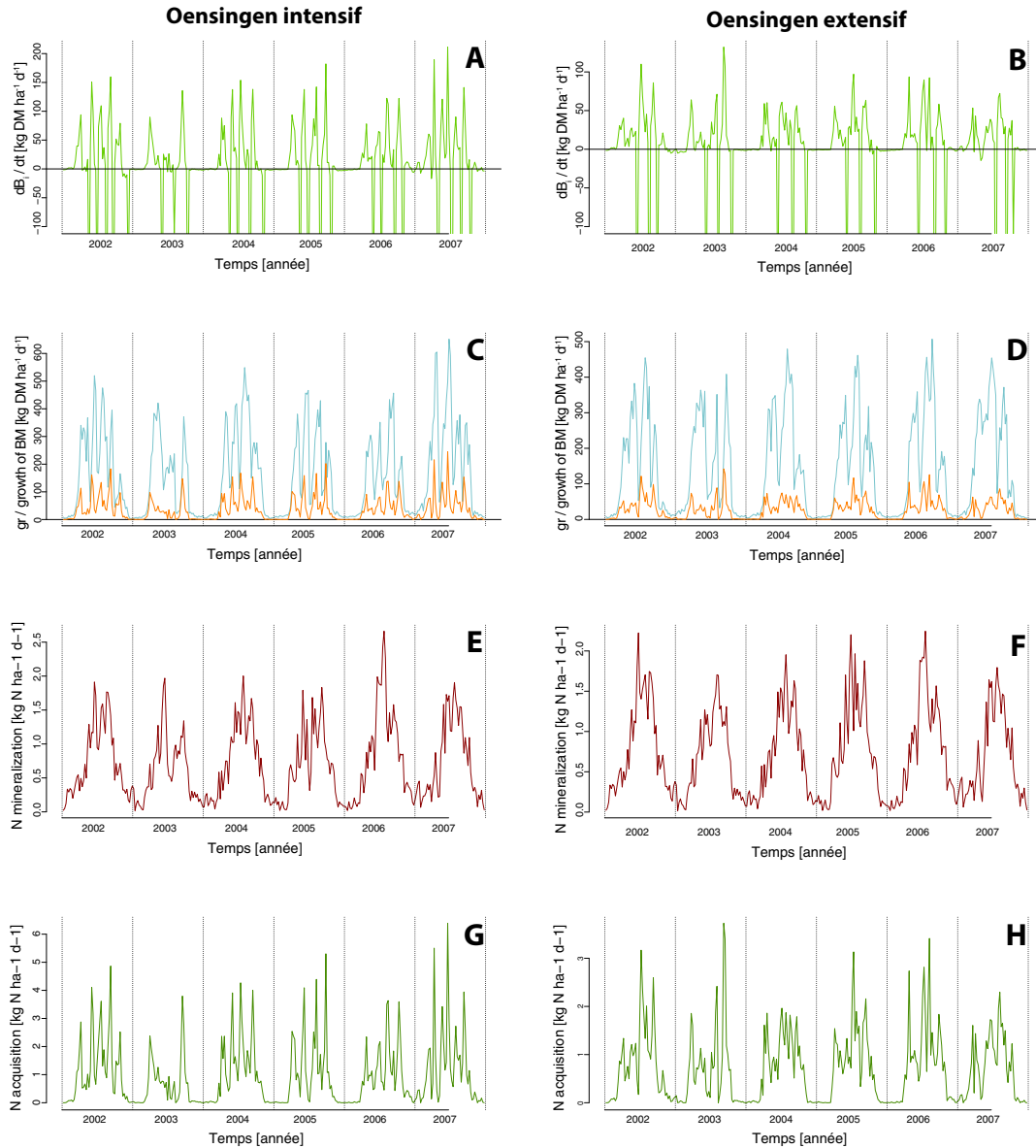


FIGURE IV.8 – Simulation (2002-2007) du gain journalier net de biomasse (A et B), des flux entrants potentiels (gr) et réels ($\frac{dB_i}{dt} |_{+}$) de biomasse (C et D), du flux entrant de N minéral par minéralisation (E et F) et du flux sortant de N minéral par acquisition par les plantes (G et H). Les graphiques de gauche correspondent à la parcelle Oensingen intensif et ceux de droite à la parcelle Oensingen extensif.

Nous cherchons à présent à expliquer la surestimation simulée de la biomasse en fin de saison (troisième pic en intensif, second pic en extensif). Nous traçons donc les représentations graphiques des différents réducteurs du modèle agissant sur le taux de croissance de la biomasse représentée sur la Figure IV.9. La Figure IV.10 présente une superposition des différents réducteurs sur deux années 2003 (année de sécheresse) et 2004 (année plus ordinaire). La courbe noire représente le produit de ces quatre réducteurs de croissance végétale. Il est intéressant de comparer cette dernière courbe aux trois réducteurs principaux ($Nred$, $Tred$ et $Wred$) : plus l'un de ces trois réducteurs tend à se superposer à cette courbe noire, plus la dynamique de la végétation se voit uniquement expliquée par ce réducteur.

La comparaison des différents réducteurs de la croissance de biomasse présentés en Figure IV.10 montre qu'en hiver (en particulier en début d'année), la dynamique de la biomasse est directement liée aux températures extérieures, qui représentent alors l'unique réducteur de la croissance. Soulignons que, du

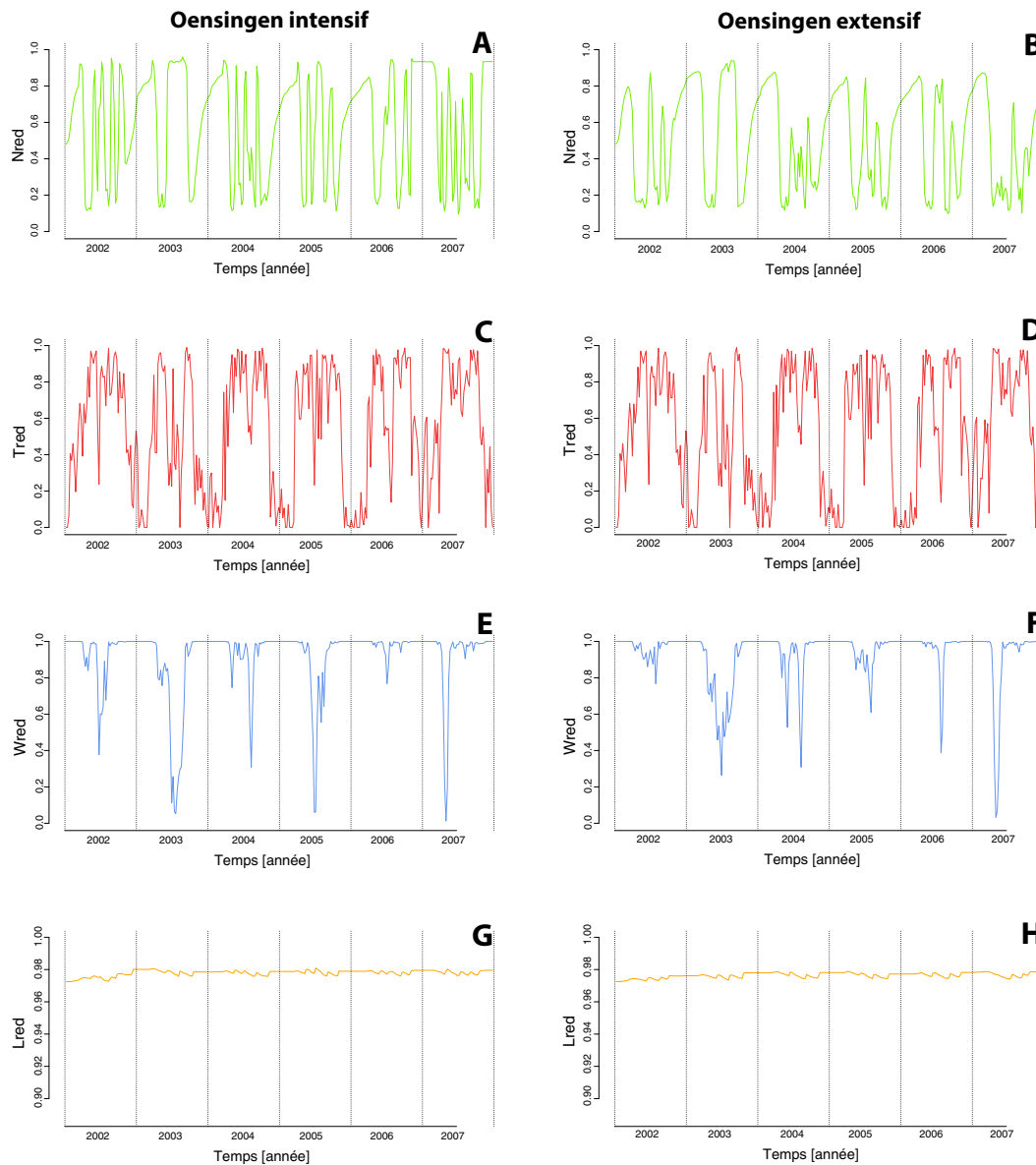


FIGURE IV.9 – Représentation graphique (2002-2007) des dynamiques des quatre réducteurs impliqués dans la limitation de la croissance de la biomasse (fonctions naturellement à valeurs dans l'intervalle $[0, 1]$). De bas en haut, ces réducteurs sont liés à la disponibilité en N minéral (A et B), aux températures (C et D), au niveau des réserves en eau (E et F) et à la lumière (G et H). Chacune de ces fonctions est calculée par PFT B_i . Cependant par facilité de lecture, nous traçons ici la réduction de l'assemblage, calculée comme moyenne des sept PFT. Les graphiques de gauche correspondent à la parcelle Oensingén intensif et ceux de droite à la parcelle Oensingén extensif.

printemps à l'automne, la dynamique des différents pics de biomasse est presque exclusivement reliée à celle des réserves en azote minéral du sol, pour les années ordinaires. Ce résultat se vérifie à la fois sur le site intensif et extensif, soulignant ainsi le rôle prépondérant de la dynamique des réserves en azote minéral du sol sur la dynamique globale de la végétation. La forte prégnance de ce facteur souligne un point clé du modèle, qu'il apparait important de représenter correctement. Il s'agit là d'une conclusion tirée des réducteurs de biomasses, conclusion par ailleurs en adéquation avec les résultats de l'étude des flux en Figure IV.8. La construction d'un modèle de compétition inter-espèces sur une ressource limitante (Nm) place cette dernière au cœur des mécanismes expliquant la dynamique de la végétation.

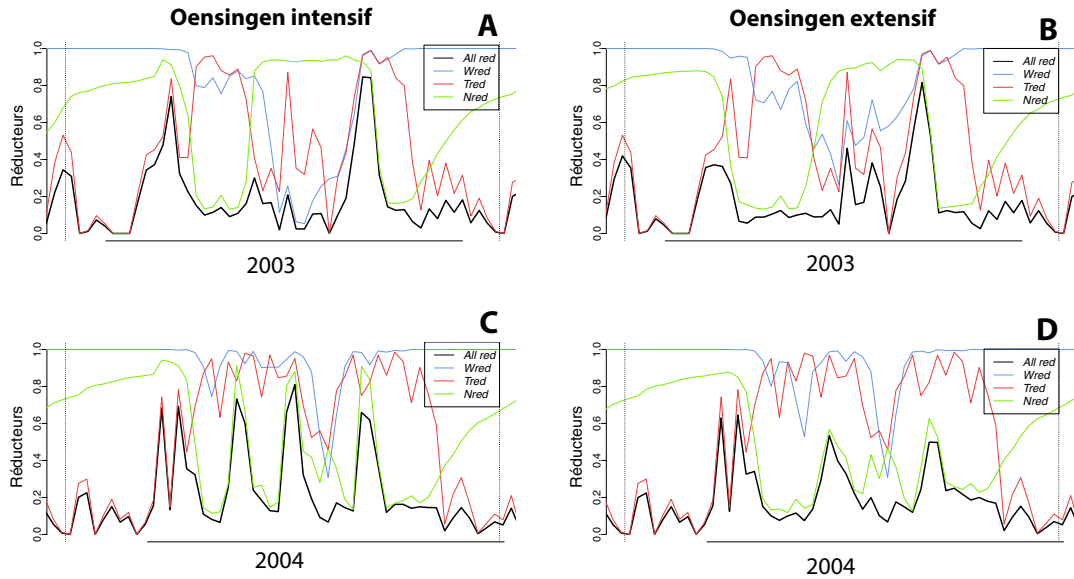


FIGURE IV.10 – Zoom sur les années 2003 (A et B) et 2004 (C et D) des représentations graphiques des dynamiques des réducteurs impliqués dans la limitation de la croissance de la biomasse. En vert le réducteur lié à l'azote (*Nred*), en rouge celui lié aux températures (*Tred*), en bleu celui lié à l'eau (*Wred*) et en noir le produit des quatre réducteurs. À nouveau ces courbes correspondent aux moyennes par assemblage. L'année 2003 marque une sécheresse, lorsque 2004 est plus "standard". À gauche la parcelle intensive, à droite celle extensive.

Lors d'une année de sécheresse (2003, première ligne de la Figure IV.10), le réducteur en eau devient prépondérant sur celui en azote et permet alors de capturer la singularité de la dynamique végétale d'une année sèche. L'importance soulignée de la dynamique minérale du sol sur la végétation invite à regarder de plus près la fonction de minéralisation, unique entrée de ce réservoir d'azote minéral. Cette minéralisation est fonction de deux réducteurs, liés à la température et à l'humidité du sol, représentés dans la Figure IV.11.

Nous n'observons, en revanche, aucune distinction particulière en Figure IV.11 des réducteurs de minéralisation entre les parcelles intensives et extensives. Ce résultat était prévisible et rejoint les similitudes observées entre les Fig. IV.8E et IV.8F. Soulignons néanmoins que les oscillations observées sur la fonction T_{min} contribuent à la modélisation de la saisonnalité de la croissance du couvert végétal.

3.2. Comparaison aux mesures de Laqueuille

3.2.1. Simulations de la dynamique du couvert végétal

Les valeurs des paramètres renseignés dans les Tableaux IV.2 et IV.6 nous permettent de simuler la dynamique des sites intensifs et extensifs de Laqueuille. Le modèle est évalué en comparant les résultats des simulations du couvert végétal avec des mesures de production, *ie.* de biomasse totale de chacun des sites, exprimées en $[t\ MS\ ha^{-1}]$. Nous comparons également les proportions de présence de chacune des espèces dominantes prédites par simulations et observées lors des relevés floristiques. Ces proportions sont calculées comme la contribution, en pourcentage, de chacune des espèces au volume total de fourrage à l'échelle de la prairie. Soulignons que cette dernière comparaison est présentée à titre indicatif, mais ne constitue pas une validation puisque nous avons utilisé ces proportions pour affiner l'estimation des paramètres k_i et η_i .

Ces observations ont été réalisées entre les mois d'avril et de novembre des années 2002 à 2012. Les simulations ont été exécutées en supposant l'état initial des biomasses des quatorze espèces identiques,

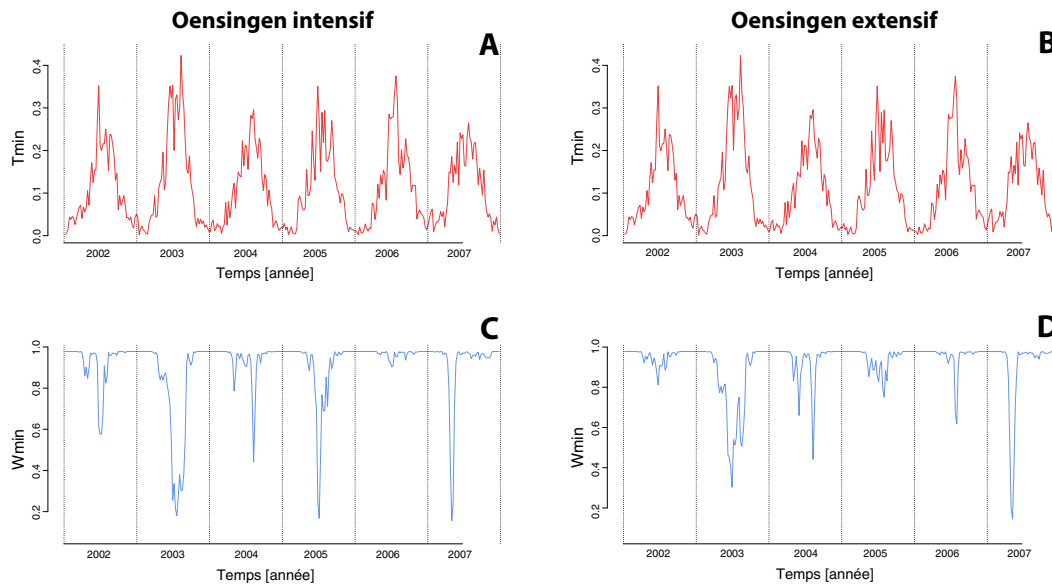


FIGURE IV.11 — Représentation graphique (2002-2007) des deux termes de réductions impliqués dans la fonction de minéralisation : T_{min} (A et B) et W_{min} (C et D), respectivement fonction de la température et à l'humidité du sol. A gauche, la parcelle intensive, à droite celle extensive.

$\forall i, B_i(0) = 10 \text{ kg DM ha}^{-1}$, une faible quantité d'azote minéral, $Nm(0) = 10 \text{ kg DM ha}^{-1}$, et le volume d'eau initialement présent dans sol égal à la capacité au champ, $WR(0) = WHC$. Ces valeurs correspondent à l'état simulé par le modèle au 1^{er} janvier après plusieurs années de simulations. Les résultats de ces deux comparaisons avec les sites intensifs et extensifs de Laqueuille sont présentés dans les Figures IV.12 et IV.13.

Enfin, la Figure IV.15 illustre la dynamique simulée des ressources du sol pour les deux sites intensif et extensif, le niveau des réserves en eau WR , l'azote organique et l'azote minéral.

3.2.2. Végétation du site Laqueuille intensif

Un premier aperçu des simulations du site intensif en Figure IV.12 montre qu'à nouveau, le modèle capture plutôt bien la dynamique de pâturage. Les ordres de grandeur sont atteints et, en particulier, l'amplitude mesurée est correctement décrite. Les valeurs maximales de biomasse mesurée lors de l'année 2003 sont convenablement simulées par le modèle, de même que les valeurs minimales de biomasse mesurée lors de l'année 2005. En revanche, contrairement au site d'Oensingen, nous n'observons pas clairement une bonne concordance entre simulations et observations en début et en fin d'année.

L'année 2005 correspond à une année de sécheresse, et nous observons d'excellentes prédictions du modèle, à la fois en termes d'ordres de grandeur, mais aussi en ce qui concerne la précocité du premier pic de biomasse et de la chute de biomasse en fin de saison liée à la sénescence du couvert végétal. Ce résultat confirme la forte capacité du modèle *DynaGraM* à rendre compte d'événements de sécheresse et d'un stress sur la ressource en eau. L'année 2008 faisant exception, les ordres de grandeur simulés par le modèle sont systématiquement égaux ou supérieurs à la production mesurée. La production simulée des années 2010 et 2012 est, en particulier, largement surestimée - en témoigne les pics de biomasses observés. Surestimation qui peut être corrélée les épisodes de stress sur la réserve en eau, que nous pouvons observer sur la Figure IV.15. Un frein à ces surestimations pourrait provenir de l'utilisation de la ressource en eau par les plantes. Puisque l'impact du niveau de la réserve en eau du sol sur la dynamique de la végétation semble particulièrement bien décrit en cas de forte sécheresse, il serait intéressant d'élargir la sensibilité du modèle sur la ressource en eau à des épisodes plus brefs de stress hydrique. Ce constat est une potentielle piste d'amélioration des simulations.

En revanche, si les valeurs des biomasses simulées sont relativement cohérentes, la précocité de chaque pic printanier ne l'est pas : les simulations prédisent presque systématiquement un pic trop tardif par rapport aux observations. Cette saisonnalité est, dans le modèle, portée par les fonctions *Tred* et *Tmin*, réducteurs respectifs du taux de croissance de la biomasse aérienne et de la minéralisation de la matière organique. Ces résultats suggèrent que l'utilisation par ces deux fonctions des valeurs de température mériterait des développements supplémentaires.

Enfin, nous observons sur la Figure IV.12 une très faible variation de la composition interannuelle du couvert végétal. La composition simulée décrit globalement bien celle observée par les relevés botaniques, mais rend faiblement compte des variations interannuelles, avec notamment une augmentation nette de *Lolium perenne*, de *Dactylis glomerata* et de *Trifolium repens* et un déclin de *Holcus lanatus* et de *Agrostis capillaris*.

3.2.3. Végétation du site Laqueuille extensif

Un premier aperçu des résultats du site extensif présentés en Figure IV.13 révèle une tendance du modèle à sous-estimer la biomasse du couvert végétal. Les valeurs maximales de biomasse simulées s'avèrent pour la majorité des années être inférieures voire très inférieures aux mesures relevées sur la parcelle, excepté pour les années 2006, 2009, 2011 et 2012. Cette sous-estimation contraste fortement avec la tendance de surestimation de la biomasse observée sur le site intensif (les pics de biomasse simulés sont supérieurs à ceux mesurés neuf années sur les dix). Notons qu'une surestimation dans les simulations semble préférable à une sous-estimation ; les relevés étant ponctuels (six à huit par année), ils ne capturent peut-être pas les valeurs maximales annuelles de biomasse.

Le modèle *DynaGraM* met en évidence la baisse de productivité observée en pâturage extensif. Du point de vue des simulations, elle s'explique par l'absence de fertilisation, qui enlève un potentiel fort de croissance de la biomasse végétale à partir des minéraux du sol. Dès l'apparition de conditions de croissance favorables, la ressource minérale est entièrement et rapidement transformée en biomasse aérienne. Ainsi, l'absence de fertilisation induit une réduction des pics de biomasse. En outre, il serait intéressant de comparer les quantités d'azote organique consommées par la biomasse, c'est-à-dire "acquises". Ce résultat illustre parfaitement l'aspect fondamental et central de notre modélisation qui se voit très fortement influencée par les réserves minérales du sol, la fonction de minéralisation apparaissant ainsi comme essentielle. Aussi, un meilleur ajustement aux données observées nécessiterait très certainement un travail plus approfondi sur cette fonction de minéralisation.

Une rapide comparaison des biomasses aériennes simulées des Figures IV.12 et IV.13 montre que le modèle rend compte d'une dynamique du couvert végétal très différente entre les sites intensifs et extensifs d'une même prairie. Cette réponse de la végétation à un changement de l'intensité de l'utilisation de la parcelle constitue un point fort de la modélisation. En effet, les différents régimes d'utilisation de la parcelle étant connus pour être, après les changements climatiques, des facteurs influençant fortement la dynamique prairiale (Botkin et al., 2007; Van Calster et al., 2008), il semble essentiel que la modélisation proposée capture ces variations.

En revanche, les résultats du site extensif confirment la faible capacité du modèle à s'ajuster aux variations interannuelles observées, tant sur le plan de la production que sur celui de la composition. Les mesures peuvent montrer des écarts importants entre deux années consécutives, qui ne sont que faiblement capturés par le modèle. Sur le plan de la composition, l'assemblage simulé est, à l'échelle de douze années, globalement assez stable. Néanmoins, quelques petites variations sont correctement décrites, comme la disparition progressive de *Cerastium fontanum* et la prise d'importance dans le volume total de *Festuca rubra*. Soulignons une réponse pertinente de la composition simulée de l'assemblage à la pratique extensive de la parcelle : les espèces dominantes diffèrent de celles prédites sur la parcelle intensive. Les espèces et paramètres associés sont naturellement identiques entre les simulations des deux sites. La réponse de la végétation face aux espèces dominantes simulées est très encourageante quant à la pertinence des simulations de l'assemblage végétal. En revanche, nous observons à nouveau de très faibles variations interannuelles des espèces dominantes du couvert végétal.

La Figure IV.14 représente la composition de la biomasse ingérée par le bétail lors du pâturage. Les écarts inter-annuels de biomasse consommée correspondent aux variations dans la densité du bétail présent. Il est intéressant d'observer des changements dans le régime du bétail entre les sites intensifs et extensifs,

avec une proportion bien plus faible d'espèces du groupe A au profit d'espèces du groupe B dans la parcelle extensive. On observe également que le régime du bétail se compose de moins d'espèces sur le patch extensif que sur l'intensif. Ce résultat est l'expression directe de préférence d'espèces herbacées par le bétail : puisque la densité du bétail est moindre sur la parcelle extensive qu'intensive, le bétail est en mesure de sélectionner les espèces qu'il souhaite ingérer. La prise en compte de ces préférences dans le modèle permet alors de modéliser correctement les zones de refus par le bétail.

3.2.4. Dynamique des ressources du sol

La Figure IV.15 illustre la dynamique des ressources du sol : les densités d'azote organique No et minéral Nm et les réserves en eau pour les deux sites. Ces dynamiques peuvent être comparées avec celles du site d'Oensing en Figure IV.6. Les dynamiques de l'azote minéral et de la teneur en eau du sol des prairies d'Oensing et de Laqueuille présentent une grande similarité. Nous observons de façon analogue sur la prairie de Laqueuille (intensif et extensif) une consommation très rapide de l'azote minéral par les plantes. Le niveau de cette ressource minérale est ainsi en permanence maintenu à un niveau faible, excepté lors des événements de fertilisation ou de sécheresse (année 2005, où le fort stress hydrique stoppe alors la croissance végétale). Les dynamiques des teneurs en eau du sol sont, elles aussi, similaires. Le couvert végétal plus dense du site intensif entraîne par évapotranspiration une diminution plus marquée de la teneur en eau lors de la période estivale sur ce site que sur le site extensif. Nous observons globalement un stress hydrique plus faible sur la prairie d'Oensing que de Laqueuille, qui s'explique très certainement par les différences d'altitude et de climat.

Les dynamiques de l'azote stocké dans la matière organique exposées en Figure IV.15 diffèrent en revanche sensiblement de celles exposées en Figure IV.6. Alors que nous observons sur les deux parcelles de fauche un appauvrissement du sol, traduit par une diminution nette du volume d'azote organique, nous voyons cette tendance s'inverser sur les deux parcelles de pâturage. Les restitutions en azote par le bétail influent sensiblement sur la richesse organique du sol. Le site extensif se trouve ainsi à l'équilibre dans sa consommation de l'azote du sol ; le site intensif s'enrichit et voit le volume d'azote organique de la parcelle augmenter.

Ce renversement de tendances entre les parcelles de fauche et de pâturage est très intéressant. L'enrichissement du sol en azote observé en pâturage intensif vient questionner directement sur le besoin et la pertinence d'une fertilisation de ces sols. Cela est souligné par de récentes études qui montrent, sur des sols riches, une réponse contrastée de la végétation à différents événements de fertilisation. (Humbert et al., 2016) montrent que les réponses générales des prairies de montagne à l'ajout d'azote se traduisent par une augmentation de la phytomasse et une réduction de la richesse en espèces végétales. Plus précisément, l'analyse menée révèle que ces effets négatifs sur la richesse en espèces sont exacerbés par la dose et par la durée d'application de l'azote. (Soons et al., 2017) ont comparé quantitativement les effets de fertilisation N, P et NP combinés sur la richesse spécifique des écosystèmes herbacés naturels et semi-naturels à travers le monde. Ils ont établi que l'enrichissement en N et en NP présentait de plus forts impacts négatifs sur la richesse des espèces végétales, que l'apport en P.

3.2.5. Réducteurs de croissance de la biomasse

A nouveau, nous représentons les différents termes de réduction du taux de croissance de la biomasse végétale en Figure IV.17, pour les onze années de simulation. Ces termes de réduction correspondent à des valeurs moyennes à l'échelle de l'assemblage. L'utilisation d'une moyenne est pertinente, puisque les biomasses relatives de chaque espèce n'interviennent pas dans ces fonctions de réduction. La Figure IV.18 montre une superposition de ces réducteurs pour les années 2005 (année de sécheresse) et 2008 (année plus "tempérée"). Les courbes vertes, bleues et rouges décrivent respectivement la dynamique des réducteurs liés à l'azote, aux réserves en eau et aux températures extérieures. La courbe noire correspond aux produits des quatre réducteurs de croissance végétale (en ajoutant ceux liés à la lumière et au piétinement).

Ces résultats montrent un comportement très similaire des réducteurs entre les sites de Laqueuille et d'Oensing. En effet, le taux de croissance de la biomasse aérienne, en printemps et été, se voit très largement déterminé par le réducteur lié à la ressource minérale $Nred$ qui explique fortement la dynamique de la végétation ; excepté dans le cas de vague de sécheresse, comme pour l'année 2005, où la végétation se

voit uniquement limitée par le réducteur hydrique *Wred*. Une différence marquante entre les Figures IV.18 et IV.10 est que, sur le site de Laqueuille, contrairement au site d'Oensingen, la courbe noire des réducteurs totaux ne se superpose pas directement à l'une des autres courbes. Cette observation illustre que la dynamique observée en prairie pâturée est le produit d'interactions plus complexes, qui ne peuvent que très ponctuellement être expliquées par un unique réducteur.

Ces comparaisons entre les deux prairies amènent à une conclusion intéressante : les dynamiques des sites intensifs, respectivement extensifs, des prairies de fauche et de pâturage présentent un comportement similaire. A même intensité d'utilisation, les réducteurs les plus importants impliqués aux différentes périodes de l'année sont identiques. Une comparaison des Figures IV.16 et IV.8 représentant les flux d'entrée et de sortie de la biomasse aérienne montre qu'indépendamment de la pratique, pour une même intensité, les ordres de grandeurs des croissances potentielles et réelles de la végétation sont similaires. Cette similarité entre même intensité d'utilisation s'explique de nouveau par le rôle déterminant joué par la fertilisation dans la végétation simulée. Le modèle simule une réponse rapide du couvert végétal à un événement de fertilisation, ce qui, indépendamment de la pratique en place, induit des similarités entre site intensif et extensif.

3.3. Comparaison avec le modèle *PROGRASS*

3.3.1. Performance des simulations

En parallèle des comparaisons effectuées en Fig. IV.4 et IV.5 des simulations avec les observations de prairies expérimentales, confrontons à présent *DynaGraM* aux simulations d'autres modèles prairiaux analogues dans leurs formalismes. Nous comparons ici *DynaGraM* avec les modèles *PROGRASS* (Lazzarotto et al., 2009) et *ModVege* de (Jouven et al., 2006a; Calanca et al., 2016). Ces deux modèles présentent l'avantage d'avoir également été confrontés avec les données du site expérimental d'Oensingen, et sur la même période. Une comparaison avec d'autres modèles s'avère intéressante pour (i) confronter à l'existant les performances de simulations de *DynaGraM* et (ii) évaluer plus en détail la pertinence de notre modélisation. En effet, les modèles présentent de nombreuses sorties communes, qui sont autant de points de comparaison. Nous pouvons ainsi confronter les simulations de la dynamique des ressources du sol et du taux de croissance potentielle de la biomasse, pour lesquelles nous ne disposons pas de mesures issues des prairies expérimentales.

- Par cohérence avec les résultats publiés dans l'article de Lazzarotto et al. (2009), nous restreignons les simulations du site d'Oensingen aux années 2001 à 2005. Cette étude présente des représentations graphiques de plusieurs flux et réducteurs du modèle *PROGRASS* dont certaines peuvent être directement comparées avec les sorties de *DynaGraM*. Les comparaisons de ces sorties correspondent aux simulations des parcelles intensives et extensives du site d'Oensingen. Les résultats de ces comparaisons sont exposés dans les Figures IV.19, IV.20 et IV.21.
- Nous étendons l'évaluation des performances de *DynaGraM* via une comparaison avec le modèle *ModVege*, dont les résultats sont présentés en Fig. IV.22 (dans le cadre de la simulation d'Oensingen intensif) et en Fig. IV.23 (dans le cadre d'un scénario d'abandon du site de la station de recherche INRA de Marcenat en Auvergne, altitude 1100 m).

3.3.2. Comparaisons des modèles sur la prairie d'Oensingen

Le premier résultat de comparaison entre les modèles *PROGRASS* et *DynaGraM* se trouve en Fig. IV.22 qui confronte les dynamiques des deux variables d'état principales de chaque modèle, simulées de 2001 à 2005 : la biomasse totale aérienne B_{tot} et la ressource minérale N_m .

Tout d'abord, cette première comparaison montre une biomasse aérienne totale simulée par le modèle *DynaGraM* approximativement deux fois moins importante que celle simulée par le modèle *PROGRASS*. Les valeurs de production fourragère culminent à 0.3 kg m^{-2} (*DynaGraM*) contre 0.6 kg m^{-2} (*PROGRASS*). Les mesures (points noirs) suggèrent une diminution des valeurs des pics de biomasse au cours de la saison, diminution qui n'est prise en compte par aucun des deux modèles. Tous deux simulent des

valeurs de biomasse légèrement moins élevées en cas de gestion extensive. Toutefois, cette différence n'est que peu marquée en raison de la fertilisation appliquée sur le site intensif.

Les dynamiques des stocks d'azote minéral du sol sont relativement similaires. Les pics observés sur la dynamique de l'azote minéral du site intensif correspondent naturellement aux différentes fertilisations. Sur le site intensif, les deux modèles montrent une consommation très rapide des minéraux. Sur le site extensif, tous deux prédisent des valeurs de nutriment relativement faibles tout au long de la simulation. Néanmoins, les valeurs simulées par *DynaGraM* présentent des oscillations nettes au sein d'une année, qui ne sont que très peu marquées dans les simulations de *PROGRASS*. Nous rendons ainsi compte du phénomène de minéralisation pendant l'hiver, qui vient augmenter le stock d'azote minéral du sol, qui est ensuite consommé au printemps, en permettant le pic de biomasse. Soulignons que les valeurs sur Nm des pics de fertilisation diffèrent entre les deux simulations, ce qui suggère de possibles erreurs dans le report des intrants minéraux de la parcelle. Notons également que les valeurs résiduelles de N minéral sont plus importantes dans le modèle *DynaGraM*, traduisant une acquisition moindre d'azote par la végétation. Ce stock résiduel de N minéral non consommé contribue aux différences de biomasse aérienne observées.

Afin de mieux comprendre les fortes différences observées sur la biomasse aérienne, nous nous focalisons sur les dynamiques de deux flux directement liés à la production de biomasse : l'acquisition de N minéral par la végétation (*ie.* la quantité journalière de Nm consommée) et les fonctions de photosynthèse (correspondant à des fonctions de croissances potentielles). Les résultats de ces comparaisons sont exposés en Figure IV.20. Rappelons que la végétation du modèle *PROGRASS* est décrite par un assemblage de deux espèces : une graminée, *Lolium perenne* et une légumineuse, *Trifolium repens* ; contre sept PFT pour *DynaGraM*. Or les deux fonctions représentées en Fig. IV.20 sont décrites pour chaque espèce ou PFT, la comparaison s'avérant alors difficile à lire. Pour davantage de clarté, nous rassemblons les sept PFT en trois groupes : graminées, dicotylédones et légumineuses. Dans un but de confrontation avec les résultats de (Lazzarotto et al., 2009), il est nécessaire de comparer la somme de chacune des courbes de ces huit graphiques. Les résultats sont exposés sous la forme de cumuls annuels.

Le premier flux de la Fig. IV.20 (Fig. IV.20 ABA'B') décrit le cumul annuel des quantités journalières de N minéral consommées par chaque espèce ou groupe d'espèces. Le second flux de la Fig. IV.20 (Fig. IV.20 CDC'D') correspond à la croissance potentielle de la végétation liée à la photosynthèse. Ce terme correspond à la production de la biomasse par utilisation des radiations lumineuses. Il s'agit d'un flux potentiel, car celui-ci ne tient pas compte des différentes fonctions de réduction. Pour rappel, ce flux est donné par la fonction gr_i dans l'équation 3.3.2. suivante :

$$gr_i(B_i, PAR, t) = PAR(t) RUE(t) \left(1 - e^{-\alpha LAI(B_i, t)}\right) \quad (IV.1)$$

Lorsque nous comparons l'acquisition totale de N minéral par l'assemblage végétal (courbes des graphiques Fig. IV.20 ABA'B'), nous observons étrangement une consommation similaire, ou légèrement inférieure pour *DynaGraM*, de nutriments. Cela n'explique donc pas les différences de biomasse observées en Fig. IV.19 entre les deux modèles. Nous notons que l'intensité des régimes de management n'influe que peu sur la dynamique de minéralisation. Les valeurs des fonctions de photosynthèse (Fig. IV.20 CDC'D') sont légèrement supérieures dans le modèle *PROGRASS* mais restent néanmoins dans les mêmes ordres de grandeur. De plus, avec le modèle *DynaGraM*, nous constatons la large dominance des graminées sur le site intensif ; dominance qui tend à se réduire sur le site extensif. Néanmoins, l'assemblage reste dominé par les graminées dans les simulations du modèle *DynaGraM*, contrairement aux simulations du modèle *PROGRASS* qui prédisent un assemblage composé de proportion pratiquement identiques entre graminées et légumineuses (Fig. IV.20D et IV.20D').

Notons que les similarités observées sur les différents processus liés à la dynamique d'azote du sol ne sont guère surprenantes, car la dynamique des ressources minérales du sol de *DynaGraM* a été construite d'une façon très proche de celle de *PROGRASS*, reposant notamment sur une fonction identique de minéralisation. Cependant, les équations décrivant la dynamique de la végétation aérienne sont construites de façon totalement différente. Les similitudes observées sur les dynamiques des biomasses aériennes et de la photosynthèse sont particulièrement intéressantes et laissent émettre deux hypothèses :

- (i) la dynamique de la végétation semble très fortement liée, et répondre directement, à celle de la ressource minérale du sol. Les grandes similitudes dans les équations différentielles décrivant les

dynamiques de l'azote organique et minéral des deux modèles pourraient expliquer une réponse proche de la végétation.

- (ii) les simulations proches sur la biomasse totale aérienne obtenues avec le modèle *DynaGraM*, sensiblement plus simple puisqu'impliquant largement moins de paramètres, pourraient suggérer que les simplifications effectuées sur la modélisation sont pertinentes.

La troisième comparaison entre ces deux modèles est représentée en Figure IV.21, et porte sur la dynamique du premier pic de croissance du couvert végétal des années 2002, 2003 et 2004. Celui-ci est décrit par les valeurs des indices de surfaces foliaires de la parcelle (*LAI*) entre les jours 50 à 140 de chacune de ces années. Ces résultats peuvent s'avérer utiles pour expliquer les différences de biomasse observées.

Nous notons en Figure IV.21 que les dynamiques des *LAI* simulées au printemps de chaque année (premier pic de biomasse annuel) sont sensiblement différentes, notamment sur deux points : (i) la dynamique simulée par *DynaGraM* présente une précocité de pratiquement un mois ; (ii) la pratique agricole entre les sites intensifs et extensifs impacte très peu la dynamique du *LAI*, contrairement aux simulations de *PROGRASS*.

Pour conclure cette comparaison, nous observons de fortes similitudes dans chacune des observations. Il apparaît alors très encourageant d'observer une similarité dans ces résultats alors que la formulation du modèle *DynaGraM* est sensiblement moins complexe (nombre beaucoup plus faible de paramètres impliqués) que celle du modèle *PROGRASS*. En revanche, nous n'avons pas expliqué cette différence observée sur la biomasse aérienne. Il semblerait qu'un terme de réduction soit possiblement trop fort dans le modèle *DynaGraM*. La dynamique du système racinaire intégrée dans le modèle *PROGRASS* capture éventuellement un phénomène qui échappe aux simplifications de *DynaGraM*.

3.4. Comparaison avec le modèle *ModVege*

Nous concluons cette section de résultats par une dernière confrontation du modèle *DynaGraM* aux simulations du modèle *ModVege*. Cette dernière s'avère particulièrement pertinente puisque ces deux modèles présentent des objectifs similaires de modélisation et un niveau semblable de complexité dans le nombre de paramètres considérés. Tout d'abord, nous établissons une comparaison avec la formulation originale du modèle *ModVege* publiée par Joven et al. (2006a). Puis, nous réalisons une simple confrontation, à l'échelle d'une année, des valeurs de production fourragère totale simulée et des fonctions de croissances potentielle et réelle des biomasses. Ce résultat correspond ainsi à un cas d'abandon (aucune perturbation). Les paramètres de climat et de sol correspondent au site INRA de Marcenat en Auvergne-Rhône-Alpes, situé dans le Cantal à 1100 m d'altitude, site distant de soixante kilomètres de la prairie expérimentale de Laqueuille localisée dans le Puy-de-Dôme à 1040 m d'altitude.

La Figure IV.22A montre une forte similitude entre les deux modèles. Néanmoins, comme souligné précédemment, nous observons à nouveau une croissance très précoce de la biomasse dans le modèle *DynaGraM*, ainsi qu'un second pic de croissance tardive bien marqué. Cette analogie dans les valeurs de production semble, toutefois, s'expliquer par des phénomènes bien distincts, car les flux de croissance potentielle de la biomasse, Fig. IV.22B sont significativement différents, avec des ordres de grandeur deux fois supérieurs dans le cas du modèle *DynaGraM*. Ce résultat se voit pondéré par des termes de réduction bien plus importants comme souligné dans la Fig. IV.22C. En fin de saison, la biomasse simulée par *DynaGraM* est plus élevée que celle simulée par *ModVege* : la croissance végétale réelle devient en effet nulle à partir du jour 200 et est liée à un réducteur prenant en compte la somme des températures exprimées en degré jour. Dans un but de simplicité, nous avons volontairement choisi de ne pas considérer des sommes de température dans *DynaGraM*, mais cette assumption montre ses limites.

Soulignons néanmoins que nous observons des ordres de grandeur comparables sur la biomasse et sur ses flux entrant associés. Ce résultat ne semble guère surprenant puisque la dynamique de la végétation de *DynaGraM* est similaire à celle de *ModVege* reposant, notamment, sur la même fonction de photosynthèse et de croissance potentielle de la biomasse de la végétation.

Enfin, nous présentons en Figure IV.23 une comparaison avec une récente mise à jour du modèle *ModVege* qui a ensuite été confrontée aux observations du site intensif d'Oensingen (Calanca et al., 2016) pour les années 2002 à 2007. Nous comparons ainsi les simulations sur six ans des *LAI* de ces deux modèles, ainsi que de la dynamique des réserves en eau du sol et de l'évapotranspiration réelle par transpiration de la

végétation. Les résultats de cette nouvelle comparaison sont présentés dans la Figure IV.23. Ce résultat est intéressant car il met en avant la dynamique sur la réserve en eau du sol. Ici, le coefficient W représenté correspond au stress hydrique, qui se calcule ainsi :

$$W = \frac{WR - PWP}{WHC - PWP}$$

Cette figure montre que, bien que l'évapotranspiration réelle simulée par *DynaGraM* est plus faible que celle simulée par *ModVege*, le stress hydrique défini par ce ratio W étant plus important dans les simulations de *DynaGraM*. Cela est peut-être lié à l'introduction du volume d'eau utile compris entre le point de flétrissement permanent et la capacité au champ, lorsque, pour le modèle *ModVege*, ce volume d'eau utile à la croissance végétale est seulement défini à partir de la capacité au champ, WHC . Les simulations des valeurs de LAI entre les deux modèles semblent relativement similaires. Un point intéressant est que lorsque *DynaGraM* simule une biomasse trop importante en fin de saison, notamment lors du troisième pic de biomasse, le modèle *ModVege* simule une végétation trop importante en début de saison, lors du premier pic.

4. Conclusion

En conclusion, nous estimons avoir modélisé de façon pertinente les interactions entre la relation biodiversité-productivité et les variables de forçage liées au site considéré. Les résultats de comparaison des simulations de la dynamique du couvert végétal avec des mesures réalisées en site expérimentale sur plusieurs années, sont très encourageants. Le modèle s'avère rendre de meilleurs résultats dans le cas d'un régime de fauche que de pâturage. Pour certaines années en prairies de fauche les valeurs de biomasse simulées s'ajustent très bien aux données. Cela suggère que l'hypothèse d'un pourcentage constant (indépendant de la valeur de biomasse de l'espèce) de biomasse supprimée à chaque événement de fauche était pertinente. La tendance de meilleurs simulations en prairie de fauche qu'en pâturage rejoint, sans doutes, celle d'autres modèles similaires (*ModVege*, *PROGRASS*), qui ont uniquement été développés pour simuler la végétation de prairies de fauche.

Enfin, nous notons dans les simulations des valeurs de biomasse une différence nette, entre les traitements intensifs et extensifs, dans les valeurs de biomasse totale simulées. Cette différence est particulièrement flagrante dans les simulations du pâturage de Laqueuille. Cette différence s'observe dans une bien moindre mesure dans les valeurs mesurées de végétation. Or, une différence majeure entre ces deux traitements est, l'absence de fertilisation sur le site extensif. Cette absence de fertilisation explique, à elle seule, la très nette diminution des valeurs de biomasse simulée. Ce résultat souligne ainsi une acquisition très rapide de la ressource minérale par la végétation. Ce phénomène est parfaitement illustré en Figure IV.15 où les niveaux d'azote minéral sont maintenus en permanence très bas. Ainsi, la dynamique de cette ressource minérale, sur laquelle se base la compétition entre espèces, apparaît comme le processus clé du modèle *DynaGraM* et un point de contrôle de la végétation simulée.

Une seconde tendance mise en avant par ces résultats est une faible variation inter-annuelle du couvert végétal. Au sein du modèle, de telles variations proviennent uniquement des variables de forçage climatique. Pour mieux rendre compte du phénomène observé, il conviendrait d'augmenter la sensibilité du modèle aux variables de forçage climatiques. Par ailleurs, l'analyse des différents termes de réduction de la croissance de biomasse souligne que l'articulation autour des trois réducteurs liés à l'azote, aux températures et aux précipitations, est nécessaire. Le terme de réduction lié à la lumière ne semble que, lui, peu influent. Ceci souligne que les fonctions de réduction du taux de croissance de la biomasse végétale semblent être correctement décrites.

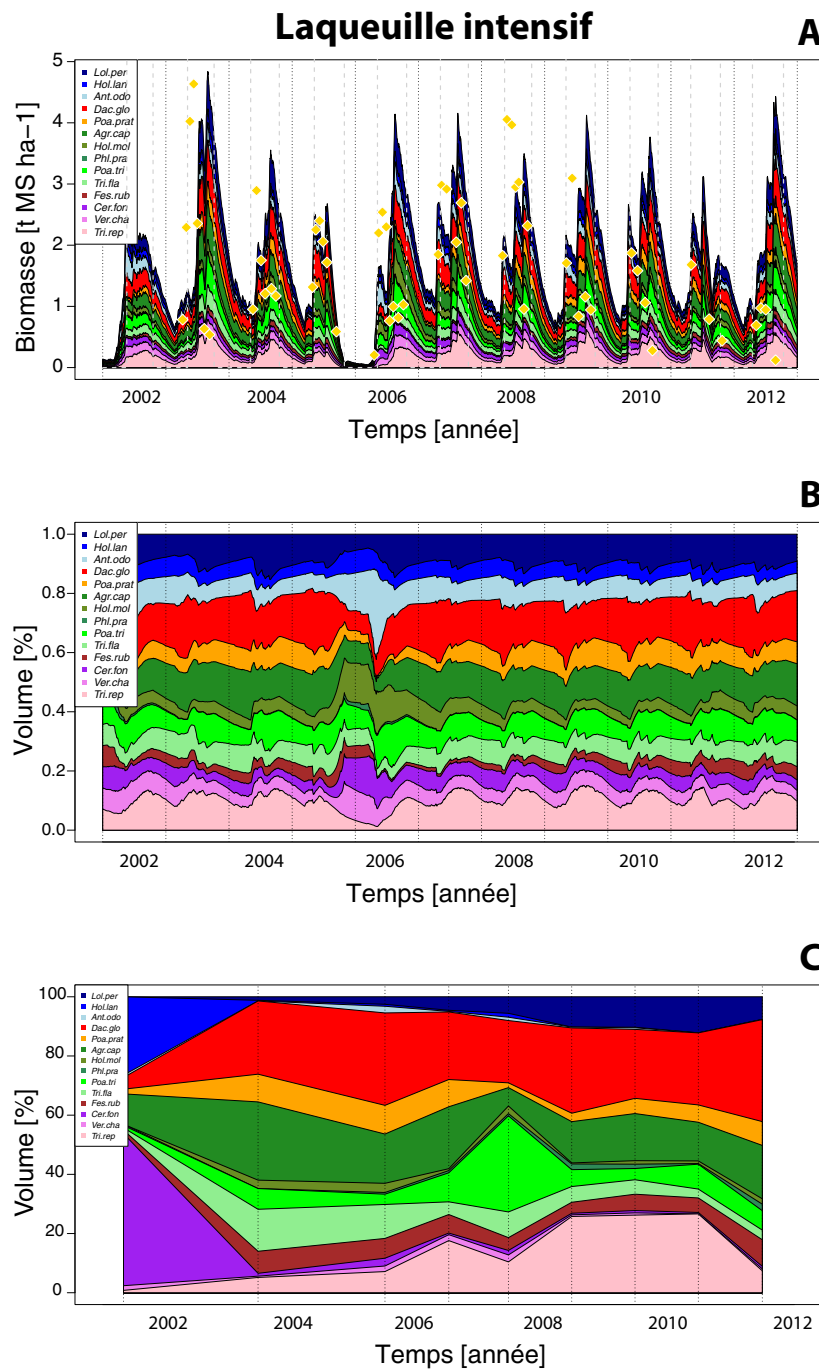


FIGURE IV.12 – Comparaisons (A les dynamiques de biomasse aériennes correspondant à la production totale (B_{tot} exprimé en [kg DM ha⁻¹]) observées (carrés jaunes) et simulé (lignes). Composition simulée (B) et observée (C) du couvert végétal exprimé en pourcentage ([%]) de contribution de chaque PFT à la biomasse totale de la parcelle exprimée en kg DM ha⁻¹. Simulations réalisées sur la parcelle de Laqueuille intensif pour onze années de simulations.

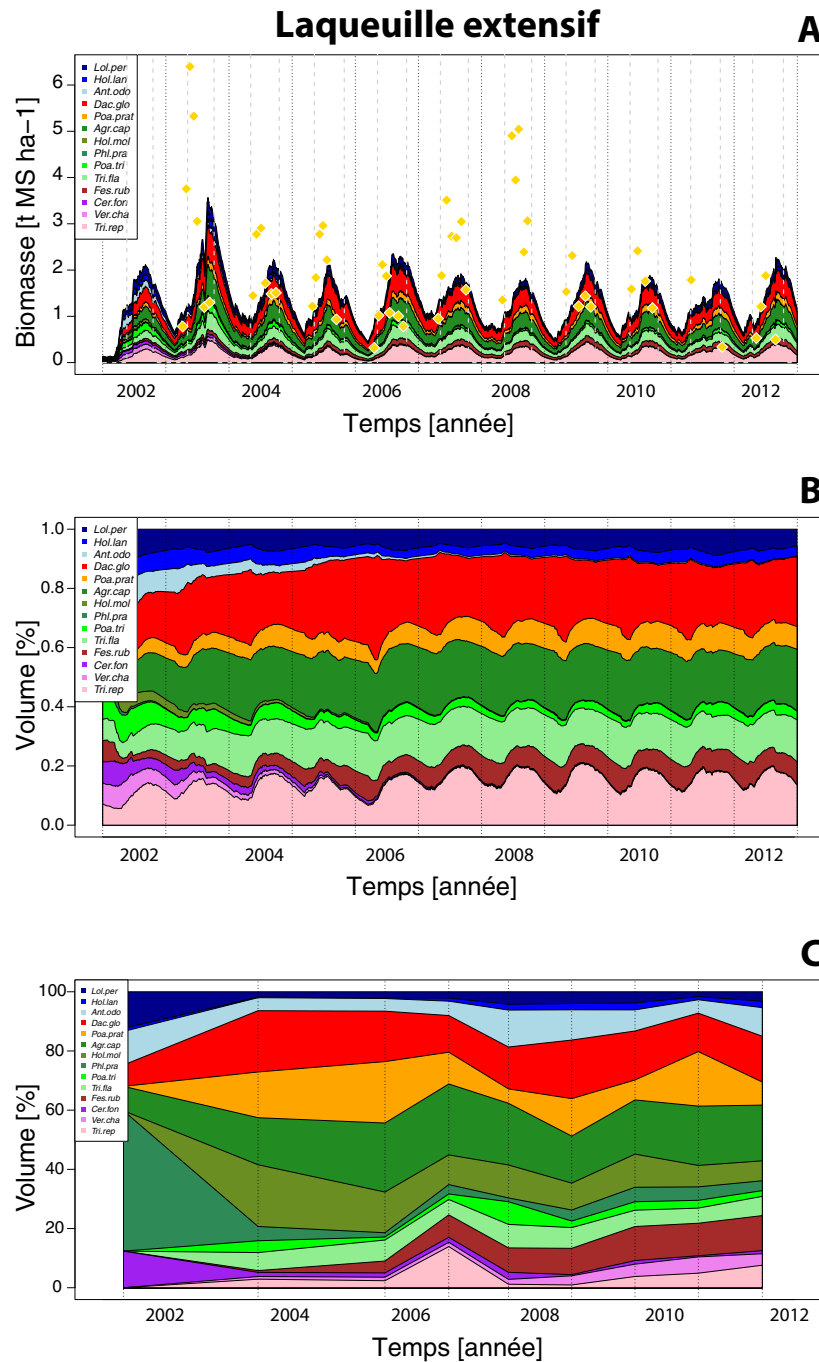


FIGURE IV.13 – Comparaisons (A les dynamiques de biomasse aériennes correspondant à la production totale (B_{tot} exprimé en $[\text{kg DM ha}^{-1}]$) observées (carrés jaunes) et simulé (lignes). Composition simulée (B) et observée (C) du couvert végétal exprimé en pourcentage ([%]) de contribution de chaque PFT à la biomasse totale de la parcelle exprimée en kg DM ha^{-1} . Simulations réalisées sur la parcelle de Laqueuille extensif pour onze années de simulations.

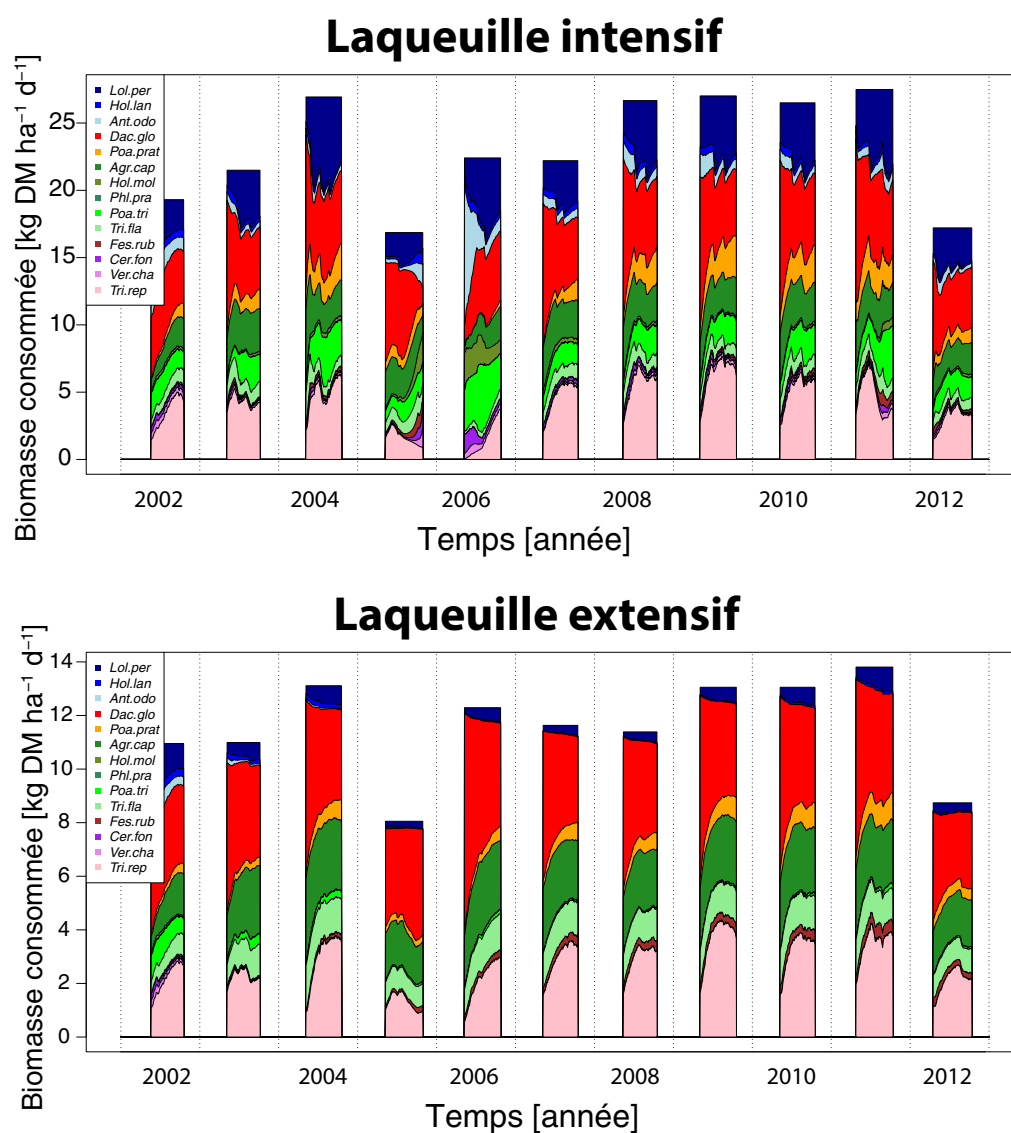


FIGURE IV.14 – Simulation du poids total de biomasse récoltée lors de chaque événement de pâturage (exprimé en kg DM ha⁻¹) et de sa composition fonctionnelle (exprimée en [%]) fonction des quatorze espèces dominantes considérées, voir Tableau IV.5.

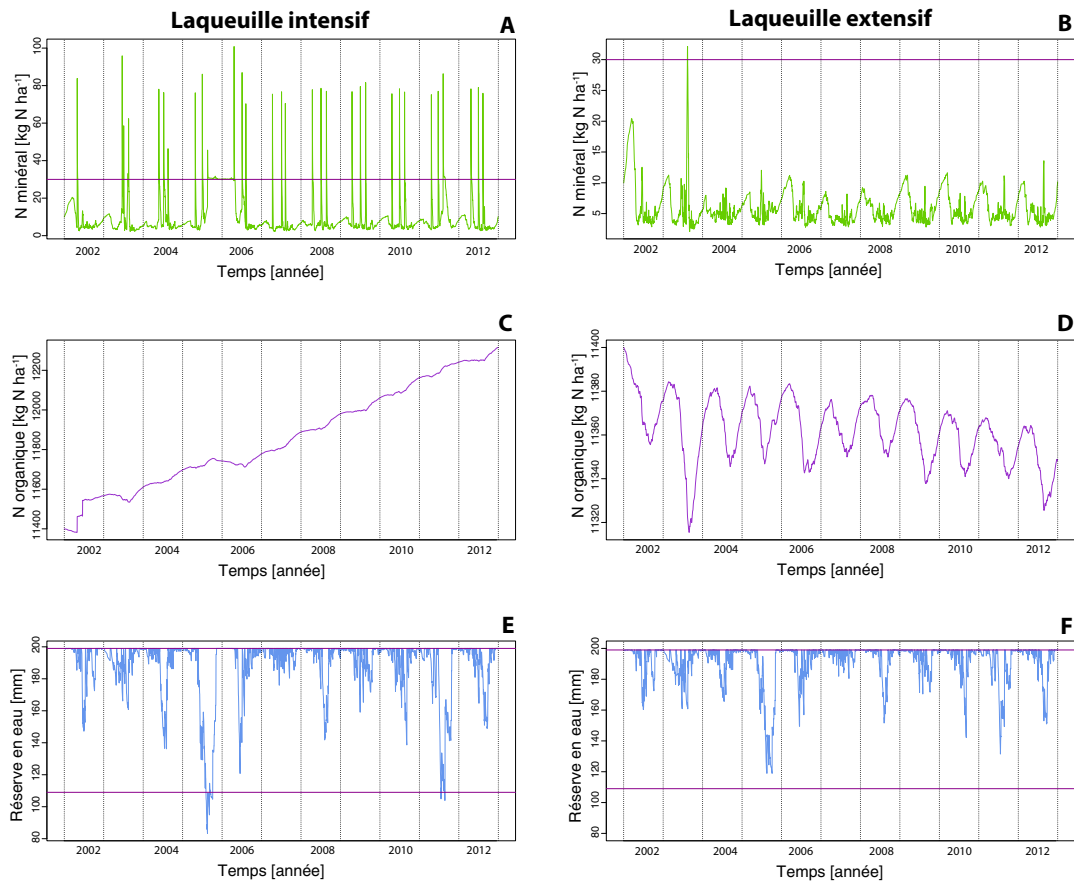


FIGURE IV.15 — Simulation (2002-2012) de la dynamique des trois variables d'état du modèle *DynaGraM* décrivant la dynamique des ressources du sol : azote minéral (A et B), azote organique (C et D) et réserve en eau (E et F). Les graphiques de gauche correspondent au parcelle Laqueuille intensif, et ceux de droite à Laqueuille extensif. Les lignes horizontales violette des graphiques A et B correspondent à la droite $y = Nm_{\max}$, la valeur maximale d'azote minérale retenue par le sol. Les pics du graphique A correspondent aux événements de fertilisation. Les lignes violettes des graphiques E et F correspondent aux droites $y = PWP$ et $y = WHC$, entre lesquelles se trouvent le volume d'eau utile pour la croissance de la végétation.

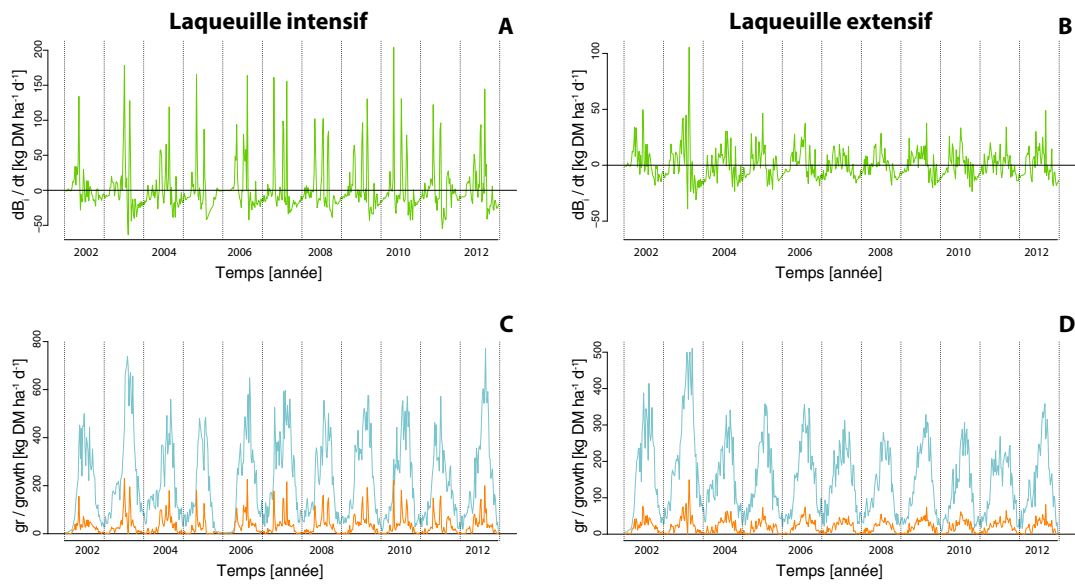


FIGURE IV.16 – Simulation (2002-2012) du gain journalier net de biomasse (A et B), des flux entrants potentiels (gr) et réels ($\frac{dB_i}{dt}|_+$) de biomasse (C et D). Les graphiques de gauche correspondent à la parcelle Laqueuille intensif et ceux de droite à la parcelle Laqueuille extensif.

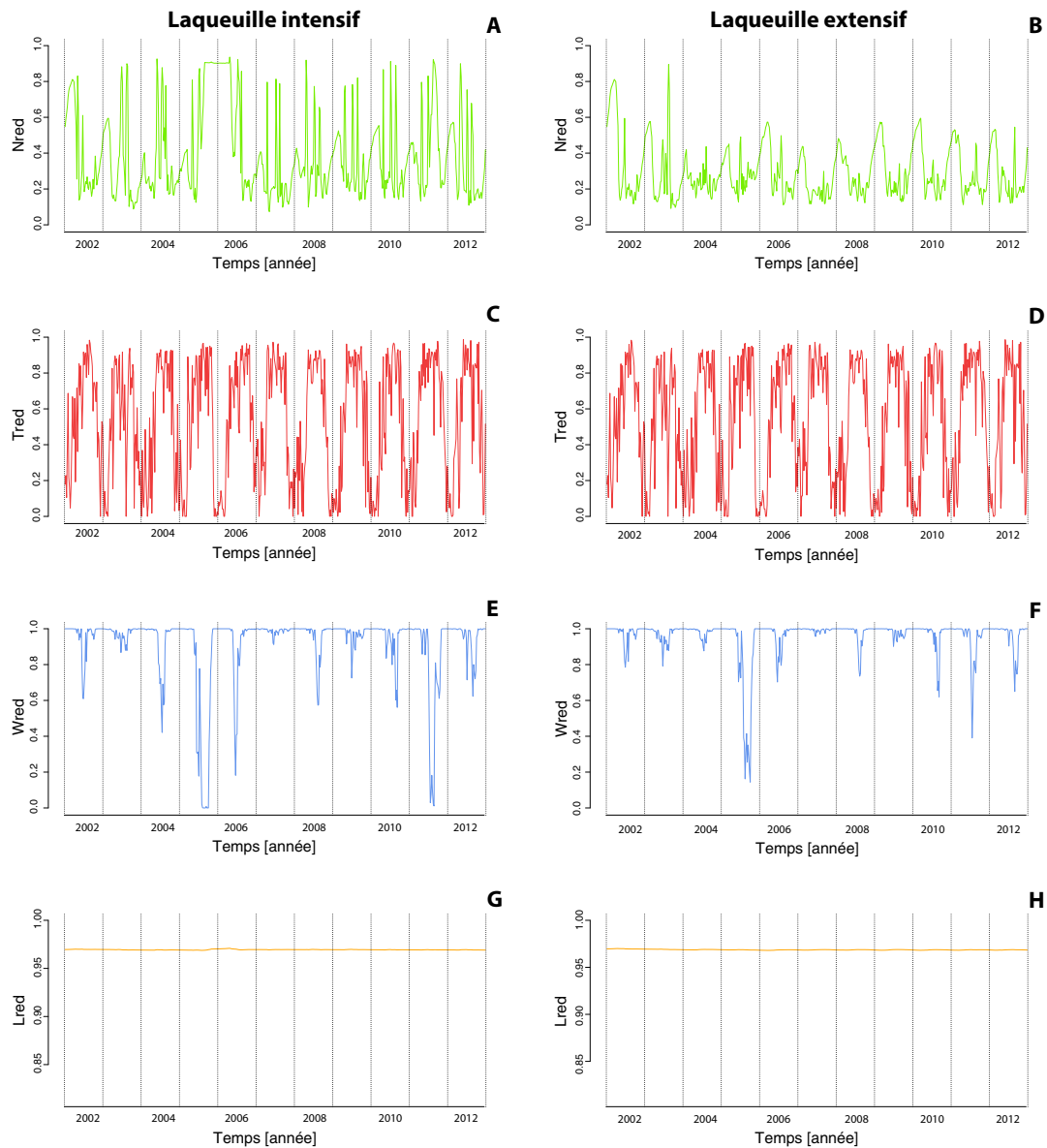


FIGURE IV.17 — Représentation graphique (2002-2012) des dynamiques des quatre réducteurs impliqués dans la limitation de la croissance de la biomasse (fonctions naturellement à valeurs dans l'intervalle $[0, 1]$). De bas en haut, ces réducteurs sont liés à la disponibilité en N minéral (A et B), aux températures (C et D), au niveau des réserves en eau (E et F) et à la lumière (G et H). Chacune de ces fonctions est calculée par PFT B_i . Cependant par facilité de lecture, nous traçons ici la réduction de l'assemblage calculée comme moyenne des sept PFT. Les graphiques de gauche correspondent à la parcelle Laqueuille intensif et ceux de droite à la parcelle Laqueuille extensif.

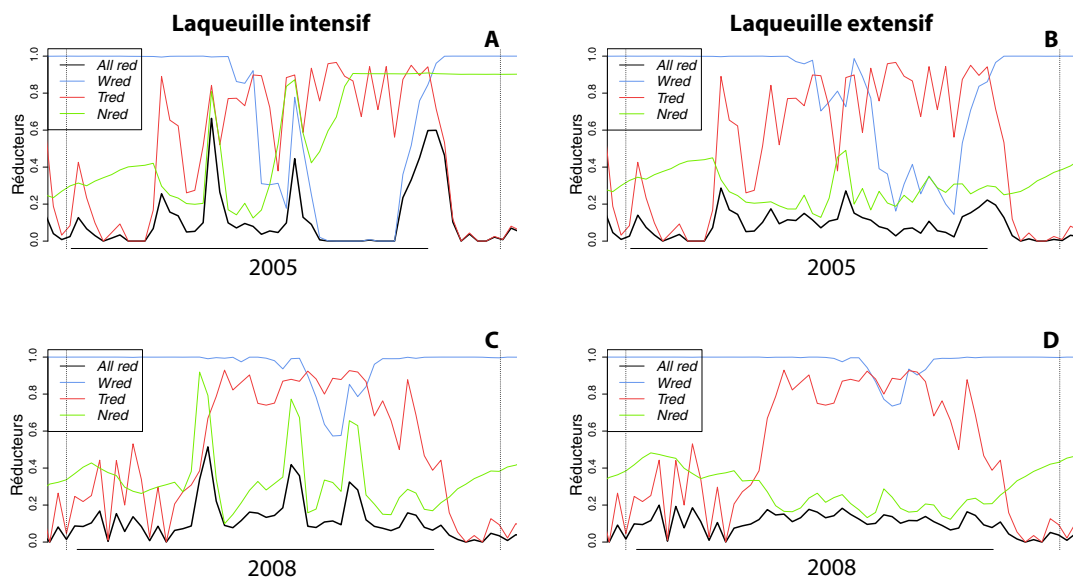


FIGURE IV.18 – Zoom sur les années 2005 (A et B) et 2008 (C et D) des représentations graphiques des dynamiques des réducteurs impliqués dans la limitation de la croissance de la biomasse. En vert le réducteur lié à l'azote (*Nred*), en rouge celui lié aux températures (*Tred*), en bleu celui lié à l'eau (*Wred*) et en noir le produits des quatre réducteurs. À nouveau ces courbes correspondent aux moyennes par assemblage. L'année 2005 marque une sécheresse, lorsque 2008 est plus "standard". À gauche la parcelle intensive, à droite celle extensive.

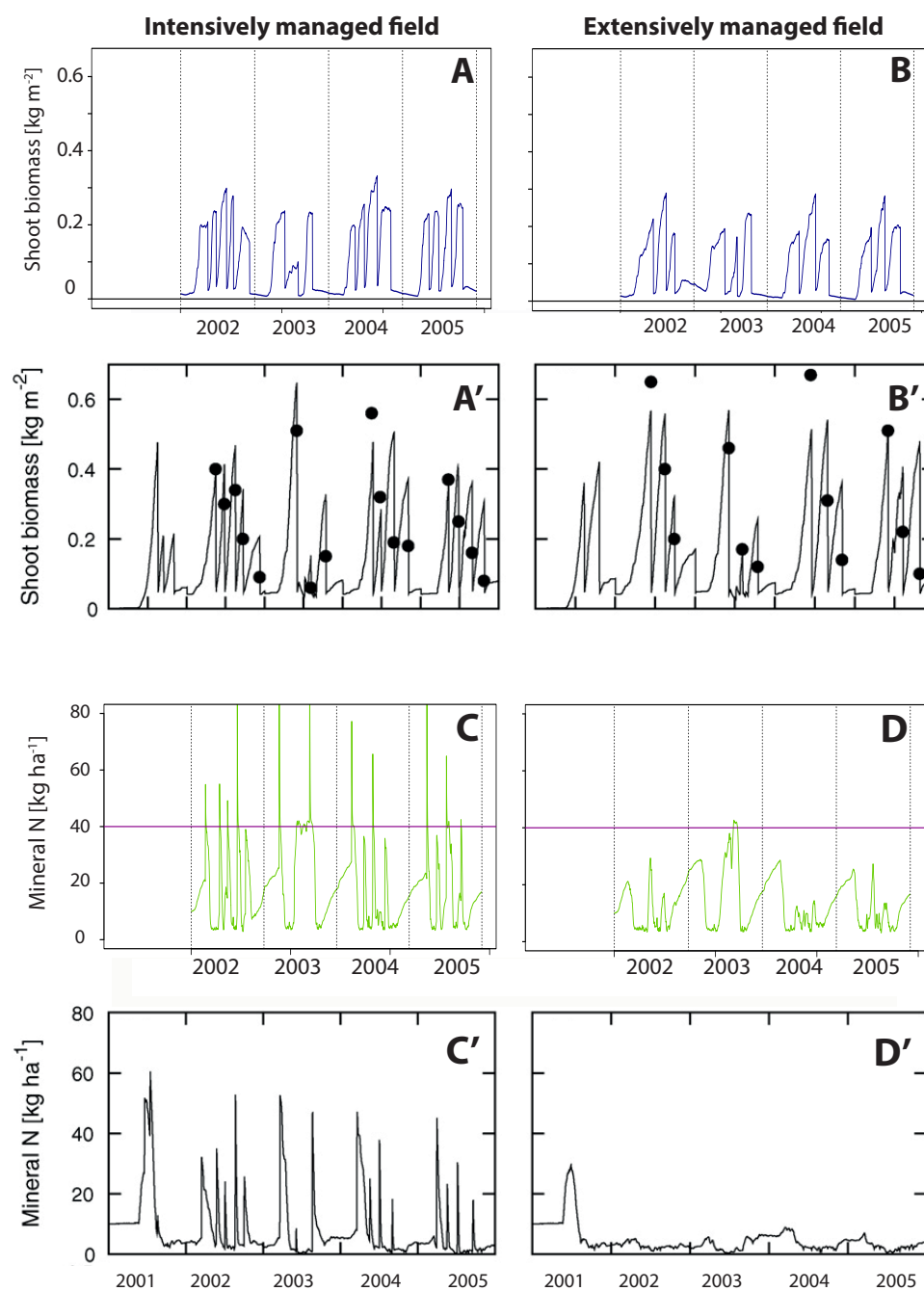


FIGURE IV.19 — Comparaison des dynamiques simulées (2001-2005) de biomasses aériennes (A, B, A', B') et de N minéral (C, D, C', D') des modèles *DynaGraM* et *PROGRASS*. Les deux modèles décrivent le site d'Oensingen intensif (graphiques de gauche) et extensif (graphiques de droite). Les figures en couleurs (A, B, C, D) correspondent aux simulations obtenues avec *DynaGraM*, et celles en noir et blanc (A', B', C', D') sont obtenues avec *PROGRASS* et sont extraites de (Lazzarotto et al., 2009).

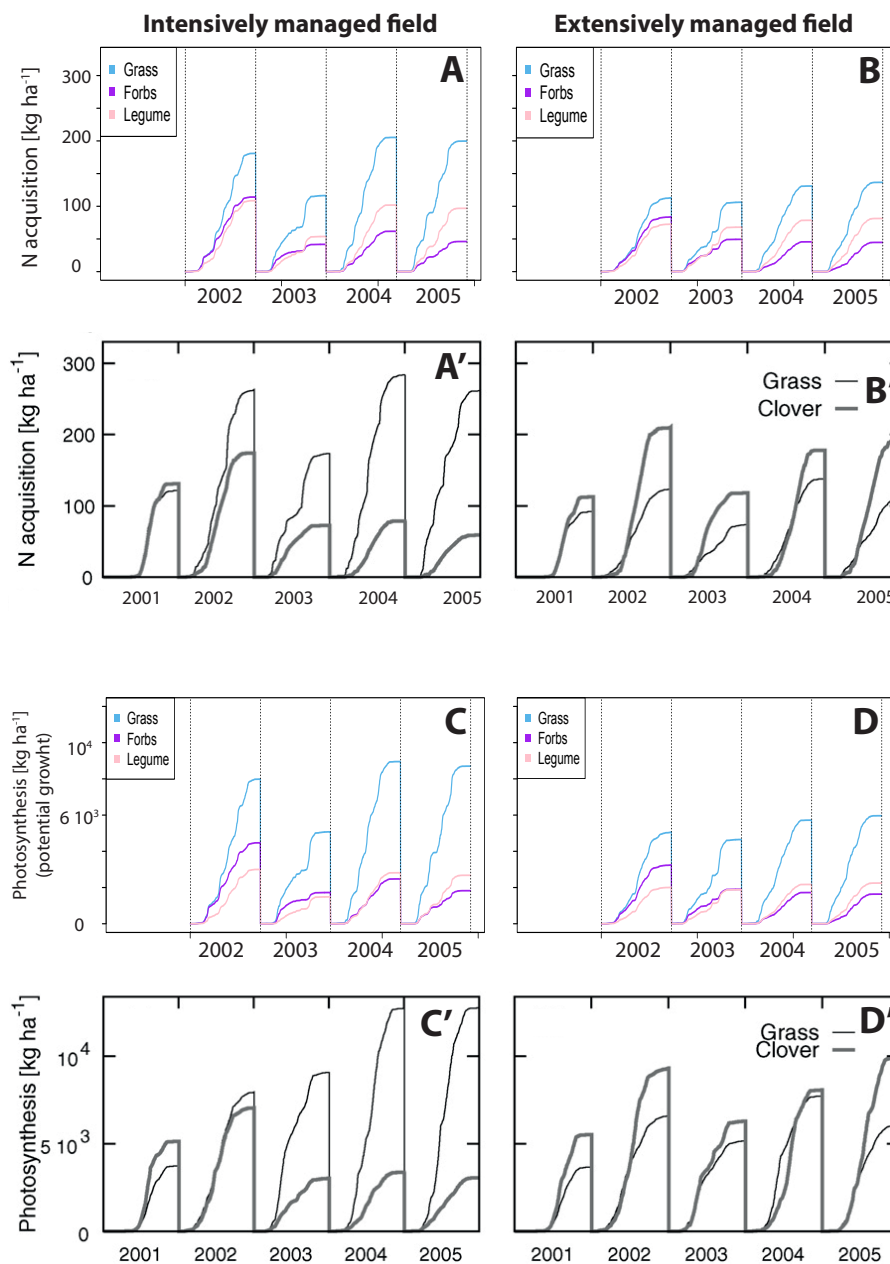


FIGURE IV.20 — Comparaison des dynamiques simulées (2001-2005) de la N acquisition annuelle cumulée (A, B, A', B') et des valeurs annuelles cumulées de photosynthèse (C, D, C', D') des modèles *DynaGraM* et *PROGRASS*. Pour *DynaGraM* ces fonctions de photosynthèse correspondent au terme de croissance potentielle de la végétation, sans considérer les termes de réduction. Les deux modèles décrivent le site d'Oensingen intensif (graphiques de gauche) et extensif (graphiques de droites). Les figures en couleurs (A, B, C, D) correspondent aux simulations obtenues avec *DynaGraM*, et celles en noir et blanc (A', B', C', D') sont obtenues avec *PROGRASS* et sont extraites de (Lazzarotto et al., 2009).

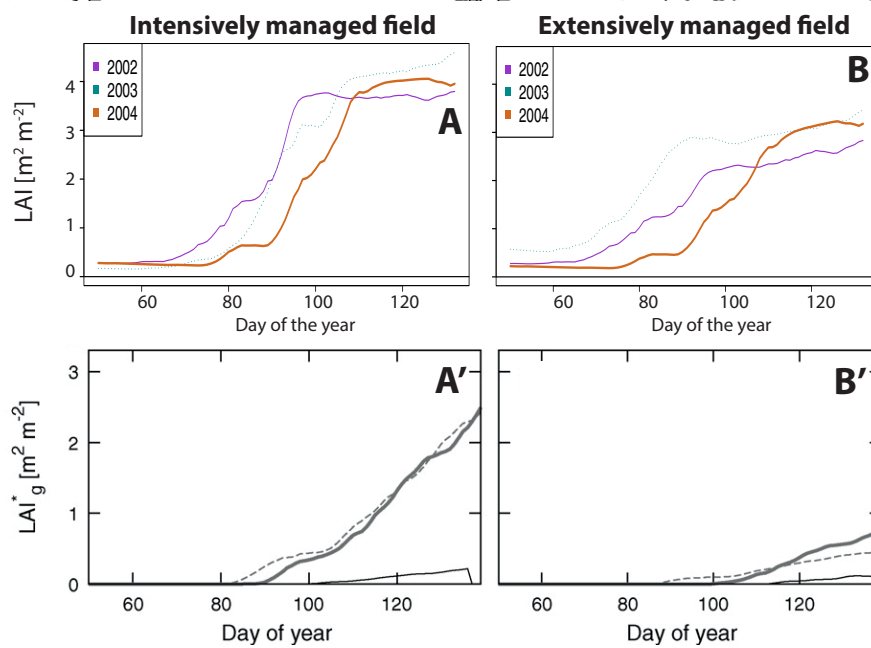


FIGURE IV.21 – Comparaison des dynamiques simulées de LAI (A, B, A', B') des modèles *DynaGraM* et *PROGRASS*. Ces LAI sont représentés pour chaque début d'année (jours 50 à 140) pour les années 2002, 2003 et 2004. Les deux modèles décrivent la parcelle d'Oensingen intensif (graphiques de gauche) et extensif (graphiques de droites). Les figures en couleurs (A, B) correspondent aux simulations obtenues avec *DynaGraM*, et celles en noir et blanc (A', B') sont obtenues avec *PROGRASS* et sont extraites de (Lazzarotto et al., 2009).

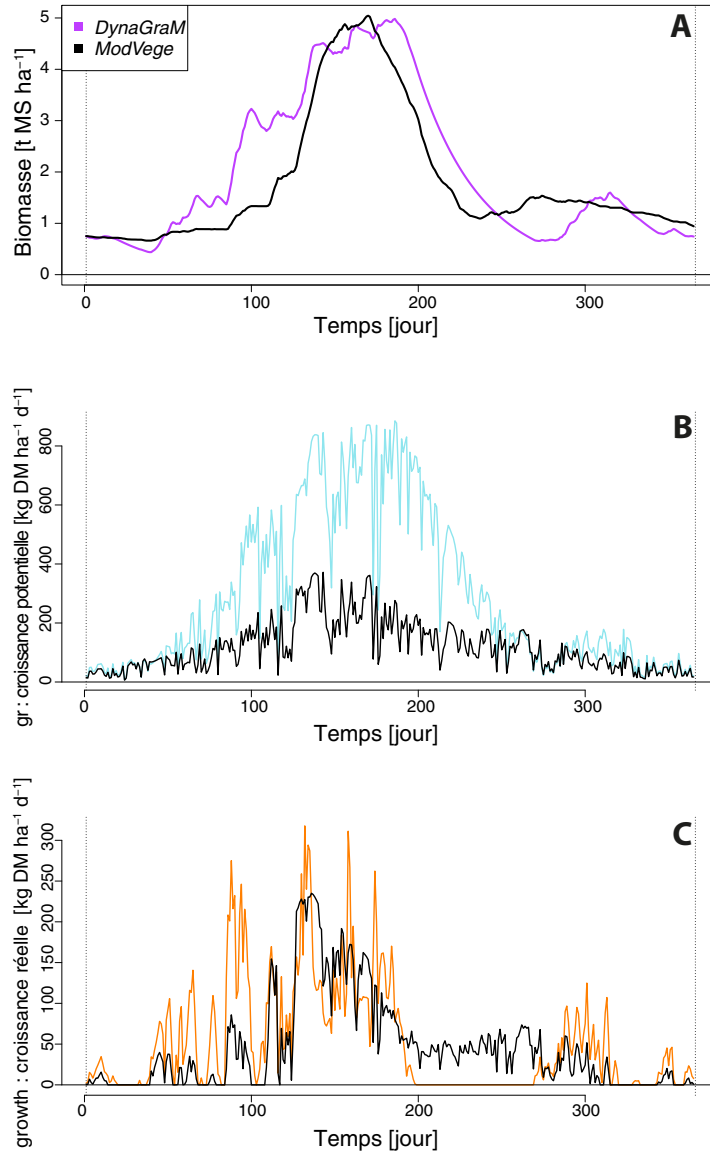


FIGURE IV.22 – Comparaison des dynamiques de végétation entre les modèles *DynaGraM* et *ModVege* sur respectivement (A) la biomasse totale présente sur la parcelle (exprimée en t MS ha^{-1}), (B) le taux de croissance potentielle de biomasse (fonction *gr* exprimée en $\text{kg DM ha}^{-1} \text{d}^{-1}$) et (C) le taux de croissance réelle de biomasse (fonction $\frac{dB_i}{dt}|_+$ exprimée en $\text{kg DM ha}^{-1} \text{d}^{-1}$).

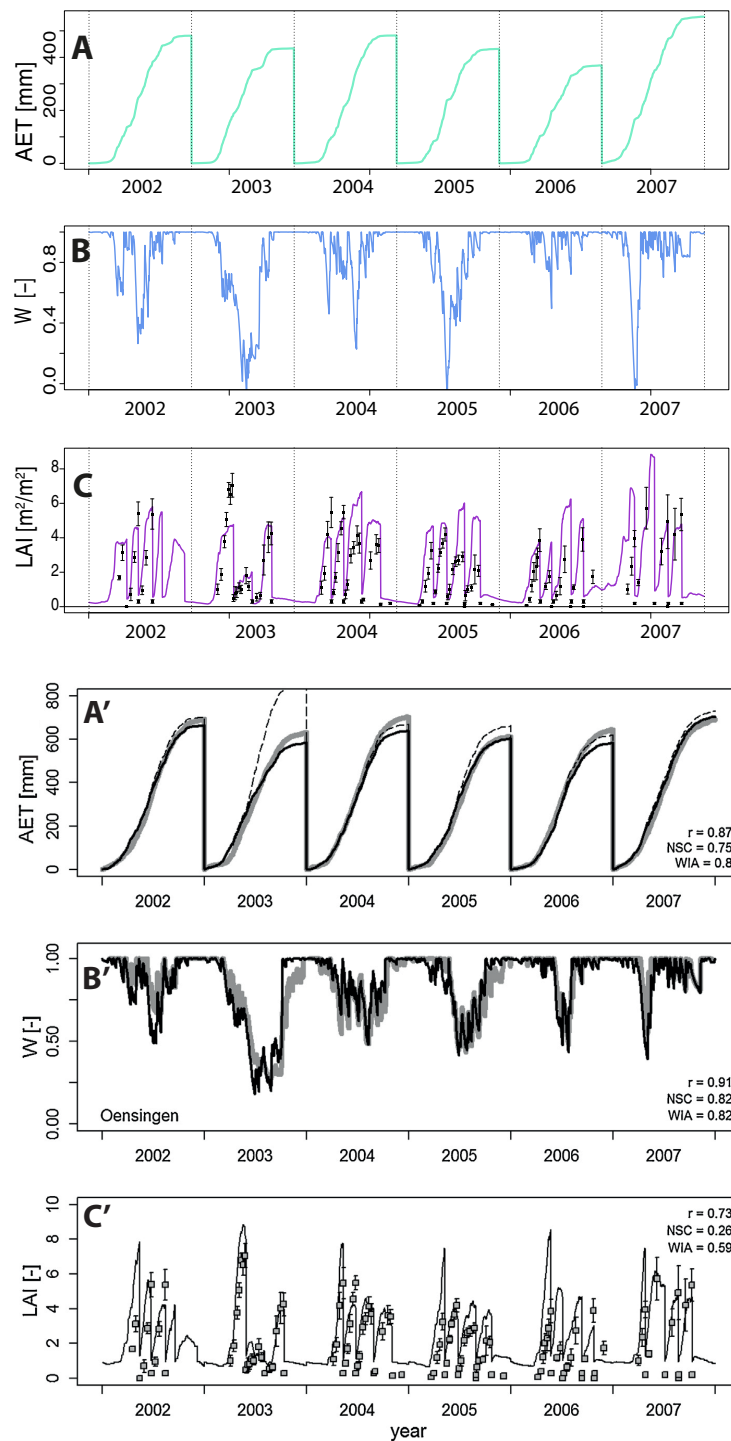


FIGURE IV.23 – Comparaison des simulations (2002-2007) entre les modèles *DynaGraM* et *ModVege* de (A et A') l'Evapotranspiration réelle du couvert végétal (AET, en [mm]), du ratio de stress hydrique (pour *DynaGraM* $W = \frac{WR-PWP}{WHC-PWP}$, [-]) et l'indice de surface foliaire (LAI en [m²/m²]). Les graphiques en couleurs (A, B, C) sont ceux de *DynaGraM*, et ceux en noirs et blancs (A', B', C') ceux de *ModVege* extraits de Calanca et al. (2016).

Conclusions et perspectives

1. Synthèse des résultats

La synthèse ci-dessous expose un résumé des principaux résultats obtenus dans le cadre de ces travaux de thèse.

Chapitre II - Construction du modèle *DynaGraM*

- (i) Construction d'un modèle basé sur des processus de dynamique de la végétation herbacée de l'écosystème prairial, à la fois dans la composition du couvert végétal et dans sa production fourragère. L'élaboration de ce modèle avec l'inclusion de ces deux volets répond à un manque relevé dans la littérature, et constitue une approche novatrice pour représenter la production fourragère d'une prairie, non plus uniquement dans son volume mais également dans sa composition en espèces dominantes. Lors de la mise en équation du modèle, une grande attention a été apportée sur le choix du niveau de complexité considéré. Afin que le modèle puisse être utilisé pour étudier les interactions entre les différents processus clés pris en compte, et quantifier leur impact sur la végétation de la prairie en terme de productivité, de diversité et de stabilité.
- (ii) Estimation des valeurs des paramètres du modèle à partir des valeurs extraites de la littérature. La végétation est prise en compte dans le modèle à travers un ensemble de paramètres spécifiques à chaque espèce, ou groupe d'espèces, composant le couvert végétal. Les valeurs de ces paramètres ont été estimées à partir de mesures expérimentales propre à chacune de ces espèces.
- (iii) Simulations de la dynamique du couvert végétal pour différents assemblages d'espèces, sous un scénario théorique de gestion comprenant une alternance de plusieurs traitements. Nous avons alors vérifié la cohérence qualitative de la composition simulée de l'assemblage avec les connaissances que nous avons de l'écosystème.

Chapitre III - Sensibilité du modèle au niveau de biodiversité

- (i) Développement d'une méthode basée sur l'analyse de sensibilité du modèle pour étudier l'impact de différents niveaux de diversité sur le comportement du modèle. Cette analyse de sensibilité contient deux volets :
 - A partir de versions alternatives du modèle correspondant à différents niveaux de diversité, nous comparons pour chaque assemblage simulé, la sensibilité de la productivité, de la diversité et de la stabilité à des paramètres clés du modèle.
 - Pour chacun de ces assemblages, nous identifions et comparons également quels paramètres clés sont les sensibles, ou les influents, sur la végétation, et pouvons alors relier les effets clés du modèle à un niveau précis de diversité.

- (ii) Mise en évidence de dynamiques sensiblement différentes entre les modèles comprenant un assemblage végétal composé de deux, respectivement vingt et une espèces, en terme de productivité, de diversité et de stabilité.
- (iii) Mise en évidence d'un renversement, dans la nature des paramètres de contrôle clé les plus sensibles, entre les modèles à deux, respectivement vingt et une, espèces. Un assemblage faiblement diversifié se verra très sensible aux conditions de fertilité du sol, lorsqu'un assemblage très diversifié révélera une grande sensibilité à l'intensité des pratiques de défoliations agricoles en place.
- (iv) Caractérisation d'un seuil de sept espèces, ou groupes d'espèces, à partir duquel la dynamique du couvert végétal simulé présente un comportement très similaire à celui d'un assemblage bien plus diversifié. Ce nombre de sept espèces, ou groupes d'espèces, semblerait constituer un bon compromis pour la prise en compte de la diversité fonctionnelle de la végétation, tout en conservant un nombre aussi réduit que possible de variables d'état.

Chapitre IV - Validation et performances du modèle

- (i) Confrontation des simulations de la végétation aux mesures du couvert végétal récoltés sur deux sites expérimentaux, correspondant à différents traitements. Les comparaisons des simulations aux observations sont encourageantes dans le cas de la prairie de fauche d'Oensingen, à la fois dans les traitements intensifs et extensifs. La comparaison effectuée avec le pâturage de Laqueuille s'avère plus acceptable pour le régime intensif, qu'extensif. Nous estimons pour ce second cas, une tendance à la sous-estimation de la production fourragère par le modèle. Néanmoins, ces résultats obtenus dans le cas de la prairie de fauche sont particulièrement encourageants dans la modélisation des relations de pâturage, qui ne sont pas prises en compte dans les simulations de production fourragère par des modèles similaires (*ModVege*, *PROGRASS*).
- (ii) Nous avons montré à travers une analyse détaillée de la dynamique des différents processus composant le modèle que l'articulation de la croissance de la végétation autour des trois réducteurs liés à l'azote, aux températures et aux précipitations, est nécessaire et pertinente. Enfin, la confrontation des dynamiques d'un grand nombre de mécanismes sous-jacents avec ceux des modèle *PROGRASS* et *ModVege* ouvrent des pistes d'améliorations pour éventuellement poursuivre le développement du modèle *DynaGraM* qui sont détaillées dans la section suivante.

2. Poursuivre le développement de *DynaGraM*

La comparaison des simulations numérique de *DynaGraM* avec les données des différents sites expérimentaux montre (i) la capacité du modèle à reproduire de façon acceptable, voire convaincante pour certaines années, la végétation observée d'une prairie et (ii) des pistes d'amélioration de notre travail de modélisation. Le fruit d'une réflexion, et d'explorations du comportement du modèle par simulations numériques, ouvre sur trois pistes d'améliorations. Ces améliorations peuvent s'avérer intéressantes si l'on souhaite utiliser le modèle *DynaGraM* à des fins de prédictions quantitatives de la végétation.

2.1. Fonction de minéralisation N_{min}

Puisque la ressource minérale est très rapidement consommée, et que la quantité d'azote minéral disponible est directement proportionnelle à la biomasse aérienne produite, la fonction de minéralisation de l'azote apparait comme un processus clé du modèle. Actuellement, ce processus dépend uniquement des réserves en eau du sol et de la température extérieure. Une première amélioration viserait à augmenter la sensibilité de ces deux réducteurs aux variables de forçage climatique dont ils sont fonctions. Ceci contribuerait à amplifier les variations inter-annuelles simulées.

Lors d'une première piste d'amélioration, les fonctions T_{min} et W_{min} pourraient être travaillées afin de rendre le taux de minéralisation simulé significativement plus fort au printemps et en hiver plutôt qu'en été. Ceci rejoint des travaux qui montrent que cette minéralisation de la litière du sol est importante en hiver sous le couvert de neige, et qu'elle est maximale au printemps (Gavazov, 2013). Le frein dans la minéralisation qui apparaît pendant l'été est alors lié à la sécheresse du sol.

Or dans la Figure IV.6 qui présente une représentation graphique de ces deux fonctions de réduction dans le cadre de la prairie d'Oensingen, nous observons nettement que le réducteur de minéralisation liée à l'humidité du sol peut se retrouver très faible (valeur proche de 1), entraînant alors une minéralisation importante y compris en été. A titre d'exemple cette fonction W_{min} n'a pratiquement aucun effet pendant l'année 2005 d'Oensingen (Figure IV.6, régime intensif et extensif). En parallèle, on observe pour cette année 2005 des valeurs simulées de LAI très importantes par rapport à celles mesurées. Une hypothèse est donc que ce réducteur hydrique de la minéralisation ne joue pas entièrement son rôle. Des développements supplémentaires sur cette fonction N_{min} du modèle *DynaGraM* peuvent alors s'avérer intéressants.

2.2. Somme des températures

Une seconde piste d'amélioration porte sur l'intégration dans le modèle de la somme annuelle des températures exprimée en degré-jours. Contrairement à de nombreux autres modèles, *DynaGraM* ne les prend pas en considération, et se base simplement sur les valeurs journalières de températures. Cette hypothèse fut formulée dans un but d'allègement de l'écriture du modèle. Cette assumption s'avère possiblement trop forte. Un possible dysfonctionnement, est pointé dans la Figure IV.23 de comparaison entre les modèles *DynaGraM* et *ModVege*. Nous observons dans le modèle *DynaGraM* une diminution de la sensibilité du modèle aux variations interannuelles. Ces sommes de températures permettent notamment d'ajuster pour chaque année la précocité du taux de croissance de la biomasse. Argument illustré par les simulations du modèle *ModVege* (Figure IV.23C') qui, du point de vue de la précocité, sont très convaincantes.

En lien avec l'importance soulignée du processus de minéralisation, il serait intéressant d'intégrer cette dépendance de la somme des températures sur le réducteur T_{min} de la fonction de minéralisation. Ce raffinement pourrait permettre de solutionner le problème de la précocité des pics de biomasse des sites intensifs et extensifs.

2.3. Sénescence fonction des variables climatiques

Une troisième piste d'amélioration consisterait à croiser l'importance du processus de minéralisation et le besoin d'augmenter les variations interannuelles dans les simulations. Cette amélioration porte sur la réécriture du terme de sénescence de la biomasse, afin de le rendre non plus constant mais dépendant des variables de forçage climatiques. Ce point-ci a précisément fait l'objet d'une longue réflexion, en lien avec l'étude de nombreux systèmes d'équations recherchés dans la littérature. Le défi est alors de ne pas être redondant avec les différents réducteurs de la croissance de la biomasse tenant déjà compte de la dynamique de ces différentes variables de forçage. Cependant, agir sur ce terme de perte de biomasse, en parallèle de la fonction T_{min} identifié ci-dessus, pourrait donc contribuer à :

- (a) Solutionner le problème de précocité des pics de biomasses que nous rencontrons actuellement. Nous observons en pâturage, à plus ou moins forte intensité, sur toutes les années, pour les régimes intensif et extensif, une tendance à prédire une croissance trop tardive de la biomasse, voir Figures IV.4, IV.5, IV.12, IV.13. Plus précisément, la difficulté dans la modélisation de ces phases de croissance consiste à différencier, à températures identiques, le printemps, de l'automne. Le printemps correspond à une forte croissance de la biomasse, lorsque l'automne est marqué par une forte sénescence.

Les Figures IV.10 et IV.18 présentent une comparaison de la force des différents réducteurs de la croissance de biomasse à différentes années de références, sur les sites d'Oensingen et de Laqueuille. Nous observons nettement (Figure IV.10) guide presque exclusivement la dynamique du terme total de réduction de la croissance végétale pendant l'hiver et au début du printemps, mais de façon beaucoup moins importante à l'automne en revanche. La distinction entre les comportements distincts attendus au printemps et à l'automne ne s'explique alors pas par les températures.

Cette différence saisonnière sur le plan climatique est marquée par la durée et l'intensité de l'ensoleillement, la *PAR*. Sur le plan de la construction du modèle, il serait intéressant de rendre cette sénescence dépendante de la *PAR*.

- (b) Accroître la dépendance du modèle aux variables de forçage climatique, en particulier par la sénescence, contribue ainsi à amplifier les variations interannuelles du point de vue des simulations. Nous avons en ce sens effectué quelques travaux (non présentés ici) de réécriture de ce taux de sénescence de la biomasse, pour le rendre d'abord température-dépendant. Ce premier choix de la température a été choisi comme la fonction climatique la plus "classique". Ce raffinement a été réalisé en s'inspirant de l'allure d'une fonction de dépendance en température du modèle *PROGRASS* de (Lazzarotto et al., 2009), f_T (équation A6.1). Ces travaux se sont avérés être insuffisants ; les pics de biomasse restaient toujours liés à la disponibilité de la ressource minérale du sol, relativement similaire d'année en année entraînant des variations interannuelles simulées faibles. En lien avec le point (a), il serait intéressant d'explorer une dépendance de la *PAR* de cette sénescence.

3. Perspectives de recherche

Je présente enfin des perspectives de recherche à plus long terme qui découlent directement de ces travaux de modélisation présentés au cours de ce manuscrit. Elles correspondent à différentes utilisations possibles du modèle *DynaGraM*, à différentes échelles et répondant à différentes problématiques : (i) appliquer les performances de prédiction du modèle pour obtenir, sur un site donné, une forme optimale de gestion de la parcelle ; (ii) utiliser *DynaGraM* comme sous-modèle dans un modèle plus large qui décrit la végétation à l'échelle d'un paysage ; (iii) ouvrir vers un développement mathématique, et évaluer la pertinence d'introduire une structuration en âge pour décrire de façon plus fine le processus de minéralisation.

3.1. Structuration en âge de la minéralisation

Nous avons souligné dans la Section 2 ci-dessus l'importance jouée par le rôle de la fonction N_{min} , minéralisation de la litière, dans la dynamique du couvert végétal. Nous avons également noté la pertinence de considérer des raffinements sur cette fonction. Une structuration en âge, par la réécriture du modèle en équations aux dérivées partielles, de ce processus pourrait s'avérer intéressante.

Rappelons que dans le modèle *DynaGraM*, l'azote minéral suit une boucle de consommation - dégradation, qui dans l'absence de fertilisation, correspond à un circuit fermé. Notons τ la durée (en jours) de minéralisation de la litière, depuis la sénescence d'une feuille, jusqu'à la production de N minéral ; *ie.* ceci signifie que la quantité de minéraux N produits chaque jour correspond à la quantité de biomasse perdue par sénescence il y a τ jours.

Ce formalisme pourrait alors être décrit par des équations différentielles à retard, où ce temps τ correspond à un retard dans le processus de minéralisation. Ce retard peut notamment être considéré comme une fonction du temps ou de variables de forçage climatiques T ou *PAR*. Ce formalisme se rapprocherait alors de celui utilisé dans le cadre de mes travaux de Master 2 sur une maladie affectant la production de cellules sanguines. Ces travaux, publiés dans *Journal of Mathematical Biology* (Langlois et al., 2017) présentent un modèle construit sur des équations différentielles à retard, avec un retard fonction de la concentration d'une hormone, décrivant une maladie qui affecte la production de plaquettes sanguines en la rendant cyclique.

3.2. Optimiser des scénarios de gestion

Un développement qui pourra être réalisé à court terme consiste à tester la capacité d'aide à la décision du modèle. Notre approche de modélisation de la dynamique du couvert végétal dans sa production et dans sa composition par un nombre relativement restreint de processus, nous permet d'analyser et d'identifier quels mécanismes peuvent mener vers une dynamique souhaitée. Par exemple, on pourra questionner l'existence d'un traitement permettant de maximiser la productivité et la diversité du couvert végétal. Il pourra également être étudié l'impact à moyen terme, sur un site particulier, des variables de

forçage climatiques, édaphiques, et de gestion sur la végétation. Grâce à cette description générique de la végétation dans le modèle, il est aisé de l'adapter à différents contextes.

Ce modèle pourra également être utilisé pour tester des hypothèses sur l'effet de fertilisation des sols. De récentes études tendent à montrer que sur des sols riches en minéraux que l'on retrouve dans les pâturages de moyenne montagne, l'intensité de fertilisation ne serait pas corrélée linéairement avec la productivité. De plus, de forts niveaux de fertilisation induiraient une baisse dans la productivité de la parcelle, qui s'ajoutent à un effondrement de la diversité végétale présente.

La notion de résistance et de résilience de l'assemblage pourra être mise en relation avec le niveau de diversité d'un assemblage donné. Nous pourrions comparer les réponses de différents assemblages plus ou moins riches, tant en nombre d'espèces qu'en diversité fonctionnelle, à différents scénarios climatiques comprenant notamment des événements extrêmes (par exemple vague de sécheresse).

3.3. Ouverture à l'échelle d'un paysage

Enfin, une perspective attendue et particulièrement pertinente, en lien avec l'objectif initial de ces travaux de thèse, serait d'intégrer *DynaGraM* comme sous-modèle du modèle dynamique spatialement explicite *WoodPaM* (Gillet, 2008b). Il remplacera alors le sous-modèle 'herb' actuellement défini. Ce modèle *WoodPaM* simule la dynamique de la végétation de l'Arc Jurassien à l'échelle du paysage, comprenant des prairies, des forêts et des pâturages boisés. Ce modèle *WoodPaM* a fait l'objet de récentes améliorations depuis sa formulation originale de 2008 et est aujourd'hui encore en cours de développements et d'améliorations (Peringer et al., 2013, 2016 ; Gavazov et al., 2013). Cependant tous ces raffinements portent sur la végétation ligneuse. Il s'avèrerait alors pertinent d'intégrer à présent, un développement de la végétation herbacée. Dans la version actuelle de *WoodPaM*, la végétation herbacée est représentée dans chaque cellule de la grille spatiale par quatre compartiments (homécies) correspondant aux recouvrements relatifs des grands types de communautés végétales identifiables dans les pâturages boisés (prés pâturés, pelouses maigres, friches et sous-bois).

L'intégration de *DynaGraM* à l'échelle d'un paysage amène alors un certain nombre de questions et nécessite des développements mathématiques et informatiques intéressants. Tout d'abord une réflexion doit être menée sur la spatialisation du modèle *DynaGraM* ; spatialisation par patchs en suivant le formalisme utilisé dans le modèle *WoodPaM*. La dynamique de la végétation à l'intérieur d'une cellule se voit alors impactée par celle des cellules avoisinantes. De plus l'assomption d'exclure les processus d'émergence de nouvelles espèces depuis la banque de graines ou par dispersion ne semble alors plus être réaliste. Définir une spatialisation par patchs revient à définir deux dynamiques parallèles, agissant l'une sur l'autre, qui correspondent à deux échelles distinctes : celle locale, d'un patch, et celle globale de l'ensemble des patchs. Il convient alors de se demander parmi les processus considérés lesquels agissent à l'échelle locale (paramètre d'une cellule) et lesquels agissent à l'échelle globale (dynamique entre les cellules)

Dans ce contexte, je me suis ainsi demandé au début de mes travaux de thèse s'il existait un intérêt, pour mieux rendre compte de la dynamique de la végétation à l'échelle locale et globale, d'inclure les mouvements d'une population d'herbivores. L'inclusion de cette dimension spatiale dans le modèle oblige à définir pour chaque processus s'ils doivent être définis par une dynamique propre à l'échelle locale, à l'échelle globale ou les deux. A partir d'une dynamique simple de la végétation, décrite simplement une croissance logistique, j'ai ajouté une spatialisation par patchs et introduit explicitement la dynamique des déplacements, entre cellules voisines, d'une population d'herbivores. Les déplacements des herbivores sont motivés par la densité de la végétation présente sur le patch, et de l'appétence pour le bétail de l'assemblage présent. J'ai effectué une analyse mathématique des états d'équilibres de ce système et de leur stabilité. J'ai établi que l'état final de la végétation obtenu sur l'ensemble des patchs dépend uniquement (i) de la capacité d'accueil de la végétation définie sur une cellule, et (ii) de l'appétence définie pour cette végétation. L'ajout des mouvements des prédateurs complexifie considérablement la modélisation, mais n'apporte aucune information pour mieux comprendre ou expliquer la dynamique de végétation. Nous pouvons alors conclure de cette étude que les perturbations de pâturage peuvent être uniquement définies à l'échelle locale.

L'intégration de *DynaGraM* comme sous-modèle nécessite alors d'effectuer deux développements supplémentaires. Premièrement, il convient de définir comment espèces herbacées et ligneuses interagissent, *ie.* de définir comment la dynamique des variables B_i décrite dans le Chapitre II se voit impactée par la

présence d'autres formes de végétation. Enfin, le défi principal de l'intégration du modèle *DynaGraM* à l'échelle d'un paysage à sur une dynamique à long terme porte sur le changement de l'échelle de temps, qu'il est nécessaire d'élargir. Le modèle *WoodPaM* considère un pas de temps d'une année, et les valeurs des paramètres utilisées pour renseigner les variables de forçage climatiques correspondent à des moyennes mensuelles. Il apparaît important de garder un pas de temps relativement large pour conserver la souplesse du modèle, et que son intégration numérique puisse continuer de s'effectuer rapidement (simulations de l'ordre de la minute). Il pourrait être envisager de raffiner ce pas de temps à l'ordre du mois, ou de la semaine, mais pas du jour. Dans cette perspective, le modèle *DynaGraM* doit alors être réécrit pour prendre cette nouvelle échelle de temps en considération, certains processus devront être agrégés, et bien sûr le sous-modèle ainsi formé ne devra pas perdre en précision dans les résultats simulés.

Le choix de la représentation du temps ouvre sur des questions et des réflexions intéressantes, ayant lien à la théorie des hiérarchies qui supposent que les processus sont différents selon chaque échelle de temps que l'on considère. Ce travail rejoindrait alors les travaux de thèse de Ratzé portant sur la gestion des différentes résolutions temporelles, et l'intégration en modélisation de processus qui se déroulent sur des échelles de temps distinctes (Ratze et al., 2007).

Les résultats promus dans le cadre de ces travaux de thèse sont très prometteurs et apportent de nouveaux éléments dans la compréhension de la dynamique de la végétation prairiale en terme de productivité et de diversité, qui pourront être étendus à l'échelle d'un paysage. La méthodologie développée dans cette thèse pourra être réutilisée, et être appliquée à d'autres modèles de l'écosystème prairial. Ces travaux contribuent ainsi à l'essor nécessaire d'une diversité d'approches dans la modélisation de l'écosystème prairial.

Bibliographie

- Al Haj Khaled, R.
2005. *L'évaluation des caractéristiques agronomiques d'espèces prairiales par leurs traits de vie comme étape préalable au diagnostic des communautés à flore complexe*. PhD thesis, INRA de Toulouse.
- Al Haj Khaled, R., M. Duru, J. P. Theau, S. Plantureux, and P. Cruz
2005. Variation in leaf traits through seasons and N-availability levels and its consequences for ranking grassland species. *Journal of Vegetation Science*, 16(4) :391.
- Ammann, C., C. Spirig, J. Leifeld, and A. Neftel
2009. Assessment of the nitrogen and carbon budget of two managed temperate grassland fields. 133 :150–162.
- Ansquer, P., J. Theau, and P. Cruz
2004. Caractérisation de la diversité fonctionnelle des prairies à flore complexe : vers la construction d'outils de gestion. *Fourrages*, 179(November 2015) :353–368.
- Baudrot, V., A. Perasso, C. Fritsch, P. Giraudoux, and F. Raoul
2016. The adaptation of generalist predators' diet in a multi-prey context : insights from new functional responses. *Ecology*, 97(7) :1832–1841.
- Ben Touhami, H. and G. Bellocchi
2015. Bayesian calibration of the Pasture Simulation model (PaSim) to simulate European grasslands under water stress. *Ecological Informatics*, 30 :356–364.
- Botkin, D. B., H. Saxe, M. B. Araújo, R. Betts, R. H. W. Bradshaw, T. Cedhagen, P. Chesson, T. P. Dawson, J. R. Etterson, D. P. Faith, S. Ferrier, A. Guisan, A. S. Hansen, D. W. Hilbert, C. Loehle, C. Margules, M. New, M. J. Sobel, and D. R. B. Stockwell
2007. Forecasting the effects of global warming on biodiversity. *BioScience*, 57(3) :227–236.
- Breiman, L., J. Friedman, R. Olshen, and C. Stone
1984. *Classification and Regression Trees*. Belmont, California, USA.
- Brisson, N., B. Mary, D. Ripoche, M. H. Jeuffroy, F. Ruget, B. Nicoullaud, P. Gate, F. Devienne-Barret, R. Antonioletti, C. Durr, G. Richard, N. Beaudoin, S. Recous, X. Tayot, D. Plenet, P. Cellier, J.-M. Machet, J. M. Meynard, and R. Delécolle
1998. Stics : a generic model for the simulation of crops and their water and nitrogen balances. i. theory and parameterization applied to wheat and corn. *Agronomie*, 18(5).
- Calanca, P., C. Deléglise, R. Martin, P. Carrère, and E. Mosimann
2016. Testing the ability of a simple grassland model to simulate the seasonal effects of drought on herbage growth. *Field Crops Research*, 187 :12–23.
- Calanca, P., N. Vuichard, C. Campbell, N. Viovy, A. Cozic, J. Fuhrer, and J. F. Soussana
2007. Simulating the fluxes of CO₂ and N₂O in European grasslands with the Pasture Simulation Model (PaSim). *Agriculture, Ecosystems and Environment*, 121(1-2) :164–174.
- Ceballos, G., P. Ehrlich, A. Barnosky, A. García, R. Pringle, and T. Palmer
2015. Accelerated modern human-induced species losses : Entering the sixth mass extinction. *Science Advances*, 1(5).
- Chang, J. F., N. Viovy, N. Vuichard, P. Ciais, T. Wang, A. Cozic, R. Lardy, A. I. Graux, K. Klumpp, R. Martin, and J. F. Soussana
2013. Incorporating grassland management in ORCHIDEE : Model description and evaluation at 11 eddy-covariance sites in Europe. *Geoscientific Model Development*, 6(6) :2165–2181.

- Coffin, D. P. and W. K. Lauenroth
1990. A gap dynamics simulation model of succession in a semiarid grassland. *Ecological Modelling*, 49(3-4) :229–266.
- Confalonieri, R.
2014. CoSMo : A simple approach for reproducing plant community dynamics using a single instance of generic crop simulators. *Ecological Modelling*, 286 :1–10.
- Cottingham, K. L., B. L. Brown, and J. T. Lennon
2001. Biodiversity may regulate the variability of ecological systems. *Ecology Letters*, 4 :72–85.
- Cruz, P., M. Duru, O. Therond, J. P. Theau, and C. Ducourtieux
2002. Une nouvelle approche pour caractériser les prairies naturelles et leur valeur d’usage. *Fourrages*, 172 :335–354.
- Cruz, P., J. P. Theau, E. Lecloux, C. Jouany, and M. Duru
2010. Typologie fonctionnelle de graminées fourragères pérennes : une classification multitraits. *Fourrages*, 201 :11–17.
- Dangbé, E., A. Perasso, D. Irépran, and D. Békollé
2017. Impact of climate factors on contact rate of vector-borne diseases : Case study of malaria. *International Journal of Biomathematics*, 10(01) :1750005.
- De Bruijn, A. M. G., P. Calanca, C. Ammann, and J. Fuhrer
2012. Differential long-term effects of climate change and management on stocks and distribution of soil organic carbon in productive grasslands. *Biogeosciences*, 9(6) :1997–2012.
- de Mazancourt, C., F. Isbell, A. Larocque, F. Berendse, E. De Luca, J. B. Grace, B. Haegeman, H. Wayne Polley, C. Roscher, B. Schmid, D. Tilman, J. van Ruijven, A. Weigelt, B. J. Wilsey, and M. Loreau
2013. Predicting ecosystem stability from community composition and biodiversity. *Ecology Letters*, 16(5) :617–625.
- DeAngelis, D. L. and V. Grimm
2014. Individual-based models in ecology after four decades. *F1000Prime Reports*, 6 :39.
- De’ath, G.
2002. Multivariate regression trees : a new technique for modelling species-environment relationships. *Ecology*, 83(4) :1105–1117.
- De’ath, G. and K. Fabricius
2000. Classification and regression trees : A powerful yet simple technique for ecological data analysis. *Ecology*, 81(11) :3178–3192.
- Dengler, J., M. Janišová, P. Török, and C. Wellstein
2014. Biodiversity of Palaearctic grasslands : a synthesis. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 182 :1–14.
- Deygout, C., A. Gault, F. Sarrazin, and C. Bessa-Gomes
2009. Modeling the impact of feeding stations on vulture scavenging service efficiency. *Ecological Modelling*, 220(15) :1826–1835.
- Duru, M., M. Adam, P. Cruz, G. Martin, P. Ansquer, C. Ducourtieux, C. Jouany, J. P. Theau, and J. Viegas
2009. Modelling above-ground herbage mass for a wide range of grassland community types. *Ecological Modelling*, 220(2) :209–225.
- Duru, M., P. Cruz, J. Theau, C. Jouany, P. Ansquer, R. A. H. Khaled, and O. Therond
2007. Typologies de prairies riches en espèces en vue d’évaluer leur valeur d’usage : bases agro-écologiques et exemples d’application. *Fourrages*, 192 :453–475.
- Ellenberg, H.
1996. Vegetation mitteleuropas mit den alpen.
- EU-COM
2009. Composite report on the conservation status of habitat types and species as required under article 17 of habitats directive.
- Eurostat-Statistics-Explained
2018. Glossary : Livestock unit (LSU) - statistics explained.

- Eynaud, Y., D. Nerini, M. Baklouti, and J.-C. Poggiale
2012. Towards a simplification of models using regression trees. *Journal of The Royal Society Interface*, 10(79) :20120613–20120613.
- Fetzer, I., K. Johst, R. Schäwe, T. Banitz, H. Harms, and A. Chatzinotas
2015. The extent of functional redundancy changes as species' roles shift in different environments. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 112(48) :14888–14893.
- Gaujour, E., B. Amiaud, C. Mignolet, and S. Plantureux
2012. Factors and processes affecting plant biodiversity in permanent grasslands. A review. *Agronomy for Sustainable Development*, 32(1) :133–160.
- Gavazov, K. S.
2013. Subalpine pasture-woodlands in a changing climate : the role of land use type in ecosystem resistance to simulated climate change.
- Gavazov, K. S., A. Peringer, A. Buttler, F. Gillet, and T. Spiegelberger
2013. Dynamics of forage production in pasture-woodlands of the swiss jura mountains under projected climate change scenarios. *Ecology and Society*, 18(1).
- Gillet, F.
2008a. *Encyclopedia of Ecology*. Elsevier.
- Gillet, F.
2008b. Modelling vegetation dynamics in heterogeneous pasture-woodland landscapes. *Ecological Modelling*, 217(1-2) :1–18.
- Gillet, F., O. Besson, and J.-M. Gobat
2002. PATUMOD : a compartment model of vegetation dynamics in wooded pastures. *Ecological Modelling*, 147(3) :267–290.
- Gillet, F., L. Mauchamp, P.-M. Badot, and A. Mouly
2016. Recent changes in mountain grasslands : A vegetation resampling study. *Ecology and Evolution*, 6(8) :2333–2345.
- Gramacy, R. B., M. Taddy, and S. M. Wild
2013. Variable selection and sensitivity analysis using dynamic trees, with an application to computer code performance tuning. *Annals of Applied Statistics*, 7(1) :51–80.
- Graux, A. I., M. Gaurut, J. Agabriel, R. Baumont, R. Delagarde, L. Delaby, and J. F. Soussana
2011. Development of the pasture simulation model for assessing livestock production under climate change. *Agriculture, Ecosystems and Environment*, 144(1) :69–91.
- Graux, A. I., K. Klumpp, S. Ma, R. Martin, and G. Bellocchi
2016. Plant trait-based assessment of the pasture simulation model. In *Proceedings of the 8th International Congress on Environmental Modelling & Software*, P. 518–525, Toulouse, France.
- Grime, J. P.
1974. Vegetation classification by reference to strategies. *Nature*, 250 :26.
- 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.
- Grime, J. P., J. G. Hodgson, and R. Hunt
1988. *Comparative Plant Ecology : A Functional Approach to Common British Species*. Springer Netherlands.
- Gross, K., B. J. Cardinale, J. W. Fox, A. Gonzalez, M. Loreau, H. W. Polley, P. B. Reich, J. van Ruijven, H. Wayne Polley, P. B. Reich, and J. van Ruijven
2013. Species richness and the temporal stability of biomass production : A new analysis of recent biodiversity experiments. *The American Naturalist*, 183(1) :1–12.
- Gross, L.
1989. *Mathematical Models in Plant Biology : An Overview*. Springer.
- Hammer, G., M. Kropff, T. Sinclair, and J. Porter
2002. Future contributions of crop modelling—from heuristics and supporting decision making to understanding genetic regulation and aiding crop improvement. *European Journal of Agronomy*, 18(1) :15–31. Process Simulation and Application of Cropping System Models.

- Hamza, S., F. Anstett-Collin, R. Kiébré, and M. Basset
2012. Analyse de sensibilité basée sur les polynômes du chaos pour des modèles de type boîte noire. In *7ème Conférence Internationale Francophone d'Automatique, CIFA 2012*, P. CDRÖM, Grenoble, France.
- Harper, E. B., J. C. Stella, and A. K. Fremier
2011. Global sensitivity analysis for complex ecological models : a case study of riparian cottonwood population dynamics. *Ecological Applications*, 21(4) :1225–1240.
- Hector, A., C. Schmid, C. Beierkuhnlein, M. C. Caldeira, M. Diemer, P. G. Dimitrakopoulos, J. a. Finn, H. Freitas, P. S. Giller, J. Good, R. Harris, P. Högberg, K. Huss-danell, J. Joshi, A. Jumpponen, C. Körner, P. W. Leadley, M. Loreau, A. Minns, C. P. H. Mulder, G. O'donovan, S. J. Otway, J. S. Pereira, A. Prinz, D. J. Read, M. Scherer-lorenzen, E. D. Schulze, A.-S. Siamantziouras, E. M. Spehn, A. C. Terry, A. Y. Troumbis, F. I. Woodward, S. Yachi, and J. H. Lawton
1999. Plant diversity and productivity experiments en European grasslands. *Science*, 286 :1123–1127.
- Hill, M. O.
1973. Diversity and Evenness : A Unifying Notation and Its Consequences. *Ecology*, 54(2) :427–432.
- Holling, C.
1973. Resilience and stability of ecological systems. Pp. 1–23.
- Holling, C.
1994. Simplifying the complex : the paradigms of ecological function and structure. 26(6) :598–609.
- Homburger, H. and G. Hofer
2012. Diversity change of mountain hay meadows in the Swiss Alps. *Basic and Applied Ecology*, 13(2) :132–138.
- Humbert, J., J. Dwyer, A. Andrey, and R. Arlettaz
2016. Impacts of nitrogen addition on plant biodiversity in mountain grasslands depend on dose, application duration and climate : a systematic review. *Global Change Biology*, 22(1) :110–120.
- Isbell, F., D. Craven, J. Connolly, M. Loreau, B. Schmid, C. Beierkuhnlein, T. M. Bezemer, C. Bonin, H. Bruelheide, E. de Luca, A. Ebeling, J. N. Griffin, Q. Guo, Y. Hautier, A. Hector, A. Jentsch, J. Kreyling, V. Lanta, P. Manning, S. T. Meyer, A. S. Mori, S. Naeem, P. A. Niklaus, H. W. Polley, P. B. Reich, C. Roscher, E. W. Seabloom, M. D. Smith, M. P. Thakur, D. Tilman, B. F. Tracy, W. H. van der Putten, J. van Ruijven, A. Weigelt, W. W. Weisser, B. Wilsey, and N. Eisenhauer
2015. Biodiversity increases the resistance of ecosystem productivity to climate extremes. *Nature*, 526 :574–577.
- Isselstein, J., B. Jeangros, and V. Pavlu
2005. Agronomic aspects of biodiversity targeted management of temperate grasslands in europe - a review. 3 :139–151.
- Jacques, J.
2005. Contributions à l'analyse de sensibilité et à l'analyse discriminante généralisée.
- Johns, G. and R. Smith
1975. Accuracy of soil water budgets based on a range of relationships for the influence of soil water availability on actual water use. 26(5) :871 – 883.
- Johnson, I.
2016. DairyMod and the SGS Pasture Model : A mathematical description of the biophysical model structure. Technical Report April 2016, IMJ Consultants, Dorrigo, NSW, Australia.
- Johnson, I. R. and A. J. Parsons
1985. Use of a model to analyse the effects of continuous grazing managements on seasonal patterns of grass production. *Grass and Forage Science*, 40(4) :449–458.
- Jost, L.
2006. Entropy and diversity. *Oikos*, 113 :363–375.
- Jouven, M., P. Carrère, and R. Baumont
2006a. Model predicting dynamics of biomass, structure and digestibility of herbage in managed permanent pastures. 1. Model description. *Grass and Forage Science*, 61(2) :112–124.
- Jouven, M., P. Carrère, and R. Baumont
2006b. Model predicting dynamics of biomass, structure and digestibility of herbage in managed permanent pastures. 2. Model evaluation. *Grass and forage science*, 61(2) :125–133.

Julve, P.

2017. Baseflor : index botanique, écologique et chorologique de la flore de France.

Kattge, J., S. Diaz, S. Lavorel, I. C. Prentice, P. Leadley, G. Bönsch, E. Garnier, M. Westoby, P. Reich, I. Wright, J. Cornelissen, C. Violle, S. Harrison, P. Bodegom, M. Reichstein, B. Enquist, N. Soudzilovskaia, D. Ackerly, O. Anand, M. and Atkin, M. Bahn, T. Baker, D. Baldocchi, R. Bekker, C. Blanco, B. Blonder, W. Bond, R. Bradstock, D. Bunker, F. Casanoves, J. Cavender-Bares, J. Chambers, F. Chapin, J. Chave, D. Coomes, W. Cornwell, J. Craine, B. Dobrin, L. Duarte, W. Durka, J. Elser, G. Esser, M. Estiarte, W. Fagan, J. Fang, F. Fernández-Mendez, A. Fidelis, B. Finegan, O. Flores, H. Ford, D. Frank, G. Freschet, N. Fyllas, R. Gallagher, W. Green, A. Gutierrez, T. Hickler, S. Higgins, J. Hodgson, A. Jalili, S. Jansen, C. Joly, A. Kerkhoff, D. Kirkup, K. Kitajima, M. Kleyer, S. Klotz, J. Knops, K. Kramer, I. Kühn, H. Kurokawa, D. Laughlin, T. Lee, M. Leishman, F. Lens, T. Lenz, S. Lewis, J. Lloyd, J. Llusià, F. Louault, S. Ma, M. Mahecha, P. Manning, T. Massad, B. Medlyn, J. Messier, A. Moles, S. Müller, K. Nadrowski, S. Naeem, U. Niinemets, S. Nöller, A. Nüske, R. Ogaya, J. Oleksyn, V. Onipchenko, Y. Onoda, J. Ordoñez, G. Overbeck, W. Ozinga, S. Patiño, S. Paula, J. Pausas, J. Peñuelas, O. Phillips, V. Pillar, H. Poorter, L. Poorter, P. Poschlod, A. Prinzing, R. Proulx, A. Rammig, S. Reinsch, B. Reu, L. Sack, B. Salgado-Negret, J. Sardans, S. Shiodera, B. Shipley, A. Siefert, E. Sosinski, J. Soussana, E. Swaine, N. Swenson, K. Thompson, P. Thornton, M. Waldram, E. Weiher, M. White, S. White, S. Wright, B. Yguel, S. Zaehle, A. Zanne, and C. Wirth
2011. Try – a global database of plant traits. *Global Change Biology*, 17(9) :2905–2935.

Kipling, R., A. Bannink, G. Bellocchi, T. Dalgaard, N. Fox, N. Hutchings, C. Kjeldsen, N. Lacetera, F. Sinabell, C. Topp, M. van Oijen, P. Virkajärvi, and N. Scollan
2016a. Modeling european ruminant production systems : facing the challenges of climate change. 147 :24–37.

Kipling, R., P. Virkajärvi, L. Breitsameter, Y. Curnel, T. De Swaef, A. Gustavsson, S. Hennart, M. Höglind, K. Järvenranta, J. Minet, C. Nendel, T. Persson, C. Picon-Cochard, S. Rolinski, D. Sandars, N. Scollan, L. Sebek, G. Seddaiu, C. Topp, S. Twardy, J. Van Middelkoop, L. Wu, and G. Bellocchi
2016b. Key challenges and priorities for modelling european grasslands under climate change. 566–567 :851–864.

Kirschbaum, M.

2000. Will changes in soil organic carbon act as a positive or negative feedback on global warming? *Biogeochemistry*, 48(1) :21–51.

Kühn, I., W. Durka, and S. Klotz

2004. BiolFlor - A new plant-trait database as a tool for plant invasion ecology. *Diversity and Distributions*, 10(5-6) :363–365.

Langlois, G., M. Craig, A. Humphries, M. Mackey, J. Mahaffy, J. Bélair, T. Moulin, S. R. Sinclair, and L. Wang

2017. Normal and pathological dynamics of platelets in humans. *Journal of Mathematical Biology*, 75(6) :1411–1462.

Lauenroth, W. K., D. L. Urban, D. P. Coffin, W. J. Parton, H. H. Shugart, T. B. Kirchner, and T. M. Smith

1993. Modeling vegetation structure-ecosystem process interactions across sites and ecosystems. *Ecological Modelling*, 67(1) :49–80.

Lazzarotto, P., P. Calanca, and J. Fuhrer

2009. Dynamics of grass-clover mixtures-An analysis of the response to management with the PROductive GRASSland Simulator (PROGRASS). *Ecological Modelling*, 220(5) :703–724.

Lohier, T., F. Jabot, A. Weigelt, B. Schmid, and G. Deffuant

2016. Predicting stochastic community dynamics in grasslands under the assumption of competitive symmetry. *Journal of Theoretical Biology*, 399 :53–61.

Lohmann, D., T. Guo, and B. Tietjen

2017. Zooming in on coarse plant functional types—simulated response of savanna vegetation composition in response to aridity and grazing. *Theoretical Ecology*, Pp. 1–13.

Lortie, C. J., R. W. Brooker, P. Choler, Z. Kikvidze, F. I. Pugnaire, R. M. Callaway, I. Pugnaire, and J. Lortie

2004. Rethinking plant community theory. *Oikos*, 107(2) :433–438.

Louie, K., G. C. Wake, G. Lambert, A. MacKay, and D. Barker

2002. A delay model for the growth of ryegrass-clover mixtures : formulation and preliminary simulations. *Ecological Modelling*, 155(1) :31–42.

- Lüscher, A., I. Mueller-Harvey, J. F. Soussana, R. M. Rees, and J. L. Peyraud
2014. Potential of legume-based grassland–livestock systems in europe : a review. *Grass and Forage Science*, 69(2) :206–228.
- Ma, S., R. Lardy, A. I. Graux, H. Ben Touhami, K. Klumpp, R. Martin, and G. Bellocchi
2015. Regional-scale analysis of carbon and water cycles on managed grassland systems. *Environmental Modelling & Software*, 72 :356–371.
- Mace, G., K. Norris, and A. Fitter
2012. Biodiversity and ecosystem services : a multilayered relationship. *Trends in Ecology and Evolution*, 27(1) :19 – 26.
- Makler-Pick, V., G. Gal, M. Gorfine, M. R. Hipsey, and Y. Carmel
2011. Sensitivity analysis for complex ecological models - A new approach. *Environmental Modelling & Software*, 26(2) :124–134.
- Marriott, C., Fothergill, M., Jeangros, B., Scotton, M., and Louault, F.
2004. Long-term impacts of extensification of grassland management on biodiversity and productivity in upland areas. a review. *Agronomie*, 24(8) :447–462.
- Mauchamp, L., F. Gillet, A. Mouly, and P.-M. Badot
2012. *Les prairies : biodiversité et services écosystémiques*. Besançon : Presses universitaires de Franche-Comté.
- Mauchamp, L., A. Mouly, P.-M. Badot, and F. Gillet
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.
- Mauchamp, L., A. Mouly, P.-M. Badot, and F. Gillet
2016. Impact of nitrogen inputs on multiple facets of plant biodiversity in mountain grasslands : Does nutrient source matter ? *Applied Vegetation Science*, 19(2) :206–217.
- McCall, D. G. and G. J. Bishop-Hurley
2003. A pasture growth model for use in a whole-farm dairy production model. *Agricultural Systems*, 76(3) :1183–1205.
- McCann, K.
2000. The diversity–stability debate. 405(6783) :228—233.
- Mitchell, R. J., R. L. Hewison, A. J. Britton, R. W. Brooker, R. P. Cummins, D. A. Fielding, J. M. Fisher, D. J. Gilbert, A. J. Hester, S. Hurskainen, R. J. Pakeman, J. M. Potts, and D. Riach
2017. Forty years of change in Scottish grassland vegetation : Increased richness, decreased diversity and increased dominance. *Biological Conservation*, 212(December 2016) :327–336.
- Moulin, T., A. Perasso, and F. Gillet
2018. Modelling vegetation dynamics in managed grasslands : Responses to drivers depend on species richness. *Ecological Modelling*, 374 :22 – 36.
- Oliver, T., M. Heard, N. Isaac, D. Roy, D. Procter, F. Eigenbrod, R. Freckleton, A. Hector, C. Orme, O. Petchey, V. Proença, D. Raffaelli, K. Suttle, G. Mace, B. Martin-Lopez, B. Woodcock, and J. Bullock
2015. Biodiversity and resilience of ecosystem functions. *Trends in Ecology and Evolution*, 30(11) :673 – 684.
- Paleari, L. and R. Confalonieri
2016. Sensitivity analysis of a sensitivity analysis : We are likely overlooking the impact of distributional assumptions. *Ecological Modelling*, 340 :57–63.
- Parsons, A. J., S. Schwinning, and P. Carrère
2001. Plant growth functions and possible spatial and temporal scaling errors in models of herbivory. *Grass and Forage Science*, 56(1) :21–34.
- Paul, K. I., P. J. Polglase, A. M. O’Connell, J. C. Carlyle, P. J. Smethurst, and P. K. Khanna
2003. Defining the relation between soil water content and net nitrogen mineralization. *European Journal of Soil Science*, 54(1) :39–47.
- Peringer, A., K. A. Schulze, I. Stupariu, M. Stupariu, G. Rosenthal, A. Buttler, and F. Gillet
2016. Multi-scale feedbacks between tree regeneration traits and herbivore behavior explain the structure of pasture-woodland mosaics. *Landscape Ecology*, 31(4) :913–927.

- Peringer, A., S. Siehoff, J. Chételat, T. Spiegelberger, A. Buttler, and F. Gillet
2013. Past and future landscape dynamics in pasture-woodlands of the Swiss Jura Mountains under climate change. *Ecology and Society*, 18(3) :art11.
- Perronne, R., L. Mauchamp, P.-M. Badot, and F. Gillet
2014. Contrasted taxonomic, phylogenetic and functional diversity patterns in semi-natural permanent grasslands along an altitudinal gradient. *Plant Ecology and Evolution*, 147(2) :165–175.
- Peters, D. P. C.
2002. Plant species dominance at a grassland-shrubland ecotone : An individual-based gap dynamics model of herbaceous and woody species. *Ecological Modelling*, 152(1) :5–32.
- Pianosi, F., K. Beven, J. Freer, J. W. Hall, J. Rougier, D. B. Stephenson, and T. Wagener
2016. Sensitivity analysis of environmental models : A systematic review with practical workflow. *Environmental Modelling & Software*, 79 :214 – 232.
- Pierce, S., D. Negreiros, B. E. Cerabolini, J. Kattge, S. Díaz, M. Kleyer, B. Shipley, S. J. Wright, N. A. Soudzilovskaia, V. G. Onipchenko, P. M. van Bodegom, C. Frenette-Dussault, E. Weiher, B. X. Pinho, J. H. Cornelissen, J. P. Grime, K. Thompson, R. Hunt, P. J. Wilson, G. Buffa, O. C. Nyakunga, P. B. Reich, M. Caccianiga, F. Mangili, R. M. Ceriani, A. Luzzaro, G. Brusa, A. Siefert, N. P. Barbosa, F. S. Chapin, W. K. Cornwell, J. Fang, G. W. Fernandes, E. Garnier, S. Le Stradic, J. Peñuelas, F. P. Melo, A. Slaviero, M. Tabarelli, and D. Tampucci
2017. A global method for calculating plant CSR ecological strategies applied across biomes world-wide. *Functional Ecology*, 31(2) :444–457.
- Pullin, A. and T. M. Knight
2005. Assessing conservation management’s evidence base : a survey of management-plan compilers in the united kingdom and australia. *Conservation Biology*, 19(6) :1989–1996.
- R Core Team
2017. R : A language and environment for statistical computing.
- Ratze, C., F. Gillet, J. Muller, and K. Stoffel
2007. Simulation modelling of ecological hierarchies in constructive dynamical systems, a review. *Ecological complexity*, (4) :13–25.
- Ravalico, J. K., H. R. Maier, G. C. Dandy, J. P. Norton, B. F. W. Croke, and Others
2005. A Comparison of Sensitivity Analysis Techniques for Complex Models for Environmental Management. *International Congress on Modelling and Simulation 2005 Melbourne Vic*, (October 2016) :2533–2539.
- Reich, P. B., D. Tilman, F. Isbell, K. Mueller, S. E. Hobbie, D. F. B. Flynn, and N. Eisenhauer
2012. Impacts of biodiversity loss escalate through time as redundancy fades. *Science*, 336(6081) :589–592.
- Riedo, M., A. Grub, M. Rosset, and J. Fuhrer
1998. A pasture simulation model for dry matter production, and fluxes of carbon, nitrogen, water and energy. *Ecological Modelling*, 105(2-3) :141–183.
- Rosenthal, G.
2010. Secondary succession in a fallow central european wet grassland. *Flora - Morphology, Distribution, Functional Ecology of Plants*, 205(3) :153 – 160.
- Ruget, F., S. Novak, and S. Granger
2006. Du modèle STICS au système ISOP pour estimer la production fourragère. Adaptation à la prairie, application spatialisée. *Fourrages*, 186(241) :256.
- Rutledge, S., A. Wall, P. Mudge, B. Troughton, D. Campbell, J. Pronger, C. Joshi, and L. Schipper
2017. The carbon balance of temperate grasslands part i : The impact of increased species diversity. *Agriculture, Ecosystems and Environment*, 239 :310 – 323.
- Ryser, P. and P. Urbas
2000. Ecological significance of leaf life span among Central European grass species. *Oikos*, 91(1) :41–50.
- Saltelli, A. and E. Scott
1997. The role of sensitivity analysis in the corroboration of models and its link to model structural and parametric uncertainty. *Reliability Engineering and System Safety*. Guest editorial.
- Saltelli, A., S. Tarantola, and F. Campolongo
2000. Sensitivity analysis as an ingredient of modeling. *Statistical Science*, 15(4) :377–395.

- Saltelli, A., S. Tarantola, and K. Chan
1999. A quantitative model-independent method for global sensitivity analysis of model output. *Technometrics*, 41 :39–56.
- Sándor, R., Z. Barcza, M. Acutis, L. Doro, D. Hidy, M. Köchy, J. Minet, E. Lellei-Kovács, S. Ma, A. Perago, S. Rolinski, F. Ruget, M. Sanna, G. Seddaiu, L. Wu, and G. Bellocchi
2017. Multi-model simulation of soil temperature, soil water content and biomass in Euro-Mediterranean grasslands : Uncertainties and ensemble performance. *European Journal of Agronomy*, 88 :22–40.
- Sándor, R., Z. Barcza, D. Hidy, E. Lellei-Kovács, S. Ma, and G. Bellocchi
2016. Modelling of grassland fluxes in Europe : Evaluation of two biogeochemical models. *Agriculture, Ecosystems and Environment*, 215 :1–19.
- Schapendonk, A. H. C. M., W. Stol, D. W. G. Van Kraalingen, and B. A. M. Bouman
1998. LINGRA, a sink/source model to simulate grassland productivity in Europe. *European Journal of Agronomy*, 9(2-3) :87–100.
- Schwinning, S. and A. J. Parsons
1996. Analysis of the Coexistence Mechanisms for Grasses and Legumes in Grazing Systems. *Journal of Ecology*, 84(6) :799–813.
- Schwinning, S. and A. J. Parsons
1999. The stability of grazed systems revisited : spatial models and the role of heterogeneity. *Functional Ecology*, 13(1) :737–747.
- Senapati, N., P. E. Jansson, P. Smith, and A. Chabbi
2016. Modelling heat, water and carbon fluxes in mown grassland under multi-objective and multi-criteria constraints. *Environmental Modelling & Software*, 80 :201–224.
- Siehoff, S.
2011. *Succession of Semi-Natural Grasslands*. PhD thesis.
- Siehoff, S., G. Lennartz, I. Heilburg, M. Ross-Nickoll, H. Ratte, and T. Preuss
2011. Process-based modeling of grassland dynamics built on ecological indicator values for land use. *Ecological Modelling*, 222(23-24) :3854–3868.
- Singh, R., T. Wagener, R. Crane, M. E. Mann, and L. Ning
2014. A vulnerability driven approach to identify adverse climate and land use change combinations for critical hydrologic indicator thresholds : Application to a watershed in pennsylvania, usa. *Water Resources Research*, 50(4) :3409–3427.
- Snow, V. O., R. Cichota, R. J. McAuliffe, N. J. Hutchings, and J. Vejlin
2017. Increasing the spatial scale of process-based agricultural systems models by representing heterogeneity : The case of urine patches in grazed pastures. *Environmental Modelling & Software*, 90 :89–106.
- Snow, V. O., C. A. Rotz, A. D. Moore, R. Martin-Clouaire, I. R. Johnson, N. J. Hutchings, and R. J. Eckard
2014. The challenges - and some solutions - to process-based modelling of grazed agricultural systems. *Environmental Modelling & Software*, 62 :420–436.
- Sobol, I.
1993. Sensitivity estimates for nonlinear mathematical models. *Mathematical Modelling and Computational Experiments*, 1 :407–414.
- Soetaert, K., T. Petzoldt, and R. W. Setzer
2010. Package deSolve : Solving Initial Value Differential Equations in R. *Journal Of Statistical Software*, 33(9) :1–25.
- Soons, M. B., M. M. Hefting, E. Dorland, L. P. Lamers, C. Versteeg, and R. Bobbink
2017. Nitrogen effects on plant species richness in herbaceous communities are more widespread and stronger than those of phosphorus. *Biological Conservation*, 212 :390 – 397. Nitrogen Deposition Impacts and Biodiversity in Terrestrial Ecosystems : Mechanisms and Perspectives.
- Soussana, J. and O. Machado
2000. *Modelling the dynamics of temperate grasses and legumes in cut mixtures*, P. 422.
- Soussana, J., V. Maire, N. Gross, B. Bachelet, L. Pagès, R. Martin, D. Hill, and C. Wirth
2012. Gemini : A grassland model simulating the role of plant traits for community dynamics and ecosystem functioning. parameterization and evaluation. *Ecological Modelling*, 231 :134–145.

- Stergiadis, S., C. Leifert, C. Seal, M. Eyre, M. Larsen, T. Slots, J. Nielsen, and G. Butler
2015. A 2-year study on milk quality from three pasture-based dairy systems of contrasting production intensities in wales. *The Journal of Agricultural Science*, 153(4) :708–731.
- Stoate, C., A. Baldi, P. Beja, N. Boatman, I. Herzon, A. van Doorn, and et al.
2009. Ecological impacts of early 21st century agricultural change in europe - a review. 91 :22–46.
- Sutherland, W., A. S. Pullin, P. M. Dolman, and T. M. Knight
2004. The need for evidence-based conservation. *Trends in Ecology and Evolution*, 19(6) :305 – 308.
- Taddy, M. A., R. B. Gramacy, and N. G. Polson
2011. Dynamic Trees for Learning and Design. *Journal of the American Statistical Association*, 106(493) :109–123.
- Taubert, F., K. Frank, and A. Huth
2012. A review of grassland models in the biofuel context. *Ecological Modelling*, 245 :84–93.
- Thornley, J. H. M.
1998. *Grassland dynamics : an ecosystem simulation model*. CAB International.
- Thornley, J. H. M. and M. G. R. Cannell
1997. Temperate grassland responses to climate change : an analysis using the Hurley pasture model. *Annals of Botany*, 80(2) :205–221.
- Tilman, D.
1980. Resources : A graphical-mechanistic approach to competition and predation. *The American Naturalist*, 116(3) :362–393.
- Tilman, D.
1985. The resource-ratio hypothesis of plant succession. *The American Naturalist*, 125(6) :827–852.
- Tilman, D.
1988. *Plant Strategies and the Dynamics and Structure of Plant Communities. (MPB-26), Volume 26*.
- Tilman, D.
1991. The schism between theory and ardent empiricism : A reply to shipley and peters. *The American Naturalist*, 138(5) :1283–1286.
- Tilman, D., S. and N. Jul
1999. The ecological consequences of changes in biodiversity : A search for general principles. *Ecology*, 80(5) :1455–1474.
- Van Calster, H., R. Vandenberghe, R. M., V. K., H. M., and D. G.
2008. Unexpectedly high 20th century floristic losses in a rural landscape in northern france. *Journal of Ecology*, 96(5) :927–936.
- Van Oijen, M., G. Bellocchi, and M. Höglind
2018. Effects of climate change on grassland biodiversity and productivity : the need for a diversity of models. 8(14).
- Vaze, J., W. H. Johnston, J. Teng, N. Tuteja, and I. Johnson
2009. Development and implementation of a generic pasture growth model (CLASS PGM). *Environmental Modelling & Software*, 24(1) :107–114.
- Weiss, L., H. Pfestorf, F. May, K. Körner, S. Boch, M. Fischer, J. Müller, D. Prati, S. A. Socher, and F. Jeltsch
2014. Grazing response patterns indicate isolation of semi-natural European grasslands. *Oikos*, 123(5) :599–612.
- Wesche, K., B. Krause, H. Culmsee, and C. Leuschner
2012. Fifty years of change in Central European grassland vegetation : Large losses in species richness and animal-pollinated plants. *Biological Conservation*, 150(1) :76–85.
- Wiegand, T., K. Wiegand, S. Pütz, and B. D. Fath
2008. Grazing Models.
- Wilson, J. B., R. K. Peet, J. Dengler, and M. Pärtel
2012. Plant species richness : The world records. *Journal of Vegetation Science*, 23(4) :796–802.

Yachi, S. and M. Loreau

1999. Biodiversity and ecosystem productivity in a fluctuating environment : the insurance hypothesis. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 96(4) :1463–1468.

Zeeman, J.

2008. Environmental processes affecting the carbon dioxide budget of grasslands along an elevational gradient in switzerland.

Liste des figures

I.1	Priorités à considérer dans les prochains travaux de modélisation de l'écosystème prairial.	5
I.2	Schéma synthétique des flux entre variables d'état du modèle <i>ModVege</i> .	9
I.3	Schéma synthétique des flux entre variables d'état du modèle <i>PROGRASS</i> .	10
I.4	Schéma conceptuel du modèle spatialement explicite <i>GraS</i> .	11
II.1	Structure of the <i>DynaGraM</i> model and link between all state variables.	17
II.2	Graphical representation of sinusoidal regression of the four climatic variables of the <i>DynaGraM</i> model.	27
II.3	Graphical representations of all model reducers of biomass growth and mineralization rates.	30
II.4	Numerical simulations of <i>DynaGraM</i> to a grassland described by 2 species, 4 PFTs, 7 PFTs or 21 species.	33
III.1	Classification fonctionnelle des espèces de graminées prairiales.	38
III.2	Exemple d'arbre de régression univarié.	43
III.3	Représentation schématique de l'utilisation des méthodes de l'analyse de sensibilité dans ces travaux de thèse.	44
III.4	Schematic representation of the structure of the <i>DynaGraM</i> model.	49
III.5	Ternary plot of the CSR triangle indicating the strategy of the 21 species included in the full model.	52
III.6	Boxplots of final total biomass B_{tot} , Simpson species evenness B_{eve} and proportion of surviving species S at the end of simulations.	56
III.7	Boxplots and barplots representing the relationship between the defoliation intensity and the species survival ratio.	57
III.8	Multivariate regression trees of a response matrix Y containing final green biomass of 2 or 21 species explained by control parameters out of matrix X .	58
III.9	Main effects of six key parameters on Simpson species evenness B_{eve} , from dynamic trees.	59
III.10	Bar plots of the three most influential control parameter categories on species composition, Simpson evenness and total green biomass.	60
III.11	Main effects of six key parameters on total biomass B_{tot} , from dynamic trees.	73
III.12	Main effects of six key parameters on species survival ratio S , from dynamic trees.	73
IV.1	Cartes de la Suisse et de la France représentant l'emplacement des deux prairies utilisées pour la validation de notre modèle : Oensingen et Laqueuille.	77
IV.2	Graphiques décrivant pour chaque année, la contribution en pourcentage de chaque PFT au volume total de biomasse observé sur la parcelle.	84
IV.3	Analyse en Composante Principale illustrant l'importance de la contribution de chacun des PFTs ou chacune des espèces répertoriées au volume fourrager total mesuré.	85
IV.4	Comparaisons pour Oensingen intensif entre observé et simulé de l'indice de surface foliaire observé et du pourcentage de contribution de chaque PFTs à la biomasse totale.	87
IV.5	Comparaisons pour Oensingen extensif entre observé et simulé de l'indice de surface foliaire observé et du pourcentage de contribution de chaque PFTs à la biomasse totale.	88

IV.6	Simulation (2002-2007) de la dynamique de l'azote minéral et organique et des réserves en eau du sol pour les sites d'Oensingen intensif et extensif.	89
IV.7	Simulation de la biomasse récoltée lors de chaque événement de fauche et de sa composition fonctionnelle.	90
IV.8	Simulation (2002-2007) de la production journalière de biomasse et du flux entrant journalier de N minéral par minéralisation.	92
IV.9	Représentation graphique (2002-2007) des dynamiques des quatre réducteurs impliqués dans la limitation de la croissance de la biomasse.	93
IV.10	Zoom sur les années 2003 et 2004 des dynamiques des réducteurs impliqués dans la limitation de la croissance de la biomasse.	94
IV.11	Représentation graphique (2002-2007) des réducteurs impliqués dans la fonction de minéralisation.	95
IV.12	Comparaisons pour Laqueuille intensif entre observé et simulé de l'indice de surface foliaire observé et du pourcentage de contribution de chaque PFTs à la biomasse totale.	102
IV.13	Comparaisons pour Laqueuille extensif entre observé et simulé de l'indice de surface foliaire observé et du pourcentage de contribution de chaque PFTs à la biomasse totale.	103
IV.14	Simulation de la biomasse broutée lors de chaque événement de pâturage et de sa composition fonctionnelle pour Laqueuille intensif et extensif.	104
IV.15	Simulation (2002-2012) de la dynamique de l'azote minéral et organique et des réserves en eau du sol.	105
IV.16	Simulation (2002-2012) de la production journalière de biomasse.	106
IV.17	Représentation graphique (2002-2012) des dynamiques des quatre réducteurs impliqués dans la limitation de la croissance de la biomasse.	107
IV.18	Zoom sur les années 2005 et 2008 des représentations graphiques des réducteurs impliqués dans la limitation de la croissance de la biomasse.	108
IV.19	Comparaison des dynamiques simulées (2001-2005) des biomasses aériennes et d'azote minéral entre les modèles <i>DynaGraM</i> et <i>PROGRASS</i>	109
IV.20	Comparaison des dynamiques simulées (2001-2005) de l'acquisition d'azote et des valeurs simulées de photosynthèse entre les modèles <i>DynaGraM</i> et <i>PROGRASS</i>	110
IV.21	Comparaison des dynamiques simulées des valeurs de LAI entre les modèles <i>DynaGraM</i> et <i>PROGRASS</i>	111
IV.22	Comparaison des dynamiques de végétation entre les modèles <i>DynaGraM</i> et <i>ModVege</i> .	112
IV.23	Comparaison des simulations (2002-2007) entre les modèles <i>DynaGraM</i> et <i>ModVege</i> des valeurs simulées de l'AET, du ratio de stress hydrique et du LAI.	113

Liste des tableaux

I.1	Résumé des différentes approches de modélisation et de leurs caractéristiques.	4
I.2	Résumé des principales caractéristiques de treize modèles de l'écosystème prairial. . .	6
I.3	Les trois stratégies primaires CSR.	8
II.1	State variables and forcing climatic variables implemented in <i>DynaGraM</i>	16
II.2	Summary of the 13 climatic parameters of the <i>DynaGraM</i> model, defined by the sinusoidal regressions.	26
II.3	Summary of all intermediate variables introduced in the <i>DynaGraM</i> model description.	35
II.4	Summary of all model variables, control variables and parameters with symbols, definitions, units and values.	36
III.1	State variables and forcing climatic variables implemented in <i>DynaGraM</i>	50
III.2	Set of values of the selected control parameters in the matrix X of the sensitivity analysis.	54
III.3	Hierarchy of key control parameters resulting from a sensitivity analysis of <i>DynaGraM</i> based on MRT and URT.	57
III.6	Parameter sensitivity of total green biomass B_{tot} to deviations by $\pm 20\%$ from the default parameter values for <i>DynaGraM2</i> and <i>DynaGraM21</i>	66
III.7	Parameter sensitivity of species evenness B_{eve} to deviations by $\pm 20\%$ from the default parameter values for <i>DynaGraM2</i> and <i>DynaGraM21</i>	68
III.4	Summary of all variables and parameters of <i>DynaGraM</i>	70
III.5	List of the 21 herbaceous species to be selected in the alternative versions of <i>DynaGraM</i> .	71
III.8	Ranking of parameters according to the sensitivity of total green biomass B_{tot} and of species evenness B_{eve}	72
IV.1	Liste des paramètres du modèle <i>DynaGraM</i> spécifiques à la prairie observée, nécessitant d'être mesurés ou estimés en regard du site considéré.	79
IV.2	Caractéristiques des quatre sites d'étude considérés : la prairie de fauche d'Oensingen (intensif et extensif) et la prairie de pâturage de Laqueuille (intensif et extensif). . . .	81
IV.3	Liste des 44 espèces observées sur la prairie d'Oensingen (sites intensifs et extensifs) et leur classification associée en types fonctionnels de plantes.	82
IV.4	Liste des 7 types fonctionnels de plantes sélectionnés pour décrire la végétation du site d'Oensingen et des valeurs des paramètres spécifiques aux groupes d'espèces utilisés dans les simulations.	83
IV.5	Liste des 14 espèces dominantes du site de Laqueuille et valeurs des paramètres spécifiques aux espèces utilisés dans les simulations.	85
IV.6	Liste des valeurs des paramètres d'espèces utilisés	86

Liste des publications et communications

Publications

- Langlois, G., M. Craig, A. Humphries, M. Mackey, J. Mahaffy, J. Bélair, T. Moulin, S. R. Sinclair, and L. Wang, 2017. Normal and pathological dynamics of platelets in humans. *Journal of Mathematical Biology*, volume 75(6) : p 1411–1462, DOI10.1007/s00285 – 017 – 1125 – 6.
- Moulin, T., A. Perasso, and F. Gillet, 2018. Modelling vegetation dynamics in managed grasslands : Responses to drivers depend on species richness. *Ecological Modelling*, volume 374 : p 22 – 36, DOI : <https://doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2018.02.013>.
- Moulin, T., A. Perasso, and F. Gillet : Process based modelling of the dynamics of a multi-species grassland, in prep., 2018.
- Moulin, T., A. Perasso, and E. Venturino : Simple metaecopidemic models - Sound prey and Predators migrate, in prep., 2018.

Communications orales

- Moulin T., Perasso A. et Gillet F. (2015). "Dynamique spatiale interactions herbe-moutons : modèle à n cellules". In : *Journées de modélisation biomathématiques de Besançon (MB2)*, Métabief, juillet 2015.
- Moulin T., Perasso A. et Gillet F. (2015). "Modélisation de la dynamique des communautés herbacées de l'écosystème prairial, en couplant compositions et biomasses". In : *Séminaire INRA UREP, Clermont-Ferrand, novembre 2015*.
- Moulin T., Perasso A. et Gillet F. (2016). "DynaGraM, Dynamic Grassland Model - Predicting changes in plant community composition and ecosystem function" In : *Models in Population Dynamics and Ecology (MPDE)*, Marseille, septembre 2016.
- Moulin T., Perasso A. et Gillet F. (2016). "Dynamic Grassland Model - Predicting changes in plant community composition and ecosystem function". In : *Italo-Francese Workshop, Torino, octobre 2016*.
- Moulin T., Perasso A. et Gillet F. (2018). "Modelling vegetation dynamics in managed grasslands : Responses to drivers depend on species richness". In : *Workshop MODIPRAS, Clermont-Ferrand, mai 2018*.
- Moulin T., Perasso A. et Gillet F. (2018). "Modelling vegetation dynamics in managed grasslands : Responses to drivers depend on species richness". In : *Mathematical Biology Modelling days of Besançon (MB2)*, Besançon, mai 2018.

Communications internes

- Moulin T., Perasso A. et Gillet F. (**2015**). "Modelling dynamics of herbaceous communities in managed grasslands". In : *Forum des jeunes chercheurs, Besançon, juin 2015*.
- Moulin T., Perasso A. et Gillet F. (**2016**). "Caricature d'une prairie par des équations différentielles : comment pâturage, sol et climat, agissent-ils sur la composition végétale d'une prairie?". In : *Journée des doctorants, Besançon, décembre 2016*.
- Moulin T., Perasso A. et Gillet F. (**2017**). "Représenter la végétation d'une prairie avec des équations différentielles : qu'apportent les mathématiques? ". In : *Université Ouverte, Besançon, janvier 2017*.

ANNEXES

Annexe - implémentation numérique du modèle

1. Présentation du script R

Les sections suivantes contiennent les lignes de code ayant été utilisée pour réaliser l'intégration numérique du modèle, sous le logiciel *R*. Nous avons utilisé la librairie '*DeSolve*' pour réaliser cette intégration. Nous exposons dans cette annexe les lignes de codes *R* ayant été utilisées pour obtenir les résultats de comparaison des simulations avec les observations présentés dans le Chapitre IV. A titre d'information, nous donnons les scripts ayant été utilisés pour simuler la dynamique de végétation pour le site d'Oensingen, avec un traitement intensif.

Pour plus de lisibilité, les scripts ont été décomposés en différents fichiers, appelés par la fonction '*source()*'. En premier lieu nous présentons le script principal qui effectue l'intégration numérique du système et génère les différentes figures. Ensuite, nous définissons le système d'équations différentielles, les valeurs des paramètres du modèle. Enfin, les derniers scripts permettent, à partir de l'intégration du modèle, l'affichage des solutions du système, et de générer les figures de résultats. Notons que pour être exécutés, ces scripts nécessitent d'appeler quatre tableaux suivant :

- valeurs des variables de forçage climatiques, T , P , PAR , PET ;
- valeurs des variables de forçages liés à la gestion du site, SD , $ncut$, Φ ;
- valeurs des paramètres édaphiques du site : PWP , WHC , $Nm_{\max}$, $No(0)$, θ ;
- valeurs des paramètres spécifiques à chaque espèces / groupes d'espèces sélectionnés pour décrire la végétation.

Soulignons que les noms de paramètres ne correspondent pas toujours exactement avec ceux présentés dans les équations du Chapitre II et résumés dans le Tableau II.4. Les notations ont en effet été revues au cours de la rédaction de ce manuscrit pour davantage de clarté. Enfin, je laisse le lecteur me contacter s'il souhaite que je lui fournisse les tableaux listés ci-dessus, et ainsi être en mesure de visualiser les résultats du modèle *DynaGraM*.

2. Script principal

```
#### CODE FOR A NUMERICAL INTEGRATION OF THE MODEL DynaGraM in R

library(deSolve)
library(grid)

source("DynaGraM_var_12.R") # -> not site specific ,
source("DynaGraM_eq_12.R") # -> not site specific ,
source("defineColors.R")

# ===== READ FORCING VARIABLES DATA =====
## Climatic values
weather <- read.csv2("OensingenDailyWeather.csv", dec = ".")
## Management values
management <- read.csv2("Management_Oensingen1.csv", dec = ".")
## Soil values
soil <- read.csv2("soil_Oensingen.csv", dec = ".")

# ===== READ SPECIES SPECIFIC PARAMETER VALUES =====
paratot <- read.csv2("Species_param.csv", dec = ".", row.names = 1)
parasel <- paratot[1:7, ]
(n <- nrow(parasel))
(sp <- rownames(parasel))
```

```

# ===== READ OBSERVATION DATA =====
## Measures of LAI
obsoen <- read.csv2("LAI_2002-2007int1.csv", dec = ".")
## Measures of BM harvested by mowing
harvest <- read.csv2("exportBM_1.csv", dec = ".")
## Measures of species composition
vegobs <- read.csv2("vegetation7Inorm.csv", dec = ".")

# ===== Set up parameters =====
# Duration of the simulation
nyears <- 6
times <- seq(1, nyears*365, 1)

parms <- initialize.parameters()

# ===== Set up initial conditions =====
state <- c(
  No = soil$Norg,
  Nm = 10,
  W = parms[["WHC"]],
  B = rep((parms[["iniB"]]) / n, n)
)

# ===== NUMERICAL INTEGRATION OF THE SYSTEM =====

system.time(out1 <-
  ode(
    y = state,
    times = times,
    func = DynaGraM,
    parms = parms,
    method = "euler"
  ))
out <- as.data.frame(out1)

# ===== PLOT SIMULATION OUTPUTS =====
# Plot REDUCERS
source("plot7_mean.R") ## Remark : (Calanca, 2016) set Nred = 0.85 for
  Oensingen site

# Leaf Area Index (area plot)
source("plotareaLAI_Oen.R")

# Aboveground biomass (area plot)
source("plotBiomass_Oen.R")

# NITROGEN : organic and mineral
source("plotSOIL_N.R")

# WATER RESERVE and EVAPOTRANSPIRATION
source("plotSOIL_WR.R")

# PROPORTION of biomass

```

```

source("plotPropB_Oen.R")

# MOWED BIOMASS
source("plotMowed.R")

# ===== PLOT FLOWS =====
source("plotFlows_Oen.R")

# ===== PLOT EXPORTED BIOMASS =====
source("plotHarvest.R")
sum(export)
sum(harvest$exportedBM)

# ===== COMPUTE NET MINERALIZATION RATE =====
source("plotSOIL_rate.R")

```

3. Scripts de définition des équations et paramètres

Définition du système d'équations différentielles

```

DynaGraM <- function(t, state, parms) {
  with(as.list(parms), {
    # Reconstruct state variables
    state <-
      unname(state) # unname state vector for proper names in out
    No <- state[1]
    Nm <- state[2]
    W <- state[3]
    B <- state[4:(n + 3)]

    Temp <- weather[, 4][t]
    PAR <- weather[, 5][t]
    P <- weather[, 6][t]
    PET <- weather[, 7][t]

    SD <- management[, 4][t]
    Nmf <- management[, 5][t]
    Nof <- management[, 6][t]
    mdays <- management[, 7][t]

    # "General" functions of DynaGraM
    Tmin <- exp(gT * (Temp - Tm1) / (Temp + Tm2))
    Wmin <- 1 / (gW1 + gW2 * exp(gW3 * (W - PWP) / (WHC - PWP)))
    Nr <- max(Nm - Nmmax, 0) / 2
    LAI <- SLA * B / 10 * LAM
    AET <- min(W, min(PET, PET * sum(LAI) / 3))
    Wr <- max(W + P - AET - WHC, 0)
    evapo <- pmax(0, pmin(1, AET/PETmax))
    Wred <-
      pmax(0, ((1 - exp(-(
        evapo * beta2 + (1 - evapo) * beta1
      ) * pmax(0, W - PWP) / (WHC - PWP)))) / (1 - exp(-(
        evapo * beta2 + (1 - evapo) * beta1

```



```

)))) ^ wtol)
RUE <- RUEm * pmax(0, pmin(1, 1 - gamma1 * (PAR - gamma2)))
grm <- 10 * PAR * RUE * (1 - exp(-alpha * LAI))
Nred <- pmin(pmax(((Nm ^ nu) / ((k ^ nu) + (Nm ^ nu))) ^ Ntol, 0), 1)

Nd1 <- Ndun * SD
Nu1 <- Nuri * SD

# Species specific functions of DynaGraM
Tred <- rep(1, n)
Gred <- rep(1, n)
graz <- rep(0, n)
mown <- rep(0, n)
Lred <- rep(1, n) # competition for light added

for (i in 1:n)
{
  Tred[i] <-
    ifelse(Temp <= T0, 0, ifelse(Temp <= T1[i],
                                (Temp - T0) / (T1[i] - T0),
                                ifelse(Temp <= T2, 1, ifelse(
                                    Temp <= T3, (T3 - Temp) / (T3 - T2),
                                    0
                                ))))
    ))))
  graz[i] <-
    max(0, kappa * SD * (rho[i] * B[i] ^ ng) / (ksi + sum((rho * B ^
    ng))))
  mown[i] <- mdays * (lambda[i] ^ mtol) * B[i]
  Gred[i] <-
    ((1 - sigma[i] / 9) * (SDm - SD) / SDm + sigma[i] / 9) ^ Ttol
  Lred[i] <-
    (1 - ((sum(B) - B[i]) / sum(B) * (max(0, mean(lambda) - lambda[i])
    ) / mean(lambda))) ^ eLred
}
Reducer <- Nred * Tred * Wred * Gred * Lred
gr <- grm * Reducer

# Derivatives of state variables
dNo <-
  max(sum(delta * mu * B) + Nof + Nd1 - theta * Tmin * Wmin * No, -No)
dNm <-
  max(theta * Tmin * Wmin * No + Nmf + Nu1 - Nr - sum(delta * gr), -Nm)
dW <- max(P - AET - Wr, -W)
dB <- pmax(gr - mu * B - graz - mown, -B + Bmin) # term Bmin added

netMin <- theta * Tmin * Wmin * No # Mineral N acquisition = amount of
  No mineralized per day
Nuptake <- sum(delta * gr) # Mineral N uptake = amount of Nm consumed
  by plants per day
Nacquisition <- delta * gr
NacquiG <- sum(Nacquisition[1:4])
NacquiF <- sum(Nacquisition[5:6])
NacquiL <- Nacquisition[7]
LAIit <- sum(LAI)
grazed <- sum(graz)

list(

```

```

    c(dNo, dNm, dW, dB),
    # Order needs to be equal to "state"!
    graz = graz,
    Temp = Temp,
    P = P,
    PAR = PAR,
    PET = PET,
    AET = AET,
    Wred = Wred,
    Tred = Tred,
    Nred = Nred,
    Gred = Gred,
    Nmf = Nmf,
    Nu1 = Nu1,
    mown = mown,
    LAIt = LAIt,
    LAI = LAI,
    netMin = netMin,
    grazed = grazed,
    Lred = Lred,
    dB = dB,
    gr = gr,
    grm = grm,
    Reducer = Reducer,
    RUE = RUE,
    Nuptake = Nuptake,
    Tmin = Tmin,
    Wmin = Wmin,
    NacquiG = NacquiG,
    NacquiF = NacquiF,
    NacquiL = NacquiL
  )
})
}

```

Définition des valeurs de paramètres du modèle

```

initialize.parameters <- function(

  # ===== INITIAL VALUES =====

  # Initial total biomass
  iniB = 140,          ### Values from Oensingen !      # kg ha-1

  # ===== PLANT SPECIES-SPECIFIC PARAMETERS =====

  # Specific leaf area (m2 g-1)
  SLA = parasel$SLA,
  # Proportion of biomass removed by mowing (%)
  lambda = parasel$lambda,
  # Absolute cattle grazing preferences (forage value 1-9)
  rho = parasel$rho,
  # Trampling tolerance indicator value (1-9)
  sigma = parasel$sigma,
  # Leaf nitrogen content (kg N kg-1 DM)
  delta = parasel$delta,
  # Half-saturation constant for N resource (kg N ha-1)

```

```

k = parasel$k,
# Leaf death rate (d-1)
mu = parasel$mu,
# Minimum temperature for growth (C)
T1 = parasel$T1,
# Sensitivity to drought stress (-)
wtol = parasel$wtol * 4,

# ===== PLANT GROWTH PROCESS PARAMETERS =====

# Base temperature for light utilization and development (?C)
T0 = 1,
# Higher limit of optimum of daily temperature for photosynthesis (?C)
T2 = 16,
# Maximal temperature for light utilization and development (?C)
T3 = 25,
# Maximum radiation use efficiency (g DM MJ-1)
RUEm = 3,
# Proportion of laminae in green biomass [-]
LAM = 0.68,
# Extinction coefficient [-]
alpha = 0.6,
# Mineral nitrogen consumption Holling coefficient [-]
nu = 2,
# Holling coefficient for green biomass removal by grazing [-]
ng = 2, # Need to be >= 2
# EAmplification exponent of the control function f(X) of trampling [-]
Ttol = 2, # WARLING, NOT 0.5 NOW
# Exponent of the light competition reducer (default 0: no competition)
[-]
eLred = 1,
# Exponent for highliting mowing effect
mtol = 0.5,
# Exponent for possibly reducing nitrogen effects
Ntol = 1,

# ===== SOIL PARAMETERS =====

# Nitrogen mineralization rate (d-1)
theta = soil$theta,
# Maximal amount of Nm stored in the soil before lixiviation (kg N ha-1)
Nmmax = soil$Nmmax, # Calanca, 2016, set Nred = 0.85
# Volumetric soil water content at field capacity (mm)
WHC = soil$WHC, # Value from Calanca, 2016, Field Crops Research
# Volumetric soil water content at permanent wilting point (mm)
PWP = soil$PWP, # Value from Calanca, 2016 : Amount of Water that lead to
W=WR/WHC = 0.2 as observed for drought of 2003
# Critical temperature for maximal mineralization rate of No to Nm (?C)
Tm1 = 40,
# Empirical parameters describing effect of temperature on mineralization
(?C)
Tm2 = 31.79,
# Empirical parameters describing effect of temperature on mineralization
[-]
gT = 3.36,

```

```

# Empirical parameters describing effect of soil water on mineralization
# [-]
gW1 = 1,
# Empirical parameters describing effect of soil water on mineralization
# [-]
gW2 = 6.63,
# Empirical parameters describing effect of soil water on mineralization
# [-]
gW3 = -5.69,
# Maximal measured value of PET (mm d-1)
PETmax = max(weather[, 7]),
# Empirical parameters for fitting fW function of Jouven et al. [-]
beta1 = 6.467,
# Empirical parameters for fitting fW function of Jouven et al. [-]
beta2 = 7.623e-8,
# Empirical parameter for reduction factor at high daily radiation [m2 d
# MJ-1]
gamma1 = 0.0445,
# Empirical parameter for reduction factor at high daily radiation [MJ m
# -2 d-1]
gamma2 = 5,

# ===== MANAGEMENT PARAMETERS =====

# Maximal possible livestock density (ABU ha-1)
SDm = 2,
# Coefficient in the Hill function
ksi = 1,
# Herb biomass daily consumption of 1 adult bovine unit (kg DM ABU-1 d
# -1)
kappa = 22,
# Maximal uptake rate of mineral N : an attempt to limit daily
# consumption of Nm
upt = 1,
# Minimal biomass remaining after any disturbance (kg DM ha-1)
Bmin = 1,
# Rate of mineral nitrogen restitution by cattle urine deposition (kg N
# ABU-1 d-1)
Nuri = 0.315,
# Rate of organic nitrogen restitution by cattle dung deposition (kg N
# ABU-1 d-1)
Ndun = 0.236
)
{
  return(
    list(
      RUEm = RUEm,
      LAM = LAM,
      alpha = alpha,
      nu = nu,
      T0 = T0,
      T2 = T2,
      T3 = T3,
      Tm1 = Tm1,
      Tm2 = Tm2,
      gT = gT,
      gW1 = gW1,

```

```

    gW2 = gW2,
    gW3 = gW3,
    beta1 = beta1 ,
    beta2 = beta2 ,
    gamma1 = gamma1,
    gamma2 = gamma2,
    theta = theta ,
    Nmmax = Nmmax,
    WHC = WHC,
    PWP = PWP,
    PETmax = PETmax,
    Ndun = Ndun,
    Nuri = Nuri ,
    SDm = SDm,
    ksi = ksi ,
    upt = upt ,
    Bmin = Bmin,
    SLA = SLA,
    k = k,
    delta = delta ,
    mu = mu,
    T1 = T1,
    wtol = wtol ,
    kappa = kappa ,
    lambda = lambda ,
    rho = rho ,
    sigma = sigma ,
    ng = ng,
    Ttol = Ttol ,
    eLred = eLred ,
    mtol = mtol ,
    Ntol = Ntol ,
    iniB = iniB
  )
)
}

```

Définition des couleurs utilisées pour l’affichage des solutions

```

# ===== DEFINING COLORS OF SIMULATIONS =====
nearRcolor <-
function(rgb ,
  cSpace = c("hsv", "rgb255", "Luv", "Lab"),
  dist = switch(
    cSpace ,
    "hsv" = 0.10 ,
    "rgb255" = 30 ,
    "Luv" = 15 ,
    "Lab" = 12
  ))
{
  if (is.character(rgb))
    rgb <- col2rgb(rgb)
  stopifnot(length(rgb <- as.vector(rgb)) == 3)
  Rcol <- col2rgb(.cc <- colors())
  uniqC <- !duplicated(t(Rcol)) # gray9 == grey9 (etc)
  Rcol <- Rcol[, uniqC]
}

```

```

.cc <- .cc[uniqC]
cSpace <- match.arg(cSpace)
convRGB2 <- function(Rgb, to)
  t(convertColor(
    t(Rgb),
    from = "sRGB",
    to = to,
    scale.in = 255
  ))
## the transformation, rgb{0..255} —> cSpace :
TransF <- switch(
  cSpace,
  "rgb255" = identity,
  "hsv" = rgb2hsv,
  "Luv" = function(RGB)
    convRGB2(RGB, "Luv"),
  "Lab" = function(RGB)
    convRGB2(RGB, "Lab")
)
d <- sqrt(colSums((TransF(Rcol) - as.vector(TransF(
  rgb
)))^ 2))
iS <- sort.list(d[near <- d <= dist]) # sorted: closest first
setNames(.cc[near][iS], format(d[near][iS], digits = 3))
}

# Function plotCol()
plotCol <- function(col,
                    nrow = 1,
                    ncol = ceiling(length(col) / nrow),
                    txt.col = "black") {
  stopifnot(nrow >= 1, ncol >= 1)
  if (length(col) > nrow * ncol)
    warning("some colors will not be shown")
  require(grid)
  grid.newpage()
  gl <- grid.layout(nrow, ncol)
  pushViewport(viewport(layout = gl))
  ic <- 1
  for (i in 1:nrow) {
    for (j in 1:ncol) {
      pushViewport(viewport(layout.pos.row = i, layout.pos.col = j))
      grid.rect(gp = gpar(fill = col[ic]))
      grid.text(col[ic], gp = gpar(col = txt.col))
      upViewport()
      ic <- ic + 1
    }
  }
  upViewport()
  invisible(gl)
}

# Define colors for species ———
col2 <- c("blue", "pink")
col3 <- c("lightblue", "purple", "pink")

```

```
col4 <- c("blue", "orange", "forestgreen", "green")
col7 <-
  c("#56B4E9",
    "orange",
    "forestgreen",
    "green",
    "red",
    "purple",
    "pink")
col21 <- c(
  nearRcolor("blue", dist = .1),
  nearRcolor("orange", dist = .05),
  nearRcolor("forestgreen", dist = .2),
  nearRcolor("green", dist = .07),
  nearRcolor("red", dist = .06),
  nearRcolor("purple", dist = .081),
  nearRcolor("pink", dist = .05)
)
col14 <- c("darkblue", "blue", "lightblue", "red", "orange", "forestgreen",
  "olivedrab", "seagreen", "green", "lightgreen", "brown", "purple",
  "violet", "pink")
```

4. Scripts d’affichage des dynamiques des variables d’état

Afficher la dynamique de la biomasse du couvert végétal

```
if (n == 2) cols <- col2
if (n == 4) cols <- col4
if (n == 7) cols <- col7
if (n == 14) cols <- col14
if (n == 21) cols <- col21

dev.new(width = 11,
  height = 6,
  noRStudioGD = TRUE)
Bt <- matrix(0, nrow = nrow(out), ncol = n)
Bt[, 1] <- rowSums(out[, 5:(n + 4)])
for (i in 2:n) {
  Bt[, i] <- Bt[, i - 1] - out[, (i + 3)]
}
plot(
  out$time,
  Bt[, 1] / 1000,
  type = "n",
  ylim = c(0, max(Bt[, 1]) / 1000),
  las = 1,
  xlab = "Time [days]",
  ylab = "Green biomass [t MS ha-1]"
)
for (i in 1:n) {
  polygon(c(min(out$time), out$time, max(out$time)), c(0, Bt[, i] / 1000,
    0),
    col = cols[i])
}
```

```

}
abline(v = 365 * c(0:nyears) + 1, lty = 3)
legend("topleft",
      sp,
      text.font = 3,
      pch = 15,
      cex = 0.8,
      bg = "white",
      col = cols[1:n])

```

Afficher la dynamique des proportions de biomasses

```

dev.new(width = 10,
        height = 9,
        noRStudioGD = TRUE)
par(mfrow = c(2, 1))

##### 1 - Area plot of simulated proportion of Biomass #####
BMpercent <- matrix(NA, nrow = nrow(out), ncol = n)
for (j in 1:n)
{
  BMpercent[, j] <- out[, 4+j]/( rowSums(out[, 5:(n + 4)]) )
}
BMperT <- matrix(NA, nrow = nrow(out), ncol = n)
BMperT[, 1] <- 1
for (i in 2:n) {
  BMperT[, i] <- BMperT[, i - 1] - BMpercent[, (i-1)]
}

plot(
  out$time,
  BMperT[, 1],
  type = "n",
  ylim = c(0, 1),
  las = 1,
  xlab = "Time [days]",
  ylab = "Simulated proportion of PFTs [%]"
)
# Area plot of proportion of herbaceous biomass
for (i in 1:n) {
  polygon(c(min(out$time), out$time, max(out$time)), c(0, BMperT[, i], 0),
        col = cols[i])
}
abline(v = 365 * c(0:nyears) + 1, lty = 3)
legend("topleft",
      sp,
      text.font = 3,
      pch = 15,
      cex = 0.8,
      bg = "white",
      col = cols[1:n])

##### 2 - Area plot of measured proportion of Biomass #####
refdate <- vegobs$refday
vegSum <- matrix(NA, nrow = length(refdate), ncol = n+1)

```



```

vegSum[,1] <- refdate
vegSum[,n+1] <- vegobs[,n+1]
for (i in 1:(n-1)) {
  vegSum[, n+1-i] <- vegSum[, n+2-i] + vegobs[, n+1-i]
}

# Area plot of proportion of herbaceous biomass
plot(
  refdate,
  vegobs[, 2],
  type = "n",
  xlim = c(0, nyears*365),
  ylim = c(0, 1),
  las = 1,
  xlab = "Time [days]",
  ylab = "Measured proportion of PFTs [%]"
)
for (i in 1:n) {
  polygon(c(min(refdate), refdate, max(refdate)), c(0, vegSum[, i+1], 0),
    col = cols[i])
}
abline(v = 365 * c(0:nyears) + 1, lty = 3)
legend("topleft",
  sp,
  pch = 15,
  cex = 0.8,
  bg = "white",
  col = cols[1:n])

```

Afficher la dynamique de l'azote minéral et organique

```

soil <- c("Norganic", "Nmineral", "WaterReserve")

dev.new(width = 10,
  height = 9,
  noRStudioGD = TRUE)
par(mfrow = c(2, 1))
# plot ORGANIC NITROGEN
plot(
  out$time,
  out$No,
  type = "l",
  col = "darkorchid3",
  lwd = 2,
  ylim = c(7750, 8700),
  # bty = "n",
  xlab = "Time",
  ylab = "Soil organic nitrogen"
)
abline(v = 365 * c(0:nyears) + 1, lty = 3)
# plot MINERAL NITROGEN
plot(
  out$time,
  out$Nm,
  type = "l",
  col = "chartreuse3",

```

```

    lwd = 2,
    # bty = "n",
    ylim = c(0, 105),
    xlab = "Time",
    ylab = "Soil available nitrogen"
)
abline(h = parms$Nmmmax, col = "darkmagenta", lty = 1)
abline(v = 365 * c(0:nyears) + 1, lty = 3)

```

Afficher la dynamique de des réserves en eau du sol

```

soil <- c("Norganic", "Nmineral", "WaterReserve")

# plot WATER RESERVE and EVAPOTRANSPIRATION
dev.new(width = 12,
        height = 9,
        noRStudioGD = TRUE)
par(mfrow = c(2, 1))

plot(
  out$time,
  out$W,
  type = "l",
  col = "#6495ED",
  lwd = 2,
  # bty = "n",
  xlab = "Time",
  ylab = "Soil water content"
)
abline(v = 365 * c(0:nyears) + 1, lty = 3, lwd = 1)
abline(h = c(parms$PWP, parms$WHC), col = "darkmagenta", lty = 1)

plot(times, out$PET, type = "l", lwd = 2, col = "grey", ylab = "PET and AET",
     , xlab = "Time")
lines(times, out$AET, type = "l", lty = 3, col = 2)
abline(v = 365 * c(0:nyears) + 1, lty = 3, lwd = 1)

```