

Mémoire

Auteur : Authelet, Valérian

Promoteur(s) : François, Louis; Hambuckers, Alain

Faculté : Faculté des Sciences

Diplôme : Master en sciences géographiques, orientation global change, à finalité approfondie

Année académique : 2023-2024

URI/URL : <http://hdl.handle.net/2268.2/20976>

Avertissement à l'attention des usagers :

Tous les documents placés en accès ouvert sur le site le site MatheO sont protégés par le droit d'auteur. Conformément aux principes énoncés par la "Budapest Open Access Initiative"(BOAI, 2002), l'utilisateur du site peut lire, télécharger, copier, transmettre, imprimer, chercher ou faire un lien vers le texte intégral de ces documents, les disséquer pour les indexer, s'en servir de données pour un logiciel, ou s'en servir à toute autre fin légale (ou prévue par la réglementation relative au droit d'auteur). Toute utilisation du document à des fins commerciales est strictement interdite.

Par ailleurs, l'utilisateur s'engage à respecter les droits moraux de l'auteur, principalement le droit à l'intégrité de l'oeuvre et le droit de paternité et ce dans toute utilisation que l'utilisateur entreprend. Ainsi, à titre d'exemple, lorsqu'il reproduira un document par extrait ou dans son intégralité, l'utilisateur citera de manière complète les sources telles que mentionnées ci-dessus. Toute utilisation non explicitement autorisée ci-avant (telle que par exemple, la modification du document ou son résumé) nécessite l'autorisation préalable et expresse des auteurs ou de leurs ayants droit.



**Faculté des sciences
Département de géographie**

**Calibration et validation d'un modèle dynamique de
végétation sur une prairie suivie par la méthode de
covariance de turbulence**

Mémoire présenté par : **AUTHELET Valérian**

pour l'obtention du titre de

**Master en Sciences géographiques, orientation Global Change, à finalité approfondie
climatologie**

Année académique :

2023-2024

Date de défense :

Septembre 2024

Président de jury :

Pr. Xavier FETTWEIS

Promoteur :

Louis FRANCOIS

Jury de lecture :

Pr. Nicolas GHILAIN

Pr. François JONARD



**Faculté des sciences
Département de géographie**

**Calibration et validation d'un modèle dynamique de
végétation sur une prairie suivie par la méthode de
covariance de turbulence**

Mémoire présenté par : **AUTHELET Valérian**

pour l'obtention du titre de

**Master en Sciences géographiques, orientation Global Change, à finalité approfondie
climatologie**

Année académique :

2023-2024

Date de défense :

Septembre 2024

Président de jury :

Pr. Xavier FETTWEIS

Promoteur :

Louis FRANCOIS

Jury de lecture :

Pr. Nicolas GHILAIN

Pr. François JONARD

Remerciements

Je souhaite exprimer ma sincère reconnaissance à mon promoteur, Mr. Louis François, pour son encadrement, sa relecture et ses conseils toujours pertinents. Je lui suis particulièrement reconnaissant pour son aide précieuse lors de la modélisation sur CARAIB.

Je souhaite remercier Mr. Nicolas Ghilain pour m'avoir fourni un set de données météorologiques dans ma zone d'étude.

Je voudrais également remercier mon Mr. Alain Hambuckers, pour ses conseils avisés sur la reconnaissance des plantes et son accompagnement lors de la première visite sur le terrain.

Je tiens à exprimer ma reconnaissance au Pr. Gilles Lepoint pour le prêt du matériel utilisé lors des séances de laboratoire, ainsi que pour ses explications détaillées sur le fonctionnement du spectromètre et le protocole de laboratoire. Je lui suis également reconnaissant pour les manipulations réalisées sur le spectromètre.

Je suis également très reconnaissant envers l'Université de Gembloux, et plus particulièrement le département BIODYNE, pour les informations détaillées fournies concernant le site expérimental de Dorinne.

Enfin, je souhaite souligner le soutien moral inestimable de ma famille et de ma compagne, ainsi que leur aide précieuse sur le terrain.

Résumé

Ce travail a pour objectif de modéliser le bilan de carbone d'une prairie permanente intensivement gérée, en utilisant un modèle dynamique de végétation. Le modèle a été calibré à partir des traits moyens de cinq espèces, déterminés lors d'un suivi temporel effectué au printemps 2024. Les résultats du modèle concernant le cycle du carbone ont ensuite été comparés aux données obtenues par la méthode de covariance de turbulence pour la période 2011-2023.

Le premier objectif de ce travail est d'évaluer si les traits fonctionnels varient entre les différentes espèces et selon les périodes d'échantillonnage. De plus, une analyse en composantes principales a permis d'identifier les corrélations entre ces traits.

L'analyse du bilan de carbone de la prairie a révélé un biais important entre les données modélisées et celles obtenues par la méthode de covariance de turbulence, probablement en raison des valeurs des traits attribuées dans le modèle. Malgré ces biais, les résultats indiquent que la prairie fonctionne globalement comme un puits de carbone sur la période étudiée, bien que, pendant certaines années, elle se soit comportée comme une source de carbone, probablement en raison de conditions météorologiques défavorables au cours de la période estivale.

Mots-clés : prairie, trait, méthode de covariance de turbulence, CARAIB, carbone.

Abstract

The aim of this work is to model the carbon balance of an intensively managed permanent grassland using a dynamic vegetation model. Calibration of the model was performed based on the average traits of five species, as determined during a temporal study conducted in spring 2024. The carbon cycle results from the model were then compared with eddy covariance data for the period from 2011 to 2023.

The primary objective is to evaluate whether functional traits differ between species and sampling periods. Additionally, principal component analysis was employed to identify correlations between these traits.

Analysis of the grassland's carbon balance revealed a notable discrepancy between the modeled data and the eddy covariance measurements, likely due to the trait values used in the model. Despite these discrepancies, the results suggest that the grassland generally functions as a carbon sink over the studied period, although it acted as a carbon source in some years, potentially due to adverse weather conditions during the summer.

Keywords: grassland, trait, eddy covariance, CARAIB, carbon.

Table des matières

1	Introduction	1
2	Etat de l'art	3
2.1	Traits des plantes	3
2.1.1	Résistances aux échanges de matière et d'énergie entre la plante et l'atmosphère	3
2.1.2	Conductance stomatique minimale	4
2.1.3	SLA	4
2.1.4	Rapport C:N	5
2.1.5	$\delta^{13}\text{C}$	5
2.2	Cycle du carbone et impact du pâturage	6
3	Matériels et méthodes	8
3.1	Zone d'étude	8
3.2	Plan d'échantillonnage	11
3.3	Mesure de la conductance stomatique minimale	12
3.3.1	Fonctionnement du poromètre	12
3.4	Mesure de la surface foliaire spécifique	13
3.5	Préparation des échantillons	14
3.6	Fonctionnement du spectromètre de masse	16
3.7	CARAIB	17
3.7.1	Présentation générale du modèle	17
3.7.2	Données d'entrées	18
3.7.3	Modules	20
3.7.3.1	Photosynthèse	21
3.7.3.2	Régulation stomatique et bilan du CO_2 de la feuille	22
3.7.3.3	Cycle du carbone	24
3.7.3.4	Bilan hydrique	25
3.8	Correction de biais COSMO	27
3.8.1	Humidité relative	28
3.8.2	Vitesse de vent	30
3.8.3	Précipitations	31
3.8.4	Température de l'air et rayonnement solaire	32
3.9	Correction de biais IRM	33
3.9.1	Humidité relative	34
3.9.2	Vitesse de vent	35
3.9.3	Précipitations	36
3.9.4	Température de l'air et rayonnement	36
3.10	Paramètres statistiques de l'analyse de sensibilité	38

4	Résultats	39
4.1	Traits des plantes.....	39
4.1.1	Conductance stomatique minimale.....	39
4.1.2	Surface foliaire spécifique	40
4.1.3	Rapport C:N.....	41
4.1.3.1	Feuille	41
4.1.3.2	Racine	42
4.1.4	$\delta^{13}\text{C}$	42
4.1.4.1	Feuille	42
4.1.4.2	Racine	43
4.1.5	Matrice de corrélation et analyse en composantes principales	44
4.2	Composantes du cycle de carbone	45
4.2.1	GPP.....	45
4.2.1.1	Analyse de sensibilité	46
4.2.1.2	Choix du cas sélectionné.....	47
4.2.2	RECO.....	48
4.2.3	NEE	50
4.2.4	Biomasse.....	52
4.3	Tentative de calibration de g_1	53
4.4	Facteurs d'influence de la GPP	54
4.4.1	Contenu en eau du sol.....	54
4.4.1.1	Effet de la profondeur racinaire sur la GPP	57
4.4.2	Evapotranspiration.....	58
4.4.3	Taux de chargement.....	60
4.4.4	Influence des paramètres sur la GPP	61
5	Discussion	63
5.1	Variabilité des traits.....	63
5.2	Corrélation entre les traits	65
5.3	Calibration de g_1	66
5.4	Validation du modèle	67
5.5	Amélioration du modèle CARAIB	70
6	Conclusions	71
7	Bibliographie.....	72
8	Annexes	81

Table des Figures

Figure 1 - Cycle du carbone d'une prairie pâturée (issu de Gourlez De La Motte et al., 2016).....	6
Figure 2 - Présentation du site expérimental de Dorinne.	8
Figure 3 - Dispositif de mesure sur la parcelle de Dorinne (repris de Jérôme et al., 2014).	11
Figure 4 - Image montrant, de gauche à droite, le pissenlit (Taraxacum), le trèfle blanc (Trifolium repens L.) et la renoncule (Ranunculus repens L.) après traitement avec ImageJ.....	13
Figure 5 - Modules contenus dans le modèle CARAIB (issu de François et al., 2024).	20
Figure 6 - Réactions claires et sombres de la photosynthèse (repris de François et al., 2024).....	21
Figure 7 - Bilan de CO ₂ au niveau de la feuille (issu de François et al., 2024).....	23
Figure 8 - Allocation de la ressource carbonée contenu dans le réservoir métabolique durant les stades phénologiques de la plante (repris de François et al., 2024).	25
Figure 9 - Bilan hydrologique (issu de François et al., 2024).	27
Figure 10 - Evolution temporelle de l'humidité relative observée et modélisée par COSMO avant correction (en haut) et après correction (en bas).	29
Figure 11 - Evolution temporelle de la vitesse de vent observée et modélisée par COSMO avant correction (en haut) et après correction (en bas).	31
Figure 12 - Evolution temporelle des précipitations observées et modélisées par COSMO avant correction (en haut) et après correction (en bas).	32
Figure 13 - Evolution temporelle de la température de l'air pour les données observées (EC) et modélisées (COSMO).	33
Figure 14 - Evolution temporelle du rayonnement solaire pour les données observées (EC) et modélisées (COSMO).	33
Figure 15 - Evolution temporelle de l'humidité relative observée (EC) et modélisée (IRM) avant correction (en haut) et après correction (en bas).	34
Figure 16 - Evolution temporelle de la vitesse de vent observée (EC) et modélisée (IRM) avant correction (en haut) et après correction (en bas).	35
Figure 17 - Evolution temporelle des précipitations observées (EC) et modélisées (IRM) avant correction (en haut) et après correction (en bas).	36
Figure 18 - Evolution temporelle de la température de l'air observée (EC) et modélisée (IRM).	37
Figure 19 - Evolution temporelle du rayonnement solaire observé (EC) et modélisé (IRM).	37
Figure 20 - Représentation de la conductance stomatique minimale pour l'ensemble des espèces et lors des trois périodes d'échantillonnage.	40
Figure 21 - Représentation de la surface foliaire spécifique pour l'ensemble des espèces et lors des deux dernières périodes d'échantillonnage.	40
Figure 22 - Représentation du rapport C:N foliaire et racinaire pour l'ensemble des espèces.....	42
Figure 23 – Représentation du $\delta^{13}\text{C}$ foliaire et racinaire pour l'ensemble des espèces.	43
Figure 24 - Résultats de l'ACP dans le premier plan factoriel.	45
Figure 25 - Evolution de la productivité primaire brute modélisée (CARAIB) et observée (EC).	46
Figure 26 – Sensibilité de la productivité primaire brute aux traits des plantes.....	47
Figure 27 - Evolution de la productivité primaire brute modélisée (CARAIB) et observée (EC).	48
Figure 28 - Evolution de la respiration totale de l'écosystème modélisée (CARAIB) et observée (EC).	49
Figure 29 - Evolution de la NEE cumulée sur une année.....	50
Figure 30 - Evolution de la NEE cumulée sur l'ensemble de la période étudiée.	51
Figure 31 - Mesure de la biomasse aérienne pour les différents groupes de plantes.....	52
Figure 32 - Evolution du contenu en eau du sol suivie par les trois capteurs.....	55
Figure 33 - Evolution de la hauteur de la nappe.....	55
Figure 34 - Evolution temporelle de la teneur en eau modélisée et celle mesurée sur le terrain.....	56
Figure 35 - Sensibilité de la productivité primaire brute à la profondeur racinaire.	58
Figure 36 - Evolution temporelle de l'évapotranspiration modélisée et celle mesurée sur le terrain....	59

Figure 37 - Evolution du taux de chargement instantané.	60
Figure 38 - Evolution du taux de chargement moyen annuel et pendant la période de pâturage.	60

Table des Tableaux

Tableau 1 - Parcours phytotechnique.	9
Tableau 2 - Masse acceptable selon la substance et le rapport C:N.	15
Tableau 3 - Moyennes et écarts-types de chaque type de substances.	16
Tableau 4 - Variables et leurs valeurs associées dans le modèle.	18
Tableau 5 - Inputs et outputs de CARAIB (issu de Dury et al., 2011).	20
Tableau 6 - Résultats de l'ANOVA de g_0 sur l'ensemble des espèces.	39
Tableau 7 - Résultats de l'ANOVA de g_0 sur les trois périodes d'échantillonnage.	40
Tableau 8 - Résultats de l'ANOVA pour la SLA.	41
Tableau 9 - Résultats de l'ANOVA du rapport C:N pour l'ensemble des espèces pour le 1 ^{er} mai et le 8 juin.	41
Tableau 10 - Résultats de l'ANOVA pour le rapport C:N foliaire de l'ensemble des espèces.	41
Tableau 11 - Résultats de l'ANOVA pour le rapport C:N foliaire des trois espèces.	41
Tableau 12 - Résultats de l'ANOVA pour le rapport C:N racinaire de l'ensemble des espèces.	42
Tableau 13 - Résultats de l'ANOVA du $\delta^{13}C$ pour l'ensemble des espèces.	42
Tableau 14 - Résultats de l'ANOVA pour le $\delta^{13}C$ foliaire de l'ensemble des espèces.	43
Tableau 15 - Résultats de l'ANOVA pour le $\delta^{13}C$ foliaire des trois espèces.	43
Tableau 16 - Résultats de l'ANOVA pour le $\delta^{13}C$ racinaire de l'ensemble des espèces.	43
Tableau 17 - Matrice de corrélation.	44
Tableau 18 - Valeurs des traits intégrées dans le modèle.	45
Tableau 19 - Paramètres de l'analyse de sensibilité suite à la modification des traits des plantes.	47
Tableau 20 - Paramètres statistiques de la GPP.	48
Tableau 21 - Paramètres statistiques de la RECO.	49
Tableau 22 - Paramètres statistiques de la NEE.	51
Tableau 23 - Résumé des valeurs cumulées de la GPP, de la NEE et de la RECO, tant modélisées qu'observées, pour chaque année ($gC \times m^{-2} \times an^{-1}$).	52
Tableau 24 - Biomasse aérienne des différents groupes de plantes ($g \times m^{-2}$).	53
Tableau 25 - Valeurs attribuées à l'ensemble des espèces pour la formulation de Ball-Berry.	54
Tableau 26 - Valeurs attribuées à l'ensemble des espèces pour la formulation de Leuning.	54
Tableau 27 - Paramètres statistiques pour la teneur en eau du sol intégrée sur 91 cm.	57
Tableau 28 - Paramètres statistiques pour la teneur en eau du sol intégrée sur 40 cm.	57
Tableau 29 - Paramètres de l'analyse de sensibilité suite à la modification de la profondeur racinaire.	58
Tableau 30 - Paramètres statistiques de l'évapotranspiration.	59
Tableau 31 - Moyennes et écarts-types de l'évapotranspiration réelle (EC) et modélisée (CARAIB).	59
Tableau 32 - Paramètres moyens entre le 1 ^{er} mai et 1 ^{er} septembre.	61
Tableau 33 - Corrélations entre variables mensuelles influençant la GPP.	62
Tableau 34 - Synthèse bibliographique du cycle de carbone de la prairie pâturée de Dorinne ($gC \times m^{-2} \times an^{-1}$).	68

Table des Annexes

Annexe 1 - Site expérimental de Dorinne.	81
Annexe 2 - Plantes échantillonnées sur le terrain.....	81
Annexe 3 - Poromètre.....	82
Annexe 4 - Séparation de la partie racinaire de la partie aérienne (tiges et feuilles).....	82
Annexe 5 - Insertion des échantillons dans l'étuve.....	83
Annexe 6 - Poudre obtenue après le broyage d'un échantillon.	83
Annexe 7 - Etiquetage de la poudre broyée avant la mise en cupule.	84
Annexe 8 - Moulin à café pour le broyage de racines/tiges difficilement broyables à la main.....	84
Annexe 9 - Remplissage progressif du batch.	85
Annexe 10 - Spectromètre de masse.	85
Annexe 11 - Intérieur (haut) et extérieur (bas) de l'analyseur élémentaire.....	86

1 Introduction

Actuellement, l'agriculture contribue pour environ 16 à 27 % des émissions totales mondiales de gaz à effet de serre (GES) (Shukla *et al.*, 2019). C'est pour cette raison qu'il est essentiel de suivre de manière continue les flux de CO₂ afin d'étudier et comprendre la dynamique et le bilan de carbone des écosystèmes agricoles. Le stockage du carbone dans le sol pourrait représenter une solution aux émissions du secteur agricole, en particulier dans les écosystèmes de prairies qui possèdent un énorme potentiel de séquestration de carbone (Soussana *et al.*, 2010). La séquestration du carbone contribuerait non seulement à la cause climatique, mais aussi à la restauration de la fertilité et de la qualité du sol (Heimsch *et al.*, 2021), ce qui permettrait de réduire l'utilisation d'intrants épandus sur les champs.

Le biome « prairies », marqué par une végétation basse et persistante dominée par des graminées et dépourvue de structure ligneuse, est le biome le plus répandu sur Terre (Gibson, 2008). Cependant, en Europe, les prairies ne constituent pas une végétation climacique naturelle (Chang *et al.*, 2015) en raison de l'impact de l'activité humaine, notamment par le pâturage et la fauche, ce qui en fait des écosystèmes semi-naturels (Soussana et Duru, 2007). En Europe, les prairies permanentes recouvrent 34 % de la surface agricole (Eurostat, 2020), ce qui illustre donc leur importance socio-économique et environnementale.

Les prairies sont d'une grande importance car elles fournissent divers services écosystémiques essentiels. Une prairie est avant tout un sol servant de support pour la croissance des plantes mais sert également d'espace pour accueillir le bétail. Outre sa capacité à maintenir la qualité des eaux de surface et souterraines, cet écosystème régule le climat via la séquestration du carbone dans les sols. Toutefois, ces services sont menacés par l'intensification de la gestion anthropique (Lemaire, 2013) ainsi que par les changements climatiques.

(Conant *et al.*, 2017) estiment que le stock de carbone dans les prairies s'élève à environ 343 Pg dans le premier mètre de sol, soit plus d'un quart de la quantité totale de carbone séquestrée dans cette couche à l'échelle mondiale (Sombroek *et al.*, 1993). De plus, le stock de carbone dans les prairies est deux fois plus important que celui présent dans toutes les forêts du monde entier (FAO, 2007). Les stocks de carbone contenu dans les sols de prairies sont susceptibles de diminuer en raison du changement d'utilisation des terres et de l'intensification de la gestion. Au cours des dernières décennies, environ 20 % des prairies naturelles mondiales ont été converties en terres cultivées (Ramankutty *et al.*, 2008), ce qui a entraîné une baisse jusqu'à 60 % des stocks de carbone contenus dans ces sols (Guo et Gifford, 2002). La dégradation des prairies s'est également accentuée (Bai *et al.*, 2008), contribuant probablement à une réduction encore plus importante des stocks de carbone.

Bien que les incertitudes soient importantes, le potentiel de séquestration des prairies est élevé. Une meilleure gestion de ces écosystèmes peut grandement contribuer à renforcer leur capacité de séquestration du carbone (Conant *et al.*, 2017). C'est dans cette perspective, que l'initiative 4 pour 1000 a été lancée (Minasny *et al.*, 2017). L'objectif est d'augmenter de 0,4 % par an le stock de carbone du sol sur toutes les surfaces terrestres.

Les changements climatiques introduisent une nouvelle incertitude sur l'avenir des stocks de carbone contenu dans les prairies. En effet, en modifiant le bilan du cycle de l'eau et du carbone, ils pourraient avoir de lourdes conséquences sur les écosystèmes agricoles (Gubsch *et al.*, 2011 ; Ciais *et al.*, 2005). En effet, comme la productivité primaire des prairies est liée à l'ouverture stomatique, une légère modification du bilan hydrique peut influencer les flux et le bilan carbone de ces écosystèmes.

Historiquement, les études sur les communautés végétales se focalisaient principalement sur le nombre d'espèces pour déterminer divers paramètres clés de l'écosystème. Cependant, des recherches plus récentes ont mis en évidence l'importance des traits des plantes pour une analyse plus détaillée des caractéristiques des communautés végétales. Il a été démontré que certains traits moyens mesurés dans

une communauté permettent de déterminer le niveau de diversité et d'approximer la productivité de l'écosystème (Roscher *et al.*, 2012). De plus, leur analyse offre une compréhension plus fine des interactions entre les plantes et leur réponse aux contraintes environnementales (Gubsch *et al.*, 2011). Bien que les traits moyens soient largement utilisés, il est important de noter que certains traits peuvent varier considérablement, même au sein d'une même population, en réponse aux variations environnementales (Harzé *et al.*, 2016).

Dans le domaine de la modélisation environnementale, les modèles de culture ont été davantage développés et sont plus couramment utilisés que les modèles de prairies (Minet *et al.*, 2015). Ces dernières années, plusieurs modèles de culture ont été adaptés pour la modélisation de la croissance des prairies, tels que le modèle STICS (Dumont *et al.*, 2014). Parallèlement, des modèles spécifiques aux prairies ont été développés, comme SPACSYS (Wu *et al.*, 2007), et certains sont même couplés à des modèles de production animale, tel que PaSim (Graux *et al.*, 2013). Cette évolution témoigne d'une reconnaissance croissante de la complexité et de l'importance des prairies dans les écosystèmes agricoles et naturels.

Ce travail vise à modéliser la prairie pâturée du site expérimentale de Dorinne, suivie par la méthode de covariance de turbulence. Afin d'assurer une modélisation précise de cet écosystème, le modèle de végétation CARAIB a été adapté spécifiquement pour les prairies. Il intègre les traits moyens de 5 espèces, déterminés expérimentalement à partir d'un échantillonnage régulier réalisé au cours de la période printanière. Le premier objectif de ce travail est d'évaluer si les traits fonctionnels sont différents entre les espèces et entre les périodes d'échantillonnages. Le second objectif est d'analyser, de comparer et de critiquer les résultats du modèle en les confrontant aux données obtenues par la méthode de covariance de turbulence.

2 Etat de l'art

2.1 Traits des plantes

L'objectif de cette section est de décrire les traits fonctionnels des plantes, d'identifier les facteurs environnementaux qui les influencent, et d'examiner les corrélations ou associations possibles entre ces traits et les facteurs environnementaux.

Les traits des plantes sont définis comme des propriétés qui décrivent la forme, la structure anatomique ou encore les processus physiologiques des plantes, mesurées à l'échelle de l'individu (Violle *et al.*, 2007).

Les traits mesurés dans ce travail comprennent la surface foliaire spécifique (SLA), la composition isotopique en carbone des plantes ($\delta^{13}\text{C}$), le rapport carbone sur azote (C:N) et la conductance stomatique minimale (g_0). En tout, 5 espèces ont été prélevées pour cette analyse : le ray-grass anglais (*Lolium perenne L.*), le trèfle blanc (*Trifolium repens L.*), le pissenlit (*Taraxacum*), la renouële (*Ranunculus repens L.*), le pâturin annuel (*Poa annua L.*). Ces mesures des traits fonctionnels moyens seront ensuite intégrées dans le modèle dynamique de végétation.

2.1.1 Résistances aux échanges de matière et d'énergie entre la plante et l'atmosphère

Les plantes ont la capacité de détecter des signaux environnementaux et d'y réagir en échangeant des flux d'énergie et de matière avec l'environnement (Farquhar et Sharkey, 1982). Les flux de carbone et d'eau sont les principaux échanges de matière entre les végétaux et leur milieu, se produisant principalement au niveau des feuilles.

Pour qu'un échange soit réalisé, il faut que le flux de matière ou d'énergie puisse passer plusieurs obstacles, appelées résistances, qui se trouvent au niveau de la feuille. L'analogie avec la loi d'Ohm permet de décrire le passage de la matière à travers ces différents compartiments.

La première résistance et souvent la plus importante est la résistance stomatique. La dynamique d'ouverture des stomates réagit à des changements d'intensité lumineuse ou de densité de flux photonique (PPFD), au déficit de pression de vapeur (VPD), à la concentration de CO_2 atmosphérique à la surface de la feuille et aux conditions de stress hydrique (Damour *et al.*, 2010). L'ouverture stomatique est régulée par des réponses hormonales déclenchées par des stimuli environnementaux. Cette ouverture dépend de la pression de turgescence au niveau des cellules de gardes. La lumière bleue provoque l'ouverture stomatique en initiant un transport actif des ions potassium vers les vacuoles, entraînant un mouvement d'eau par osmose et augmentant la turgescence des cellules de garde. La fermeture stomatique résulte d'un mouvement inverse des ions K^+ , comprimant ainsi les cellules de garde (Morot-Gaudry *et al.*, 2021). Les plantes optimisent leur ouverture des stomates pendant la journée pour maximiser la séquestration de carbone tout en limitant les pertes en eau (Cowan et Farquhar, 1977). En période sèche, les stomates se ferment généralement pour éviter une perte excessive d'eau, limitant ainsi fortement les échanges.

La deuxième résistance est la résistance de couche limite. C'est une mince couche de quelques millimètres d'épaisseur située à la surface extérieure de la feuille, où l'écoulement est laminaire. La valeur de cette résistance dépend de la géométrie de la feuille et de la vitesse du vent.

La dernière résistance qui rentre éventuellement en jeu est la résistance aérodynamique. Cette résistance est celle qui s'oppose au passage de flux d'énergie et de matière entre le couvert, qui est à l'extérieur de la couche limite des feuilles, et l'atmosphère.

Ces résistances, placées en série, s'opposent aux échanges de matière et d'énergie entre la plante et l'atmosphère. L'inverse de la résistance est appelé conductance. Celle-ci est définie comme le temps nécessaire pour qu'un échange se produise sur une certaine distance. La conductance mesure donc la vitesse de l'échange et peut être vue comme la facilité avec laquelle un flux passe à travers deux éléments donnés.

2.1.2 Conductance stomatique minimale

En science botanique, la conductance stomatique minimale (g_0) est reconnue comme un trait clé de tolérance à la sécheresse (Sinclair et Ludlow, 1986). Plus spécifiquement, la conductance stomatique minimale est la conductance mesurée lorsque les stomates sont théoriquement tous fermés. Malgré tout, un flux persiste à travers la cuticule et certains stomates non totalement fermés (Duursma *et al.*, 2019). De plus selon ce même auteur, cette conductance a un potentiel d'acclimatation à son environnement. Étant donné que l'eau ne diffuse pas à travers la cuticule, le transport à travers celle-ci n'est pas considéré comme une conductance. Au lieu de cela, l'eau se dissout dans le milieu de la cuticule, diffuse à travers sa matrice solide, et est ensuite désorbée à la surface externe (Riederer et Schreiber, 2001). La principale barrière à l'échange est une très fine couche de cire située à la surface des feuilles dont l'épaisseur n'est pas directement liée à la résistance de l'échange (Duursma *et al.*, 2019).

Dans les modèles de végétation, ce paramètre g_0 est généralement estimé en extrapolant la régression linéaire de Ball–Berry qui lie la conductance stomatique avec la photosynthèse nette (Barnard et Bauerle, 2013). L'incorporation de g_0 mesuré dans les modèles améliore le calcul du taux de transpiration. Cependant, sa détermination nécessite une grande précision puisque ce paramètre a une grande sensibilité vis-à-vis de la transpiration.

2.1.3 SLA

La surface foliaire spécifique est définie comme étant la surface de feuille par unité de masse sèche. A plus large échelle, la SLA est corrélée aux conditions climatiques (précipitation annuelle et température moyenne annuelle) et pédologiques (pH et rapport C:N du sol) (Gong et Gao, 2019). Ce trait a tendance à diminuer en condition de stress hydrique (Wellstein *et al.*, 2017) et augmente dans des environnements riches en nutriments (Cornelissen *et al.*, 2003). A l'échelle de la feuille, pour de nombreuses espèces, la SLA est corrélée au contenu en azote de la feuille, à la photosynthèse mais aussi au taux de respiration sombre, et négativement corrélée à durée de vie de la feuille (Garnier *et al.*, 2007).

Une surface foliaire plus importante agrandit la surface photosynthétique ce qui permet à la plante d'absorber plus de rayonnement et d'augmenter sa productivité primaire. L'optimisation de la surface de la feuille par rapport à sa masse est un avantage pour la compétition à la lumière et donc à la croissance de la plante (Madani *et al.*, 2017). Les espèces avec une SLA plus élevée sont associées à une capture plus importante des ressources et à une croissance plus rapide. A l'inverse, les espèces avec une SLA plus faible optent pour des stratégies plus conservatrices, c'est-à-dire pour une gestion plus raisonnée des ressources, avec une croissance plus lente (Garnier *et al.*, 2007). La différence entre les deux stratégies repose sur la densité en tissus des feuilles. Une stratégie avec une SLA plus faible, ou une plus grande densité tissulaire des feuilles, peut également être un avantage compétitif dans certaines situations car ces feuilles tendent à avoir une plus grande longévité (Funk *et al.*, 2017).

Outre son effet sur l'acquisition de la lumière par la plante, la SLA a également un impact sur la décomposition de la litière puisqu'une SLA plus élevée est souvent associée à un contenu en azote foliaire plus important (Funk *et al.*, 2017).

2.1.4 Rapport C:N

Le carbone et l'azote sont deux éléments chimiques de base des cellules végétales et sont indispensables pour le fonctionnement physiologique, la croissance et les flux d'énergie et de matière (Lambers et Oliveira, 2008). L'équilibre du rapport C:N est primordial pour maintenir des processus biologiques optimaux. Par exemple, une carence en azote peut limiter la production de protéines et d'autres éléments essentiels.

Par ailleurs, le rapport C:N est souvent utilisé comme entrée dans les modèles de végétation. Ce rapport est une mesure de l'efficacité de l'utilisation de l'azote par la plante ou encore un moyen d'estimer la vitesse de décomposition de la matière organique (Zhang *et al.*, 2020).

L'azote est reconnu comme l'élément le plus limitant dans les écosystèmes terrestres (Craine *et al.*, 2018). Le degré de limitation en azote varie d'une région à l'autre en raison de la topographie, du climat, de la fixation biologique et de l'approvisionnement en nutriments.

Les plantes ont évolué vers des rapports C:N plus bas dans les feuilles et plus élevés dans les racines (Zhang *et al.*, 2020). Plus ce rapport est faible, plus l'azote est abondant, ce qui signifie que la proportion d'azote dans les feuilles est supérieure à celle des racines. La stœchiométrie de ce rapport varie entre les organes et celle-ci est expliquée par leur activité (Zhao *et al.*, 2020). Par ailleurs, les organes s'échangent des nutriments pour accomplir diverses réactions physiologiques et biochimiques (Zhang *et al.*, 2018).

2.1.5 $\delta^{13}\text{C}$

Il existe dans la nature trois isotopes du carbone : le ^{12}C , le ^{13}C et le ^{14}C . Le ^{12}C est composé de 6 protons et 6 neutrons, et constitue l'isotope principal (~99 %). Le ^{13}C (~1 %) comprend quant à lui 6 protons et 7 neutrons, tandis que le ^{14}C est radioactif et est très peu abondant (Glaser, 2005). La mesure du $\delta^{13}\text{C}$ est la différence standardisée en pour mille du rapport $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$ d'un échantillon par rapport à une référence (Equation 1). Si le $\delta^{13}\text{C}$ de l'échantillon est plus faible que celui de référence, cela signifie que l'échantillon est appauvri en ^{13}C par rapport à la référence. L'échantillon contient donc proportionnellement moins de ^{13}C et plus de ^{12}C .

$$\delta^{13}\text{C} = \left(\frac{\left(\frac{^{13}\text{C}}{^{12}\text{C}}\right)_{\text{échantillon}}}{\left(\frac{^{13}\text{C}}{^{12}\text{C}}\right)_{\text{référence}}} - 1 \right) \times 1000 \quad (1)$$

Dans la nature, chaque plante présente un rapport isotopique qui lui est propre. La signature isotopique permet de distinguer de manière systématique les deux voies photosynthétiques (C_3 ou C_4) utilisés par les plantes (Bender, 1971). Dans le processus de photosynthèse, les plantes discriminent les isotopes du carbone et utilisent préférentiellement l'isotope léger du carbone, c'est-à-dire le ^{12}C . D'une part, la différence de masse entre les deux isotopes cause une diffusion plus rapide du $^{12}\text{CO}_2$ par rapport au $^{13}\text{CO}_2$ (Lucero *et al.*, 2000). D'autre part, le $\delta^{13}\text{C}$ plus négatif chez les plantes en C_3 s'explique par une vitesse de réaction chimique plus élevée pour le carbone ^{12}C lors de la carboxylation dans les chloroplastes. En conséquence, les plantes en C_3 contiennent moins de carbone ^{13}C dans leurs tissus comparativement aux plantes en C_4 et à l'atmosphère. Les plantes en C_3 ont des valeurs moyennes de $\delta^{13}\text{C}$ de -27 ‰ , tandis que les valeurs rencontrées chez les plantes en C_4 sont de l'ordre de -13 ‰ (Beuning et Scott, 2002).

2.2 Cycle du carbone et impact du pâturage

La Figure 1 détaille les flux de carbone échangés entre les composantes de l'écosystème. Les plantes incorporent le CO_2 de l'air dans leur tissu grâce à la productivité primaire brute (GPP). Ce flux est en partie contrebalancé par la respiration des organismes autotrophes (R_a) et hétérotrophes du sol ($R_{h\text{-bactéries}}$). La différence entre l'ensemble des flux liés à la respiration (R_{tot}) et la GPP donne la NEE.

Le bilan carbone de l'écosystème naturel est modifié lorsque des animaux sont inclus dans l'écosystème. Le bovin s'alimente des plantes ($F_{\text{brouillage}}$) et produit du CO_2 par respiration ($R_{h\text{-animaux}}$), augmentant ainsi R_{tot} . Le lessivage du sol ajoute une perte additionnelle de carbone ($F_{\text{lessivage}}$). Une partie des éléments non digérés retournent au sol par les excréments ($F_{\text{excréments}}$). De plus, une faible digestibilité de l'herbe riche en lignocellulose entraîne un temps de rétention plus long des aliments dans le système digestif, ce qui réduit l'efficacité de la digestion. Cela provoque une fermentation entérique accrue, entraînant une production significative de méthane (F_{CH_4}) (McGinn *et al.*, 2014). Par ailleurs, des conditions anaérobiques du sol peuvent aussi être responsable d'une émission de méthane, bien que ce flux ne soit pas représenté sur le schéma.

Les pratiques de l'agriculteur ont également une influence sur le bilan total. L'ajout de fumier (F_{fumier}) stimule l'activité biologique du sol alors que la fauche ($F_{\text{récolte}}$) enlève le carbone du sol et empêche la formation de litière. Enfin, une partie du carbone incorporé dans l'animal est utilisée pour la production de lait ou de viande, comme c'est le cas pour les Blanc Bleu Belges ($F_{\text{production}}$).

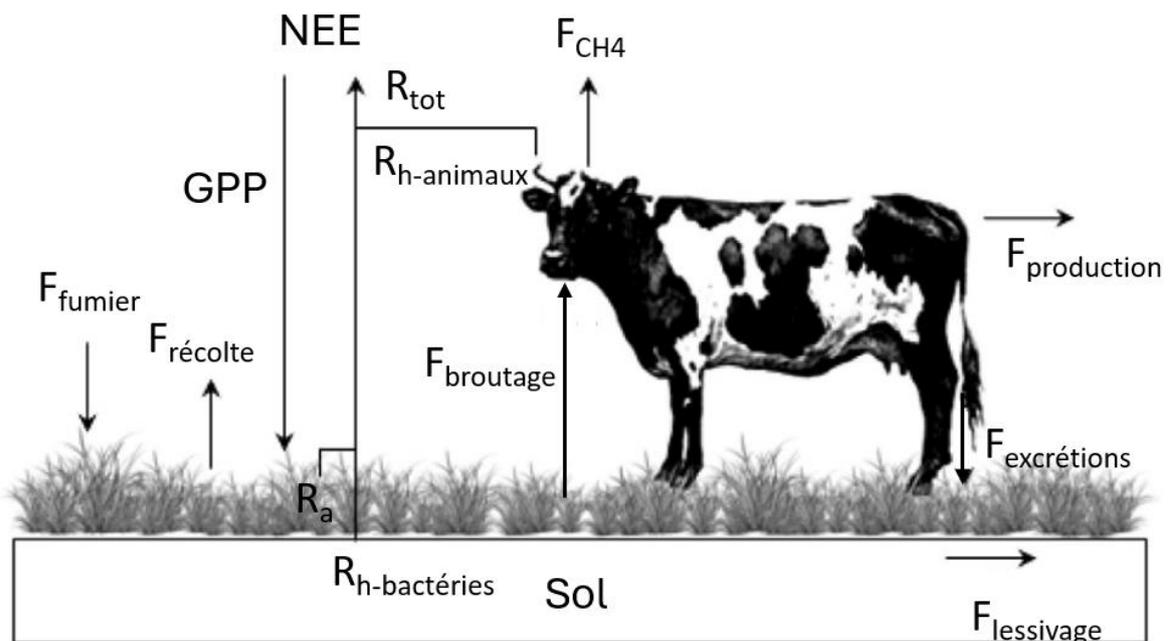


Figure 1 - Cycle du carbone d'une prairie pâturée (issu de Gourlez De La Motte *et al.*, 2016).

Selon (Parsons *et al.*, 2011), la répartition du carbone entre l'atmosphère et la lithosphère est proportionnelle à son temps de résidence dans chaque compartiment. Ainsi, la capacité de séquestration du carbone dans les prairies dépend à la fois des flux nets de carbone entre l'atmosphère, la végétation et le sol, et du temps que le carbone réside dans l'écosystème. En présence de pâturage, le carbone de la partie aérienne de la plante a un temps de résidence très court (de 10 à 50 jours), alors que le carbone souterrain a un temps de résidence bien plus long (de l'ordre de 1 à plus de 1000 ans) (Soussana et Lemaire, 2014). En général, la concentration de carbone dans les couches de sol en-dessous de 30 cm est faible. Toutefois, le carbone dans le sous-sol peut représenter plus de 50 % du carbone total stocké. De plus, le temps de résidence du carbone contenu dans les horizons plus profonds est bien plus long que dans les couches superficielles étant donné que la matière organique y

est fortement protégée. Par conséquent, par son temps de résidence élevé, le potentiel de séquestration du carbone dans les couches profondes est important (Soussana et Lemaire, 2014).

De manière générale, les terres dédiées à l'agriculture relâchent du carbone vers l'atmosphère et s'en distingue des prairies. En effet, pour les cultures, une quantité importante de carbone est enlevée de l'écosystème par la récolte et ne retourne pas dans le sol. De plus, le labour favorise le retour de carbone vers l'atmosphère. Enfin, comparativement aux cultures arables, une plus grande quantité de carbone dans les prairies est stabilisée dans les agrégats du sol (Soussana et Lemaire, 2014) et peut donc rester plus longtemps. Toutefois, cette séquestration est réversible. Cela implique que le carbone préalablement séquestré peut être réémis. Cette libération de carbone du sol vers l'atmosphère est influencée par les pratiques de gestion de l'agriculteur et les conditions climatiques (Gourlez De La Motte *et al.*, 2016). Une gestion appropriée peut ainsi contribuer à maintenir les stocks de carbone à long terme. (Soussana *et al.*, 2010) ont montré qu'en passant d'un pâturage extensif à une prairie fertilisée et fauchée, le bilan des gaz à effet de serre évolue d'un puits de carbone à une source de carbone.

3 Matériels et méthodes

3.1 Zone d'étude

Dorinne est un village du Condroz, situé à l'intérieur de la province de Namur. La zone d'étude ($50^{\circ}18'44''$ N et $4^{\circ}58'07''$ E), reprise à la Figure 2, est une prairie permanente de 4,22 ha, gérée de manière intensive et pâturée par du Blanc Bleu Belge. Le taux de chargement, défini comme le nombre d'animaux par unité de surface est en moyenne de $2,3 \text{ UGB} \times \text{ha}^{-1}$. (Gourlez De La Motte *et al.*, 2016) considèrent que 1 UGB (unité gros bétail) correspond à une vache laitière adulte de 600 kg produisant 3000 kg de lait par an. Les taureaux reproducteurs et les vaches allaitantes sont chacun équivalents à 1 UGB, tandis que les génisses et les veaux sont respectivement évalués à 0,6 et 0,4 UGB.

La rotation entre les périodes de mise en pâturage et les périodes sans bétail est déterminée par la croissance de l'herbe et sa consommation par les bovins. Les conditions météorologiques influencent donc la pression de pâturage. Depuis plus d'un siècle, la prairie n'a pas été cultivée, mais elle bénéficie régulièrement d'apports d'engrais organiques et inorganiques depuis environ 40 ans, avec un taux moyen de fertilisation azotée de $120 \text{ kgN} \times \text{ha}^{-1} \times \text{an}^{-1}$. Le Tableau 1 présente un récapitulatif du parcours phytotechnique de la prairie depuis 2010.



Figure 2 - Présentation du site expérimental de Dorinne.

Tableau 1 - Parcours phytotechnique.

Date	Type	Quantité (t×ha ⁻¹)
10/3/2010	Compost de bovin	11
25/3/2010	Engrais minéral 10/8/4 + Selenstar (Se)	0,6
3/6/2010 et 6/6/2010	Fauche et récolte	
10/6/2010	Engrais minéral 10/8/4 + Selenstar (Se)	0,2
20/2/2011	Compost de bovin	12
9/3/2011	Engrais minéral 18/5/5 +Mg	0,43
22/3/2011	Chaux magnésienne	1,5
13/5/2011	Engrais minéral 10/8/4 + Selenstar (Se)	0,32
19/3/2012	Engrais minéral 10/8/4 + Selenstar (Se)	0,4
30/5/2012	Fertilisation n27	0,2
13/7/2012	Fertilisation n27	0,2
3/4/2013	Engrais minéral 10/8/4	0,38
3/4/2013	Ebousage	
13/7/2013	Fertilisation n27	0,2
10/9/2013	Ebousage	
25/4/2014	Engrais minéral 10/8/4+9	0,395
4/6/2014	Fertilisation n27	0,115
Non daté	Ebousage	
11/3/2015	Engrais minéral 10/8/4+9	0,3
15/3/2015	Ebousage	
25/6/2015	Fertilisation n27	0,16
Non daté	Ebousage	
5/3/2016	Ebousage	
26/3/2016	Engrais minéral 10/8/4+9	0,42
30/6/2016	Fertilisation n27	0,11
10/3/2017	Ebousage	
14/3/2017	Engrais minéral 10/8/4+9	0,36
2/6/2017	Fertilisation n27	0,1
20/6/2017	Ebousage	
3/3/2018	Ebousage	
20/3/2018	Engrais minéral 10/8/4+9	0,38
22/5/2018	Fertilisation n27	0,055
30/6/2018	Fertilisation n27	0,062
21/3/2019	Engrais minéral 10/8/4+9	0,45
10/12/2019	Ebousage	
18/3/2020	Engrais minéral 15/7/12+3	0,053
19/3/2020	Engrais minéral 10/8/4+9	0,35
29/4/2020	Engrais minéral 10/8/4+10	0,127
8/3/2021	Selenstar+10/8/4+(11) +CU+ZN+SE [F]	0,35
31/5/2021	NA 27 % V	0,176
18/3/2022	Selenstar+10/8/4+(11) +CU+ZN+SE [F] V	0,35
Non daté	Ebousage	
10/6/2022	NA 27 % V	0,107
1/3/2023	Engrais minéral 0/16/25 (1)	0,391
3/3/2023	NA 27 % V	0,304
23/5/2023	NA 27 % V	0,175
Non daté	Ebousage	

Les deux espèces dominantes qui recouvrent cette prairie sont le ray-grass anglais (*Lolium perenne* L.) et le trèfle blanc (*Trifolium repens* L.). Pour avoir un aperçu de la diversité botanique, un relevé complet a été évalué en juin 2020. Les espèces ont été identifiées dans un cadre de 25 cm de côté posé sur le sol à 100 localisations différentes. En tout, 12 espèces de graminées (dont *Lolium perenne* L., *Poa annua* L.), une légumineuse (*Trifolium repens* L.) ainsi que cinq autres plantes non fixatrices d'azote (dont *Ranunculus repens* L. et *Taraxacum*) ont été recensées.

Le relief est dominé par une dépression colluviale. Cette dernière repose sur un plateau limoneux avec un substrat argileux et/ou calcaire. Le climat est tempéré océanique, avec une température annuelle moyenne de la commune de 9,6°C et des précipitations annuelles moyennes de 902 mm sur la période 1991-2020 (IRM, 2024).

Sur le site expérimental, des données d'échange gazeux et météorologiques sont acquises depuis 2011. L'anémomètre sonique installé dans la pâture sur un mât de 2,6 m hors-sol est couplé à un analyseur de gaz infrarouge CO₂-H₂O. Un laser à cascade quantique¹ a été mis en place en 2018 pour permettre un échantillonnage continu des flux de N₂O, H₂O et CH₄. Une station météorologique installée au même endroit que le mât acquiert les données suivantes : température de l'air, humidité relative, précipitations, pression atmosphérique, température du sol à 2, 5, 10, 25 et 50 cm sous le sol, humidité du sol à 5, 25 et 50 cm sous le sol, et diverses variables de rayonnement (infrarouge et solaire, PPFD direct et diffus). Ces données sont collectées à une fréquence de 0,1 Hz et moyennées sur des périodes d'une demi-heure. L'ensemble des capteurs sont repris sur la Figure 3. L'Annexe 1 illustre le contrebas du site expérimental de Dorinne avec la station météorologique.

Le principe de la méthode de covariance de turbulence, également appelée covariance des tourbillons, repose sur le fait que la couche limite atmosphérique est caractérisée par la présence de mouvements turbulents, responsables du transport vertical de traceurs tels que le CO₂, la vapeur d'eau ou encore la chaleur sensible (Moureaux *et al.*, 2008). Cette technique échantillonne ces tourbillons de manière à déterminer le taux d'échange du traceur entre l'écosystème et l'atmosphère. Elle requiert donc de la mesure simultanée et à haute fréquence de la concentration du traceur et de la vitesse verticale du vent puisque le flux vertical correspond à la covariance entre la vitesse verticale du vent et la concentration du traceur. Le flux mesuré est représentatif d'une surface située en amont du mât, appelée *footprint*. Pour des informations plus approfondies, les fondements théoriques de cette méthode sont détaillés par (Aubinet *et al.*, 1999). Dans la suite du travail, le terme "méthode de covariance de turbulence" sera remplacé par sa traduction anglaise "*eddy covariance*".

Pour compléter les données de suivi continu d'*eddy covariance*, des mesures ponctuelles de biomasse sont effectuées à divers endroits du site, à l'intérieur d'enclos qui sont à l'abri des vaches (Gourlez De La Motte *et al.*, 2016). La végétation coupée est d'abord séparée en matériaux verts et non-verts. Le matériel vert est ensuite réparti en graminées, légumineuses et plantes non-légumineuses (Op de Beeck *et al.*, 2017). Ainsi, les échantillons de végétation sont classifiés en quatre groupes : graminées, légumineuses, plantes non-légumineuses et non-verts. Si une structure présente à la fois des parties vertes et non-vertes, ces parties doivent être séparées. Si la séparation n'est pas possible, l'ensemble de la structure est considéré comme verte si au moins 50 % de sa surface est verte, et comme non-verte si moins de 50 % de sa surface est verte.

La biomasse de l'herbage contenue dans ces enclos est déduite à partir de la hauteur moyenne de l'herbage grâce à une relation allométrique ajustée pour la station de Dorinne (Equation 2) (Vandewattyne, 2019).

¹ Aerodyne Research Inc, USA

$$B_{pousses} = \frac{-3,7781 \times h^2}{2} + 219,98 \times h \quad (2)$$

Avec $B_{pousses}$ la masse sèche des pousses ($\text{kg} \times \text{ha}^{-1}$) et h la hauteur totale de la plante (cm).

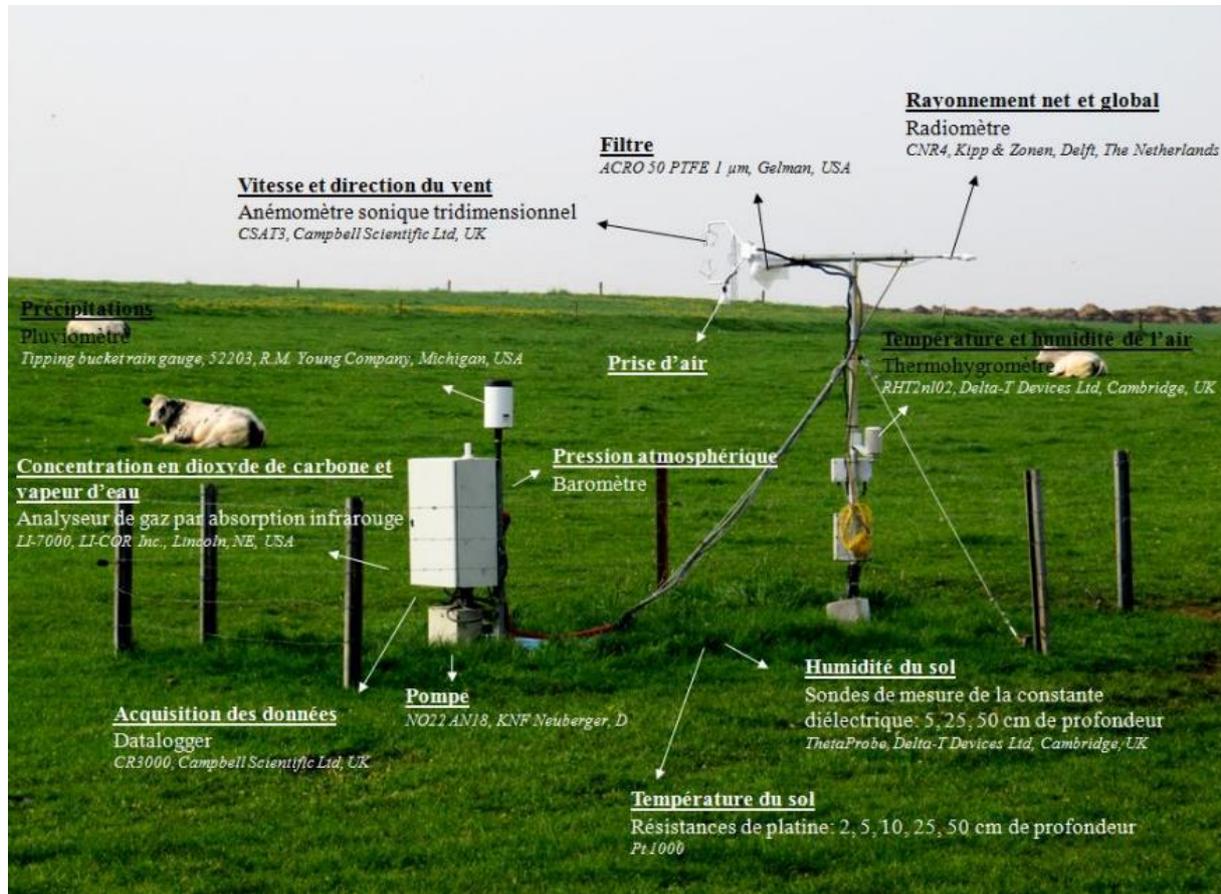


Figure 3 - Dispositif de mesure sur la parcelle de Dorinne (repris de Jérôme et al., 2014).

3.2 Plan d'échantillonnage

L'objectif initial était d'identifier sur le terrain, conformément à l'inventaire floristique de juin 2020, les trois espèces de graminées les plus abondantes (*Lolium perenne* L., *Cynosurus cristatus* L., *Poa annua* L.) ainsi qu'une espèce de légumineuse (*Trifolium repens* L.). Compte tenu de la difficulté de distinguer les espèces de graminées le jour du premier terrain, il a été convenu de les considérer comme formant un groupe unique lors de l'échantillonnage. En revanche, lors des deux autres sorties, deux espèces de graminées ont pu être identifiées.

L'objectif d'échantillonnage a donc été légèrement ajusté. Cependant, les plantes échantillonnées appartiennent à des espèces qui restent fortement représentées dans la communauté végétale. La représentativité de l'écosystème est cruciale car elle permet de fournir des informations permettant d'extrapoler les valeurs des traits à l'échelle de la communauté (Cornelissen et al., 2003). L'Annexe 2 illustre certaines espèces échantillonnées sur le terrain.

Pour résumer, lors du premier terrain qui s'est déroulé le 11 mars, les espèces suivantes ont été récoltées : *Trifolium repens* L., *Taraxacum* et *Ranunculus repens* L., ainsi que des touffes de graminées assimilées comme faisant partie d'un seul groupe. L'échantillonnage s'est également déroulé les journées du 1^{er} mai et du 8 juin. Durant ces deux journées, les mêmes espèces ont été échantillonnées, et deux espèces de graminées ont pu être identifiées. Il s'agit de *Lolium perenne* L. et *Poa annua* L..

La méthode d'échantillonnage adoptée est simple. Premièrement, les plantes ont été prélevées de manière aléatoire dans la prairie, à condition que leur identification soit certaine et que le matériel végétal soit intact, c'est-à-dire sans signes de défoliation. Une distance de plusieurs mètres a été maintenue entre chaque échantillon d'une même espèce, afin de garantir la représentativité des prélèvements. Enfin, les plantes ont été identifiées dans une zone assez proche du mât de la station d'*eddy covariance*. Au total, dix échantillons pour chacune des espèces citées ci-dessus ont été collectés lors de chaque sortie de terrain et analysés en laboratoire, sauf pour la dernière sortie pour laquelle seul cinq échantillons ont été analysés.

En fonction de la saison, si le développement de la plante n'était pas assez prononcé, des touffes comprenant plusieurs individus d'une même espèce sont considérées comme représentant un seul individu. De même, pour la première sortie de terrain, plusieurs individus de graminées au sein d'une même touffe ont été inclus dans chaque échantillon.

La majeure partie de la terre adhérent aux racines a été enlevée, et un premier rinçage des échantillons a été réalisé sur place.

3.3 Mesure de la conductance stomatique minimale

La mesure de g_0 doit s'effectuer sur du matériel foliaire sec et frais. Il est donc nécessaire de laisser les feuilles sécher complètement pendant quelques heures avant d'effectuer la mesure. Cependant, le temps d'attente ne doit pas être trop long pour éviter que le matériel foliaire se détériore. Il a été supposé que les stomates se ferment quelques heures après le prélèvement des plantes, c'est-à-dire peu de temps après le retour du terrain.

Avant de commencer la mesure de g_0 , deux mesures à blanc ont été réalisées, et cette valeur a été soustraite de la valeur obtenue après la mesure de g_0 pour chaque individu. De plus, une mesure à blanc a été effectuée entre chaque espèce mesurée. La mesure de la conductance stomatique minimale g_0 a été réalisée par espèce, sur cinq échantillons, et ce sur deux feuilles différentes d'un même échantillon.

Une fois que la mesure est terminée pour chaque échantillon, la partie racinaire a été séparée de la partie aérienne, contenant la tige ainsi que les feuilles. Dans le modèle CARAIB, il est possible de distinguer les traits spécifiques de la partie racinaire de ceux de la partie aérienne. C'est pour cette raison que les caractéristiques relatives à la partie racinaire et à la partie aérienne ont été mesurées séparément en laboratoire.

Un dernier rinçage a été requis avant de pouvoir entreprendre les différentes étapes au laboratoire, présentées dans la section 3.5, afin d'éliminer toute trace de terre et donc d'éviter toute interférence dans les analyses ultérieures, notamment pour le $\delta^{13}\text{C}$ et le rapport C:N.

3.3.1 Fonctionnement du poromètre

Les mesures de la conductance stomatique minimale ont été effectuées à l'aide d'un poromètre SC-1². Ce capteur mesure la conductance stomatique en $\text{mmol}\times\text{m}^{-2}\times\text{s}^{-1}$ et a une précision de d'environ 10 % (METER Group, 2021). Une image du poromètre est incluse en Annexe 3.

Le poromètre mesure cette conductance stomatique minimale en plaçant la feuille de l'échantillon en série avec deux autres conductances connues et en comparant les mesures d'humidité relative entre-elles. Ensuite, la différence d'humidité relative à travers les éléments de conductance connus permet de déterminer le flux de vapeur d'eau. La conductance inconnue est ensuite calculée à partir des conductances connues et du gradient d'humidité relative.

² METER Group, Inc., Pullman, WA, USA

Avant de procéder à la mesure, il faut s'assurer que le poromètre atteigne l'équilibre thermique avec la température ambiante et que toute l'eau résiduelle sur le matériel végétal soit complètement évaporée. Une fois cela vérifié, il est nécessaire que le niveau d'humidité relative dans la chambre de mesure soit réduit à moins de 10 %. Si ce n'est pas le cas, il faut secouer légèrement la tête du capteur pour aider le dessiccant à éliminer l'excès de vapeur d'eau. De plus, pour garantir la validité de la mesure, la totalité de la chambre de mesure doit être couverte par une feuille. Autrement, il est nécessaire d'y introduire plusieurs feuilles. Pour effectuer la mesure, la pince recouvrant le matériel végétal doit être fermée pour empêcher tout échange entre l'air extérieur et la chambre de mesure. La mesure s'effectue automatiquement 30 secondes après l'insertion de l'échantillon dans la chambre. Entre chaque mesure, il est nécessaire de secouer l'appareil pour accélérer l'action du dessiccant.

Après avoir mesuré chaque échantillon avec le poromètre, la partie racinaire est séparée de la partie aérienne (tiges et feuilles) et les deux parties sont ensuite placées dans des sachets plastiques. L'Annexe 4 illustre cette séparation. En attendant l'analyse, les échantillons sont conservés au congélateur.

Entre chaque sortie de terrain, le poromètre a été calibré en saturant un morceau de papier filtre. Deux calibrations ont été effectuées avant de commencer les mesures.

3.4 Mesure de la surface foliaire spécifique

La mesure de la surface foliaire spécifique s'est déroulée en deux étapes. Comme conseillé par (Cornelissen *et al.*, 2003), dix feuilles par espèces ont servi pour l'analyse de ce trait.

Tout d'abord, avant d'être scannées à l'aide d'une imprimante, les feuilles fraîches munies de leur pétiole sont déposées à plat sur une feuille blanche en présence d'une échelle de référence.

Le logiciel ImageJ a été utilisé pour déterminer la surface des feuilles scannées. En premier lieu, il faut fixer la longueur de référence dans le logiciel pour qu'il puisse convertir cette longueur en un nombre de pixel. Ensuite, l'image doit être convertie en 8 bits. Après cela, il faut ajuster le seuil de l'image afin que seule la feuille apparaisse en une couleur différente que le fond (Figure 4). Enfin, il ne reste plus qu'à calculer l'aire totale.

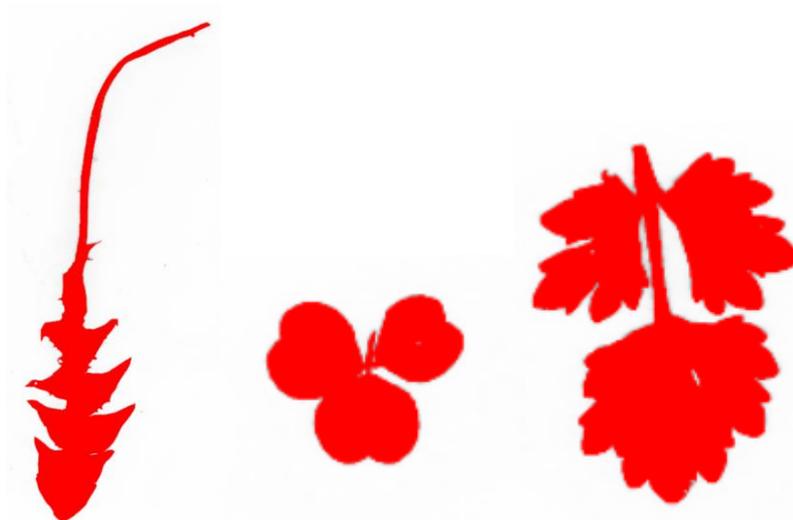


Figure 4 - Image montrant, de gauche à droite, le pissenlit (*Taraxacum*), le trèfle blanc (*Trifolium repens L.*) et la renoncule (*Ranunculus repens L.*) après traitement avec ImageJ.

La deuxième étape consiste à déterminer la masse sèche des feuilles. Pour ce faire, les feuilles ont été placées dans une étuve à 60°C. Une fois complètement secs, les échantillons sont pesés avec une balance analytique.

Lors de la sortie sur le terrain du 1^{er} mai, chaque feuille échantillonnée pour chaque espèce a été pesée et scannée individuellement. Par contrainte de temps, il a été décidé pour le dernier terrain de peser et de mesurer toutes les dix feuilles de la même espèce en une seule fois.

3.5 Préparation des échantillons

Toutes les analyses et manipulations des échantillons ont été réalisées au laboratoire d'Ecologie trophique et isotopique, situé dans le bâtiment B6c de la faculté des sciences, sous la direction du Professeur Gilles Lepoint.

La première étape était de placer l'ensemble des échantillons dans une étuve à 60°C. Cette étape est représentée en Annexe 5. Une fois totalement secs, les échantillons sont transformés en poudre. Le processus de broyage consiste à réduire l'échantillon sec en une poudre fine à l'aide d'un mortier et d'un pilon, dans le but d'obtenir une poudre aussi homogène que possible pour garantir une analyse représentative. L'Annexe 6 illustre la poudre obtenue après le broyage d'un échantillon. La poudre est rassemblée à l'aide d'une spatule et placée dans un papier filtre, qui sert d'entonnoir, pour la transférer dans des petits contenants étiquetés de 20 ml. L'étiquetage revêt d'une importance capitale car il facilite l'identification précise de chaque échantillon grâce à sa légende associée, réduisant ainsi les risques d'erreur lors des manipulations. L'Annexe 7 illustre la manière dont l'étiquetage des échantillons a été effectuée.

Les racines et les tiges les plus coriaces, non directement broyables à la main, sont soumises à un broyage dans un moulin à café équipé de dents rotatives tournant à haute fréquence. Cependant, ce processus ne produit pas une poudre parfaitement homogène, puisqu'il laisse des morceaux grossiers. Ainsi, le reste du travail est effectué à la force des bras avec le matériel classique. L'Annexe 8 reprend le moulin à café en image. Enfin, pour maintenir la poudre sèche, elle est conservée en étuve. Avant de passer à un autre échantillon, il est impératif de nettoyer méticuleusement tout le matériel utilisé avec de l'eau distillée pour éviter les contaminations croisées et de le sécher pour garantir le maintien d'une poudre parfaitement sèche. De plus, la manipulation des échantillons avec les mains est interdite. L'ensemble des étapes avant la mesure au spectromètre nécessite l'utilisation exclusive du matériel de laboratoire adéquat.

La dernière étape avant l'analyse consiste à sous-échantillonner la poudre produite. Cette étape est appelée la mise en cupule. Il s'agit d'un petit récipient en étain, contenant la poudre obtenue. Ce matériau a été spécialement sélectionné car ses résidus de combustion n'interfèrent pas avec les isotopes de carbone et d'azote lors de l'analyse isotopique de l'échantillon. Avant de procéder à la pesée, il est primordial de centrer la bulle de la balance analytique. Chaque cupule est tarée et ensuite remplie d'une masse précise.

Il faut introduire dans cette cupule une masse relativement proche de celle attendue (Tableau 2). La masse cible est envisagée dans une plage de valeurs acceptables, généralement à plus ou moins deux dixièmes de milligrammes près. Toutefois, il est important que la pesée se rapproche autant que possible de la masse souhaitée pour minimiser l'écart-type de la mesure. Une fois que la masse obtenue se situe dans la plage de valeurs acceptables, la cupule doit être comprimée et fermée hermétiquement. Cette compression permet de chasser le diazote contenu dans l'air de la cupule, empêchant ainsi toute interférence lors de la mesure au spectromètre. Les cupules sont ensuite regroupées dans un batch en vue de leur analyse ultérieure.

Deux types de batchs ont été utilisés : un pour la partie aérienne de la plante et un pour les racines. Cette distinction entre les batchs est nécessaire puisque le rapport C:N est relativement différent entre les deux parties de la plante. Etant donné que les racines ont un rapport C:N plus élevé que les feuilles, la masse contenue dans les cupules contenant des échantillons de racines était plus importante que les batchs contenant les cupules de tiges et de feuilles.

Pour garantir la validité des résultats et donc la mesure correcte du spectromètre, il est nécessaire de placer plusieurs substances de référence ainsi que des substances certifiées dans des cupules. Cette approche vise à vérifier la validité des résultats et à minimiser les erreurs de mesure, étant donné que les isotopes et la composition chimique de ces substances sont connues, leur mesure permet de tester la fiabilité de l'appareil.

Deux substances certifiées par l'Agence Internationale de l'Énergie Atomique (AIEA), connues pour leurs isotopes stables avec une extrême précision, ont été utilisées. La première, certifiée pour le carbone (AIEA-C6), est du sucre en grains, tandis que la seconde, certifiée pour l'azote (AIEA-N1), est du sulfate d'ammonium en grains. Ces substances servent de références de haute précision pour les mesures spectrométriques des rapports isotopiques.

En plus de ces substances certifiées, la glycine est utilisée comme une substance référence interne au laboratoire. Sa composition isotopique est bien connue, ce qui en fait une référence fiable pour les mesures, tout comme les substances certifiées de l'AIEA.

Des mesures à blanc sont également effectuées. La mesure consiste à laisser la cupule vide et fournit ainsi une estimation du bruit et de toute éventuelle contamination. La valeur obtenue est ensuite soustraite de la mesure effectuée sur les échantillons.

Enfin, un seul échantillon, appelé réplica, de la partie aérienne ou souterraine sert de référence pour l'analyse. L'erreur de mesure sur ce réplica fournit une bonne estimation de l'écart-type sur l'ensemble des échantillons.

Tableau 2 - Masse acceptable selon la substance et le rapport C:N.

Substance	Faible C:N (feuilles et tiges)	Haut C:N (racines)
Glycine (mg)	1,0±0,2	1,0±0,2
IAEA (mg)	0,5±0,2	0,5±0,2
Réplica (mg)	2,5±0,2	1,0±0,2
Echantillon (mg)	2,5±0,2	4,0±0,2

Les cupules à l'intérieur de chaque batch suivent un ordre bien déterminé. Avant d'y introduire les échantillons, la séquence suivante doit remplir les premières positions du batch : blanc, blanc, glycine, glycine, glycine, IAEA-C6, IAEA-N1, réplica. Ensuite, quinze cupules sont remplies par des échantillons différents, suivies de deux cupules contenant de la glycine et le réplica. Cette séquence entre les échantillons et les cupules contenant la glycine et le réplica sont répétées jusqu'à ne plus avoir d'échantillon. Quand c'est le cas, la séquence de fin reprend respectivement : IAEA-N1, IAEA-C6, glycine, glycine, glycine, blanc, blanc. Enfin, le batch est placé à l'étuve en attendant l'analyse au spectromètre réalisé par Pr. Gilles Lepoint. Le remplissage du batch contenant cette séquence est repris en Annexe 9.

Le Tableau 3 reprend les valeurs moyennes et les écarts-types des composés certifiés, la substance de référence interne au laboratoire et du réplica. Les valeurs moyennes calculées en laboratoire pour le $\delta^{13}\text{C}$ et le $\delta^{15}\text{N}$ correspondent aux valeurs retrouvées dans la littérature. La moyenne du réplica n'a pas de sens ici étant donné qu'un réplica a été attribué pour chaque sortie de terrain. L'erreur sur la mesure du $\delta^{13}\text{C}$ pour l'ensemble des échantillons est représentative de l'écart-type sur les échantillons, qui est de 0,07 ‰. La référence pour mesurer le $\delta^{13}\text{C}$ est le Peedee Belemnite (PDB) et pour le $\delta^{15}\text{N}$, la référence est le diazote (N_2).

Tableau 3 - Moyennes et écarts-types de chaque type de substances.

Substance	Moyenne calculée (‰)	Ecart type calculé (‰)	Moyenne biblio (‰)	Ecart type biblio (‰)
Glycine ($\delta^{13}\text{C}$)	-47,35	0,09	-47,5 ³	0,30
IAEA-C ₆ ($\delta^{13}\text{C}$)	-10,88	0,15	-10,80 ⁴	0,47
Réplica ($\delta^{13}\text{C}$)	/	0,07	/	/
Glycine ($\delta^{15}\text{N}$)	2,02	0,08	2,25 ⁵	0,30
IAEA-N ₁ ($\delta^{15}\text{N}$)	0,48	0,12	0,43 ⁶	0,07
Réplica ($\delta^{15}\text{N}$)	/	0,29	/	/

Plus spécifiquement, pour le rapport C:N, une analyse des valeurs extrêmes a été réalisée en vue de les éliminer de la représentation graphique. La détermination des extrêmes repose sur une méthode simple qui se déroule en plusieurs étapes. Tout d'abord, il faut déterminer le premier quartile (Q1) et le troisième quartile (Q3) de la variable d'intérêt puis évaluer ensuite la plage interquartile (IQR), obtenu en soustrayant Q3 de Q1. Puis, une limite inférieure et supérieure sont calculées. La limite inférieure correspond à la valeur de Q1 soustraite de l'IQR multiplié par 1,5. La limite supérieure correspond à la valeur de Q3 additionnée de l'IQR multipliée par 1,5. Les valeurs sont considérées comme extrêmes si elles ne sont pas contenues à l'intérieur de cet intervalle.

L'ensemble des valeurs extrêmes supprimées (4 en tout) correspondaient à des cas pour lesquels le pic d'azote mesuré sur le spectromètre était très faible et se situait sous un seuil de détection, ce qui rendait le rapport C:N de ces échantillons très élevé.

3.6 Fonctionnement du spectromètre de masse

La combinaison de l'analyseur élémentaire⁷ (EA) et de la spectrométrie de masse isotopique⁸ (IRMS) a considérablement étendu les possibilités d'analyse des isotopes stables dans divers domaines d'application. Les Annexes 10 et 11 reprennent respectivement le spectromètre de masse et l'analyseur élémentaire. Dans la méthode EA-IRMS, l'analyseur élémentaire expose l'échantillon solide ou liquide à une combustion à haute température, le convertissant en produits gazeux, qui sont ensuite analysés par un spectromètre de masse pour déterminer leur composition isotopique. Seul l'analyseur élémentaire suffit pour l'analyse du rapport C:N. Dans celui-ci, la méthode de détection par conductivité thermique (TCD) est utilisée pour analyser les gaz inorganiques tels que le carbone ou l'azote. Ce système est précis, généraliste et préserve les molécules de CO₂ intactes. Toutefois, si le rapport isotopique doit être déterminé, une connexion à un spectromètre de masse est indispensable.

Lors de l'analyse, chaque cupule est successivement vidée dans le cœur de l'analyseur élémentaire, qui fonctionne en flux continu avec de l'hélium. Ce gaz transporte les produits de combustion issus des éléments contenus dans les cupules. Ces produits passent ensuite à travers plusieurs colonnes distinctes, toutes fabriquées en quartz.

La première colonne est un four comportant deux parties : une colonne de combustion et une colonne de réduction. La colonne de combustion contient de l'oxyde de tungstène et de l'oxygène en excès pour provoquer une combustion instantanée et complète. Les produits de combustion sont alors le CO₂, les oxydes d'azote (NO_x) et H₂O. La colonne de réduction contient du cuivre pur qui réagit avec l'oxygène en excès pour former du CuO, retirant ainsi l'oxygène des NO_x qui se transforment en N₂. Les produits de cette réaction sont le CO₂, le N₂ et H₂O. La troisième colonne sert à retenir toute l'eau produite lors

³ Pr. Gilles Lepoint

⁴ <https://analytical-reference-materials.iaea.org/iaea-c6>

⁵ Pr. Gilles Lepoint

⁶ <https://analytical-reference-materials.iaea.org/iaea-n1>

⁷ Isoprime 100, Isoprime, Angleterre

⁸ VarioMicro, Elementar Analysensysteme GmbH, Allemagne

de la combustion. Une dernière colonne sépare le CO₂ et le N₂ pour qu'ils n'apparaissent pas simultanément dans le spectre. Cela est réalisé grâce à une résine dont l'affinité varie selon la molécule et la température.

La spectrométrie de masse est une technique d'analyse qui permet de déterminer les masses moléculaires de composés, ainsi que leur identification et leur quantification (Menet, 2011). Elle repose sur la séparation en phase gazeuse de molécules chargées (ions) selon leur rapport masse/charge (m/z). Ces ions sont générés à partir de la molécule analysée. Ceux-ci fournissent des informations structurales sur la molécule examinée et sont utilisées dans les études de quantification.

Un spectromètre de masse est un instrument composé de différentes parties. Tout d'abord, l'échantillon est évaporé et ionisé en molécules chargées une fois positivement après son introduction. Ces molécules ionisées sont ensuite concentrées à l'aide d'une fente, puis accélérées avec une différence de potentiel. Etant donné que toutes les molécules ionisées sont chargées une fois positivement, seule leur masse isotopique varie. Un champ magnétique est responsable de courber leur trajectoire, avec un rayon de courbure dépendant du rapport m/z, et donc de dévier celles-ci vers des détecteurs différents.

Un algorithme convertit ensuite l'intensité du courant en un nombre de molécules présentes. Ce qui est donc mesuré est une combinaison de molécules avec différents isotopes. La surface du pic est proportionnelle à l'abondance relative des molécules ionisées présentes. Ainsi, plus l'aire sous la courbe du pic est grande, plus la quantité de l'espèce ionique correspondante est importante dans l'échantillon analysé.

3.7 CARAIB

CARAIB (CARbon Assimilation In the Biosphere) est un modèle dynamique de la végétation, écrit en FORTRAN et développé à l'Université de Liège. Ce modèle mécaniste a été initialement développé dans le but d'étudier le cycle du carbone au sein de la biosphère terrestre, en mettant particulièrement l'accent sur le rôle des écosystèmes terrestres dans l'absorption du CO₂ atmosphérique (Warnant *et al.*, 1994 ; Nemry *et al.*, 1996). Il peut simuler la croissance de la végétation à l'échelle locale et mondiale, pour diverses cultures ou la végétation naturelle, et a été appliqué aux écosystèmes passés et futurs.

À l'origine, ce modèle de végétation était dédié aux types de plantes naturelles. Désormais, CARAIB inclut la représentation des cultures et des prairies. Ce modèle a été utilisé dans de nombreuses études paléoclimatiques (François *et al.*, 1999 ; François *et al.*, 2006), mais aussi pour la modélisation de la végétation ou de cultures sous l'influence du changement climatique (Dury *et al.*, 2018 ; Jacquemin *et al.*, 2021). Un module de biogéographie inséré dans CARAIB par (Otto *et al.*, 2002) permet de représenter la distribution des types fonctionnels de plantes.

Ce modèle présente l'avantage majeur de représenter la compétition entre plusieurs espèces évoluant sur un même site et de cartographier les résultats obtenus après simulation, à condition que le nombre de pixels étudiés soit supérieur à un. Dans le cadre de ce travail, un seul pixel représente la zone d'étude et donc les résultats seront présentés sous la forme de graphiques.

3.7.1 Présentation générale du modèle

CARAIB est organisé en plusieurs répertoires. Le répertoire « clim » est dédié au stockage des fichiers climatiques. Le répertoire « plantparam » contient les fichiers des paramètres et traits des végétaux par espèce. Le répertoire « ctrl » est l'endroit où le fichier de contrôle est stocké. Celui-ci répertorie les chemins d'accès aux différents fichiers des divers répertoires. Une fois tous les fichiers prêts, le fichier de contrôle doit être exécuté pour lancer la simulation. Le répertoire « results » contient l'ensemble des sorties du modèle. Enfin, le répertoire « ver01_IV_2023B » contient la dernière version du script du modèle.

La paramétrisation du fichier de contrôle est décrite dans le Tableau 4. Le mode d'emploi de CARAIB (Minet *et al.*, 2021) explique la signification des variables et des valeurs qui leur sont associées.

Tableau 4 - Variables et leurs valeurs associées dans le modèle.

Variables	Valeur
isteady,ny0max	0,1
1 to call generator	1
ifrac (1=calc frac)	1
ifrac_rd,ilai_rd	0,0
idayt,ifull,jclonly	1,0,0
ilu,imanag	1,0
ilusp_rd,isowd_rd	1,0
ncropvar,icvar_rd	0,0
i_bwb,i_fs	1,1
ifire,iclim,ilgtree	0,0,0
jdwnCO2,jrd_accl	2,2
imig,isp,imig_rd	0,6,0
nyrmax,ileap	42,1
Itmt	0
nyrprt,nstprt	1,1
iread,iczon	0,1
idaily_in,idaily_ou	1,1
idtem,isol	0,1
pixel number	1
igtyp,declg,declat	0,0.027,0.027
prec_co	3.e-4
ipar,exc,obl,xlsper	0, 0.016724, 23.447, 282.16
nherb,nbush,ntree,n	0 0 0 0 1
jdir_in	1

3.7.2 Données d'entrées

Les données d'entrée du modèle CARAIB proviennent d'un produit de FLUXNET téléchargé sur le site du Carbone Portal. Elles reprennent les mesures réalisées par *eddy covariance* sur le site expérimental de Dorinne. Trois variables ont été employées pour représenter les flux de carbone observés sur le site expérimental de Dorinne. Dans ce fichier, les noms des variables sont les suivants : NEE_VUT_REF, GPP_NT_VUT_REF et RECO_NT_VUT_REF.

Tout d'abord, le premier acronyme indique le type de flux associé. Ensuite, le partitionnement des flux de NEE en GPP et RECO peut être effectué selon deux méthodes : NT (nighttime) ou DT (daytime). La méthode NT repose sur les données collectées durant la nuit pour estimer RECO. Étant donné que la photosynthèse s'interrompt la nuit, le NEE observé est principalement attribuable à la respiration des plantes et des microbes du sol. En revanche, la méthode DT analyse les processus de photosynthèse et l'accumulation de carbone durant les périodes d'activité photosynthétique. La méthode NT étant la plus couramment utilisée, a donc été retenue pour cette analyse. La vitesse de friction (u^*) est un paramètre essentiel pour évaluer les effets de la turbulence atmosphérique sur le transfert de chaleur, de vapeur d'eau, et de gaz entre la surface terrestre et l'atmosphère. Elle mesure l'intensité de la turbulence près de la surface. Concernant les seuils de u^* , deux approches sont possibles : VUT (seuil u^* variable) et CUT (seuil u^* constant). Le seuil u^* représente la valeur minimale de la vitesse du vent au-delà de laquelle les turbulences sont suffisantes pour permettre des échanges significatifs de gaz entre la surface et l'air. Enfin, REF désigne que la méthode utilisée est une méthode de référence.

Le fichier comprend l'ensemble des données météorologiques nécessaires aux entrées du modèle CARAIB, générées toutes les 30 minutes. Les données couvrent la période du 1^{er} janvier 2011 au 31 décembre 2023. Cependant, sur cette période, il existe des trous dans les données. La période recouvrant début (1^{er} janvier) 2021 à la fin (mi-novembre) 2022, aucune observation n'est disponible. De plus, l'année 2017 contient une période de près de 2 mois sans données d'humidité relative. Les méthodes de *gapfilling* utilisées sont expliquées dans la section 3.8.

Le modèle CARAIB travaille avec plusieurs fichiers climatiques, chacun correspond à une variable pour une année particulière. Etant donné que la zone d'étude correspond à un seul pixel, une seule ligne apparaît dans chaque fichier climatique. La longitude et la latitude du lieu apparaissent toujours au début du fichier, suivies par les valeurs journalières de la variable climatique contenu dans ce fichier. Puisque le modèle fonctionne avec un pas de temps journalier, 367 valeurs sont contenues dans chaque fichier si l'année est commune et 368 si l'année est bissextile.

Le modèle a été alimenté par les variables suivantes : la température moyenne de l'air (°C), l'amplitude de variation de la température de l'air pendant la journée (°C) qui est la différence entre la température maximale et minimale, les précipitations cumulées sur la journée ($\text{mm} \times \text{j}^{-1}$), le rayonnement solaire ($\text{W} \times \text{m}^{-2}$), l'humidité relative de l'air (%) et la vitesse du vent ($\text{m} \times \text{s}^{-1}$). Chaque fichier débute par un préfixe qui décrit la variable climatique et se termine par l'année (Remy, 2023).

D'autres variables environnementales d'entrée sont également nécessaires à introduire dans les fichiers du répertoire « plantparam ». Les résultats obtenus au laboratoire sur les traits des plantes ont permis d'affiner le modèle. La moyenne de chaque trait (conductance stomatique minimale (g_0), surface foliaire spécifique (SLA) et rapport C:N) par espèce y ont été introduits. Pour le rapport C:N, une distinction a été faite entre la partie aérienne et souterraine.

La mesure de la conductance stomatique doit être convertie en $\text{mol} \times \text{m}^{-2} \times \text{s}^{-1}$ dans le modèle. La SLA est exprimée en $\text{cm}^2 \times \text{g}^{-1}$ de matière sèche. Cependant, pour l'incorporer dans le modèle CARAIB, il est nécessaire de convertir cette valeur en $\text{m}^2 \times \text{g}^{-1} \text{C}$. Cette conversion est possible car l'analyse en laboratoire des échantillons permet de calculer le pourcentage de carbone présent dans chacun d'eux. Le rapport C:N qui est mesuré en $\text{gC} \times \text{g}^{-1} \text{N}$ en laboratoire doit être retransformé en $\text{moleC} \times \text{mole}^{-1} \text{N}$ avant d'être introduit dans le modèle.

En plus des fichiers contenant les traits moyens des 5 espèces, d'autres fichiers doivent être créés. Il est nécessaire de créer un fichier « landuse » qui détermine le type d'utilisation du sol étudié (prairie). De plus, un fichier « ecotxt » doit être établi pour fournir des informations sur le sol, lesquelles sont déterminantes pour représenter les flux hydrologiques. Plusieurs paramètres sont repris dans ce fichier dont le numéro du sol décrit par la FAO, le pourcentage d'argile, de limon et de sable, l'altitude du site et enfin la couleur du sol (0 si noir et 1 si blanc). Enfin, il faut également créer un fichier « LUspecies » qui reprend le pourcentage de répartition des 5 espèces étudiées. La somme de toutes les espèces doit être égal à 1.

Pour finir, la concentration en CO_2 contenue dans l'atmosphère par année est aussi implémentée dans le fichier de contrôle.

Les sorties du modèle incluent, entre autres, les flux et les stocks de carbone, l'hydrologie du sol et le bilan énergétique de surface. Les résultats sont également détaillés dans le mode d'emploi. Le Tableau 5 récapitule les entrées et les sorties du modèle.

Ce travail se concentre particulièrement sur l'analyse des résultats liés au bilan carbone. Le modèle fournit plusieurs indicateurs importants comme : la productivité primaire brute (GPP), la respiration autotrophe (R_a) et hétérotrophe (R_h) et enfin la productivité nette de l'écosystème (NEP). Pour déterminer l'échange net de l'écosystème (NEE), il suffit d'attribuer un signe négatif devant la NEP.

Tableau 5 - Inputs et outputs de CARAIB (issu de Dury et al., 2011).

MAIN INPUTS	MAIN OUTPUTS
<ul style="list-style-type: none"> • Meteorological variables: air temperature (mean and diurnal amplitude), precipitation, relative sunshine hours, air relative humidity, wind speed • Soil parameters: soil texture, soil colour • Elevation • Morpho-physiological parameters characterizing each plant type, such as: specific leaf area, C/N ratios of leaves and wood, longevity of leaves, tolerance to cold and drought, germination requirements, etc. 	<ul style="list-style-type: none"> • Soil hydrology: soil water content, snow cover and water fluxes (evapotranspiration, runoff, drainage, etc.) • Surface energy budget (albedo, latent/sensible heat exchanges, radiation fluxes (solar radiation, downward IR, etc.)) • Gross and net primary productivities, dark respiration rate, leaf area index, biomass, mortality rate and ¹³C fractionation for all simulated species or bioclimatic affinity groups (BAGs) • Soil heterotrophic respiration rate, litter and soil carbon stocks • Carbon sequestration and net ecosystem exchange of CO₂ • Cover fraction for all simulated species or BAGs • Biome distribution • Fire: frequency, area and biomass burned

3.7.3 Modules

CARAIB est structuré autour de plusieurs modules, comme illustré dans la Figure 5. Les modules sont les suivants :

- Bilan hydrique du sol
- Photosynthèse et régulation stomatique
- Allocation du carbone et croissance de la végétation
- Respiration hétérotrophe et dynamique du carbone de la litière et du sol
- Couvert végétal
- Feux
- Migration des espèces, services écosystémiques et la dynamique d'utilisation des terres

Les sections suivantes approfondiront les lois physiques qui sous-tendent les premiers modules.

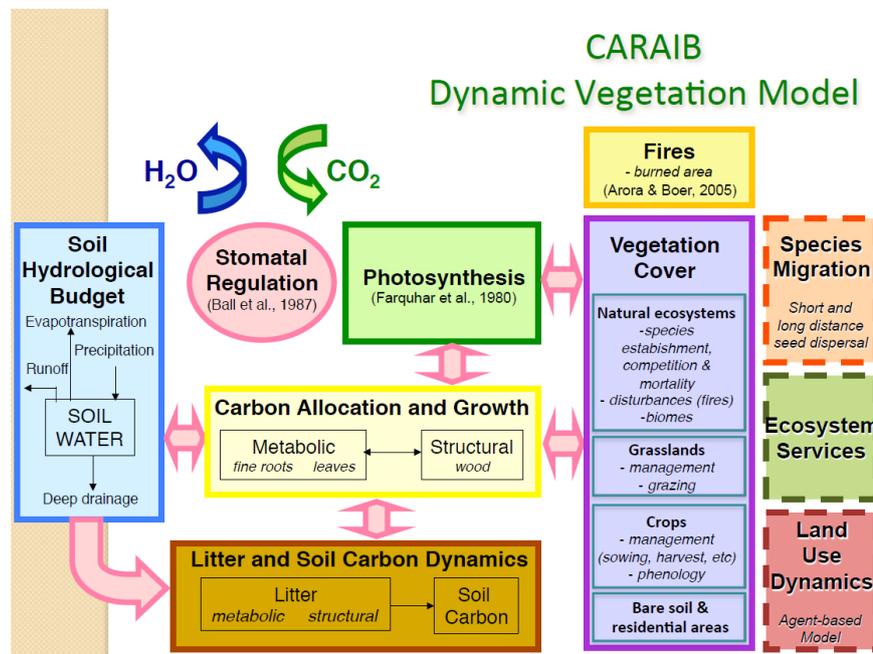


Figure 5 - Modules contenus dans le modèle CARAIB (issu de François et al., 2024).

3.7.3.1 Photosynthèse

Les modules de photosynthèse ainsi que de conductance stomatique sont fortement liés entre eux. La Figure 6 illustre schématiquement les réactions claires et sombres. Le pas de temps de ce module est de 2 heures, ce qui l'en distingue des autres modules pour lesquels le pas temporel est fixé à un jour.

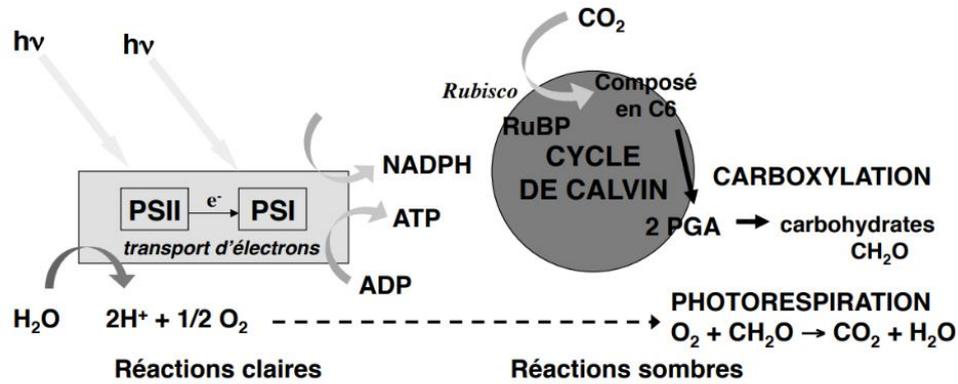


Figure 6 - Réactions claires et sombres de la photosynthèse (repris de François et al., 2024).

La phase claire est la première étape de la photosynthèse qui se déroule dans les chloroplastes des organismes photosynthétiques. Cette phase est essentielle car elle convertit l'énergie lumineuse en énergie chimique sous forme d'ATP (adénosine triphosphate) et de NADPH (nicotinamide adénine dinucléotide phosphate), nécessaires à la phase sombre pour la fixation du dioxyde de carbone. Pendant la phase claire, les photons sont absorbés par les pigments chlorophylliens, excitant les électrons de la chlorophylle, ce qui entraîne leur transfert à travers la chaîne de transport d'électrons. Simultanément, la photolyse de l'eau provoque sa décomposition en protons et en dioxygène. Le flux d'électrons le long de la chaîne de transport d'électrons crée un gradient de concentration de protons (H^+) à travers la membrane thylakoïde. Ces protons s'accumulent dans l'espace intermembranaire, créant un potentiel électrochimique appelé force proton-motrice, responsable de la synthèse d'ATP. Parallèlement, les électrons excités sont transférés à une molécule porteuse d'électrons appelée $NADP^+$, qui est réduite en NADPH.

Les Equations 3 et 4 décrivent les réactions de la phase claire. La réaction est limitée par le transport des électrons. Le facteur 4 intervient puisque 4 électrons sont utilisés pour la photosynthèse.

$$A_1 = \frac{J(I_{APAR}, J_{max})}{4} \times \frac{c_i - \Gamma_*}{c_i + 2\Gamma_*} \quad (3)$$

Avec:

$$\Gamma_* = \frac{0,21 \times K_c \times O_2}{2K_0} \quad (4)$$

Γ_* est le point de compensation en absence de respiration sombre (Pa) ; c_i et O_2 sont les concentrations intercellulaires de CO_2 et O_2 respectivement (Pa) ; K_c et K_0 sont respectivement les constantes de Michaelis-Menten pour le CO_2 (carboxylation) et O_2 (photorespiration) (Pa) ; $J(I_{APAR}, J_{max})$ ($\mu mol \times m^{-2} \times s^{-1}$) est le taux potentiel de transport d'électron, qui dépend du PAR absorbé (APAR) et est limité par J_{max} . Le terme PAR désigne le rayonnement photosynthétiquement actif. Il correspond à la partie du spectre de la lumière solaire qui est utile à la photosynthèse des plantes, couvrant une plage de longueurs d'onde allant de 400 à 700 nanomètres.

La phase sombre ou le cycle de Calvin est la deuxième étape de la photosynthèse. Elle se déroule dans le stroma des chloroplastes. Bien qu'elle ne nécessite pas de lumière, les produits de la phase claire y

sont essentiels. Le dioxyde de carbone atmosphérique est fixé à une molécule organique appelée ribulose-1,5-bisphosphate (RuBP) grâce à une enzyme appelée ribulose-1,5-bisphosphate carboxylase/oxygénase (Rubisco). Cette association va former temporairement une molécule instable à six carbones qui se divise ensuite en deux molécules de 3-phosphoglycérate (3-PGA). Ces molécules vont être réduites en molécules de glyceraldehyde-3-phosphate (G3P) à travers des réactions qui utilisent les produits de la phase claire. Certaines molécules de G3P vont être utilisées pour régénérer le RuBP, tandis que d'autres sont exportées hors du cycle de Calvin pour la synthèse de glucides et d'autres composés organiques.

La photosynthèse nécessite de l'eau et du dioxyde de carbone pour produire du glucose et du dioxygène. Son rendement n'est pas de 100 %. Dans la réaction sombre, une partie des carbohydrates formés vont être retransformés en dioxyde de carbone. Cette réaction inverse à la carboxylation s'appelle la photorespiration.

L'Equation 5 décrit les réactions de la phase sombre. La Rubisco limite la réaction sombre.

$$A_2 = V_{c,max} \times \frac{c_i - \Gamma_*}{c_i + K_c \times (1 + \frac{O_2}{K_o})} \quad (5)$$

$V_{c,max}$ est la capacité maximale de carboxylation Rubisco (dépend de la température et du rapport C:N et de la SLA) ($\mu\text{molC} \times \text{m}_{\text{feuille}}^{-2} \times \text{s}^{-1}$).

Le taux de photosynthèse est égal à la différence entre le taux de carboxylation et le taux de photorespiration (Equation 6). Dans le modèle, c'est la phase la plus limitante qui restreint l'assimilation photosynthétique brute (A).

$$A = \min (A_1, A_2) \quad (6)$$

CARAIB différencie la photosynthèse des plantes en C_3 et C_4 , en utilisant respectivement les modèles de (Farquhar *et al.*, 1980) et de (Collatz *et al.*, 1992). La photosynthèse et la conductance stomatique sont calculées toutes les deux heures. Pour ce faire, le modèle suppose une symétrie de la température de l'air ainsi que l'humidité relative par rapport au midi solaire.

3.7.3.2 Régulation stomatique et bilan du CO_2 de la feuille

La photosynthèse est régulée par la conductance stomatique (g_s) qui est la vitesse à laquelle le CO_2 diffuse à travers les stomates. Ce processus de diffusion est décrit par la loi de Fick. De plus, une autre résistance est placée en série à la résistance stomatique, c'est la résistance de couche limite (r_b). Elle correspond à une petite couche d'air, sur la face extérieure de la feuille, qui s'oppose au passage de l'eau et du dioxyde de carbone. Enfin, la dernière résistance représentée est la résistance aérodynamique (r_a). La résistance totale (r) résultant de deux résistances en série est la somme de ces dernières (Equation 7). Toutefois, il est parfois plus facile d'exprimer cette relation sous la forme de conductances (Equation 8).

$$r = r_s + r_b + r_a \quad (7)$$

$$g^{-1} = g_s^{-1} + g_b^{-1} + g_a^{-1} \quad (8)$$

Le bilan de CO_2 au niveau de la feuille est représenté à la Figure 7 comme la différence entre le flux de CO_2 entrant ($g \times c_a$) et sortant ($g \times c_i$). Sur cette représentation, A_n correspond à la résultante de l'assimilation nette, tandis que r_a est négligée. L'Equation 9 illustre la relation de l'assimilation nette.

$$A_n = g \times c_a - g \times c_i \quad (9)$$

Avec c_a la concentration de dioxyde de carbone de l'atmosphère.

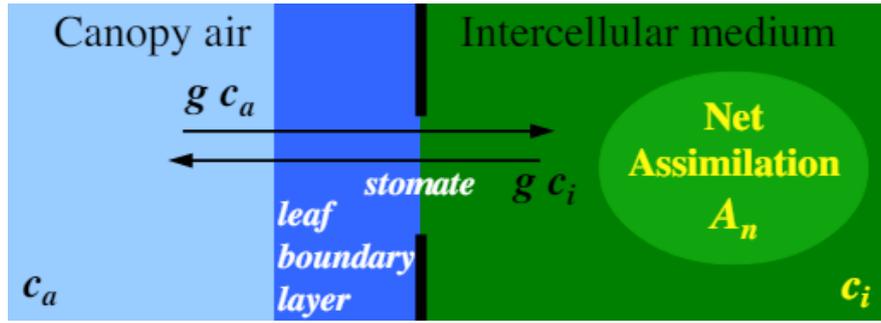


Figure 7 - Bilan de CO₂ au niveau de la feuille (issu de François et al., 2024).

La nuit, c_i est supérieur à c_a , ce qui se traduit par un A_n négatif. En effet, la plante respire la nuit. La journée, A_n est positif car la feuille séquestre du carbone à l'intérieur de ses tissus. Plus l'ouverture stomatique est importante et plus A_n est grand.

A_n est lié au paramètre A par la respiration mitochondriale (R_d) (Equation 10). Celle-ci augmente de manière exponentielle avec la température de l'air et est liée au rapport C:N de la plante:

$$A_n = A - R_d \quad (10)$$

Pour décrire la conductance stomatique à l'échelle de la feuille, deux formulations sont proposées par CARAIB. La première, connue sous le nom de modèle de Ball-Berry (Dury *et al.*, 2011) (Equation 11) est une adaptation du modèle de (Leuning, 1995). Elle a été modifiée selon le modèle de (Van Wijk *et al.*, 2000) afin de prendre en compte le contenu en eau du sol. Dans le modèle, il est nécessaire de calibrer le paramètre g_1 de Ball-Berry. Celui-ci a été calibrée pour chaque espèce.

$$g_s = g_0 + g_1 \times \frac{A_n \times \Theta_{strs}}{c_a} \times HR \quad (11)$$

g_0 est la conductance stomatique minimale ($\text{mol} \times \text{m}_{\text{feuille}}^{-2} \times \text{s}^{-1}$) ; g_1 la pente de régression (sans dimension) ; HR l'humidité relative (%) ; Θ_{strs} (sans dimension) un paramètre qui prend en compte l'humidité du sol. Dans des conditions de stress hydrique, ce paramètre aura tendance à fermer les stomates.

La pente g_1 et l'ordonnée à l'origine g_0 de la conductance stomatique sont directement liés à la productivité primaire brute et à l'évapotranspiration.

Il est également possible de travailler avec la formulation de Leuning (Equation 12). Dans le modèle, cette formulation nécessite de calibrer le paramètre g_{1l} (égal à g_1 de Ball-Berry) et d_{0l} (égal à VPD_0 , est le déficit de saturation critique à partir duquel la conductance stomatique est diminuée).

$$g_s = g_0 + \frac{g_1 \times \Theta_{strs} \times A_n}{(c_a - \Gamma) \times (1 + \frac{VPD}{VPD_0})} \quad (12)$$

Γ est le point de compensation (Pa) ; VPD le déficit de pression de vapeur par rapport à la saturation (Pa) ; VPD_0 point critique de déficit de pression de vapeur (Pa).

Pour calculer la discrimination du ¹³C, CARAIB utilise la relation de Farquhar (Cernusak *et al.*, 2009), représentée par l'Equation 13. Il est possible de modifier dans le modèle la différence entre le paramètre b et a pour réajuster légèrement le fractionnement.

$$\Delta = a - d + (b - a) \times \frac{c_i}{c_a} \quad (13)$$

Δ est le fractionnement isotopique (‰) ; a la discrimination du ¹³C lors de la diffusion du CO₂ à travers les pores stomatiques (4,4 ‰) ; b la discrimination du ¹³C associée à la carboxylation par la Rubisco (27 ‰) ; d (‰) un terme composite regroupant plusieurs discriminations dont les discriminations

associées au transfert de CO₂ dans la couche limite, à la dissolution du CO₂ et à la diffusion en phase liquide, à la photorespiration et à la respiration nocturne.

La formulation de (De Pury et Farquhar, 1997) permet d'extrapoler les données de la feuille à la canopée. Bien qu'un modèle de transfert radiatif détaillé, prenant en compte une succession de couches entre les strates supérieures (arbres) et les strates inférieures (herbacées), semble réalisable en théorie, il serait extrêmement complexe à intégrer dans un modèle. Cette formulation fournit une approximation précise du modèle multicouche en distinguant deux types de feuilles : les feuilles exposées directement au rayonnement solaire, appelées feuilles de soleil (sun leaves), et les feuilles situées à l'ombre, protégées du rayonnement direct (shade leaves). Dans le modèle CARAIB, un troisième type de feuille est introduit : les feuilles qui effectuent la photosynthèse lors de conditions nuageuses. Le modèle suppose que la couverture nuageuse est constante tout au long de la journée. Ainsi, la photosynthèse est calculée en trois étapes, une pour chaque type de feuille, puis les résultats sont intégrés pour l'ensemble du couvert végétal.

3.7.3.3 Cycle du carbone

Les produits de la photosynthèse sont alloués à deux réservoirs de carbone correspondant aux tissus métaboliques (feuilles) avec une fraction S , et structurels (tiges non photosynthétiques, bois et racines) avec une fraction $1-S$. La répartition du carbone entre les deux réservoirs est spécifique à chaque type fonctionnel de plante et dépend des conditions environnementales (Otto *et al.*, 2002).

Les flux sortants de carbone sont la respiration autotrophe (R_a) et la production de litière. La respiration autotrophe est divisée en respiration d'entretien et en respiration de croissance. La première est proportionnelle à la quantité de carbone du réservoir et varie exponentiellement avec la température, tandis que la respiration de croissance est proportionnelle à l'augmentation de la biomasse. Pour les types fonctionnels d'arbres, seule une partie du réservoir structurel, l'aubier, est sujet à la respiration. La litière se forme à partir de la mortalité des tissus métaboliques et structurels, par le biais de plusieurs processus (Otto *et al.*, 2002). Parmi ces processus, on retrouve la chute saisonnière des feuilles des espèces caduques, la mort des plantes résultant de la régénération naturelle de la canopée, ainsi que la mort des plantes due à des conditions climatiques défavorables.

Une partie du carbone de la litière va être décomposé et relâché dans l'atmosphère sous la forme de CO₂, tandis qu'une partie non dégradée par la respiration hétérotrophe des bactéries sera stockée dans le sol.

La Figure 8 montre la manière dont le stock de carbone contenu dans le réservoir métabolique est alloué à travers les stades phénologiques pour une espèce décidue. Lors de la première phase de développement, la fraction S est nulle. Ensuite, la plante entame sa croissance et commence à développer des feuilles. Durant cette phase, l'indice de surface foliaire (LAI) augmente rapidement, tandis que la fraction S allouée reste constante. Lorsque le LAI atteint son maximum, la fraction S diminue. Elle compense uniquement la respiration des feuilles, ce qui permet une stabilisation du LAI à son niveau maximum. L'allocation du carbone se fait alors principalement vers les tissus structurels. La dernière phase est marquée par la chute des feuilles et le retour à la dormance, ce qui fait chuter rapidement le LAI et la fraction S allouée redevient nulle.

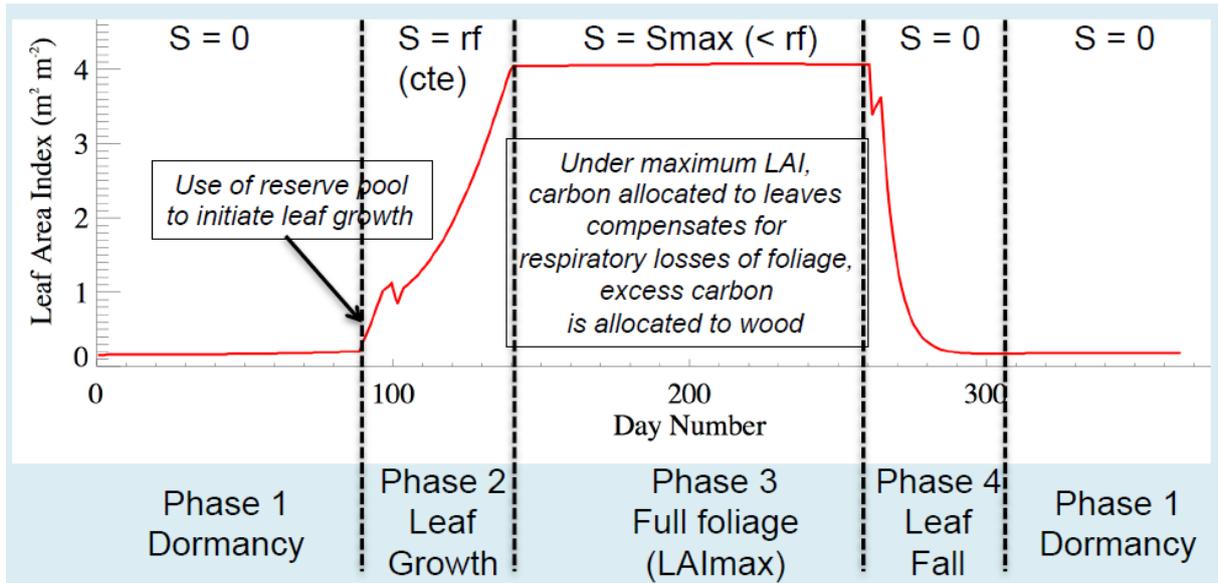


Figure 8 - Allocation de la ressource carbonée contenue dans le réservoir métabolique durant les stades phénologiques de la plante (repris de François et al., 2024).

3.7.3.4 Bilan hydrique

Le modèle de bilan hydrique opère à un pas de temps journalier. Il peut être assimilé à un « *bucket model* » amélioré (Hubert et al., 1998). Suite à l'infiltration, le réservoir sol se remplit progressivement. Lorsqu'on arrive à la capacité au champ, le drainage au bas de la couche de sol apparaît et augmente rapidement de manière non linéaire, en réponse à l'augmentation de la conductivité hydrique avec le contenu en eau du sol. Si l'apport d'eau est suffisant, la couche de sol peut devenir saturée. Lorsque la couche se sature, ou lorsque l'infiltration devient supérieure à la conductivité hydrique du sol, du ruissellement superficiel apparaît. La conductivité hydrique varie avec la texture selon la paramétrisation de (Saxton et al., 1986). La couche de sol considérée est en réalité la profondeur racinaire qui est fixée à 91 cm pour les espèces de prairie.

Toutefois, une analyse de sensibilité sera effectuée ultérieurement dans le but de déterminer si la profondeur racinaire influence la productivité primaire brute de l'écosystème. Trois profondeurs racinaires seront testées en plus de celles de 91 cm : 60, 40 et 20 cm. Sur le site expérimental de Dorinne, trois capteurs d'humidité du sol sont placés à 5, 25 et 50 cm. La teneur en eau du sol présentée dans les résultats correspond à la moyenne pondérée sur l'épaisseur de la profondeur racinaire, divisée en trois horizons distincts (Equation 14). Chaque horizon représente une épaisseur spécifique, avec le capteur positionné au centre de celui-ci.

$$SWC = \frac{\sum_i^n \theta_i \times h_i}{\sum_i^n h_i} \quad (14)$$

SWC représente le contenu en eau du sol moyen pondéré (%), h_i la hauteur de la couche (m) et θ_i la teneur en eau dans cette couche (%).

Les précipitations sont les flux entrants du bilan hydrique. La pluie tombe lorsque la température minimale journalière de l'air (T_{\min}) est supérieure à 0°C , et les chutes de neige se produisent lorsque la température maximale quotidienne de l'air (T_{\max}) est inférieure à 0°C . Lorsque $T_{\min} < 0^\circ\text{C} < T_{\max}$, les précipitations se composent d'un mélange de neige et de pluie. Dans ce cas de figure, la quantité de chaque type de précipitation est interpolée linéairement entre uniquement de la neige à $T_{\max} = 0^\circ\text{C}$ et uniquement pluie à $T_{\min} = 0^\circ\text{C}$.

La Figure 9 présente de manière schématique l'ensemble des éléments essentiels à la modélisation du bilan hydrique. La fraction des précipitations qui atteint le sol de manière directe (pluie directe) est

distinguée de la fraction qui rejoint le sol après avoir traversé la végétation (throughfall). La dernière fraction est l'eau interceptée par la végétation, qui va être directement évaporée. Les flux sortants incluent l'évaporation de l'eau interceptée, l'évapotranspiration, le ruissellement, l'eau infiltrée dans le sol ainsi que son drainage profond, et enfin la sublimation de la neige est également calculée.

Le flux de transpiration (E_{tr}) est calculé à l'échelle de la feuille à partir de la température de l'air (Equation 15). Ce calcul est réalisé dans le module du cycle carbone, mais dans le module hydrologique, l'évapotranspiration (sol et transpiration) est calculée comme une fraction de l'évapotranspiration potentielle (corrigée de l'évaporation de la neige et de l'évaporation interceptée), à l'aide de l'équation de Penman. La fraction dépend de la quantité d'eau du sol. Elle augmente linéairement avec l'eau du sol, depuis 0 au point de flétrissement à 1 à la capacité au champ. L'Equation 15 n'est utilisée que pour initier une diminution du LAI (jaunissement des feuilles) en cas de stress hydrique, c'est-à-dire lorsque la demande d'eau pour la transpiration dépasse l'offre du sol, exprimée par l'évapotranspiration du module hydrique (corrigée avec une paramétrisation fonction du LAI pour ne retenir que la partie transpiration).

$$E_{tr} = g_{H2O} \times \frac{(e_{sat}(T_{air}) - e_a)}{R \times T_{air}} \quad (15)$$

g_{H2O} est la conductance résultante au passage de l'eau ($s \times m^{-1}$) ; $e_{sat}(T_{air})$ est la pression de vapeur saturante à la température de l'air (Pa) ; e_a est la pression de vapeur de l'air (Pa) ; R est la constante des gaz parfaits ($J \times mol^{-1} \times K^{-1}$) ; T_{air} est la température de l'air (K).

Etant donné que l'eau n'a pas la même masse que le CO_2 , la diffusion est légèrement différente. La molécule la plus lourde, dans ce cas-ci le CO_2 , va diffuser plus difficilement. Le rapport des masses entre l'eau et le CO_2 mis au carré donne le facteur 1,6. Le facteur 1,37 prend en compte le fait que le passage à travers la couche limite n'est pas tout à fait une diffusion. Les Equations 16 et 17 permettent de calculer g_{H2O} .

$$g_{H2O}^{-1} = r_{H2O} = r_{a,H2O} + r_{b,H2O} + r_{s,H2O} \quad (16)$$

$$r_{H2O} = r_{a,CO2} + \frac{r_{b,CO2}}{1,37} + \frac{r_{s,CO2}}{1,6} \quad (17)$$

En revanche, l'évapotranspiration réelle, obtenue à partir des données d'*eddy covariance*, a été calculée à partir du flux de chaleur latente (Equation 18).

$$evapo = \frac{LE \times MM_{eau}}{L_{vap} \times \rho_{eau}} \times t \quad (18)$$

$evapo$ est l'évapotranspiration réelle ($mm \times j^{-1}$) ; LE le flux de chaleur latente ($W \times m^{-2}$) ; MM_{eau} la masse molaire de l'eau ($kg \times mol^{-1}$) ; L_{vap} le flux de chaleur latente de vaporisation molaire de l'eau ($J \times mol^{-1}$) ; ρ_{eau} la densité de l'eau ($kg \times m^{-3}$) ; t le coefficient pour convertir l'évapotranspiration réelle en $mm \times j^{-1}$.

Seules les valeurs journalières positives ont été retenues, car un flux de chaleur latente négatif indique une condensation de l'eau sur la feuille plutôt qu'une transpiration.

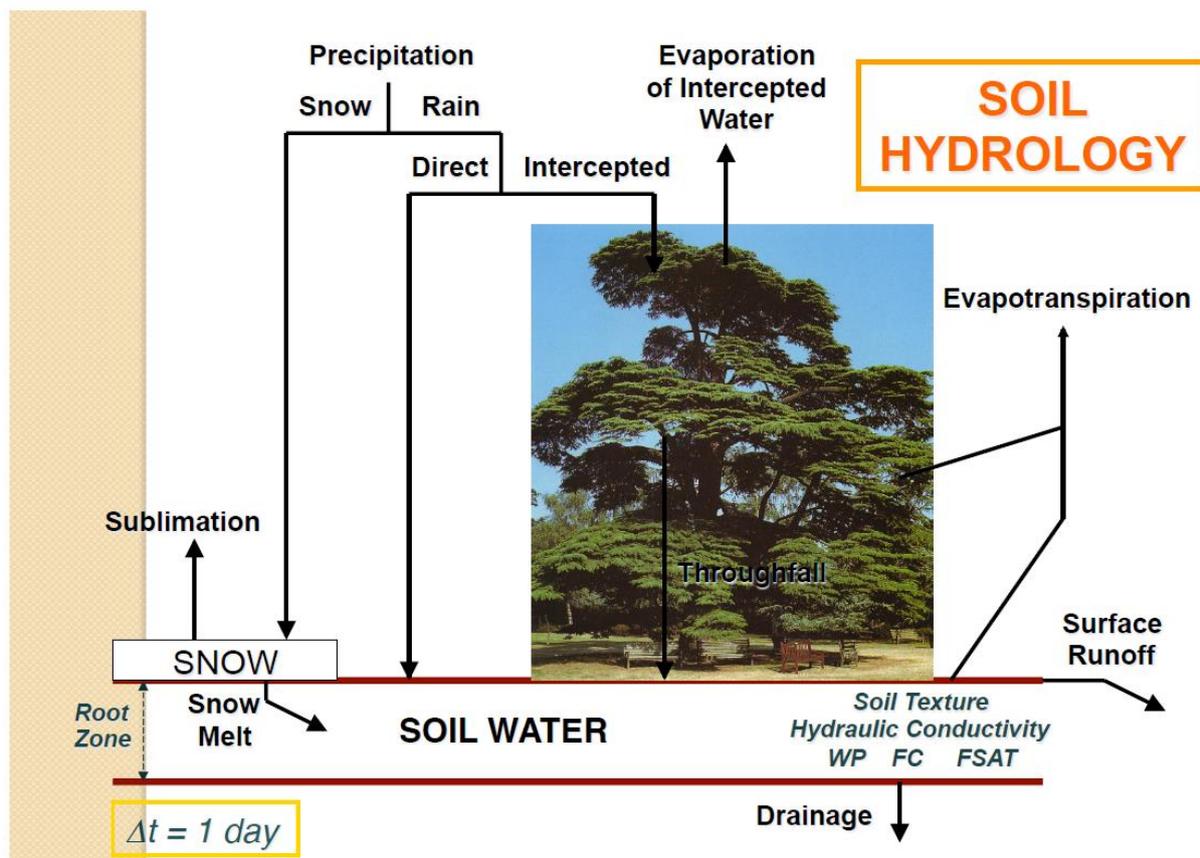


Figure 9 - Bilan hydrologique (issu de François et al., 2024).

Le contenu en eau du sol peut varier entre le point de flétrissement et la saturation. Le point de flétrissement (WP) et la capacité au champ (FC) se rapportent respectivement à des potentiels hydriques du sol de 1500 et 33 kPa. Pour convertir le contenu en eau du modèle en un contenu en eau volumétrique, il faut le diviser par l'épaisseur de la profondeur racinaire.

Cependant, le modèle ne prend pas en compte le flux ascendant de la nappe, la pente du terrain ni les couches de sol imperméables.

3.8 Correction de biais COSMO

Comme énoncé précédemment, des trous étaient présents dans les données d'observation présentes dans le fichier d'*eddy covariance*. Il a fallu trouver un moyen pour les combler. A cette fin, un modèle climatique régional, appelé COSMO, d'une résolution de 3 km sur 3 km, a été utilisé. Il permet de générer des fichiers climatiques sur les années s'étalant de 1980 à 2021. En plus de boucher les trous d'humidité relative entre les années de 2011 à 2020, ce modèle a permis d'obtenir des valeurs pour l'année 2021. Dans ce modèle, le gradient adiabatique se détermine par une régression linéaire de 50 points autour du site d'étude et utilise une correction qui prend en compte la diminution de la température et d'humidité spécifique avec l'altitude. Les précipitations sont déterminées par interpolation des 4 pixels les plus proches. Le modèle CARAIB intègre donc les données du modèle COSMO depuis 1980 ainsi que les observations jusque fin 2023. Seules les années de 2011 à 2023 seront analysées dans la suite du travail.

Pour chaque variable d'intérêt, la série temporelle des observations a été comparée graphiquement avec les données du modèle régional. De plus, des paramètres statistiques ont été calculés pour évaluer la concordance entre les données observées et les données du modèle. Lorsqu'un biais important était perceptible entre les deux ensembles de données, une correction de biais a été appliquée.

Il est important de préciser que cette correction ne concerne que les données manquantes et n'est en aucun cas appliquée aux données observées.

3.8.1 Humidité relative

La comparaison de la série temporelle d'humidité relative observée (*obs*) avec les valeurs générées par COSMO (*COSMO*) montrait un biais relativement constant. Les données de COSMO avaient tendance à avoir des valeurs plus bien plus faibles, surtout en été. Pour compenser ce biais et ajuster les données de COSMO aux observations, un algorithme a été développé. Cet algorithme ajuste les valeurs de COSMO en les rapprochant des valeurs observées, en les pondérant par la distance qui les sépare.

La correction de biais est donnée par l'Equation 19 :

$$cste = \frac{100 - obs}{100 - COSMO} \quad (19)$$

La constante (*cste*) est un vecteur contenant l'ensemble des valeurs de 2011 à 2020. Une valeur moyenne sur l'ensemble de la période est calculée puis réinjectée dans l'Equation 20. Celle-ci permet de recalculer l'humidité relative (*obs_{new}*) en prenant en compte la correction de biais appliquée.

$$obs_{new} = 100 - cste \times (100 - COSMO) \quad (20)$$

Pour chaque variable d'intérêt, plusieurs paramètres statistiques sont calculés avant et après correction. L'Equation 21 mesure l'erreur quadratique moyenne.

$$MSE = \frac{1}{n} \sum_{i=1}^n (\hat{u}_i - u_i)^2 \quad (21)$$

Avec \hat{u}_i les données modélisées et u_i les données observées pour la variable d'intérêt.

Les Equations 22, 23 et 24 calculent respectivement le coefficient de corrélation, le biais absolu et le biais moyen.

$$R^2 = 1 - \frac{\sum_{i=1}^n (u_i - \hat{u}_i)}{\sum_{i=1}^n (u_i - \bar{u}_i)} \quad (22)$$

$$B_{abs} = \sum_{i=1}^n |(\hat{u}_i - u_i)| \quad (23)$$

$$B_{moyen} = \frac{1}{n} \sum_{i=1}^n \hat{u}_i - u_i \quad (24)$$

Avec \bar{u}_i les données moyennes observées.

Le MSE avant la correction de biais était de 110,71 %² et 40,00 %² après. La valeur avant correction était de Babs passe de 29805,45 % à 16428,87 %. Le coefficient de corrélation est le même avant et après correction de biais puisqu'une translation a été appliquée aux données de COSMO. Il vaut 0,79. Bmoyen passe de -7,76 % à 0,10 %. La Figure 10 donne un aperçu de la correction de biais appliquée à l'humidité relative. Dans CARAIB, les trous pour l'année 2017 et l'année 2021 ont été remplacés par la version corrigée de COSMO.

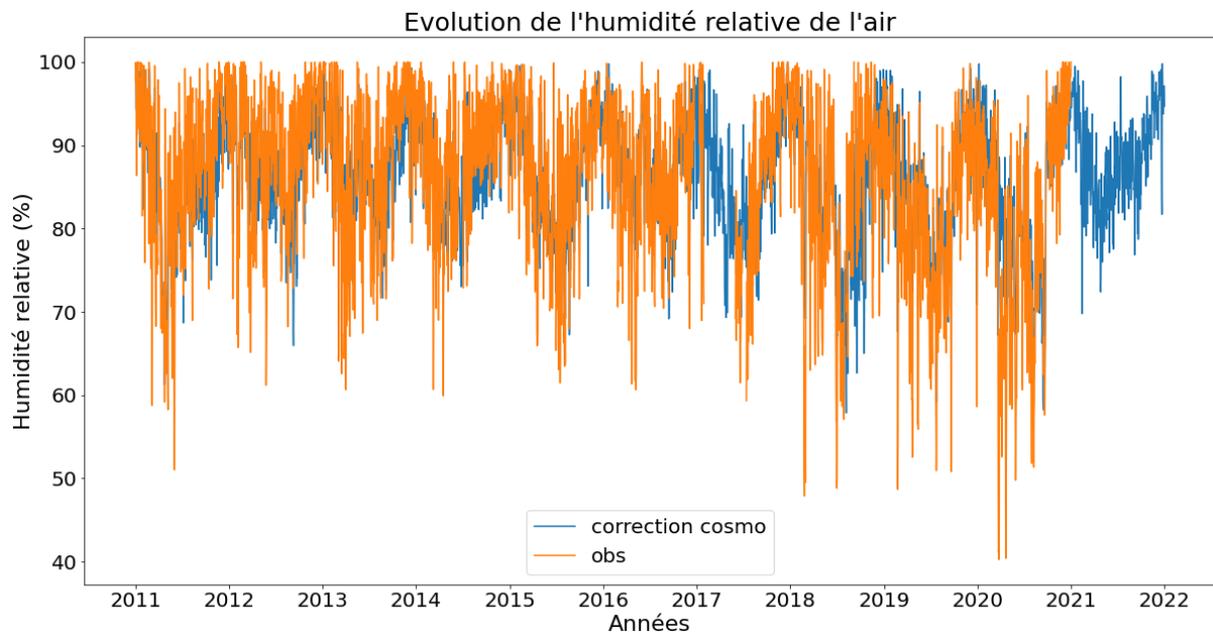
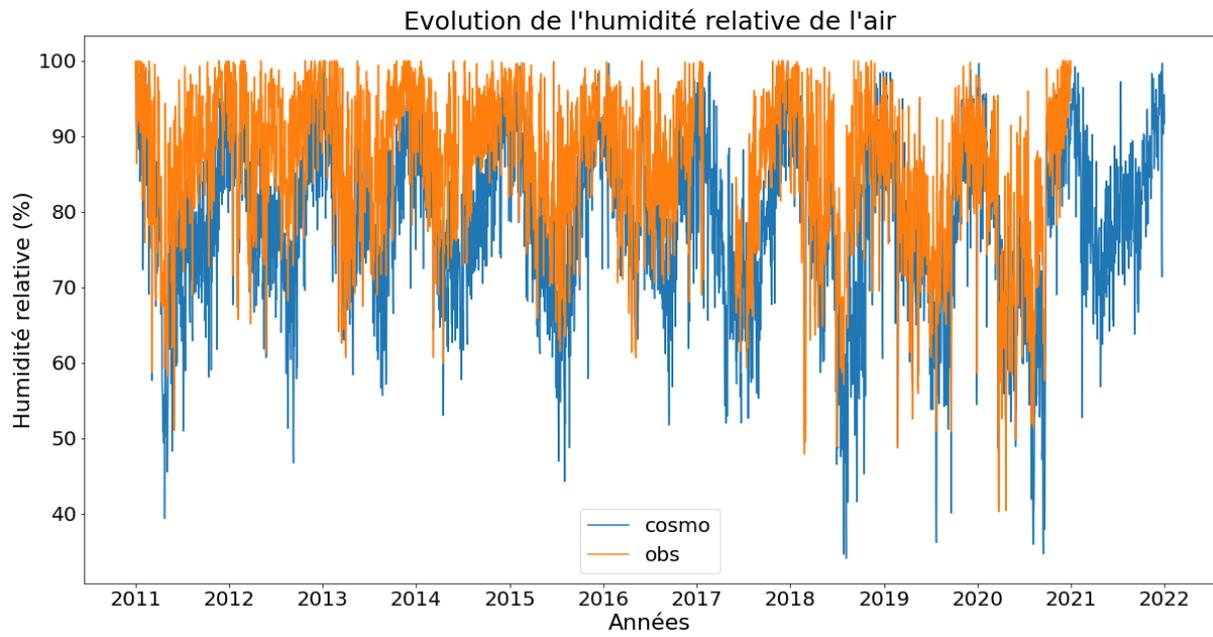


Figure 10 - Evolution temporelle de l'humidité relative observée et modélisée par COSMO avant correction (en haut) et après correction (en bas).

3.8.2 Vitesse de vent

Une correction a également été effectuée sur la vitesse de vent puisque le modèle COSMO surestime celle-ci aussi bien pour les hautes vitesses de vent que pour les plus faibles. Pour ce faire, une approche un peu différente a été utilisée. La méthode a été reprise de (François *et al.*, 1999). L'erreur Δp d'une variable climatique quelconque p est calculée, à travers les Equations 25 à 27, comme une moyenne pondérée entre une erreur absolue Δp_{abs} et une erreur relative Δp_{rel} :

$$\Delta p = \epsilon \times \Delta p_{abs} + (1 - \epsilon) \times \Delta p_{rel} \quad (25)$$

Avec :

$$\Delta p_{abs} = p_{COSMO} - p_{obs} \quad (26)$$

$$\Delta p_{rel} = \frac{p_{obs}}{p_{COSMO}} (p_{obs} - p_{COSMO}) \quad (27)$$

Où p_{obs} et p_{COSMO} sont respectivement les données observées de la variable d'intérêt et du modèle COSMO.

Où ϵ est un paramètre de pondération qui converge vers 1 lorsque p_{obs} et p_{COSMO} sont deux valeurs éloignées, et tend vers 0 lorsque ces valeurs sont proches. Ceci permet d'éviter la présence de valeurs négatives lorsqu'elles n'ont pas de signification physique. Pour déterminer ce paramètre de pondération, il faut tout d'abord calculer une différence absolue ($diff_{abs}$) entre les deux valeurs (Equation 28). Ensuite, une différence normalisée ($diff_{norm}$) est calculée pour enfin trouver ϵ (Equations 29 et 30).

$$diff_{abs} = |p_{obs} - p_{COSMO}| \quad (28)$$

$$diff_{norm} = \frac{diff_{abs}}{1 + diff_{abs}} \quad (29)$$

$$\epsilon = 1 - diff_{norm} \quad (30)$$

Enfin, la variable corrigée (p_{corr}) est calculée en additionnant ou soustrayant l'erreur à la variable prédite par COSMO (Equation 31).

$$p_{corr} = \Delta p + p_{COSMO} \quad (31)$$

Pour la vitesse de vent le MSE est passé de $4,35 \text{ m}^2 \times \text{s}^{-2}$ à $0,10 \text{ m}^2 \times \text{s}^{-2}$, B_{abs} de $6463,32 \text{ m} \times \text{s}^{-1}$ à $737,38 \text{ m} \times \text{s}^{-1}$, le R^2 de 0,60 à 0,97 et B_{moyen} passe de $1,64 \text{ m} \times \text{s}^{-1}$ à $0,07 \text{ m} \times \text{s}^{-1}$. La Figure 11 représente les données observées et les données modélisées avant et après correction de la vitesse de vent.

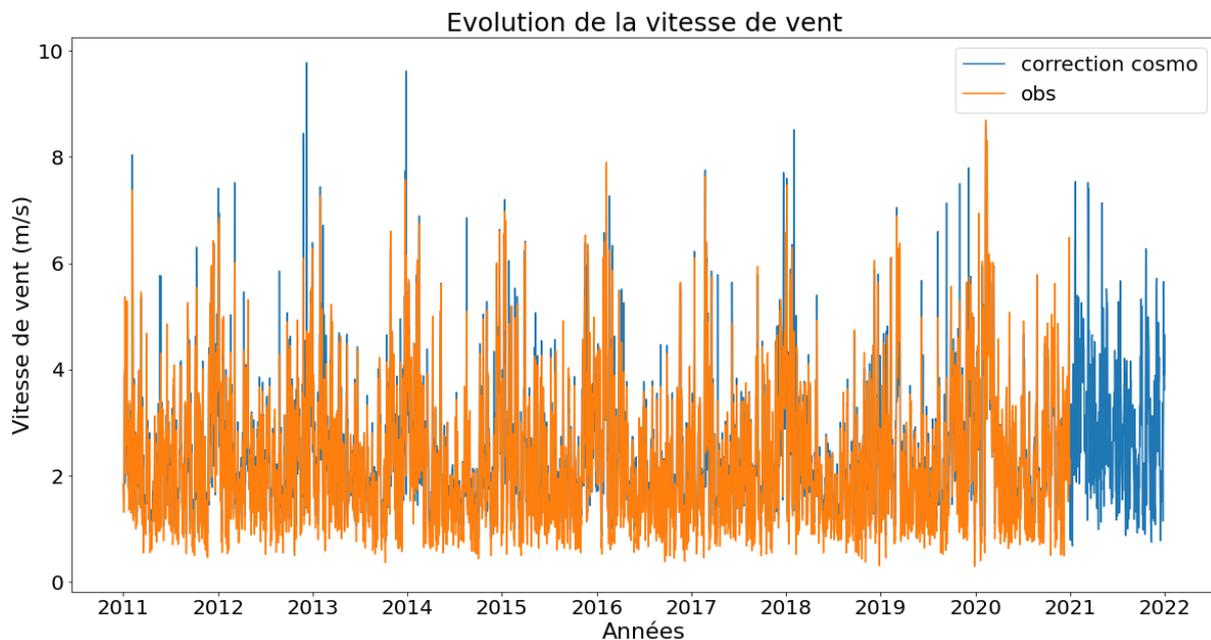
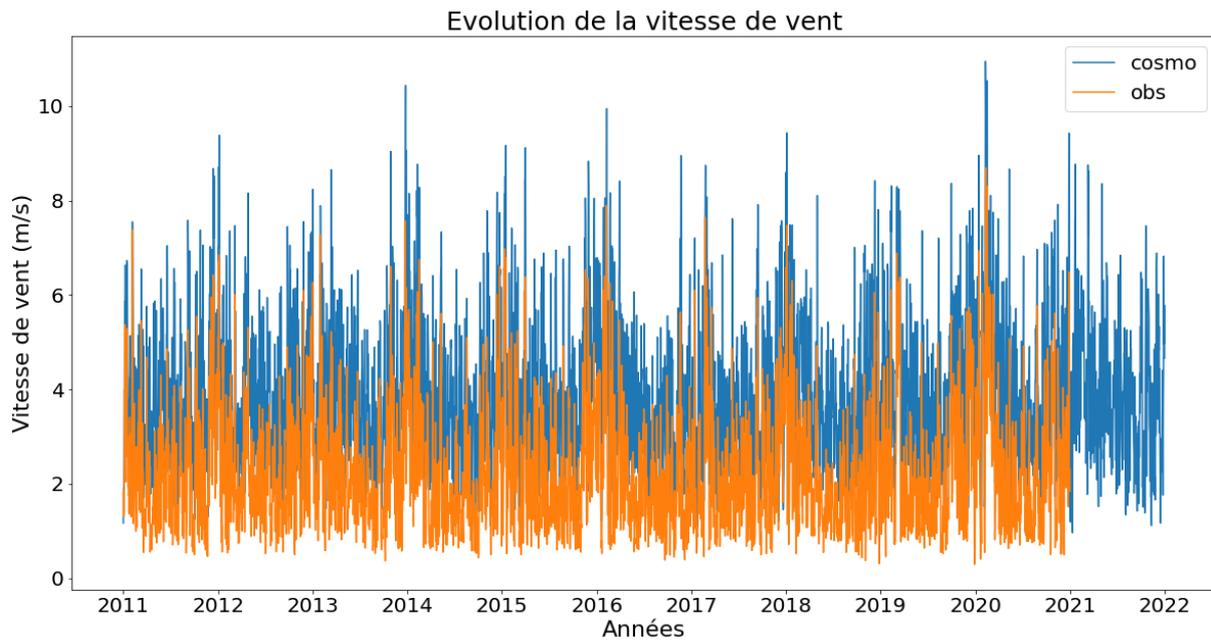


Figure 11 - Evolution temporelle de la vitesse de vent observée et modélisée par COSMO avant correction (en haut) et après correction (en bas).

3.8.3 Précipitations

En moyenne COSMO a tendance à surestimer les précipitations d'environ $40 \text{ mm} \times \text{an}^{-1}$. La méthode du quantile mapping (Gutierrez, 2023) a été utilisée pour la correction des précipitations. Cette technique fonctionne en supprimant le biais systématique entre les données observées et les distributions quantiles des données modélisées. La méthode du quantile mapping permet de calibrer la distribution des données modélisées avec la distribution observée en ajustant les valeurs du modèle. Ces dernières vont donc être déplacées vers les observations.

La différence cumulée entre les précipitations modélisées et observées passe de $452,38 \text{ mm}$ à $0,81 \text{ mm}$ sur toute la période. Le coefficient de corrélation ne change pas et reste fixé à $0,57$, le MSE passe de $12,67 \text{ mm}^2 \times \text{j}^{-2}$ à $10,45 \text{ mm}^2 \times \text{j}^{-2}$, B_{abs} passe de $5364,34 \text{ mm}$ à $5019,82 \text{ mm}$ et le B_{moyen} passe de $0,12 \text{ mm} \times \text{j}^{-1}$ à $2 \times 10^{-4} \text{ mm} \times \text{j}^{-1}$. La Figure 12 illustre la correction de biais effectuée pour les précipitations.

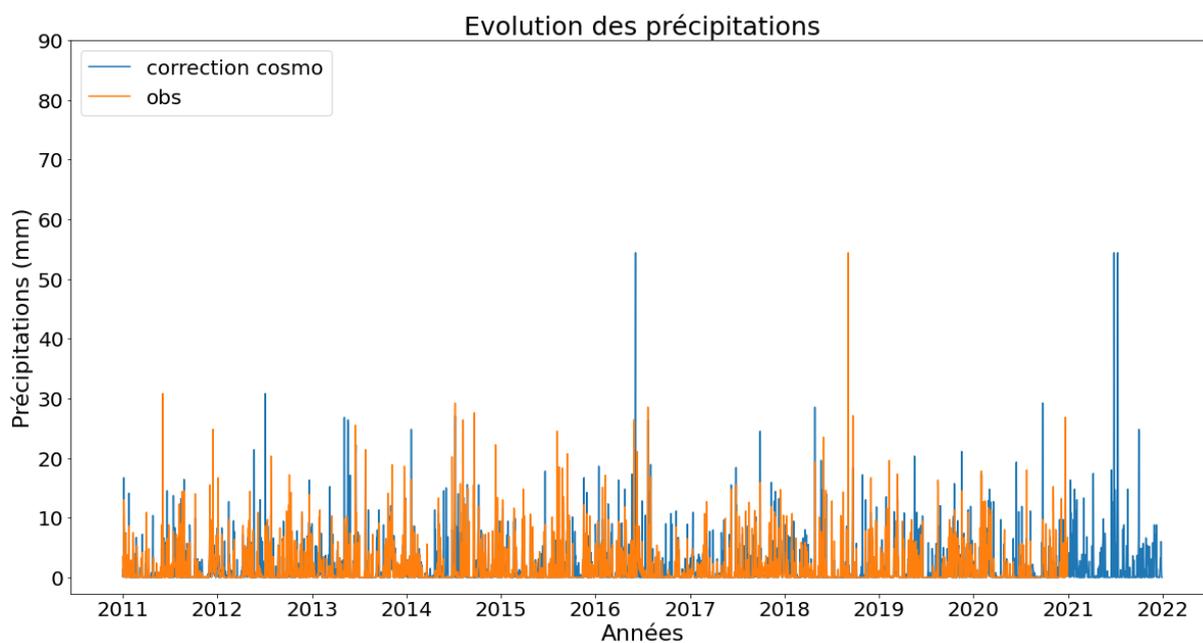
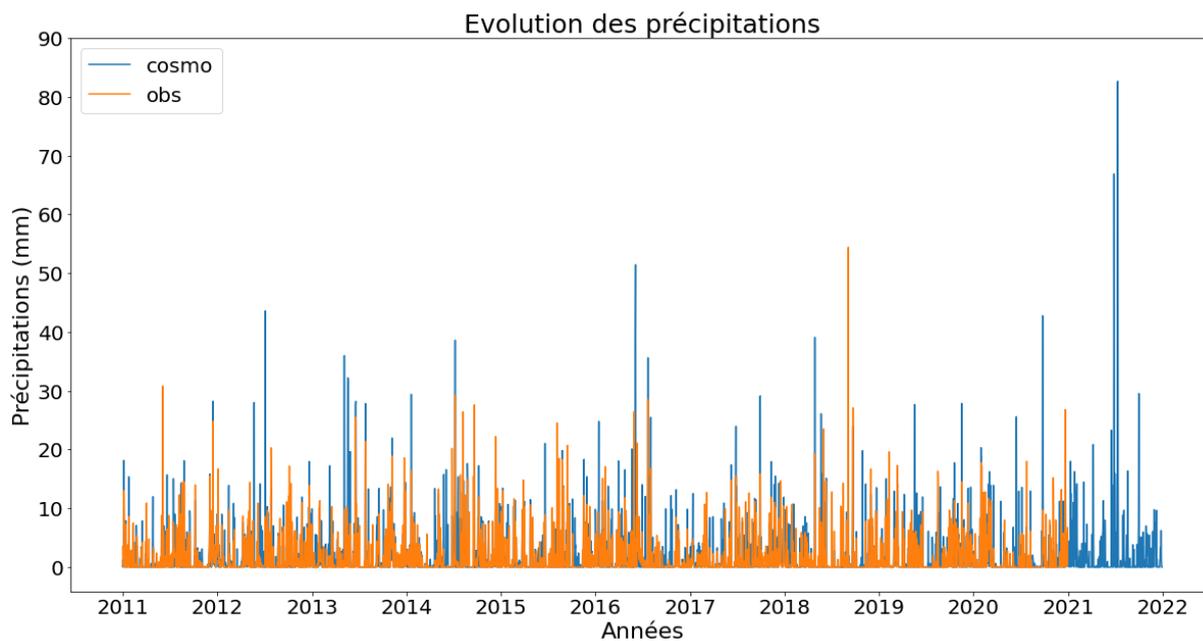


Figure 12 - Evolution temporelle des précipitations observées et modélisées par COSMO avant correction (en haut) et après correction (en bas).

3.8.4 Température de l'air et rayonnement solaire

La température de l'air ainsi que le rayonnement solaire n'ont pas été corrigés. Les valeurs des paramètres statistiques pour la température de l'air sont : $R^2=0,98$, $MSE= 1,90 \text{ } ^\circ\text{C}^2$, un biais moyen de $0,45 \text{ } ^\circ\text{C}$ (cosmo plus chaud) et la somme des différences absolue = $3754,59 \text{ } ^\circ\text{C}$. Pour le rayonnement solaire : $R^2=0,94$, $MSE= 1046,25 \text{ W}^2\times\text{m}^{-4}$, un biais moyen de $2,90 \text{ W}\times\text{m}^{-2}$ et la somme des différences absolues = $77425,02 \text{ W}\times\text{m}^{-2}$. Les Figures 13 et 14 illustrent respectivement l'évolution temporelle de la température de l'air et du rayonnement solaire pour les données observées et les données de COSMO.

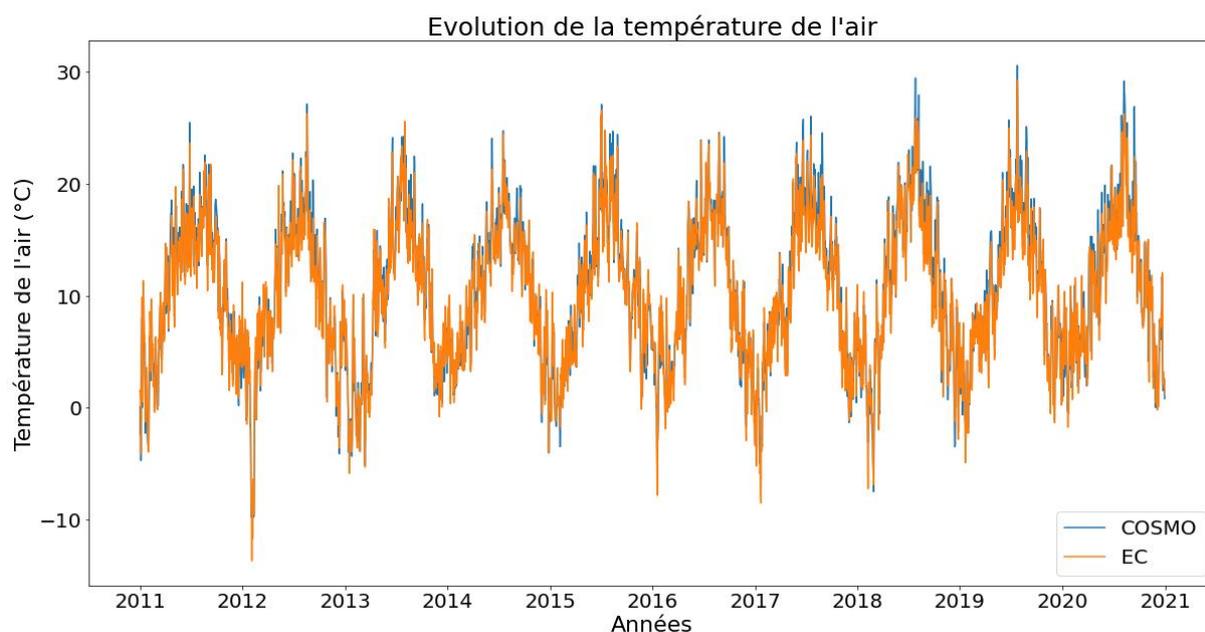


Figure 13 - Evolution temporelle de la température de l'air pour les données observées (EC) et modélisées (COSMO).

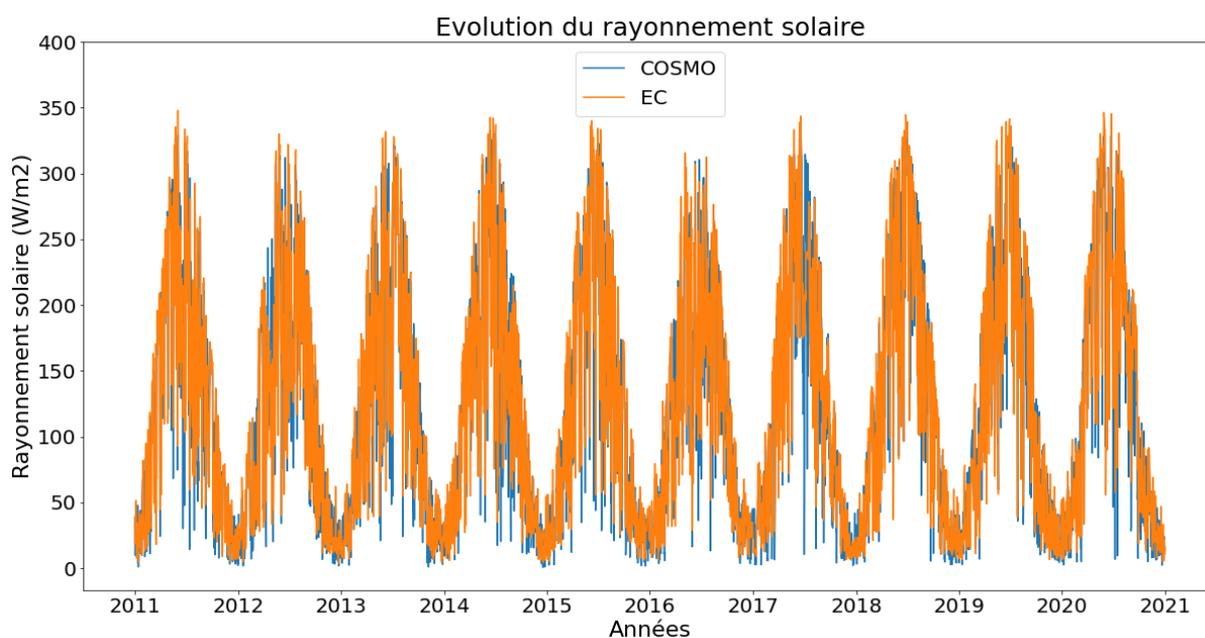


Figure 14 - Evolution temporelle du rayonnement solaire pour les données observées (EC) et modélisées (COSMO).

3.9 Correction de biais IRM

Etant donné que la simulation de COSMO s'arrête en 2021 et qu'il reste des trous pour l'année 2022 entre le 1^{er} janvier et mi-novembre (23 novembre), un deuxième set de données a servi pour les remplir. Les données proviennent d'un produit de l'IRM à partir des différents réseaux de mesures. Ce produit intègre, sur une grille de résolution 5 x 5 km², les stations automatiques de l'IRM et celles d'AGROMET, tout en faisant une interpolation spatiale tenant compte de la topographie.

Présentées sur les graphiques ci-dessous, les valeurs des variables observées (précipitations, l'humidité relative et la vitesse du vent) en 2021 correspondent aux versions corrigées de COSMO. Pour

l'humidité relative, la vitesse de vent ainsi que pour les précipitations, les mêmes méthodes que précédemment ont été utilisées pour la correction de biais.

3.9.1 Humidité relative

Pour l'humidité relative de l'air le MSE est passé de 57,23 %² à 15,96 %², B_{abs} de 22310,82 % à 11076,30 %, B_{moy} passe de -5,37 % à -0,19 % et le R² reste à 0,92. La Figure 15 donne un aperçu de la correction de biais appliquée à l'humidité relative pour 2022.

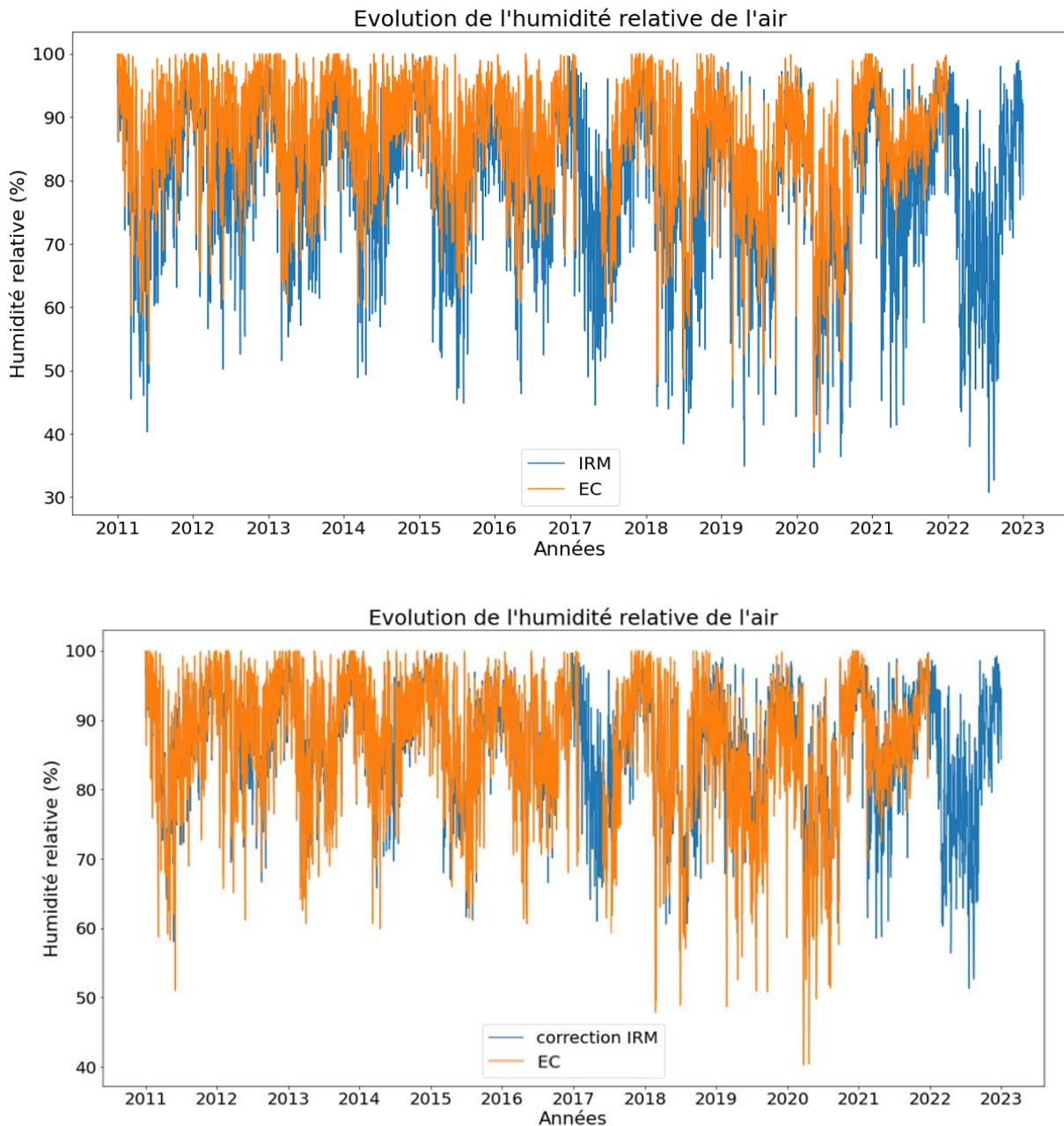


Figure 15 - Evolution temporelle de l'humidité relative observée (EC) et modélisée (IRM) avant correction (en haut) et après correction (en bas).

3.9.2 Vitesse de vent

Pour la vitesse de vent le MSE est passé de $2,54 \text{ m}^2 \times \text{s}^{-2}$ à $2,49 \text{ m}^2 \times \text{s}^{-2}$, B_{abs} de $5945,56 \text{ m} \times \text{s}^{-1}$ à $3573,82 \text{ m} \times \text{s}^{-1}$, B_{moy} passe de $1,47 \text{ m} \times \text{s}^{-1}$ à $1,39 \text{ m} \times \text{s}^{-1}$ et le R^2 de 0,91 à 0,87. La vitesse du vent mesurée par l'IRM correspond normalement à une mesure à 10 m (hauteur standard pour la mesure du vent), ce qui est probablement aussi le cas pour les données de COSMO. Cependant, le mât de l'anémomètre à Dorinne est positionné à 2 m de hauteur, ce qui entraîne une mesure de vitesse du vent plus faible. Ceci explique le biais important entre les données observées et modélisées. La Figure 16 représente les données observées et les données modélisées avant et après correction de la vitesse de vent.

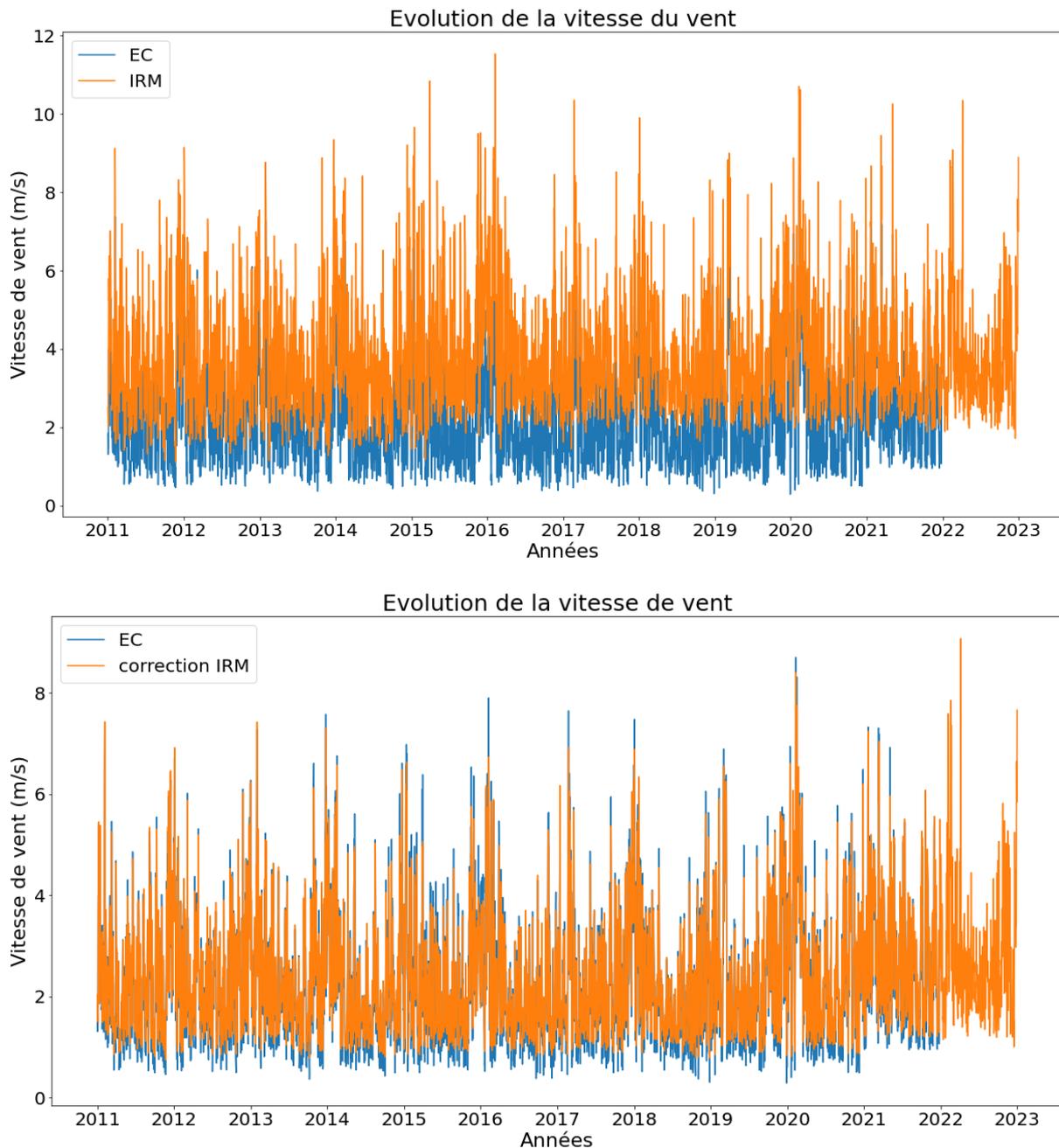


Figure 16 - Evolution temporelle de la vitesse de vent observée (EC) et modélisée (IRM) avant correction (en haut) et après correction (en bas).

3.9.3 Précipitations

Pour les précipitations le MSE est passé de $12,60 \text{ mm}^2 \times \text{j}^{-2}$ à $9,58 \text{ mm}^2 \times \text{j}^{-2}$, B_{abs} de $6180,59 \text{ mm}$ à $5004,10 \text{ mm}$, B_{moy} passe de $0,65 \text{ mm} \times \text{j}^{-1}$ à $4,27 \times 10^{-4} \text{ mm} \times \text{j}^{-1}$ et le R^2 reste à $0,66$. La Figure 17 illustre la correction de biais effectuée pour les précipitations.

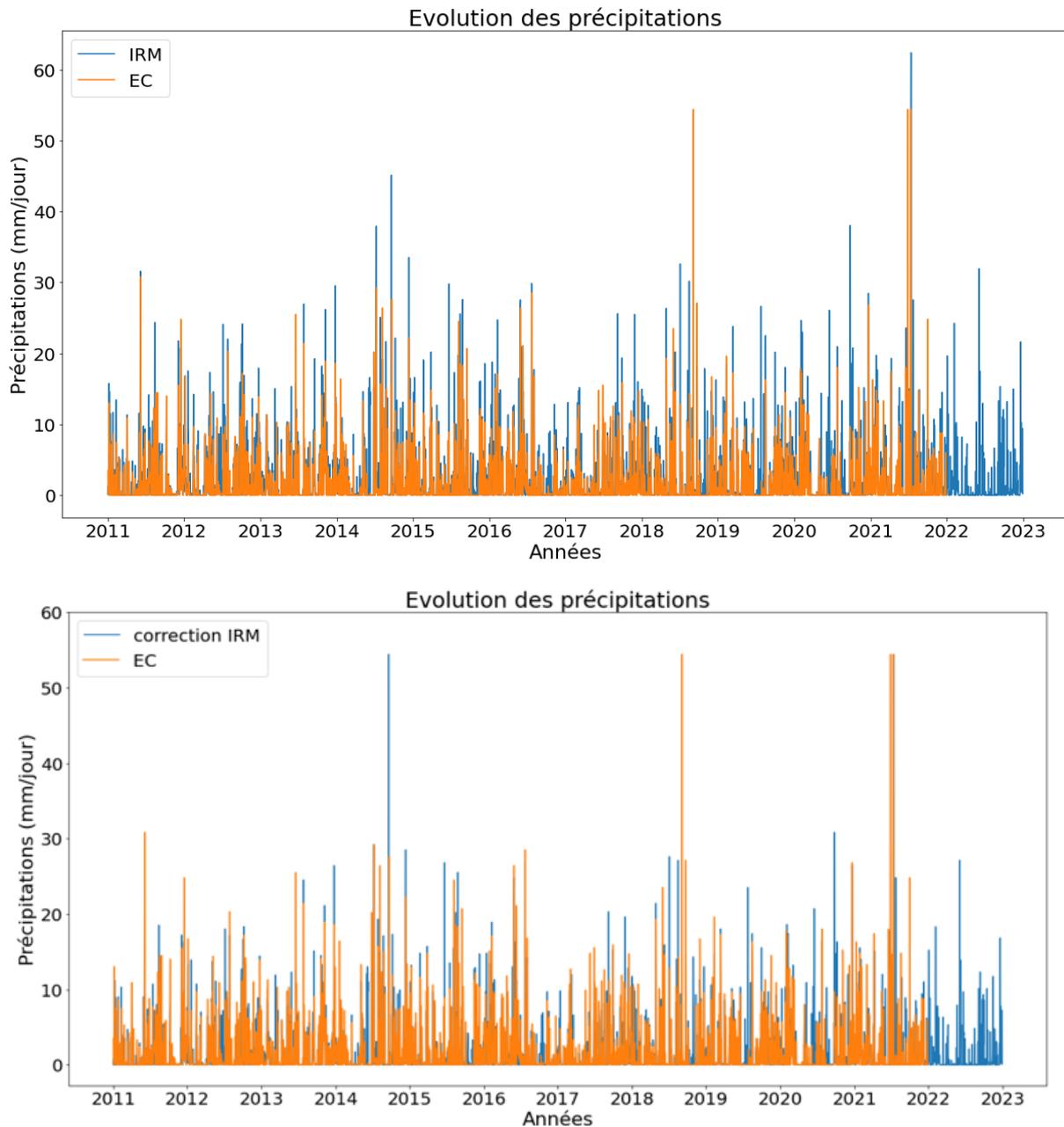


Figure 17 - Evolution temporelle des précipitations observées (EC) et modélisées (IRM) avant correction (en haut) et après correction (en bas).

3.9.4 Température de l'air et rayonnement

Pour la température de l'air les paramètres statistiques sont les suivants : $R^2 = 0,98$, $MSE = 1,43 \text{ }^\circ\text{C}^2$, un biais moyen = $-0,06 \text{ }^\circ\text{C}$ (IRM plus froid) et la somme des différences absolue du biais = $3573,82 \text{ }^\circ\text{C}$. Pour le rayonnement solaire, les paramètres statistiques sont les suivants : $R^2 = 0,97$, $MSE = 490,63 \text{ W}^2 \times \text{m}^{-4}$, un biais moyen = $-0,11 \text{ W} \times \text{m}^{-2}$ et la somme des différences absolue du biais = $42540,40 \text{ W} \times \text{m}^{-2}$. Etant donné que les observations y sont relativement proches pour la température de

l'air et le rayonnement solaire, les données venant du produit de l'IRM seront utilisées sans correction pour l'année 2022.

Les Figures 18 et 19 illustrent respectivement l'évolution temporelle de la température de l'air et du rayonnement solaire pour les deux types de données.

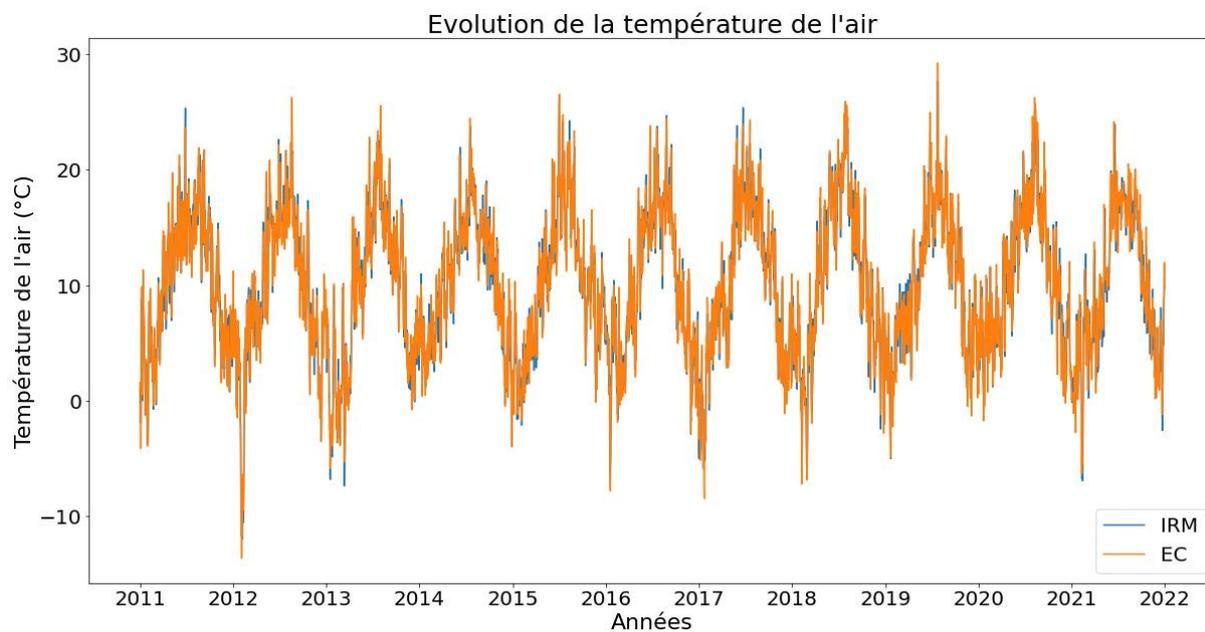


Figure 18 - Evolution temporelle de la température de l'air observée (EC) et modélisée (IRM).

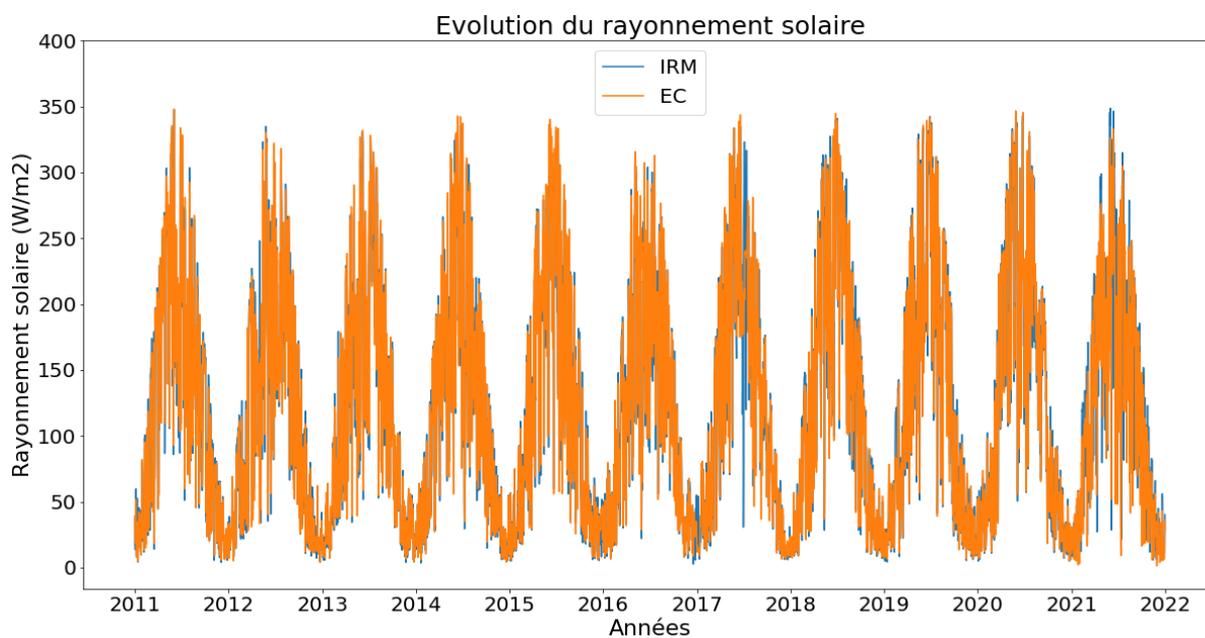


Figure 19 - Evolution temporelle du rayonnement solaire observé (EC) et modélisé (IRM).

3.10 Paramètres statistiques de l'analyse de sensibilité

Deux paramètres, repris par les Equations 32 et 33, ont été calculés pour déterminer la sensibilité de la GPP aux traits fonctionnels.

$$s_{out} = \frac{GPP_{après} - GPP_{avant}}{GPP_{avant}} \quad (32)$$

Avec GPP_{avant} la moyenne entre 2011 et 2023 de la GPP modélisée qui a été calculée sur base des traits mesurés en laboratoire ; $GPP_{après}$ la moyenne entre 2011 et 2023 de la GPP modélisée qui a été calculée à partir des valeurs des traits préfixées dans le modèle. Le paramètre s_{out} représente la sensibilité relative de la productivité primaire brute.

$$s_{out,in} = \frac{\frac{GPP_{après} - GPP_{avant}}{GPP_{avant}}}{\frac{trait_{après} - trait_{avant}}{trait_{avant}}} \quad (33)$$

Avec $trait_{avant}$ la moyenne de la valeur du trait étudié ; $trait_{après}$ la valeur du trait préfixé dans le modèle. La sensibilité relative de la productivité primaire par rapport à la valeur du trait ($s_{out,in}$) est un paramètre qui permet d'évaluer l'impact des valeurs du trait sur la GPP modélisée.

4 Résultats

4.1 Traits des plantes

Pour chaque trait mesuré, une analyse de variance (ANOVA) à deux facteurs a été effectuée sur le logiciel RStudio. Les facteurs considérés sont l'espèce et la période d'échantillonnage. Le but est donc de déterminer si, pour un trait particulier, il existe une différence significative entre les espèces et entre les périodes d'échantillonnage.

Si le facteur « espèce » est significatif, un test de Tukey est effectué. Le test de Tukey identifie des groupes de moyennes, en utilisant la distribution de Student, qui sont statistiquement proches les unes des autres. Chaque groupe étant significativement différent des autres. En revanche, les espèces au sein d'un même groupe ne sont pas significativement différentes entre-elles étant donné qu'elles ont des moyennes statistiquement semblables.

Si le facteur « période d'échantillonnage » est significatif, un test de Welch est effectué. Le test de Welch est une adaptation du test t de Student et est utilisé pour comparer les moyennes de deux groupes d'échantillons lorsque les variances sont différentes.

Pour le rapport C:N, une ANOVA a permis de déterminer si le C:N des feuilles était significativement différent de celui des racines. C'est également une analyse de la variance à deux facteurs. Toutefois, les facteurs considérés sont le type d'organe (feuille ou racine) et l'espèce. Ce test a été effectué par période d'échantillonnage.

4.1.1 Conductance stomatique minimale

La Figure 20 reprend les valeurs de g_0 . Étant donné que lors de la première sortie de terrain, les deux espèces de graminées n'ont pas pu être déterminées, l'ANOVA est séparée en deux. Les résultats de la première ANOVA, repris dans le Tableau 6, s'est effectué sur l'ensemble des espèces sur les deux dernières sorties de terrain (8 juin et le 1^{er} mai). Les résultats montrent que pour le trait lié à la conductance stomatique minimale, il y a des différences significatives entre les espèces et entre les périodes d'échantillonnage pour ce trait. Le test de Tukey identifie trois groupes : le groupe « pissenlit », le groupe « renoncule » et enfin le groupe « pâturin, trèfle et ray-grass ». Le test de Welch montre que le trèfle (p -valeur= $6,63 \times 10^{-3}$) et le pâturin (p -valeur= $5,88 \times 10^{-3}$) ont un g_0 significativement différent entre les deux périodes d'échantillonnage.

Tableau 6 - Résultats de l'ANOVA de g_0 sur l'ensemble des espèces.

Facteur	p-valeur (0,05)
Espèce	$<2 \times 10^{-16}$
Période d'échantillonnage	$1,71 \times 10^{-4}$
Espèce : Période d'échantillonnage	$3,09 \times 10^{-1}$

La deuxième ANOVA s'est effectuée sur les trois espèces échantillonnées (pissenlit, trèfle, renoncule), lors de chaque sortie sur le terrain (Tableau 7). Le test de Tukey les sépare en trois groupes distincts. Le test de Welch montre que, pour le trèfle, la variable g_0 est significativement différente entre chaque paire de périodes d'échantillonnage.

Tableau 7 - Résultats de l'ANOVA de g_0 sur les trois périodes d'échantillonnage.

Facteur	p-valeur (0,05)
Espèce	$1,43 \times 10^{-10}$
Période d'échantillonnage	$4,93 \times 10^{-5}$
Espèce : Période d'échantillonnage	$9,95 \times 10^{-2}$

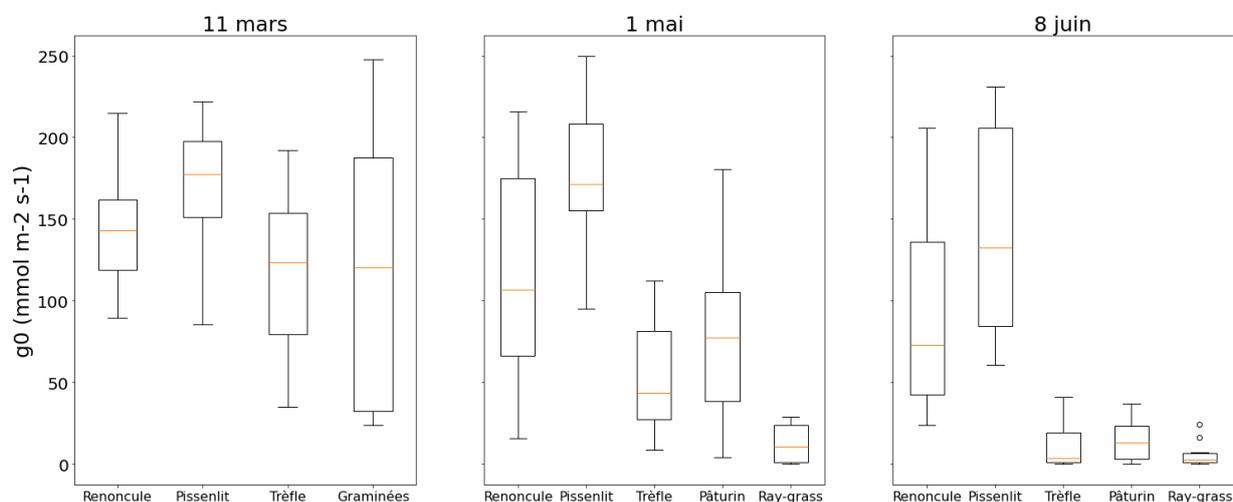


Figure 20 - Représentation de la conductance stomatique minimale pour l'ensemble des espèces et lors des trois périodes d'échantillonnage.

4.1.2 Surface foliaire spécifique

La Figure 21 montre l'évolution temporelle de la SLA. Etant donné qu'une seule valeur moyenne est représentée pour ce trait le 8 juin, l'ANOVA n'a pas pu tester si les valeurs sont significativement différentes entre périodes d'échantillonnage. Néanmoins, une ANOVA a été effectuée pour voir s'il y existe une différence de SLA entre les espèces le 1^{er} mai. Les résultats sont regroupés dans le Tableau 8. Le facteur espèce est significatif. Le test de Tukey montre que le pâturin appartient à un groupe distinct de celui occupé par le ray-grass et la renoncule. Le trèfle et le pissenlit ne sont pas significativement différents des deux groupes.

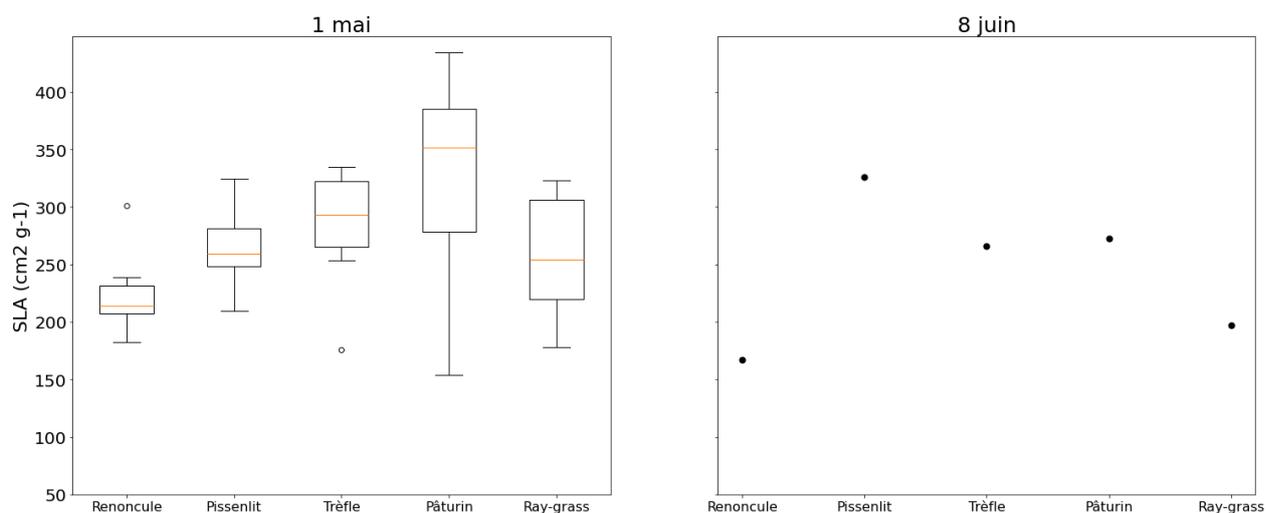


Figure 21 - Représentation de la surface foliaire spécifique pour l'ensemble des espèces et lors des deux dernières périodes d'échantillonnage.

Tableau 8 - Résultats de l'ANOVA pour la SLA.

Facteur	p-valeur (0,05)
Espèce	$1,18 \times 10^{-3}$

4.1.3 Rapport C:N

La Figure 22 représente l'évolution temporelle du rapport C:N pour les feuilles et les racines. Comme énoncé précédemment, une première ANOVA a été effectuée dans le but de déterminer si ce rapport est significativement différent entre les feuilles et les racines.

Le Tableau 9 reprend les résultats de l'ANOVA pour le 8 juin et le 1^{er} mai. Il montre une différence significative du rapport C:N entre les feuilles et les racines. Le test de Welch montre que pour le pissenlit, le trèfle et la renoncule ce trait est significativement différent entre les feuilles et les racines et que ce rapport est plus élevé pour les racines.

Une ANOVA à deux facteurs (espèces et période d'échantillonnage) sera donc effectuée séparément pour les feuilles et les racines afin de déterminer s'il existe également des différences au sein d'un même type d'organe.

Tableau 9 - Résultats de l'ANOVA du rapport C:N pour l'ensemble des espèces pour le 1^{er} mai et le 8 juin.

Facteur	p-valeur (0,05)
Type d'organe	$1,56 \times 10^{-4}$

4.1.3.1 Feuille

Les résultats de l'ANOVA effectuée sur l'ensemble des espèces sur les deux dernières sorties de terrain (1^{er} mai et 8 juin) montre qu'il y a des différences significatives du rapport C:N de la feuille entre espèces et pour les deux périodes d'échantillonnage (Tableau 10). Le test de Tukey montre que les graminées (ray-grass et pâturin) appartiennent à un groupe significativement différent de deux autres groupes : un autre groupe qui reprend le pissenlit et le trèfle et un autre qui est occupé par la renoncule. Le test de Welch révèle qu'il y a une différence significative pour l'ensemble des espèces sur les deux périodes, sauf pour le pâturin. Le rapport C:N augmente significativement du 1^{er} mai au 8 juin sauf pour le pissenlit. L'interaction entre les deux facteurs suggère que les différences observées entre les périodes d'échantillonnage ne sont pas uniformes à travers toutes les espèces.

Tableau 10 - Résultats de l'ANOVA pour le rapport C:N foliaire de l'ensemble des espèces.

Facteur	p-valeur (0,05)
Espèce	$2,56 \times 10^{-16}$
Période d'échantillonnage	$2,37 \times 10^{-4}$
Espèce : Période d'échantillonnage	$4,065 \times 10^{-3}$

Les résultats Tableau 11 pour le trèfle, la renoncule et le pissenlit illustre la même chose. Il existe une différence significative entre espèces et entre périodes d'échantillonnage. Pour ces trois espèces, le test de Tukey suggère un groupe occupé par la renoncule qui oppose le groupe représenté par le pissenlit et le trèfle. Le test de Welch révèle de différences significatives pour les trois espèces sur l'ensemble des périodes, sauf pour le trèfle entre le 11 mars et le 1^{er} mai.

Tableau 11 - Résultats de l'ANOVA pour le rapport C:N foliaire des trois espèces.

Facteur	p-valeur (0,05)
Espèce	$< 2 \times 10^{-16}$
Période d'échantillonnage	$< 2 \times 10^{-16}$
Espèce : Période d'échantillonnage	$9,28 \times 10^{-11}$

4.1.3.2 Racine

Le Tableau 12 montre qu'il y a une différence significative du rapport C:N des racines entre les espèces. Le test de Tukey montre que le trèfle s'oppose à un autre groupe qui reprend les autres espèces.

Tableau 12 - Résultats de l'ANOVA pour le rapport C:N racinaire de l'ensemble des espèces.

Facteur	p-valeur (0,05)
Espèce	$4,36 \times 10^{-10}$
Période d'échantillonnage	0,55
Espèce : Période d'échantillonnage	0,20

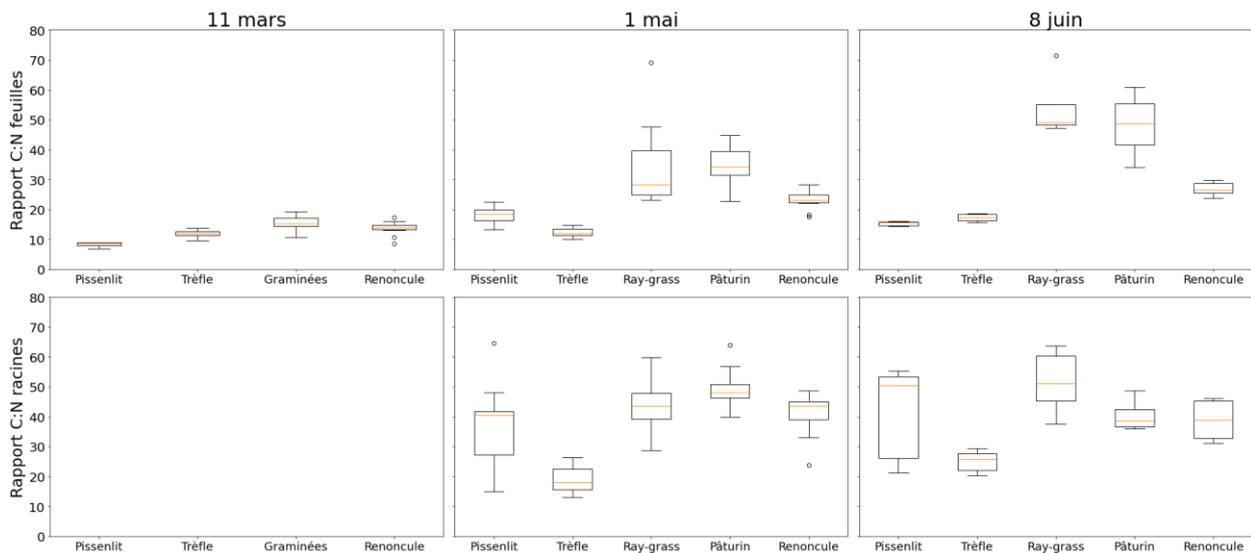


Figure 22 - Représentation du rapport C:N foliaire et racinaire pour l'ensemble des espèces.

4.1.4 $\delta^{13}\text{C}$

La Figure 23 illustre l'évolution temporelle du $\delta^{13}\text{C}$ lors des périodes d'échantillonnages pour les feuilles et les racines.

Le Tableau 13 reprend les résultats de l'ANOVA pour le 8 juin et le 1^{er} mai pour l'ensemble des espèces pour les feuilles et les racines. Il ne montre pas de différence significative du rapport $\delta^{13}\text{C}$ entre les deux types d'organes.

Une ANOVA à deux facteurs (espèces et période d'échantillonnage) sera néanmoins réalisée séparément pour les feuilles et les racines afin de vérifier s'il existe des différences au sein de chaque type d'organe.

Tableau 13 - Résultats de l'ANOVA du $\delta^{13}\text{C}$ pour l'ensemble des espèces.

Facteur	p-valeur (0,05)
Type d'organe	0,33

4.1.4.1 Feuille

Le Tableau 14 donne les résultats de l'ANOVA pour l'ensemble des espèces pour les deux derniers terrains. L'analyse montre qu'il existe seulement une différence significative entre espèces. Le test de Tukey montre trois groupes. Un groupe est représenté par la renoncule, un autre par le ray-grass et enfin le dernier groupe comprend le pâturin, le pissenlit et le trèfle. L'interaction entre les facteurs

indique que l'influence de chaque espèce sur le $\delta^{13}\text{C}$ varie selon la période d'échantillonnage spécifique.

Tableau 14 - Résultats de l'ANOVA pour le $\delta^{13}\text{C}$ foliaire de l'ensemble des espèces.

Facteur	p-valeur (0,05)
Espèce	$7,50 \times 10^{-13}$
Période d'échantillonnage	0,12
Espèce : Période d'échantillonnage	$9,64 \times 10^{-5}$

Le Tableau 15 donne les résultats de l'ANOVA pour le trèfle, le pissenlit et la renoncule sur l'ensemble des sorties sur le terrain. Les interprétations sont les mêmes que pour l'analyse précédente. Le test de Tukey sépare tout de même la renoncule des deux autres espèces.

Tableau 15 - Résultats de l'ANOVA pour le $\delta^{13}\text{C}$ foliaire des trois espèces.

Facteur	p-valeur (0,05)
Espèce	$5,28 \times 10^{-12}$
Période d'échantillonnage	0,76
Espèce : Période d'échantillonnage	$1,34 \times 10^{-3}$

4.1.4.2 Racine

Les résultats du Tableau 16 montrent que chaque facteur est significatif et qu'il existe une interaction entre facteurs. Le test de Tukey différencie 4 groupes : la renoncule ; le pissenlit et le trèfle ; le pâturin ; le ray-grass. Le test de Welch révèle une différence significative uniquement entre le 8 juin et le 1^{er} mai pour le ray-grass.

Tableau 16 - Résultats de l'ANOVA pour le $\delta^{13}\text{C}$ racinaire de l'ensemble des espèces.

Facteur	p-valeur (0,05)
Espèce	$< 2 \times 10^{-16}$
Période d'échantillonnage	$2,05 \times 10^{-2}$
Espèce : Période d'échantillonnage	$2,27 \times 10^{-3}$

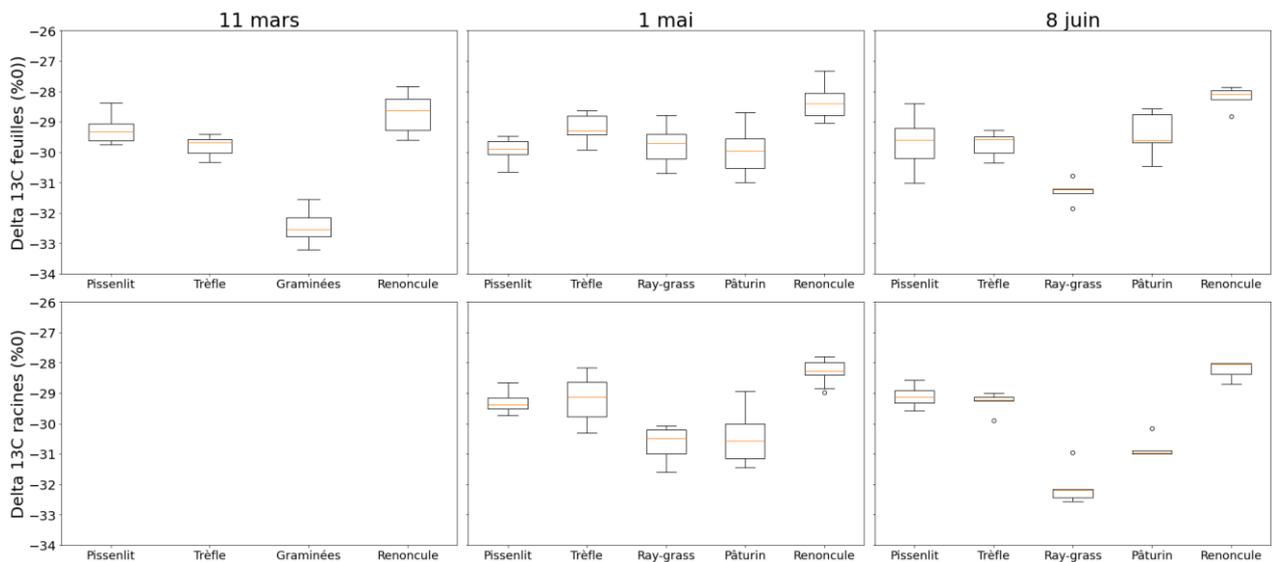


Figure 23 – Représentation du $\delta^{13}\text{C}$ foliaire et racinaire pour l'ensemble des espèces.

4.1.5 Matrice de corrélation et analyse en composantes principales

Pour analyser plus en détail les relations entre plusieurs variables quantitatives, à savoir les traits des plantes mesurés, une matrice de corrélation a été calculée (Tableau 17). Les indices 'r' et 'f' désignent respectivement les mesures effectuées sur les racines et les feuilles/tiges. Cette matrice présente les résultats de l'ensemble des traits pour les cinq premiers échantillons de chaque espèce à la date du 1^{er} mai. Il y en a donc au total, 7 traits avec 5 espèces et 5 échantillons par espèce.

La matrice de corrélation montre principalement des corrélations faibles à modérées entre les traits mesurés. Cependant, plusieurs relations sont assez élevées entre traits pris deux à deux. Les deux relations les plus fortement négatives lient l'azote foliaire (N_f) avec le rapport carbone sur azote foliaire ($C:N_f$) et racinaire ($C:N_r$). Le $C:N_f$ avec $\delta^{13}C_r$ sont également fortement négativement corrélés. Les deux plus fortes relations positives lient $\delta^{13}C_r$ avec $\delta^{13}C_f$ et $C:N_r$ avec $C:N_f$. Des relations modérément négatives lient le $\delta^{13}C_r$ et $C:N_r$, SLA et $\delta^{13}C_r$, $\delta^{13}C_f$ et $C:N_f$. Les relations avec la variable $g0$ restent relativement faibles.

Tableau 17 - Matrice de corrélation.

	g0	SLA	$\delta^{13}C_f$	$C:N_f$	$C:N_r$	$\delta^{13}C_r$	N_f
g0	1	-0,04	-0,23	-0,35	-0,08	0,27	0,12
SLA	-0,04	1	-0,25	0,28	0,18	-0,48	-0,17
$\delta^{13}C_f$	-0,23	-0,25	1	-0,45	-0,18	0,68	0,36
$C:N_f$	-0,35	0,28	-0,45	1	0,66	-0,71	-0,81
$C:N_r$	-0,08	0,18	-0,18	0,66	1	-0,49	-0,91
$\delta^{13}C_r$	0,27	-0,48	0,68	-0,71	-0,49	1	0,59
N_f	0,12	-0,17	0,36	-0,81	-0,91	0,59	1

Une analyse en composantes principales (ACP) vient compléter l'analyse entre les traits des plantes. Elle a été réalisée sur RStudio avec le package FactoMineR. L'ACP est une technique descriptive qui permet d'étudier les relations qui existent entre variables quantitatives sans tenir compte, a priori d'une quelconque structure des variables et des individus.

La première analyse révèle que la première composante principale porte 72,58 % de l'information, tandis que la deuxième et la troisième en portent respectivement 15,89 % et 9,18 %. Ensemble, ces trois premières composantes principales résument plus de 97 % de l'information. L'examen des valeurs propres indique que seules la première et la deuxième composante sont significatives, avec des valeurs standardisées supérieures à 1. Ainsi, l'analyse en composantes principales se concentre essentiellement sur le premier plan factoriel. Ce dernier est illustré dans la Figure 24.

Sur cette figure, l'axe vertical correspond à la première dimension et l'axe horizontal à la deuxième. Plus les variables sont rapprochées, plus leur corrélation est forte et positive. En revanche, des variables pointant dans des sens opposés indiquent des corrélations fortes et négatives. Un angle droit entre deux variables signifie une absence de corrélation. La longueur d'un vecteur représente la contribution de la variable correspondante à la composante principale.

La première composante principale est fortement corrélée au $\delta^{13}C$ des feuilles et au contenu en azote des feuilles. Les rapports C:N, qui sont très fortement et négativement corrélés au contenu en azote foliaire, leur sont diamétralement opposés. La SLA, positivement corrélée au rapport C:N et négativement corrélée $\delta^{13}C$ des feuilles et des racines, pointe dans la même direction que le rapport C:N. La conductance stomatique minimale, orientée dans une direction complètement différente des autres variables, illustre une faible corrélation avec ces dernières. Les interprétations de l'ACP confirment celles de la matrice de corrélation tout en offrant une illustration graphique des relations entre les traits.

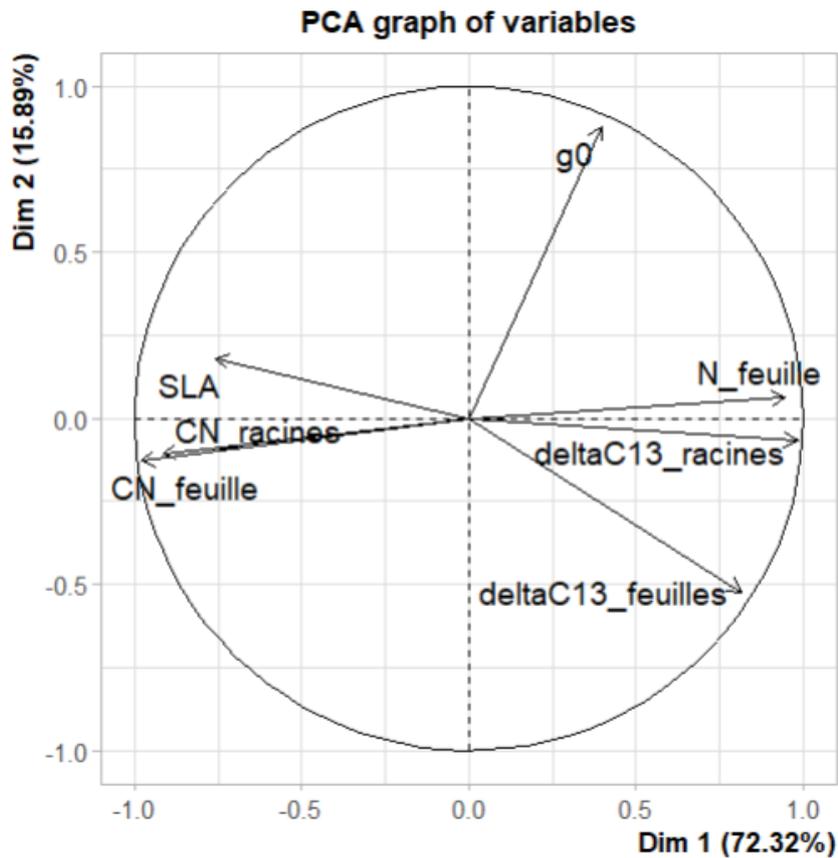


Figure 24 - Résultats de l'ACP dans le premier plan factoriel.

4.2 Composantes du cycle de carbone

4.2.1 GPP

L'évolution de la productivité primaire est représentée sur la Figure 25. Cette figuration correspond au cas pour lequel l'ensemble des traits moyens ont été introduits dans le modèle (Tableau 18). La GPP modélisée par CARAIB est nettement inférieure à celle observée. Avant de détailler ce graphique, une analyse de sensibilité sera présentée dans la section suivante pour évaluer l'influence des traits sur la GPP.

Tableau 18 - Valeurs des traits intégrées dans le modèle.

Espèces	C:N _r (moleC×mole ⁻¹ N)	C:N _f (moleC×mole ⁻¹ N)	g0 (mole×m ⁻² ×s ⁻¹)	SLA (m ² ×g ⁻¹ C)
Ray-grass	65,57	60,69	0,01	0,051
Trèfle	30,04	18,88	0,06	0,063
Pâturin	61,46	56,43	0,05	0,070
Renoncule	54,46	29,07	0,12	0,046
Pissenlit	53,54	18,95	0,16	0,070

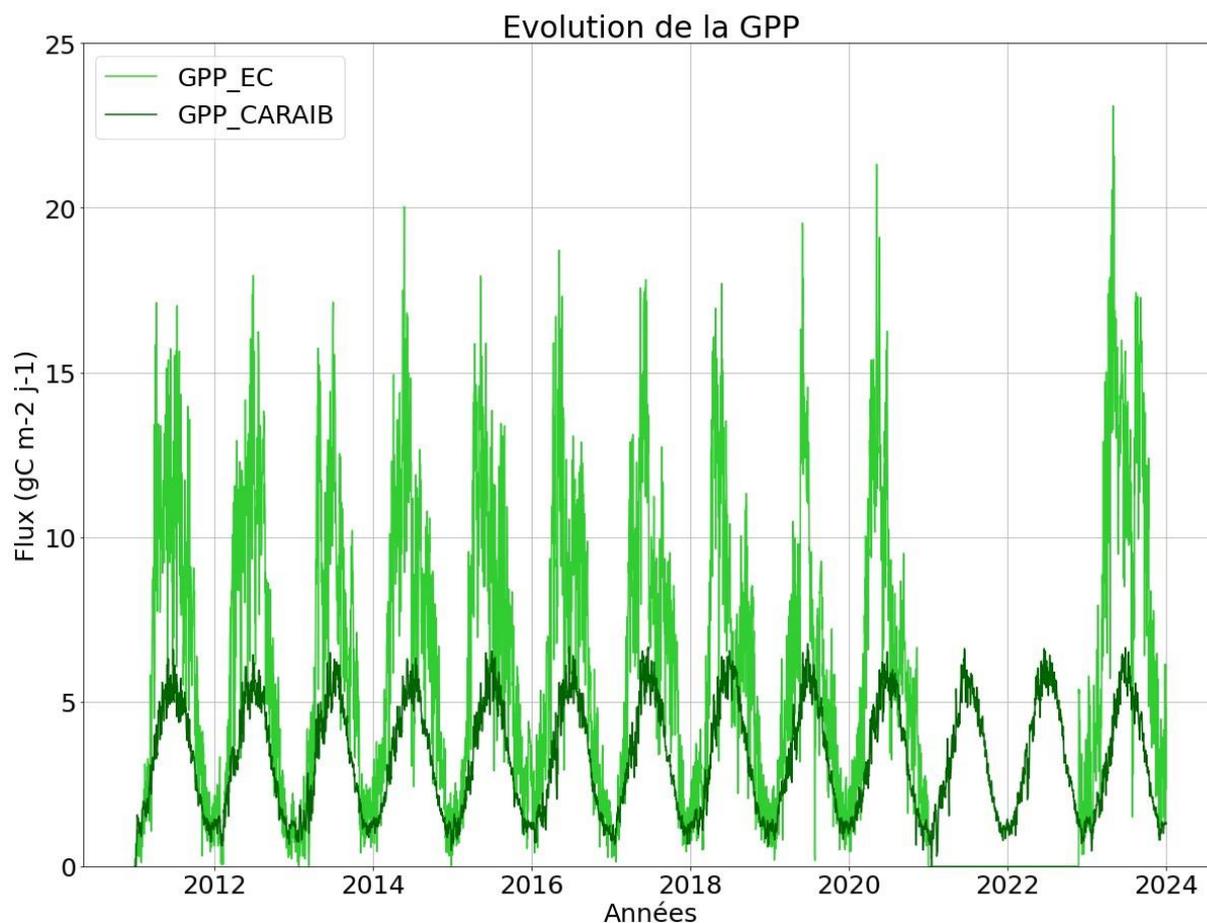


Figure 25 - Evolution de la productivité primaire brute modélisée (CARAIB) et observée (EC).

4.2.1.1 Analyse de sensibilité

Les valeurs attribuées à chaque trait dans cette analyse de sensibilité sont celles définies par défaut pour les herbacées dans le modèle. Pour l'ensemble des espèces la SLA et g_0 ont été respectivement fixés à $0,018 \text{ m}^2 \times \text{g}^{-1} \text{C}$ et $0,01 \text{ mole} \times \text{m}^{-2} \times \text{s}^{-1}$. Pour le C:N_f seul le pâturin et le ray-grass ont été fixé à $20 \text{ moleC} \times \text{mole}^{-1} \text{N}$, tandis que les valeurs pour les autres espèces n'ont pas été modifiées. Les trois traits ont été modifiés un à un, en s'assurant que les valeurs des autres paramètres restent constantes.

La Figure 26 montre que le C:N_f et plus particulièrement la SLA sont les deux traits auquel la GPP est la plus sensible. Le paramètre g_0 exerce une influence limitée. Bien que la forme de la courbe modélisée demeure similaire lorsque chaque trait est modifié, son amplitude est fortement affectée par les variations du paramètre d'entrée. Une baisse de la SLA et du rapport C:N_f fait augmenter la productivité primaire brute. La baisse de g_0 fait légèrement diminuer la productivité primaire brute.

Le Tableau 19 regroupe les deux paramètres de l'analyse de sensibilité. Leurs valeurs confirment que la SLA, suivie de C:N_f, sont les deux paramètres les plus influents dans la modélisation de la GPP.

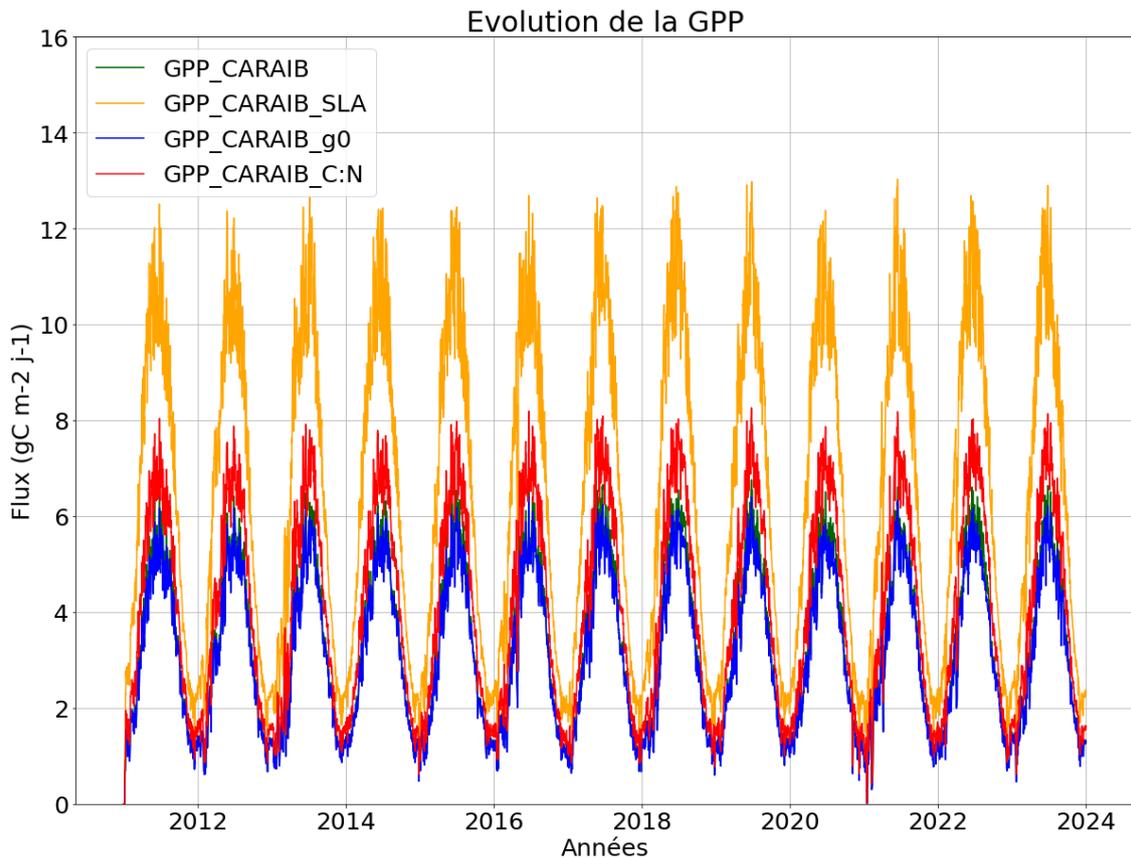


Figure 26 – Sensibilité de la productivité primaire brute aux traits des plantes.

Tableau 19 - Paramètres de l'analyse de sensibilité suite à la modification des traits des plantes.

Trait	S _{out}	S _{out,in}
g0	-3,37	0,04
SLA	96,89	-1,38
C:N _f	25,96	-0,62

4.2.1.2 Choix du cas sélectionné

Il a été décidé de conserver la GPP modélisée lorsque les C:N_f du pâturin et du ray-grass ont été fixé à 20 moleC×mole⁻¹N (Figure 27). En effet, une grande partie de l'échantillon était constitué de tige plutôt que de feuilles ce qui peut avoir un effet sur le C:N_f.

La GPP montre un cycle saisonnier avec un minimum en hiver et un maximum au cours du printemps. En hiver, le modèle CARAIB surestime la GPP, tandis qu'en été et surtout au printemps, il la sous-estime. La GPP déduite par EC, est en moyenne, et ce pour chaque année, nettement plus élevée, avec des pics de photosynthèse beaucoup plus intenses. Ces pics atteignent 15 gC×m⁻²×j⁻¹ et dépassent parfois 20 gC×m⁻²×j⁻¹. En revanche, le modèle ne montre pas de pics marqués, mais plutôt une période avec des valeurs relativement stables, durant laquelle la photosynthèse est plus intense.

De plus, la variabilité interannuelle modélisée est bien moins importante que celle observée. En moyenne, la GPP dérivée de l'EC présente des valeurs plus élevées entre avril et juin, bien que des pics ou des valeurs élevées prolongées puissent apparaître ultérieurement. Pour les années 2018, 2019 et 2020, les observations indiquent une diminution significative de la GPP en été par rapport aux autres années. Cette baisse commence vers le mois de mai et se prolonge en été. En outre, la GPP en 2023 paraît élevée, avec une moyenne supérieure à celle des années précédentes et des pics notables, à la fois élevés et prolongés.

Les valeurs des paramètres statistiques sont regroupées dans le Tableau 20. Bien que le coefficient de corrélation soit relativement élevé chaque année, le MSE et le biais restent également élevés, et ce, de manière encore plus marquée en 2023.

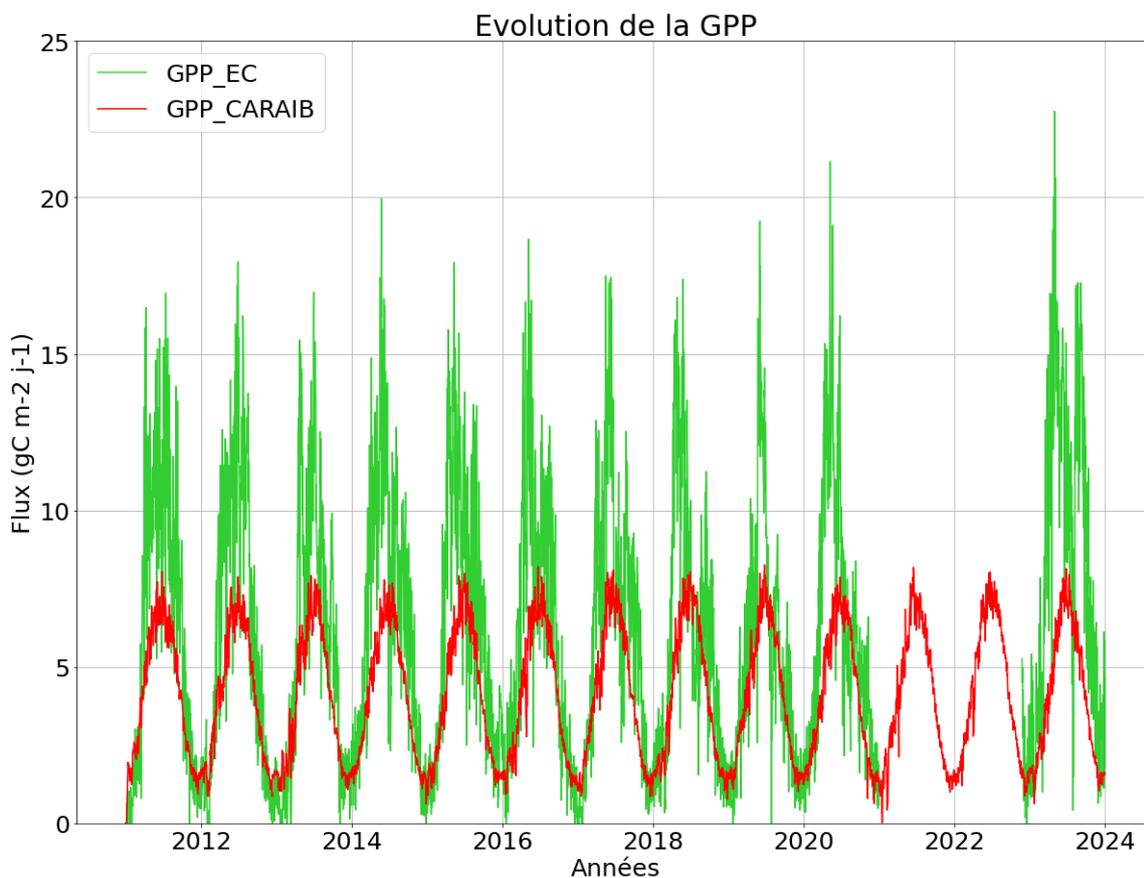


Figure 27 - Evolution de la productivité primaire brute modélisée (CARAIB) et observée (EC).

Tableau 20 - Paramètres statistiques de la GPP.

Année	R ²	MSE (g ² C×m ⁻⁴ ×j ⁻²)	B _{abs} (gC×m ⁻² ×an ⁻¹)
2011	0,91	13,61	1007,45
2012	0,93	12,65	974,86
2013	0,88	10,36	830,70
2014	0,84	14,73	1075,45
2015	0,83	14,19	1023,41
2016	0,84	11,38	880,73
2017	0,84	11,53	917,47
2018	0,73	12,06	908,61
2019	0,82	7,37	643,24
2020	0,72	14,60	981,89
2023	0,77	35,90	1751,34

4.2.2 RECO

La Figure 28 illustre que la RECO suit un cycle saisonnier, avec un minimum en hiver et un maximum en été. Bien que la RECO soit minimale en hiver, elle n'atteint jamais zéro, contrairement à la GPP. En moyenne, la RECO dérivée de l'EC présente des valeurs plus élevées entre juin et août, bien que des pics ou des valeurs élevées prolongées puissent également se produire plus tôt dans l'année.

Tout comme pour la productivité primaire, la respiration totale modélisée de l'écosystème est inférieure à celle observée. De plus, des pics de respiration marqués ont été observés, tandis que le modèle prédit des pics beaucoup plus faibles. Cependant, pour certaines années, la RECO modélisée correspond assez bien à la RECO observée, notamment pour l'année 2013.

De plus, à l'instar de la GPP, la RECO est également beaucoup plus intense en 2023. En effet, des valeurs élevées et prolongées sont observées pour cette année, avec de nombreux jours où la RECO dépasse $10 \text{ gC}\times\text{m}^{-2}\times\text{j}^{-1}$.

Malgré un coefficient de corrélation relativement élevé chaque année, le MSE et le biais sont relativement élevés, particulièrement en 2023. (Tableau 21).

Tableau 21 - Paramètres statistiques de la RECO.

Année	R ²	MSE ($\text{g}^2\text{C}\times\text{m}^{-4}\times\text{j}^{-2}$)	B _{abs} ($\text{gC}\times\text{m}^{-2}\times\text{an}^{-1}$)
2011	0,91	9,17	845,32
2012	0,91	6,65	718,12
2013	0,89	4,70	592,38
2014	0,88	8,65	787,22
2015	0,95	8,57	828,21
2016	0,88	5,81	632,26
2017	0,91	10,87	871,86
2018	0,77	10,73	874,65
2019	0,84	6,20	634,92
2020	0,66	12,15	947,56
2023	0,91	31,77	1758,82

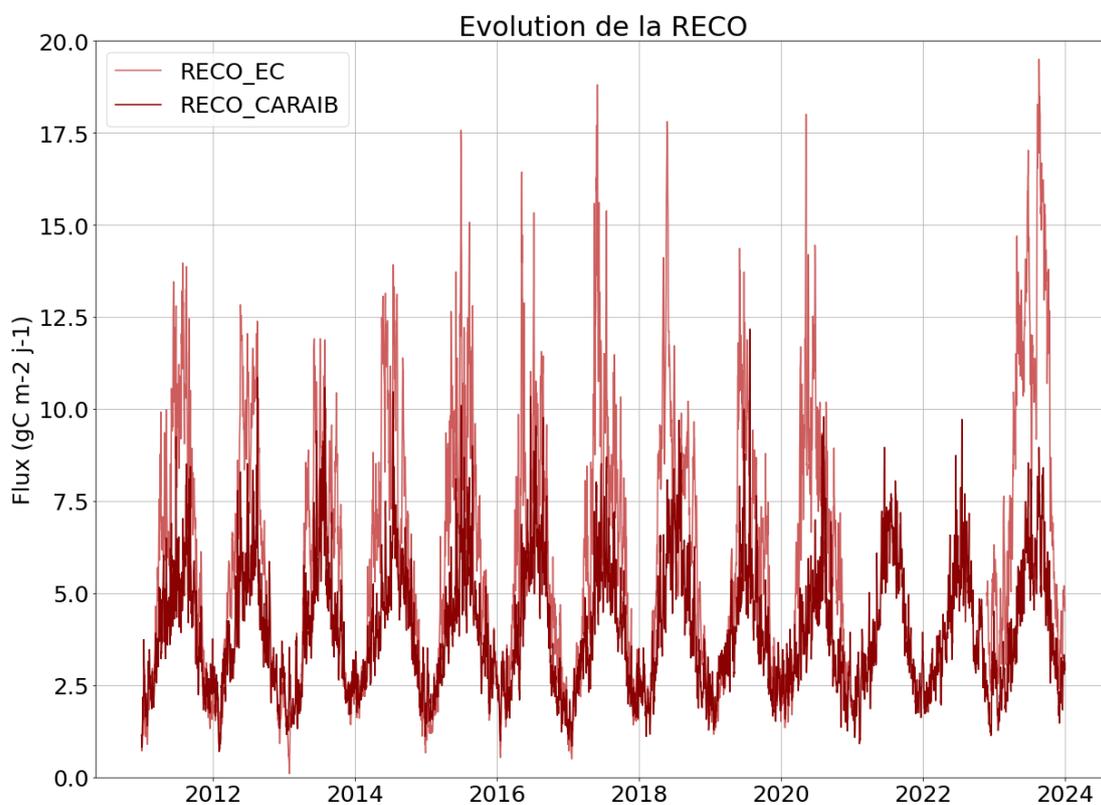


Figure 28 - Evolution de la respiration totale de l'écosystème modélisée (CARAIB) et observée (EC).

4.2.3 NEE

Les Figures 29 et 30 illustrent respectivement l'évolution de la NEE cumulée par année et la NEE cumulée sur l'ensemble de la période étudiée.

En complément du Tableau 23, les données d'*eddy covariance* révèlent que la prairie agit comme un puits de carbone, à l'exception des années 2018, 2019 et 2023. De manière similaire, les résultats du modèle montrent que la prairie fonctionne généralement comme un puits de carbone la plupart des années. Cependant, l'intensité du puits est inférieure à celle observée, et les années durant lesquelles la prairie agit comme un puits ne correspondent pas toujours à celles déterminées par la méthode d'*eddy covariance*.

Sur la Figure 29, la NEE est positive en hiver, indiquant que la RECO dépasse la photosynthèse. Au printemps, la NEE devient négative, avec une pente importante. À la fin de l'été, la tendance s'inverse, la GPP devient inférieure à la RECO, ce qui se traduit par une pente positive. La plupart des années, le dernier point cumulé de la NEE, correspondant au dernier jour de l'année, reste négatif, ce qui indique que cette année est un puits de carbone.

Le Tableau 22 montre que malgré un coefficient de corrélation relativement élevé chaque année, le MSE et le biais sont relativement élevés.

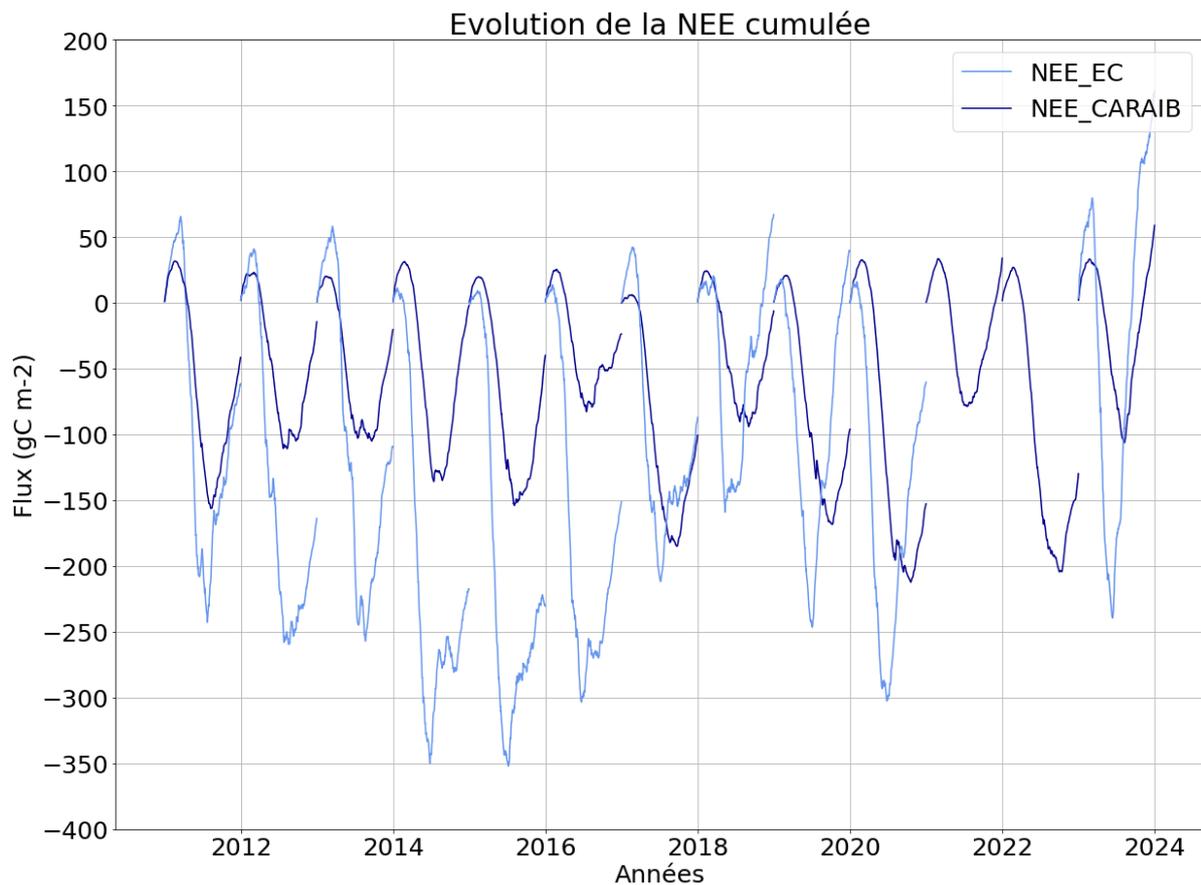


Figure 29 - Evolution de la NEE cumulée sur une année.

Tableau 22 - Paramètres statistiques de la NEE.

Année	R ²	MSE (g ² C×m ⁻⁴ ×j ⁻²)	B _{abs} (gC×m ⁻²)
2011	0,94	2588,15	14009,50
2012	0,96	12355,01	34711,93
2013	0,97	7077,93	25925,77
2014	0,84	28059,81	54732,61
2015	0,90	21655,53	46765,45
2016	0,96	25242,14	51471,30
2017	0,88	1411,02	11423,03
2018	0,54	3240,37	17108,07
2019	0,34	8325,01	27678,97
2020	0,48	11909,84	32257,03
2023	0,64	9421,77	29935,68

La Figure 30 montre clairement qu'au cours de la période étudiée, la prairie fonctionne comme un puits de carbone, tant pour les données issues de l'*eddy covariance* que pour celles obtenues par modélisation. En effet, le stock de carbone a augmenté entre le premier et le dernier jour de la période considérée.

L'analyse de la courbe cumulée de la NEE issue de l'*eddy covariance* révèle que le puits de carbone s'accroît chaque année jusqu'en 2018. À partir de 2018, la prairie se transforme en une source de carbone, bien qu'en 2020 elle redevienne un puits. En raison de l'absence de données pour la NEE de 2021 jusqu'à mi-novembre 2022, la valeur de fin 2020 a été reportée à mi-novembre 2022. En 2023, la prairie redevient une source de carbone.

La NEE cumulée issue de la modélisation montre d'abord que la prairie agit comme un puits faible, presque nul, et que ce puits tend à augmenter plus tard, bien que certaines années restent des sources de carbone.

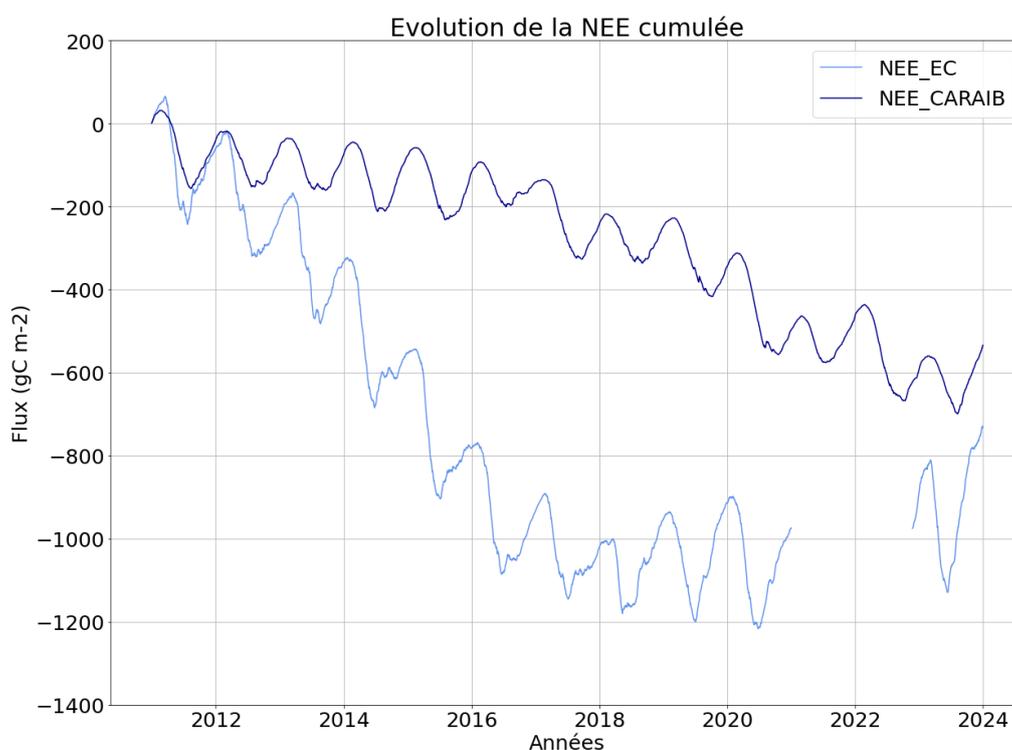


Figure 30 - Evolution de la NEE cumulée sur l'ensemble de la période étudiée.

Tableau 23 - Résumé des valeurs cumulées de la GPP, de la NEE et de la RECO, tant modélisées qu'observées, pour chaque année ($gC \times m^{-2} \times an^{-1}$).

Année	GPP_EC	GPP_CARAIB	NEE_EC	NEE_CARAIB	RECO_EC	RECO_CARAIB
2011	2307,48	1481,39	-61,31	-41,40	2203,44	1439,95
2012	2256,04	1460,50	-163,76	-14,32	2065,53	1446,21
2013	2040,57	1422,37	-109,31	-20,28	1907,75	1401,85
2014	2476,34	1503,33	-217,63	-1,97	2241,03	1501,20
2015	2406,25	1478,17	-230,44	-39,91	2207,63	1438,08
2016	2241,91	1465,06	-151,19	23,55	2046,51	1441,35
2017	2253,35	1500,14	-87,06	-100,72	2243,01	1399,57
2018	2189,46	1521,59	67,14	-6,12	2322,72	1515,53
2019	1919,23	1494,51	39,61	-96,10	1962,62	1398,50
2020	2303,20	1505,84	-60,25	-152,68	2229,25	1353,31
2021	/	1443,88	/	33,98	/	1477,91
2022	/	1534,67	/	-129,75	/	1405,03
2023	3210,75	1502,64	160,91	58,95	3320,37	1561,55

4.2.4 Biomasse

La Figure 31 illustre les prélèvements de biomasse réalisés à intervalles réguliers à l'intérieur des cages protégées des vaches. Les valeurs sont reprises dans le Tableau 24. Les graminées représentent le groupe ayant la biomasse la plus importante, constituant plus de 80 % de la biomasse totale. Bien que la variabilité soit importante, la biomasse récoltée est généralement la plus élevée au printemps. En 2021, la biomasse totale récoltée approche les $2400 g \times m^{-2}$, tandis qu'en 2023, elle est légèrement inférieure, soit un peu plus de $2050 g \times m^{-2}$. En revanche, la biomasse récoltée en 2022 est de l'ordre de $1400 g \times m^{-2}$.

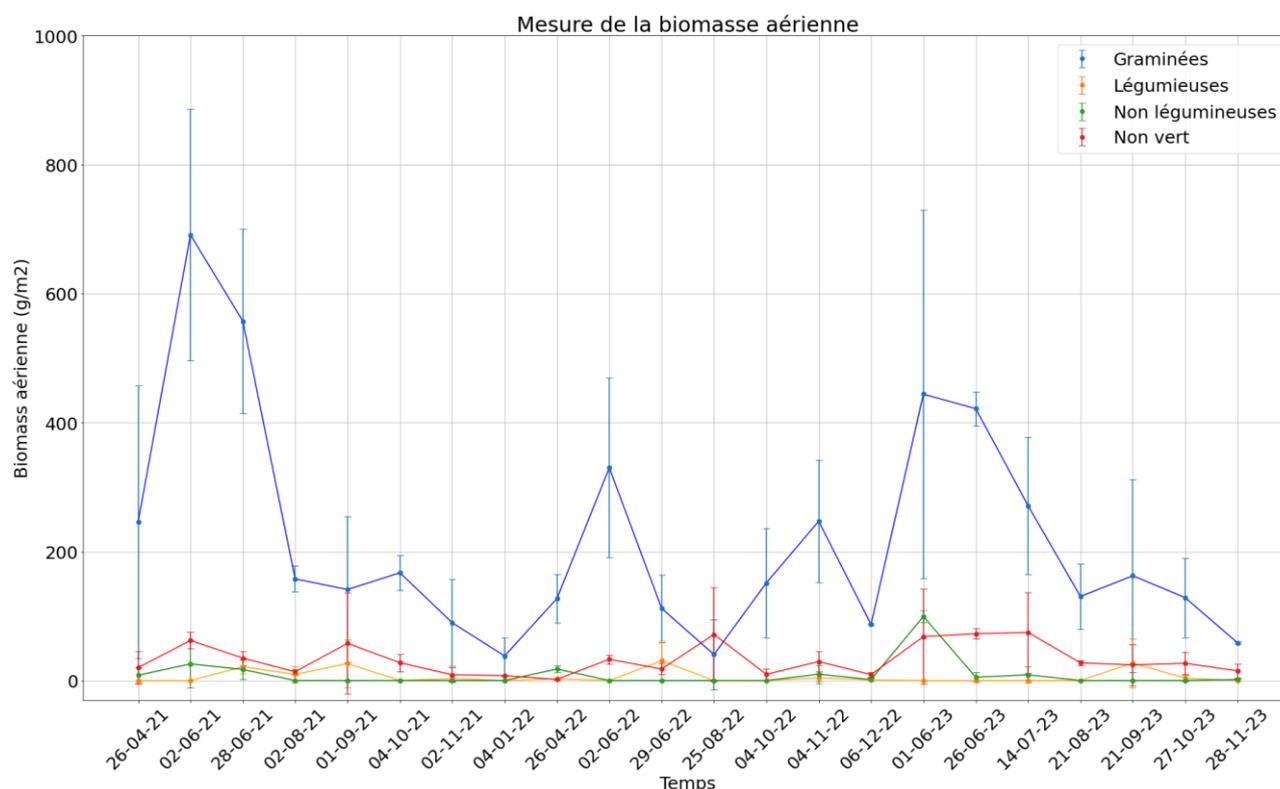


Figure 31 - Mesure de la biomasse aérienne pour les différents groupes de plantes.

Tableau 24 - Biomasse aérienne des différents groupes de plantes ($g \times m^{-2}$).

Date	Graminées	Légumineuses	Non légumineuses	Non vert	Somme
26/4/2021	245,92	0	8,18	19,98	274,08
2/6/2021	691,07	0	25,75	62,06	778,88
28/6/2021	557,30	21,31	17,14	34,73	630,48
2/8/2021	157,67	9,48	0	13,58	180,72
1/9/2021	141,01	26,22	0	57,58	224,80
4/10/2021	167,11	0	0	27,53	194,64
2/11/2021	89,56	3,08	0	8,87	101,52
4/1/2022	38,04	0	0	7,64	45,68
26/4/2022	127,12	2,59	17,86	1,71	149,28
2/6/2022	329,88	0	0	32,92	362,80
29/6/2022	111,80	30,66	0	17,78	160,24
25/8/2022	40,25	0	0	71,51	111,76
4/10/2022	151,36	0	0	9,52	160,88
4/11/2022	246,94	4,18	9,75	29,38	290,24
6/12/2022	86,89	0,74	1,48	9,13	98,24
1/6/2023	444,04	0	99,28	68,04	611,36
26/6/2023	421,51	0	5,05	72,56	499,12
14/7/2023	270,92	0	8,88	74,52	354,32
21/8/2023	130,29	0	0	27,39	157,68
21/9/2023	162,45	26,95	0	24,13	213,52
27/10/2023	128,49	3,70	0	26,69	158,88
28/11/2023	58,39	0	1,46	15,03	74,88

4.3 Tentative de calibration de g1

Le seul trait qui n'est pas introduit dans le modèle est le $\delta^{13}C$ puisqu'il doit être calibré. La dernière étape, après avoir introduit tous les traits dans CARAIB, est la calibration du paramètre g1. Cette calibration vise à évaluer le fractionnement isotopique du carbone modélisé avec celui mesuré en laboratoire (Equation 34). Le fractionnement isotopique est un chiffre positif qui représente la différence entre le $\delta^{13}C$ de l'atmosphère ($\delta^{13}C_{atm}$) et celui de la matière organique ($\delta^{13}C_{org}$). La valeur de $\delta^{13}C_{org}$ correspond à la valeur fournie par le laboratoire et $\delta^{13}C_{atm}$ a été fixé à $-8,5\text{‰}$ (Stocker *et al.*, 2013 ; Graven *et al.*, 2020).

$$\Delta = \delta^{13}C_{atm} - \delta^{13}C_{org} \quad (34)$$

Deux tentatives différentes de calibration du paramètre g1 ont abouti à la même conclusion : la calibration du paramètre g1 n'a pas pu être réalisée sauf pour une espèce, le ray-grass. Pour les deux tentatives, l'objectif était de faire correspondre le fractionnement isotopique du carbone mesuré au laboratoire (Δ_{labo}) avec celui calculé par le modèle ($\Delta_{modèle}$). Cette correspondance est recherchée par essai-erreur en ajustant la valeur de g1. Si $\Delta_{modèle}$ est supérieur à Δ_{labo} , g1 doit être réduit ; inversement, si $\Delta_{modèle}$ est inférieur à Δ_{labo} , g1 doit être augmenté.

Lors de la première tentative, le paramètre de la relation b-a de Farquhar n'a pas été modifié et est resté à la valeur préfixée de 22,6 dans le modèle. L'égalité n'a été atteinte que pour le ray-grass, avec une valeur de g1 qui a une valeur de 3,5. Pour les autres espèces, $\Delta_{modèle}$ était trop élevé.

Pour la deuxième tentative, le paramètre b-a de Farquhar a été diminué à 19,6. Cette fois, $\Delta_{modèle}$ diminuait plus rapidement avec une réduction du paramètre b-a et une augmentation de g1 par rapport à la première tentative.

Les Tableaux 25 et 26 présentent les paramètres finaux après la deuxième tentative d'ajustement des fractionnements isotopiques pour les formulations de la conductance stomatique de Ball-Berry et de Leuning. Les paramètres $g1_{\text{fixé}}$ et $g1_{\text{final}}$ correspondent respectivement aux valeurs de $g1$ fixées par le modèle et la valeur finale de $g1$ ajustée pour optimiser la correspondance des fractionnements isotopiques. L'égalité a été obtenue pour toutes les espèces sauf le pâturin. Toutefois, les valeurs de $g1$ sont extrêmement faibles. Pour le ray-grass, la valeur de $g1$ est désormais de 22 pour la formulation de Ball-Berry, tandis que pour la formulation de Leuning, les paramètres $g1$ et $d01$ ont respectivement des valeurs de 18 et 1500 Pa. Pour les autres espèces, les deux paramètres restent très bas. Une égalité parfaite des fractionnements n'a pas été poursuivie, car des valeurs aussi faibles pour les paramètres de Leuning et de Ball-Berry sont irréalistes.

Étant donné que la calibration du paramètre $g1$ n'a pas réussi, les résultats du modèle présentés dans la section 4.2 correspondent à un scénario où le paramètre $g1$ est fixé à 9 pour toutes les espèces.

Tableau 25 - Valeurs attribuées à l'ensemble des espèces pour la formulation de Ball-Berry.

Espèces	$g1_{\text{fixé}} (/)$	$g1_{\text{final}} (/)$	$\Delta_{\text{labo}} (\text{‰})$	$\Delta_{\text{modèle}} (\text{‰})$
Ray-grass	9,00	22	22,03	22,03
Trèfle	9,00	0,06	21,09	21,13
Pâturin	9,00	0,00001	21,21	22,17
Renoncule	9,00	0,0003	19,92	19,92
Pissenlit	9,00	0,0005	21,12	21,25

Tableau 26 - Valeurs attribuées à l'ensemble des espèces pour la formulation de Leuning.

Espèces	$g1_{\text{préfixé}} (/)$	$g1_{\text{final}} (/)$	$d01$ (Pa)	$\Delta_{\text{labo}} (\text{‰})$	$\Delta_{\text{modèle}} (\text{‰})$
Ray-grass	14,9	18	1500	22,03	22,04
Trèfle	14,9	8	8	21,09	21,63
Pâturin	14,9	1	1	21,21	22,32
Renoncule	14,9	0,3	1	19,92	19,82
Pissenlit	14,9	0,6	1	21,12	21,55

4.4 Facteurs d'influence de la GPP

Cette section vise à expliquer la baisse de la GPP observée en été des données d'*eddy covariance*. Deux facteurs principaux peuvent en être responsables : la teneur en eau du sol et le taux de chargement de la pâture.

4.4.1 Contenu en eau du sol

La Figure 32 montre l'évolution du contenu en eau du sol mesurée par trois capteurs, placés à trois hauteurs distinctes. La légende numérote les capteurs dans l'ordre dans le sens de la profondeur, en partant de la surface. Pour rappel, le premier capteur est enfoncé 5 cm plus bas que la surface du sol et les deux autres sont positionnés à une hauteur de 25 et 50 cm sous la surface du sol. Il arrive régulièrement, notamment pendant les hivers de 2011 à 2013, que le sol soit saturé jusqu'à la surface. La hauteur de la nappe affleurerait donc avec la surface lors de ces hivers.

Ensuite, jusqu'à 2021, le contenu en eau du sol pour les deux premières hauteurs n'est jamais remonté à saturation. En revanche, à 50 cm, le sol a atteint la saturation chaque année. En 2018, le contenu en eau du sol à 50 cm est descendu relativement bas par rapport aux années précédentes. Pendant l'hiver 2022-2023, la nappe affleure de nouveau à la surface. Le contenu en eau du sol est remonté à des niveaux similaires à ceux des trois premières années.

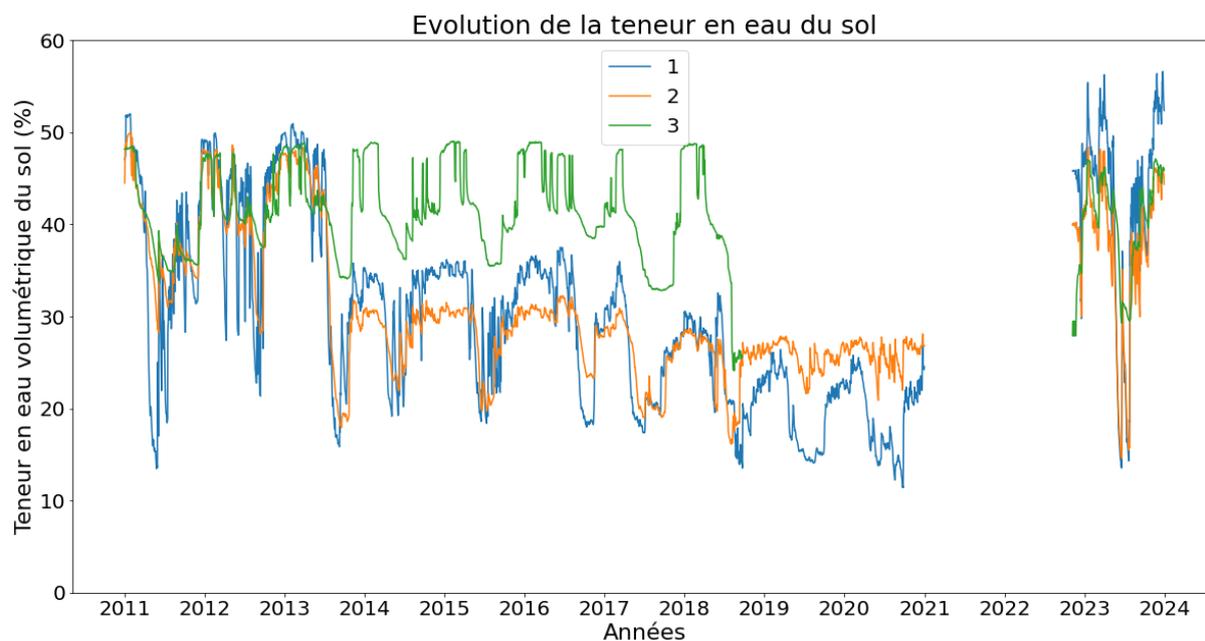


Figure 32 - Evolution du contenu en eau du sol suivie par les trois capteurs.

L'évolution de la hauteur de la nappe est illustrée Figure 33. Depuis la fin de l'année 2022, deux piézomètres ont été installés à une profondeur de 1,4 m sous la surface du sol, à deux emplacements relativement proches sur le site. Le sol peut être complètement saturé en eau sur l'ensemble du profil, car la nappe phréatique peut atteindre la surface, notamment en hiver ou au printemps, lors de fortes précipitations. Cette figure confirme que la saturation a bien été atteinte pendant l'hiver 2022-2023.

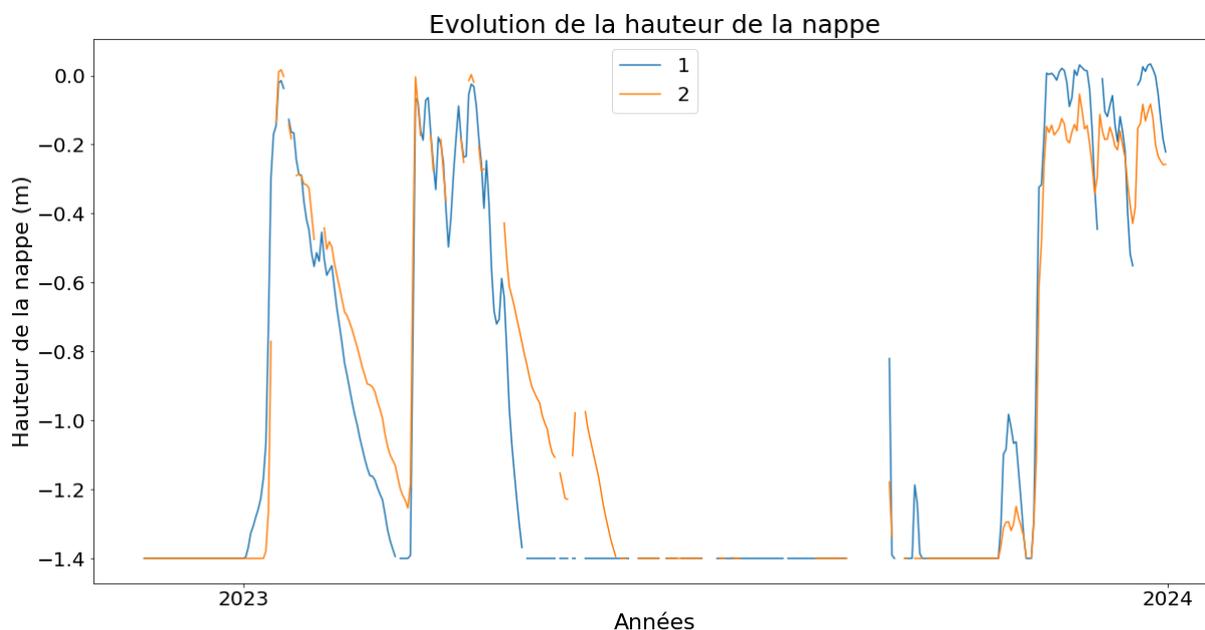


Figure 33 - Evolution de la hauteur de la nappe.

Comme illustré dans la section 2.7.3, la teneur en eau du sol relative aux données d'eddy covariance a été calculée comme une moyenne pondérée sur le profil. La Figure 34 présente trois courbes de teneur en eau du sol : deux basées sur les données des capteurs sur le terrain (SWC_EC 40 cm et SWC_EC 91 cm) et une sur les données modélisées par CARAIB (SWC_CARAIB).

La différence entre SWC_EC 40 cm et SWC_EC 91 cm réside dans la profondeur à laquelle la teneur en eau du sol a été intégrée. SWC_EC 40 cm correspond à la teneur en eau du sol pondérée sur les 40 premiers centimètres (prenant en compte les données des capteurs 1 et 2), tandis que SWC_EC 91 cm correspond à la teneur en eau du sol pondérée sur 91 centimètres (incluant les données de l'ensemble des capteurs). Le profil a été intégré jusqu'à 91 cm, car c'est la valeur initiale de la profondeur racinaire dans CARAIB.

SWC_EC 40 cm coïncide presque parfaitement avec les données modélisées entre 2013 et 2018. Ensuite, la teneur en eau modélisée devient légèrement inférieure à celle observée. De même, pour les trois premières années et en 2023, le contenu en eau du sol modélisé est nettement inférieur à SWC_EC 40 cm, probablement en raison de la remontée de la nappe phréatique près de la surface durant ces périodes. En revanche, SWC_EC 91 cm est systématiquement supérieur aux observations.

En comparant le biais et le MSE des Tableaux 27 et 28, il est évident que ces valeurs sont nettement supérieures lorsque le contenu en eau du sol modélisé est comparé à celui intégré sur 91 cm. Néanmoins, les trois courbes suivent une dynamique similaire, réagissant de manière coordonnée et rapide aux précipitations. En effet, sur l'ensemble de la période, le R^2 est élevé.

Le biais important entre SWC_EC 91 cm et les données observées s'explique par le fait que la moyenne pondérée accorde beaucoup plus de poids au capteur mesurant la teneur en eau à 50 cm de profondeur qu'à ceux plus proches de la surface. Étant donné que le sol est souvent saturé jusqu'à cette profondeur, SWC_EC 91 cm montre une teneur en eau plus élevée.

Le modèle montre que durant les étés 2018, 2019, 2020 et 2022, la teneur en eau du sol atteint des niveaux très faibles, probablement proches du point de flétrissement. L'été 2020 a enregistré la teneur en eau la plus faible (14,21 %). De plus, pour les années 2019, 2020 et 2022, les teneurs en eau sont restées relativement basses pendant une longue période. Bien que la teneur en eau du sol intégrée sur 40 cm soit en moyenne plus basse pendant ces années, les fluctuations sont moins prononcées et la valeur minimale ne descend pas aussi bas que les données modélisées.

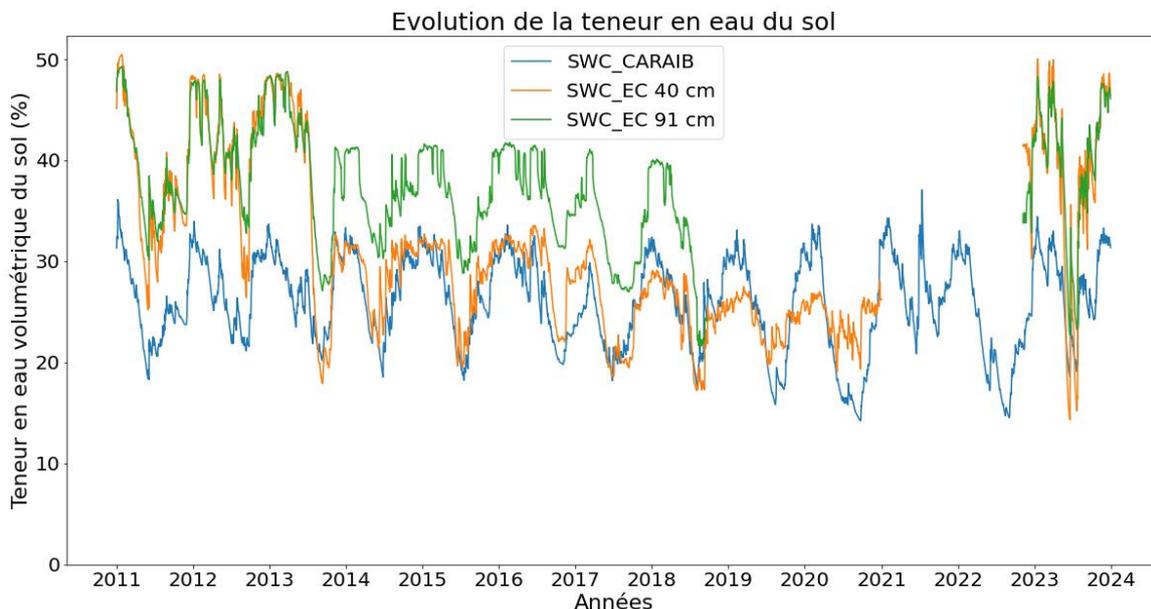


Figure 34 - Evolution temporelle de la teneur en eau modélisée et celle mesurée sur le terrain.

Tableau 27 - Paramètres statistiques pour la teneur en eau du sol intégrée sur 91 cm.

Année	R ²	MSE (% ²)	B _{moy} (%×jour ⁻¹)	B _{abs} (%×an ⁻¹)
2011	0,96	176,40	-13,16	4805,06
2012	0,88	218,06	-14,64	5359,97
2013	0,74	185,82	-12,70	4635,25
2014	0,92	83,91	-9,04	3299,62
2015	0,95	95,23	-9,68	3532,28
2016	0,97	115,47	-10,69	3913,43
2017	0,70	78,29	-8,25	3011,61
2018	0,86	69,62	-7,62	2051,45
2023	0,94	149,91	-11,82	4312,80

Tableau 28 - Paramètres statistiques pour la teneur en eau du sol intégrée sur 40 cm.

Année	R ²	MSE (% ²)	B _{moy} (%×jour ⁻¹)	B _{abs} (%×an ⁻¹)
2011	0,97	156,88	-12,22	4459,62
2012	0,88	206,38	-14,06	5144,51
2013	0,60	170,22	-9,45	3771,01
2014	0,88	6,47	-1,76	686,69
2015	0,94	5,69	-1,98	733,54
2016	0,90	11,25	-2,83	1049,07
2017	0,74	8,37	-0,62	881,41
2018	0,84	5,36	1,18	661,88
2019	0,85	12,85	0,89	1153,57
2020	0,75	26,92	-1,77	1676,81
2023	0,94	140,87	-10,45	4031,69

4.4.1.1 Effet de la profondeur racinaire sur la GPP

En complément de l'analyse de la teneur en eau du sol, une analyse de sensibilité a été réalisée pour évaluer l'impact de la profondeur racinaire sur la photosynthèse. Trois profondeurs racinaires différentes de 91 cm ont été testées : 60, 40 et 20 cm. La Figure 35 montre les différences du cumul de la GPP par rapport à la simulation de référence avec 91 cm de profondeur racinaire.

Plus la profondeur racinaire est réduite, plus la différence de GPP devient importante. Ce constat est particulièrement marqué en 2019, 2020 et 2022, probablement en raison d'un contenu en eau plus faible durant ces années. Cependant, ces différences restent petites par rapport aux valeurs annuelles de GPP. Ceci est confirmé par les valeurs des paramètres de sensibilité figurant dans le Tableau 29.

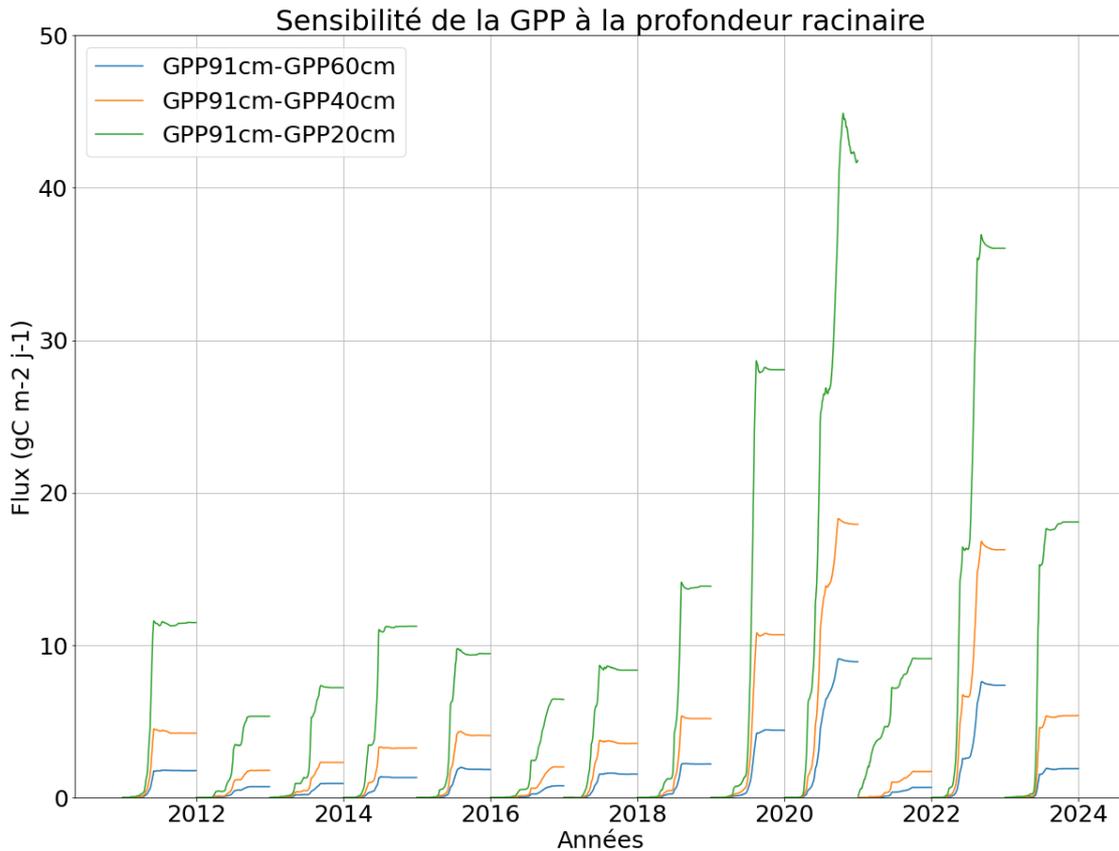


Figure 35 - Sensibilité de la productivité primaire brute à la profondeur racinaire.

Tableau 29 - Paramètres de l'analyse de sensibilité suite à la modification de la profondeur racinaire.

Profondeur (cm)	S_{out} (/)	$S_{out,in}$ (/)
60	-0,18	$5,19 \times 10^{-3}$
40	-0,41	$7,22 \times 10^{-3}$
20	-1,07	$1,37 \times 10^{-2}$

4.4.2 Evapotranspiration

L'évapotranspiration peut fournir des indications sur la GPP, car l'ouverture stomatique permet à la fois le passage du carbone et de l'eau. Lorsqu'il y a une similarité entre les données moyennes d'évapotranspiration observées et modélisées, les données modélisées peuvent fournir un aperçu de la GPP observée en l'absence de données d'évapotranspiration réelle. Ainsi, on pourrait anticiper une activité photosynthétique accrue durant l'été 2021, étant donné que l'évapotranspiration modélisée par CARAIB est particulièrement élevée cette année-là. Toutefois, il convient de rester prudent, car les données de 2016 montrent un désaccord entre les observations et le modèle. De plus, la variabilité est grande.

La Figure 36 illustre l'évolution de l'évapotranspiration réelle mesurée et modélisée. L'évapotranspiration modélisée du 2 septembre 2023, avec une valeur de 10,09 mm, a été retirée du graphique car elle a été considérée comme une valeur extrême.

Les données modélisées annuelles surestiment en moyenne l'évapotranspiration, à l'exception de l'année 2023 (Tableau 30). Le biais moyen sur toutes les années est de $0,36 \text{ mm} \times \text{j}^{-1}$. L'évapotranspiration modélisée et observée présente toutes deux une tendance symétrique, similaire à celle de la GPP : elles augmentent rapidement au printemps, atteignent un pic en été, puis diminuent.

L'été est défini comme la période s'étendant du 1^{er} mai au 1^{er} septembre, car c'est durant cette période que la GPP a chuté pendant les étés 2018, 2019 et 2020. Le Tableau 31 présente la moyenne et l'écart-type de l'évapotranspiration pour chaque été.

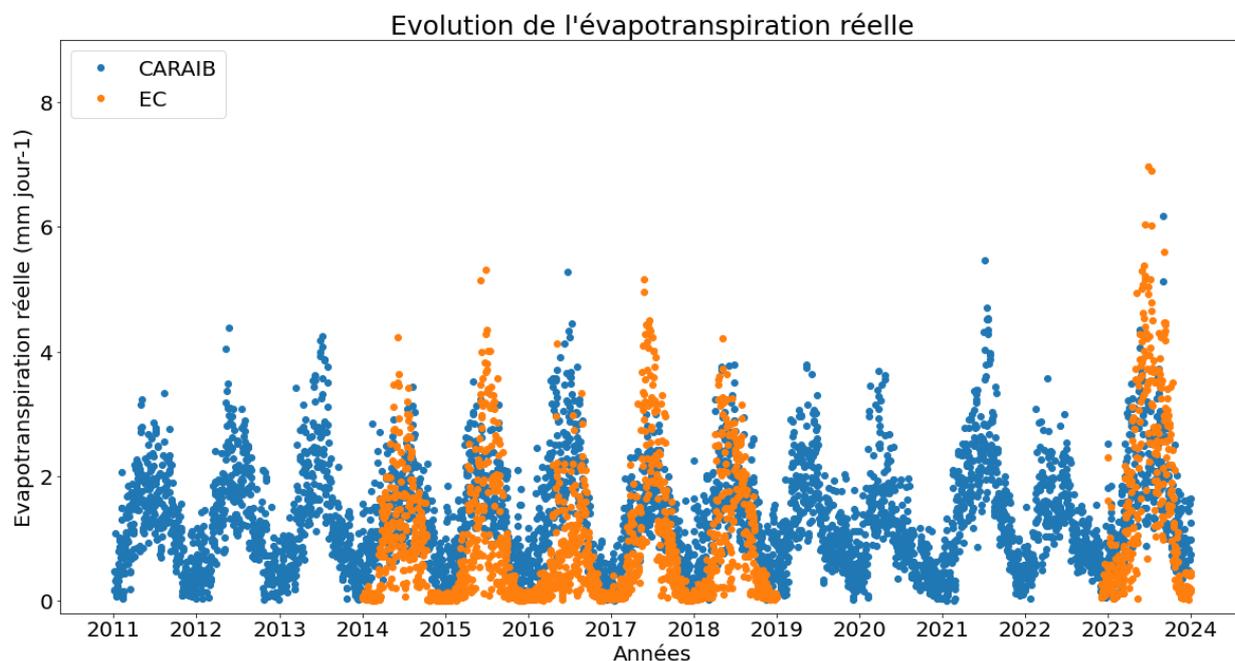


Figure 36 - Evolution temporelle de l'évapotranspiration modélisée et celle mesurée sur le terrain.

Tableau 30 - Paramètres statistiques de l'évapotranspiration.

Année	R ²	MSE (mm ² ×j ²)	B _{moy} (mm×j ⁻¹)	B _{abs} (mm×an ⁻¹)
2014	0,62	0,68	0,44	232,99
2015	0,58	0,99	0,42	284,94
2016	0,62	1,47	0,90	330,71
2017	0,67	0,87	0,07	247,08
2018	0,68	0,71	0,43	244,29
2023	0,66	1,40	-0,09	314,42

Tableau 31 - Moyennes et écarts-types de l'évapotranspiration réelle (EC) et modélisée (CARAIB).

Année	EC (mm×j ⁻¹)	CARAIB (mm×j ⁻¹)
Été 2011	/	1,75±0,55
Été 2012	/	2,04±0,68
Été 2013	/	2,13±0,84
Été 2014	1,54±0,91	1,75±0,56
Été 2015	1,89±1,22	1,85±0,55
Été 2016	1,06±0,77	2,43±0,83
Été 2017	2,33±1,25	1,66±0,54
Été 2018	1,78±0,88	1,95±0,72
Été 2019	/	1,67±0,76
Été 2020	/	1,16±0,51
Été 2021	/	2,51±0,86
Été 2022	/	1,42±0,54
Été 2023	3,14±1,38	2,37±0,85

4.4.3 Taux de chargement

La Figure 37 illustre le taux de chargement instantané de la prairie par les bovins. Lors des trois premières années, des expériences de rotation du bétail ont été effectuées, ce qui explique les fluctuations importantes du taux de chargement. Les années suivantes, le pâturage est maintenu permanent. L'agriculteur a adopté la même stratégie chaque année puisque la dynamique de relâchement du bétail est similaire bien que la densité de pâturage ne soit pas égale chaque année. En effet, le bétail est relâché, petit à petit, dans le pâturage au cours du printemps, augmentant ainsi la densité de pâturage jusqu'à atteindre une valeur maximale. Ensuite, le troupeau est ramené progressivement à la ferme. L'histogramme présenté à la Figure 38 résume le taux de chargement annuel ainsi que le taux de chargement moyen sur la période de pâturage.

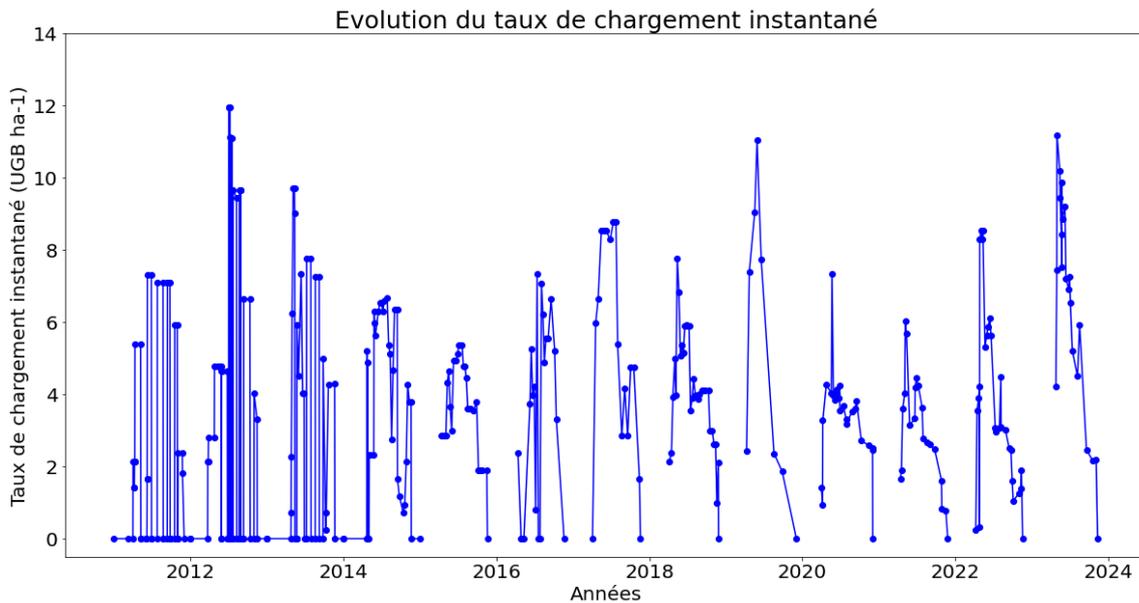


Figure 37 - Evolution du taux de chargement instantané.

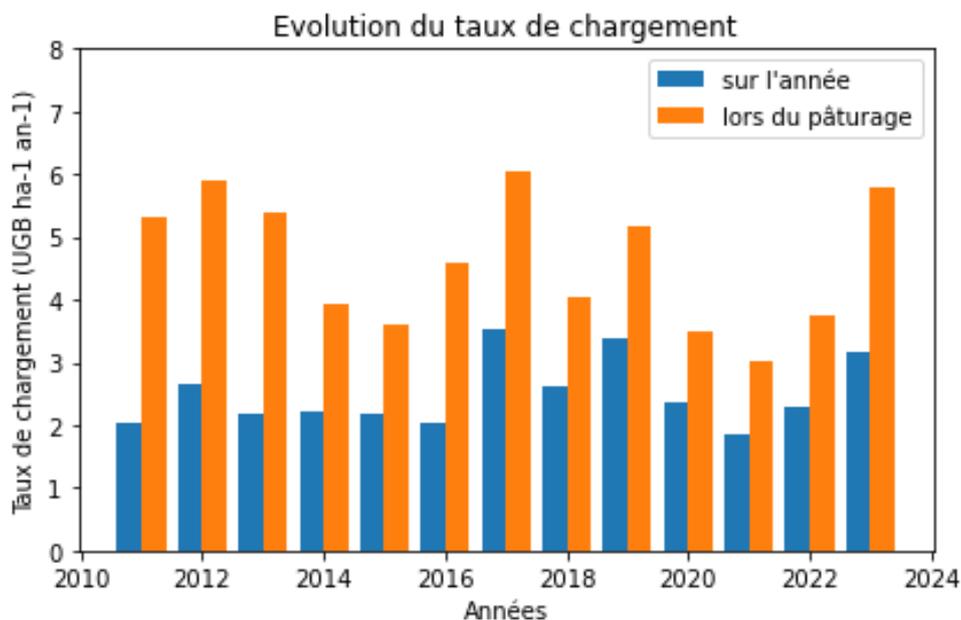


Figure 38 - Evolution du taux de chargement moyen annuel et pendant la période de pâturage.

4.4.4 Influence des paramètres sur la GPP

Pour répondre à l'objectif de cette section, les résultats présentés dans le Tableau 32 seront examinés. Ce tableau contient les valeurs moyennes de la GPP, de l'ETP, du contenu en eau du sol intégré jusqu'à 40 cm de profondeur, ainsi que le taux de chargement.

Le contenu en eau du sol a fortement diminué entre l'été 2016 et l'été 2017, et est resté assez bas durant les étés 2018, 2019 et 2020. La GPP montre une tendance à la baisse durant ces quatre étés puisqu'elle est inférieure à la moyenne.

L'année 2017 est la première à présenter un contenu en eau du sol estival assez faible combiné à un taux de chargement élevé. Malgré cela, la GPP reste dans la moyenne. Pour les trois années suivantes (2018, 2019, 2020), le contenu en eau du sol reste bas, mais le taux de pâturage varie. Que le taux de pâturage soit élevé ou faible, la GPP reste inférieure à la moyenne. Il semble donc que la GPP soit limitée par le contenu en eau du sol durant ces années-là.

L'été 2023, caractérisé par une teneur en eau du sol élevée et une forte densité de pâturage, affiche des valeurs de GPP nettement supérieures à celles des années précédentes. En revanche, bien que l'été 2016 ait été relativement humide par rapport aux autres années et que le taux de chargement ait été faible, la GPP est restée dans la moyenne.

Tableau 32 - Paramètres moyens entre le 1^{er} mai et 1^{er} septembre.

Été	GPP (gC×m ⁻² ×j ⁻¹)	ETP (mm×j ⁻¹)	SWC (%)	Taux chargement (UGB×ha ⁻¹)
2014	10,14	1,54	26,53	4,98
2015	10,31	1,89	24,42	4,36
2016	9,90	1,06	31,54	2,72
2017	9,74	2,33	21,07	7,28
2018	8,52	1,78	22,24	5,05
2019	8,87	/	22,31	7,75
2020	9,01	/	22,69	3,94
2021	/	/	/	3,81
2022	/	/	/	5,25
2023	12,37	3,14	28,81	7,26
Moyenne	9,86	1,96	24,95	5,24

Une autre approche utilisant les corrélations entre variables est présentée dans le Tableau 33. Pour chaque mois de chaque année de 2011 à 2023, la valeur moyenne de chaque variable est calculée, puis la corrélation entre les différentes variables est déterminée pour chaque mois.

Une plus grande disponibilité de rayonnement solaire semble généralement favoriser la photosynthèse, surtout pendant les mois de printemps et d'automne. Cependant, le rayonnement solaire a une corrélation moins forte pendant l'été. Une meilleure disponibilité en eau du sol est fortement liée à une augmentation de la GPP pendant l'été. Toutefois, un contenu en eau du sol élevée semble ne pas bénéficier à la GPP au printemps. Une humidité relative élevée semble parfois être associée à une meilleure photosynthèse pendant les mois d'été. En revanche, une humidité relative plus élevée en hiver et au printemps semble avoir un effet inhibiteur sur la GPP. Les effets du taux de chargement sur la GPP semblent plus variables et moins prononcés que d'autres facteurs. Les corrélations positives observées en juin et de manière moins marquée en septembre indiquent un possible effet bénéfique du taux de chargement sur la photosynthèse. Ce dernier aurait un effet négatif sur la photosynthèse en juillet. La température semble avoir un effet positif significatif sur la photosynthèse pour tous les mois de l'année sauf en juillet et en août où des températures élevées peuvent avoir un effet inhibiteur sur la photosynthèse. Les précipitations en été ont un effet positif sur la GPP alors que les précipitations au printemps y sont négativement corrélées.

Tableau 33 - Corrélations entre variables mensuelles influençant la GPP.

	GPP Janvier	GPP Février	GPP Mars	GPP Avril	GPP Mai	GPP Juin
Rayonnement	-0,21	0,18	0,24	0,25	0,65	0,59
Contenu en eau	-0,24	-0,45	-0,11	0,09	-0,43	-0,34
Humidité relative	-0,09	-0,59	-0,22	-0,13	-0,47	-0,55
Taux Chargement	/	/	0,04	-0,19	0,08	0,75
Température	0,77	0,60	0,60	0,27	0,36	0,35
Précipitations	0,35	0,25	0,48	0,15	-0,67	-0,44
	GPP Juillet	GPP Août	GPP Septembre	GPP Octobre	GPP Novembre	GPP Décembre
Rayonnement	-0,39	0,11	0,54	0,49	0,22	0,42
Contenu en eau	0,83	0,73	0,69	0,13	0,30	0,12
Humidité relative	0,79	0,42	0,15	-0,17	-0,49	-0,43
Taux Chargement	-0,42	0,29	0,41	-0,12	-0,56	-0,07
Température	-0,59	-0,34	0,57	0,78	0,37	0,74
Précipitations	0,54	0,41	0,09	0,14	-0,29	-0,28

5 Discussion

5.1 Variabilité des traits

L'étude de la variabilité temporelle des traits permet d'inférer les stratégies adoptées par les plantes et de comprendre pourquoi elles développent certaines caractéristiques. En observant ces traits au fil du temps, il est possible de mieux comprendre le fonctionnement phénologique des plantes et comment elles réagissent aux changements saisonniers.

Cependant, le modèle présente une limitation majeure dans l'intégration des traits, car il ne tient pas compte de leur variabilité temporelle. Il se base uniquement sur les valeurs moyennes, négligeant ainsi la fluctuation naturelle des traits au cours des différents stades phénologiques ainsi que leur réponse aux changements environnementaux saisonniers et interannuels. De plus, la période d'échantillonnage ne correspond pas à la période simulée par le modèle. L'échantillonnage, réalisé en 2024, a couvert une période de moins de quatre mois, tandis que les simulations du modèle s'étendent de 2011 à 2023. Les plantes ont été prélevées à plusieurs périodes spécifiques pendant le printemps 2024. Pendant cette saison, la photosynthèse prédomine et la croissance est intense. Cette période est également marquée par des variations rapides de température et de lumière, influençant directement les traits des plantes. Toutes ces incohérences peuvent affecter la précision de la représentation de la dynamique de la végétation ainsi que la quantification des stocks et flux de carbone. Pour améliorer la précision du modèle, il serait pertinent d'intégrer la variabilité temporelle des traits, en prenant en compte les fluctuations saisonnières des traits sur l'ensemble de la période simulée.

Les résultats de cette étude mettent en évidence des différences interspécifiques ainsi que des variations temporelles pour certains traits. En effet, pour l'ensemble des traits, le facteur espèce est significatif, ce qui se traduit par des différences notables entre les espèces pour un même trait, bien que des groupes d'espèces statistiquement proches aient pu être identifiés. De plus, certains traits comme g_0 , C:N_f et $\delta^{13}C_f$ montrent également une variabilité temporelle significative pour certaines espèces. (Barthram et Grant, 1994) observent eux aussi une variabilité temporelle de la SLA dans une prairie composée exclusivement de *Lolium perenne* L. et *Trifolium repens* L.. Cependant, (Parsons *et al.*, 1991) n'ont pas démontré de variation saisonnière de la SLA pour le trèfle. (Gubsch *et al.*, 2011) mettent en relation certains traits des plantes et montrent que le $\delta^{13}C_f$ des graminées était plus négatif en août qu'en mai. Pour une espèce étudiée en particulier, le $\delta^{13}C_f$ de *Lolium perenne* L. mesuré par (Hussain et Reigosa, 2017) est de même ordre de grandeur (30,5‰) que celui mesuré dans cette étude. Enfin, une variabilité intraspécifique importante a également été observée pour certains traits tels que SLA, g_0 ou encore le rapport C:N. Ce constat a déjà été reporté par (Harzé *et al.*, 2016). Ils ont observé que les traits fonctionnels des plantes peuvent varier de manière significative à plusieurs échelles, y compris au sein d'une même population.

CARAIB fixe la valeur de g_0 à $10 \text{ mmol} \times \text{m}^{-2} \times \text{s}^{-1}$ pour les plantes en C₃, comme la plupart des modèles (Lombardozzi *et al.*, 2015). (Miner *et al.*, 2017) regroupent une série de valeurs de g_0 pour diverses plantes d'un ensemble d'études et ont trouvé que le g_0 de *Trifolium repens* L. et *Lolium perenne* L. sont supérieures à ceux fixés dans le modèle. *Trifolium repens* L. a une valeur moyenne de $25,2 \text{ mmol} \times \text{m}^{-2} \times \text{s}^{-1}$, et la valeur pour *Lolium perenne* L., qui si elle est assimilée comme une herbe représentant une prairie tempérée, fluctue entre 25 et $56 \text{ mmol} \times \text{m}^{-2} \times \text{s}^{-1}$. Les valeurs mesurées au poromètre sont nettement plus élevées que le modèle pour toutes les espèces, hormis le ray-grass. Plusieurs explications peuvent être apportées pour expliquer les biais rencontrés. Un g_0 plus élevé peut résulter de la transpiration à travers les stomates partiellement ouverts. Cependant, il est difficile de vérifier leur fermeture en pratique bien que certains produits spécifiques existent pour augmenter leur degré de fermeture. Ceci peut être effectué par l'ajout d'acide abscissique sur les feuilles (Hsu *et al.*, 2021). Etant donné que (Remy, 2023) s'est aperçue que l'application préalable d'acide abscissique sur les feuilles n'avait pas d'effet significatif sur la mesure de conductance stomatique, il a été décidé

de ne pas en appliquer sur les feuilles fraîches. Pour rappel, les mesures de g_0 ont été effectuées sur deux feuilles distinctes pour chaque échantillon, et la valeur moyenne des deux mesures a été utilisée. Il est important de noter que la variabilité des mesures de g_0 entre deux feuilles d'un même individu peut être significative. Pour les feuilles plus petites qui ne couvrent pas entièrement la surface de la chambre de mesure, il était nécessaire de les coller ensemble afin d'assurer un recouvrement complet de la chambre. Cependant, cela doit être fait rapidement car le poromètre dispose d'un laps de temps limité avant le début de la mesure, ce qui rend difficile l'insertion et l'étanchéité parfaite de la chambre avec l'air extérieur n'est pas assurée. De plus, il est important de noter que l'appareil de mesure présente une marge d'erreur d'environ 10 %.

CARAIB fixe la valeur de la SLA à $0,018 \text{ m}^2 \times \text{g}^{-1} \text{C}$ pour les herbacées. Cependant, les valeurs insérées dans le modèle étaient comprises $0,046$ et $0,07 \text{ m}^2 \times \text{g}^{-1} \text{C}$. Étant donné la précision des balances analytiques, cette différence ne peut pas être attribuée à la masse sèche. En revanche, elle pourrait résulter de la surface totale des feuilles. En effet, scanner une feuille fortement repliée ou découpée, comme celle du pissenlit, est une tâche délicate, ce qui signifie que l'aire mesurée par le logiciel ImageJ peut être égale ou inférieure à l'aire réelle. Étant donné que la surface totale des feuilles devrait être plus grande pour certaines espèces, cela entraîne une sous-estimation de la SLA calculée. Ceci va en contradiction avec les valeurs de SLA plus basses prédéfinies dans le modèle. Toutefois, (Barthram et Grant, 1994 ; Parsons *et al.*, 1991) ont trouvé des SLA semblables à cette étude pour le trèfle et le ray-grass. De plus, ce trait augmente avec la dose d'azote appliquée sur le champ (Peters *et al.*, 2021).

CARAIB fixe la valeur du rapport C:N des feuilles à 20 et celui des racines à $32 \text{ molC} \times \text{mol}^{-1} \text{N}$. Cependant, les valeurs insérées pour le ray-grass et le pâturin indiquent des ratios beaucoup plus élevés pour les feuilles. Cette différence s'explique par une proportion plus importante de tiges dans l'échantillon par rapport aux feuilles. En effet, en raison de la faible quantité de feuilles présentes, l'échantillon broyé n'était pas suffisamment représentatif des feuilles seules et était donc largement composé de tiges, qui peuvent être assez dures. Étant donné que la teneur en azote dans l'échantillon était à la limite de la détection, plusieurs rapports C:N, notamment pour le ray-grass et le pâturin, ont nécessité une analyse des valeurs extrêmes. Ainsi, pour plusieurs périodes, certains rapports beaucoup trop élevés par rapport à l'étendue des données ont été écartés.

Une plante et donc ces traits évoluent en fonction des conditions environnementales (Liu *et al.*, 2022). En effet, une plante s'adapte en permanence à son environnement. La compétition pour les ressources entre les plantes s'applique lorsque ces dernières sont limitées. Dans une prairie naturelle, la compétition pour la lumière, l'eau et les nutriments prédomine. Les caractéristiques morphologiques des plantes changent au cours de la saison en fonction des stratégies d'acquisition des ressources, qui évoluent selon les différents stades de développement phénologique de la plante (Gubsch *et al.*, 2011). Chaque plante adopte une stratégie de la ressource qui lui est propre. Par exemple, le rapport C:N des légumineuses est généralement inférieur aux non-légumineuses (Craine *et al.*, 2002), en raison de leur capacité à capter l'azote atmosphérique via des associations avec des bactéries dans leur nodules racinaires.

Toutefois, la présence d'un pâturage modifie l'équilibre de la prairie vers un nouvel état stable (Noy-Meir *et al.*, 1989), ce qui peut s'expliquer par le fait que dans les pâturages permanents intensément pâturés, les plantes sont soumises à un stress dû aux fréquentes défoliations (Peters *et al.*, 2021). Le broutage répété, combiné à d'autres facteurs mentionnés dans la section 1.5.1, entraîne irrémédiablement des modifications dans l'écosystème. De plus, l'appétence des plantes peut engendrer une sélection des espèces et donc des traits dans la communauté végétale. Ce facteur est cependant moins important pour les bovins, puisqu'ils sont moins sélectifs que d'autres animaux (Matches, 1992). Le pâturage tend à favoriser des plantes annuelles par rapport aux plantes pérennes, ainsi que des petites tailles à développement stolonifère et en rosette plutôt que celles à architecture touffue (Díaz *et al.*, 2007). Il tendrait également à favoriser la croissance du trèfle par rapport aux graminées durant l'été (Parsons *et al.*, 1991).

(Chapman *et al.*, 1990) démontrent que la défoliation du trèfle a pour conséquence d'augmenter sa SLA. Il serait donc plus avantageux pour cette espèce d'investir moins de carbone par unité de surface foliaire en présence de pâturage. Une surface foliaire plus élevée par unité de masse foliaire ou une teneur en azote foliaire plus élevée reflètent des stratégies visant à augmenter l'absorption de lumière, ce qui favorise la photosynthèse (Peters *et al.*, 2021). Par ailleurs, (Parsons *et al.*, 1991) ont remarqué que la composition botanique d'un écosystème varie dans le temps et qu'elle est également fonction de l'intensité du pâturage et du type d'herbivore présent (Matches, 1992). Certaines plantes sont donc favorisées puisqu'elles possèdent des traits plus avantageux. Ces espèces voient leur population augmenter, tandis que les celles moins adaptées tendent à diminuer.

5.2 Corrélation entre les traits

La corrélation des traits a été étudiée grâce à la réalisation d'une matrice de corrélation et à la représentation des traits dans le premier plan facteur de l'ACP. Plusieurs relations entre les traits sont ressorties.

L'analyse a montré que l'azote foliaire est fortement et négativement corrélé au rapport C:N foliaire et racinaire. Plus la quantité d'azote foliaire est importante, plus le rapport C:N à la fois des feuilles et des racines diminue. Il y a donc une relation positive entre la quantité d'azote présente dans les feuilles et les racines. La relation entre l'azote foliaire et le rapport C:N foliaire est évidente puisque la concentration en carbone de la feuille ne varie pratiquement pas et que l'azote se trouve au dénominateur.

Une autre relation fortement négative lie le rapport C:N_f au $\delta^{13}\text{C}_r$. Plus le rapport C:N foliaire est grand, plus la discrimination isotopique du carbone des racines est importante, ce qui se traduit par un $\delta^{13}\text{C}_r$ plus négatif. Une autre relation d'intensité modérément négative lie C:N_f avec le $\delta^{13}\text{C}_f$. L'intensité et le signe de ces corrélations pourraient s'expliquer par le fait qu'un rapport $\delta^{13}\text{C}$ plus négatif est dû à une ouverture plus importante des stomates, ce qui augmente la discrimination isotopique du carbone durant la photosynthèse. Les glucides produits pendant ce processus, ayant subi une forte discrimination isotopique, sont ensuite transportés vers les racines. Cela explique pourquoi les valeurs de $\delta^{13}\text{C}_r$ deviennent plus négatives. Cette hypothèse est confirmée par plusieurs corrélations. En effet, à mesure que le rapport C:N_f augmente, le $\delta^{13}\text{C}_r$ devient encore plus négatif. De plus, le transport peut être confirmé par une corrélation fortement positive entre C:N_f et C:N_r et entre $\delta^{13}\text{C}_f$ et $\delta^{13}\text{C}_r$. Les organes végétaux s'échangent donc des nutriments par l'intermédiaire des conduits vasculaires.

(Dawson *et al.*, 2002) ont montré qu'un $\delta^{13}\text{C}$ plus négatif peut indiquer une activité photosynthétique ou une conductance stomatique plus élevée. En effet, une plus grande SLA se traduit par une feuille plus fine mais plus grande, qui augmente la surface d'interception des rayons du soleil (Peters *et al.*, 2021). (Hodgson *et al.*, 2011) montrent que la SLA et le $\delta^{13}\text{C}_f$ sont corrélés avec la photosynthèse et que la SLA est sensible à la disponibilité en azote et aux changements de lumière. (Funk *et al.*, 2017) affirment que la relation entre l'azote et la SLA est particulièrement bien documentée, et que ces deux traits présentent une corrélation positive. L'ACP réalisée par (Gubsch *et al.*, 2011) montre que l'azote foliaire et la SLA étaient corrélés ensemble et s'opposent au $\delta^{13}\text{C}_f$. En revanche, dans cette étude, seule une légère relation négative entre le SLA et l'azote foliaire a été observée.

(Ryser et Urbas, 2000) ont déduit que les graminées peuvent présenter deux types de stratégies en réponse à la disponibilité des nutriments et aux conditions environnementales. La première stratégie est une croissance rapide qui maximise l'exploitation des ressources, associée à des concentrations élevées en azote foliaire, une SLA élevée et une courte durée de vie des feuilles. La deuxième stratégie est une croissance lente qui maximise la conservation des ressources, caractérisée par une SLA faible, de faibles concentrations d'azote foliaire et une longue durée de vie des feuilles.

Les corrélations calculées doivent être interprétées avec prudence, car seuls 5 individus par espèce ont été inclus dans l'analyse. C'est pourquoi seules les corrélations modérées ou élevées ont été discutées. Pour confirmer les corrélations observées entre les traits, il serait pertinent de réexaminer l'analyse en augmentant le nombre d'échantillons et en incluant éventuellement de nouvelles espèces. Une telle étude permettrait de vérifier et de confirmer certaines relations entre les traits. Par ailleurs, il serait intéressant d'approfondir l'analyse en procédant à une classification des espèces en groupes proches. Enfin, si la variabilité temporelle est également étudiée, il serait pertinent de séparer, pour chaque étape de la phénologie, les relations entre les traits afin de mieux comprendre la physiologie de la plante.

5.3 Calibration de g_1

Pour tenter d'égaliser les deux fractionnements, une autre solution a été de réviser la valeur du paramètre b de la relation de Farquhar. Pour les plantes en C_3 , si le paramètre d est égal à 0, comme c'était le cas dans ce travail, la valeur de b fixée dans le modèle (27 ‰) peut être légèrement réduite (Cernusak *et al.*, 2009). La valeur extrême inférieure (24 ‰) a servi pour introduire la valeur $b-a$ dans le modèle (le paramètre $b-a$ de CARAIB est passé de 22,6 à 19,6 ‰ puisque a est égal à 4,4‰). Cependant, le fractionnement isotopique ne diminuait pas suffisamment pour atteindre l'égalité tout en conservant des valeurs réalistes pour les paramètres de Leuning ou de Ball-Berry. Avec ces valeurs extrêmement faibles, la biomasse calculée par le modèle aurait été très faible, car ces valeurs indiquent une fermeture presque totale des stomates.

Seul le ray-grass, avec un faible g_0 , présentait un fractionnement fortement sensible aux modifications de g_1 . En revanche, pour les autres espèces, une forte diminution de g_1 dans le modèle de Ball-Berry ou de g_{11} et d_{01} dans le modèle de Leuning ne se traduit que par une très faible réduction du fractionnement, voire aucune.

L'égalité des fractionnements n'a pas été atteinte, probablement en raison des valeurs de g_0 et SLA introduites dans le modèle, qui sont bien plus élevées que les valeurs préfixées. Selon la formulation de Ball-Berry, une valeur de g_1 de 6,90 est obtenue pour *Trifolium pratense L.* et des valeurs comprises entre 14,76 et 6,43 pour *Lolium perenne L.* (Miner *et al.*, 2017). Les valeurs obtenues lors de la tentative de calibration de g_1 pour l'ensemble des espèces, sauf pour le ray-grass, n'ont donc pas de sens physique et ne sont pas réalistes. Par conséquent, la simulation a été réalisée avec le paramètre g_1 fixé à 9.

La valeur introduite pour le paramètre $b-a$ est uniformisée pour l'ensemble des espèces. Cependant, le fractionnement isotopique peut varier d'une espèce à l'autre (McNevin *et al.*, 2007). Une valeur spécifique par espèce pourrait donc être attribuée. De plus, une reformulation de Farquhar, prenant en compte l'interaction entre plusieurs gaz entrant dans la feuille, peut entraîner une variation du fractionnement isotopique de l'ordre de 1 à 2 ‰ (Farquhar et Cernusak, 2012). Cet aspect non négligeable pourrait être intégré dans le modèle CARAIB. La prise en compte de cet effet dans le modèle conduirait à un $\Delta_{\text{modèle}}$ plus faible que celui actuellement calculé, ce qui pourrait résoudre le problème des valeurs de g_1 calibrées trop faibles.

5.4 Validation du modèle

Il est difficile de déterminer a priori le signe du bilan de carbone du site expérimental de Dorinne en raison de l'intensité élevée du pâturage et de l'ancienneté de la pâture. En effet, une forte densité animale augmente la respiration totale de l'écosystème. De plus, après plusieurs décennies, le stock de carbone n'augmente plus et tend naturellement vers un équilibre (Smith, 2014).

Plusieurs auteurs se sont intéressés au bilan des échanges gazeux du site expérimental de Dorinne. (Gourlez De La Motte *et al.*, 2016) ont étudié le bilan de la prairie entre 2011 et 2014. Ils ont conclu que la prairie agissait comme un puits relativement stable, bien qu'ils n'aient pas pris en compte les émissions de N₂O dans le bilan total. Pour expliquer ce puits stable et persistant, ils émettent l'hypothèse que la fertilisation azotée anthropique et naturelle pourrait en être la cause. Ils ont également constaté que tant les pratiques de gestion que les conditions météorologiques influencent les flux de carbone. Enfin, selon eux, d'importants apports de carbone via la fertilisation organique, combinés à de faibles sorties de carbone liées à la production de viande, ont permis de maintenir un puits de carbone.

(Gourlez De La Motte *et al.*, 2019) ont tenté de déterminer si la part de la respiration des vaches, non prise en compte par le système d'EC car située hors de la zone de *footprint*, avait un impact significatif sur le bilan de l'écosystème. Comme les animaux se déplacent dans la prairie au cours du temps, leur respiration n'est pas toujours détectable par le système de mesure. Le flux de respiration hétérotrophe lié au bétail n'est donc pas intégré si les animaux ne se trouvent pas dans la zone de détection. Ils ont démontré qu'en intégrant la totalité de la respiration du bétail, la prairie pâturée agissait toujours comme un puits, bien que la NEE soit réduite d'environ 40 %. Les chiffres 52 et 64 dans le Tableau 34 représentent la quantité de carbone respirée par les vaches, non détectée par la technique d'*eddy covariance*.

(Jérôme, 2014) a également examiné le bilan complet de la prairie de Dorinne. Cependant, les résultats de la NEE trouvés ne concordent pas entièrement avec ceux de (Gourlez De La Motte *et al.*, 2016), car ils sont positifs. (Jérôme, 2014) conclut que la productivité nette du biome (NBP) et donc que le bilan total de la prairie pâturée est, en moyenne, neutre sur les trois années étudiées. Il a également mis en évidence une variabilité interannuelle du bilan. (Vandewattyne, 2019) a quant à lui modélisé la prairie de Dorinne à l'aide du modèle TADA et a observé une GPP modélisée plus faible que celle rapportée par les autres auteurs.

(Tallec *et al.*, 2012) ont examiné les échanges de CO₂ sur une période de six ans dans deux types de prairies, l'une gérée de manière intensive et l'autre de manière extensive. Les résultats montrent que, lors de saisons de croissance plus sèches que la normale, l'application de fertilisants azotés et le maintien d'une forte pression de pâturage permettent de préserver l'activité photosynthétique, favorisant ainsi le potentiel de stockage de carbone de la prairie. En revanche, lors des années avec une saison de croissance plus humide, la gestion intensive diminue le potentiel de stockage de carbone, principalement en raison d'une libération accrue de CO₂ due à la respiration hétérotrophe. Ce même auteur prétend également que la vitesse de croissance est plus élevée pour les espèces végétales de la parcelle gérée de manière intensive puisqu'elles sont particulièrement adaptées à la fertilisation azotée et à une pression de pâturage plus importante.

De nombreuses études menées sur des prairies intensivement gérées, principalement en Europe, s'accordent toutes à affirmer qu'elles agissent comme des puits nets de carbone (Ammann *et al.*, 2007 ; Allard *et al.*, 2007 ; Peichl *et al.*, 2011 ; Rutledge *et al.*, 2015 ; Jaksic *et al.*, 2006 ; Mudge *et al.*, 2011 ; Soussana *et al.*, 2007).

Tableau 34 - Synthèse bibliographique du cycle de carbone de la prairie pâturée de Dorinne ($gC \times m^{-2} \times an^{-1}$).

Année	GPP	RECO	NEE	NBP	Source
2011	2313	2260	-52 [-25 -64]	-160	Gourlez De La Motte <i>et al.</i> , 2016
2012	2250	2091	-159 [-140 -176]	-147	
2013	2024	1921	-102 [-85 -111]	-87	
2014	2357	2164	-193 [-158 -218]	-176	
2013	2024	1921+52=1973	-102-52=-50	/	Gourlez De La Motte <i>et al.</i> , 2019
2015	/	/	-186-64=-122	/	
2013	1749,9	2004,5	254,6	/	Vandewattyne, 2019
12/5/2010 au 12/5/2011	2300±57	2458±13	158±55	-7±59	Jérôme, 2014
13/5/2011 au 12/5/2012	2530±33	2568±13	38±30	40±31	
13/5/2012 au 12/5/2013	2164±40	2097±14	-67±38	-53 ±38	

La modélisation du bilan de carbone de la prairie intégrant l'ensemble des traits ne s'est pas avérée concluante. Une analyse de sensibilité a alors permis de mettre en avant les traits les plus influents dans la modélisation de la GPP. Il s'est avéré que la GPP est assez sensible à la SLA et dans une moindre mesure C:N_f, tandis qu'elle est très peu sensible à g₀. Une diminution de la SLA a montré une hausse significative de la GPP. Cela résulte peut-être de la relation de (Walker *et al.*, 2014), utilisée dans CARAIB. Cette relation est basée sur un grand nombre d'espèces et relie V_{c,max} à l'azote foliaire et à SLA. Il serait peut-être approprié de revoir cette relation, d'autant plus que (Madani *et al.*, 2018) prétendent que la GPP augmente avec la SLA jusqu'à atteindre une valeur seuil, au-delà de laquelle elle reste relativement constante.

Pour valoriser la mesure des traits en laboratoire et sur le terrain, il a été décidé de conserver les valeurs de g₀ et SLA sans modification. Cependant, le C:N_f du ray-grass et du pâturin ont été fixé à 20 car la majorité de l'échantillon était constituée de tiges plutôt que de feuilles, ces tiges étant assez dures. De plus, lors de la dernière collecte sur le terrain, la plupart des graminées étaient en phase de sénescence. Ceci peut expliquer la valeur élevée de C:N_f obtenue pour ces deux espèces.

Les résultats ont révélé un biais important entre les données observées et modélisées, tant pour la GPP que pour la RECO. Les valeurs observées de la RECO et de la GPP étaient significativement plus élevées en moyenne et présentaient des pics plus intenses par rapport aux données modélisées. La NEE cumulée issue des données d'*eddy covariance* a diminué en valeurs négatives jusqu'en 2017. Ensuite, pendant les années 2018, 2019, et 2023 la prairie s'est comportée comme une source de carbone.

D'une part, le biais de GPP entre les données observées et modélisées pourrait être expliqué par une SLA trop importante intégrée dans le modèle. De plus, seules cinq espèces ont été intégrées dans le

modèle. Bien que ces espèces soient relativement bien représentées, la prairie contient une diversité plus grande avec une biomasse spécifique à chaque espèce. La proportion exacte des espèces présente dans le *footprint* n'est pas connue mais on peut raisonnablement évoquer l'homogénéité des espèces. En conséquence, la GPP modélisée ne correspond pas exactement à celle mesurée par la méthode d'*eddy covariance*.

D'autre part, plusieurs explications peuvent être apportées pour expliquer la chute de la GPP issue des données d'*eddy covariance* pendant le printemps et l'été des années 2018 à 2020. L'analyse des précipitations combinées aux données du bilan climatologique de l'IRM (IRM, 2024), ont montré que les précipitations étaient normales entre 2011 et 2016. Cependant, l'année 2017 a marqué un tournant, puisqu'elle a été plus sèche que la normale et a connu un printemps très sec et un été sec. Cette année a été suivie par trois années (2018-2020) plus sèches que la normale. L'année 2022 a également été relativement sèche. L'année 2018 a connu un printemps sec (environ 35 % de pluie en moins que la normale) et un été très chaud (2,5 à 3°C au-dessus de la normale), mais avec des précipitations normales. L'été 2019 a été déficitaire en précipitations (environ 30 % en moins par rapport à la normale), et surtout le printemps 2020 a été relativement sec (environ 55 % de pluie en moins que la normale). L'année 2022 a connu un printemps très sec (environ 70 % de déficit par rapport à la normale) et un été très sec (40 % de pluie en moins que la normale). Les printemps et les étés de ces années ont été légèrement plus chauds que la normale, d'environ 1°C. L'année 2023 a connu un printemps et un été plus humides que la normale.

Les résultats ont montré que la GPP au printemps était corrélée à un climat pas trop humide et plutôt chaud. Au contraire, en été, la GPP serait inhibée par un manque d'eau et d'un excès de chaleur. Le taux de chargement aurait un impact moins important que les autres variables. Il serait même bénéfique certains mois de l'année (surtout en juin et en septembre), mais il diminuerait la GPP en juillet.

Il semblerait donc que ces années plus sèches que la normale seraient liées à la chute de la GPP. De plus, durant ces années, deux d'entre-elles (2018 et 2019) s'avèrent être des sources de carbone. Il est donc fortement probable que des températures plus importantes en été 2018 combinées à un contenu en eau du sol plus faible que la normale durant ces années aurait restreint la GPP et que la RECO l'aurait même dépassée, faisant passer la prairie d'un puits à une source de carbone. Le taux de chargement aurait donc que peu d'impact sur la diminution de la GPP au printemps et en été entre 2018 et 2020, car il est faiblement corrélé à la GPP. De plus, pour ces mêmes années, entre le 1^{er} mai et le 1^{er} septembre, bien que l'intensité du pâturage varie fortement, la GPP n'est que peu impactée alors que le contenu en eau du sol avait une moyenne relativement constante.

Les conditions climatiques ont donc un impact sur le potentiel de stockage de carbone d'une prairie. (Tallec *et al.*, 2012 ; Klumpp *et al.*, 2011) montrent qu'une forte pluviosité associée à des températures plus douces en automne et en hiver, sont favorables au stockage de carbone. Au contraire, des conditions sèches et des vagues de chaleur réduisent la GPP et entraînent donc une diminution du stockage de carbone, voire même une inversion du puits en source (Ciais *et al.*, 2005).

Les prélèvements de biomasse ne suggèrent pas que 2023 ait été une année exceptionnelle en termes de GPP puisque la biomasse relevée est inférieure à 2021. De plus, les valeurs de biomasse doivent être multipliées par le pourcentage de carbone contenu dans les plantes, soit environ 40 %, pour obtenir une estimation de la GPP. La biomasse mesurée sur les trois années ne correspond donc pas aux valeurs de GPP mesurées par *eddy covariance* puisqu'elle est bien trop faible lorsqu'on cumule la biomasse sur une année entière. Bien que les prélèvements de biomasse soient ponctuels et que la méthode d'*eddy covariance* mesure le flux à l'intérieur du *footprint*, la différence observée ne peut pas être expliquée uniquement par la variabilité des deux méthodes, surtout si l'on suppose une homogénéité de la GPP sur la parcelle.

5.5 Amélioration du modèle CARAIB

Dans le modèle CARAIB, seuls les traits moyens des plantes ont été paramétrés, sans intégrer le parcours phytotechnique, ni la présence du bétail. Ces éléments sont pourtant essentiels pour étudier le bilan total du carbone de la prairie.

Tout d'abord, comme il a été énoncé précédemment, le modèle présente une limitation majeure puisqu'il ne prend pas en compte de la variabilité temporelle des traits. Il se base uniquement sur leurs valeurs moyennes, alors qu'il a été démontré qu'il existe pour certains traits des différences significatives à travers les périodes d'échantillonnages.

Ensuite, une fertilisation intensive en azote peut entraîner une hausse de la GPP et de la RECO d'environ 15 % (Skinner, 2013). En revanche, en fonction de la quantité de fertilisant ajoutée, la NEE peut augmenter, diminuer ou rester stable.

Enfin, la présence de bovins dans une pâture induit des impacts directs et indirects (Jérôme, 2014). Les impacts indirects incluent la consommation de biomasse, les dépôts d'excrétions et la compaction du sol par les animaux. L'impact direct résulte quant à lui des émissions de GES (CO₂ et CH₄) par la respiration hétérotrophe des bovins qui s'ajoutent à la respiration autotrophe des végétaux et la respiration hétérotrophe des bactéries.

Premièrement, la consommation de biomasse réduit la quantité de carbone séquestrée dans la matière végétale. Le broutage diminue la biomasse aérienne et, par conséquent, la GPP. Cependant, la défoliation peut stimuler la croissance de nouvelles feuilles en éliminant les plantes moins productives. En revanche, si la densité d'herbivores devient trop élevée, le taux de renouvellement des plantes peut être dépassé, conduisant à leur dépérissement.

La dernière version du modèle CARAIB utilisée ne permet pas de modéliser le broutage de l'herbe par les bovins, c'est pour cette raison qu'elle n'a pas été représentée. Pourtant, cette composante est essentielle pour une évaluation complète du bilan total de l'écosystème (Digrado, 2018).

Ensuite, l'urine et les excréments des animaux, agissant comme des engrais, favorisent la croissance des plantes. Cependant, ces dépôts ne sont pas uniformément répartis, créant des inégalités de ressources entre les plantes. Le rapport C:N de la matière organique du sol et des plantes est affecté par la quantité d'azote restituée au sol. Il est donc possible qu'un échantillon prélevé dans une zone enrichie en azote présente un rapport C:N légèrement différent d'un échantillon n'ayant pas bénéficié de ces engrais naturels. Ainsi, les excréments animaux modifient ainsi les cycles biogéochimiques naturels du carbone et de l'azote. Un taux de chargement trop élevé et donc inadapté peut déséquilibrer ces cycles et entraîner de graves problèmes environnementaux (Soussana et Lemaire, 2014).

Enfin, le piétinement des plantes endommage le matériel végétal et réduirait la photosynthèse (Vuichard *et al.*, 2007). La compaction du sol affecte l'infiltration et l'oxygénation, favorisant la respiration anaérobie dans un sol saturé en eau.

Un autre aspect à améliorer est la prise en compte de la dynamique de la nappe dans le modèle. En effet, le modèle CARAIB ne simule pas la remontée de la nappe en surface. Or, il a été observé que le site expérimental de Dorinne connaît des remontées de nappe lors d'événements pluvieux intenses et prolongés.

6 Conclusions

Ce travail a examiné le bilan de carbone d'une prairie permanente intensivement gérée en utilisant un modèle dynamique de végétation. Pour affiner les paramètres du modèle, trois échantillonnages ont été réalisés au printemps sur cinq espèces dominantes.

Les résultats ont révélé que les traits étudiés diffèrent significativement entre les espèces, bien que certaines espèces puissent appartenir à des groupes statistiquement proches. Pour certains traits, la période d'échantillonnage a également été un facteur significatif pour une même espèce. L'analyse en composantes principales a montré que la SLA est corrélée au rapport C:N des feuilles et des racines, tandis qu'ils sont inversement corrélés à l'azote foliaire et au $\delta^{13}\text{C}$ des feuilles et des racines. La conductance stomatique minimale n'a montré de corrélation avec aucun des traits étudiés.

Dans le modèle CARAIB, les traits moyens des cinq espèces y ont été introduits. La dernière étape avant l'analyse du cycle du carbone était la calibration du paramètre g_1 , qui a été réussie uniquement pour le ray-grass. Pour les autres espèces, ce paramètre a été fixé à 9.

Les résultats concernant la GPP et la RECO ont révélé un biais important entre les données d'*eddy covariance* et les données modélisées, avec des valeurs observées de RECO et de GPP significativement plus élevées en moyenne, et une variabilité interannuelle beaucoup plus prononcée que celle modélisée. La somme cumulée de la NEE indique que la prairie se comporte globalement comme un puits de carbone. Toutefois, pour les données issues de l'*eddy covariance*, trois années (2018, 2019 et 2023) se sont révélées être des sources de carbone.

Une analyse complémentaire a mis en évidence les raisons pour lesquelles la GPP issue des données d'*eddy covariance* diminuait en fin de période printanière et au début de l'été pour les années 2018 à 2020. Il semble que le manque d'eau dans le sol pendant cette période ait fortement limité la GPP durant ces trois années. Le taux de chargement de la prairie n'est pas responsable de cette baisse, étant donné qu'il est faiblement corrélé à la GPP.

Cependant, l'intégralité du cycle du carbone n'a pas été représentée. En effet, la modélisation n'a pas pris en compte la présence du bétail ni le parcours phytotechnique de l'agriculteur, qui sont des éléments essentiels pour une représentation complète du budget total de carbone de la prairie.

7 Bibliographie

- Allard, V., Soussana, J.-F., Falcimagne, R., Berbigier, P., Bonnefond, J. M., Ceschia, E., D'hour, P., Hénault, C., Laville, P., Martin, C., & Pinarès-Patino, C. (2007). The role of grazing management for the net biome productivity and greenhouse gas budget (CO₂, N₂O and CH₄) of semi-natural grassland. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 121(1-2), 47-58. <https://doi.org/10.1016/j.agee.2006.12.004>
- Ammann, C., Flechard, C. R., Leifeld, J., Neftel, A., & Fuhrer, J. (2007). The carbon budget of newly established temperate grassland depends on management intensity. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 121(1-2), 5-20. <https://doi.org/10.1016/j.agee.2006.12.002>
- Aubinet, M., Grelle, A., Ibrom, A., Rannik, Ü., Moncrieff, J., Foken, T., Kowalski, A. S., Martin, P. H., Berbigier, P., Bernhofer, Ch., Clement, R., Elbers, J., Granier, A., Grünwald, T., Morgenstern, K., Pilegaard, K., Rebmann, C., Snijders, W., Valentini, R., & Vesala, T. (1999). Estimates of the Annual Net Carbon and Water Exchange of Forests: The EUROFLUX Methodology. In *Advances in Ecological Research* (Vol. 30, p. 113-175). Elsevier. [https://doi.org/10.1016/S0065-2504\(08\)60018-5](https://doi.org/10.1016/S0065-2504(08)60018-5)
- Bai, Z. G., Dent, D. L., Olsson, L., & Schaepman, M. E. (2008). *Global assessment of land degradation and improvement 1. Identification by remote sensing*. Report 2008/01, ISRIC – World Soil Information, Wageningen. <https://doi.org/10.5167/UZH-76769>
- Barnard, D. M., & Bauerle, W. L. (2013). The implications of minimum stomatal conductance on modeling water flux in forest canopies. *Journal of Geophysical Research: Biogeosciences*, 118(3), 1322-1333. <https://doi.org/10.1002/jgrg.20112>
- Barthram, G. T., & Grant, S. A. (1994). Seasonal variation in growth characteristics of *Lolium perenne* and *Trifolium repens* in swards under different managements. *Grass and Forage Science*, 49(4), 487-495. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2494.1994.tb02026.x>
- Bender, M. M. (1971). Variations in the ¹³C/¹²C ratios of plants in relation to the pathway of photosynthetic carbon dioxide fixation. *Phytochemistry*, 10(6), 1239-1244. [https://doi.org/10.1016/S0031-9422\(00\)84324-1](https://doi.org/10.1016/S0031-9422(00)84324-1)
- Beuning, K. R. M., & Scott, J. E. (2002). Effects of charring on the carbon isotopic composition of grass (Poaceae) epidermis. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 177(1-2), 169-181. [https://doi.org/10.1016/S0031-0182\(01\)00358-3](https://doi.org/10.1016/S0031-0182(01)00358-3)
- Cernusak, L. A., Tcherkez, G., Keitel, C., Cornwell, W. K., Santiago, L. S., Knohl, A., Barbour, M. M., Williams, D. G., Reich, P. B., Ellsworth, D. S., Dawson, T. E., Griffiths, H. G., Farquhar, G. D., & Wright, I. J. (2009). Why are non-photosynthetic tissues generally ¹³C enriched compared with leaves in C₃ plants? Review and synthesis of current hypotheses. *Functional Plant Biology*, 36(3), 199-213. <https://doi.org/10.1071/FP08216>
- Chang, J., Ciais, P., Viovy, N., Vuichard, N., Sultan, B., & Soussana, J.-F. (2015). The greenhouse gas balance of European grasslands. *Global Change Biology*, 21(10), 3748-3761. <https://doi.org/10.1111/gcb.12998>
- Chapman, D. F., Robson, M. J., & Snaydon, R. W. (1990). Short-term effects of manipulating the source:sink ratio of white clover (*Trifolium repens*) plants on export of carbon from, and morphology of, developing leaves. *Physiologia Plantarum*, 80(2), 262-266. <https://doi.org/10.1111/j.1399-3054.1990.tb04406.x>

- Ciais, P., Reichstein, M., Viovy, N., Granier, A., Ogée, J., Allard, V., Aubinet, M., Buchmann, N., Bernhofer, C., Carrara, A., Chevallier, F., De Noblet, N., Friend, A. D., Friedlingstein, P., Grünwald, T., Heinesch, B., Keronen, P., Knohl, A., Krinner, G., ... Valentini, R. (2005). Europe-wide reduction in primary productivity caused by the heat and drought in 2003. *Nature*, 437(7058), 529-533. <https://doi.org/10.1038/nature03972>
- Collatz, G., Ribas-Carbo, M., & Berry, J. (1992). Coupled Photosynthesis-Stomatal Conductance Model for Leaves of C₄ Plants. *Functional Plant Biology*, 19(5), 519-538. <https://doi.org/10.1071/PP9920519>
- Conant, R. T., Cerri, C. E. P., Osborne, B. B., & Paustian, K. (2017). Grassland management impacts on soil carbon stocks: A new synthesis. *Ecological Applications*, 27(2), 662-668. <https://doi.org/10.1002/eap.1473>
- Cornelissen, J. H. C., Lavorel, S., Garnier, E., Díaz, S., Buchmann, N., Gurvich, D. E., Reich, P. B., Steege, H. T., Morgan, H. D., Heijden, M. G. A. V. D., Pausas, J. G., & Poorter, H. (2003). A handbook of protocols for standardised and easy measurement of plant functional traits worldwide. *Australian Journal of Botany*, 51(4), 335-380. <https://doi.org/10.1071/BT02124>
- Cowan, I., & Farquhar, G. (1977). Stomatal function in relation to leaf metabolism and environment: Stomatal function in the regulation of gas exchange. *Symposia of the Society for Experimental Biology*, 31, 471-505.
- Craine, J. M., Elmore, A. J., Wang, L., Aranibar, J., Bauters, M., Boeckx, P., Crowley, B. E., Dawes, M. A., Delzon, S., Fajardo, A., Fang, Y., Fujiyoshi, L., Gray, A., Guerrieri, R., Gundale, M. J., Hawke, D. J., Hietz, P., Jonard, M., Kearsley, E., ... Zmudczyńska-Skarbek, K. (2018). Isotopic evidence for oligotrophication of terrestrial ecosystems. *Nature Ecology & Evolution*, 2(11), 1735-1744. <https://doi.org/10.1038/s41559-018-0694-0>
- Craine, J. M., Tilman, D., Wedin, D., Reich, P., Tjoelker, M., & Knops, J. (2002). Functional traits, productivity and effects on nitrogen cycling of 33 grassland species. *Functional Ecology*, 16(5), 563-574. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2435.2002.00660.x>
- Damour, G., Simonneau, T., Cochard, H., & Urban, L. (2010). An overview of models of stomatal conductance at the leaf level. *Plant, Cell & Environment*, 33(9), 1419-1438. <https://doi.org/10.1111/j.1365-3040.2010.02181.x>
- Dawson, T. E., Mambelli, S., Plamboeck, A. H., Templer, P. H., & Tu, K. P. (2002). Stable Isotopes in Plant Ecology. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 33, 507-559. URL: <https://www.jstor.org/stable/3069272>
- De Pury, D. G. G., & Farquhar, G. D. (1997). Simple scaling of photosynthesis from leaves to canopies without the errors of big-leaf models. *Plant, Cell & Environment*, 20(5), 537-557. <https://doi.org/10.1111/j.1365-3040.1997.00094.x>
- Díaz, S., Lavorel, S., McINTYRE, S., Falczuk, V., Casanoves, F., Milchunas, D. G., Skarpe, C., Rusch, G., Sternberg, M., Noy-Meir, I., Landsberg, J., Zhang, W., Clark, H., & Campbell, B. D. (2007). Plant trait responses to grazing – a global synthesis. *Global Change Biology*, 13(2), 313-341. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2486.2006.01288.x>
- Digrado, A. (2018). *Influence of combined environmental constraints on photochemical capacity and CO₂ fluxes in a temperate managed grassland*. Thèse de doctorat, Gembloux, Université de Liège Gembloux Agro-Bio Tech, inédit, 270 p. <https://hdl.handle.net/2268/221376>

- Dumont, B., Leemans, V., Mansouri, M., Bodson, B., Destain, J.-P., & Destain, M.-F. (2014). Parameter identification of the STICS crop model, using an accelerated formal MCMC approach. *Environmental Modelling & Software*, 52, 121-135. <https://doi.org/10.1016/j.envsoft.2013.10.022>
- Dury, M., Hambuckers, A., Warnant, P., Henrot, A., Favre, E., Ouberdous, M., & François, L. (2011). Responses of European forest ecosystems to 21st century climate: Assessing changes in interannual variability and fire intensity. *iForest - Biogeosciences and Forestry*, 4(2), 82-99. <https://doi.org/10.3832/ifor0572-004>
- Dury, M., Mertens, L., Fayolle, A., Verbeeck, H., Hambuckers, A., & François, L. (2018). Refining Species Traits in a Dynamic Vegetation Model to Project the Impacts of Climate Change on Tropical Trees in Central Africa. *Forests*, 9(11), 722. <https://doi.org/10.3390/f9110722>
- Duursma, R. A., Blackman, C. J., Lopéz, R., Martin-StPaul, N. K., Cochard, H., & Medlyn, B. E. (2019). On the minimum leaf conductance: Its role in models of plant water use, and ecological and environmental controls. *New Phytologist*, 221(2), 693-705. <https://doi.org/10.1111/nph.15395>
- Eurostat. (2020). *Share of main land types in utilised agricultural area (UAA) by NUTS 2 regions*.
- FAO. 2007. *State of the World's forests 2007. Food and Agricultural Organization of the United Nations, Rome*.
- Farquhar, G. D., & Cernusak, L. A. (2012). Ternary effects on the gas exchange of isotopologues of carbon dioxide. *Plant, Cell & Environment*, 35(7), 1221-1231. <https://doi.org/10.1111/j.1365-3040.2012.02484.x>
- Farquhar, G. D., & Sharkey, T. D. (1982). Stomatal Conductance and Photosynthesis. *Annual Review of Plant Physiology*, 33(1), 317-345. <https://doi.org/10.1146/annurev.pp.33.060182.001533>
- Farquhar, G. D., Von Caemmerer, S., & Berry, J. A. (1980). A biochemical model of photosynthetic CO₂ assimilation in leaves of C₃ species. *Planta*, 149(1), 78-90. <https://doi.org/10.1007/BF00386231>
- François, L., Dury, M., Henrot, A., Jacquemin, I., Hambuckers, A., & Minet, J. (2024). *Dynamic vegetation modelling and applications with CARAIB [cours]*. 65.
- François, L., Ghislain, M., Otto, D., & Micheels, A. (2006). Late Miocene vegetation reconstruction with the CARAIB model. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 238(1-4), 302-320. <https://doi.org/10.1016/j.palaeo.2006.03.034>
- François, L. M., Goddérés, Y., Warnant, P., Ramstein, G., De Noblet, N., & Lorenz, S. (1999). Carbon stocks and isotopic budgets of the terrestrial biosphere at mid-Holocene and last glacial maximum times. *Chemical Geology*, 159(1-4), 163-189. [https://doi.org/10.1016/S0009-2541\(99\)00039-X](https://doi.org/10.1016/S0009-2541(99)00039-X)
- Funk, J. L., Larson, J. E., Ames, G. M., Butterfield, B. J., Cavender-Bares, J., Firm, J., Laughlin, D. C., Sutton-Grier, A. E., Williams, L., & Wright, J. (2017). Revisiting the Holy Grail: Using plant functional traits to understand ecological processes. *Biological Reviews*, 92(2), 1156-1173. <https://doi.org/10.1111/brv.12275>
- Garnier, E., Lavorel, S., Ansquer, P., Castro, H., Cruz, P., Dolezal, J., Eriksson, O., Fortunel, C., Freitas, H., Golodets, C., Grigulis, K., Jouany, C., Kazakou, E., Kigel, J., Kleyer, M., Lehsten, V., Leps, J., Meier, T., Pakeman, R., ... Zarovali, M. P. (2007). Assessing the Effects of Land-use Change on Plant Traits, Communities and Ecosystem Functioning in Grasslands: A Standardized Methodology and Lessons from an Application to 11 European Sites. *Annals of Botany*, 99(5), 967-985. <https://doi.org/10.1093/aob/mcl215>
- Gibson, D. J. (2008). *Grasses and Grassland Ecology*. Oxford University Press. Lieu d'édition: Oxford University, 305. ISBN: 9781383024784. <https://doi.org/10.1093/oso/9780198529187.001.0001>

- Glaser, B. (2005). Compound-specific stable-isotope ($\delta^{13}\text{C}$) analysis in soil science. *Journal of Plant Nutrition and Soil Science*, 168(5), 633-648. <https://doi.org/10.1002/jpln.200521794>
- Gong, H., & Gao, J. (2019). Soil and climatic drivers of plant SLA (specific leaf area). *Global Ecology and Conservation*, 20, e00696. <https://doi.org/10.1016/j.gecco.2019.e00696>
- Gourlez De La Motte, L., Dumortier, P., Beckers, Y., Bodson, B., Heinesch, B., & Aubinet, M. (2019). Herd position habits can bias net CO₂ ecosystem exchange estimates in free range grazed pastures. *Agricultural and Forest Meteorology*, 268, 156-168. <https://doi.org/10.1016/j.agrformet.2019.01.015>
- Gourlez De La Motte, L., Jérôme, E., Mamadou, O., Beckers, Y., Bodson, B., Heinesch, B., & Aubinet, M. (2016). Carbon balance of an intensively grazed permanent grassland in southern Belgium. *Agricultural and Forest Meteorology*, 228-229, 370-383. <https://doi.org/10.1016/j.agrformet.2016.06.009>
- Graux, A.-I., Bellocchi, G., Lardy, R., & Soussana, J.-F. (2013). Ensemble modelling of climate change risks and opportunities for managed grasslands in France. *Agricultural and Forest Meteorology*, 170, 114-131. <https://doi.org/10.1016/j.agrformet.2012.06.010>
- Graven, H., Keeling, R. F., & Rogelj, J. (2020). Changes to Carbon Isotopes in Atmospheric CO₂ Over the Industrial Era and Into the Future. *Global Biogeochemical Cycles*, 34(11), e2019GB006170. <https://doi.org/10.1029/2019GB006170>
- Gubsch, M., Buchmann, N., Schmid, B., Schulze, E.-D., Lipowsky, A., & Roscher, C. (2011). Differential effects of plant diversity on functional trait variation of grass species. *Annals of Botany*, 107(1), 157-169. <https://doi.org/10.1093/aob/mcq220>
- Guo, L. B., & Gifford, R. M. (2002). Soil carbon stocks and land use change: A meta-analysis. *Global Change Biology*, 8(4), 345-360. <https://doi.org/10.1046/j.1354-1013.2002.00486.x>
- Gutierrez, M. (2023, février 27). Quantile Mapping Bias Correction. *Medium*. <https://medium.com/@juanmi.gutierrez/quantile-mapping-bias-correction-63ed01d5a618>
- Harzé, M., Mahy, G., & Monty, A. (2016). Functional traits are more variable at the intra- than inter-population level: A study of four calcareous dry-grassland plant species. *Tuexenia*, 36, 321-336. <https://doi.org/10.14471/2016.36.018>
- Heimsch, L., Lohila, A., Tuovinen, J.-P., Vekuri, H., Heinonsalo, J., Nevalainen, O., Korkiakoski, M., Liski, J., Laurila, T., & Kulmala, L. (2021). Carbon dioxide fluxes and carbon balance of an agricultural grassland in southern Finland. *Biogeosciences*, 18(11), 3467-3483. <https://doi.org/10.5194/bg-18-3467-2021>
- Hodgson, J. G., Montserrat-Martí, G., Charles, M., Jones, G., Wilson, P., Shipley, B., Sharafi, M., Cerabolini, B. E. L., Cornelissen, J. H. C., Band, S. R., Bogard, A., Castro-Díez, P., Guerrero-Campo, J., Palmer, C., Pérez-Rontomé, M. C., Carter, G., Hynd, A., Romo-Díez, A., De Torres Espuny, L., & Royo Pla, F. (2011). Is leaf dry matter content a better predictor of soil fertility than specific leaf area? *Annals of Botany*, 108(7), 1337-1345. <https://doi.org/10.1093/aob/mcr225>
- Hsu, P.-K., Dubeaux, G., Takahashi, Y., & Schroeder, J. I. (2021). Signaling mechanisms in abscisic acid-mediated stomatal closure. *The Plant Journal*, 105(2), 307-321. <https://doi.org/10.1111/tpj.15067>
- Hubert, B., Francois, L., Warnant, P., & Strivay, D. (1998). Stochastic generation of meteorological variables and effects on global models of water and carbon cycles in vegetation and soils. *Journal of Hydrology*, 212-213, 318-334. [https://doi.org/10.1016/S0022-1694\(98\)00214-5](https://doi.org/10.1016/S0022-1694(98)00214-5)

Hussain, M. I., & Reigosa, M. J. (2017). Evaluation of photosynthetic performance and carbon isotope discrimination in perennial ryegrass (*Lolium perenne* L.) under allelochemicals stress. *Ecotoxicology*, 26(5), 613-624. <https://doi.org/10.1007/s10646-017-1794-3>

IRM, 2024. Le Climat. Publication de l'Institut Royal Météorologique (IRM), Belgique.

JACQUEMIN, D., BERCKMANS, J., HENROT, A.-J., Marie, D., TYCHON, B., HAMBUECKERS, A., HAMDI, R., & FRANCOIS, L. (2021). *Using the CARAIB dynamic vegetation model to simulate crop yields in Belgium: Validation and projections for the 2035 horizon*. 44(4), 541-552. <https://hdl.handle.net/2268/256139>

Jaksic, V., Kiely, G., Albertson, J., Oren, R., Katul, G., Leahy, P., & Byrne, K. A. (2006). Net ecosystem exchange of grassland in contrasting wet and dry years. *Agricultural and Forest Meteorology*, 139(3-4), 323-334. <https://doi.org/10.1016/j.agrformet.2006.07.009>

Jérôme, E. (2014). *Bilan de carbone d'une prairie pâturée en région wallonne : effets du climat et de la gestion du pâturage*. Thèse de doctorat, Gembloux, Université de Liège Gembloux Agro-Bio Tech, inédit, 145 p.

Klumpp, K., Tallec, T., Guix, N., & Soussana, J.-F. (2011). Long-term impacts of agricultural practices and climatic variability on carbon storage in a permanent pasture. *Global Change Biology*, 17(12), 3534-3545. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2486.2011.02490.x>

Lambers, H., Chapin, F. S., & Pons, T. L. (2008). *Plant physiological ecology* (Vol. 2, No. 1, pp. 11-99). New York: Springer. <https://doi.org/10.1007/978-0-387-78341-3>

Lemaire, G. (2013). Food security and environmental impacts: challenges for grassland sciences.

Leuning, R. (1995). A critical appraisal of a combined stomatal-photosynthesis model for C₃ plants. *Plant, Cell & Environment*, 18(4), 339-355. <https://doi.org/10.1111/j.1365-3040.1995.tb00370.x>

Liu, J., Lu, S., Liu, C., & Hou, D. (2022). Nutrient reallocation between stem and leaf drives grazed grassland degradation in inner Mongolia, China. *BMC Plant Biology*, 22(1), 505. <https://doi.org/10.1186/s12870-022-03875-4>

Lombardozzi, D. L., Zeppel, M. J. B., Fisher, R. A., & Tawfik, A. (2015). *Observed nighttime conductance alters modeled global hydrology and carbon budgets*. *Geoscientific Model Development Discussions*, 8, 10339–10363. <https://doi.org/10.5194/gmdd-8-10339-2015>

Lucero, D. W., Grieu, P., & Guckert, A. (2000). Water deficit and plant competition effects on growth and water-use efficiency of white clover (*Trifolium repens*, L.) and ryegrass (*Lolium perenne*, L.). *Plant and Soil*, 227, 1-15. <https://doi.org/10.1023/A:1026560128042>

Madani, N., Kimball, J. S., Ballantyne, A. P., Affleck, D. L. R., Van Bodegom, P. M., Reich, P. B., Kattge, J., Sala, A., Nazeri, M., Jones, M. O., Zhao, M., & Running, S. W. (2018). Future global productivity will be affected by plant trait response to climate. *Scientific Reports*, 8(1), 2870. <https://doi.org/10.1038/s41598-018-21172-9>

Madani, N., Kimball, J. S., & Running, S. W. (2017). Improving Global Gross Primary Productivity Estimates by Computing Optimum Light Use Efficiencies Using Flux Tower Data. *Journal of Geophysical Research: Biogeosciences*, 122(11), 2939-2951. <https://doi.org/10.1002/2017JG004142>

Matches, A. G. (1992). Plant Response to Grazing: A Review. *Journal of Production Agriculture*, 5(1), 1-7. <https://doi.org/10.2134/jpa1992.0001>

- McGinn, S. M., Beauchemin, K. A., Coates, T., & McGeough, E. J. (2014). Cattle Methane Emission and Pasture Carbon Dioxide Balance of a Grazed Grassland. *Journal of Environmental Quality*, 43(3), 820-828. <https://doi.org/10.2134/jeq2013.09.0371>
- McNevin, D. B., Badger, M. R., Whitney, S. M., Von Caemmerer, S., Tcherkez, G. G. B., & Farquhar, G. D. (2007). Differences in Carbon Isotope Discrimination of Three Variants of D-Ribulose-1,5-bisphosphate Carboxylase/Oxygenase Reflect Differences in Their Catalytic Mechanisms. *Journal of Biological Chemistry*, 282(49), 36068-36076. <https://doi.org/10.1074/jbc.M706274200>
- Menet, M.-C. (2011). Principes de la spectrométrie de masse. *Revue Francophone des Laboratoires*, 2011(437), 41-53. [https://doi.org/10.1016/S1773-035X\(11\)71211-4](https://doi.org/10.1016/S1773-035X(11)71211-4)
- METER Group. (2021). *SC-1 Leaf Porometer manual*. Pullman, USA. Consulté le 25 février 2024, à l'adresse <https://www.manualslib.com/manual/1911902/Meter-Sc-1.html>
- Minasny, B., Malone, B. P., McBratney, A. B., Angers, D. A., Arrouays, D., Chambers, A., Chaplot, V., Chen, Z.-S., Cheng, K., Das, B. S., Field, D. J., Gimona, A., Hedley, C. B., Hong, S. Y., Mandal, B., Marchant, B. P., Martin, M., McConkey, B. G., Mulder, V. L., ... Winowiecki, L. (2017). Soil carbon 4 per mille. *Geoderma*, 292, 59-86. <https://doi.org/10.1016/j.geoderma.2017.01.002>
- Miner, G. L., Bauerle, W. L., & Baldocchi, D. D. (2017). Estimating the sensitivity of stomatal conductance to photosynthesis: A review. *Plant, Cell & Environment*, 40(7), 1214-1238. <https://doi.org/10.1111/pce.12871>
- Minet, J., Jacquemin, I., & François, L. (2021). *CARAIB USER'S GUIDE 2.0*. Université de Liège.
- Minet, J., Laloy, E., Tychon, B., & François, L. (2015). Bayesian inversions of a dynamic vegetation model at four European grassland sites. *Biogeosciences*, 12(9), 2809-2829. <https://doi.org/10.5194/bg-12-2809-2015>
- Morot-Gaudry, J.-F., Lepiniec, L., & Prat, R. (2021). Dunod. *Biologie végétale : Croissance et développement* (4e éd). Lieu d'édition : Paris, 24. ISBN 978-2-10-082358-1.
- Moureaux, C., Bodson, B., & Aubinet, M. (2008). Mesure des flux de CO₂ et bilan carboné de grandes cultures : Etat de la question et méthodologie. *Biotechnologie, Agronomie, Société et Environnement*, 12(3). <https://orbi.uliege.be/handle/2268/5738>
- Mudge, P. L., Wallace, D. F., Rutledge, S., Campbell, D. I., Schipper, L. A., & Hosking, C. L. (2011). Carbon balance of an intensively grazed temperate pasture in two climatically contrasting years. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 144(1), 271-280. <https://doi.org/10.1016/j.agee.2011.09.003>
- Nemry, B., François, L., Warnant, P., Robinet, F., & Gérard, J.-C. (1996). The seasonality of the CO₂ exchange between the atmosphere and the land biosphere: A study with a global mechanistic vegetation model. *Journal of Geophysical Research: Atmospheres*, 101(D3), 7111-7125. <https://doi.org/10.1029/95JD03656>
- Noy-Meir, I., Gutman, M., & Kaplan, Y. (1989). Responses of Mediterranean Grassland Plants to Grazing and Protection. *The Journal of Ecology*, 77(1), 290-310. <https://doi.org/10.2307/2260930>
- Op de Beeck, M., Sabbatini, S., & Papale, D. (2017). *ICOS Ecosystem Instructions for Ancillary Vegetation Measurements in Grasslands (Version 20200316)*. ICOS Ecosystem Thematic Centre. <https://doi.org/10.18160/daaa-x1ng>
- Otto, D., Rasse, D., Kaplan, J., Warnant, P., & François, L. (2002). Biospheric carbon stocks reconstructed at the Last Glacial Maximum: Comparison between general circulation models using prescribed and computed sea surface temperatures. *Global and Planetary Change*, 33(1-2), 117-138. [https://doi.org/10.1016/S0921-8181\(02\)00066-8](https://doi.org/10.1016/S0921-8181(02)00066-8)

- Parsons, A. J., Harvey, A., & Woledge, J. (1991). Plant-Animal Interactions in a Continuously Grazed Mixture. I. Differences in the Physiology of Leaf Expansion and the Fate of Leaves of Grass and Clover. *Journal of Applied Ecology*, 28(2), 619-634. <https://doi.org/10.2307/2404572>
- Parsons, A., Rowarth, J., Thornley, J., & Newton, P. (2011). Primary production of grasslands, herbage accumulation and use, and impacts of climate change. In *Grassland Productivity and Ecosystems Services*, 3-18. <https://doi.org/10.1079/9781845938093.0003>
- Peichl, M., Leahy, P., & Kiely, G. (2011). Six-year Stable Annual Uptake of Carbon Dioxide in Intensively Managed Humid Temperate Grassland. *Ecosystems*, 14(1), 112-126. <https://doi.org/10.1007/s10021-010-9398-2>
- Peters, T., Taube, F., Kluß, C., Reinsch, T., Loges, R., & Fenger, F. (2021). How Does Nitrogen Application Rate Affect Plant Functional Traits and Crop Growth Rate of Perennial Ryegrass-Dominated Permanent Pastures? *Agronomy*, 11(12), 2499. <https://doi.org/10.3390/agronomy11122499>
- Ramankutty, N., Evan, A. T., Monfreda, C., & Foley, J. A. (2008). Farming the planet: 1. Geographic distribution of global agricultural lands in the year 2000. *Global Biogeochemical Cycles*, 22(1). <https://doi.org/10.1029/2007GB002952>
- Remy, L. (2023). *Mesures de traits fonctionnels d'espèces végétales et implémentation dans un modèle dynamique de végétation*. Mémoire de master en sciences spatiales à finalité approfondie, Liège, Université de Liège, inédit, 69 p.
- Riederer, M., & Schreiber, L. (2001). Protecting against water loss: Analysis of the barrier properties of plant cuticles. *Journal of Experimental Botany*, 52(363), 2023-2032. <https://doi.org/10.1093/jexbot/52.363.2023>
- Roscher, C., Schumacher, J., Gubsch, M., Lipowsky, A., Weigelt, A., Buchmann, N., Schmid, B., & Schulze, E.-D. (2012). Using Plant Functional Traits to Explain Diversity–Productivity Relationships. *PLOS ONE*, 7(5), e36760. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0036760>
- Rutledge, S., Mudge, P. L., Campbell, D. I., Woodward, S. L., Goodrich, J. P., Wall, A. M., Kirschbaum, M. U. F., & Schipper, L. A. (2015). Carbon balance of an intensively grazed temperate dairy pasture over four years. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 206, 10-20. <https://doi.org/10.1016/j.agee.2015.03.011>
- Ryser, P., & Urtas, P. (2000). Ecological significance of leaf life span among Central European grass species. *Oikos*, 91(1), 41-50. <https://doi.org/10.1034/j.1600-0706.2000.910104.x>
- Saxton, K. E., Rawls, W. J., Romberger, J. S., & Papendick, R. I. (1986). Estimating Generalized Soil-water Characteristics from Texture. *Soil Science Society of America Journal*, 50(4), 1031-1036. <https://doi.org/10.2136/sssaj1986.03615995005000040039x>
- Shukla, P. R., Skeg, J., Buendia, E. C., Masson-Delmotte, V., Pörtner, H.-O., Roberts, D. C., Zhai, P., Slade, R., Connors, S., Diemen, S. van, Ferrat, M., Haughey, E., Luz, S., Pathak, M., Petzold, J., Pereira, J. P., Vyas, P., Huntley, E., Kissick, K., ... Malley, J. (Éds.). (2019). *Climate Change and Land: An IPCC Special Report on Climate Change, Desertification, Land Degradation, Sustainable Land Management, Food Security, and Greenhouse Gas Fluxes in Terrestrial Ecosystems*.
- Sinclair, T., & Ludlow, M. (1986). Influence of Soil Water Supply on the Plant Water Balance of Four Tropical Grain Legumes. *Functional Plant Biology*, 13(3), 329–341. <https://doi.org/10.1071/PP9860329>

- Skinner, R. H. (2013). Nitrogen fertilization effects on pasture photosynthesis, respiration, and ecosystem carbon content. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 172, 35-41. <https://doi.org/10.1016/j.agee.2013.04.005>
- Smith, P. (2014). Do grasslands act as a perpetual sink for carbon? *Global Change Biology*, 20(9), 2708-2711. <https://doi.org/10.1111/gcb.12561>
- Sombroek, W. G., Nachtergaele, F. O., & Hebel, A. (1993). Amounts, Dynamics and Sequestering of Carbon in Tropical and Subtropical Soils. *Springer*, Vol. 22(No. 7), 417-426. <https://doi.org/10.1007/s13280-021-01508-y>
- Soussana, J. F., Allard, V., Pilegaard, K., Ambus, P., Amman, C., Campbell, C., Ceschia, E., Clifton-Brown, J., Czobel, S., Domingues, R., Flechard, C., Fuhrer, J., Hensen, A., Horvath, L., Jones, M., Kasper, G., Martin, C., Nagy, Z., Neftel, A., ... Valentini, R. (2007). Full accounting of the greenhouse gas (CO₂, N₂O, CH₄) budget of nine European grassland sites. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 121(1-2), 121-134. <https://doi.org/10.1016/j.agee.2006.12.022>
- Soussana, J. F., & Duru, M. (2007). Grassland science in Europe facing new challenges: Biodiversity and global environmental change. *CABI Reviews*, 2(2), 1-11. <https://doi.org/10.1079/PAVSNNR20072002>
- Soussana, J.-F., & Lemaire, G. (2014). Coupling carbon and nitrogen cycles for environmentally sustainable intensification of grasslands and crop-livestock systems. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 190, 9-17. <https://doi.org/10.1016/j.agee.2013.10.012>
- Soussana, J. F., Tallec, T., & Blanfort, V. (2010). Mitigating the greenhouse gas balance of ruminant production systems through carbon sequestration in grasslands. *Animal*, 4(3), 334-350. <https://doi.org/10.1017/S1751731109990784>
- Stocker, T. F., Qin, D., Plattner, G. K., Alexander, L. V., Allen, S. K., Bindoff, N. L., ... & Xie, S. P. (2013). Technical summary. In *Climate change 2013: the physical science basis. Contribution of Working Group I to the Fifth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change* (pp. 33-115). Cambridge University Press.
- Tallec, T., Klumpp, K., Guix, N., & Soussana, J. F. (2012). Les pratiques agricoles ont-elles plus d'impact que la variabilité climatique sur le potentiel des prairies pâturées à stocker du carbone. *Fourrages, Association Française pour la Production Fourragère*, 210, 99-107. URL : <https://hal.inrae.fr/hal-02651112>
- Van Wijk, M. T., Dekker, S. C., Bouten, W., Bosveld, F. C., Kohsiek, W., Kramer, K., & Mohren, G. M. J. (2000). Modeling daily gas exchange of a Douglas-fir forest: Comparison of three stomatal conductance models with and without a soil water stress function. *Tree Physiology*, 20(2), 115-122. <https://doi.org/10.1093/treephys/20.2.115>
- Vandewattyne, F. (2019). *Mechanistic modelling of cropland and grassland ecosystems: focus on the nitrogen cycle, the soil carbon and the management practices*. Mémoire de bioingénieur en sciences et technologies de l'environnement à finalité approfondie, Gembloux, Université de Liège, inédit, 122 p.
- Violle, C., Navas, M., Vile, D., Kazakou, E., Fortunel, C., Hummel, I., & Garnier, E. (2007). Let the concept of trait be functional! *Oikos*, 116(5), 882-892. <https://doi.org/10.1111/j.0030-1299.2007.15559.x>
- Vuichard, N., Soussana, J.-F., Ciais, P., Viovy, N., Ammann, C., Calanca, P., Clifton-Brown, J., Fuhrer, J., Jones, M., & Martin, C. (2007). Estimating the greenhouse gas fluxes of European grasslands with a process-based model: 1. Model evaluation from in situ measurements. *Global Biogeochemical Cycles*, 21(1). <https://doi.org/10.1029/2005GB002611>

- Walker, A. P., Beckerman, A. P., Gu, L., Kattge, J., Cernusak, L. A., Domingues, T. F., Scales, J. C., Wohlfahrt, G., Wullschlegel, S. D., & Woodward, F. I. (2014). The relationship of leaf photosynthetic traits – V_cmax and J_{max} – to leaf nitrogen, leaf phosphorus, and specific leaf area: A meta-analysis and modeling study. *Ecology and Evolution*, 4(16), 3218-3235. <https://doi.org/10.1002/ece3.1173>
- Warnant, P., François, L., Strivay, D., & Gérard, J. -C. (1994). CARAIB: A global model of terrestrial biological productivity. *Global Biogeochemical Cycles*, 8(3), 255-270. <https://doi.org/10.1029/94GB00850>
- Wellstein, C., Poschlod, P., Gohlke, A., Chelli, S., Campetella, G., Rosbakh, S., Canullo, R., Kreyling, J., Jentsch, A., & Beierkuhnlein, C. (2017). Effects of extreme drought on specific leaf area of grassland species: A meta-analysis of experimental studies in temperate and sub-Mediterranean systems. *Global Change Biology*, 23(6), 2473-2481. <https://doi.org/10.1111/gcb.13662>
- Wu, L., McGechan, M. B., McRoberts, N., Baddeley, J. A., & Watson, C. A. (2007). SPACSYS: Integration of a 3D root architecture component to carbon, nitrogen and water cycling—Model description. *Ecological Modelling*, 200(3), 343-359. <https://doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2006.08.010>
- Zhang, J., He, N., Liu, C., Xu, L., Chen, Z., Li, Y., Wang, R., Yu, G., Sun, W., Xiao, C., Chen, H. Y. H., & Reich, P. B. (2020). Variation and evolution of C:N ratio among different organs enable plants to adapt to N-limited environments. *Global Change Biology*, 26(4), 2534-2543. <https://doi.org/10.1111/gcb.14973>
- Zhang, J., He, N., Liu, C., Xu, L., Yu, Q., & Yu, G. (2018). Allocation strategies for nitrogen and phosphorus in forest plants. *Oikos*, 127(10), 1506-1514. <https://doi.org/10.1111/oik.05517>
- Zhao, N., Yu, G., Wang, Q., Wang, R., Zhang, J., Liu, C., & He, N. (2020). Conservative allocation strategy of multiple nutrients among major plant organs: From species to community. *Journal of Ecology*, 108(1), 267-278. <https://doi.org/10.1111/1365-2745.13256>

8 Annexes

Annexe 1 - Site expérimental de Dorinne.



Annexe 2 - Plantes échantillonnées sur le terrain.



Annexe 3 - Poromètre.



Annexe 4 - Séparation de la partie racinaire de la partie aérienne (tiges et feuilles).



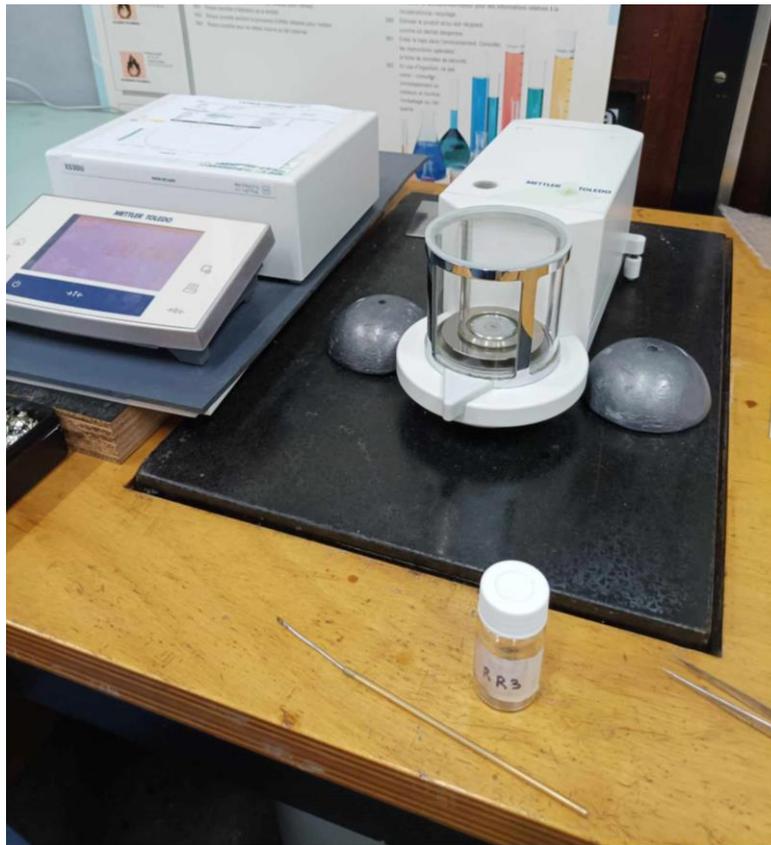
Annexe 5 - Insertion des échantillons dans l'étuve.



Annexe 6 - Poudre obtenue après le broyage d'un échantillon.



Annexe 7 - Etiquetage de la poudre broyée avant la mise en cupule.



Annexe 8 - Moulin à café pour le broyage de racines/tiges difficilement broyables à la main.



Annexe 9 - Remplissage progressif du batch.



Annexe 10 - Spectromètre de masse.



Annexe 11 - Intérieur (haut) et extérieur (bas) de l'analyseur élémentaire.

