



**HAL**  
open science

**Des traits des graminées au fonctionnement de  
l'écosystème prairial : une approche de modélisation  
mécaniste**

Vincent Maire

► **To cite this version:**

Vincent Maire. Des traits des graminées au fonctionnement de l'écosystème prairial : une approche de modélisation mécaniste. Biodiversité et Ecologie. Université Blaise Pascal - Clermont-Ferrand II; Université d'Auvergne - Clermont-Ferrand I, 2009. Français. NNT : 2009CLF21934 . tel-00725487

**HAL Id: tel-00725487**

**<https://theses.hal.science/tel-00725487>**

Submitted on 27 Aug 2012

**HAL** is a multi-disciplinary open access archive for the deposit and dissemination of scientific research documents, whether they are published or not. The documents may come from teaching and research institutions in France or abroad, or from public or private research centers.

L'archive ouverte pluridisciplinaire **HAL**, est destinée au dépôt et à la diffusion de documents scientifiques de niveau recherche, publiés ou non, émanant des établissements d'enseignement et de recherche français ou étrangers, des laboratoires publics ou privés.

UNIVERSITE BLAISE PASCAL  
N°D.U. : 1934

UNIVERSITE D'Auvergne  
Année : 2009

ECOLE DOCTORALE DES SCIENCES DE LA VIE ET DE LA SANTE

N° D'ORDRE : 502

*Thèse*

Présentée pour l'obtention du grade de DOCTEUR D'UNIVERSITE

Spécialité ECOLOGIE

Par VINCENT MAIRE

***DES TRAITES DES GRAMINEES AU FONCTIONNEMENT DE L'ECOSYSTEME PRAIRIAL :  
UNE APPROCHE DE MODELISATION MECANISTE***

***FROM FUNCTIONAL TRAITES OF GRASSES TO THE FUNCTIONING OF GRASSLAND  
ECOSYSTEM: A MECHANISTIC MODELLING APPROACH***

Soutenue publiquement le 19 juin 2009 devant le jury composé de

Mme SANDRA LAVOREL Directrice de Recherche, CNRS Grenoble, France	Rapporteur
Mr PAUL LEADLEY Professeur, Université Paris Sud 11, France	Rapporteur
Mr SYLVAIN DELZON Maitre de Conférence, Université Bordeaux 1, France	Examineur
Mr DAVID HILL Professeur, Université Blaise Pascal, Clermont-Ferrand, France	Examineur
Mr CHRISTIAN WIRTH Group leader, Max Planck Institute, Jena, Allemagne	Examineur
Mr JEAN-FRANÇOIS SOUSSANA Directeur de Recherche, INRA, France	Directeur de Thèse

Laboratoire d'accueil : INRA – Unité de Recherche sur l'Ecosystème Prairial (UR 874)

234 Av. du Brézet – 63100 Clermont-Ferrand

# REMERCIEMENTS

*Salut les copains ! J'écris ces lignes après quatre années intenses de travail et d'aventure qui ont finalement abouti à ce manuscrit. J'espère qu'il sera à la hauteur du soutien que vous m'avez apporté durant cette période et que vous en apprécierez la lecture. Vos appuis professionnel, amical et familial ont fait de cette thèse une période de ma vie dont je me souviendrai comme une école de la science et surtout comme une école de la vie. Je voudrais vous en remercier en citant quelques aventures partagées...*

*Je voudrais tout d'abord remercier le collectif FGEP devenu UREP, si dynamique et si enjoué, car la science est avant tout une histoire d'équipe (et non pas 'une forêt cachée par quelques arbres'). J'ai vraiment pris plaisir à partager mes journées de travail en apprenant de chacun.*

*Jean-François, merci pour toutes les connaissances dont tu as plaisir et joie à faire partager aux nombreuses personnes qui croisent ton chemin. Merci pour ton encadrement durant ces années, pour m'avoir fait confiance, notamment en me confiant ce modèle GEMINI, pour m'avoir entraîné dans l'aventure DISCOVER où j'ai pu profiter de la diversité des personnes et des sujets qu'ils portaient... Enfin, un grand merci d'un élève à son professeur pour m'avoir permis de grandir dans la recherche.*

*Nicolas, tu es arrivé bien tard dans l'aventure mais tu as tellement apporté à cette thèse et à ma connaissance sur les systèmes écologiques, que ce paragraphe est bien à la bonne place, celle d'un encadrant à part entière qui a enrichi chaque journée d'une nouvelle idée qui révolutionnait mes certitudes. Garde cette énergie rare, déjà pour inspirer tes futurs collègues de bureaux, mais surtout pour le savant génial que tu promets de devenir.*

*Je remercie les membres du Jury de cette thèse qui ont accepté d'évaluer ce travail. Merci aux rapporteurs, Sandra Lavorel et PaulLeadley, Merci aux examinateurs Sylvain Delzon, Christian Wirth et David Hill.*

*Bruno, Benny (D. Hill), Nicolas V. et enfin Raphaël, mais aussi Luc et Jean-Christophe. Merci pour m'avoir fait toucher du doigt le monde ou... les galaxies de la programmation et de m'avoir permis de ne pas sombrer dans les milliers lignes de code de GEMINI (ma santé mentale était en jeu...). Merci de votre aide précieuse à ces présomptueux écologistes qui pensent pouvoir reproduire les systèmes vivants. Je souhaite également remercier l'ensemble des stagiaires ISIMA qui ont contribué au développement du modèle avant mon arrivée en thèse.*

*Je souhaite remercier l'ensemble des personnes qui ont permis la mise en place et le maintien du dispositif expérimental de collection de graminées à Theix. J'ai ainsi pu disposer facilement d'un jeu important de données et d'un site contrôlé sur lequel*

*faire de nouvelles expérimentations. Un merci particulier à Laise, Bernard, Frédérique et Pascal.*

*Je remercie l'équipe de l'agro dans son ensemble qui a participé plus ou moins directement à ce travail. Et plus particulièrement Merci à Juliette et à Denis pour toutes ses discussions si enrichissantes sur les questions d'un jeune Merci à Vincent A. et Pierre M. pour ce travail agréable en parlant simplement de photosynthèse. Merci à Bernard, Jean-Luc, Sandrine, Catherine, Sylvie, Jean-Marie pour leur précieuse aide dans la bataille contre les racines. Merci à Pascal et Frédérique pour leur vue éclairée sur le système prairial. Merci à Michel ou l'encyclopédie des graminées en 10 chapitres. Merci à Nicole, Joelle et Sophie. Merci à Yvonnick, Annick et Dominique, boussoles du jeune arrivant que j'étais au début et tout au long de cette thèse. Merci à Robert, Patrick et Isabelle. Merci à Daniel de nous passionner pour les bzzz et son sourire de tous les matins. Merci à Vincent B. et ses histoires d'aventure Ciradienne. Merci à Tiphaine et Sophie pour ces conseils sur la dernière ligne presque-droite.*

*Merci à l'équipe des ex, encore et peut être futurs thésards de l'équipe Laise, Sandra, Anne-Isabelle, Amélie, Rémi, Tanvir (Yes, we can) et Romain pour ces aventures doctorantes et de leurs précieux soutiens sucrés.*

*Je remercie l'équipe allemande (Tanja, Jens, Hans, Christan, Raphaël) pour le plaisir à travailler avec eux sur le modèle grâce leur dynamisme entraînant.*

*Merci à toutes les générations d'étudiants avec qui j'ai partagé la vie du labo, Armelle, Nicolas D et Manu, Maxime, Amandine, Marine et Fanette, Jean-Philippe, Michael, François, Elise, Marion, Vincent, Laure, Maxime, Cyril, Adeline, Mathilde, Romain.*

*Je remercie les copains de l'autre rive de l'Artière (Umar, Delphine, Walid, Bouzid, Fred, Caroline, Mickael, Stéphanie, Fernanda, Mathieu) pour leur soutien au travail et les bonnes rigolades lors des soirées Asict. Une pensée particulière pour Cyrille et Aurélie, mon frère thésard. Merci à l'équipe INRA'VENIR pour cette année de réflexion sur le devenir du thésard (Véronique, Guillaume, Anne-Laure, Emilie et Julien). Un merci spécial à Jean, fidèle défenseur de la vie collective de l'INRA.*

*Je remercie également les copains du PIAF (Marc, Boris, David et Nico) pour les discussions inter-équipes de couloir mais toujours intéressantes...*

*Un merci particulier à Seb, Fred, Saturnin et Aglaé de m'avoir ouvert la porte sur leur amitié, les abeilles et les 'Moi je fais comme ça mais après vous faites bien comme vous voulez', les fous rires et les longues discussions sur le Priming effect*

*Merci à Remi, Katja, Pierrick et j'aurais envie de dire leur deuxième enfant et juge, Antoine, pêcheurs de thésard en perdition, remonteurs de bretelles et cœur des activités natures clermontoises. Un Merci fort à vous quatre.*

*Je remercie Olivier et Séverine, chercheurs de champignons sous la pluie et de biens d'aventures espiratiennes. Merci à Nico et Laura de leur amitié.*

*Les potos Man, Ben, Yo, Medhi, Tioche, Saum's, Olivier ou les chemins de vie insoupçonnés depuis le collègue.*

*Une pensée amicale à Yann mon pote bordelais, et les longues discussions sur l'utilité de la thèse*

*Je remercie Michel et Danièle, famille de cœur, ou latisonnie raisonne de leur savoir-être et savoir-faire.*

*Je remercie affectueusement ma famille qui me donne cette force d'être et de devenir chaque jour quelqu'un de meilleur.*

*Un merci tendre à Aurélie de m'avoir soutenu sur ces longues et courtes à la fois années de thèse mais surtout pour le partage de nos espérances.*

*Merci à tous*

## RESUME

De par la difficulté à relier dans un même cadre mécaniste et dynamique, la composition, la structure et la fonction de ses acteurs, le fonctionnement des communautés végétales reste encore mal connu. Récemment les traits fonctionnels ont été proposés comme un outil quantitatif et comparatif permettant de faire le lien entre dynamique et fonctionnement des communautés. Les traits sont des adaptations morphologiques ou écophysiologicals en réponse aux facteurs physiques et biotiques du milieu (traits de réponse). Ces traits génèrent en retour un effet sur le fonctionnement du milieu (traits d'effet). La connexion entre traits de réponse et traits d'effet permet ainsi de lier les plantes à leur environnement. Mais les mécanismes sous-jacents à ce lien restent encore peu explorés et constituent l'objectif d'étude de la thèse.

Nous avons utilisé les traits des espèces végétales dans un modèle biogéochimique. GEMINI (Grassland Ecosystem Model with INdividual centered Interactions) que nous avons développé, calibré et utilisé sur 13 espèces de graminées pérennes représentatives de la flore des prairies permanentes mésiques. Les sorties du modèle ont ensuite été comparées à des mesures de la production et de l'abondance de ces espèces en culture pure et en mélange.

Nous avons validé dans un premier temps une hypothèse originale du modèle concernant la stoechiométrie de l'équilibre carbone/azote des plantes. Cette hypothèse de coordination de la photosynthèse qui prévoit une colimitation par les réactions claires et par les réactions sombres, a été testée sur une base de données regroupant 31 espèces appartenant à 6 types fonctionnels. Cette hypothèse explique sans biais 92 % de la variance totale de la teneur en N par unité de surface foliaire grâce aux variations de trois traits photosynthétiques. Les équations d'allocation entre structure foliaire et protéines photosynthétiques du modèle ont ainsi été vérifiées et calibrées.

Dans un second temps, les traits fonctionnels liés à l'absorption de l'azote, à son utilisation et à sa résorption au cours de la sénescence ont été mesurés en culture pure au champ sur les 13 espèces. Nous avons montré de manière mécaniste les relations fondamentales existant entre les traits racinaires et les traits foliaires (taille vs activité physiologique). De plus, des compromis fonctionnels interspécifiques ont été mis en évidence entre : 1) les capacités racinaires d'absorption de  $\text{NO}_3^-$  et de  $\text{NH}_4^+$ , 2) la surface racinaire développée dans un patch de ressource et la capacité d'absorption de l'azote. Ces résultats ont permis d'intégrer traits racinaires et aériens dans les stratégies liées à l'azote, puis de paramétrer le modèle GEMINI.

Les simulations réalisées à la suite des modifications portées au modèle indiquent plusieurs propriétés émergentes : 1) après défoliation, ou privation d'azote, les ajustements plastiques de la taille relative des compartiments et de leur activité physiologique rétablissent un équilibre fonctionnel aboutissant à une colimitation de la croissance végétale par la lumière, le  $\text{CO}_2$  et l'azote. 2) à l'équilibre, la taille et la densité des talles simulées varient entre espèces en raison d'un coefficient puissance  $-3/4$ . Le modèle permet de simuler les variations de la production végétative entre espèces et entre traitements de coupe et d'azote, en culture pure et en mélange. Les classements observés d'abondance relative des graminées dans des mélanges de 6 espèces sont significativement prédits. Enfin, le modèle simule un effet positif de la diversité spécifique, avec une production des mélanges de 6 espèces supérieure à celle de l'ensemble des cultures pures. Lorsque le modèle est simplifié, en omettant de simuler la morphogénèse ou la coordination de la croissance, son pouvoir de prédiction est fortement dégradé.

La version actuelle du modèle offre des perspectives intéressantes afin d'étudier des questions fondamentales en écologie des communautés et en écologie fonctionnelle. Nous fournissons un exemple d'application s'intéressant à l'origine des covariations entre traits morphologiques observés dans la nature. Pour quatre traits représentatifs des stratégies des 13 espèces étudiées ici, une étude systématique dans l'espace à 4 dimensions formé par ces traits a montré que : 1) la valeur mesurée des traits maximise la croissance simulée, 2) en réponse à une carence en azote, la plasticité observée des traits maximise la croissance simulée des espèces. Ces résultats ont permis de comprendre les contraintes résultant des compromis intra et interspécifiques entre traits et de souligner l'importance de la plasticité pour la performance de ces graminées sur des gradients de ressource.

**Mots-clefs :** acquisition et utilisation de l'azote, approche trait de réponse – trait d'effet, colimitation C:N, écosystème prairial, évaluation de modèle, GEMINI, graminées, loi de compromis, loi de coordination, modèle biogéochimique de diversité prairial, modélisation centrée sur l'individu, paramétrage de modèle, plasticité fonctionnelle, photosynthèse foliaire, stratégie végétale, trait fonctionnel

# ABSTRACT

Due to the difficulty to link dynamically and mechanistically the composition, the structure and the individual functions of grassland ecosystem, the ecosystem functioning remains unclear, which limits the prediction of ecosystem response to climatic and management changes. Plant functional traits are proposed as useful tool to link community response to environmental change and consecutive effect on ecosystem functioning. Plant functional trait is morphological, physiological, chemical and phenological characteristic of a plant, which can be transposed to organisation levels of species and community. This thesis deals with traits utilisation in a mechanistic modelling approach in order to link dynamically this hierarchy of organisation levels and, consequently, community response and ecosystem functioning.

We used the functional traits of 13 grass species cooccurring in mesic grassland, in a biogeochemical model of grassland diversity, GEMINI (Grassland Ecosystem Model with INdividual centered Interactions). This model has been developed, calibrated and used to understand the role of plant traits for the response of these species to two cut frequencies and two N fertilisation levels in monocultures and in mixtures in terms of productivity, plasticity and abundance.

In first time, a model hypothesis concerning the leaf C:N stoichiometry has been validated. This leaf photosynthesis coordination hypothesis states a co-limitation of photosynthesis by light-driven and dark biochemical reactions. It has been tested by using a database of 31 species belonging to 6 plant functional groups and growing in different environmental conditions. This hypothesis explained without bias 92% of total variance of leaf nitrogen content per unit leaf area by the variations of three leaf photosynthetic traits. The model equations of substrates allocation between leaf structures and leaf photosynthetic proteins are therefore validated and calibrated.

In second time, functional traits linked to root N acquisition and shoot N utilisation (N productivity efficiency and N residence time in tissue) have been measured in field monoculture on 13 species. We showed mechanistically the fundamental relationships linking root and shoot traits (size vs physiological activity specialization axes). Moreover, we highlighted interspecific trade-offs between: i) the root uptake capacities of  $\text{NO}_3^-$  and  $\text{NH}_4^+$  and ii) root area developed in resource patch and root N uptake. These results allowed the integration of root and leaf traits implied in N plant strategies in the calibration of GEMINI for each grass species.

Once the model development completed, the simulations showed several emergent properties: 1) after defoliation and nitrogen deprivation, the plastic adjustments of relative size of structural compartments and of their physiological activities restore the functional balance leading to a colimitation of plant by light, nitrogen and  $\text{CO}_2$ ; 2) at equilibrium state, the size and the tiller density simulated by the model covary according to a  $-3/4$  power coefficient. The model allows the simulation of vegetative production variations between species and between two cut frequencies and two N fertilisation levels both in monocultures and in mixtures. The observed ranks of grasses relative abundance are well predicted in different six species mixtures. Finally, the model simulates a positive biodiversity effect on the production of 6 species mixtures, which overproduce in comparison of each species in monoculture with the same initial tiller density. When the model is simplified, its prediction ability is degraded.

The actual version of the model gives interesting perspective in terms of fundamental question in community ecology and in functional ecology. We provide an application example by investigating the origin of covariations between morphological traits observed *in natura*. For four traits representative of functional strategies of 13 grass species, a systematic study in 4D space built by these traits showed that: 1) the measured traits value maximizes the simulated growth for each of these species; 2) the individual plasticity observed in response to N deprivation maximizes the simulated growth. These results increases the understanding about the constraints imposed by intra-and-inter-specific trade-offs on the performance and the plasticity of these grass species across resource gradients.

**Keywords:** acquisition and utilization of nitrogen, biogeochemical model of grassland diversity, C:N colimitation, coordination law, functional plasticity, functional trait, grassland ecosystem, GEMINI, grass, individual-centered modelling, leaf photosynthesis, model evaluation, model parameterization, plant strategy, response-and-effect trait approach, trade-off

# SOMMAIRE

Introduction générale	1
Chapitre 1. Synthèse Bibliographique et Objectifs de la thèse	9
1.1 Synthèse bibliographique	9
1.1.1 Les prairies permanentes tempérées	9
1.1.2 Le rôle de la biodiversité pour les cycles	12
1.1.3 Les traits, un pont entre biodiversité et fonctionnement	19
1.1.4 La modélisation comme un outil intégrateur	26
1.2 Objectifs de la thèse et démarche adoptée	36
Chapitre 2. Matériels et Méthodes	43
2.1 Présentation simplifiée du modèle GEMINI	44
2.1.1 Historique du modèle biologique	44
2.1.2 Prise en main du modèle GEMINI et aspects informatiques	49
2.2 Stratégie de paramétrage et calibration	53
2.2.1 Analyse de sensibilité	53
2.2.2 Méthode de calibration d'un paramètre et d'initialisation des variables d'état	56
2.3 Données pour la calibration du modèle	60
2.3.1 Présentation du dispositif 'Collection'	60
2.3.2 Présentation des expérimentations et données complémentaires	65
2.3.3 Bilan sur le paramétrage des 13 espèces de graminées	70
Chapitre 3. Co-limitation de la photosynthèse, Une hypothèse d'allocation de l'azote	73
3.1 Partie Article	74
<i>The coordination of leaf photosynthesis links C and N fluxes in C<sub>3</sub> plant species</i>	
3.2 Partie Complément	102
<i>Dynamique spatiale et temporelle de l'hypothèse de coordination</i>	
Chapitre 4. Traits fonctionnels pour l'acquisition et l'utilisation de l'azote	109
4.1 Partie Article	111
<i>A trade-off between root N acquisition and shoot N utilisation across 13 co-occurring pasture grass species</i>	
4.2 Partie Complément	137
<i>Strategie pour l'acquisition et l'utilisation de l'azote : de l'individu a la communauté</i>	
Chapitre 5. Présentation du modele GEMINI	147

4.1	Partie Article _____	149
	<i>Plasticity favours the fitness of simulated plant populations in an individual centred grassland ecosystem model (GEMINI)</i>	
4.2	Partie Complément _____	189
	<i>Mécanismes développés dans GEMINI</i>	
Chapitre 6. Application de GEMINI à l'espace des traits _____		193
4.1	Partie Article _____	194
	<i>Traits covariations and plasticity maximise plant performance in a nD trait space</i>	
Chapitre 7. Discussion Générale _____		220
7.1	Co-limitation et stoechiométrie des cycles C-N _____	222
7.1.1	Lien sol-plante/communauté _____	224
7.1.2	Lien partie racinaire - partie aérienne _____	226
7.1.3	Lien partie aérienne-atmosphère _____	229
7.1.4	Retour au sol _____	231
7.2	Modélisation du fonctionnement de la plante _____	232
7.2.1	Acquis et limites de GEMINI _____	233
7.2.2	Modélisation d'un mélange plurispécifique _____	237
7.2.3	Modélisation sous changement climatique _____	241
7.3	Conclusion générale _____	244
Annexes _____		245
8.1	Chapitre 2 : Matériel et Méthode _____	245
8.2	Chapitre 4 : Traits pour l'acquisition et l'utilisation du N _____	246
8.3	Chapitre 5 : Présentation des équations du modèle GEMINI _____	249
8.3.1	Environnement _____	249
8.3.2	Grassland management submodel _____	252
8.3.3	Plant submodel _____	252
Bibliographie _____		281



# TABLE DES FIGURES

Figure 1-1 : Evolution depuis 1990 du nombre d'articles référencés par les mots-clés 'ecosystem functioning' et 'biodiversity' sur la base de données 'ISI web of knowledge'.	2
Figure 1-2 Principaux processus / filtres (italiques) structurant une communauté végétale.	3
Figure 1-3 : Représentation du cadre conceptuel proposé par Lavorel & Garnier (2002) sur les effets des changements environnementaux sur la structure des communautés végétales et le fonctionnement des écosystèmes.	5
Figure 1-4 Divisions des opérations de la réponse d'une communauté aux changements environnementaux et de gestion en quatre niveaux de réponse (organisme, processus spécifique, démographie nette et abondance).	6
Figure 1-5 : Part des prairies permanentes dans la SAU du territoire européen.	9
Figure 1-6 : Evolution de la surface occupée par les prairies permanente et temporaire en France.	9
Figure 1-7 : Ecosystème prairial conceptualisé dans sa complexité par Gounot et Bouché en 1974.	11
Figure 1-8 A. Relation entre productivité et diversité spécifique. B. Relation entre diversité et productivité.	13
Figure 1-9 A. Expérience de biodiversité : effet de la diversité spécifique sur la biomasse aérienne. B. Effet de surproduction ('over-yielding') dans un mélange entre plusieurs espèces.	14
Figure 1-10 Schéma d'hypothèses tentant de regrouper les deux visions du lien biodiversité-fonctionnement de l'écosystème et leurs interactions.	17
Figure 1-11 : Représentation du concept de niche écologique.	19
Figure 1-12 : Démarche générale pour le développement théorique et prédictif des modèles.	38
Figure 1-13 : Morphologie générale d'une graminée, ici en stade reproducteur.	40
Figure 2-1 : Schéma UML du modèle GEMINI et ses sous-modèles CANOPT et SOILOPT	45
Figure 2-2 Fonctionnement du générateur de documentation Equadoc.	51
Figure 2-3 Analyse de sensibilité du modèle GEMINI.	54
Figure 2-4 Relations allométriques entre la longueur d'une feuille et le volume, la surface et la SLA d'un limbe pour <i>Phleum pratense</i> .	57
Figure 2-5 Photographies du dispositif et de parcelles de <i>Poacées</i> de la collection à Theix (10-2006).	63
Figure 2-6 Contenu volumétrique en eau du sol pour 2003 et 2004 dans les parcelles de la collection à Theix.	64
Figure 2-7 Experimentation d'absorption racinaire et cinétique théorique de prélèvement de $\text{NO}_3^-$ ou $\text{NH}_4^+$ par des racines excisées.	66
Figure 2-8 Calibration de la photosynthèse sur trois espèces de graminées ( <i>Festuca arundinacea</i> , <i>Dactylis glomerata</i> et <i>Lolium perenne</i> ).	69
Figure 3-1 Evolution of Npac of <i>Dactylis glomerata</i> during the climatic scenario of 2003-2004	106
Figure 4-1 Effet de la durée de vie foliaire et du taux de resorption sur le taux relatif de croissance végétale	139
Figure 4-2 Régressions linéaires de type II (RMA) entre les traits foliaires mesurés sur les graminées du dispositif collection et le taux relatif de croissance et le rapport racine / feuille	140
Figure 4-3 Effet du trade-off $\text{NO}_3^-/\text{NH}_4^+$ sur la communauté de graminées.	142
Figure 4-4 Analyse en composante principale des traits fonctionnels reliant l'acquisition racinaire et l'utilisation aérienne de l'azote de 12 espèces de graminées prairiales et d'un cultivar de <i>Lolium</i>	144
Figure 5-1 Diversity effect on the ecosystem functioning in response to climatic and management constraints	147
Figure 5-2 Dynamique annuelle simulée de l'indice foliaire de <i>Dactylis glomerata</i> .	190
Figure 5-3 Fonction de réponse à la photopériode agissant sur la croissance foliaire.	190
Figure 7-1 Développement d'un modèle de stoechiométrie d'un écosystème.	222
Figure 7-2 Continuum de colimitation entre le sol, la plante, la communauté et l'atmosphère.	226
Figure 7-3 Causes des changements de mise en réserve selon différentes échelles de temps	229
Figure 7-4 Lien entre les teneurs en azote de la plus vieille feuille mature et la plus jeune feuille sénéscente.	231
Figure 7-5 Basic structure of the phytomer.	235
Figure 7-6 Evaluation du modèle GEMINI sur l'abondance relative des espèces de graminées dans des mélanges de six espèces cultivées	237
Figure 7-7 : Simulation de la croissance d'un patch de végétation composé de 1 à 6 espèces.	238
Figure 7-8 : Classification synthétique des mécanismes de coexistence entre plantes.	239
Figure 7-9 Simulations des effets relatifs par rapport au climat témoin d'un réchauffement de 3°C et d'une augmentation du $\text{CO}_2$ atmosphérique de 200 ppm sur une culture pure de <i>Dactylis glomerata</i> en N limitant	241
Figure 7-10 Simulations de l'effet de l'augmentation de la concentration atmosphérique en $\text{CO}_2$ sur les différentes espèces de la collection à deux niveaux de disponibilité en N.	242
Figure 7-11 Intensité de l'impact du doublement de $[\text{CO}_2]$ sur la biomasse d'une talle en fonction de la SLA observée de 12 espèces de la collection pour les deux niveaux d'azote testés.	243
Figure 7-12 Cadre théorique utilisée dans la thèse pour prédire la réponse d'une communauté ou d'un patch de végétation pour le modèle à des variations ou des changements environnementaux ou de gestion.	244

# TABLE DES TABLEAUX

Tableau 1-1 Pour un point de vue synoptique sur les grands types de modèles.....	31
Tableau 2-1 Caractéristiques par espèce du modèle non linéaire concernant la prédiction de la <i>SLA</i> par la longueur sur 5 dates de mesures. ....	57
Tableau 2-2 Liste disponible des traits fonctionnels issus du dispositif collection en 2003-2004, de leur abréviation et de leur unité. ....	60
Tableau 2-3 Espèces de graminées étudiées sur la collection de graminées à Theix. ....	62
Tableau 2-4 Fertilisation azotée sur la collection de graminées à Theix.....	63
Tableau 2-5 Regressions linéaires des modèles d'efficacité et de proficience de la résorption de l'azote et du carbone foliaire. ....	68
Tableau 2-6 Etapes de paramétrage du modèle GEMINI durant ma thèse.....	70
Tableau 3-1 General linear models of leaf N content ( $\text{g m}^{-2}$ ) and specific leaf area ( $\text{cm}^2 \text{g}^{-1}$ ) distributions.....	104
Tableau 4-1. Variables et équations modifiées du modèle d'Ozone & Tateno (2005). La signification des différentes variables, la valeur des paramètres et les résultats sont donnés dans le tableau S4-1 .....	138
Tableau 5-1 Développement de GEMINI durant ma thèse .....	189
Tableau 7-1 ANOVAs sur les variations intra-spécifiques de <i>SLA</i> , de <i>LNC</i> et de <i>LNCa</i> .....	230
Tableau 8-1. Equations of photosynthetic and stomatal conductance models. ....	257
Tableau 8-2 Index used by GEMINI model .....	274
Tableau 8-3 State variables of GEMINI model.....	274
Tableau 8-4 Environmental and management variables of GEMINI model .....	274
Tableau 8-5 Other variables of GEMINI model.....	275
Tableau 8-6 All parameters used by GEMINI model.....	275

# TABLE DES ENCADRES

Encadre 1-1 Mécanismes potentiels expliquant l'effet positif de la diversité sur le fonctionnement de l'écosystème végétal .....	15
Encadré 1-2 : Modèles conceptuels de stratégies végétales .....	22
Encadré 1-3 : Les 5 étapes de la modélisation, un processus itératif : exemple pour un modèle de simulation (mathématique) .....	27
Encadré 1-4 : Représentation générale d'un système écologique .....	30
Encadré 1-5 : Présentation des deux programmes de recherche, ANR Diversité 2005.....	37
Encadré 4-1: Description du modèle d'Ozone & Tateno (2005).....	138

# TABLES DES ABREVIATIONS

Abréviation	Signification	Unité / Référence
Amax	Maximal rate of photosynthesis	$\text{g m}^{-2} \text{ leaf s}^{-1}$
DGVM	Dynamic Global Vegetation Model	
EG	Earliness of growth	dimensionless
hs	Air relative humidity	dimensionless
Hmax	Maximal height	cm
Imax	Maximal influx of N in uptake kinetic	$\text{gN g}^{-1} \text{ root h}^{-1}$
LA	Leaf area per plant	$\text{m}^2 \text{ leaf plant}^{-1}$
LDMC	Leaf dry matter content	$\text{gDM g}^{-1}\text{FM}$
LLS	Leaf lifespan	day
LMA	Leaf mass ration (inversely proportional to SLA)	$\text{g m}^{-2} \text{ leaf}$
LNC	Leaf nitrogen content per dry matter	$\text{gN g}^{-1} \text{ leaf}$
LNCa	Leaf nitrogen content per leaf area	$\text{gN m}^{-2} \text{ leaf}$
LNUE	Leaf N use efficiency	$\text{gDM g}^{-1}\text{N day}^{-1}$
MRTN	Mean residence time of N in plant tissue	day
$\text{NO}_3^-$	Nitrate	
$\text{NH}_4^+$	Ammonium	
NP	Nitrogen productivity	$\text{gDM g}^{-1}\text{N}$
PPFD	Photosynthetic photon flux density	$\mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$
RE	N leaf resorption	dimensionless
RGR	Relative growth rate	$\text{g g}^{-1} \text{ day}^{-1}$
SLA	Specific leaf area (inversely proportional to LMA)	$\text{m}^2 \text{ leaf g}^{-1}$
SRA	Specific root area	$\text{m}^2 \text{ root g}^{-1}$
Tg	Air temperature during the last month of plant growth	$^{\circ}\text{C}$
Tm	Daily air temperature	$^{\circ}\text{C}$

*‘Si tu as une pomme, que j'ai une pomme, et que l'on échange nos pommes, nous aurons chacun une pomme. Mais si tu as une idée, que j'ai une idée et que l'on échange nos idées, nous aurons chacun deux idées.’*

George Bernard Shaw (1856-1950)



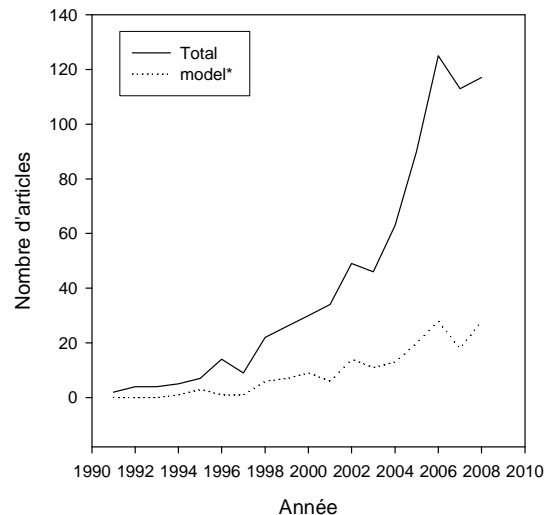
# 1<sup>er</sup> CHAPITRE

## INTRODUCTION GENERALE

---

Les abeilles se meurent. Einstein aurait dit que, suite à la disparition des abeilles, l'humanité disparaîtrait à son tour dans un délai de trois ans. A l'heure actuelle, une diminution pré versus post 1980 des espèces d'abeilles et de syrphes est observée en Grande-Bretagne et aux Pays-Bas (Biesmeijer *et al.* 2006). Cette diminution est expliquée par des facteurs de pression tels que la disparition des haies, l'utilisation intensive des pesticides, la monoculture, le réchauffement climatique, la prédominance d'une espèce introduite ou encore l'introduction de parasite. Particulièrement ciblée sur les espèces spécialistes d'une fleur ou d'un habitat, sur les espèces univoltines (avec une ponte par an) et sur les espèces non-migrantes, ce déclin est concordant avec la plus forte diminution des espèces végétales dépendantes de la pollinisation de ces insectes par rapport aux autres espèces de plantes. Cet exemple montre comment les modifications globales peuvent agir localement sur la composition d'une communauté, les conséquences sur sa structure menant à une perte fonctionnelle pour l'écosystème et certainement pour l'échelle globale puisque 80 % des espèces cultivées dépendent de la pollinisation des insectes. Les écosystèmes naturels fournissent ainsi aux civilisations humaines les supports et les services fondamentaux indispensables à leur survie (régulation du climat, purification de l'air, pollinisation et protection parasitaire des cultures) et à leur prospérité (esthétisme, diversité des produits, tourisme). Sous la pression du changement climatique, les écosystèmes connaissent actuellement des changements d'une rapidité sans précédent à la fois de leur **composition** (nombre d'espèces, de niveaux trophiques), de leur **structure** (assemblage des espèces) et de leur **fonction** (stockage de carbone, productivité) (Vitousek 1997). Les facteurs de pression se regroupent sous les composantes suivantes : climat, composition atmosphérique, utilisations des terres et invasions biologiques.

Figure 1-1 : Evolution depuis 1990 du nombre d'articles référencés par les mots-clés 'ecosystem functioning' et 'biodiversity' sur la base de données 'ISI web of knowledge'. La courbe en pointillés est obtenue en ajoutant le mot-clé 'model\*' au moteur de recherche. Les mêmes tendances sont obtenues en remplaçant 'biodiversity' par 'species diversity'.



Face à ces problèmes, la conférence des nations unies sur l'environnement et le développement de Rio de Janeiro en 1992 (à laquelle ont succédé les conférences de Kyoto en 1997 et de Johannesburg en 2002) est apparue comme l'emblème de la prise de conscience générale sur les effets du changement global. Son objectif était de prendre les mesures nécessaires pour comprendre et prédire l'impact de ce changement sur le fonctionnement des écosystèmes afin de mettre en place des mesures de gestion et de conservation. De plus, cette conférence a popularisé le terme de biodiversité, engendrant une accélération des études scientifiques sur le thème '**biodiversité - fonctionnement de l'écosystème**' (Fig. 1-1). La thèse défendue était qu'une réduction de la diversité biologique (systémique, génotypique, ...) causera une réduction des processus à l'échelle de l'écosystème. Bien qu'ayant des racines académiques et philosophiques profondes (synthétisées par Hector *et al.* 2001, Naeem 2002), elle devient largement débattue depuis le début des années 90 (Lubchenco *et al.* 1991, Schulze et Mooney 1993, Jones *et al.* 1994, Heywood et Watson 1995). Ces études testant l'hypothèse de l'effet de la biodiversité différent des études précédentes sur les interactions biotiques (Grubb 1982, Tilman 1987, Wilson 1987) dans la mesure où l'amplitude de la diversité est plus importante et où les processus sont considérés à l'échelle de l'écosystème (Srivastava et Vellend 2005).

Sauvegarder nos écosystèmes passe avant tout par la compréhension du lien qui existe entre leur biodiversité et leur fonctionnement. Une relation asymptotique positive est généralement observée entre la biodiversité et les processus de l'écosystème dans les écosystèmes herbacés (Hooper et Dukes 2004, Hector et Bagchi 2007). Cela signifie qu'une augmentation de la biodiversité au sein d'un écosystème augmente sa production de biomasse. De plus, la biodiversité a un effet structurant dans le sens où elle diminue la variance du processus écosystémique dans l'espace (Weigelt *et al.* 2008) ou dans le temps

(Tilman et Downing 1994). Ces études tendent à montrer que la gestion de la biodiversité peut être aussi importante que le raisonnement de la fertilisation et deviendrait alors une garantie sur l'avenir pour la préservation des fonctions écosystémiques. Cependant, ces relations ont surtout été observées au sein d'écosystèmes reconstitués / expérimentaux / contrôlés alors que dans les écosystèmes naturels, une relation négative entre production de l'écosystème et diversité est observée (Loreau *et al.* 2001). Aussi, le débat scientifique reste entier car les mécanismes expliquant cet effet 'biodiversité' ne sont pas bien compris et posent la question de sa gestion au sein d'un système ouvert / naturel. **Comment apparaît et se structure la biodiversité au sein d'un écosystème?** Cette interrogation renvoie alors à d'autres questions fondamentales en écologie. Comment explique-t-on la répartition biogéographique d'une espèce ? Comment explique-t-on sa présence et son abondance au sein d'une communauté ? Comment réagit-elle à la perturbation ou au stress ? Comment intègre-t-on son fonctionnement au sein d'un patch à l'échelle de la communauté et de l'écosystème ?

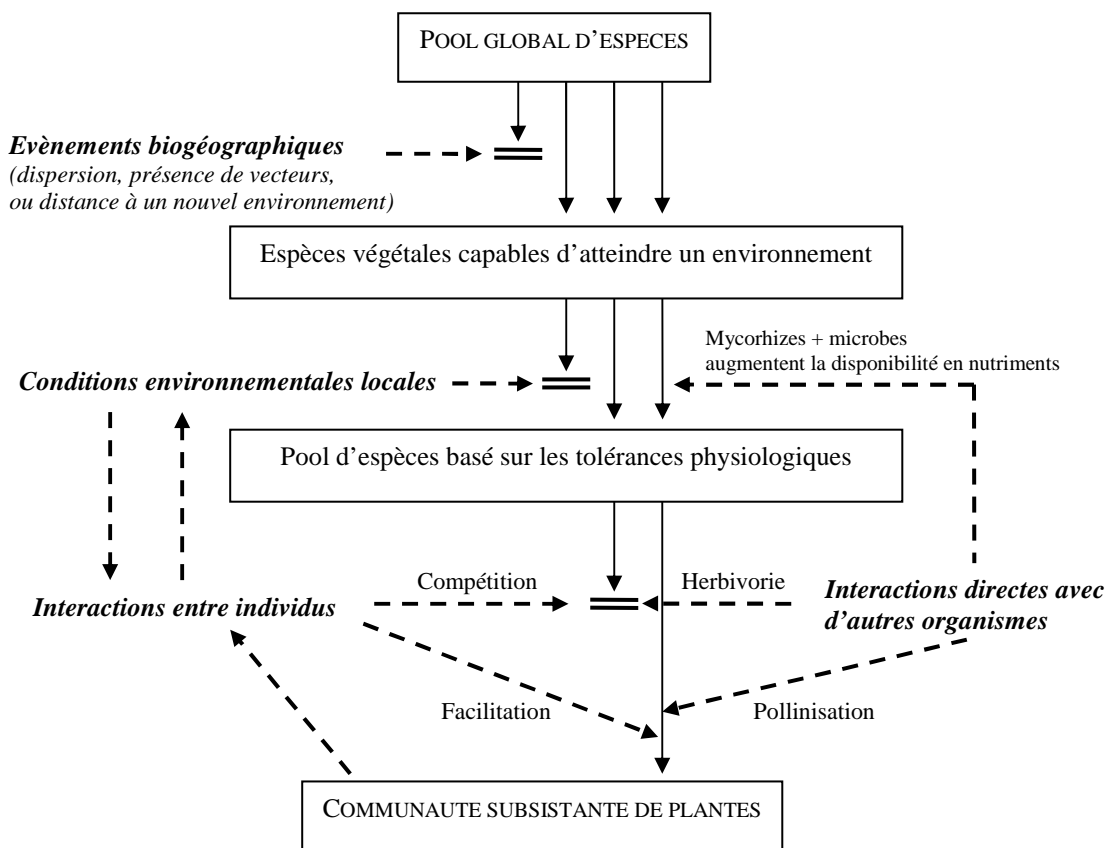


Figure 1-2 Principaux processus / filtres (italiques) structurant une communauté végétale. Les auteurs proposent que chacun de ces quatre processus puisse être important dans la détermination de la communauté subsistante sur un site donné. L'importance relative de chacun varie dans le temps et l'espace. Adapté de Lortie *et al.* 2004.



La réponse à ces questions demande la réconciliation de deux visions historiques de la régulation de la diversité : i.) l'approche 'régionale / historique' mettant en avant les processus de spéciation et de migration et ii.) l'approche locale / déterministe mettant en avant la tolérance des espèces aux facteurs abiotiques et leurs interactions. Cela a pu être fait en adoptant une perspective hiérarchisée dans le temps et dans l'espace des processus qui influencent la diversité (Fig. 1-2). Ainsi, les processus stochastiques / aléatoires vont déterminer quelles espèces arrivent à un point de l'espace (Hubbell 2001), alors que les processus davantage déterministes tels que les interactions plante - plante vont déterminer celles qui persistent (Tilman 2004, Harpole et Tilman 2006). Chacun de ces deux modèles, intitulés modèle neutre et modèle de niche, permet de prédire la composition de la communauté et le succès relatif de chacun se situe le long d'un continuum entre stochasticité absolue et déterminisme obligatoire (Lortie *et al.* 2004, Gravel *et al.* 2006).

Ce cadre schématique, assez bien accepté par les écologues, permet de hiérarchiser spatialement (region, communauté, patch de végétation) les processus expliquant la **présence** des espèces au sein d'une communauté. Il reste alors à quantifier l'importance relative des différents processus afin d'expliquer l'**abondance** des espèces. Enfin, dans le but de prédire le fonctionnement de la communauté à partir de la présence et l'abondance des espèces qui la constituent, il faut connaître leur **fonction**. Pour cela, plusieurs approches ont été testées. Dans un premier temps, les écologistes se sont intéressés à la **composition taxonomique** de l'écosystème, i.e. l'espèce comme une entité fonctionnelle propre. Pour les écosystèmes tempérés, généralement dominés par un petit nombre d'espèces, ils ont utilisé les espèces dominantes comme support d'étude, avec l'hypothèse qu'en représentant la plus grande quantité de matière et d'énergie, elles auraient le plus grand effet sur la structure et le fonctionnement de l'écosystème. Cette méthodologie a permis d'important progrès en écologie des communautés sur les processus régissant les règles d'assemblage à des échelles locales (e.g. interaction symétrique / asymétrique). Cependant, la détermination de règles écologiques à plus grande échelle se heurte à un problème de généralisation par la difficulté à comparer différentes études où les espèces dominantes changent et où différentes espèces peuvent avoir la même fonction pour l'écosystème (redondance). Afin de s'affranchir de ces difficultés, donnant lieu à un débat persistant d'une vingtaine d'années (Grace 1991, Craine 2005, 2007, Grime 2007, Tilman 2007), une nouvelle approche a été proposée.

En utilisant l'approche des **traits fonctionnels** végétaux, 'The plant traits that drive ecosystems: Evidence from three continents' ou 'The worldwilde leaf economics spectrum' (Diaz *et al.* 2004, Wright *et al.* 2004b) rendaient bien compte de cette ambition d'établir des

règles écologiques universelles. Un trait fonctionnel est un attribut morphologique (hauteur, extension latérale), physiologique (capacité d'acquisition du C ou de N), biochimique (teneur en nutriments des tissus) ou phénologique (période de croissance / de reproduction) d'une plante, d'une espèce ou d'une communauté (Lavorel *et al.* 1997, Cornelissen *et al.* 2003). Il possède une fonction qui lui permet de subsister et d'agir dans / sur un environnement particulier. L'hypothèse centrale est que les espèces ayant des traits similaires auront une réponse identique à un facteur de l'environnement et un effet identique sur la communauté végétale ou sur l'écosystème (Lavorel et Garnier 2002, Ackerly 2004, McGill *et al.* 2006). Ainsi, il a été montré que :

- des traits de réponse d'espèces prairiales favorisent leur dominance dans des conditions données de gestion ou d'environnement (Cruz *et al.* 2002, Fynn *et al.* 2005).
- des traits d'effet des espèces dominantes affectent la productivité, la qualité, les interactions avec le sol ou encore le cycle de l'eau de la végétation prairiale (Garnier *et al.* 2004, Khaled *et al.* 2006, Gross *et al.* 2008).

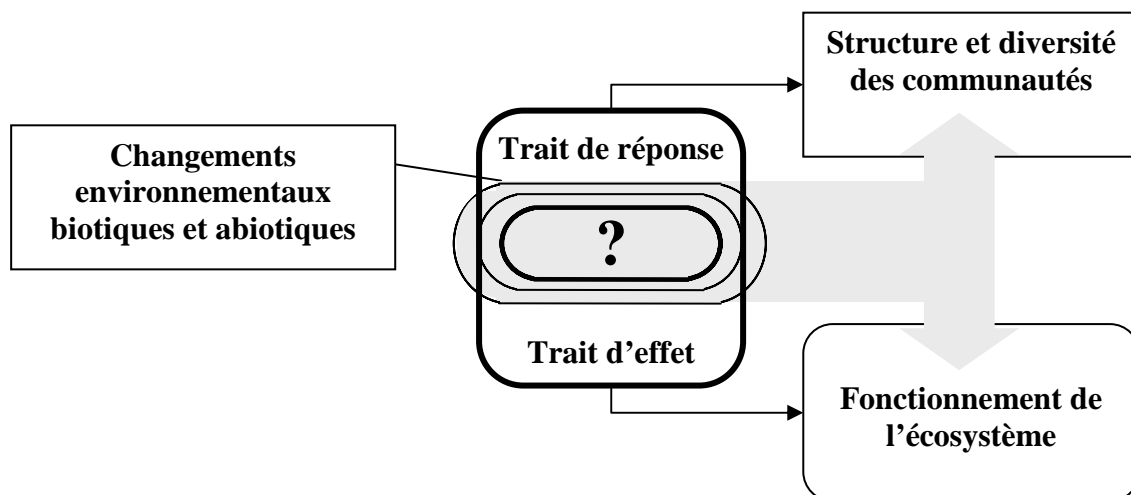


Figure 1-3 : Représentation du cadre conceptuel proposé par Lavorel & Garnier (2002) sur les effets des changements environnementaux sur la structure des communautés végétales et le fonctionnement des écosystèmes. La réponse de la structure des communautés végétales aux changements environnementaux est une fonction des traits de réponse des espèces, et la conséquence de ces changements sur le fonctionnement des écosystèmes est une fonction des traits d'effet des espèces. L'approche suppose un certain degré de chevauchement dans le rôle des traits pour articuler la réponse des communautés et les effets sur les écosystèmes.

Cette approche a permis notamment de simplifier la diversité des formes des phanérophytes à un seul axe majeur de spécialisation (Wright *et al.* 2004). Certains traits fonctionnels foliaires sont suffisamment coordonnés pour qu'ils puissent former des axes quasi-universels de spécialisation fonctionnelle des végétaux terrestres. Ainsi, l'utilisation des traits fonctionnels permettrait de simplifier la complexité apparente du vivant, tout en

dégageant des adaptations quantifiables des plantes à leur environnement et en donnant la possibilité de comparer les résultats expérimentaux entre sites et entre études (écologie comparative) (Lavorel et Garnier 2002, McGill *et al.* 2006). Cependant, on ne connaît pas actuellement de manière mécaniste le rôle des traits fonctionnels pour ces processus, la plupart des études entre traits et dominance dans les communautés - ou entre traits et processus de l'écosystème - étant simplement corrélatives. De plus, la co-variation simultanée de ces différents traits foliaires rend difficile la compréhension du rôle d'un trait donné. Enfin, on peut noter qu'il existe une plasticité plus ou moins forte des traits à l'échelle de l'espèce (Pontes *et al.* 2007b) et ce potentiel plastique a également un rôle sur le fonctionnement de l'écosystème (Klumpp et Soussana 2009).

Face à ces difficultés, il a été proposé d'utiliser les traits fonctionnels dans des cadres conceptuels hiérarchisant les processus de l'individu à la communauté (Fig. 1-4) (Suding *et al.* 2003). L'abondance d'un trait au sein d'une communauté peut ainsi être appréhendée en connaissant sa réponse à la ressource limitante de l'écosystème (lumière, eau, nutriments) en monoculture et en interaction, et son effet en communauté sur cette ressource environnementale (Agrawal *et al.* 2007, Gross *et al.* 2008). De cette abondance est alors déduit le fonctionnement de l'écosystème (production, réserve utile en eau du sol...). Grâce à cette approche, les changements de diversité fonctionnelle végétale observés le long des gradients de l'environnement – gradients bioclimatiques ou gradients d'utilisation des terres - sont de mieux en mieux compris (Diaz *et al.* 2007).

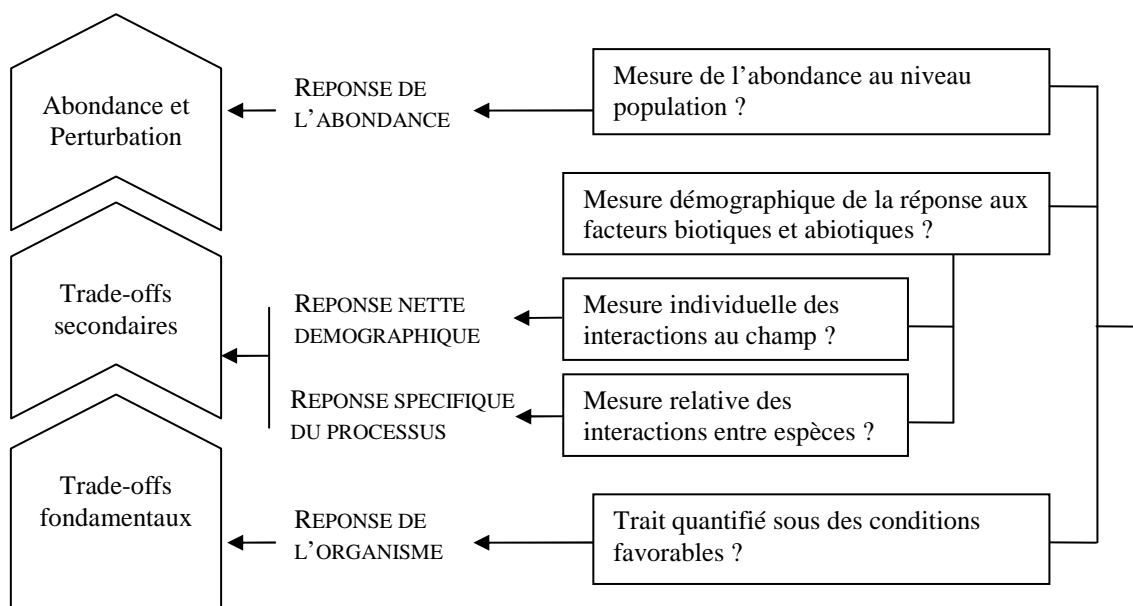


Figure 1-4 Divisions des opérations de la réponse d'une communauté aux changements environnementaux et de gestion en quatre niveaux de réponse (organisme, processus spécifique, démographie nette et abondance). Adapté de Suding *et al.* 2003.

Ces cadres conceptuels sont souvent analysés par des méthodes statistiques ('ANOVA based ecology' selon une expression de McGill *et al.* (2006)). Cette approche statistique restera toujours pertinente dans l'exploration des mécanismes. Cependant, sans la remettre en cause, on peut mettre en lumière des limites qui vont restreindre la compréhension des mécanismes dynamiques sous-jacents. Ces limites résident surtout dans le caractère statique de l'analyse qui s'applique à une image instantanée du système :

- Il est alors difficile de savoir quelle est la variable explicative et quelle est la variable expliquée, ou autrement dit, comment distinguer 'la poule de l'œuf'. Précisément, est-ce que le trait de la communauté est modifié par les conditions environnementales ou est-ce l'inverse ?
- Le pouvoir de prédiction de cette analyse est contexte-dépendant, il peut être annihilé par l'apparition d'une nouvelle ressource limitante de l'écosystème, par la modification ou l'arrivée d'une contrainte de gestion ou encore par un événement climatique.
- Ce cadre est testé via un trait marqueur (Garnier *et al.* 2004), qui doit varier de manière importante sur le premier axe de spécialisation de la communauté. Il est relié à la fitness de la plante qui peut être soit le succès reproducteur, soit la croissance ou la survie de l'espèce. Or, l'utilisation d'un seul trait peut ne pas être suffisante pour appréhender l'ensemble de l'effet de la diversité sur le fonctionnement de la communauté. Enfin, son lien avec la fitness peut également changer suite à des événements nouveaux et être contexte-dépendant.
- Pour échapper à ce troisième point, il est souvent nécessaire de connaître un ensemble de traits pour prédire la réponse de l'écosystème à différents facteurs (Pontes *et al.* 2007a). Mais de nouveau, l'interdépendance de ces traits fonctionnels va limiter la compréhension du rôle d'un seul. Par exemple, si le second trait choisi appartient au même axe de spécialisation, il sera redondant, puisqu'il portera la même information que le premier trait. En choisissant un second trait sur un second axe de spécialisation, il sera nécessaire de connaître la co-variation avec le premier pour expliquer les phénomènes.
- Enfin, les coefficients d'interaction issus de ces analyses statistiques sont difficilement interprétables car trop déconnectés des mécanismes fonctionnels de la plante. Ces analyses permettent de 'sauver les phénomènes' mais ne les expliquent pas (Choler 2008).

Face à ces contraintes, une démarche récente de modélisation du fonctionnement des écosystèmes (Fig. 1-1) s'offre comme une alternative. Elle propose une analyse mécaniste orientée processus des relations entre traits des plantes, interactions biotiques et

fonctionnement de l'écosystème. Cette analyse reste encore rare dans la littérature car il est difficile d'intégrer différents processus agissant sur une hiérarchie d'échelles. La représentation de ces processus et de leurs interactions directes ou indirectes sur la survie et la croissance des plantes ne peut pas faire l'économie d'une approche par modélisation, si l'on veut appréhender le fonctionnement de la communauté dans son ensemble (Levin *et al.* 1997, Loreau 2000, van Wijk 2007). Cette démarche devrait alors permettre de comprendre pourquoi le succès d'une espèce au sein d'une communauté est lié à ses traits fonctionnels (réponse et effet). Elle devrait également permettre de comprendre si et comment les corrélations entre les traits fonctionnels relient la réponse à l'effet et cela en distinguant les échelles de la population et de la communauté.

C'est dans cette démarche que s'inscrit mon travail de thèse. **L'objectif scientifique est de comprendre comment l'environnement, les interactions biotiques et les caractéristiques intrinsèques d'une population végétale conditionnent son fonctionnement et sa plasticité dans un écosystème de type 'prairie permanente gérée'.** Nous chercherons notamment à comprendre les patrons de co-variation entre traits fonctionnels en les observant à l'échelle de la population. Grâce au modèle GEMINI (*Grassland Ecosystem Model with INdividual centered Interactions*), développé dans l'équipe UREP, il est possible d'intégrer aux modèles biogéochimiques une représentation de la diversité, de la plasticité et du rôle fonctionnel des agents biologiques (producteurs, décomposeurs, consommateurs). Il simule ainsi les régulations des cycles C et N en prairie à une échelle locale de l'ordre du  $\text{dm}^2$ . Le modèle GEMINI a été conçu et développé initialement comme un outil agronomique (Soussana *et al.* 2000a, Soussana *et al.* 2000b). Ma démarche est de faire évoluer ce modèle vers un outil écologique à la fois de prospection et d'évaluation / prédiction pour répondre à l'objectif scientifique de la thèse.

Je propose, à présent, une étude plus approfondie de la bibliographie citée ci-dessus, dans le but de préciser les objectifs et les limites de ma recherche. Elle sera présentée en quatre parties et portera sur :

- la présentation de l'écosystème prairial,
- le rôle de la biodiversité dans le fonctionnement de l'écosystème,
- l'intérêt d'utiliser les traits fonctionnels,
- la démarche de modélisation pour appréhender le fonctionnement de l'écosystème.

## 1.1 Synthèse bibliographique

### 1.1.1 Les prairies permanentes tempérées

Le biome prairial occupe 25% de la superficie émergée de la Terre. En Europe, les prairies occupent 20% du territoire (Fig. 1-5, EEA 2005). La prairie permanente représente en majorité une végétation maintenue au stade herbacé par le pâturage ou la fauche depuis plus de 5 ans (législation européenne). Elle correspond également à des végétations naturelles souvent fragiles représentant le climax de l'écosystème (pelouse alpine et pelouse haline). La prairie permanente représente 30 et 35% de la surface agricole utile (SAU) de la France et de l'Europe, respectivement. Elle n'a pas en soi de valeur marchande, mais constitue une ressource intermédiaire dans les systèmes de production. Elle présente également des atouts environnementaux majeurs pour la production de biens publics. Ces atouts sont ses effets sur la qualité de l'eau, sur la protection contre l'érosion et sur les inondations, sur le stockage du carbone dans les sols, sur le maintien de la biodiversité, sur la qualité des paysages et sur des produits ou encore sur le bien-être animal.

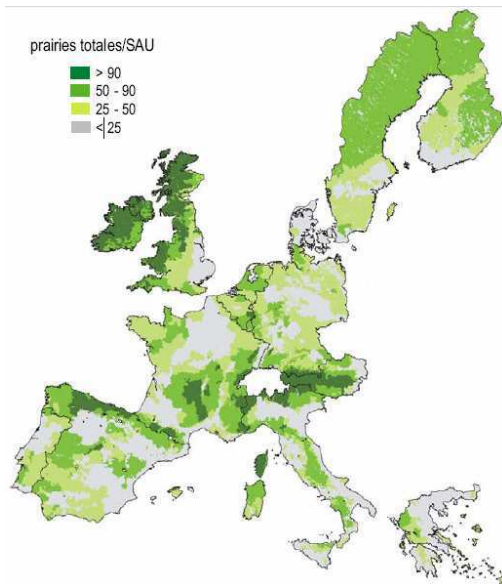


Figure 1-5 : Part des prairies permanentes dans la SAU du territoire européen. Les données sont issues d'une Enquête Structure de Eurostat (2000) et la cartographie a été réalisée par l'Institut de l'Élevage (2006).

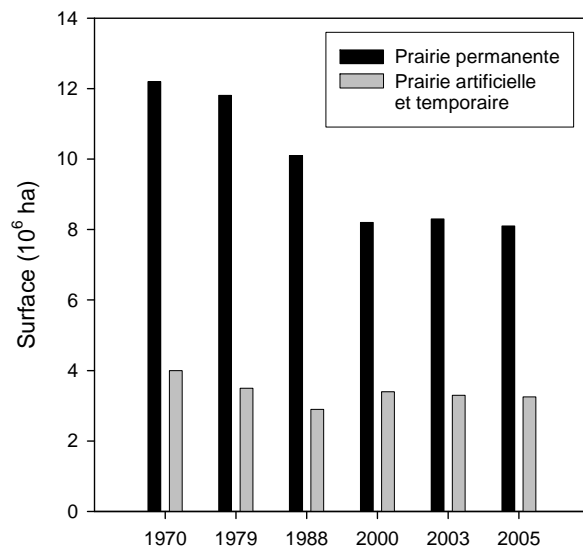


Figure 1-6 : Evolution de la surface occupée par les prairies permanente et temporaire en France. Source : Agreste Recensements agricoles 1970, 1980, 1979, 1988, 2000 Enquête Structure 2003 et 2005 Institut de l'élevage

Cependant, le contexte socioéconomique antérieur et actuel met en péril la prairie permanente (Le Gall *et al.* 2007). D'une part, 30 années de mesures de la PAC (Politique Agricole Commune) vers une agriculture intensive ont amené à une réduction sévère (-18% en Europe) de la surface occupée par la prairie permanente dans la SAU (Fig. 1-6). Ces

évolutions ont entraîné un recentrage de l'activité agricole sur les meilleures surfaces (intensification locale) avec une sous-utilisation, voire un abandon, des surfaces les plus contraignantes (non mécanisables, éloignées, peu fertiles, etc.). D'autre part, ces dernières années, les enjeux environnementaux ajoutés aux demandes énergétiques de notre société ont amené à l'essor des cultures à vocation énergétique. La France a pris la décision de consacrer, d'ici 2010, deux millions d'hectares de surface agricole à la production de biocarburants. La prime à l'herbe (prime herbagère agri-environnementale) proposée par la Politique Agricole Commune pour maintenir la prairie en l'état risque de devenir moins intéressante face à ces récents enjeux (Le Gall *et al.* 2007). Plutôt que de repenser notre mode de consommation à la baisse, cette décision pourrait ainsi entraîner de nouvelles pressions sur les prairies.

Ces différents points mettent en exergue l'urgence de revaloriser les prairies et leur rôle agro-environnemental. Des stratégies alternatives, comme l'extensification des systèmes, qui vise à concilier l'entretien de l'espace et l'alimentation des troupeaux dans les territoires ruraux, constituent des pistes autorisant une exploitation plus durable. Aussi, afin d'utiliser au mieux les potentialités économiques et écologiques de cet écosystème, il est nécessaire de mieux comprendre son fonctionnement pour mettre au point des outils de gestion conciliant alimentation des troupeaux, gestion de l'espace, maintien de la biodiversité et limitation des pollutions. Dans ce but, les études récentes s'attachent à comprendre le lien positif qui existe entre la diversité biologique et le fonctionnement de la prairie afin de pouvoir le manipuler.

En effet, les prairies permanentes présentent une diversité végétale importante notamment des graminées (*Poaceae*), constituant la famille botanique dominante dans ce biome. En Europe, la sélection des espèces de graminées pour leur utilisation dans des systèmes d'élevage intensifs, basés sur des prairies temporaires très productives, a concerné 20 espèces parmi les 900 répertoriées, soit environ 2% (Peeters 2004). Le principal travail de sélection s'est concentré sur 6 espèces fourragères : *Lolium perenne*, *L. multiflorum*, *Festuca pratensis*, *F. arundinacea*, *Phleum pratense* et *Dactylis glomerata*, soit seulement 0,7% de la flore européenne (Peeters 2004). En conséquence, la très grande majorité des graminées natives de cet écosystème n'a pas reçu l'attention nécessaire pour en évaluer la performance fourragère, en termes de production ou de qualité. Une meilleure connaissance de la biologie, des performances et du fonctionnement des espèces prairiales représente donc un enjeu important.

Dans un contexte régional donné, la composition botanique de la prairie permanente sur un site donné (e.g. parcelle, station homogène), ses états et performances résultent, à un instant donné, d'interactions complexes entre les facteurs du milieu (climat, sol, topographie) et les facteurs de gestion (fauche, pâturage, mode de fertilisation organique ou minérale)





### 1.1.2 Le rôle de la biodiversité pour les cycles

Cette section est destinée à fournir des clefs de compréhension sur le rôle de la diversité biologique dans les processus de l'écosystème. Les mécanismes sous-jacents mis en évidence devront permettre de déterminer la complexité de formes et de fonctions à inclure dans le choix du modèle GEMINI pour reproduire 'l'effet biodiversité'.

Durant ces 20 dernières années, un intérêt croissant s'est manifesté pour la compréhension du lien entre la diversité biologique et le fonctionnement de l'écosystème (Fig. 1-1) (Tilman 1997a, Hector *et al.* 1999, Naeem *et al.* 1999, Loreau *et al.* 2001, Hooper *et al.* 2005, Balvanera *et al.* 2006, Rixen *et al.* 2008). La recherche dans ce domaine est souvent justifiée par deux évidences : i) la perte de diversité biologique est observée à l'échelle globale (Sala *et al.* 2000) ; ii) la réduction de la diversité et les changements consécutifs de la composition spécifique vont altérer les flux de matière et d'énergie qui soutiennent les services importants fournis par les écosystèmes à l'humanité. Les expérimentations faisant école dans ce domaine se concentrent sur la caractérisation du lien entre diversité spécifique des plantes et productivité aériennes des systèmes herbacés (e.g. Tilman *et al.* 1996, Hector *et al.* 1999). Elles ont montré que la réduction d'espèces mène à une diminution de l'utilisation des nutriments du sol et à une plus faible production de biomasse (Schmid 2002). Mais, avant de rentrer dans les détails des mécanismes régissant cette relation, il est nécessaire de définir le terme biodiversité.

**La diversité biologique : définition.** Le terme biodiversité est la contraction de 'biological diversity' (Rosen 1985) et est synonyme à son invention de diversité spécifique. Il rassemble aujourd'hui quantité de concepts et de compartiments. Le patrimoine génétique d'une espèce fait partie de la biodiversité, tout comme la diversité des écosystèmes, des habitats, des formes de vie ou encore la diversité en valeurs de traits au sein d'une communauté végétale, qui peut définir la diversité fonctionnelle. Dans ce paragraphe, nous nous intéresserons particulièrement à la diversité spécifique et à la diversité fonctionnelle. La notion de diversité fonctionnelle provient de la nécessité de simplification du vivant, nécessaire à sa compréhension. Elle permet d'appréhender sa complexité (Lavorel *et al.* 1997). Une première classification fonctionnelle largement utilisée par les écologues est celle de Raunkiaer (1934) déterminant des groupes selon la position des organes persistants durant l'hiver (bourgeons souterrains, aériens, au niveau du sol...).

Ces classifications sont basées sur l'idée que des espèces partageant les mêmes caractéristiques ou traits (forme, physiologie...) vont avoir des réponses similaires. Les différences entre individus du même groupe sont considérées comme moins importantes que les différences entre groupes (Lavorel *et al.* 1997). On définit alors la stratégie adaptative d'une espèce ou d'un groupe d'espèces comme l'ensemble des mécanismes mis en place par ces espèces pour subsister dans leur environnement (Southwood *et al.* 1988, Jokela et Haukioja 2000). Ces classifications sont dites discrètes car elles séparent de façon finie des groupes d'espèces. On peut également utiliser des traits quantitatifs et continus comme des valeurs de hauteur pour définir des axes de diversification fonctionnelle. Il devient alors possible de placer les espèces le long de ces axes, en fonction de leurs valeurs de traits (Diaz et Cabido 2001, Wright *et al.* 2004b).

**L'approche historique : Impact de l'écosystème et de sa gestion sur la diversité spécifique.**

Pour les systèmes herbacés des zones tempérées, la distribution de la biodiversité prend une forme de courbe en cloche le long d'un gradient de productivité (Grime 1977, Tilman *et al.* 1982, Rajaniemi 2003) (Fig. 1-8A). Pour des prairies gérées, elle dépend du niveau et du type de fertilisation, ainsi que du mode et de l'intensité d'utilisation des ressources (Mikhailova *et al.* 2000, Cruz *et al.* 2002). En général les niveaux élevés de fertilisation réduisent la richesse spécifique, ce qui est également le cas des exploitations extensives de ces milieux (Grime 1979, Marriott *et al.* 2004, Loiseau *et al.* 2005). Par d'exemple, Peco *et al.* (2006) ont observé une réduction de 60% de la diversité spécifique de la prairie après abandon du pâturage.

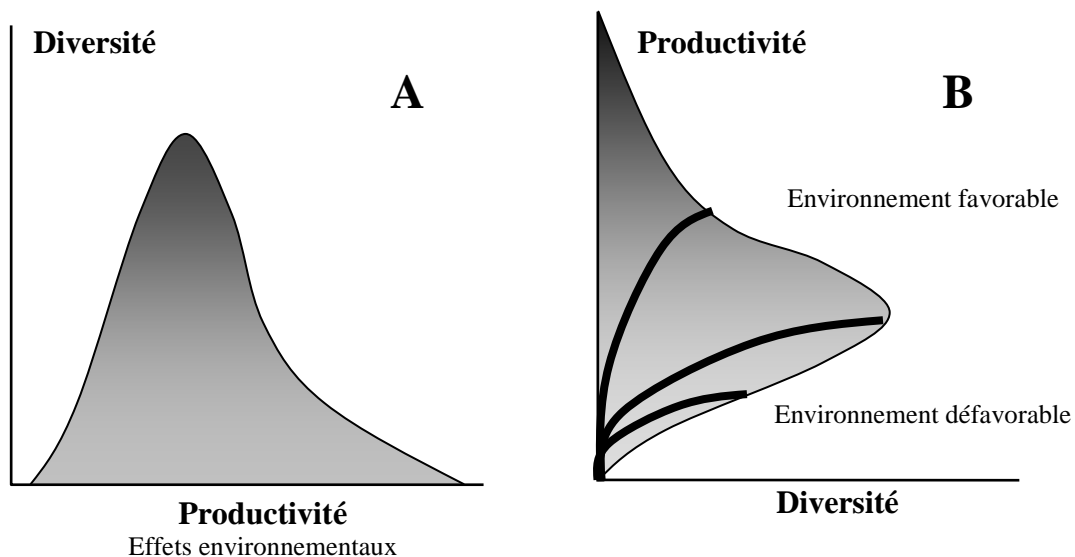


Figure 1-8 A. Relation entre productivité et diversité spécifique. B. Relation entre diversité et productivité. Les lignes à l'intérieur de la surface représentent l'effet de la diversité pour trois conditions écologiques différentes. Adapté de Loreau *et al.* (2001)

Plusieurs mécanismes sont proposés pour expliquer l'effet de la productivité sur la diversité spécifique (gradients de stress et de perturbation). L'un d'entre eux est basé sur l'hypothèse du niveau intermédiaire de perturbations, proposée par Connell (1978, cité par Ricklefs et Miller 2005). Cette hypothèse met en relation une diversité élevée avec des valeurs intermédiaires d'un facteur donné ou d'une perturbation (e.g. défoliation, sécheresse). Les perturbations, en diversifiant les habitats, ouvrent l'espace et créent des fenêtres d'opportunités à la colonisation (Bissels *et al.* 2006). Cela initie un cycle de succession pour les espèces adaptées à coloniser les endroits perturbés, via des mécanismes comme la dispersion de semences ou la germination d'espèces présentes dans la banque de graine (Collins et Wein 1995). Le compromis favorable entre la capacité de colonisation et les aptitudes compétitives des espèces contribue à créer une diversité plus élevée sous un régime modéré de perturbations (Grime 1979).

**L'approche contemporaine : Impact de la diversité spécifique et fonctionnelle (Fig. 1-8B).**

Ces 15 dernières années, les expérimentations sur la diversité spécifique et fonctionnelle ont généralement été réalisées en conditions semi-contrôlées, de mésocosmes ou de microcosmes dans des systèmes herbacés post-culturaux (Diaz *et al.* 2003). Le nombre d'espèces ou de groupes fonctionnels a été manipulé en maintenant une densité constante de plantes.

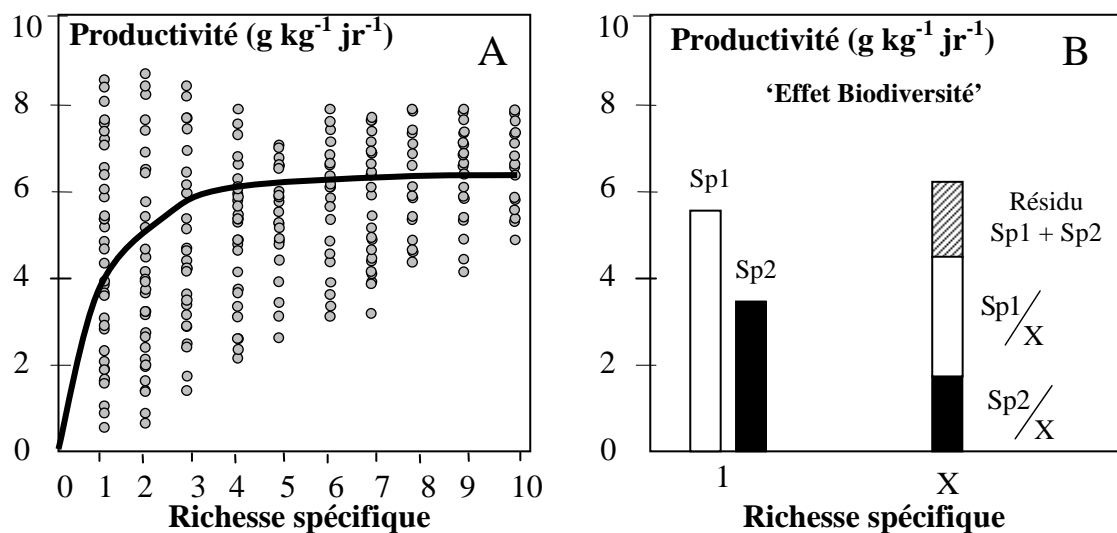


Figure 1-9 A. Représentation d'une expérience de biodiversité : effet de la diversité spécifique sur la productivité aérienne. B. Effet de surproduction ('over-yielding') dans un mélange entre X espèces en comparaison à densité constante d'individus avec les productivités des X espèces en culture pure.

L'effet 'biodiversité' est observé en comparant dans les mêmes conditions environnementales des cultures pures d'espèces à des mélanges, de plus en plus riches en espèces ou en groupes fonctionnels (Hooper *et al.* 2005). Ces études ont généralement montré un accroissement de la

productivité avec la diversité (Hector 1998, Hooper *et al.* 2005, Balvanera *et al.* 2006, Stachowicz *et al.* 2007) (Fig. 1-9A). La productivité observée dans les mélanges d'espèces à forte diversité est fréquemment supérieure à la somme des productivités de chacune des cultures pures (à même densité d'individus) (Fig. 1-9B). Le débat actuel porte sur les mécanismes sous-jacents à cet effet biodiversité et ainsi de son application pour les systèmes naturels.

**Encadre 1-1** Mécanismes potentiels expliquant l'effet positif de la diversité sur le fonctionnement de l'écosystème végétal (d'après Silvertown 2004)

#### FONCTIONS DE L'ECOSYSTEME

*Complémentarité de niche* : La différenciation de niche entre les espèces ou les génotypes permet aux diverses communautés ou populations d'être plus efficaces pour l'exploitation des ressources menant à leur meilleure rétention et à une meilleure productivité de l'écosystème (Tilman *et al.* 1997b, Loreau 2000).

*Facilitation fonctionnelle* : L'effet positif d'une espèce sur la capacité fonctionnelle d'une autre mènera à l'augmentation de cette fonction dans les communautés diverses (Mulder *et al.* 2001, Cardinale *et al.* 2002).

*Effet d'échantillonnage* : Appelé aussi 'effet de sélection' (Loreau 2000). Cet effet combine une théorie de probabilité avec des mécanismes spécifiques de l'espèce tirée. Lorsqu'il existe une covariance positive entre la capacité compétitive d'une espèce et son effet sur la fonction d'un écosystème, alors les espèces avec un rôle fonctionnel important vont augmenter avec la diversité (Huston 1997, Tilman 1997b, Ives *et al.* 2005).

*Effet de dilution* : Les plus faibles densités de chaque espèce ou génotype dans les communautés à forte diversité réduiraient les effets des ennemis spécialisés tels que les pathogènes (e.g. par une moindre efficacité de transmission) ou les prédateurs (e.g. par une moindre efficacité de recherche) (e.g. Mitchell *et al.* 2002).

#### STABILITE DES FONCTIONS ECOSYSTEMIQUES

*Effet d'assurance* : les espèces qui sont redondantes dans leur rôle ou capacité fonctionnelle répondent différemment aux facteurs de stress, permettant la résilience des fonctions nettes de la communauté après une perturbation (Ives *et al.* 1999, Yachi et Loreau 1999).

*Effet Portfolio* : les fluctuations indépendantes de plusieurs espèces diminuent lorsqu'elles sont agrégées (Tilman *et al.* 1998). Cet effet ne requiert pas d'interactions inter-espèces.

*Effets de compensation dynamique* : la covariance temporelle négative entre les abondances des espèces crée une plus faible variance dans leurs propriétés d'agrégations, telles que la biomasse totale (Tilman *et al.* 1998).

Ces mécanismes peuvent être de deux natures dans le schéma conceptuel proposé par Loreau *et al.* (2001) (Encadré 1-1). Le premier met simplement en cause un effet d'échantillonnage. En augmentant la diversité, on augmente les chances d'inclure au hasard une espèce très productive dans le mélange pluri-spécifique (Huston 1997, Loreau 1998). Dans ce cas, il n'y a pas directement un effet de la biodiversité mais seulement l'effet de

quelques espèces très productives caractérisées par des traits particuliers leur permettant de dominer les mélanges à forte diversité (Tilman *et al.* 1997a, Hector *et al.* 2002, Hooper et Dukes 2004). Le second type de mécanisme est réellement lié à une propriété émergente de la biodiversité. La facilitation ou la complémentarité permettent une meilleure utilisation de la ressource limitante. La facilitation est un effet positif d'une espèce ou d'un groupe fonctionnel sur cette ressource la rendant plus accessible à une autre plante réduisant ainsi la sévérité de l'environnement (Bertness et Callaway 1994, Bruno *et al.* 2003, Michalet *et al.* 2006). Par exemple, les légumineuses sont le seul groupe de plantes capable de fixer l'azote atmosphérique (complémentarité), augmentant la fourniture azotée au sol pour une meilleure croissance des autres groupes et de la communauté (facilitation). La complémentarité est la différenciation des niches écologiques de deux plantes coexistantes comme l'enracinement à différentes profondeurs leur permettant de partager l'espace souterrain et les ressources hydriques du sol (Schwinning et Ehleringer 2001). La complémentarité de l'utilisation de la ressource limitante a été montrée à la fois entre groupes fonctionnels mais également entre différentes espèces d'un même groupe fonctionnel comme celui des graminées (Kahmen *et al.* 2006, Gross *et al.* 2007b, Roscher *et al.* 2008).

En plus de l'accroissement de la productivité, des études ont montré que l'effet biodiversité joue également sur la stabilité de l'écosystème (Naeem *et al.* 1994, Tilman et Downing 1994, Tilman *et al.* 1996). Face à une sécheresse, les mélanges les plus divers ont montré une meilleure stabilité de leur productivité directement après l'évènement ('résistance') mais également sur les années suivantes ('résilience'). Les mécanismes responsables de cet effet biodiversité sont basés sur une meilleure structuration de l'espace ou du temps soit par un effet indirect (effet portfolio) ou direct (effet d'assurance, effet de compensation dynamique) de la diversité (Encadré 1-1).

Cependant, la plupart des études révélant cet effet biodiversité sont fortement critiquées sur deux points (Garnier *et al.* 1997, Wardle *et al.* 1997, Loreau 1998). La manipulation de la diversité s'est réalisée dans des conditions semi-contrôlées qui maximisent la variance expliquée par la diversité, posant la question de sa réalité ou de son importance '*in natura*'. De plus, les auteurs se sont intéressés principalement aux réponses globales des systèmes étudiés et non aux mécanismes.

Comment peut-on quantifier l'importance de l'effet sélection par rapport à la complémentarité de la ressource ? Doit-on considérer la diversité des espèces ou la diversité des fonctions portées par ces espèces ? Comment peut-on appliquer cet effet biodiversité aux écosystèmes gérés ? Ces interrogations demandent la compréhension des mécanismes

responsables du lien biodiversité/productivité. On peut néanmoins définir un point commun sur les mécanismes susceptibles d'expliquer ces effets biodiversité. Il est basé sur la capacité des espèces à capturer les ressources essentielles à leur croissance et à leur survie dans un **environnement local** où ces ressources sont **limitantes**. Les stratégies utilisées sont alors nombreuses et peuvent être appréhendées en reconsidérant les interactions plante-plante ou plante-micro-organisme à une échelle locale, celle où se déroule réellement le partage des ressources.

**L'approche émergente : Diversité fonctionnelle ↔ Fonctionnement.** Comprendre les mécanismes des relations entre la biodiversité et le fonctionnement de l'écosystème et les effets en retour qui en résultent, amène les écologistes à poser la question des échelles spatiales et temporelles. Le fonctionnement de l'écosystème est en effet le résultat de processus agissant à une hiérarchie d'échelle (Lavorel et Garnier 2002, Hooper *et al.* 2005). Cardinale *et al.* (2007) proposent un schéma d'hypothèses causales hiérarchisant les mécanismes de la manière suivante. La diversité régionale et le niveau global de ressource disponible de la parcelle expliquent la diversité biologique à l'échelle du patch de végétation (courbe en cloche). La production de biomasse à l'échelle du patch est expliquée par la diversité locale et le niveau global de ressources disponibles. Enfin, la production de biomasse agrégée à l'échelle de la parcelle déterminera l'effet en retour sur la disponibilité globale des ressources.

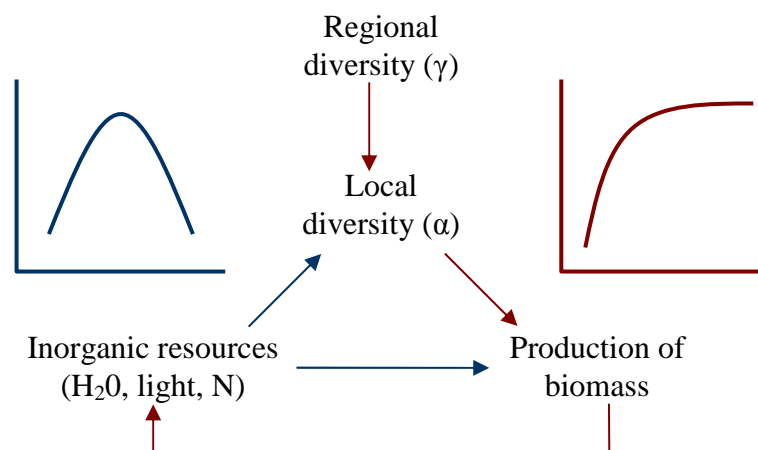


Figure 1-10 Schéma d'hypothèses tentant de regrouper les deux visions du lien biodiversité-fonctionnement de l'écosystème et leurs interactions. Adapté de Gross et Cardinale (2007)

Dans des expérimentations en prairie où la gestion est contrôlée et la diversité est une résultante de la courbe en cloche (Fig. 1-8, Fig. 1-10), plusieurs études tentent d'appréhender l'effet diversité en jouant sur la taille d'échantillonnage ( $1 \text{ m}^2$  pour Mokany *et al.* 2008, 15

cm<sup>2</sup> pour Gross *et al.* soumis). Il apparaît que l'effet biodiversité se structure à l'échelle du patch alors qu'il ne s'observe pas à l'échelle de la parcelle (Gross *et al.* soumis) confirmant également les hypothèses de Cardinale. Ces derniers travaux tendraient à démontrer que les expérimentations de manipulation de biodiversité sont représentatives des processus au sein d'un patch de végétation d'une prairie gérée.

Récemment, une méta-analyse synthétisant les résultats de 47 expérimentations de diversité-fonctionnement a montré que l'effet de complémentarité est équivalent et dépasse l'effet de sélection pour expliquer l'accroissement de productivité avec la diversité (Cardinale 2007). De plus, l'effet de complémentarité augmente avec les années alors que l'effet de sélection stagne. Si ces effets existent pour les parties aériennes des plantes, ils seraient encore plus forts pour les parties racinaires (De Kroon *et al.*, communication orale, BES 2008) suggérant des interactions plus importantes pour les ressources souterraines (eau, nutriments) que pour les ressources aériennes (lumière).

Ces différents résultats de la littérature mettent en évidence les différentes échelles qui régissent le lien diversité-fonctionnement. Au sein de l'écosystème prairial, l'échelle du patch de végétation semble la plus à même de déterminer l'évolution des ressources abiotiques et l'issue des interactions biotiques. L'échelle supérieure (la parcelle) en sera l'agrégation et l'échelle inférieure (la plante) devra déterminer les réponses aux facteurs abiotiques. Aussi, une analyse orientée processus, à l'échelle du patch de végétation organisant les relations entre traits des plantes (aériens et racinaires), les interactions plante-plante et le fonctionnement de l'écosystème, sera la base de mon travail de thèse dans le but de mieux comprendre les relations qui existent entre les différentes échelles d'organisation de la biodiversité (Loreau 2000).

### 1.1.3 Les traits, un pont entre biodiversité et fonctionnement

Les traits fonctionnels permettent de relier les performances individuelles d'une plante à son impact sur la communauté (Suding et Goldstein 2008). Le trait fonctionnel serait donc le bon candidat pour comprendre le lien dynamique entre diversité des organismes biologiques et fonctionnement global de la communauté. Pour mieux comprendre cette idée, repartons sur les fondements de la notion de trait fonctionnel.

**La niche écologique des espèces et la naissance du concept de 'trait fonctionnel'**. La niche écologique d'une espèce représente l'ensemble de ses fonctions au sein d'une communauté d'êtres vivants, selon la définition d'Elton en 1927 (reprise par Whittaker 1972). Cette 'profession' de l'espèce exercée sur la communauté est dépendante de son habitat, défini comme l'ensemble des ressources nécessaires à sa reproduction et à sa croissance (Hutchinson 1957). La niche fondamentale correspond aux conditions environnementales dans lesquelles une espèce peut se maintenir éternellement en absence d'interaction avec les autres êtres vivants (interactions biotiques) (Fig. 1-11). Elle dépend des réponses de l'espèce aux facteurs abiotiques (disponibilité en nutriments, en eau, température, ...). Ainsi, la niche fondamentale correspond à un hyper-volume écologique à n dimensions, défini par des axes d'utilisation des ressources et/ou de conditions environnementales dans lesquelles les espèces sont capables de maintenir à long terme un taux net moyen de reproduction supérieur à 1 (Hutchinson 1957, Silvertown 2004).

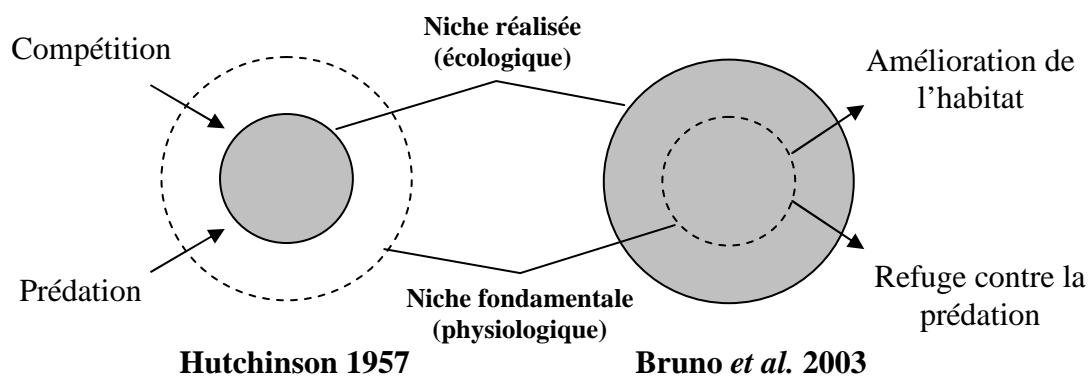


Figure 1-11 : Représentation du concept de niche écologique. Adapté de Bruno *et al.* (2003).

La position écologique d'une espèce sera ensuite modifiée par les interactions biotiques. Elle correspond à la niche réalisée de l'espèce (Hutchinson 1957). La compétition entre espèces d'une même communauté aura alors tendance à diminuer l'espace écologique dans lequel une



espèce peut subsister. A l'inverse les interactions positives (facilitation) permettront aux espèces d'avoir une niche réalisée plus grande que leur niche fondamentale (Bruno *et al.* 2003). La facilitation permet aux espèces de subsister dans des conditions à priori défavorables pour elles (Choler *et al.* 2001, Bruno *et al.* 2003, Gross *et al.* 2009).

La notion d'évolution et d'adaptation des espèces à leur milieu ou à leur niche réalisée est un concept relativement ancien puisqu'il remonte au XIX<sup>ème</sup> siècle avec l'apparition des théories sur l'évolution des espèces (Lamarck 1809, Darwin 1859). Selon ces théories, le « milieu engendre des besoins » qui entraînent des « modifications des organes ». Cette étroite relation entre habitat et traits des espèces se retrouve également à la base de la théorie des assemblages d'espèces (Keddy 1992). L'habitat exerce un champ de forces sélectives (filtres) qui sélectionne certains traits de l'espèce. L'expression 'trait biologique' ou 'trait fonctionnel' désigne ainsi tout caractère - morphologique, physiologique, biochimique ou encore phénologique – indicateur de la performance d'un individu. Ces traits sont mesurables et deviennent des indicateurs de la réponse des espèces aux variations du milieu (traits de réponses) et/ou ont un effet (traits d'effets) sur le fonctionnement de l'écosystème (Lavorel et Garnier 2002). **Ils possèdent ainsi une fonction pour l'individu et pour l'écosystème.**

**Traits fonctionnels des plantes et réponse aux variations de l'environnement.** De nombreuses études corrélatives entre espèces ont mis en lumière les liens entre leurs traits et leur stratégie fonctionnelle. A l'échelle planétaire en considérant un spectre d'habitats très large (milieux secs ou humides, toundra alpine, désert, forêts tropicales...), il a été montré que la surface spécifique foliaire (*SLA*, surface de feuille par unité de matière sèche) reflète la gestion des nutriments par les plantes (Grime *et al.* 1997, Diaz *et al.* 2004, Wright *et al.* 2004b). Les espèces caractérisées par de fortes *SLA* possèdent également des tissus foliaires peu denses, une forte teneur en azote foliaire (*LNC*), un taux de photosynthèse élevé et une forte vitesse de croissance (*RGR*). Ces caractéristiques permettent à la plante d'avoir une forte acquisition des ressources entraînant une faible capacité de conservation des nutriments dans ses tissus. Ce type de plantes est regroupé sous le terme d'espèces exploitatrices (ou dispendieuses), elles dominent généralement les milieux fertiles (Grime *et al.* 1997, Reich *et al.* 1999). A l'opposé, des espèces caractérisées par de faibles valeurs de *SLA* auront des tissus denses, une faible *LNC*, un faible taux de photosynthèse et une croissance lente. Ces caractéristiques procurent à la plante une forte capacité à conserver dans la durée les nutriments accumulés dans ses tissus. Ces espèces sont dites conservatrices. Elles dominent généralement les milieux peu productifs, pauvres en nutriments. Cet exemple montre

comment les espèces vont répondre à l'échelle interspécifique à la disponibilité des nutriments le long des gradients environnementaux, reflétant leur niche fondamentale (Silvertown 2004, McGill *et al.* 2006). Par contre, à ma connaissance, aucune étude à l'échelle intercontinentale ne s'est encore intéressée aux variations intraspécifiques des traits des espèces (niche réalisée) en réponse à des gradients environnementaux.

**Traits fonctionnels et intégration d'échelle.** L'échelle globale ne dégage pas d'autres liens entre traits et réponses aux facteurs abiotiques. En effet, la totalité des traits mesurés dans ces études se trouvent corrélés entre eux le long de cet axe de spécialisation séparant acquisition et conservation de l'azote principale ressource limitante dans l'ensemble des biomes (Diaz *et al.* 2004). D'autres études, réalisées à de plus petites échelles (régionale ou communauté végétale), ont montré que d'autres axes de spécialisation existent. Par exemple, une étude australienne a montré à l'échelle régionale que d'autres traits foliaires (surface foliaire Westoby *et al.* 2002), indépendants de ceux liés à la gestion des nutriments, pouvaient expliquer également la réponse des plantes au stress hydrique (Wright *et al.* 2004a). A l'échelle de communautés de prairies tempérées, la hauteur des plantes est corrélée aux stratégies de capture de la lumière (Louault *et al.* 2005, Gross *et al.* 2007a), les espèces de petite stature étant plus à même de tolérer l'ombre (Givnish 1988). Ces exemples illustrent le problème de l'échelle dans les études écologiques, les compromis (relation traits réponses) variant selon l'échelle d'étude considérée (Ackerly 2004). De plus, les axes de spécialisation à ces différentes échelles sont expliqués par des co-variations entre traits mais sans comprendre la causalité sous-jacente. Ainsi, le lien positif entre *SLA* et *RGR* observé à l'échelle intercontinentale n'existerait que parce que la *SLA* co-varie également avec la capacité racinaire d'absorption d'azote (Osone *et al.* 2008). Les co-variations des traits permettraient notamment d'assurer une meilleure productivité à l'échelle de la communauté (Savage *et al.* 2007). Pour pallier ces problèmes d'échelles, il apparaît important d'intégrer le fonctionnement de l'individu à celui de l'écosystème en tenant compte des variations, co-variations et fonctions d'un trait aux différentes échelles (Suding *et al.* 2003, van Wijk 2007).

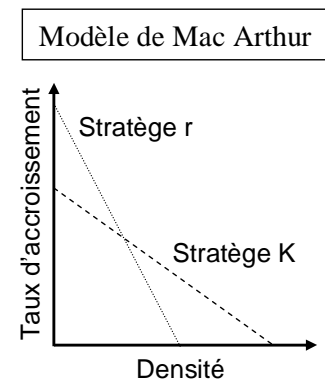
**Traits fonctionnels et interactions biotiques.** Les traits fonctionnels peuvent également être utilisés pour prédire la réponse des plantes aux interactions biotiques (Gaudet et Keddy 1988). Dans ce cadre, l'ensemble des traits d'une espèce correspond à une adaptation complexe appelée stratégie végétale et va définir un comportement moyen devant déterminer l'issue de l'interaction biotique. Bien que moins nombreuses, il ressort de ces études que des traits

comme la hauteur des plantes, la *SLA*, l'étalement latéral prédiraient la réponse des plantes à la compétition pour la lumière (Wedin et Tilman 1993, Keddy 2005). Parmi les traits racinaires, l'allocation de biomasse aux racines indique la capacité des plantes à entrer en compétition pour les ressources du sol (Tilman et Wedin 1991, Wedin et Tilman 1993). Cependant, la relation entre les traits et leur fonction pour la compétition reste encore en débat (Grace 1991, Craine 2005, 2007, Grime 2007, Lavorel *et al.* 2007, Tilman 2007). Les liens entre traits et compétition ont donné lieu à de nombreux modèles conceptuels sur les stratégies végétales (Encadré 1-2) mais aucun ne fait l'objet d'un consensus. Enfin, très peu d'études ont montré un lien entre trait et facilitation (Lavorel *et al.* 2007).

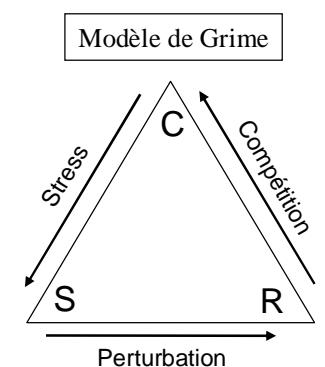
**Encadré 1-2 : Modèles conceptuels de stratégies végétales. Adapté de Forey (2007).**

De nombreux modèles de stratégies végétales ont été proposés pour expliquer et prédire la distribution des espèces le long de gradients environnementaux. Les modèles les plus détaillés intègrent des gradients d'utilisation et de compétition pour les nutriments.

**Stratégies de type r et K par MacArthur & Wilson (1967).** Le modèle de sélection r-K, a été conçu initialement pour être applicable à tous les êtres vivants sur un gradient de stabilité. Ce modèle permet de distinguer les stratégies r qui favorisent la reproduction (fort taux de reproduction, croissance rapide, durée de vie courte, maturité sexuelle précoce, ...), des stratégies K qui privilégient la maintenance de l'individu (grande taille, croissance lente, longue durée de vie, maturité sexuelle tardive, ...). Les stratégies r se retrouvent surtout dans les milieux plus instables à l'inverse des stratégies K qui sont caractéristiques des milieux peu perturbés.



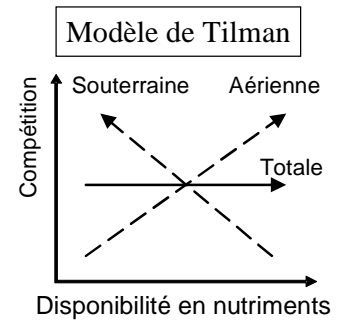
**Triangle de Grime (1977, 1979).** Ce modèle de stratégies écologiques postule que les stress et les perturbations constituent deux types de gradients environnementaux qui limitent la présence des végétaux dans un milieu. La végétation ne peut se développer que dans l'aire du triangle. Grime identifie trois stratégies primaires : 1) les espèces tolérantes au stress (S) dominent dans les milieux à fortes contraintes abiotiques. Ce sont des espèces de petite taille, possédant une croissance lente et une faible allocation à la reproduction. 2) Les espèces compétitrices (C) dominent dans les habitats productifs et peu perturbés.



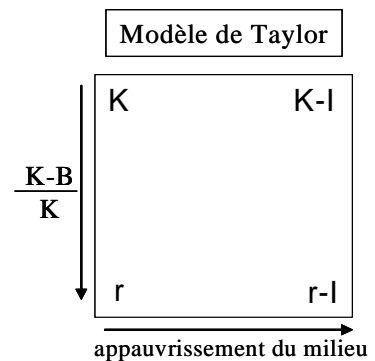
Ces plantes ont une forte capacité compétitive se traduisant par une bonne acquisition des ressources souterraines et aériennes (espèces également de grande taille et à forte croissance). 3. Les espèces rudérales (R) dominent dans les milieux fortement perturbés. Elles ont une durée de vie courte, une croissance rapide, et allouent leur croissance surtout à la reproduction (graines) et à la colonisation.

Dans le modèle de Grime, toutes les stratégies intermédiaires (ex : CR, CS, RS, CRS) sont possibles.

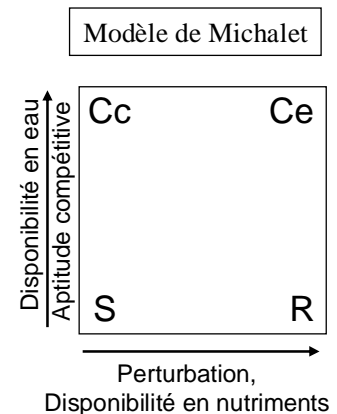
**Cadre théorique de Tilman (1982, 1990).** Le modèle de Tilman s'oppose radicalement à celui de Grime concernant le stress et la compétition. Pour Tilman, les espèces compétitrices correspondent aux espèces les plus aptes à abaisser le niveau de ressource tout en tolérant au mieux ce niveau de ressource bas (faible  $R^*$ ). En raison des compromis (trade-off), les plantes ne peuvent pas être compétitives pour toutes les ressources. Ainsi, en milieux peu productifs ( $N$  faible), l'allocation des ressources et la compétition sont essentiellement racinaires. A l'inverse, dans les milieux riches (où la lumière est le facteur limitant) l'allocation et la compétition sont aériennes. En dehors des milieux perturbés, la dominance d'une espèce est toujours expliquée par la compétition.



**Cadre théorique de Taylor *et al.* (1990).** Ce modèle est comparable à celui de Grime mais selon une représentation orthogonale. L'abscisse de leur modèle correspond à un gradient d'appauvrissement du milieu ( $I$ ) qu'ils rapprochent du gradient de stress de Grime (1974). L'ordonnée de leur modèle correspond à la distance entre la fertilité du milieu ( $K$ ) et son utilisation nette par la végétation ( $B$ ). Plus la perturbation est élevée et plus la distance relative  $(K-B)/K$  est grande. Ils différencient quatre stratégies primaires en fonction de l'allocation spécifique des ressources aux différents processus physiologiques (croissance, reproduction, structure et défense).



**Cadre théorique de Michalet (2001).** Michalet a proposé de modifier le triangle de Grime en carré de stratégies afin d'y inclure un axe de disponibilité en eau. Il divise ainsi le pôle des compétiteurs de Grime en compétiteurs exploitatifs ( $C_e$ ) dans les milieux très fertiles, et en compétiteurs conservateurs ( $C_c$ ) dans les milieux pauvres en nutriments mais non limités en eau. Ce modèle rejoint celui de Tilman dans la mesure où la compétition reste constante le long du gradient de disponibilité en  $N$ . Mais, conformément à celui de Grime, la compétition augmente le long d'un gradient de disponibilité en eau. Ce modèle est testé expérimentalement par (Liancourt *et al.* 2005a, Liancourt *et al.* 2005b, Liancourt *et al.* 2009).



**Traits fonctionnels et effet sur la communauté et l'environnement.** Pour estimer l'impact d'un trait sur l'écosystème, une première approche consiste à agréger le trait étudié. Cette agrégation est obtenue en pondérant soit la valeur du trait d'une espèce soit une classe du trait quelle que soit l'espèce (Gross *et al.* 2009) par leur abondance ou biomasse. Ce trait calculé

<sup>1</sup> Tilman nomme  $R^*$  la concentration en ressource dont une espèce a besoin pour être capable de persister dans un site. L'espèce qui a le  $R^*$  le plus bas, pour une ressource du sol présente en quantité limitée, sera un compétiteur supérieur pour cette ressource. Le  $R^*$  est soit prédit par des caractéristiques de l'espèce, soit mesuré expérimentalement (Tilman 1982, 1990).

détermine une propriété fonctionnelle de la communauté (Violle *et al.* 2007) qui est définie comme l'impact des espèces dominantes au sein d'une communauté. L'hypothèse centrale est ici que les propriétés d'une communauté ou d'un écosystème sont directement liées aux propriétés des espèces dominantes car elles représentent la plus grande biomasse au sein de ces ensembles. Elle se nomme "the mass-ratio hypothesis" (Grime 1998, Vile *et al.* 2006) et peut être rapprochée de l'effet de sélection dans les schémas de diversité-fonctionnement (Loreau *et al.* 2001). Par exemple, un lien entre *SLA* de la communauté et productivité de l'écosystème est bien établi dans la littérature (e.g. Garnier *et al.* 2004). De la même manière, la teneur en matière sèche des feuilles (*LDMC*) et le rapport C/N des feuilles vont avoir un impact direct sur la décomposition des litières (Cornelissen *et al.* 1999). Enfin, certains traits racinaires comme la profondeur d'enracinement vont directement déterminer l'effet des communautés sur son bilan hydrique (Gross *et al.* 2008).

Une autre hypothèse est celle du rôle de la diversité fonctionnelle. Elle se mesure par la distribution d'abondance et la gamme de variation d'un trait (c.f. Mokany *et al.* 2008) pour les différents indices utilisés, FRO,  $FD_Q$ ,  $FD_{var}^2$ ). Lorsqu'il existe une plus grande diversité dans les stratégies d'utilisation de la ressource, il y aura davantage de niches le long de l'axe de spécialisation d'utilisation des ressources et ainsi un effet plus important sur l'utilisation des ressources, des pools et des flux biogéochimiques que dans des communautés moins diverses (Diaz et Cabido 2001). Cette hypothèse est renforcée par les études montrant un effet de la diversité spécifique et de la diversité de groupes fonctionnels grâce aux mécanismes de complémentarité et de facilitation (e.g. Tilman *et al.* 1997a, van der Heijden *et al.* 1998, Spohn *et al.* 2005). Mokany *et al.* (2008) observent que les deux hypothèses ne sont pas forcément antagonistes mais que l'hypothèse de 'mass ratio' explique davantage les processus écosystémiques. Cependant, cette étude réalisée sur des prairies natives pauvres en nutriments utilise 18 traits, mais aucun n'appartient à l'acquisition ou à la gestion des nutriments au sein de la plante. De plus, cette étude ne pose pas la question de l'articulation entre ces deux hypothèses. Est-ce que, par exemple, la valeur d'un trait agrégé peut contraindre la diversité de ce trait ou d'un autre ? Ainsi, une plus forte hauteur maximale des arbres en forêt tropicale augmenterait la plasticité de l'épaisseur des feuilles ou encore, une plus grande couronne des arbres juvéniles limiterait la plasticité de la *SLA* (Rozendaal *et al.* 2006). Inversement, est ce

---

<sup>2</sup>  $FD$  Functional diversity of one to several traits based on a functional dendrogram of the plant community (Petchey et Gaston 2002);  $FD_Q$  Functional diversity through Rao's quadratic entropy of plant traits in the community (Botta-Dukat 2005);  $FD_{var}$  Functional diversity of one trait based of its variance in the plant community (Mason *et al.* 2003); FRO Functional regularity of the species distribution according to one trait (Mouillot *et al.* 2004)

que la forte dispersion d'un trait au sein d'une communauté sera une source de stabilité du trait agrégé ou un indicateur de la transition vers un autre équilibre de la communauté ?

Pour conclure, un trait a une fonction qui permet à la plante de répondre aux variations environnementales mais également de produire un effet sur le fonctionnement de sa communauté. L'action de l'environnement sur ce trait, sa co-variation avec les autres traits, son impact sur les interactions biotiques ainsi que sa distribution au sein de l'écosystème permettent de connaître son impact à l'échelle de la communauté. Nous avons choisi de nous intéresser particulièrement au fonctionnement d'un patch de végétation. Au sein de ce patch, plus que toute autre approche, l'approche de modélisation permet de distinguer chaque individu en le caractérisant par un syndrome de traits. Elle permet de formaliser sans hypothèse a priori la fonction d'un trait particulier pour la performance d'un individu dans un environnement donné mais également de le relier par des liens causaux aux autres traits de la plante. Enfin, parce que pouvant être basée sur le principe de conservation de la masse et de l'énergie, elle permet d'intégrer le fonctionnement d'un individu au fonctionnement d'une population puis à celui d'un patch de végétation. Cette démarche paraît donc appropriée pour connecter ces différentes échelles.

#### 1.1.4 La modélisation comme un outil intégrateur

*“Things should be made as simple as possible, but no simpler”* Albert Einstein (1879-1955)

**Le processus de la modélisation.** La notion de modèle est depuis toujours liée à la pensée scientifique. Poser une hypothèse relative à un phénomène observable et mesurable est l'essence de l'acte de modélisation. L'ensemble des observations ultérieures du système réel permettra la validation ou l'invalidation du modèle (Coquillard et Hill 1997). Ce processus cognitif est bien résumé par la citation de (Minsky 1965) :

*‘To an observer B, an object A\* is a model of an object A to the extent that B can use A\* to answer questions that interest him about A’*

Un modèle doit avoir ainsi un caractère de ressemblance avec le système réel. La mise à l'échelle d'un système sera la première étape de substitution de la réalité. Un modèle doit constituer à la fois une idéalisation et une simplification du système réel, en appréhendant les lignes de forces du système réel et en ignorant les détails. La deuxième étape du processus de modélisation sera une recherche d'analogie de formes et de fonctions des objets du système. Un modèle doit reproduire le comportement du système aussi loin que le nécessite la problématique du scientifique. L'adoption d'un langage mathématique permettra par exemple la formalisation des relations et des fonctions des objets du système. Ce temps de la formalisation permettra au final d'aboutir à un modèle que l'on pourra tester et retester dans différentes situations afin de l'améliorer jusqu'à répondre à la problématique du scientifique. La modélisation devient ainsi un processus itératif (encadré 1-3).

En écologie, cette simplification de la réalité devient indispensable face à la complexité d'un écosystème. Celui-ci intègre de multiples interactions et rétroactions entre ses différentes composantes s'articulant à une échelle donnée (articulation horizontale) et à différentes échelles (articulation verticale, e.g. réseaux trophiques) (Levin 1992). L'articulation horizontale peut par exemple relier plusieurs formes de vie (modèle proie-prédateur) ou plusieurs champs disciplinaires des sciences (e.g. écologie des communautés et écologie fonctionnelle). L'articulation verticale peut intégrer plusieurs niveaux d'organisation (organe, individu, population, etc.), plusieurs échelles spatiales (patch de végétation, parcelle, écosystème) ou encore plusieurs échelles de temps (jour, saison, année). La modélisation consiste alors à simplifier le système en discriminant et synthétisant les facteurs explicatifs, en comprenant leur rôle et en les hiérarchisant pour ne garder au final que la complexité nécessaire et suffisante pour répondre à la question posée.

**Encadré 1-3** : Les 5 étapes de la modélisation, un processus itératif : exemple pour un modèle de simulation (mathématique)

**1. Préciser la question, définir le problème :**

Ex : 'Comment expliquer l'effet diversité dans les écosystèmes prairiaux?'

**2. Conceptualiser le problème : 'les temps de la mise à l'échelle et de l'analogie'**

- Type de modèle : empirique, mécaniste, téléonomique
- Echelle spatiale et temporelle : patch/communauté/écosystème & jour/année
- Ensemble des hypothèses minimales à inclure
- Ingrédients clés et leur représentation : compartiments, flux, forme élémentaire
- Dépendance et indépendance entre les ingrédients

**3. Formaliser concrètement par des équations mathématiques : 'le temps du langage'**

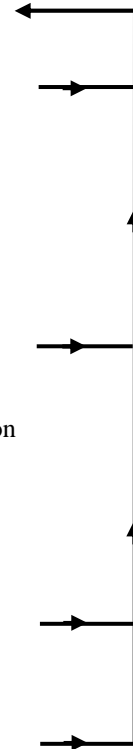
- Les ingrédients des équations mathématiques sont des :
  - Paramètre : ne varie pas dans le temps
  - Variable d'état : décrit l'état dynamique du système
  - Variable intermédiaire : décrit un état non dynamique
  - Valeur initiale : valeur d'une variable au temps  $t=0$  de la période de la simulation
- Complexité de la formulation des processus :
  - Linéarité vs non-linéarité
  - Déterminisme vs stochasticité
  - Continu vs Discret

**4. Analyse du comportement intrinsèque modèle :**

- Simulations prospectives
- Analyse algébrique
- Analyse de sensibilité

**5. Evaluation et validation du modèle :**

- Interprétation des résultats par simulation
- Comparaison avec des données expérimentales
- Réponse à la question initiale



*Vers deux conceptions pour l'utilisation des modèles.* On peut distinguer deux grands types de conception pour l'utilisation de la modélisation. D'un côté, la conception utilitariste a un but opérationnel dont l'exigence première est la prédiction, plutôt que la correspondance entre modèle et réalité. La performance du modèle est généralement évaluée par confrontation avec des observations. Parmi les critères de performance, on retient l'adéquation aux données empiriques (problème de calibration) ainsi que la robustesse du modèle face à l'incertitude de ses paramètres. Les sciences de l'ingénieur sont les plus avancées dans l'analyse mathématique de ces questions (e.g. méthode statistique bayésienne). D'un autre côté, il y a une conception plus théorique du développement des modèles dont l'ambition est de décrire les propriétés intrinsèques des objets, d'explicitier les relations causales et de mettre en équation les mécanismes qui produisent les observations (Osone et Tateno 2005). L'enjeu prédictif est de second ordre face à l'exigence première de compréhension (Fontaine et Barot 2005). La distinction entre ces deux conceptions a des répercussions sur la manière d'implémenter les modèles ou d'idéaliser le réel. Selon la première conception, utilitariste, l'exercice de simplification du réel est d'ordre pratique (modèle 'diagnostique'). Le problème est calculatoire et on retiendra la meilleure solution statistique. Selon la seconde conception



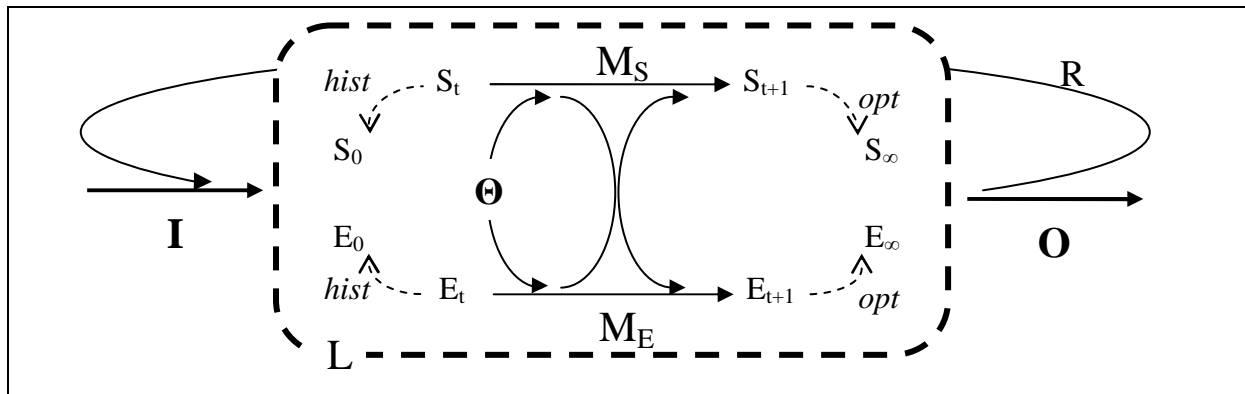
théorique, l'implémentation se résume par la formule de G. Bachelard : '*On ne pourra bien dessiner le simple qu'après une étude approfondie du complexe*' ('modèle prognostique'). La modélisation consiste alors à se demander quel niveau de détail dans les mécanismes reste pertinent pour répondre à une question à une échelle donnée. Car les mécanismes sont très généralement compris à une échelle plus réduite que celle où se déploie le modèle. Un exemple symptomatique de ce questionnement est illustré par l'implémentation du fonctionnement d'une canopée, élément central de tous les '*Land Surface Models*' (LSM) (De Pury et Farquhar 1997, Friend 2001). A l'échelle de la cellule chlorophyllienne, la fixation du C s'appuie sur une compréhension fine des cinétiques enzymatiques (Farquhar *et al.* 1980). Le fonctionnement du stomate peut également reposer sur des principes physiques simples lorsqu'il est appréhendé à l'échelle du tissu (Wong *et al.* 1979, Jarvis et Davies 1998). L'intégration de ces mécanismes à l'échelle des canopées comporte deux difficultés : la première est liée à la complexité de l'organisation des canopées (De Pury et Farquhar 1997), la seconde est la non-linéarité des phénomènes modélisés (Baldocchi 1994). Cette non-linéarité sera notamment illustrée au chapitre 3.

**Modèles conceptuels, modèles statistiques, modèles mathématiques.** Différents types de modèles ont été utilisés pour reproduire le fonctionnement des écosystèmes prairiaux. Les modèles conceptuels, les plus anciens, ne nécessitent pas de formalisation mathématique. Par exemple, la conceptualisation de l'écosystème prairial par Gounot et Bouché (1974) (Fig. 1-7) devient fonctionnelle grâce à une représentation exhaustive des acteurs physiques, biologiques et chimiques de l'écosystème et de leurs interactions. Cependant, ce modèle n'est pas formalisé par des équations mathématiques et ne peut pas être utilisé pour prédire le fonctionnement global de différents écosystèmes prairiaux (soumis à différents régimes de gestion) ou comprendre la présence de telle espèce. Les modèles de stratégies végétales sont un autre exemple de modèle conceptuel (Encadré 1-2). Ils tentent de comprendre la présence et l'abondance des espèces au sein d'un écosystème en fonction de leur stratégie fonctionnelle et d'un gradient de stress et/ou de perturbation. Ils se basent sur l'observation et sont testés grâce aux rapports comparatifs entre les traits fonctionnels des plantes (Grime 1977). Ces modèles conceptuels sont sans doute ceux qui vont le plus loin dans la théorisation et la recherche de compréhension. Cependant, leur validation suscite un débat important, car leur généralisation se heurte à la difficulté de comparer les résultats, notamment du fait d'une mauvaise caractérisation du milieu et des gradients environnementaux (Goldberg *et al.* 1999, Maestre *et al.* 2005, Brooker et Kikvidze 2008). De plus, les effets en retour dans les

dynamiques croisées de la végétation et de la disponibilité des ressources du sol ne sont pas toujours connus. Des couplages avec la science du sol et l'écophysiologie permettraient de limiter ces difficultés.

Les modèles statistiques vont un pas plus loin en testant statistiquement les relations entre les variables d'un modèle conceptuel. Ils permettent une caractérisation statistique de ces relations : i) par l'estimation du comportement futur d'un système basée sur son comportement passé ; ii) par l'extrapolation ou l'interpolation de données basées sur le meilleur ajustement ; iii) par une estimation de l'erreur des observations. Trois types de modèles largement employés en écologie sont basés sur ces statistiques : les modèles de régression linéaire, les modèles généralisés linéaires, parmi lesquels se trouvent les distributions gaussiennes, binomiales ou de Poisson (Yee et Mitchell 1991) et les modèles dits « *additifs généralisés* » qui sont une extension des précédents. Selon une expression de McGill *et al.* 2006, il s'agit de l' 'ANOVA based ecology' avec les limites citées plus haut. Ces modèles statistiques se raffinent pour mieux distinguer les relations causales plutôt que corrélatives des systèmes écologiques. Par exemple, des méthodes telles que les équations structurales (Shipley 2002) déterminent les relations causales entre plusieurs variables hiérarchisées. Actuellement, ces méthodes connaissent un essor important en écologie dans la discrimination des facteurs explicatifs pour le fonctionnement des écosystèmes (Shipley *et al.* 2005, Shipley *et al.* 2006, Mokany *et al.* 2008). Si ces modèles ont un pouvoir de prédiction, ils ne sont pas dynamiques, restent toujours contexte dépendant et se bornent surtout à des relations linéaires entre les objets modélisés. Il en résulte une mauvaise caractérisation de mécanismes non linéaires (e.g. courbe de croissance logistique).

Les modèles mathématiques et les modèles de simulation permettent à partir d'équations de déterminer comment une variable change d'un état à un autre (équation différentielle) et/ou comment une variable dépend d'une valeur ou d'un état d'une autre variable (équation d'état). Cette dynamique des variables se déroule au sein d'un système écologique simulé (Encadré 1-4) qui est limité par une frontière imperméable (chémostat, aquarium) ou perméable (système ouvert soumis à des phénomènes de migration). Selon les modèles, les variables considérées appartiennent au compartiment biotique ( $M_S$ ) et/ou au compartiment abiotique ( $M_E$ ), la dynamique d'une variable sera plus ou moins complexe, en tenant compte de la dynamique du système dans son ensemble et des rétroactions internes et/ou externes au système.



**Encadré 1-4 :** Représentation générale d'un système écologique. Extrait de Choler (2008).

Un système est délimitable (L, une frontière, perméable), a une histoire (*hist*), est décrit par des variables d'état (S, compartiment biotique et E, compartiment abiotique), est placé dans un contexte ou champ d'influence représenté par un ensemble de variables d'entrée (I), produit des sorties (O) en se transformant (transition de t à t+1 correspondant à une dynamique couplée entre E et S et dont les règles sont définies par des relations fonctionnelles contenues dans M<sub>S</sub> et M<sub>E</sub>), modifie le contexte dans lequel il se trouve (R rétroaction 'externe') et enfin a peut-être une finalité, ou de manière plus neutre, dont la trajectoire tend vers un état d'équilibre déterminé par des critères d'optimisation (*opt*). Dans sa forme la plus complète, on peut formaliser l'écriture de ce système-modèle par :

$$\begin{cases} S_{t+1} = M_S(\Theta, I_t, S_t, E_t)S_t \\ E_{t+1} = M_E(\Theta, I_t, S_t, E_t)E_t \end{cases} \quad \begin{cases} O_{t+1} = F_O(\Theta, I_t, S_t, E_t) \\ I_{t+1} = F_I(O_t, I_t) \end{cases}$$

Variable d'état:  $S = (s_1, s_2, \dots, s_n)$ ;  $E = (e_1, e_2, \dots, e_p)$   
 Paramètres:  $\Theta = (v_1, v_2, \dots, v_q)$   
 M<sub>S</sub> et M<sub>E</sub>: matrice de fonction de dimension (n, n) et (p, p)

A partir de ce schéma général, on peut alors classer les nombreux modèles de la littérature suivant leur degré de description du système écologique étudié (Tableau 1-1). On peut distinguer trois grandes familles dans l'univers des modèles des systèmes écologiques. **La première famille est celle des modèles biophysiques** (e.g. Baldocchi et Meyers 1998, Wohlfahrt *et al.* 2000, Muller *et al.* 2005). L'étude des échanges d'énergie, d'eau et de nutriments entre les plantes et l'atmosphère est basée sur des principes thermodynamiques (conservation de l'énergie, maximisation de l'entropie). Le compartiment biotique est généralement simplifié à une couche uniforme ('*green slime mold*') dont on retient essentiellement les propriétés radiatives (albédo), la quantité de tissus chlorophylliens (*LAI*) et les propriétés d'échanges (conductance globale de la chaleur, de la vapeur d'eau et du CO<sub>2</sub>). Cette couche peut être discrétisée horizontalement mais n'a pas de dynamique propre. C'est un défaut car les changements de stade ou de structure de la végétation au cours du temps, ou encore l'hétérogénéité structurelle et fonctionnelle de l'écosystème, impliquent un système hors équilibre dans lequel les lois physiques intangibles sont plus difficilement applicables. Un futur de cette famille s'inscrit dans la mise en place d'équations thermodynamiques applicables à des systèmes hors-équilibre (Dewar 2005). Un autre réside dans la prise en

compte plus raffinée du compartiment végétal (Pitman 2003 pour une synthèse), constituant la génération des DGVM (Dynamic Global Vegetation Model).

Tableau 1-1 Pour un point de vue synoptique sur les grands types de modèles (extrait de Choler 2008)

Type	Dynamique du système	Feedback (interne, externe)	Exemples d'application
1 $\Theta = F(I)$ ou $\text{cov}(\Theta)$ ou $O = F(I, \Theta)$	non	non	- Modèles de distribution spatiale, traits d'effets - Modèles statistiques (allométrie, stoechiométrie...) - Modèles biophysiques (LSM), traits de réponse
2 $S_{t+1} = M_S(\Theta, I_t, S_t, E_t)S_t$ ou $E_{t+1} = M_E(\Theta, I_t, S_t, E_t)E_t$ $O = F(\Theta, I, S, E)$ parfois	oui	non	- Modèles démographiques ou modèles de croissance non explicites pour l'utilisation des ressources - Modèles d'interactions entre espèces et de coexistence - Modèles hydrologiques et biogéochimiques.
3 $S_{t+1} = M_S(\Theta, I_t, S_t, E_t)S_t$ $E_{t+1} = M_E(\Theta, I_t, S_t, E_t)E_t$  $O = F(\Theta, I, S, E)$ parfois	oui	oui (int.)	- Modèles démographiques ou modèles de croissance explicites pour l'utilisation des ressources (ex. chémostat) - Modèles écohydrologiques, phénologiques - LSM incluant des modules d'allocation et de cycles biogéochimiques
4 $S_{t+1} = M_S(\Theta, I_t, S_t, E_t)S_t$ $E_{t+1} = M_E(\Theta, I_t, S_t, E_t)E_t$ $O = F_O(\Theta, I, S, E)$ $I_{t+1} = F_I(O_t, I_t)I_t$	oui	oui int/ ext	Dynamic Global Vegetation Model (DGVM)

**La seconde famille est celle des modèles biogéochimiques** (e.g. Thornley et Johnson 1990, Parton *et al.* 1993, Yin et Schapendonk 2004). Ils simulent les cycles de l'eau et des nutriments. Ils s'appuient également sur des principes de conservation de masse et d'énergie, mais ils diffèrent de la famille précédente en incluant une dynamique de compartiments biotiques et/ou abiotiques. Pour les modèles où le compartiment végétal peut être représenté par des feuilles, des racines, des tiges et des inflorescences, leurs différences portent souvent sur le mécanisme de répartition des substrats au sein du compartiment plante (e.g. équilibre fonctionnel (Davidson 1969) ; approche analogique transport-résistance (Thornley 1972, Tabourel-Tayot 1997 pour une bonne synthèse). Ces modèles sont généralement de bons candidats pour comprendre les mécanismes de plasticité fonctionnelle des plantes en réponse à différents facteurs environnementaux et de gestion (Parsons *et al.* 1994). Les dimensions 'diversité des acteurs' et 'diversité fonctionnelle' du compartiment biotique et donc leurs interactions sont absentes dans cette famille.

**La dernière famille est celle des modèles agrégés démographiques** (Tilman 1988, Daufresne et Hedin 2005). Par contraste avec les deux précédentes familles, l'accent principal de ces modèles est mis sur la dynamique du compartiment biotique (S). Les fonctions des matrices  $M_S$  expriment des relations fonctionnelles par individu ou par unité de biomasse présente. Un pas vers le réductionnisme consiste à considérer une matrice de probabilité (de reproduction, de mortalité), appelée aussi matrice de transition, représentant des effectifs d'individus ou des classes d'individus dans les populations structurées (Leslie 1945). L'évolution des ressources est souvent absente ou contrainte à des valeurs fixées par l'utilisateur. Dans les modèles d'interaction entre espèces, l'introduction des coefficients empiriques de compétition pour une ressource rend difficile leur intégration avec les modèles biogéochimiques. Enfin, l'attention portée à la dynamique interne du système l'emporte sur l'intérêt pour ce que produit le système. D'ailleurs, cette étude des variables à l'équilibre (dérivées mises à zéro) amène parfois le système écologique étudié dans des états d'équilibre ou de pseudo-équilibre qui n'existent pas dans la réalité. Lorsque le nombre d'espèces en interaction augmente et que l'on ajoute des entrées et sorties sous forme de vecteurs d'immigration/extinction, on se situe alors dans le champ des modèles de diversité ou modèles de coexistence (Tilman et Downing 1994, Hubbell 2001), mais la dimension fonctionnelle est absente. De plus, les plasticités morphologique et physiologique des individus pouvant expliquer des phénomènes de coexistence ne sont pas prises en compte.

**Vers une réconciliation des familles de modèles.** La synthèse que propose P. Choler (2008) de ces différentes familles de modèles est que chacune peut enrichir l'autre. Il note également certains points qui doivent être améliorés dans chacun des modèles pour mieux décrire les relations entre la diversité et le fonctionnement d'un système. Ils sont présentés ci-dessous. J'ajouterai également à cette synthèse un paragraphe sur une génération récente de modèles inspirée des modèles basés sur l'individu qui sont les plus à même d'inclure ces différents points de discussion.

#### *Utiliser les traits fonctionnels dans la modélisation biophysique des écosystèmes*

La caractérisation de la diversité des acteurs biotiques à l'aide de descripteurs non plus taxonomiques mais fonctionnels (c.f. partie III de la synthèse bibliographique) permet de lier le fonctionnement biologique des plantes au fonctionnement biophysique du système dans lequel elles évoluent. Par ailleurs, l'existence de compromis entre les traits a mis en évidence des axes de spécialisation entre les plantes, notamment pour les traits foliaires impliqués dans

l'économie du C (Reich et Oleksyn 2004, Wright *et al.* 2004b). Dans le même esprit, de grandes études comparatives ont examiné les relations d'allométrie (Niklas et Enquist 2002b) ou de stoechiométrie (Agren 2004) chez les végétaux. Cette démarche comparative et corrélative (i.e. corrélations entre  $\Theta / I$  avec  $\Theta$  défini comme un vecteur de traits de réponse, covariances entre  $v_i$  (compromis entre traits) et corrélations entre  $\Theta$  et  $O$  avec  $\Theta$  défini comme un vecteur de traits d'effets) n'est pas dynamique. L'intégration de ces résultats dans les modèles biophysiques débute avec les DGVM avec un paramétrage par type fonctionnel de plante. Pour passer à une diversité fonctionnelle continue, il faudrait obtenir à l'échelle de la communauté à la fois un indice de trait agrégé et un indice de diversité fonctionnelle (i.e. distribution des traits au sein de la communauté) utilisables par les DGVM. On reste cependant dans un type de modèle statique, sur la représentation de la communauté végétale. Naturellement, l'étape suivante est de travailler sur les aspects dynamiques.

#### *Développer des modèles dynamiques ressource-explicite à l'échelle écosystémique*

En règle générale, les modèles agrégés démographiques ne concernent qu'un petit nombre d'espèces (Dennis *et al.* 1995, Daufresne et Loreau 2001, Daufresne et Hedin 2005). En outre, ils présentent le plus souvent un découplage entre la dynamique biotique et la dynamique des ressources. Deux exigences sont alors à satisfaire pour articuler cette tradition avec les deux autres : la première est d'intégrer les conséquences de la coexistence des populations à une échelle d'organisation supérieure (patch de végétation, communauté, ...); la seconde est d'ancrer plus solidement la croissance et les interactions dans les cycles biogéochimiques. La première de ces exigences demande de s'intéresser davantage aux dynamiques de la biomasse des grands types fonctionnels présents dans le système. De tels modèles par type fonctionnel ont par exemple été développés pour les écosystèmes arctiques (Epstein *et al.* 2000, Epstein *et al.* 2001). Deux articles récents donnent à cette optique un fondement théorique (Norberg *et al.* 2001, Savage *et al.* 2007) mais la description de la croissance et de la phénologie reste encore peu détaillée. Les relations allométriques entre organes reproducteurs et végétatifs devraient contribuer à renforcer les liens entre modèles de croissance et modèles démographiques (Ackerly *et al.* 2000). La seconde exigence demande à ancrer de manière plus mécaniste tous ces modèles de dynamique du compartiment biotique dans les cycles biogéochimiques. Une caractéristique commune à de nombreux modèles démographiques est en effet la déconnection entre la dynamique du compartiment biotique et l'utilisation des ressources et du cycle des éléments.

*Associer processus lents et rapides afin de déboucher sur des modèles à structure dynamique*

L'un des principaux problèmes liés à la modélisation des systèmes écologiques est celui de l'articulation entre des processus lents et les processus rapides. Par exemple, les cycles rapides de l'écologie microbienne peuvent contrôler les dynamiques saisonnières de la végétation en offrant des 'pulses' de nutriments après une pluie dans les écosystèmes arides ou semi-arides (Novoplansky et Goldberg 2001) ou en modifiant les processus de minéralisation de la matière organique suivant la gestion minérale dans les écosystèmes prairiaux de moyenne montagne (Klumpp *et al.* en révision). Le principal problème rencontré dans la modélisation de ces couplages est celui de l'instabilité numérique. Dans le cas particulier de GEMINI, on observe que certains traits fonctionnels, définis comme paramètres, doivent avoir une certaine plasticité si on veut pouvoir simuler des changements de gestion. Nous y reviendrons dans le dernier chapitre de la thèse. Des modèles dits à structure dynamique offrent actuellement la possibilité de modifier les matrices de paramètres au cours du temps. Cette étape correspond à une nouvelle génération de modèles couplant dynamique écologique et dynamique évolutive (Marks et Lechowicz 2006b pour un exemple sur les écosystèmes forestiers).

*Unifier ces approches grâce aux modèles basés sur l'individu (Grimm *et al.* 2006)*

Deux arguments majeurs sont avancés pour justifier le choix de l'individu comme entité de base dans les modèles de dynamique de populations. Le premier argument est pragmatique. La communauté ou l'écosystème sont des entités plus difficiles à définir que l'individu. Le second argument est génétique. Entre tous les niveaux hiérarchiques d'organisation du vivant (cellule, tissu, organe, individu, population, communauté, écosystème...), l'individu possède une propriété fondamentale qui le rend unique : être l'unité de sélection. En dessous du niveau de l'individu jusqu'à celui de la cellule, les entités sont génétiquement identiques. Au-dessus du niveau de l'individu jusqu'à celui de la biosphère, les entités sont généralement constituées d'éléments de géotypes différents. Gross *et al.* (1992) font de la possibilité d'introduire des phénomènes de sélection naturelle et d'évolution l'un des atouts majeurs des modèles centrés individus. Les individus cherchent à optimiser une fonction d'adaptation ('fitness function') et seuls les individus les mieux adaptés à leur environnement vivent suffisamment longtemps pour se reproduire (Marks et Lechowicz 2006a). Ces deux arguments sont un peu à tempérer dans la mesure où la définition d'un individu dans le cas particulier des graminées est en réalité moins simple. Le mécanisme de multiplication végétative dans les écosystèmes prairiaux est en effet dominant dans la régénération des individus. Aussi, la notion d'individu

dans un patch de végétation de graminées peut se décaler d'un niveau d'organisation, la plante pouvant être définie comme une colonie de talles interconnectées s'échangeant des ressources (Gillet 1980).

Ce type de modèle peut se coupler facilement avec les modèles biogéochimiques en définissant pour chaque individu des compartiments proches de la réalité structurelle et fonctionnelle d'une plante (feuille, racine, tige, réserve) (Tomlinson *et al.* 2007). Ils peuvent ainsi simuler la plasticité fonctionnelle d'un individu en réponse à des facteurs environnementaux et de gestion. Ils peuvent intégrer grâce à l'évolution de l'outil informatique un nombre illimité d'individus (individus stricts, populations, espèces) et ainsi simuler les interactions entre espèces. La dynamique de chaque individu peut se dérouler en fonction d'un syndrome de traits définissant sa stratégie fonctionnelle. Sa réponse aux interactions dépendra de ce syndrome. Par exemple, les interactions entre individus pour l'azote se déroulent suivant des caractéristiques propres mesurables comme la capacité d'absorption, la surface spécifique racinaire (*SRA*) et la biomasse racinaire. Le trait agrégé ou la diversité fonctionnelle du système deviennent alors une résultante du modèle (Lehsten et Kleyer 2007, van Wijk 2007). Enfin, ces modèles permettent d'appliquer la première loi de la thermodynamique (conservation de la matière et de l'énergie) en pouvant tracer la dynamique des éléments biogéochimiques entre les différents compartiments, puis en intégrant ces flux à l'échelle de la communauté.



## 1.2 Objectifs de la thèse et démarche adoptée

L'objectif scientifique de la thèse est de comprendre comment les caractéristiques intrinsèques (traits fonctionnels) d'une population végétale conditionnent son fonctionnement et sa plasticité au sein d'un écosystème de type 'prairie permanente gérée'. En se plaçant à l'échelle de la plante entière et en analysant ses traits fonctionnels et leur co-variation, il est possible de définir à la fois sa stratégie végétale face aux variations abiotiques (niveaux de nutriments, fauche, pâturage), son succès démographique en réponse aux interactions biotiques et son effet sur la communauté. Cette échelle de l'individu est effectivement le point de départ des cadres conceptuels qui structurent les processus de l'écosystème entre les différentes échelles spatiales (Suding *et al.* 2003 pour le concept ; (Gross *et al.* in review) pour sa validation). Pouvoir reproduire et comprendre la biologie de la plante sera donc l'hypothèse de base pour prédire le fonctionnement d'une communauté.

La démarche repose principalement sur la modélisation. Le fonctionnement de l'écosystème étant le résultat d'une intégration de mécanismes se produisant à différentes échelles (spatiales et temporelles), une démarche de modélisation reste essentielle pour découpler et hiérarchiser ces mécanismes. L'utilisation de modèles basés sur l'individu (ou centré sur l'individu pour des plantes clonales) devra permettre de rendre explicite et calibrable par espèce, les mécanismes biologiques par lesquels la plante / la population acquière, utilise et conserve le carbone et l'azote. Elle devra également permettre d'inclure la diversité des plantes qui fait défaut à la plupart des modèles biogéochimiques. Enfin, ces modèles devront reposer sur des principes de conservation de masse et d'énergie pour simuler la répartition des ressources à la fois au sein d'une population mais également entre populations afin de pouvoir extrapoler au fonctionnement d'une communauté.

Le modèle GEMINI (Grassland Ecosystem Model with INdividual centered Interactions), développé depuis une dizaine d'années par l'équipe (Soussana *et al.* 2000a, Soussana *et al.* 2000b), simule les cycles C-N en tenant compte de la diversité, de la plasticité et du rôle fonctionnel des agents biologiques (producteurs, décomposeurs, consommateurs). Il simule les régulations des cycles C et N pour des espèces pérennes à une échelle locale de l'ordre du  $\text{dm}^2$  et à une échelle de temps journalière. Les fonctionnements de la canopée et du sol sont appréhendés verticalement en discrétisant par couche la répartition et la capture des ressources par les organismes. L'échelle spatiale horizontale n'est pas explicite dans le modèle et elle est simplifiée en raisonnant les stocks et les flux par unité de surface de sol. Durant ma thèse, j'ai donc utilisé et continué à développer GEMINI dans le cadre des

programmes ANR Biodiversité DISCOVER et QDIV (Encadré 1-5). Dans le cadre de DISCOVER, j'ai pu collaborer avec une équipe allemande sur le développement de GEMINI.

**Encadré 1-5 : Présentation des deux programmes de recherche, ANR Diversité 2005 (Agence Nationale de la Recherche),**

**DISCOVER (coordinateur, Jean-François Soussana) :** 'Diversité biologique et fonctionnement des écosystèmes. Interpréter et évaluer des expériences clés en prairies grâce à la modélisation mécaniste'. Ce projet a pour ambition de tirer parti de deux expériences de grande ampleur et de longue durée qui ont récemment été lancées pour étudier le rôle fonctionnel de la diversité en prairie : l'ORE " Prairies, Cycles Biogéochimiques et Biodiversité " en France et la " Grassland Diversity Experiment " du Max Planck Institut, en Allemagne. Ces expériences sont complémentaires : l'une manipule les facteurs de gestion, à même diversité biologique initiale ; l'autre manipule la diversité végétale, à même gestion. Le couplage de ces dispositifs devra permettre de tester trois hypothèses du lien diversité-fonctionnement de l'écosystème prairial : i) la diversité d'espèces et de groupes fonctionnels a un effet positif sur le fonctionnement de la prairie et de sa valeur d'usage. ii) les assemblages des organismes du sol et le fonctionnement des réseaux trophiques dépendent des traits fonctionnels des plantes et de leur complémentarité. iii) les effets de la diversité végétale et de la gestion prairiale peuvent être modélisés de manière mécaniste selon une approche structure-fonction et individu-centré.

**QDIV (coordinateur, Paul Leadley) :** 'Quantification des effets des changements globaux sur la diversité végétale'. L'objectif est de développer des outils quantitatifs de prédiction des effets des changements du climat et des teneurs en CO<sub>2</sub> atmosphérique sur la diversité et la répartition spatiale des plantes en France. Ce projet s'appuie sur un ensemble d'observations, d'expériences et de modèles. Les comparaisons entre modèles d'une part, et entre modèles, expériences et observations, d'autre part, permettront d'accroître la qualité de nos prédictions et de dégager un consensus sur les risques associés aux changements du climat et du CO<sub>2</sub>.

GEMINI a été conçu comme un outil de prospection cognitive. Il sera utilisé dans ce sens pour l'étude des relations causales entre les traits fonctionnels. Afin d'aller plus loin dans cette prospection, il est également important de le faire évoluer vers un outil prédictif. Une première étape consiste à tester le modèle au regard de la productivité et de la plasticité de différentes espèces en culture pure. La démarche d'ensemble peut se résumer par le graphique ci-dessous où le développement d'un modèle est un continuum entre un objectif instrumentaliste et un objectif cognitif. Les chapitres de résultats de la thèse sont organisés dans ce sens. Le premier chapitre de résultats (chap 3) étudie une hypothèse centrale du modèle concernant le couplage entre C et N dans la plante. Le chapitre 4 documente les paramètres et les mécanismes d'acquisition et d'utilisation de l'azote des espèces étudiées. Le chapitre 5 présente le modèle Gemini, son paramétrage et son évaluation. Il justifie également la complexité du modèle, en montrant qu'il est indispensable de simuler explicitement la

plasticité et la morphogenèse. Enfin, le chapitre 6 débouche sur une démonstration de l'optimalité de cette plasticité.

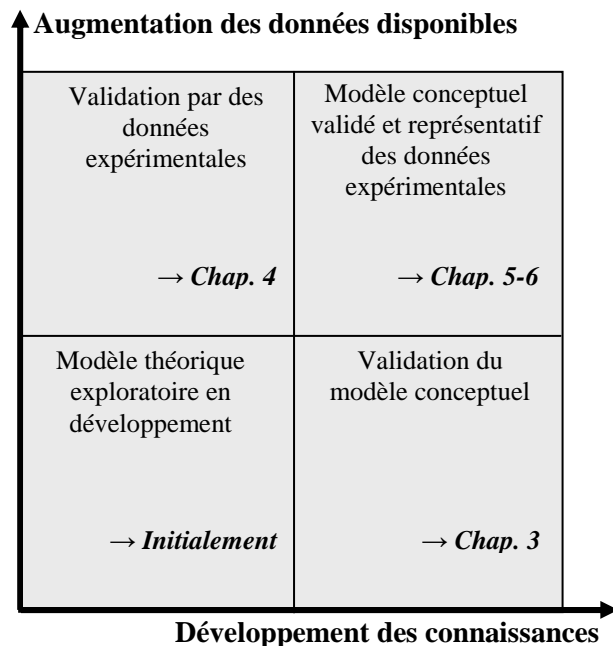


Figure 1-12 : Démarche générale pour le développement théorique et prédictif des modèles (issue de Old *et al.* 2002). L'organisation du projet de thèse par chapitre est présentée sur cette figure.

La thèse s'organise ainsi : synthèse bibliographique (chap. 1), matériels et méthodes (chap. 2), quatre chapitres de résultats (chap. 3-6) structurés par un article et des compléments de résultats et un chapitre de discussion générale (chap. 7). Des appendices à ces différents chapitres sont donnés à la fin du manuscrit. La littérature citée dans les articles est donnée au sein du chapitre alors que la littérature citée dans le reste de la thèse est regroupée à la fin du mémoire.

**Chapitre 2, Matériels et méthodes :** Il inclut : i) une présentation rapide du modèle GEMINI ; ii) les stratégies de paramétrage et de calibration ; iii) l'étude expérimental utilisée pour calibrer et valider le modèle sur 13 graminées en  $C_3$  issues des prairies productives de moyenne montagne en Auvergne.

**Chapitre 3 (Maire *et al.* soumis à PNAS) :** Il a pour but de valider l'hypothèse de coordination de la photosynthèse (Chen *et al.* 1993), postulant que la feuille tend à ajuster sa teneur en azote pour que la photosynthèse soit limitée être limitée à la fois par les réactions claires et sombres. Cette hypothèse est utilisée dans le modèle pour piloter la photosynthèse et l'allocation de l'azote dans les différentes parties de la plante. Une base de données incluant pour une large gamme d'espèces en  $C_3$ , des paramètres photosynthétiques associés à des conditions environnementales de croissance, a permis de tester cette hypothèse. En

formalisant le mécanisme de la photosynthèse avec des équations, cette étude cherche à dissocier les déterminismes génétique et environnemental des variations des différents traits fonctionnels photosynthétiques. Selon la terminologie de l'encadré 1-4, cette étude se concentre sur des relations entre  $\Theta$  et I.

**Chapitre 4 (Maire *et al.* 2009 Functional Ecology):** Quels sont les traits fonctionnels pertinents pour déterminer les mécanismes de l'acquisition et de l'utilisation de l'azote par la plante ? L'axe de spécialisation à l'échelle globale, séparant acquisition et conservation des nutriments sur lequel sont basées les stratégies végétales (c.f. encadré 1-2), corrèle principalement des traits foliaires. Qu'en est-il pour les traits racinaires ? Peut-on également établir des relations traits foliaires et racinaires ? On cherchera à comprendre les déterminismes de covariation entre les traits aériens et racinaires en déterminant des stratégies fonctionnelles et en s'appuyant sur un modèle simple de croissance végétale formalisant ces co-variations selon l'hypothèse d'équilibre fonctionnel (Davidson 1969). Cette hypothèse est utilisée pour GEMINI comme formalisme de répartition des assimilats entre les structures aériennes et racinaires. Cette étude a permis de renseigner les paramètres de morphologie et d'absorption racinaire ainsi que de résorption foliaire de l'azote. En référence à l'encadré 1-4, cette étude se concentre sur des covariances entre  $\theta_i$ .

**Chapitre 5 (Soussana, Maire *et al.* prévu pour Ecological Modelling):** Ce chapitre présente le modèle GEMINI, son paramétrage et son évaluation. Il permet de répondre à plusieurs questions ? Peut-on reproduire grâce au modèle, le comportement des espèces (performance et plasticité), caractérisées par un syndrome de traits ? Soumis à différentes gestions ? En monoculture et en mélange ? Et avec quelle description minimale des mécanismes ? A partir du jeu de données issu du dispositif collection, le modèle peut être évalué en monoculture sur des modes contrastés de gestion. Le modèle par sa programmation orientée objet peut être plus ou moins dégradé, permettant de tester l'intérêt d'une description plus ou moins complexes des mécanismes de plasticité. Il s'agit également de montrer que la plasticité intraspécifique de forme et de fonction est indispensable pour répondre aux contraintes environnementales. En référence à l'encadré 1-4, il s'agit d'étudier la description de  $\Theta$ .

**Chapitre 6 (Gross, Maire *et al.* prévu pour Ecology Letters):** Quel est le sens des corrélations entre traits à l'échelle inter-spécifique ? Est-ce que les espèces sont simplement une collection neutre de traits ? Ou alors, leurs corrélations vont-elles influencer le fonctionnement des plantes ? Par exemple, leur réponse aux contraintes environnementales ?

Peut-on dissocier le rôle d'un trait pour le fonctionnement des plantes ? Que se passe-t-il si un trait varie indépendamment des autres ? L'intérêt de la modélisation est de pouvoir casser ces corrélations et d'en regarder les conséquences sur le fonctionnement simulé des espèces. Une analyse fondamentale est ainsi réalisée sur les variations de 4 traits fonctionnels, marqueurs de deux axes de spécialisation des stratégies végétales.

**Discussion :** Ces différents chapitres de résultats devront permettre de caractériser chacune de nos populations de graminées par un syndrome de traits fonctionnels pour différentes conditions de gestion, en monoculture et en mixture. Que peut-on conclure de ces résultats pour les cycles C & N qui sont considérés dans notre étude ? Comment contribuent-ils au débat diversité - fonctionnement des écosystèmes ? Quelles sont les limites de notre étude et du modèle GEMINI dans ce but ? La discussion s'attachera à placer les résultats de cette thèse dans ces différentes perspectives.

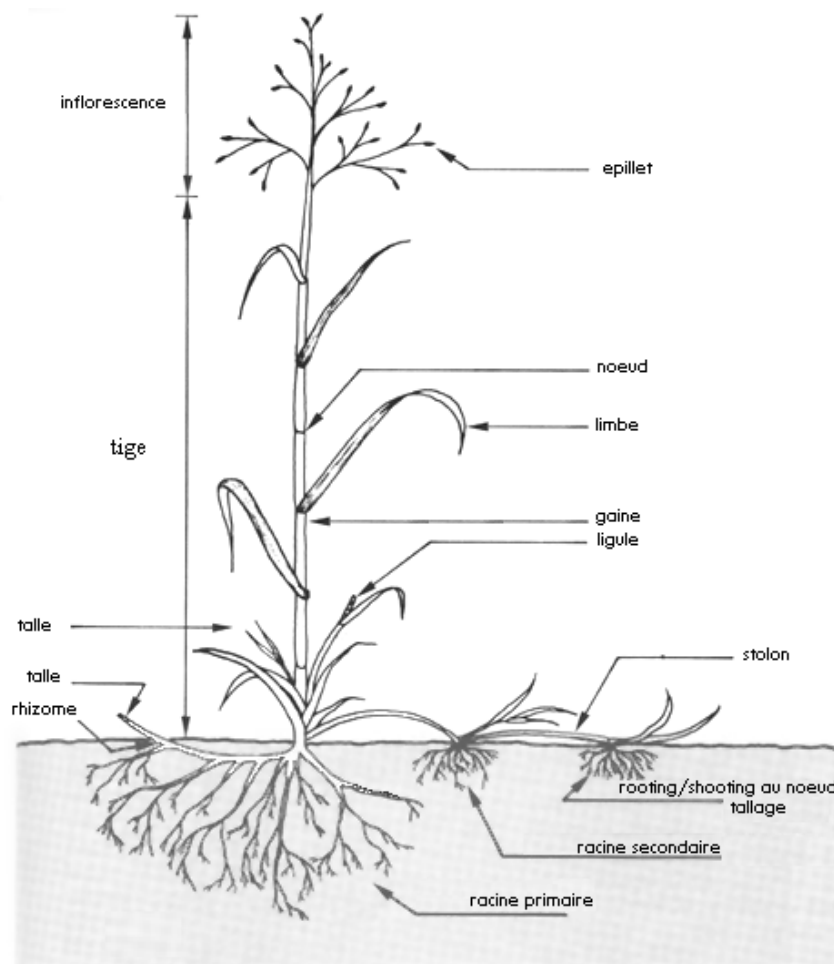


Figure 1-13 : Morphologie générale d'une graminée, ici en stade reproducteur.

# ***MATERIELS & METHODES***



**Modèle GEMINI, Site expérimental &  
Paramétrage**



# 2<sup>ème</sup> CHAPITRE

## MATERIELS ET METHODES

---

Cette partie est destinée à présenter brièvement le modèle GEMINI et sa prise en main, la stratégie de paramétrage et le dispositif expérimental utilisés pour le calibrer et l'évaluer. Il s'agit ici d'une présentation simplifiée du modèle afin de donner les mécanismes clefs qui ont conduit à son développement et également un aperçu du travail déjà réalisé avec ce modèle avant le début de la thèse. La présentation complète du modèle, incluant l'ensemble des équations du module plante est fournie au chapitre 5. Il s'agit de la version de GEMINI que j'ai actualisée, développée et évaluée durant ma thèse. Pour cela, je me suis appuyé sur un dispositif expérimental de collection de 13 espèces de graminées avec un cultivar de *Lolium*, deux fréquences de coupe et deux niveaux de fertilisation azotée. Ce dispositif sera également présenté brièvement. Une première base de données disponible m'a permis de calibrer plusieurs paramètres du modèle pour chacune des espèces en utilisant leurs traits fonctionnels. Le nombre de paramètres calibrés était cependant insuffisant pour les besoins du modèle. J'ai donc entrepris des mesures complémentaires en adaptant le protocole sur le dispositif collection et également analysé la littérature afin de pouvoir calibrer l'ensemble des paramètres du modèle.



## 2.1 Présentation simplifiée du modèle GEMINI

### 2.1.1 Historique du modèle biologique

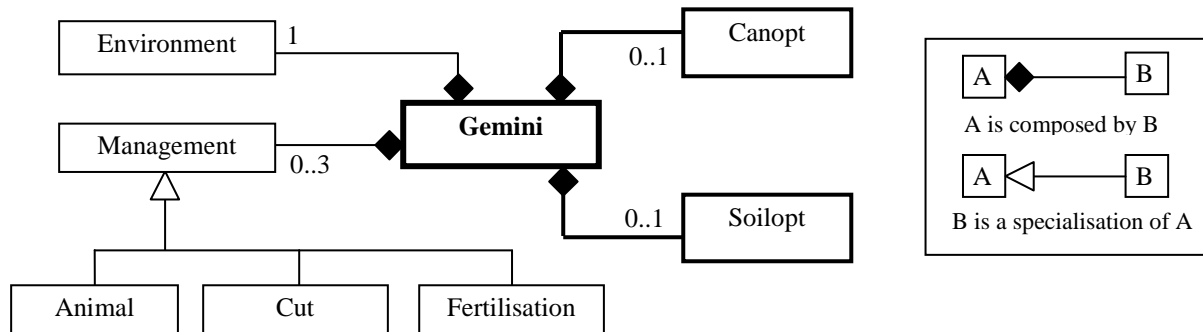
Le modèle GEMINI ('Grassland Ecosystem Model with Individual ceNtred Interactions') a été initialement développé en C puis réécrit en C<sup>++</sup> (environ 25 000 lignes de code) dans une plate-forme de modélisation UNIF (*Unified Numerical Integration Framework*) afin de mieux stabiliser son développement. Ce modèle consiste aujourd'hui en une arborescence de classes permettant d'instancier une ou plusieurs populations végétales, couplées ou non à un sol et à des herbivores (Fig. 2-1). Le modèle de végétation simule la croissance et la morphogénèse aérienne et souterraine de populations végétales, paramétrées par leurs traits fonctionnels et partageant des ressources : la lumière et l'azote (Soussana *et al.* 2000a, Soussana *et al.* 2000b). Le modèle de sol décrit la dynamique de quatre pools de matière organique (Loiseau *et al.* 1998b), sous l'effet de deux types fonctionnels microbiens de décomposeurs (Fontaine et Barot 2005). Les interactions avec les herbivores, la gestion de la prairie (coupe, fertilisation, pâturage) et le microclimat sont prises en charge par des modules additionnels. Comme tous les modèles mécanistes, le modèle GEMINI nécessite un grand nombre de paramètres. Ces paramètres se répartissent par espèce végétale entre la morphogénèse aérienne (14 paramètres), la morphogénèse racinaire (16), la dynamique de la population (4), la composition chimique des tissus (7), la physiologie (25). Au total, 66 paramètres sont nécessaires. Il faut également initialiser 9 variables d'état par population.

Initialement, l'objectif du modèle était centré sur la simulation de l'association graminée-trèfle et ses applications agronomiques. Dans le cadre des projets ANR Biodiversité, l'objectif a évolué et il est maintenant d'étudier les bases mécanistes des effets de la biodiversité et également du changement global sur le fonctionnement de l'écosystème prairial. Mon rôle a alors été d'adapter GEMINI (paramétrage et développement de mécanismes) pour ces différentes questions.

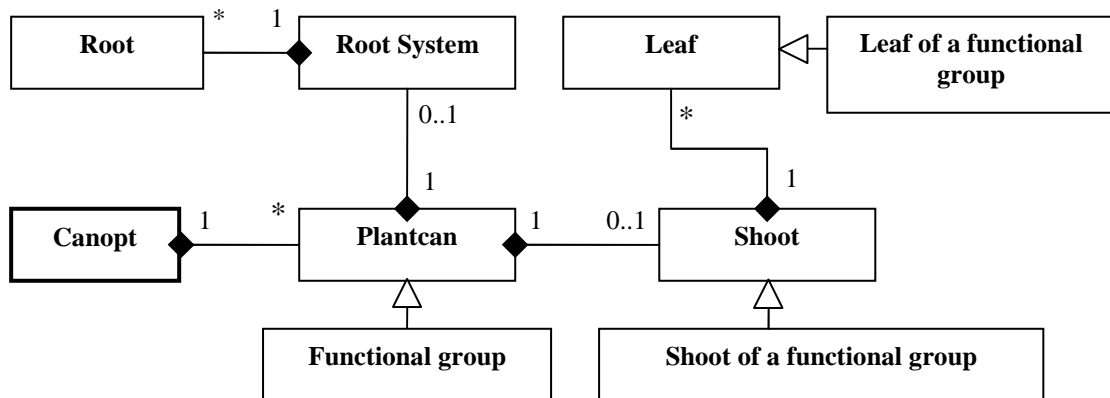
Plusieurs hypothèses simplificatrices sont utilisées dans GEMINI: i) seules les interactions abiotiques et biotiques locales, à l'échelle d'une zone supposée homogène dans le plan horizontal, sont décrites ; ii) tous les individus d'une même population végétale sont supposés identiques. Le modèle GEMINI simule les relations entre la diversité, la dynamique et le fonctionnement des peuplements prairiaux complexes en adoptant une approche volontairement réductionniste et mécaniste. Il opère ainsi une synthèse entre des disciplines scientifiques complémentaires : i) l'écologie des communautés et des écosystèmes, ii)

l'agronomie de la prairie, iii) la zootechnie (interactions avec les herbivores au pâturage), iv) la science du sol (organismes résidents du sol et cycles biogéochimiques).

## GEMINI



## CANOPT



## SOILOPT

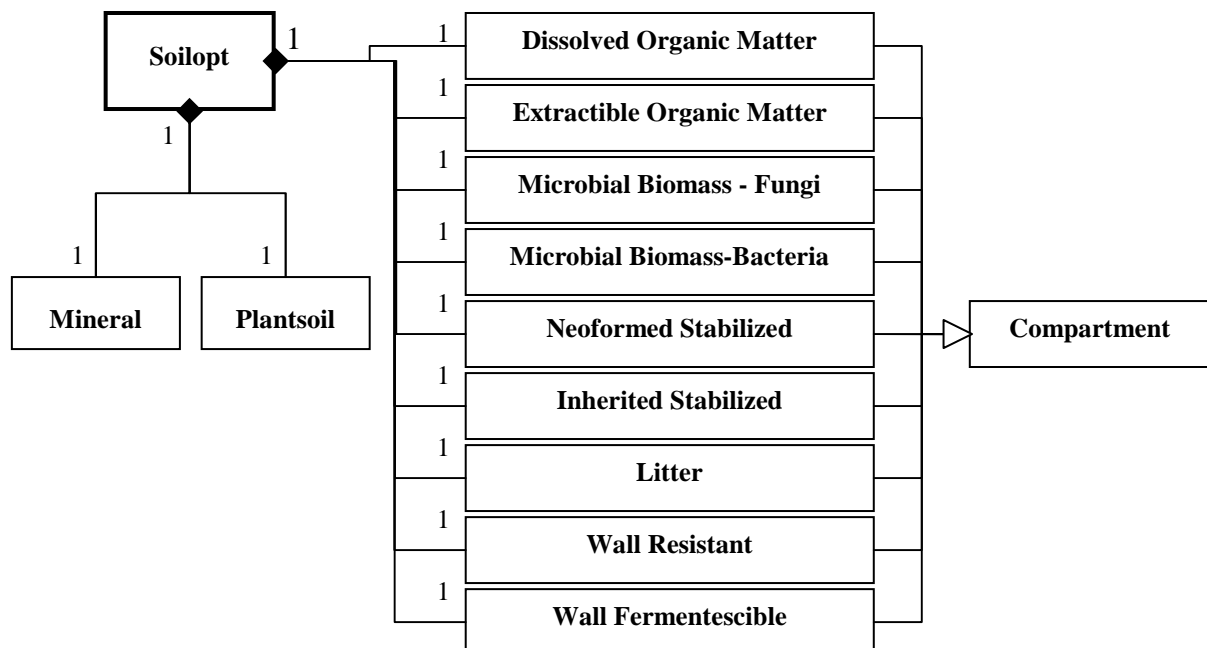


Figure 2-1 : Schéma UML du modèle GEMINI et de ses sous-modèles CANOPT et SOILOPT.

Deux exemples de résultats acquis avant mon arrivée sont présentés ci-dessous afin de mieux comprendre le développement des mécanismes pouvant être inclus dans GEMINI.

**Un modèle développé pour les mélanges d'espèces fourragères semées.** Les premiers travaux de modélisation ont porté sur la dynamique de populations d'associations semées graminée – trèfle et le cycle de l'azote (Soussana et Machado 2000). Les travaux de Schwinning et Parsons (1995) avaient fourni un cadre théorique permettant de comprendre les bases de la coexistence entre ces espèces, en montrant que les graminées bénéficiaient de la fixation symbiotique du trèfle, mais avaient en même temps la capacité de supprimer la croissance de la légumineuse via la compétition pour la lumière (Soussana et Arregui 1995, Faurie *et al.* 1996). Ce mécanisme d' 'exploitation' serait à la base d'oscillations temporelles de la proportion de trèfle dans les associations (Schwinning et Parsons 1995), oscillations qui régulent le cycle de l'azote dans les associations semées (Loiseau *et al.* 2001). Ces mécanismes théoriques ont été testés dans un premier temps grâce au module végétation de GEMINI ('CANOPT'), qui simule de manière explicite les étapes de capture, de conversion et d'allocation des ressources aériennes (lumière) et souterraines (azote) pour chaque espèce en compétition. Le modèle simule des réactions d'évitement (étiolement) et de tolérance (baisse de la teneur en azote des limbes) à l'ombrage des plantes. Ces réponses à la compétition retardent l'exclusion compétitive de l'espèce ombragée, qui convertit également de manière plus efficace le rayonnement absorbé utile à la photosynthèse (Soussana et Machado 2000). La compétition pour l'azote entraîne des réponses contrastées des deux espèces : la graminée répond en combinant évitement (allocation accrue aux racines et dé-répression des transporteurs racinaires) et tolérance (réduction de la teneur en azote des tissus aériens). La légumineuse esquivé la contrainte azotée en accroissant la fixation symbiotique dès que son absorption d'azote fléchit (Soussana *et al.* 2002). L'incorporation de ces différents mécanismes a permis de simuler de manière réaliste les réponses à court terme (un an) à la fréquence de coupe, à la fertilisation azotée et à l'augmentation du CO<sub>2</sub> atmosphérique des associations trèfle-graminée (Soussana et Machado 2000). Le principal apport du modèle a été de montrer que la coexistence de la graminée et de la légumineuse était accrue par leur plasticité morphologique et physiologique (Soussana et Lafarge 1998).

**Modéliser les interactions avec le sol.** Une étape supplémentaire a consisté à coupler dans le cadre de GEMINI le module de végétation (CANOPT) avec un module de sol (SOILOPT) (Loiseau *et al.* 1998b). Ce module simule le devenir de trois formes d'apports organiques au

sol : exsudats (solubles), litières dégradables et litières résistantes. Ces apports, issus du peuplement végétal, subissent une décomposition par deux populations microbiennes et sont, en partie, stabilisés dans l'humus. Ce processus de décomposition s'accompagne de flux de minéralisation et d'immobilisation d'azote qui conditionnent la fourniture nette par le sol en N minéral au peuplement prairial. La simulation pendant 10 ans des flux C-N dans des associations graminée-trèfle a permis d'expliquer les fluctuations temporelles du taux de trèfle après semis. Conformément à l'observation (Loiseau *et al.* 2001), le modèle montre que le délai nécessaire à la minéralisation des litières du trèfle (enrichies en N fixé) et les interactions avec la décomposition de l'humus sont à l'origine d'oscillations quasi-cycliques du taux de trèfle (Soussana et Loiseau 2002). A l'inverse, lorsqu'une association de deux graminées est simulée, un équilibre est atteint en deux ans aussi bien pour la fourniture d'azote minéral par le sol que pour la proportion de chaque espèce végétale dans le mélange.

Ce résultat a permis de souligner l'importance du pouvoir de fourniture en N du sol et donc de la décomposition de la matière organique - pour les interactions compétitives entre espèces végétales dans les prairies plurispécifiques. Toutefois, le contrôle de la décomposition est souvent représenté de manière trop simplifiée dans les modèles. Le 'priming effect', c'est-à-dire la sur-minéralisation de la MO du sol par les micro-organismes après un apport de MO fraîche, est contrôlé par la compétition entre populations microbiennes du sol (Fontaine *et al.* 2004). Un modèle théorique montre alors que la décomposition de l'humus est limitée par un manque d'énergie pour l'activité de communautés spécialisées de décomposeurs microbiens (Fontaine et Barot 2005). Cette hypothèse montre qu'il était possible de réactiver la décomposition de la MO du sol profond grâce à un apport de MO fraîches aux décomposeurs du sol (Fontaine *et al.* 2007).

Dans le cadre du projet DISCOVER, GEMINI a donc été modifié pour intégrer les principales hypothèses du modèle de Fontaine et Barot (2005). Le modèle sol a été implémenté par couche. La première couche a comme entrées les matières organiques fraîches des feuilles et des racines mortes. Les couches inférieures ont seulement les racines mortes et les exsudats de la couche en entrées. Les racines présentes dans une couche y absorbent l'azote minéral. Un couplage complet plante-sol est donc réalisé dans chaque couche, permettant d'étudier les effets de différences de profondeur d'enracinement des espèces prairiales.

Des simulations ont été réalisées en couplant sol et végétation sur une période de 10 ans. Les deux types de décomposeurs microbiens ont des activités contrastées de minéralisation et d'immobilisation de l'azote. Le groupe spécialisé sur les MO fraîches, immobilise en général plus qu'il ne minéralise. Le groupe spécialisé sur les MO humifiées, minéralise en général

plus qu'il n'immobilise, puisqu'il consomme des MO riches en N. L'équilibre entre ces deux types microbiens détermine la minéralisation nette d'azote du sol, qui varie de positive (printemps, automne, hiver) à négative (en été). Avec ces hypothèses, le modèle a des propriétés émergentes nouvelles : tant que l'azote n'est pas limitant, le modèle prédit, en accord avec la théorie (Fontaine et Barot 2005), une augmentation durable de la taille du pool de C dans les compartiments stabilisés du sol. Ces hypothèses se traduisent aussi par un couplage plus stable entre sol et végétation.

**Modéliser les interactions locales avec les herbivores au pâturage.** Les herbivores au pâturage modifient l'équilibre entre espèces végétales dans les prairies à flore complexe. En effet, on peut montrer que cet équilibre dépend au pâturage non seulement des taux relatifs de croissance et de sénescence de chaque espèce, mais aussi de leur taux relatif de défoliation par l'herbivore (Carrère *et al.* 2001).

Bien que le pâturage soit un processus stochastique à l'échelle de la bouchée, GEMINI utilise une approche déterministe qui reprend la démarche de Parsons *et al.* (1994). L'intervalle moyen entre deux défoliations successives correspond à l'inverse de la fraction de la parcelle défoliée chaque jour. La défoliation s'arrête soit lorsque l'ingéré potentiel a été atteint, soit lorsque le temps disponible pour le pâturage est dépassé. La masse de la bouchée est calculée comme le produit de la profondeur de bouchée (proportionnelle à la hauteur du couvert), de la surface de la bouchée (qui varie avec la profondeur de la bouchée) et de la densité volumique du couvert végétal dans les strates pâturées. La durée du pâturage inclue un temps de préhension, de mastication et de tri entre les composantes du mélange. Le tri est fonction de la qualité, indexée sur la teneur en fibres (NDF, Neutral Detergent Fibers).

Pour une graminée pure, les résultats des simulations ont confirmé, en accord avec Mazzanti *et al.* (1994), que l'apport d'azote augmente la densité des talles et non la longueur des feuilles en cas de pâturage continu. Le modèle a ensuite permis de simuler la compétition entre deux populations de graminées ne différant que par leur phyllochrone. On a ainsi montré – toutes choses égales par ailleurs – qu'à faible chargement animal, une vitesse lente d'émission des feuilles constitue un avantage compétitif, grâce à des feuilles plus longues et plus hautes. En revanche, en cas de chargement animal élevé, l'intervalle entre deux défoliations successives étant bref, une vitesse rapide d'émission des feuilles confère un avantage compétitif en augmentant la surface foliaire résiduelle et en favorisant ainsi la tolérance à la défoliation (Soussana et Oliveira-Machado 1999).

Pour ma thèse, le choix a été de se concentrer sur les graminées parmi les espèces prairiales et d'utiliser uniquement le modèle de végétation dans des conditions de fauche et de fertilisation. Ainsi, les sous-modèles de pâturage et de sol et les espèces appartenant aux autres groupes fonctionnels n'ont pas été développés ou testés dans le cadre de ma thèse.

### 2.1.2 Prise en main du modèle GEMINI et aspects informatiques

A mon arrivée en thèse, la prise en main, le développement et l'évaluation du modèle GEMINI ont nécessité la mise en place d'un projet informatique. Je le présente en six points :

1. **Lecture du code informatique.** Le but était de comprendre le langage objet dans lequel est codé GEMINI. De plus, après la réécriture récente du code, il s'agissait de profiter de cette lecture pour vérifier la cohérence des équations et des unités.
2. **Mise en place d'une documentation pour le biologiste.** Le code possédait une documentation informatique, mais il m'était parfois difficile d'en comprendre le rôle biologique. Le but a donc été de coupler à l'information informatique une information biologique et de la rendre accessible.
3. **Mise en place d'outils supports à la modélisation.** L'utilisation intensive du modèle a nécessité de développer des outils informatiques afin de faciliter le lancement et le dépouillement des simulations. Par exemple, une fonction 'restart' a été implémentée afin de commencer chaque simulation par un état quasi-stationnaire.
4. **Développements.** Une mise à jour des mécanismes et le développement de nouveaux mécanismes ont été nécessaires afin de simuler la croissance végétale de différentes graminées dans différentes conditions de gestion. Les mécanismes développés sont présentés dans les compléments de résultats du chapitre 5.
5. **Stratégie de paramétrage.** Un premier état des lieux des données disponibles a été fait afin d'établir une stratégie de paramétrage pour calibrer les paramètres des 13 espèces de graminées.
6. **Simulation et évaluation du modèle.** L'évaluation des simulations a été entreprise grâce à des données expérimentales et à des méthodes statistiques appropriées.

Ces deux derniers points sont développés dans la partie 2.2 de ce chapitre.

**UML, langage C++ et modélisation orienté-objet.** Un prérequis pour un langage objet est la représentation graphique du système en UML (Unified Modelling Language). Un objet est caractérisé à la fois par des attributs et par les opérations qu'il effectue. Le langage-objet

représente les objets du système et leurs relations statiques par un petit nombre de lois : association, cardinalité, généralisation / spécialisation et composition / aggrégation.

Le schéma UML de GEMINI (Fig. 2-1) utilise ces lois pour représenter les objets du modèle et leurs relations. L'association entre deux objets est définie par une relation caractérisée par une cardinalité. L'objet 'shoot' sera toujours associé à l'objet 'plantcan' alors que l'objet 'plantcan' peut se passer de l'objet 'shoot'. La généralisation désigne un ensemble d'attributs et de processus communs à plusieurs objets. Au contraire, la spécialisation d'un objet précisera la spécificité d'un objet par rapport à un ensemble commun. Par exemple, l'objet 'functional group' est une spécialisation de l'objet 'Plantcan' dans le sens où il précise certains attributs et certains processus communs à l'objet 'Plantcan'. La composition permet de définir un objet comme étant défini par plusieurs autres. Par exemple, l'objet 'shoot' est composé par un ensemble d'objets 'feuille'.

Parallèlement à la représentation d'un système en UML, la programmation orientée-objet s'appuie sur trois principes fondamentaux : l'encapsulation, l'héritage et le polymorphisme. L'encapsulation définit les règles selon lesquelles les attributs d'un objet sont visibles et modifiables, ou non, par les autres objets du système. L'héritage est le processus selon lequel les classes filles héritent des propriétés de la classe mère. Enfin, le polymorphisme définit le processus selon lequel une méthode s'applique de manière identique ou adaptée selon certaines modalités. Ces principes procurent au code, modularité (séparation du code en plusieurs fichiers compilables de manière indépendante), traçabilité (définition unique de chaque variable) et efficacité (duplication limitée du code).

**Lecture du code et erreurs rencontrées.** La lecture du code a fait remonter plusieurs erreurs informatiques, de différents ordres. Des erreurs d'unité peuvent apparaître dans le développement de tels modèles. Des confusions entre plusieurs noms de variables ont également été corrigées. Le nombre de variables est important et il faut avoir une imagination et une rigueur du même ordre pour éviter ce type d'erreur. Enfin, des erreurs sur des formalismes complexes de mécanismes sont apparues après manipulation des équations. Cette étape a nécessité une période assez longue durant ma thèse mais permet aujourd'hui de bien stabiliser le développement du modèle et d'avoir confiance dans les résultats de simulation. Afin de ne pas commettre à nouveau ces différents types d'erreur dans les modifications du code, nous avons porté le modèle sur un gestionnaire de version.

**Documentation et Logiciel Equadoc.** Une documentation adaptée à des non-informaticiens manquait pour comprendre et vérifier le fonctionnement de GEMINI. Dans chacun des fichiers source du modèle (contenant les lignes de programmation), chaque variable du modèle (paramètre, variable d'état, variable de sortie, calcul intermédiaire), dont nous voulions obtenir des renseignements, a été balisée à chaque endroit où elle intervenait dans le code. En parallèle, un certain nombre de critères a été renseignée pour chacune de ces variables dans un fichier Excel (nom, description, unité, formule en format Latex, ...). Puis, à l'aide du programme Equadoc, une page html (consultable avec un navigateur internet) est générée à partir des deux fichiers précédents, montrant à la fois l'information biologique et son codage et emplacement informatique (Fig. 2-2).

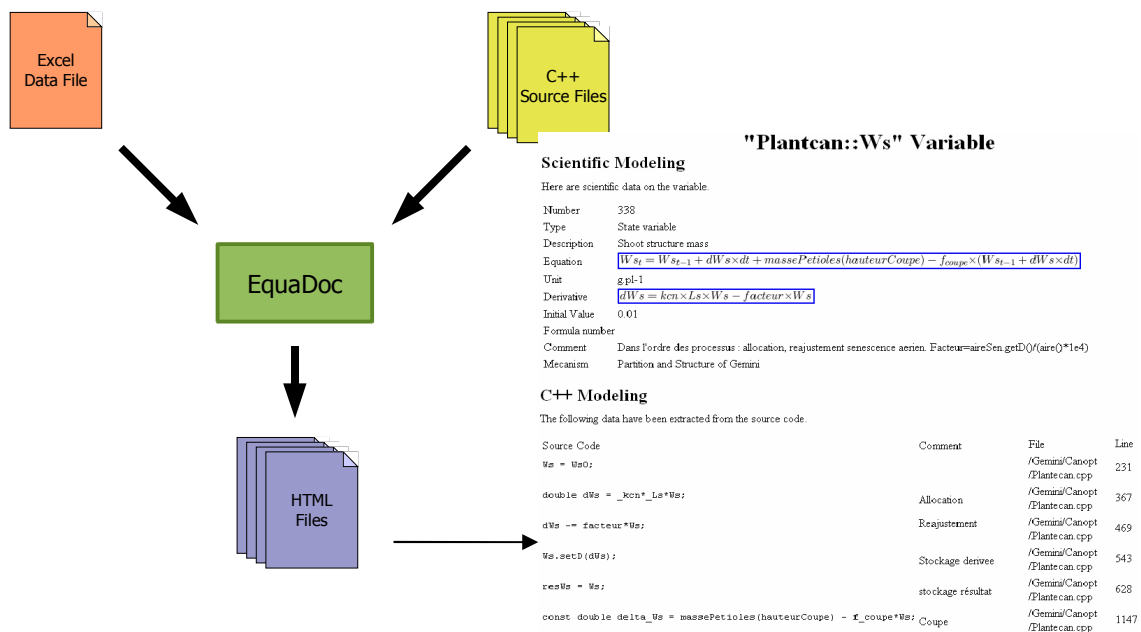


Figure 2-2 Fonctionnement du générateur de documentation Equadoc.

**Outil-support à la modélisation et fonction 'Restart'.** Lors d'une simulation suffisamment longue, on observe que les variables d'état des compartiments structuraux suivent une trajectoire de 'mise à l'équilibre'. Après une période où ces variables augmentent ou diminuent d'une manière continue, une seconde période est atteinte où ces variables commencent à osciller autour d'une moyenne, en suivant des pseudo-cycles correspondant à une année. Le modèle peut alors être considéré dans un état quasi-stationnaire. Dans le cas des compartiments du sol, non étudiés ici, on arrive même à un véritable équilibre, dans lequel les variations journalières sont négligeables voire nulles. Ce phénomène sera qualifié de 'mise à l'équilibre du modèle'.



Sans mise à l'équilibre préalable, l'analyse des simulations serait délicate et leur validation presque impossible. La mise à l'équilibre de la plante nécessite de lui laisser le temps de développer ses feuilles et ses racines, jusqu'à atteindre un équilibre démographique de ces organes. Une solution à ce problème a été d'initialiser la plante directement avec tous ses organes grâce à une fonction 'restart', créée avec Luc Touraille (élève ingénieur ISIMA). Il s'agit d'une fonctionnalité qui permet à l'utilisateur de sauver tout ou partie des objets d'une simulation afin de pouvoir la relancer plus tard, et cela avec de nouveaux paramètres. Ainsi, la simulation commencera avec une plante dans un état stable, et les résultats ne seront plus faussés par la phase de mise à l'équilibre.

**Phase de développement.** Des développements du modèle ont été nécessaires durant ma thèse et ma démarche dans cette phase a été de suivre plusieurs étapes avant une incorporation définitive dans GEMINI:

- Formalisation et test du comportement des équations sur une feuille de calcul,
- Ecriture en C<sup>++</sup> avec l'aide d'un programmeur,
- Vérification des calculs dans le modèle par une méthode pas à pas et par comparaison avec la feuille de calcul.

L'ensemble des modifications réalisées sur le modèle a été suivi lors de ma thèse et coordonné avec les différents acteurs en utilisant de nouveau un gestionnaire de version, nommé 'tortoiseSVN' (cf Annexe), déposé sur un serveur informatique à l'INRA de Theix.

**Etat des lieux sur le paramétrage de GEMINI.** Le modèle avait été jusqu'à présent calibré pour une dizaine de paramètres (morphologie et composition chimique aérienne) et pour trois espèces fourragères très étudiées, deux poacées, (*Lolium perenne*, *Festuca arundinacea*) et une légumineuse (*Trifolium repens*). Cependant, après la réécriture du code, la simulation du fonctionnement de ces espèces ne donnait plus de résultats satisfaisants. L'ambition de mon projet est de pouvoir appliquer ce modèle à une flore complexe, constituée par des espèces natives moins bien connues et en plus grand nombre. Deux obstacles de nature différente devaient être levés : i) disposer d'études détaillées permettant de paramétrer le modèle pour les principales espèces des flores étudiées, ii) améliorer la robustesse du modèle, de façon à ce qu'il puisse simuler la coexistence locale d'un nombre suffisant d'espèces végétales.

## 2.2 Stratégie de paramétrage et calibration

Pour commencer, je souhaite définir les notions de paramétrage et de calibration qui sont deux étapes à part entière. La phase de paramétrage définit le choix des paramètres qu'il est nécessaire de calibrer. Cette phase s'appuie sur une analyse de sensibilité du modèle, déterminant les paramètres auxquels le modèle montre le plus de sensibilité. La phase de calibration est strictement la phase de quantification du paramètre, i.e. l'attribution d'une valeur à un paramètre donné.

### 2.2.1 Analyse de sensibilité

Afin d'établir une stratégie de paramétrage, une analyse de sensibilité classique a été réalisée (Félix et Xanthoulis 2005). En faisant varier de manière indépendante chacun des paramètres de  $\pm 15\%$ , l'indice de sensibilité est calculé selon la formule :

$$IS = \frac{(Sf - Si)}{S} \bigg/ \frac{(Pf - Pi)}{P}$$

Où S est la variable simulée de sortie, P est le paramètre, et les indices f et i définissent la valeur finale et initiale de la variable ou du paramètre. La somme des indices a été faite sur la colonne ou sur la ligne pour mesurer la sensibilité globale d'une variable de sortie ou l'effet global d'un paramètre sur le modèle. Cette analyse a été réalisée à partir d'une carte de paramètres, dont quelques-uns avaient été calibrés à partir de mesures faites sur *Arrhenatherum elatius* (appartenant à la morphogénèse et la composition chimique des parties aériennes). La simulation s'est réalisée selon des conditions de coupe et de fertilisation azotée reproduisant le traitement C-N+ du dispositif de collection de Theix (3 coupes  $\text{an}^{-1}$  et  $360 \text{ kgN ha}^{-1} \text{ an}^{-1}$ ), qui sera décrit plus loin.

De cette analyse, on peut déduire les paramètres 'clefs' du modèle (Fig. 2-5). Par exemple, parmi les 66 paramètres de l'analyse, seuls 20, ont un IS global (somme d'une ligne) supérieur à 10. Parmi ces 20 paramètres, six sont liés à la morphogénèse aérienne, deux à la morphogénèse racinaire, deux à la dynamique de population, deux à la composition chimique des tissus, cinq à la photosynthèse et particulièrement à sa réponse à la température, deux à la respiration et le dernier à la stoechiométrie des substrats. Le paramètre  $Y_g$ , taux de respiration de croissance, est considéré stable entre espèces (Tabourel-Tayot 1997) et ne demande donc pas à être calibré par espèce. Les paramètres  $k$ , coefficient de croissance dans une équation de Michaelis avec deux substrats, et  $r_{\text{leaf}}$ , constante régulant les processus d'élongation et d'émission foliaire, sont également considérés stables entre espèces.

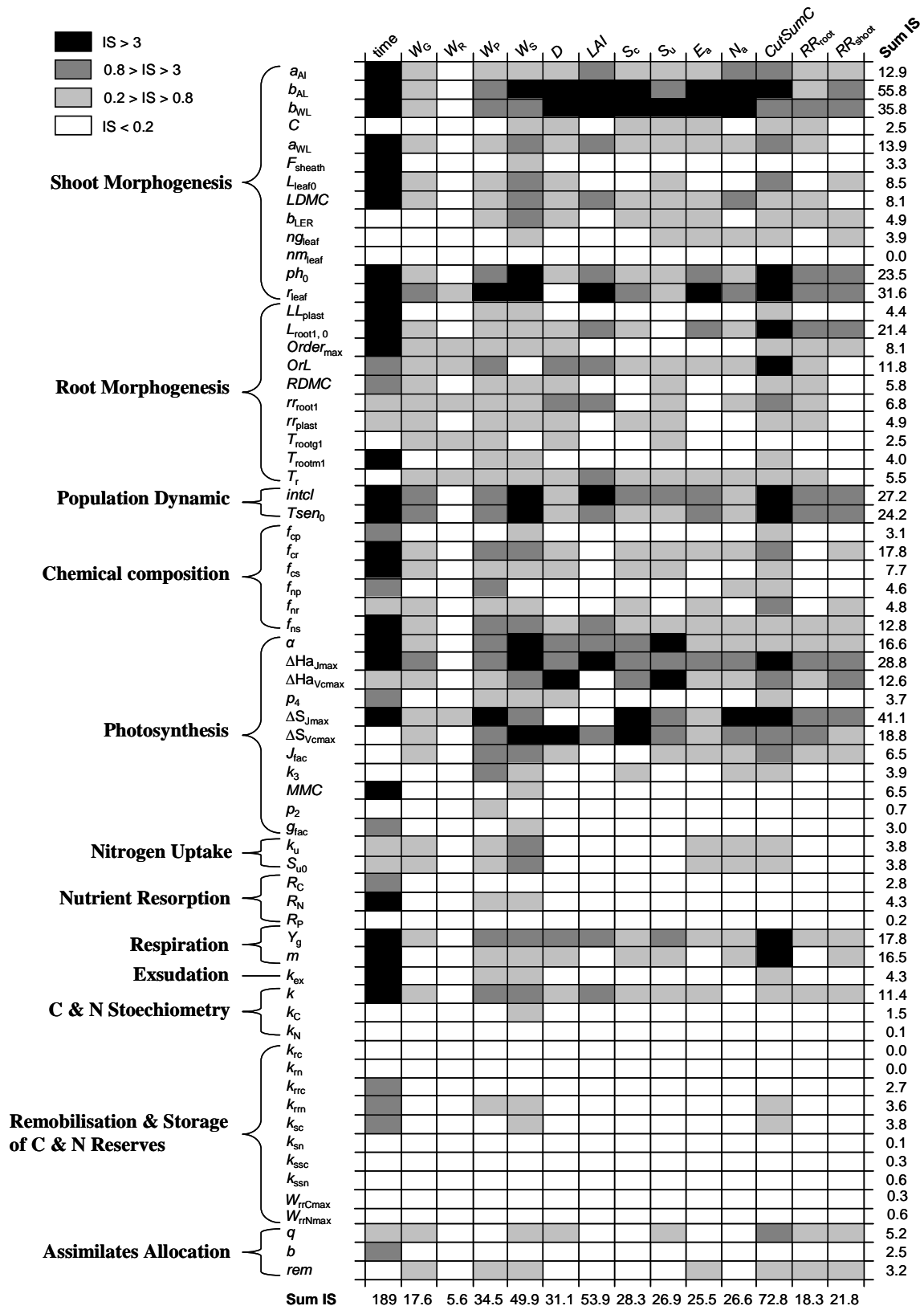


Figure 2-3 Analyse de sensibilité du modèle GEMINI. L'indice de sensibilité, IS montre la sensibilité d'une variable de sortie (colonne) suite à la variation d'un paramètre (ligne) de  $\pm 15\%$ . Les paramètres sont regroupés par mécanisme biologique. Les sommes des analyses de sensibilité des colonnes et des lignes représentent, respectivement, la sensibilité globale d'une variable de sortie ou l'effet global d'un paramètre sur le modèle. La simulation se déroule pour l'espèce *A. elatius* sur 10 ans en utilisant les scénarios climatiques 2003-2004 en boucle. Abréviations: time, durée de la simulation ;  $W_S$ ,  $W_R$ ,

$W_p$  et  $W_G$ , biomasses des compartiments structuraux (foliaire, racinaire, photosynthétique et totale) ;  $D$ , densité de talles ;  $LAI$ , indice foliaire ;  $S_c$  et  $S_u$ , capacités d'absorption de C et N ;  $E_a$ , rayonnement absorbé ;  $N_a$ , teneur en N foliaire ;  $CutSum_C$ , quantité cumulée de C récolté ;  $RR_{root}$  et  $RR_{shoot}$ , ratio entre les limitations liées à la morphologie et à la disponibilité des assimilats. Les paramètres sont décrits au chap. 5.

Les autres paramètres sont davantage espèce-dépendants et demanderaient à être calibrés à partir de résultats expérimentaux. A ce stade de ma thèse, les données disponibles du dispositif collection me permettaient de calibrer les paramètres les plus sensibles de la morphogenèse aérienne et de la composition chimique des tissus aériens (Tableau 2-3). Mais de nombreux paramètres clefs demandaient de nouvelles expérimentations ou des recherches bibliographiques afin d'être calibrés par espèce.

Plusieurs limites sont inhérentes à ce type simple d'analyse de sensibilité remettant en question la calibration de certains paramètres jugés non importants avec l'analyse précédente. Par exemple, quelle est la variation *in natura* de ces paramètres ? Le paramètre  $S_{u0}$ , capacité d'absorption de N par les racines, varie d'un ordre 100 entre espèces dans la littérature (Osone et Tateno 2005), ce qui incomparable avec les  $\pm 15\%$  de cette analyse. Ce constat peut également être fait pour les paramètres liés à la résorption des nutriments à la sénescence avec des études montrant des variations du taux de résorption de l'azote de 3 à 4 (Kobe *et al.* 2005). Il faut ainsi parcourir la littérature pour avoir une idée de la variation d'un paramètre. Deuxièmement, quels paramètres ont un sens biologique pouvant donner lieu à une calibration à partir de mesures expérimentales ? Par exemple, le paramètre 'intcl', représentant un pourcentage du taux de tallage maximal d'une population, aura un sens mathématique mais sera difficilement mesurable sur une expérimentation. Ce type de paramètre sera alors optimisé sous une condition expérimentale donnée pour ajuster la densité de talles simulée à une densité observée. Troisièmement, comment tenir compte de l'interdépendance de certains paramètres dans ce type d'analyse ? Par exemple, les paramètres liés à la réponse à la température de la photosynthèse ( $\Delta H_{a_{Jmax}}$  et  $\Delta H_{d_{Jmax}}$  puis  $\Delta H_{a_{Vcmax}}$  et  $\Delta H_{d_{Vcmax}}$ , enthalpies et entropies de processus biochimiques limitant la photosynthèse) interviennent dans une même formule mathématique.

$$\Phi = \exp \left[ \frac{\Delta H_a}{R \cdot T^r} \cdot \left( 1 - \frac{T^r}{T_k} \right) \right] \cdot \frac{1 + \exp \left[ \frac{\Delta S^{at} \cdot T^r - \Delta H_d}{R \cdot T^r} \right]}{1 + \exp \left[ \frac{\Delta S^{at} \cdot T_k - \Delta H_d}{R \cdot T_k} \right]}$$

La calibration de ces paramètres nécessite de prendre en compte leur inter-dépendance. Ainsi, dans l'étude de Kattge & Knorr (2007), ces paramètres pris individuellement varient de manière importante entre espèces. Cependant, lorsque ces deux paramètres sont utilisés dans

cette fonction  $\Phi$ , on s'aperçoit que son évolution en fonction de la température varie peu entre les différentes espèces par rapport à ce que laissait imaginer la variation individuelle des paramètres (cf annexe chap. 3). Cette question sera reprise dans le paragraphe suivant concernant la calibration de la morphogenèse aérienne. Enfin, quelle est l'importance du scénario utilisé dans la simulation sur la sensibilité du modèle ? En effet, les mécanismes ne sont pas linéaires et il existe des effets seuils. Par exemple, le modèle stoppe lorsque la quantité de substrat dépasse la biomasse structurale de la plante ou lorsque la quantité de substrat est insuffisante par rapport au développement morphologique possible par la température. Suivant le scénario de simulation, la plante est dans un état plus ou moins proche de l'une de ces deux bornes et le blocage de la simulation entraînera des modifications des variables de sortie difficilement interprétables dans le cadre d'une analyse de sensibilité.

Pour conclure, cette analyse de sensibilité nous a permis de déterminer des paramètres clefs du modèle. Par contre, cette analyse ne nous permet pas de négliger les autres et une analyse approfondie de la littérature reste indispensable.

## 2.2.2 Méthode de calibration d'un paramètre et d'initialisation des variables d'état

**Calibration d'un paramètre.** Il s'agit d'une étape délicate car il faut :

- donner un sens biologique aux paramètres du mécanisme modélisé,
- contrôler l'interdépendance entre traits / paramètres / variables d'état
- harmoniser les unités

Au lieu de présenter la calibration des paramètres de manière exhaustive, j'ai choisi un exemple concernant la calibration de deux relations allométriques permettant à partir de la longueur d'une feuille (cm, variable d'état dans GEMINI) de connaître la surface (cm<sup>2</sup>) et le volume (cm<sup>3</sup>) de son limbe. Les paramètres associés à ces relations sont considérés clefs après analyse de sensibilité.

$$area_{leaf} = a_{AL} \cdot L_{leaf}^{b_{AL}} \qquad volume_{leaf} = a_{WL} \cdot L_{leaf}^{b_{WL}}$$

La *SLA* (surface par unité de masse du limbe) est le rapport de ces deux relations allométriques auquel un facteur contenant la teneur en matière sèche (*LDMC*) permet de passer du volume à une quantité en matière sèche.

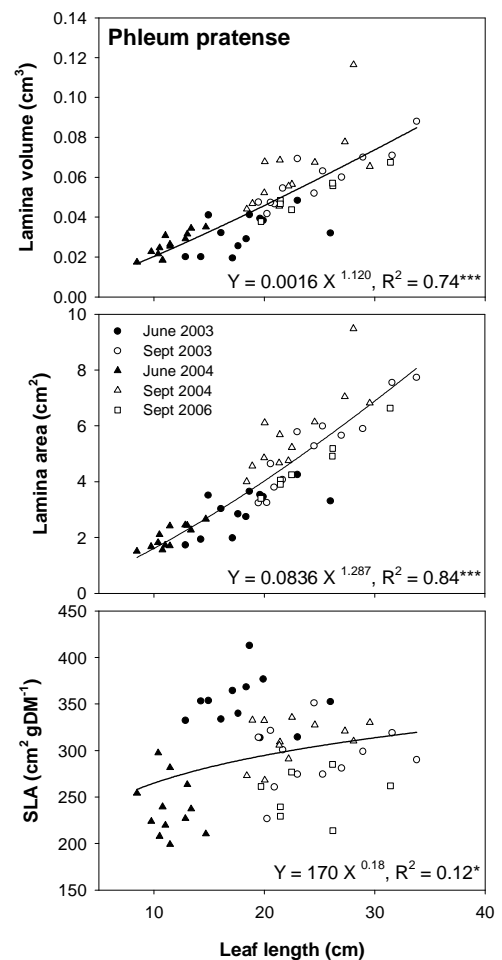
$$SLA = \frac{area}{mass} = \frac{1-LDMC}{LDMC} \cdot \frac{a_{AL} \cdot L_{leaf}^{b_{AL}}}{a_{WL} \cdot L_{leaf}^{b_{WL}}} \Leftrightarrow SLA = \frac{1-LDMC}{LDMC} \cdot \frac{a_{AL}}{a_{WL}} \cdot L_{leaf}^{(b_{AL}-b_{WL})} \Leftrightarrow SLA = a \cdot L_{leaf}^b$$

La calibration de ces paramètres est délicate car lorsque le modèle calcule la *SLA*, cinq degrés de liberté au maximum sont à considérer : les deux coefficients puissance,  $b_{WL}$  et  $b_{AL}$ , deux coefficients multiplicatif,  $a_{WL}$  et  $a_{AL}$ , et la *LDMC*. En définissant la *LDMC* comme paramètre, on fait l'hypothèse que ce trait ne varie pas et que les variations de *SLA* seront uniquement dues aux différentes longueurs de feuille que la plante peut atteindre au cours de l'année. La calibration de ces cinq paramètres ne doit pas se faire de manière individuelle, mais de manière harmonisée pour retomber sur des valeurs de *SLA* cohérentes.

Tableau 2-1 Caractéristiques par espèce du modèle non linéaire concernant la prédiction de la *SLA* par la longueur sur 5 dates de mesures. L'équation testée est celle de la Fig. 2-5 qui se résume dans notre cas à  $SLA = a.LL^b$ . Un test t détermine si  $b$  est significativement différent de 0 à  $P < 0.05$ .

Species	a	b	b = 0	R <sup>2</sup>
Alopra	45.4 ±8.6	0.140 ±0.055	non	53.3
Antodo	57.4 ±10.6	0.061 ±0.061	oui	60.1
Arrela	31.7 ±6.3	0.291 ±0.061	non	60.6
Clerpin	29.8 ±6.0	0.193 ±0.061	non	73.7
Dacglo	166.8 ±56.3	-0.254 ±0.153	non	67.2
Elyrep	20.7 ±4.2	0.416 ±0.064	non	63.4
Fesaru	58.4 ±14.8	-0.036 ±0.070	oui	54.0
Fesrub	126.3 ±17.8	-0.158 ±0.123	oui	61.6
Hollan	71.6 ±9.4	0.009 ±0.041	oui	85.1
Lolper	47.7 ±9.3	0.043 ±0.061	oui	72.1
Phlpra	56.7 ±8.2	0.146 ±0.048	non	52.3
Poapra	68.5 ±17.0	-0.030 ±0.079	oui	64.3
Poatri	53.6 ±10.0	0.193 ±0.077	non	43.7
Trifla	19.7 ±3.3	0.453 ±0.055	non	64.6

Figure 2-4 Relations allométriques entre la longueur d'une feuille et le volume, la surface et la *SLA* d'un limbe pour *Phleum pratense*. Les symboles représentent cinq dates de mesure : juin 03 (rond noir), août 03 (rond blanc), juin 04 (triangle noir), août 04 (triangle blanc) et septembre 06 (carré blanc)



On peut tester de manière intra-spécifique si la *SLA* dépend effectivement de la longueur de la feuille. Par régression non-linéaire, on teste si la différence  $b_{AL} - b_{WL}$  est significative. Sur l'aspect biologique, une différence significative indique que la plante modifie sa *SLA* en fonction de la longueur de la feuille à un instant  $t$ . Au contraire si la différence n'est pas significative, la feuille conserve un *SLA* identique quelque soit sa longueur au cours de la croissance ou à maturité (Tableau 2-1). En enlevant la date de juin 2004 où les plantes ont connu une période de forte chaleur et un sol proche du point de flétrissement (Fig. 2-4), la

*SLA* est indépendante de la longueur. Nous avons donc fait l'hypothèse que les coefficients puissance des deux relations allométriques étaient égaux hors période de stress.

La première étape a donc permis d'éliminer un paramètre. L'étape suivante était de savoir sur laquelle des deux relations allométriques (surface ou volume) le coefficient puissance allait pouvoir être calibré, puis comment les coefficients multiplicatifs devaient être ajustés pour revenir à la *SLA* moyenne de l'espèce. Parmi ces deux relations, le coefficient puissance de celle reliant la surface à la longueur possédait la plupart du temps le meilleur coefficient de détermination ( $r^2$ ). Sa valeur a alors été utilisée pour chaque espèce. Puis, en utilisant une *LDMC* moyenne, le coefficient multiplicatif de la relation reliant le volume à la longueur a été optimisé pour retomber sur une *SLA* moyenne de l'espèce.

Afin de tester l'intérêt de ces différentes précautions pour la phase de calibration, nous avons également testé une calibration où chacun de ces paramètres avait été déterminé de manière indépendante, i.e. sans hypothèse à priori. La robustesse du modèle GEMINI, i.e. sa capacité à atteindre un état de semi-équilibre et sa capacité de prédiction, était largement affectée en utilisant une calibration indépendante. On est ainsi passé de simulations ne dépassant pas 500 jours à des simulations allant jusqu'à 10 ans. Une autre méthode, que je n'ai pas eu le temps de tester, aurait été d'optimiser en même temps les cinq paramètres en utilisant les méthodes bayésiennes. Le principe de base de ces méthodes est de minimiser la somme des carrés des écarts entre la *SLA* simulée et observée en jouant sur plusieurs paramètres.

**Initialisation des variables d'état du modèle.** Le modèle GEMINI possède 11 variables d'état pour un individu moyen (talle chez les graminées) et 1 pour la population : pour une talle moyenne, 3 compartiments structuraux (racines, feuilles et protéines photosynthétiques), 2 compartiments substrats (C et N), 4 compartiments réserves (réserves labiles et lentes en C et N), et les longueurs des feuilles et des racines ; pour la population, la densité de talles. Les longueurs de feuilles et de racines sont directement recalculées à partir des compartiments structuraux en connaissant les longueurs potentielles et les nombres moyens de feuilles et de racines par talle. Elles ne demandent donc pas à être initialisées. La densité de talles initiale était connue pour chacune des espèces sur le traitement C-N+ (3 coupes par an, 360 kgN ha<sup>-1</sup> an<sup>-1</sup>) de la collection de graminées. Pour les 9 autres variables d'état, l'initialisation a été une étape importante à considérer car l'équilibre entre les différents compartiments détermine la robustesse du modèle.

Comme nous n'avions pas les données de biomasse totale sur la collection de graminée, la première étape a été d'appliquer un même protocole d'initialisation entre les différentes espèces. Après une coupe commune, nous avons considéré que les différentes espèces avaient le même état de développement avec  $1 \text{ t ha}^{-1}$  de biomasse aérienne. La règle suivante a alors été appliquée pour revenir à la biomasse d'une talle moyenne : (i) On divise la valeur de  $1 \text{ t ha}^{-1}$  par la densité de talles moyennes de chaque espèce. On obtient ainsi la biomasse du compartiment structural foliaire par talle. (ii) La biomasse de protéines photosynthétiques est obtenue en appliquant une valeur moyenne de 3% d'azote dans les tissus foliaires en début de repousse (Gilet 1980). Puis, pour revenir à une biomasse de protéines, on applique une teneur de 16% d'azote dans les structures protéique (Gilet 1980). Au final,  $W_p = 0.03 \times 6.25 \times W_s$ . (iii) La biomasse du compartiment racinaire est considérée comme le double du compartiment aérien. (iv) Les compartiments substrats ont été considérés comme 7% pour le C et 2% pour le N, respectivement, de la biomasse structurale totale (Tabourel-Tayot 1997). (v) Les compartiments réserves ont été considérés comme 10% des compartiments substrats (Tabourel-Tayot 1997).

La seconde étape d'initialisation a pu être réalisée grâce à l'outil 'Restart' qui permet de sauvegarder l'état d'un individu à tout moment de la simulation. Des simulations de longue durée ont donc été réalisées pour chaque espèce afin d'atteindre un état de pseudo-équilibre avant de sauvegarder l'état des variables d'état d'un individu. En rechargeant cet état au début la nouvelle simulation, la phase de mise à l'équilibre a ainsi été largement réduite.



## 2.3 Données pour la calibration du modèle

Lors de mon arrivée en thèse, le dispositif de collection de graminées en place offrait la possibilité de paramétrer le modèle sur 13 espèces de graminées et un cultivar de *Lolium* et de les évaluer sur plusieurs conditions de gestion, en cultures pures et en mélange de deux et six espèces. En culture pure, une base de données rassemblant 18 traits fonctionnels avait été constituée grâce à quatre campagnes de mesures en 2003-2004. La démarche retenue pour le paramétrage de ces espèces a consisté à utiliser les traits fonctionnels pour calculer les valeurs correspondantes des paramètres du modèle (Tableau 2-2). En 2005, cette base a permis de calibrer 14 paramètres de morphogénèse aérienne et 4 paramètres de composition chimique. Ce dispositif est donc présenté dans ma thèse pour bien comprendre les étapes de paramétrage et d'évaluation du modèle. La description proposée synthétise celle réalisée dans la thèse de L. Pontes (2006).

Tableau 2-2 Liste disponible des traits fonctionnels issus du dispositif collection en 2003-2004, de leur abréviation et de leur unité. Cette liste est complétée par la catégorie de paramètres dans le modèle GEMINI et par les paramètres pouvant être calibrés à partir des traits fonctionnels.

Traits	Code	Units	Parameters category	Parameters
Leaf length	<i>LL</i>	cm	Shoot Morphogenesis	$L_{\text{leaf0}}$ , $F_{\text{sheath}}$
Individual leaf lamina area	<i>LA</i>	cm <sup>2</sup>	Shoot Morphogenesis	$b_{\text{AL}}$ , $a_{\text{AL}}$
Individual leaf lamina dry mass	<i>LDM</i>	mg	Shoot Morphogenesis	$b_{\text{WL}}$ , $a_{\text{WL}}$
Leaf dry matter content	<i>LDMC</i>	mgDM gFM <sup>-1</sup>	Shoot Morphogenesis	<i>LDMC</i>
Specific leaf area	<i>SLA</i>	m <sup>2</sup> kg <sup>-1</sup>	Shoot Morphogenesis	$b_{\text{WL}}$
Phyllochron	<i>PH</i>	degree day	Shoot Morphogenesis	$ph_0$
Leaf lifespan	<i>LLS</i>	degree day	Shoot Morphogenesis	
Number of growing leaves	<i>NG</i>	nb tiller <sup>-1</sup>	Shoot Morphogenesis	$ng_{\text{leaf}}$
Number of mature leaves	<i>NM</i>	nb tiller <sup>-1</sup>	Shoot Morphogenesis	$nm_{\text{leaf}}$
Sheath length	<i>SL</i>	cm	Shoot Morphogenesis	$F_{\text{sheath}}$
Vegetative plant height elongated	<i>VE</i>	cm	Shoot Morphogenesis	$C$
Leaf lamina N content	<i>LNC</i>	mg g <sup>-1</sup>	Chemical composition	$f_{\text{ns}}$
Plant cellular content	<i>C1</i>	mg g <sup>-1</sup>	Chemical composition	$f_{\text{cs}}$
Plant hemicellulose content	<i>C2</i>	mg g <sup>-1</sup>	Chemical composition	
Plant cellulose and lignin content	<i>C3</i>	mg g <sup>-1</sup>	Chemical composition	
Root N content	<i>RNC</i>	mg g <sup>-1</sup>	Chemical composition	$f_{\text{nr}}$
Root C content	<i>RCC</i>	mg g <sup>-1</sup>	Chemical composition	$f_{\text{cr}}$
Tiller density	<i>TD</i>	tillers m <sup>2</sup>	Population dynamic	$intcl$ , $Tsen_0$
Mature plant height elongated	<i>ME</i>	cm	Shoot phenology	
Earliness of growth	<i>EG</i>	-	Shoot phenology	$b_{\text{LER}}$

### 2.3.1 Présentation du dispositif 'Collection'

**Caractéristiques du site.** Le dispositif expérimental a été implanté sur le site de l'INRA de Theix (45°43'N, 03°01'E; Puy de Dôme) à 870 m d'altitude. Le climat est du type semi-continentale de moyenne montagne. La température moyenne annuelle estimée sur une période de 17 ans (1986-2002) est de 9°C, avec des variations des moyennes mensuelles allant de 2°C

(janvier/février) à 17°C (juillet/août). Sur la même période, les précipitations annuelles cumulées sont de 760 mm avec des périodes plus humides en mai /juin et septembre/octobre.

Le sol est de type 'brun acide' (classifié comme un Cambisol selon la FAO) sur substrats granitique et basaltique mélangés. Les analyses réalisées en 2001 avant implantation du dispositif font apparaître une texture sablo-limoneuse (42.7% sable, 36.1% limons, 21.2% argile), avec une teneur en matière organique de 5.2% et un pH (H<sub>2</sub>O) de 6 à 6.5.

**Choix des espèces étudiées.** Ces espèces ont été choisies selon différents critères :

- 1<sup>er</sup> critère : Espèces dominantes dans les communautés prairiales correspondant à des prairies fauchées et pâturées de fertilité moyenne. Cette sélection se base sur des résultats d'études antérieures en prairies permanentes de moyenne montagne conduites par l'équipe UREP, notamment un essai de pâturage de longue durée (Louault *et al.* 2005). Les espèces de Poacées dominantes de cette étude ont été identifiées.
- 2<sup>ème</sup> critère : Espèces d'intérêt, i.e. présentant des caractéristiques écologiques et biologiques particulières comme la précocité pour *Alopecurus pratensis*.
- 3<sup>ème</sup> critère : Espèces qui malgré leur plus faible contribution à la biomasse des communautés sont rencontrées avec une forte fréquence dans les prairies permanentes (e.g. *Phleum pratense*, *Poa trivialis*).
- 4<sup>ème</sup> critère : Enfin, ces critères de sélection sont complétés en balayant un gradient d'exigence en nutriments (de indifférence à forte exigence), sur la base de la classification proposée par Ellenberg (1977) intégrant différentes stratégies de croissance, en se basant sur la classification CSR de Grime *et al.* (1988).

Les semences de chacune des espèces sélectionnées ont été récoltées manuellement durant l'été 2000 dans des parcelles connues, car intégrées soit dans un dispositif long terme (site de Theix), soit dans un réseau de parcelles suivies de longue date (dispositifs de Redon, INRA Theix et de Laqueuille, INRA UE des Monts Dore). En combinant ces trois dispositifs, les récoltes de graines intègrent une variabilité due soit à la nature des habitats (altitude de 900 à 1000 m, sols bruns plus ou moins profonds à Theix et andosols à Laqueuille), soit à la fertilité des prairies (de modérée à forte), soit à la gestion dominante (intensité d'utilisation, pâturage ou fauche dominante).

**Dispositif expérimental.** Pour implanter la collection de Poacées, une parcelle assez homogène de 3000 m<sup>2</sup> a été sélectionnée. Auparavant, elle était utilisée pour des essais de sélection. Les cultures antérieures comprenaient des légumineuses (trèfle-violet).

Sur cette parcelle, le dispositif expérimental a intégré plusieurs objectifs :

- avoir des placettes cultivées en culture pure (pour les 13 espèces), ou en association binaire avec un cultivar de *Dactylis glomerata* pour six espèces ou en mélange de six espèces natives de graminées prairiales;
- appliquer des gestions contrastées en croisant deux niveaux de fertilisation N (limitante et non limitante) et deux niveaux de perturbation (forte et faible fréquences de coupe)
- avoir des répétitions (blocs complets)

Tableau 2-3 Espèces de Poacées étudiées en collection à Theix. Nom commun français, abréviation, indice d'exigence en nutriments d'Ellenberg *et al.* (1977) (NE) et classification selon les stratégies proposées par Grime *et al.* (1988).

Espèce	Nom commun	Abréviation	NE	Stratégie
<i>Alopecurus pratensis</i> L.	Vulpin	<i>Ap</i>	7	C/CSR
<i>Anthoxanthum odoratum</i> L.	Flouve	<i>Ao</i>	3#	SR/CSR
<i>Arrhenatherum elatius</i> (L.) J. et C.PRESL	Fromental	<i>Ae</i>	7	C/CSR
<i>Dactylis glomerata</i> L.	Dactyle	<i>Dg</i>	6	C/CSR
<i>Elytrigia repens</i> (L.) Gould	Chiendent	<i>Er</i>	7	C/CR
<i>Festuca arundinacea</i> Schreb	Fétuque élevée	<i>Fa</i>	5	CSR
<i>Festuca rubra</i> L.	Fétuque rouge	<i>Fr</i>	3#	CSR
<i>Holcus lanatus</i> L.	Houlque laineuse	<i>Hl</i>	5	CSR
<i>Lolium perenne</i> L.	Ray-grass anglais	<i>Lp</i>	7	CR/CSR
<i>Lolium perenne</i> cv. Clerpin	Clerpin	<i>Cl*</i>	7	CR/CSR
<i>Phleum pratense</i> L.	Fléole	<i>Php</i>	7	CR/CSR
<i>Poa pratensis</i> L.	Pâturin des près	<i>Pp</i>	6	CSR
<i>Poa trivialis</i> L.	Pâturin commun	<i>Pt</i>	7	CR/CSR
<i>Trisetum flavescens</i> (L.) Beauv.	Trisette	<i>Tf</i>	5	CSR

\* Cultivar implanté en tant que témoin ; C : Compétiteur ; S : Stress – tolérant ; R : rudéral

# Selon Ellenberg (1988) cité par Elberse & Berendse (1993).

A partir de ces trois impératifs un dispositif factoriel complet a été construit, composé de 288 parcelles de 4.2 m<sup>2</sup> (1.5 x 2.8 m) (Fig. 2-3) réparties en trois blocs complets. Le schéma expérimental est présenté dans la thèse de Pontes (2006). 156 parcelles sont implantées en culture pure (13 poacées natives et un cultivar), 72 correspondent à l'association d'une poacée native et d'un cultivar compétiteur de dactyle (binaires, six combinaisons testées) et 36 correspondent à des mélanges de 6 poacées natives (trois mélanges testés). Seules les parcelles implantées en culture pure sont intégrées à ce travail.

En fonction de ces critères, 13 espèces et un cultivar ont été sélectionnées. Les abréviations utilisées pour identifier chaque espèce dans la suite de ce travail, leur nom commun, leurs exigences en nutriments et leur stratégie sont synthétisées dans le Tableau 2-1. Elles constituent des espèces présentes dans les communautés de la classe *Arrhenatheretea* (Guinochet 1970) qui, classiquement, correspondent aux communautés prairiales des prairies permanentes de moyenne montagne continentale humide.



Figure 2-5 Photographies du dispositif et de parcelles de Poacées de la collection à Theix (octobre 2006). De gauche à droite : Monocultures de *F. arundinacea*, *E. repens*, *F. rubra* et *D. glomerata*.

**Mise en place et entretien du dispositif expérimental.** Les parcelles du dispositif ont été semées en ligne les 30 et 31 mai 2001. Les détails de la levée sont détaillés dans la thèse Pontes 2006. Les traitements expérimentaux ont commencé après une coupe de régularisation, le 15 octobre 2001 (hauteur 6 cm).

Il n'y a pas eu de fumure de fond en 2002. Puis chaque année, on a apporté du  $P_2O_5$  ( $80 \text{ kg an}^{-1}$ ) et du  $K_2O$  ( $240 \text{ kg an}^{-1}$ ). Le  $P_2O_5$  a été apporté en une seule application en mars, le  $K_2O$  a été apporté en trois apports fractionnés au cours du printemps. La détermination des doses apportées est raisonnée en fonction des indices de nutrition P, K mesurés chaque année, de manière à ce que ces deux éléments ne soient pas limitants pour la croissance des espèces.

Le développement des espèces adventices a été suivi régulièrement. Avant la première et après la dernière coupe de l'année, un désherbage a été fait autour des parcelles en utilisant du Glyphosate à la concentration de  $10 \text{ ml L}^{-1}H_2O$ . En complément, deux fois par an (printemps et automne) un désherbant sélectif des gazons de graminées (fluroxypyr + clopyralid + 2.4-mcpa) a été utilisé avec un dosage de  $4 \text{ L ha}^{-1}$  sur les parcelles pendant toutes les années d'expérimentation. Un désherbage manuel à l'intérieur des parcelles a été réalisé aussi fréquemment que nécessaire.

Un suivi régulier de l'état hydrique des parcelles a été mis en place au moyen de mesures par sonde TDR (Time Domain Reflectometry, Trime-FM, Medfield, USA) (Fig. 2-4). Ces mesures ont été réalisées chaque semaine sur des parcelles de référence (parcelle de 'Dactylis glomerata', 12 parcelles). Trois mesures ont été effectuées par parcelle. Lorsque le résultat des mesures TDR indiquait une teneur en eau du sol en dessous de 10%, une irrigation a été apportée.

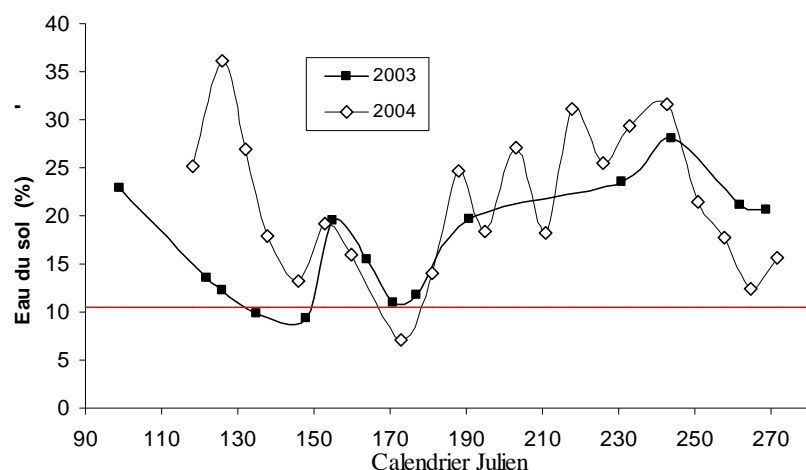


Figure 2-6 Contenu volumétrique en eau du sol (TDR) pour 2003 et 2004 dans les parcelles de la collection à Theix. La ligne rouge figure le seuil d'alerte déclenchant la mise en place du système d'irrigation. Les intervalles de jours 188 à 227 pour 2003 et à 180 à 218 pour 2004 correspondent aux périodes pour lesquelles l'irrigation a été mise en place.

**Traitements expérimentaux.** Le schéma expérimental est un dispositif factoriel en bloc complet qui permet de suivre le comportement des 13 espèces et d'un cultivar sous l'effet des facteurs de gestion, fréquence de coupe et niveau de nutrition azotée, avec trois répétitions par traitement (12 parcelles par espèce ou association). Chaque bloc comprend 96 parcelles (pures, binaires et mélanges). Le dispositif expérimental comprend deux régimes de fauche (3 et 6 coupes  $\text{an}^{-1}$ , C- et C+) et deux niveaux de fertilisation azotée (N- et N+, 120 et 360  $\text{kgN ha}^{-1} \text{an}^{-1}$ ). Le croisement de ces deux facteurs permet d'obtenir quatre traitements (C+N+, C+N-, C-N+ et C-N-).

Le traitement (C+) est effectué avec une fréquence mensuelle (période de repousse d'environ 30 jours). Le traitement (C-) est effectué avec une périodicité bimensuelle. Aussi, des coupes communes sont réalisées les deuxièmes, quatrièmes et sixièmes coupes de l'année. Les coupes ont été effectuées à 6 cm du sol, hauteur proche de la gestion effectuée sur les prairies permanentes (Belesky *et al.* 2002). Les quantités d'azote à apporter annuellement dans chacun des deux traitements sont fractionnées selon le rythme des coupes (Tableau 2-1). L'épandage de l'engrais (Ammono-nitrate, 33.5 %) se fait environ cinq jours après la coupe.

Tableau 2-4 Fertilisation azotée. Apports par traitement ( $\text{kgN ha}^{-1}$ ).

Coupes	C+		C-	
	N+	N-	N+	N-
Fin mars/début avril	60	20	120	40
Coupe 1	60	20	-	-
Coupe 2	60	20	120	40
Coupe 3	60	20	-	-
Coupe 4	60	20	120	40
Coupe 5	60	20	-	-
Total annuel ( $\text{kgN ha}^{-1} \text{an}^{-1}$ )	360	120	360	120

**Calibration des paramètres de GEMINI.** Plusieurs stratégies de calibration étaient envisageables pour le paramétrage par espèce de GEMINI:

- Prendre la moyenne de tous les traitements et de toutes les dates. Cette stratégie a l'avantage de minimiser la variance d'un trait ou d'un paramètre. Cependant, cette minimisation est également un défaut car elle masquera la plasticité de la plante en réponse aux facteurs environnementaux. En effet, les traits co-varient (coupe, fertilisation et année dans notre cas), de manière dépendante et indépendante, de manière linéaire ou exponentielle.
- Calibrer le modèle sur un traitement ce qui permettra de pouvoir évaluer le modèle sur les autres traitements de manière complètement indépendante. En accord avec Suding *et al.* (2003), le traitement considéré comme maximisant la croissance pour la plante (faible rythme de coupe, disponibilité non limitante en nutriments et en eau), i.e. le traitement C-N+, a été choisi.

La seconde stratégie a donc été choisie car plus cohérente théoriquement et plus robuste statistiquement. L'idéal aurait été de calibrer le modèle sur une des années et de l'évaluer sur l'autre. Cependant, certains traits n'avaient pas pu être mesurés sur les deux années et cette solution a donc été abandonnée.

### **2.3.2 Présentation des expérimentations et données complémentaires**

Les cartes de paramètres par espèce ont ensuite été complétées selon la démarche suivante :

- Mise en place de mesures complémentaires de processus écophysologiques sur le traitement C-N+ du dispositif collection. Cette étape a concerné la résorption de l'azote et du carbone lors de la sénescence foliaire, la morphologie racinaire et l'absorption racinaire de  $\text{NO}_3^-/\text{NH}_4^+$ .
- Revue de la littérature scientifique afin d'utiliser les données déjà publiées pour nos espèces. Le paramétrage de la photosynthèse a ainsi été réalisé grâce à un jeu de données publié dans le cadre d'un projet Européen sur les prairies de montagne (Wohlfahrt *et al.* 1999).
- Utilisation de jeux de données supplémentaires, disponibles grâce aux collaborations permises par le projet DISCOVER. Par exemple, une collaboration avec François Gastal (INRA Lusignan) m'a permis de renseigner des caractéristiques photosynthétiques pour trois espèces communes de graminées.

**Calibration des mécanismes d'acquisition et de conservation de l'azote.** La littérature ne nous fournissant pas la possibilité d'acquérir ces paramètres pour nos 13 espèces de graminées, une expérimentation supplémentaire a été réalisée sur le dispositif collection de Theix en Septembre-Octobre 2006.

L'absorption d'azote minérale est limitée par la disponibilité en N du sol et est retro-inhibée par la concentration en N substrat dans la plante (Johnson 1985, Bijlsma *et al.* 2000, Soussana *et al.* 2002). Ces limitations ont été formalisées de la manière suivante dans Soussana *et al.* 2002 (Eq. a) et reprises dans GEMINI suivant l'équation b.

$$V_{upt} = V_{max} \cdot \frac{1}{1 + N_{sub}/k_u} \cdot \frac{1}{1 + K_m/N_{soil}} \quad (\text{Eq. a}) \quad S_{u_{pot}} = S_{u_0} \cdot \frac{1}{\max(1; W_N/k_u)} \cdot \min\left(1; \frac{offre}{Abs_N}\right) \quad (\text{Eq. b})$$

où  $V_{max}$  et  $S_{u_0}$  sont une capacité d'absorption potentielle d'azote sans aucune contrainte liée à l'état nutritionnel de la plante ou à la ressource prélevée,  $N_{sub}$  et  $W_N$  sont la concentration en N soluble dans les tissus,  $k_u$  est le seuil de concentration en N dans les tissus au-delà duquel l'absorption est limitée, et les ratios  $K_m/N_{soil}$  et  $offre/Abs_N$  représentent la limitation de l'absorption quand la ressource est limitante dans la solution du sol. La calibration de  $V_{max}$  ou de  $S_{u_0}$  demande à tenir compte de ces deux limitations dans la nouvelle expérimentation sur le dispositif collection.

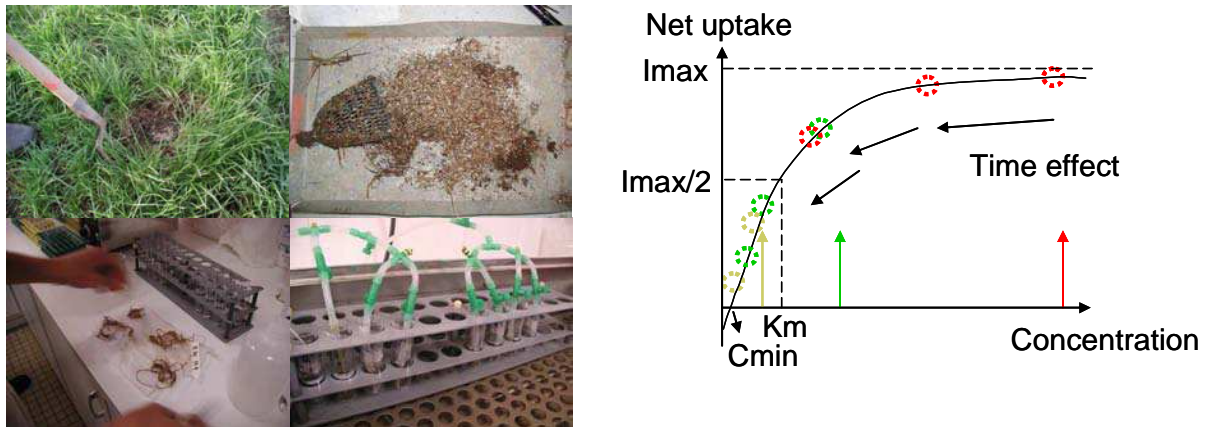


Figure 2-7 Expérimentation d'absorption racinaire et cinétique théorique de prélèvement de  $\text{NO}_3^-$  ou  $\text{NH}_4^+$  par des racines excisées.

L'étude d'absorption a été réalisée sur des racines jeunes, colonisant un nouveau volume souterrain ('ingrowth cores'), sur le traitement C-N+ (3 coupes  $\text{an}^{-1}$  et  $360 \text{ kgN ha}^{-1} \text{ an}^{-1}$ ). Pour éviter la limitation de l'absorption liée à la concentration en N dans les tissus, deux coupes successives ont été réalisées durant la croissance racinaire. Après six semaines (Septembre-Octobre 2006) de repousse, les racines ont été récoltées et transportées au laboratoire. Dans un délai de trois heures après leur excision, une cinétique de prélèvement

permettait de suivre la diminution de la concentration dans chacun des tubes, où avaient été placées les racines. L'excision des racines n'a pas d'effet sur leur capacité d'absorption durant ce délai (Louahlia *et al.* 2000). En répétant cette manipulation à différentes concentrations initiales en  $\text{NO}_3^-$  et  $\text{NH}_4^+$ , il a été possible de tracer une courbe de Michaelis-Menten et d'en déduire la capacité maximale ( $S_{i0}$ ) (Engels *et al.* 2000) de ces deux ions (voir chapitre 4). Après la cinétique d'absorption, les racines ont été conservées à 4°C afin de mesurer leur matière fraîche et sèche et leur morphologie (surface, longueur, diamètre) après digitalisation et analyse numérique grâce au logiciel WinRhizo (Revaillot et Picon-Cochard 2005).

Dans la littérature, deux théories existent pour expliquer et formaliser le mécanisme de la résorption (Franklin et Agren 2002). Le mécanisme de l'efficiencia propose qu'à partir d'une teneur en N donnée, un taux de résorption permettra de récupérer une partie de l'azote de la feuille en sénescence. Le mécanisme de proficiencia propose qu'à partir d'une teneur en N donnée, une différence avec une teneur minimale en N sera prélevée de la feuille sénescence pour retourner aux parties vivantes de la plante. La formalisation de ces mécanismes est la suivante (Kobe *et al.* 2005) :

$$\text{Efficiencia : } [\text{Nutrient}]_{\text{Sen}} = a \cdot [\text{Nutrient}]_{\text{gr}} + b \qquad \text{Proficiencia : } [\text{Nutrient}]_{\text{Sen}} = a \cdot [\text{Nutrient}]_{\text{gr}}^b$$

Le modèle GEMINI utilise le mécanisme d'efficiencia pour modéliser la résorption du C et du N. En plus de la calibration de ce mécanisme, une expérimentation sur le dispositif collection de Theix permettra de tester ces deux hypothèses. Les 13 espèces ont été étudiées en Septembre 2006 sur l'ensemble du dispositif de collection. Six semaines de croissance ont été nécessaires pour obtenir une feuille sénescence pour l'ensemble des espèces. L'échantillonnage des talles par placette a été réalisé selon le protocole mis en place par Cornelissen *et al.* (2003) afin de mesurer la longueur d'une feuille et la surface, la teneur en matière sèche et les teneurs en N et C d'un limbe. Sur chaque talle, ces mesures ont été réalisées sur la plus vieille feuille mature ainsi que sur la première feuille sénescence (dont plus de 50% de la feuille était en sénescence). Pour tenir compte de la perte de masse durant la sénescence, les teneurs en N et en C des limbes ont été corrigées (Kazakou *et al.* 2007a). La surface du limbe sénescence est recalculée à partir des coefficients issus des relations allométriques entre la longueur des feuilles et la surface des limbes.

Les modèles d'efficiencia et de proficiencia sont testés par régression linéaire entre les teneurs corrigées en azote et en carbone dans les feuilles sénescences et vertes (Tableau 2-5). Pour l'azote ou pour le carbone, les coefficients de corrélation sont équivalents pour les deux



modèles. Pour l'azote, la pente du modèle est significativement différente de 1 alors que pour le carbone, la pente n'est pas différente. Si l'analyse de la proficiencia pour l'azote est réalisée par espèce, on s'aperçoit que seulement quelques espèces ont une pente différente de 1. Il est ainsi difficile de trancher entre ces deux mécanismes. Aussi, il a été choisi de conserver le mécanisme d'efficiencia déjà inclus dans le modèle GEMINI et de paramétrer le mécanisme de résorption selon un formalisme linéaire.

Tableau 2-5 Regressions linéaires des modèles d'efficiencia et de proficiencia de la résorption de l'azote et du carbone foliaire.

Model	Coefficient	Nitrogen				Carbone			
		Estimate	Error	P-level	$r^2$	Estimate	Error	P-level	$r^2$
<b>Efficiencia</b>	$LNC_{sen} = a.LNC_{gr} + b$								
Slope	a	0.616	0.053	< 0.001	0.57	0.825	0.040	< 0.001	0.80
Intercept	b	-0.002	0.001	< 0.05		-0.007	0.008	n.s.	
<b>Proficiencia</b>	$\log(LNC_{sen}) = \log(a) + b.\log(LNC_{gr})$								
Slope	b	1.275	0.107	< 0.001	0.58	1.026	0.054	< 0.001	0.78
Intercept	$\log a$	0.400	0.458	n.s.		-0.202	0.092	< 0.05	

**Calibration des mécanismes photosynthétiques.** L'analyse de sensibilité a révélé que le modèle GEMINI est très sensible à certains paramètres de la photosynthèse, particulièrement à ceux établissant la réponse de la photosynthèse à la température. De plus, la littérature montre que le paramètre  $k_3$  est assez variable entre espèces au sein d'une même communauté prairiale (Wohlfahrt *et al.* 1998, Wohlfahrt *et al.* 1999), ce qui demande d'acquérir ce paramètre par espèce contrairement à ce que laissait supposer l'analyse de sensibilité. La littérature étant abondante sur la photosynthèse et sa modélisation, il a été décidé de mettre l'accent sur son étude plutôt que de mettre en place de nouvelles expérimentations.

Parmi les nombreuses études, je me suis particulièrement intéressé aux travaux de Wohlfahrt *et al.* (1998, 1999) et cela pour plusieurs raisons : i) cette étude concerne des prairies permanentes soumis à une faible intensité de gestion, similaires aux prairies de moyenne montagne en Auvergne ; ii) les espèces étudiées appartiennent à différents types fonctionnels dont celui des poacées avec trois espèces également étudiées dans la collection (*Dactylis glomerata*, *Festuca rubra* et *Trisetum flavescens*) ; iii) les dépendances à l'azote, à la lumière, à la température et à la conductance stomatique de la photosynthèse ont été calibrées au même moment et pour chaque espèce ; iv) les relations observées précédemment dans la littérature (Wullschleger 1993) sont confirmées dans cette étude aux échelles intra et

inter-spécifiques. La revue de la littérature a permis également de remettre à jour les équations de GEMINI sur la photosynthèse.

Sur les 13 espèces de la collection de Theix, seulement trois pouvaient être calibrées à partir de la littérature. Grâce au projet DISCOVER, une collaboration avec François Gastal m'a donné accès à un jeu de données supplémentaire issu d'un dispositif similaire à celui de la collection de Theix. Pour *Dactylis glomerata*, *Festuca arundinacea* et *Lolium perenne*, les courbes de réponse à la lumière m'ont permis de calibrer les paramètres  $k_3$ ,  $J_{fac}$  et alpha (Fig. 2-7) du mécanisme de la photosynthèse (c.f. sensibilité, Figure 2-5).

J'ai finalement choisi de ne pas utiliser pour Gemini un paramétrage complet de la photosynthèse par espèce (seules 6 espèces étant renseignées). Une calibration commune des paramètres a donc été appliquée pour les différentes espèces en se basant sur celle des poacées des prairies autrichiennes (Wohlfahrt *et al.* 1998).

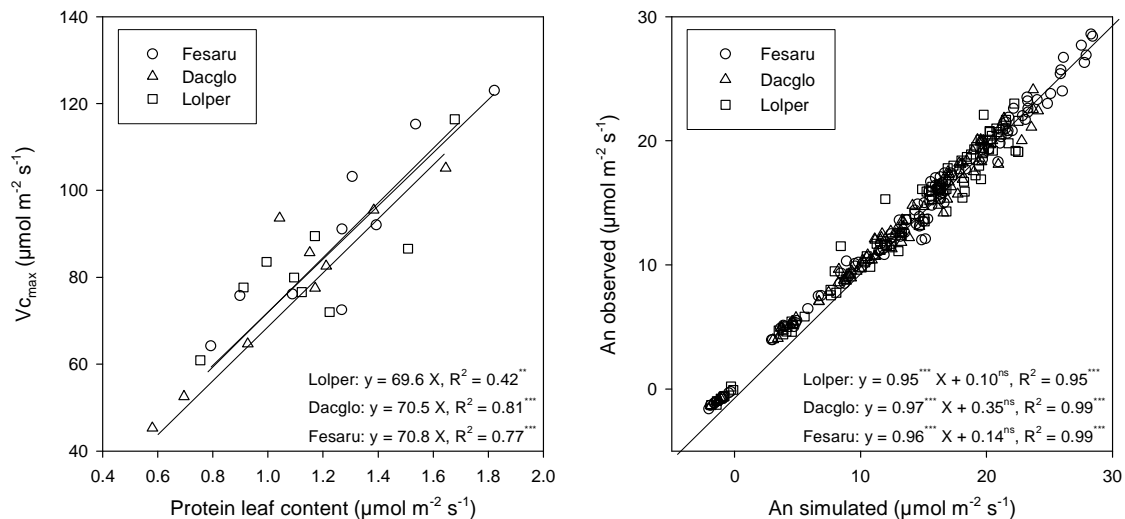


Figure 2-8 Calibration de la photosynthèse sur trois espèces de graminées (*Festuca arundinacea*, *Dactylis glomerata* et *Lolium perenne*) (données F. Gastal, communication personnelle). La Fig. A montre la calibration du paramètre  $k_3$ , qui est la pente de la relation  $V_{c_{max}}-N_{pa}$ . La Fig. B montre qu'après calibration des paramètres, la photosynthèse simulée explique parfaitement la photosynthèse observée.

### 2.3.3 Bilan sur le paramétrage des 13 espèces de graminées

Durant ma thèse, l'ensemble du process de paramétrage s'est déroulé en plusieurs étapes présentées dans le tableau ci-dessous (Tableau 2-6). Chacune de ces étapes a permis de calibrer les paramètres pour chacune des espèces de la collection, à l'exception du mécanisme de photosynthèse. Pour ce mécanisme, la recherche bibliographique n'a pas pu aboutir à calibrer l'ensemble des espèces et il restera à les définir spécifiquement dans l'avenir.

Au final, nous avons pu renseigner de manière détaillée 54 paramètres. Les paramètres restants (14) ont été fixés à une même valeur pour toutes les espèces étudiées, sauf dans le cas de deux paramètres de démographie racinaire (Orl et Tr), pour lesquels le modèle montrait une forte sensibilité. Dans mon étude, ces deux paramètres ont été optimisés manuellement pour minimiser la différence simulée / observée de la biomasse récoltable.

Tableau 2-6 Etapes de paramétrage du modèle GEMINI durant ma thèse

Etape	Process	Finalité	Compteur
1	Total	Ensemble des paramètres biologiquement calibrables	66
2	Base de données collection 2005	Morphologie et composition chimique aérienne	48
3	Analyse de sensibilité	Discrimination de paramètres essentiels / non essentiels	38
4	Recherche bibliographique	Photosynthèse et conductance stomatique	23
5	Recherche bibliographique	Contrainte biochimique indépendante de l'espèce	20
6	Expérimentation collection	Acquisition et utilisation de N, morphologie racinaire	14
7	Optimisation	Morphologie racinaire	12

# ***RESULTATS***

**Tests d'hypothèses et  
Paramétrage du modèle GEMINI**



# 3<sup>ème</sup> CHAPITRE

## CO-LIMITATION DE LA PHOTOSYNTHESE, UNE HYPOTHESE D'ALLOCATION DE L'AZOTE

---

Ce chapitre est consacré à la validation d'une hypothèse de base du modèle GEMINI, la coordination des réactions claires et sombres de la photosynthèse. Cette hypothèse définit un point de colimitation de la photosynthèse pour lequel la teneur en N foliaire limite à la fois les réactions sombres (capacité de carboxylation de la Rubisco) et les réactions claires (capacité de régénération du RuBP par le flux d'électrons). Ce point de colimitation est ensuite défini dans le modèle GEMINI comme la teneur en N cible vers lequel doit tendre la feuille pour être co-limitée par la lumière et l'azote. Cette cible permet à la plante de réguler son allocation d'assimilats entre les protéines foliaires destinées à la photosynthèse et les structures foliaires destinées à la capture de la lumière. A mon arrivée en thèse, cette hypothèse n'avait été que partiellement validée et n'avait pas été publiée. Grâce à une base de données importante portant sur 31 espèces en C<sub>3</sub> et sur un large gradient de conditions environnementales, cette hypothèse a été testée pour des feuilles au sommet du couvert (partie 1). En complément, nous avons voulu également tester un corollaire de cette hypothèse, qui prédit que la teneur en N de la feuille dans le couvert dépend davantage de l'éclairement que de son âge (partie 2). Enfin, les conséquences au cours du temps de cette hypothèse ont été étudiées en simulant la teneur en azote cible durant deux années.

***PARTIE 1 - ARTICLE***

**THE COORDINATION OF LEAF PHOTOSYNTHESIS  
LINKS C AND N FLUXES IN C<sub>3</sub> PLANT SPECIES**

---

Vincent Maire<sup>1\*</sup>, Jean-François Soussana<sup>1\*</sup>, Jens Kattge<sup>2</sup>, François Gastal<sup>3</sup>, Gerd Esser<sup>4</sup> and Pierre Martre<sup>5,6</sup>

Submitted to PNAS

1. INRA, UR 874 UREP, F-63100 Clermont-Ferrand, France
2. Max-Planck Institute for Biogeochemistry, D-07745 Jena, Germany
3. INRA, UR 4 UEPF, F-86600 Lusignan, France
4. Institute for Plant Ecology, Justus-Liebig-University, D-35394 Giessen, Germany
5. INRA, UMR 1095 GDEC, F-63100 Clermont-Ferrand, France
6. Blaise Pascal University, UMR 1095 GDEC, F-63100 Clermont-Ferrand, France

\*Author for correspondence (phone +33 473 62 44 23; fax +33 473 62 44 57; e-mail soussana@clermont.inra.fr, vmair@clermont.inra.fr)

Keywords: Coordination theory,  $J_{\max}$ ; N allocation, photosynthesis acclimation; photosynthesis model;  $V_{C_{\max}}$ .

**ABSTRACT**

Photosynthetic capacity is one of the most sensitive parameters in vegetation models and its relationship to leaf nitrogen (N) content links ecosystem carbon (C) and N cycles. Nevertheless a predictive understanding of these two key parameters is still missing. Currently they are parameterized by empirical approaches and by carbon centred optimality approaches. We show that the coordination between dark ( $W_c$ ) and light ( $W_j$ ) driven processes of leaf  $C_3$  photosynthesis provides a means to gain a predictive understanding of photosynthetic capacity and its link to N cycle in terrestrial ecosystems based on first order principles and environmental conditions. Using a completed model of leaf photosynthesis, the coordination theory, which proposes that leaves are on average co-limited by  $W_c$  and  $W_j$  driven biochemical processes, was tested for mature sunlit leaves from 31  $C_3$  species, belonging to 6 plant functional types and grown under a large range of environmental conditions. This simple hypothesis explained without bias 92% of the total variance in leaf N content per unit area, using three plant functional traits: the specific leaf area and two photosynthetic traits ( $k_3$ , the ratio between  $V_{C_{max}}$  - the RuBP carboxylation / oxygenation capacity - and leaf photosynthetic N content ( $N_{pa}$ ) and  $J_{fac}$ , the ratio between  $J_{max}$  - the RuBP regeneration capacity - and  $V_{C_{max}}$ ). We further show that the adaptation of these two photosynthetic traits to N availability, temperature and radiation during plant growth tends to maximise net photosynthesis and photosynthetic N use efficiency.



**INTRODUCTION**

The variation of net photosynthesis ( $A_n$ ) with growth conditions, seasons and species, is related to concurrent changes in leaf N content and to allocation of N between different photosynthetic protein pools (1). For a given leaf N content, intra-specific responses of leaf photosynthesis to variations of light, temperature and CO<sub>2</sub> concentration ([CO<sub>2</sub>]) have been successfully represented by the biochemical model of C<sub>3</sub> photosynthesis proposed by Farquhar, von Caemmerer & Berry (2). This model has pioneered the mechanistic representation of the dark ( $W_c$ ) and light ( $W_j$ ) biochemical processes (the variables and parameters used in this study are described in Table S1). This model assumes that the carboxylation / oxygenation of ribulose-1,5-bisphosphate (RuBP) by the enzyme ribulose 1,5-bisphosphate carboxylase / oxygenase (Rubisco), and the regeneration of RuBP by the electron transport chain are the main limitations of photosynthesis. A strong correlation linearly links the capacity of electron transport  $J_{max}$  to the capacity of carboxylation  $V_{C_{max}}$  (3), indicating that CO<sub>2</sub> assimilation could be regulated in a coordinated manner by the two main limiting photosynthetic processes (4). Moreover, a number of studies reported that  $V_{C_{max}}$  and  $J_{max}$  are linearly correlated to the leaf N content, both at intra-and-interspecific levels (5-6). Combining these two observations may provide a predictive understanding of C-N coupling at the leaf scale, which is essential to predict photosynthesis at leaf, plant, stand and ecosystem scales under changing environmental conditions (4).

To advance in this understanding, Chen *et al.* (7) proposed a coordination theory of leaf N distribution in the canopy, based on the co-limitation of leaf photosynthesis by  $W_c$  and  $W_j$ . According to this theory, there is a single leaf N content under given environmental conditions, which maintains a balance between Rubisco activity and RuBP regeneration. This co-limiting N value was shown to increase with irradiance and to decline with temperature and with atmospheric [CO<sub>2</sub>] (7). In agreement with the coordination theory (7), experimental studies at intra-specific level showed that N distribution declines less with canopy depth (8-11) than predicted by the C-centred approach of the optimisation theory, which assumes a vertical leaf N allocation scaling with photosynthetic assimilate returns.

Apart from its decline within canopy, there are numerous other causes of variation in leaf N content, caused both by genetic (12) and by environmental factors (13). To date, the coordination hypothesis has not been tested across species and environmental factors, possibly because of a lack of appropriate data including environmental growth conditions and photosynthetic parameters for a wide range of C<sub>3</sub> plant species. In addition, a full test of this

theory requires extending the calculation procedure of the co-limiting N value to account for the coupling between leaf photosynthesis and stomatal conductance (5), ascribing leaf N to structural and metabolic pools (14-15), and calculating the acclimation of photosynthetic parameters to air temperature (16-17) and atmospheric [CO<sub>2</sub>] (18).

In this study, we completed a model coupling C, N and H<sub>2</sub>O fluxes at the leaf scale with the aim of evaluating the coordination theory across C<sub>3</sub> plant species. To this aim, a database comprising plant and environmental characteristics for mature sunlit leaves of 31 C<sub>3</sub> species (263 observations) covering 6 plant functional types (PFTs) grown both under constant and outdoors environments at a range of N and water supplies and atmospheric [CO<sub>2</sub>] was assembled. Plant specific characteristics include the ratios between  $V_{C_{max}}$  and  $N_{pa}$  ( $k_3$ ) and between  $V_{C_{max}}$  and  $J_{max}$  ( $J_{fac}$ ) at reference temperature and atmospheric [CO<sub>2</sub>] and the specific leaf area (*SLA*).

The coordination hypothesis was tested: i) by comparing  $Wc$  and  $Wj$  for the measured leaf N concentration, and ii) by comparing simulated and measured leaf N assuming coordination. We further show that  $k_3$  and  $J_{fac}$  are physiological traits, which reflect plant adaptation to light, temperature and N availability during growth and tend to maximize photosynthetic N use efficiency (PNUE) and photosynthetic activity ( $A_n$ ). These results have important implications for gross primary productivity and for C and N coupling within ecosystems and at global scale.

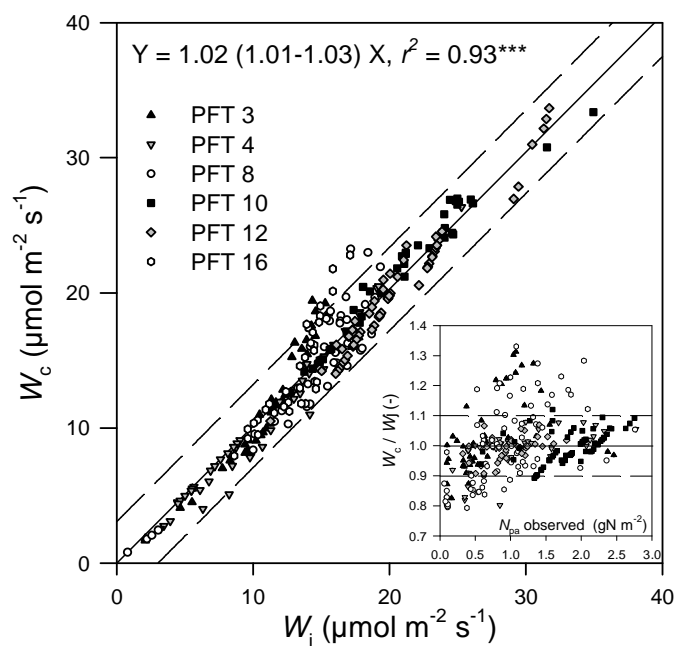
**Table 1** Characteristics of the relationship between predicted and observed leaf nitrogen (N) content ( $N_a$ , g N m<sup>-2</sup>) according to plant functional type (PFT).  $f_{ns}$  (gN gDM<sup>-1</sup>) is the structural leaf N content optimised for each PFT. The intercepts of regression for each PFT were set to zero (since there were not significantly different from zero) to estimate the slopes. PFTs are: 3, temperate broadleaved evergreen trees and evergreen coniferous trees; 4, temperate broadleaved deciduous trees; 8, deciduous shrubs and herbs; 10, C<sub>3</sub> herbaceous; 12, wheat; and 16, N fixing trees.

PFT	Data Nb.	$N_a$	$f_{ns}$	RRMSE	RRMSEs	RRMSEu	$r^2$	P-value	Slope
Overall	263	2.0 (0.6-8.2)	0.0121	0.150	0.012	0.138	0.89***	1.00***	±0.02
3	42	2.4 <sup>ab</sup> (0.6-8.2)	0.0115 <sup>abc</sup>	0.121	0.003	0.118	0.97***	1.02***	±0.03
4	48	1.9 <sup>bc</sup> (1.0-3.7)	0.0113 <sup>ab</sup>	0.130	0.017	0.0113	0.87***	1.01***	±0.04
8	40	1.5 <sup>c</sup> (0.8-3.5)	0.0112 <sup>abc</sup>	0.189	0.005	0.184	0.75***	0.98***	±0.05
10	40	1.6 <sup>c</sup> (0.9-2.6)	0.0134 <sup>bc</sup>	0.068	0.008	0.060	0.89***	0.98***	±0.02
12	59	2.4 <sup>a</sup> (0.9-3.6)	0.0107 <sup>a</sup>	0.055	0.003	0.052	0.89***	0.99***	±0.02
16	34	1.7 <sup>c</sup> (1.1-3.3)	0.0135 <sup>c</sup>	0.202	0.098	0.103	0.65***	1.05***	±0.07

## RESULTS

**Calculated leaf photosynthesis shows co-limitation under mean growth conditions.** We assessed the level of photosynthetic co-limitation by comparing  $W_c$  to  $W_j$  under mean growth conditions for all observations in the database.  $W_c$  closely matched  $W_j$  (Fig. 1,  $n = 263$ ,  $r^2 = 0.93$ ,  $P < 0.001$ , slope  $0.98 \pm 0.1$ , intercept not significantly different from zero) across species and across growth environments (characterised by  $T_g$ ,  $PPFD$ ,  $h_s$  and  $C_g$ , which are respectively, temperature, radiation, relative humidity and  $[CO_2]$  during the plant growth). Nevertheless, an ANOVA on residuals of this regression showed a significant PFT effect ( $d.f. = 5, 253$ ;  $P < 0.001$ ). The calculated ratio of  $W_c$  to  $W_j$  was not significantly different from one (t-test at  $P < 0.01$ ,  $n = 263$ , Fig. 1). This ratio varied neither with any species parameters, nor with environmental growth condition but significantly with leaf photosynthetic N content ( $N_{pa}$ ). The variance explained by  $N_{pa}$  was, however, low ( $r^2 = 0.08$ , Fig. 1, insert).

**Figure 1** Relationship between the predicted rates of RuBP carboxylation / oxygenation ( $W_c$ ) and RuBP regeneration ( $W_j$ ) under environmental plant growth conditions. The solid line is the regression. Dashed lines indicate the prediction interval. Different symbols are for PFTs: 3 (black triangle up), temperate broadleaved evergreen trees and evergreen coniferous trees; 4 (grey triangle down), temperate broadleaved deciduous trees; 8 (open circle), deciduous shrubs and herbs; 10 (black square),  $C_3$  herbaceous; 12 (grey diamond),  $C_3$  crops (wheat); and 16 (open hexagon), N fixing trees. The insert shows the relationship between the leaf photosynthetic N content and the ratio of  $W_c$  to  $W_j$ . Dashed lines indicate  $\pm 10\%$  variation around a ratio equal 1.0 indicating leaf photosynthesis coordination.

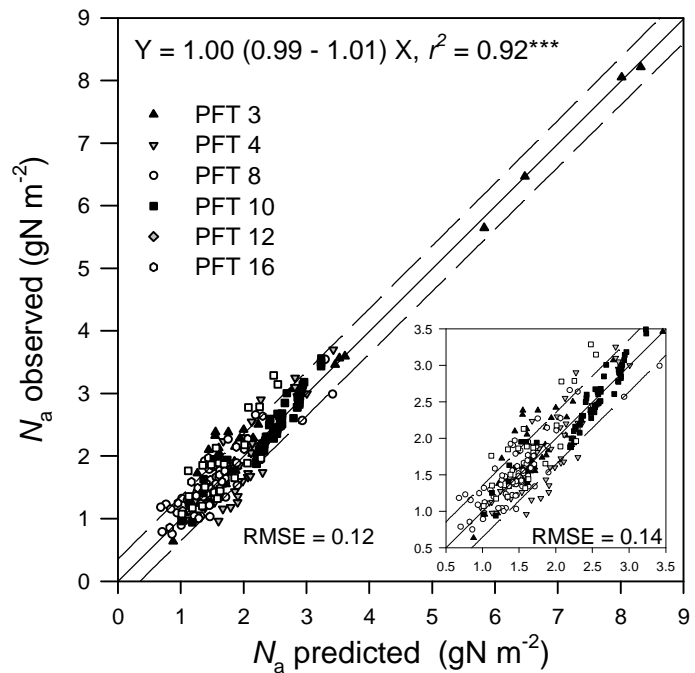


**Predicted coordinated leaf N content ( $N_{ac}$ ) matches observed leaf N content ( $N_a$ ).** Observed values of  $N_a$  did not differ significantly across PFTs (Table 1). However, within each PFT,  $N_a$  was significantly affected by species ( $P < 0.001$ ) and growth conditions ( $P < 0.01$ ) (Dataset S1).

Overall and within each PFT, predicted and observed  $N_a$  values were closely correlated with a slope not significantly different from one and an intercept not significantly different from zero (Fig. 2,  $n = 263$ ,  $r^2 = 0.92$ , slope =  $1.00 \pm 0.01$ ,  $P < 0.001$ ; Table 1). The relative root mean square error (RRMSE) among PFTs ranged from 0.055 for wheat to 0.201 for N-

fixing trees. Its breakdown into unsystematic and systematic error terms shows that the prediction error was mostly unsystematic and therefore associated to data and not to a systematic model error, except for N-fixing trees for which the error was shared equally. An ANOVA on the residuals of Fig. 2 showed a weak significant effect of PFTs and significant effects of  $T_g$  and  $h_s$  (Table S3). Among PFTs, the residuals for the C<sub>3</sub> herbaceous (PFT 10) type were significantly higher than zero in contrast to other PFTs (Table S3).

**Figure 2** Relationship between predicted and observed leaf N content ( $N_a$ ).  $N_a$  was calculated as the sum of the leaf photosynthetic and structural N contents. Leaf photosynthetic N content was predicted using Eq. 2 with the species-specific parameters  $k_3$  and  $J_{fac}$ .  $f_{ns}$  was optimised independently for each PFT. Symbols are as for Fig. 1. The solid line is the regression line. The dashed lines indicate the prediction interval. The insert shows the same relationship without the very high observed  $N_a$  values for the PFT 3.



**Mean variation of parameters used for the prediction.** In the database, the parameters used to calculate leaf photosynthesis and stomatal conductance were  $SLA$ ,  $J_{fac}$ ,  $k_3$ , calculated from  $V_{C_{max}}$ ,  $J_{max}$  and leaf N measurements (Table S2, Eq. 12, 15). At  $T^f$ ,  $V_{C_{max}}$  and  $J_{max}$  varied among species from 4 to 141  $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$  and from 8 to 213  $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ , respectively,  $J_{fac}$  varied from 1.69 to 3.71, and  $k_3$  varied from 4.6 to 350  $\mu\text{mol g}^{-1}\text{N s}^{-1}$  (Fig. S1).  $SLA$  varied from 1.5 to 43.2  $\text{m}^2 \text{kg}^{-1}$ . All other parameters were fixed to a single set of values (Table S1).

Under standard environmental conditions,  $N_{pac}$  varied significantly with  $k_3$  and  $J_{fac}$ .  $N_{pac}$  decreased with  $k_3$  (Fig. 3A) according to an inverse relationship which imposes a strong constraint on this physiological trait, since low  $k_3$  values are conducive of high  $N_a$  values. For a given leaf  $N_{pac}$ ,  $k_3$  did not affect leaf  $A_n$  (Fig. 3B), but PNUE increased linearly with  $k_3$  (Fig. 3C). For a given  $k_3$  value, both  $N_{pac}$  (Fig. 3A) and  $A_n$  (Fig. 3B) displayed logarithmic responses to  $J_{fac}$ . As a consequence, PNUE was not affected by  $J_{fac}$  (Fig. 3C).

**Table 2** Effects of environmental conditions on leaf functional traits ( $k_3$ ,  $J_{\text{fac}}$ ,  $SLA$ ). The factors are PFTs and environmental growth conditions: radiation ( $PPFD$ ), temperature ( $T_g$ ), relative humidity ( $h_s$ ) and air [ $\text{CO}_2$ ] ( $C_a$ ). A) Degree of freedom ( $df$ ), variance explained (%), statistical significance and sign (positive or negative) of interactions with continuous variables. B) Post-ANOVA comparison between means with Tukey's test at 0.05 level.

A)	Factors	log ( $k_3$ )			log ( $J_{\text{fac}}$ )			log ( $SLA$ )			
		df	Variance	P value	Sign	Variance	P value	Sign	Variance	P value	Sign
	species (PFT)	31	64.5	< 0.001		41.7	< 0.001		36.0	< 0.001	
	PFT	5	13.8	< 0.001		43.2	< 0.001		59.2	< 0.001	
	N level	2	15.7	< 0.001		1.5	< 0.05		0.8	< 0.05	
	$PPFD$	1	2.4	< 0.001	+	0.9	< 0.05	+	< 0.1	ns	
	$T_g$	1	2.9	< 0.001	-	6.0	< 0.001	+	0.8	< 0.01	+
	$h_s$	1	< 0.1	ns		< 0.1	ns		0.8	< 0.01	+
	$C_a$	1	< 0.1	ns		5.3	< 0.001	+	1.0	< 0.001	-
	$PPFD \times T_g$	1	< 0.1	ns		1.3	< 0.05	-	0.6	< 0.01	-
	$h_s \times T_g$	1	< 0.1	ns		< 0.1	ns		0.6	< 0.01	-
	Total	263	$r^2 = 72.4$	< 0.001		$r^2 = 77.3$	< 0.001		$r^2 = 88.7$	< 0.001	
B) Mean			Estimate	SE		Estimate	SE		Estimate	SE	
	PFTs	3	3.87 <sup>b</sup>	0.10		0.740 <sup>d</sup>	0.025		1.58 <sup>a</sup>	0.06	
		4	3.50 <sup>a</sup>	0.10		0.723 <sup>d</sup>	0.025		2.59 <sup>b</sup>	0.06	
		8	4.07 <sup>c</sup>	0.09		0.857 <sup>c</sup>	0.025		2.87 <sup>cd</sup>	0.06	
		10	4.94 <sup>d</sup>	0.23		0.942 <sup>b</sup>	0.069		3.04 <sup>e</sup>	0.16	
		12	4.17 <sup>c</sup>	0.10		1.105 <sup>a</sup>	0.024		2.88 <sup>d</sup>	0.06	
		16	3.44 <sup>a</sup>	0.13		0.659 <sup>e</sup>	0.034		2.79 <sup>c</sup>	0.08	
	N level	1	4.14 <sup>a</sup>	0.06		0.827 <sup>a</sup>	0.016		2.59 <sup>a</sup>	0.03	
		2	4.15 <sup>a</sup>	0.04		0.861 <sup>b</sup>	0.012		2.61 <sup>a</sup>	0.03	
		3	3.71 <sup>b</sup>	0.04		0.824 <sup>a</sup>	0.012		2.68 <sup>b</sup>	0.03	

**Dependency of leaf parameters to environmental growth conditions.** A large fraction of the total variance in leaf parameters was determined by species (nested within PFTs), PFTs and environmental growth conditions ( $r^2 = 0.72$ ,  $r^2 = 0.77$  and  $r^2 = 0.89$ , respectively for  $k_3$ ,  $J_{\text{fac}}$  and  $SLA$ ). Species explained the largest share of the total variance in  $k_3$  ( $df = 31,252$ , Table 2A). Species and PFT had equivalent explained variance for  $J_{\text{fac}}$ , although PFT had a predominant effect on  $SLA$ . For  $k_3$ , the remainder was equally explained by N level (15.7%) and PFT (13.8%).  $PPFD$  times  $T_g$  interaction was significant for the three leaf parameters (Table 2A).  $k_3$  and  $J_{\text{fac}}$  varied significantly and positively with  $PPFD$  and  $T_g$  (Table 2A). However,  $J_{\text{fac}}$  varied negatively with the  $PPFD$  by  $T_g$  interaction.  $J_{\text{fac}}$  varied also significantly and positively with  $C_a$  (Table 2A). Finally,  $SLA$  varied significantly and positively with  $T_g$ ,  $h_s$  and negatively with  $C_a$ , and the  $PPFD$  by  $T_g$  and  $T_g$  by  $h_s$  interactions were significant.

Multiple means comparison showed significant differences across PFTs.  $C_3$  herbaceous (PFT10) and crops (PFT12) had significantly higher  $k_3$ ,  $J_{\text{fac}}$  and  $SLA$  values compared with other PFTs, although N-fixing trees (PFT16) had lower  $k_3$  and  $J_{\text{fac}}$  values but intermediate  $SLA$  values (Table 2B). Other PFTs had intermediate values. Across N fertilisation levels,  $k_3$  decreased with N level, while  $SLA$  increased (Table 2B).  $J_{\text{fac}}$  was not affected significantly by N level.

## DISCUSSION

**A successful test of the coordination theory of leaf photosynthesis.** Our study demonstrates the validity of the leaf photosynthesis coordination hypothesis across a large range of  $C_3$  plant species and environmental conditions. The coordination hypothesis provides an analytical solution to predict photosynthetic capacity and calculate area-based leaf N content and, hence, couples photosynthetic C gain and leaf N investment. It is remarkable that this simple hypothesis explains 92% of the total variance of  $N_a$  for 31 species from 6 different PFTs. Moreover, the model appears to have a low systematic RRMSE with no systematic bias. Furthermore, since optimised structural leaf N content varies in a narrow range across PFTs ( $0.012 \pm 0.001$  gN g<sup>-1</sup>DM, corresponding to  $0.68$  gN m<sup>-2</sup> leaf when  $SLA$  is set to  $17.6$  m<sup>2</sup> kg<sup>-1</sup> DM, dataset mean), variations in coordinated leaf photosynthetic N content ( $N_{\text{pac}}$ ) appear to be the overwhelming determinant of total leaf N content ( $N_{\text{ac}}$ ). Sunlit mature leaves of  $C_3$  plants are apparently able to achieve photosynthetic coordination in a wide range of optimal and sub-optimal conditions. However, coordination is not achieved under severe nutrients and water limitations, as indicated by  $N_a$  values lower than  $N_{\text{ac}}$  values under these severe stress conditions (data not shown).

While optimised  $f_{\text{ns}}$  shows little variation on leaf dry mass basis ( $0.012 \pm 0.001$  gN g<sup>-1</sup> DM), it accounts for 15 to 50% of total leaf N content per leaf area, across all species in the database. Structural N is found in cell walls (1.6 to 9.5% of total leaf N in *Polygonum cuspidatum* and 40 to 60% for sclerophyllous tree, shrub and vine species) (19-20) and in nucleic acids (10-15%) (21). In addition, several other non-photosynthetic nitrogenous compounds (e.g. cytosolic proteins, amino acids, ribosomes and mitochondria) contribute to the structural leaf N pool (22). Several experimental studies have attempted to estimate  $f_{\text{ns}}$  and values comprised between  $0.0101$  and  $0.0136$  gN g<sup>-1</sup>DM were found for a range of herbaceous  $C_3$  species (9, 14). These  $f_{\text{ns}}$  values are in the same range as those found for dead leaves after natural N resorption during senescence (21) and structural N is therefore considered as not being available for redistribution (23).

According to the coordination theory, along the vertical canopy profile  $N_{\text{pac}}$  scales with  $PPFD$  (Eq. 2). Therefore, the coordination theory matches the predicted scaling law between photosynthetic proteins and transmitted  $PPFD$  (7), which has often been reported (8-10).  $T_K$ ,  $h_s$  and  $C_a$  also vary down the vertical canopy profile. At a given  $PPFD$ , higher  $h_s$  and lower  $T_K$  at depth would reduce  $N_{\text{pac}}$ , while a lower  $C_a$  would increase it. With some crop species like wheat, N limitation accelerates the decline in  $N_a$  with  $PPFD$  (24), which may indicate preferential N allocation to leaves in full light, resulting in preferential photosynthetic coordination of these leaves despite N limitation.

**Uncertainties in the calculation of  $N_{\text{pac}}$ .** The calculation relies on a number of plant parameters and environmental variables, leading to some uncertainties. For instance, temperature response parameters (enthalpies and entropies) were fixed at the same value for all species. Since  $N_{\text{pac}}$  is sensitive to these parameters (Fig. S2), species-specific calibration of temperature responses would increase prediction accuracy. In the same way, moisture response parameters ( $g_{\text{fac}}$  and  $g_{\text{min}}$ ) are known to strongly vary across plant species (3, Fig. S2) and a specific calibration would also be required to improve accuracy. The small but significant effects of  $T_g$  and  $h_s$  on  $N_a$  residuals are therefore likely to be caused by variations across species in these photosynthetic parameters. Moreover, the model is sensitive to apparent quantum yield (calculated on an incident radiation basis), which has been shown to be constant among  $C_3$  species (c.a.  $0.073 \text{ molCO}_2 \text{ mol}^{-1}\text{photon}$ ) (25) when determined under  $\text{CO}_2$  saturated conditions, although the full range of values reported in the literature is higher (Fig. S2). Furthermore, the model is also sensitive to  $K_c$  and  $K_o$  (Fig. S2), and to their temperature responses. However, the  $K_c$ -to- $K_o$  ratio (i.e. the Rubisco specificity factor) is constrained by plant evolution and is therefore conserved across  $C_3$  species (26).

Uncertainties also extend to environmental conditions experienced by leaves. Even at the top of the canopy, for a given transmitted  $PPFD$ , absorbed  $PPFD$  is affected by leaf angle. Nevertheless, as shown by detailed radiative balance models (27), the daily amount of absorbed  $PPFD$  is only moderately affected by leaf angle. Moreover, leaf angles are variable in plant canopies, which tend to minimize their effect at the canopy scale (28). Instantaneous leaf temperature may differ by several degrees from  $T_K$ , however, when integrated over several days these differences tend to vanish (28). Since the half-life time of Rubisco reaches one month (29), mean  $PPFD$  over the month preceding the measurements was used. The time span characterizing the turnover of other photosynthetic proteins could vary according to

genetic and environmental factors, but is likely to match that of Rubisco as this is a prerequisite for photosynthetic coordination. However,  $T_K$  affecting the dilution of  $\text{CO}_2$  and  $\text{O}_2$  in intercellular media was set to the mean temperature during the two days preceding measurements of  $N_a$ . Hence, different mechanisms acting through different integration times modify  $N_{\text{pac}}$ , which is consistent with the Rubisco regulation involving a number of mechanisms modulated by environment that act on transcriptional, post-transcriptional, translational and post-translational events (30-31). Further experiments could be envisaged to determine more precisely the chronology of these regulatory events.

**Determinisms of  $N_{\text{ac}}$ .** Genetic and environmental factors have long been recognized to interact for the determination of the  $A_{\text{max}}$  vs. N relationship (4). Our study provides a mean for disentangling: i) the direct environmental effects on  $N_{\text{pac}}$ , ii) the role of photosynthetic parameters for  $N_{\text{pac}}$  in a given environment; and iii) the response of photosynthetic parameters to plant growth environment.

First, for a given set of plant parameters, positive effects of  $PPFD$  and negative effects of  $T_K$ ,  $h_s$  and  $C_g$  on  $N_{\text{pac}}$  are predicted by Eq. 2. According to the coordination hypothesis, changes in  $N_{\text{pac}}$  affect both  $V_{C_{\text{max}}}$  and  $J_{\text{max}}$ . Indeed, seasonal variations of  $V_{C_{\text{max}}}$  and  $J_{\text{max}}$  have been observed for a number of plant species (32) and were related to changes in Rubisco and cytochrome f contents in *Polygonum cuspidatum* (19). Including photosynthetic capacity ( $V_{C_{\text{max}}}$  and  $A_{\text{max}}$ ) and its relationship to leaf N content in terrestrial biosphere models resulted in substantial changes in gross primary productivity with latitude (33). Coupled environmental variations in  $PPFD$ ,  $T_K$ ,  $h_s$  and  $C_a$  simultaneously affect  $N_{\text{pac}}$  throughout time, which has major implications for gross primary productivity and PNUE of a given species or genotype. For instance,  $N_{\text{pac}}$  simulations with *Dactylis glomerata* in central France show values fluctuating between 1.0 and 2.0 g N m<sup>-2</sup> during the growing season (data not shown).

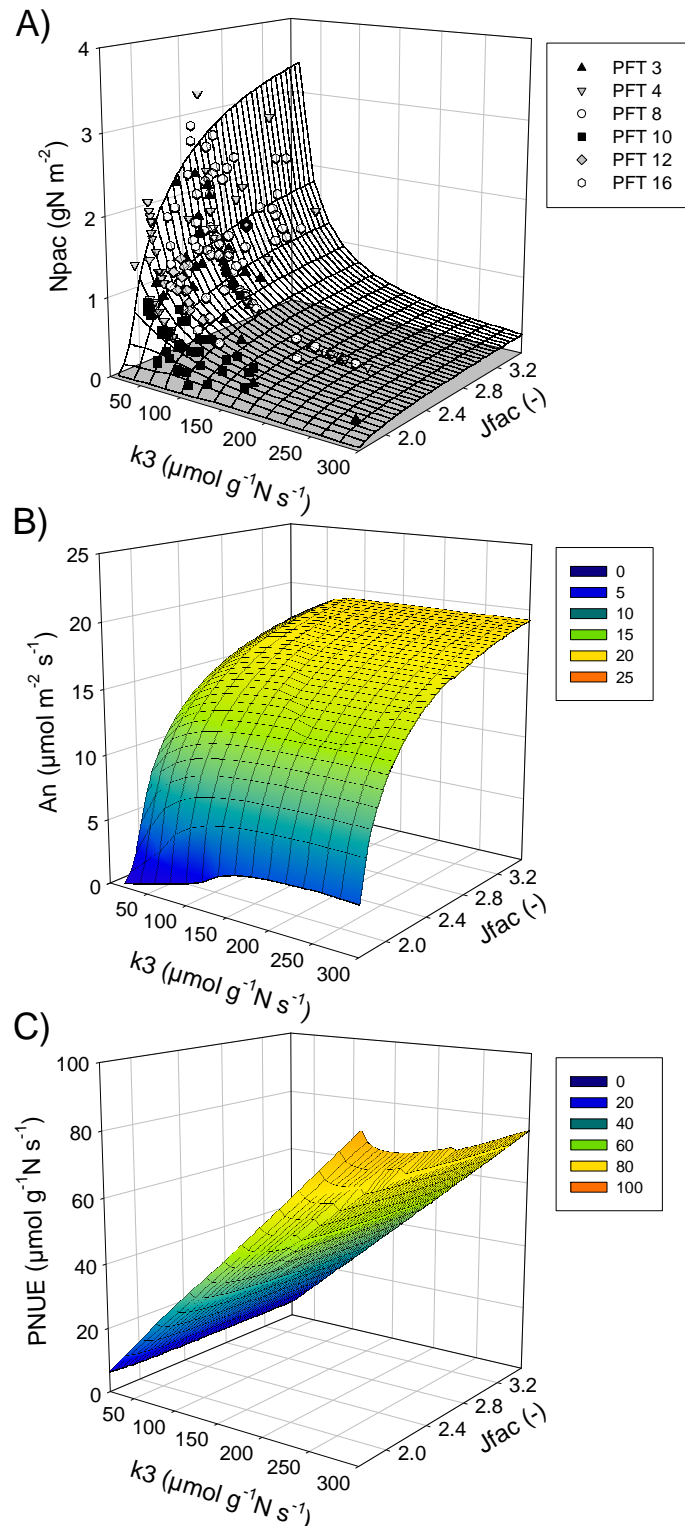
Second, the coordination theory implies that under a given environment,  $N_a$  tends towards a unique coordinated  $N_{\text{ac}}$  value (Eq. 2). As shown by sensitivity analysis (Fig. S2),  $k_3$  and  $J_{\text{fac}}$  are among the most important parameters determining  $N_{\text{ac}}$  value. Assuming a single average of each  $k_3$  and  $J_{\text{fac}}$  value for all species would increase  $N_a$  RRMSE by 50% (data not shown). There is, however, no single combination of  $k_3$  and  $J_{\text{fac}}$  that can maximize for given environmental conditions both  $A_n$  and PNUE (Fig. 3). This implies that different combinations of these photosynthetic traits could be equally selected. Nevertheless, significant variation in  $J_{\text{fac}}$  with PFT may indicate a phylogenetic constraint for this trait. Leaf morphological traits



like *SLA* are associated to primary axes of plant specialization contrasting resource exploitation and resource conservation (13). Low *SLA* values (e.g. PFT3) increase the ratio of structural to total leaf N and are usually associated to a conservative plant traits syndrome (13). In contrast, high *SLA* values result in a high allocation of leaf N to the photosynthetic apparatus and are associated to fast growing species (13).

**Figure 3** Effects of the ratio between  $V_{C_{max}}$  and  $N_{pa}$  ( $k_3$ ) and of the ratio between  $J_{max}$  and  $V_{C_{max}}$  ( $J_{fac}$ ) on A) coordinated leaf protein content ( $N_{pac}$ ); B) net photosynthesis ( $A_n$ ) and; C) photosynthetic N use efficiency (PNUE), under standard mean environmental conditions ( $PPFD = 666 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ,  $T_K = 18.1^\circ\text{C}$ ,  $T_g = 16.9^\circ\text{C}$ ,  $h_s = 0.74$ ). Symbols are as for Fig. 1. A mesh of  $k_3$  values varying between 10 and  $300 \mu\text{mol g}^{-1}\text{N s}^{-1}$  with 20 steps and of  $J_{fac}$  values varying between 1.75 and 3.5 with 0.05 steps was used. Database values were plotted in A (same symbols as for Fig. 1).  $A_n$  was calculated with the coordinated leaf protein content and PNUE was calculated as the ratio between  $A_n$  and  $N_{pac}$ .

Thirdly, although variations in  $k_3$  and  $J_{fac}$  were mostly related to species, some environmental growth conditions such as  $PPFD$ ,  $T_g$ ,  $h_s$ ,  $C_a$  and N availability had also significant effect on  $k_3$  and  $J_{fac}$ . The increase in  $k_3$  at low N availability tends to reduce  $N_{pac}$  and, hence, N demand for leaf construction thereby increasing PNUE. The increase of  $k_3$  with  $PPFD$  tends to compensate for the direct positive effect of  $PPFD$  on  $N_{pac}$ , thereby lowering N demand for leaf construction under high light



environments. In contrast, the increase of  $k_3$  with  $T_g$  reinforces the direct negative effect of temperature on  $N_{\text{pac}}$ , thereby limiting the N demand under environments favourable for plant growth. Mostly independently from changes in  $k_3$  (since these two traits are not correlated across plant species),  $J_{\text{fac}}$  increases with  $T_g$ , thereby boosting the direct effect of temperature on  $A_n$  without altering PNUE. Moreover,  $J_{\text{fac}}$  increases with  $C_a$ , in agreement with the lower decline under elevated  $\text{CO}_2$  of  $J_{\text{max}}$  compared to  $V_{C_{\text{max}}}$  (18). Furthermore,  $J_{\text{fac}}$  is negatively related to  $PPFD$ , which is in good agreement with the higher allocation of leaf N to chlorophyll observed in low  $PPFD$  acclimation experiments (34).

The relative independency of  $k_3$  and  $J_{\text{fac}}$  suggests that these functional traits (*sensu* 35) correspond to possibly overlooked axes of specialization among  $C_3$  plant species.  $k_3$ , which modulates the N investment at the same  $A_n$ , could be related to a nutrients conservation plant trait syndrome.  $J_{\text{fac}}$ , which increases  $A_n$  for a given  $k_3$ , could be related to a nutrients exploitation plant trait syndrome. However, the lack of correlation between these two photosynthetic traits and  $SLA$ , which is a key morphological trait separating exploitative and conservative species (13), suggests that these physiological traits form a secondary axis of specialization across  $C_3$  species.

**Conclusion.** This study bridges a gap concerning the coupling of C and N fluxes which is operated by  $C_3$  plant species. It demonstrates that the coordination hypothesis of leaf photosynthesis can be successfully applied across species and PFTs and for wide range of climates. Moreover, we have shown that  $k_3$  and  $J_{\text{fac}}$  are major plant functional traits which reflect plant adaptation to light, temperature and N availability during growth and which tend to maximize  $A_n$  and PNUE. Surprisingly, only few studies provide both leaf photosynthetic parameters and environmental conditions during plant growth. Further tests of the coordination hypothesis will require coupled measurements of leaf microclimate and of photosynthetic traits, including the dynamic of Rubisco, within the canopy (36). Finally, photosynthetic traits like  $k_3$  and  $J_{\text{fac}}$  are likely to increase our understanding of leaf economics and of plant strategies, which is a prerequisite for modelling the role of plant diversity in the C and N cycles at regional and global scales.

## METHODS

**A model coupling leaf N with  $\text{CO}_2$  and  $\text{H}_2\text{O}$  fluxes.** Several formulations and parameterizations of the original model by Farquhar *et al.* (2) have been described. Here, we

refer to the formulation and parameterization used by Wohlfahrt *et al.* (5). The net rate of C assimilation ( $A_n$ ,  $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ) is usually limited either by carboxylase activity of Rubisco or by electron flux through the chloroplast photosystems (see Eq. 9, 10 and 13 in Table S2).  $V_{C_{\max}}$  and  $J_{\max}$  ( $\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ ) scale with photosynthetic leaf N content ( $N_{\text{pa}}$ ,  $\text{g N m}^{-2}$ ) (Table S2, Eq. 12 and 15). The relationship between the intracellular  $[\text{CO}_2]$  ( $C_i$ , Pa) and the stomatal conductance ( $g_s$ ,  $\text{mmol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ ) is modelled according to Falge *et al.* (37) (Table S2, Eq. 20-22).  $g_s$  can limit  $A_n$  and thereby modify the linearity of the photosynthetic capacity vs. leaf N relationship (38). Integrating water and C fluxes at leaf scale has been achieved by coupling Farquhar's model with stomatal conductance models (39-40), either through an optimisation procedure (41), or through an analytical solution (42). In this study, an analytical method was used to couple  $A_n$  and  $g_s$ , leading to the calculation of  $A_n$  through a system of five equations and five unknowns (42-43) (Table S2, Eq. 23). The temperature dependence of  $V_{C_{\max}}$  and  $J_{\max}$  was described following Medlyn *et al.* (44) (Table S2, Eq. 18). Kattge & Knorr (17) have shown from a large dataset that the entropy terms of  $V_{C_{\max}}$  and  $J_{\max}$  acclimate to the mean growth temperature experienced by leaves over the preceding month. The formalism and parameterization proposed by these authors was used in this study to describe the acclimation of  $V_{C_{\max}}$  and  $J_{\max}$  to the air temperature ( $T_K$ , K) [supporting information (SI) *Methods*, Eq. 3-6]. Acclimation of  $A_n$  to atmospheric  $[\text{CO}_2]$  during the preceding month ( $C_g$ , Pa) was also taken into account (SI *Methods*, Eq. 7, 8), which modifies  $J_{\text{fac}}$  at reference temperature (dimensionless) and  $k_3$  ( $\mu\text{mol CO}_2 \text{ g}^{-1}\text{N s}^{-1}$ ). However,  $T_K$  which affects the dilution of  $\text{CO}_2$  and  $\text{O}_2$  in intercellular media was set to the mean temperature over the two days preceding  $N_a$  measurement. A sensitivity analysis of the photosynthesis-stomatal conductance model was performed by analysing the range of parameter variations in literature and by analysing the sensitivity of the model outputs in response to  $\pm 15\%$  changes in parameter values (Fig. S2). An index of sensitivity (IOS) was calculated as the ratio of output variation to parameter variation.

**Coordinated N content of sunlit leaves.** Within leaves, N is partitioned between metabolic and structural pools (14-15). The coordinated leaf N content,  $N_{\text{ac}}$  ( $\text{gN m}^{-2}$ ) was calculated as the sum of structural leaf N and of photosynthetic leaf N ( $N_{\text{pac}}$ ,  $\text{gN m}^{-2}$ ). As leaf structures are highly dependent upon the biomass investment in dry matter (DM) (45), structural leaf N ( $f_{\text{ns}}$ ,  $\text{gN g}^{-1}\text{DM}$ ) was expressed per unit DM.  $f_{\text{ns}}$  was assumed constant within a PFT and

independent of canopy depth and light intensity. In contrast, metabolic leaf N (34-56% in photosynthetic apparatus, 45) associated with leaf photosynthesis was expressed per unit area since both light capture and CO<sub>2</sub> exchange with atmosphere are intrinsically area-based phenomena. As a key measure of leaf morphology (1), *SLA* (m<sup>2</sup> leaf g<sup>-1</sup>DM) linked structural N content ( $f_{ns}$ ) to photosynthetic N content ( $N_{pac}$ ).

$$N_{ac} = N_{pac} + f_{ns}/SLA \quad (\text{Eq. 1})$$

Under given environmental conditions,  $N_{pac}$  is defined as the  $N_{pa}$  value at which,  $A_n$  is co-limited by  $W_c$  and  $W_j$ . Both  $V_{C_{max}}$  and  $J_{max}$  are linear functions of  $N_{pa}$  and, for given environmental conditions, there is a single  $N_{pac}$  value for which  $W_c$  equals  $W_j$ . At this co-limiting point,  $N_{pac}$  equals (see *SI Methods* for details):

$$N_{pac} = \frac{4 \cdot \alpha \cdot PPF\text{D}}{k_3^{ac}} \cdot \left( \left( \frac{C_i + k_2}{(4 \cdot C_i + 8 \cdot \Gamma^*) \cdot \Phi_{V_{C_{max}}}} \right)^2 - \left( \frac{1}{J_{fac}^{atc} \cdot \Phi_{J_{max}}} \right)^2 \right)^{1/2} \quad (\text{Eq. 2})$$

where,  $\alpha$  (molCO<sub>2</sub> mol<sup>-1</sup>photon) is the apparent quantum yield of  $A_n$  at saturating CO<sub>2</sub>, *PPFD* ( $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ) is the photosynthetic photon flux density,  $k_3^{ac}$  ( $\mu\text{molCO}_2 \text{ g}^{-1}\text{N s}^{-1}$ ) is  $k_3$  acclimated to  $C_g$  (*SI Methods* Eq. 8),  $k_2$  (Pa) is an intermediate variable synthesising the Rubisco affinity for CO<sub>2</sub> (Table S2, Eq. 11),  $\Gamma^*$  (Pa) is the CO<sub>2</sub> compensation point in the absence of mitochondrial respiration,  $J_{fac}^{atc}$  ( $\mu\text{molCO}_2 \text{ m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ) is  $J_{fac}$  acclimated to  $C_g$  and to the growth temperature ( $T_g$ , K) (*SI Methods* Eq. 5, 7), and  $\Phi_{V_{C_{max}}}$  and  $\Phi_{J_{max}}$  (dimensionless) are the response functions of  $V_{C_{max}}$  and  $J_{max}$  to  $T_k$  (Table S2, Eq. 18). Overall,  $N_{pac}$  integrates the sensitivity of photosynthetic machinery to  $T_a$ ,  $T_g$ , *PPFD*, N efficiency,  $C_i$  and  $h_s$ .

$N_{ac}$  was calculated using three species-specific parameters ( $k_3$ ,  $J_{fac}$  and *SLA*) and five environmental variables ( $C_a$ , *PPFD*,  $T_K$ ,  $T_g$  and  $h_s$ ) corresponding to the growth conditions of the past month. A single value of  $f_{ns}$  (0.012 gN g<sup>-1</sup>DM) was first used. This value is close to the average value reported in the literature for a range of C<sub>3</sub> species (for a review see 14). Then,  $f_{ns}$  was calculated per PFT by minimizing the sum of the squared difference between predicted (Eq. 1) and measured leaf N content using Newton's method. During the optimisation process the value of  $k_3$  is recalculated for each value of  $f_{ns}$  (Eq. 12). Optimized  $f_{ns}$  values were close to the average value taken from the literature, ranging from 0.0107 (for wheat) to 0.135 (for N-fixing trees) gN g<sup>-1</sup>DM (Table 1). A single set of values was used for all other parameters (Table S1).

**Database.** A database was assembled from the literature and unpublished data to associate leaf photosynthetic characteristics of mature sunlit leaves with environmental growth conditions (Dataset S1).  $V_{C_{max}}$  and  $J_{max}$  at  $T^r$  (20°C), leaf N content ( $N_a$ , gN m<sup>-2</sup>), SLA,  $T_K$ , as well as  $T_g$ ,  $PPFD$ ,  $h_s$  and  $C_g$  during the month preceding leaf measurements were included.  $V_{C_{max}}$  and  $J_{max}$  values were standardized according to the method by Kattge & Knorr (17) using a consistent formulation and parameterization of  $\Gamma^*$  and the constants of Michaelis-Menten for carboxylase ( $K_c$ , Pa) and oxygenase ( $K_o$ , Pa) Rubisco activity.

The dataset (Dataset S1) had 263 entries from 31 C<sub>3</sub> plant species covering six PFTs: temperate broadleaved and coniferous evergreen trees (PFT3), temperate broadleaved deciduous trees (PFT4), deciduous shrubs and herbs (PFT8), perennial C<sub>3</sub> grasses and forbs (PFT10), C<sub>3</sub> crops (wheat, PFT12) and N-fixing trees (PFT16). The final database covers a wide range of air temperature (ranging from 7.1 to 21.0°C),  $PPFD$  (500 to 1170  $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ )  $h_s$  (0.51 to 0.89), and  $C_g$  (36 and 60 Pa). However, data corresponding to severe drought and/or to very low N bioavailability during growth were excluded from the database. Three categories of water and of inorganic N availability (high, medium and low), two categories of atmospheric [CO<sub>2</sub>] (ambient and elevated) and six categories of experimental set-up [climate chamber, sunlit climate chamber, botanical garden, natural vegetation, free air CO<sub>2</sub> enrichment (FACE) and open top chambers] were defined.

**Data analysis.** Predicted  $W_c$  and  $W_j$  and observed and predicted leaf N contents were compared by least square linear regression. Regression residuals were analysed by a general linear model (GLM) with  $T_g$ ,  $h_s$ ,  $C_g$  and with PFTs and N categories. PFTs and N levels were compared by the post ANOVA Tukey's HSD method. In order to disentangle species and environmental effects on  $N_{pac}$ , simulations were run under both observed and standardised environmental conditions (using mean values of database:  $PPFD = 666 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ,  $T_K = 18.1^\circ\text{C}$ ,  $T_g = 16.9^\circ\text{C}$ ,  $h_s = 0.74$ ). GLM procedures were used to analyse the effects of species (nested in PFT), PFT and environmental conditions ( $T_g$ ,  $PPFD$ ,  $h_s$  and  $C_g$  and N categories) on leaf characteristics ( $k_3$ ,  $J_{fac}$  and  $SLA$ ). For each GLM analysis, the values of dependent variables were log-transformed and the residuals followed a normal law. All statistical tests were performed using Statgraphics Plus for Windows (Manugistics, USA). The prediction of  $N_{ac}$  was evaluated by the relative root mean square error (RRMSE), which is the relative average of square differences between predicted and observed values. The RRMSE was decomposed into systematic (RRMSEs) and unsystematic (RRMSEu) errors (46).

**ACKNOWLEDGEMENTS.** This study contributes to the French ANR DISCOVER project (ANR-05-BDIV-010-01). V. Maire was funded by a PhD grant of the French research ministry (MENRT). Authors thank V. Allard and N. Gross for constructive comments on a previous manuscript version.

## REFERENCES

1. Niinemets U, Tenhunen JD (1997) A model separating leaf structural and physiological effects on carbon gain along light gradients for the shade-tolerant species *Acer saccharum*. *Plant, Cell Environ* 20:845-866.
2. Farquhar GD, Von Caemmerer S, Berry JA (1980) A biochemical model of photosynthetic CO<sub>2</sub> assimilation in leaves of C<sub>3</sub> species. *Planta* 149:78-90.
3. Wullschleger SD (1993) Biochemical limitations to carbon assimilation in C<sub>3</sub> plants - A retrospective analysis of the A/C<sub>i</sub> curves from 109 species. *J Exp Bot* 44:907-920.
4. Field CB, Mooney HA (1986) The photosynthesis-nitrogen relationship in wild plants. In: *On the economy of plant form and function* (ed T.J. Givnish), pp. 25-55. Cambridge University Press, Cambridge.
5. Wohlfahrt G, Bahn M, Horak I, Tappeiner U, Cernusca A (1998) A nitrogen sensitive model of leaf carbon dioxide and water vapour gas exchange: application to 13 key species from differently managed mountain grassland ecosystems. *Ecol Model* 113:179-199.
6. Wohlfahrt G, *et al.* (1999) Inter-specific variation of the biochemical limitation to photosynthesis and related leaf traits of 30 species from mountain grassland ecosystems under different land use. *Plant, Cell Environ* 22:1281-1296.
7. Chen JL, Reynolds JF, Harley PC, Tenhunen JD (1993) Coordination theory of leaf nitrogen distribution in a canopy. *Oecologia* 93:63-69.
8. Werger MJA, Hirose T (1991) Leaf nitrogen distribution and whole canopy photosynthetic carbon gain in herbaceous stands. *Vegetatio* 97:11-20.
9. Schieving F, Pons TL, Werger MJA, Hirose T (1992) The vertical distribution of nitrogen and photosynthetic activity at different plant densities in *Carex acutiformis*. *Plant Soil* 142:9-17.
10. Rousseaux MC, Hall AJ, Sanchez RA (1999) Light environment, nitrogen content, and carbon balance of basal leaves of sunflower canopies. *Crop Science* 39:1093-1100.
11. Reynolds JF, Chen JL (1996) Modelling whole-plant allocation in relation to carbon and nitrogen supply: Coordination versus optimization: Opinion. *Plant Soil* 185:65-74.
12. Maire V, Gross N, Pontes L, Picon-Cochard C, Soussana JF (2009) A trade-off between root N acquisition and shoot N utilisation across 13 co-occurring pasture grass species. *Funct Ecol* 23:668 - 679
13. Wright IJ, *et al.* (2004) The worldwide leaf economics spectrum. *Nature* 428:821-827.
14. Lötscher M, Stroh K, Schnyder H (2003) Vertical leaf nitrogen distribution in relation to nitrogen status in grassland plants. *Ann Bot* 92:679-688.
15. Evans JR (1989) Photosynthesis and nitrogen relationships in leaves of C<sub>3</sub> plants. *Oecologia* 78:9-19.
16. Yamori W, Noguchi K & Terashima I (2005) Temperature acclimation of photosynthesis in spinach leaves: analyses of photosynthetic components and temperature dependencies of photosynthetic partial reactions. *Plant, Cell Environ* 28:536-547.
17. Kattge J, Knorr W (2007) Temperature acclimation in a biochemical model of photosynthesis: a reanalysis of data from 36 species. *Plant, Cell Environ* 30:1176-1190.

18. Ainsworth EA, Long SP (2005) What have we learned from 15 years of free-air CO<sub>2</sub> enrichment (FACE)? A meta-analytic review of the responses of photosynthesis, canopy. *New Phytol* 165:351-371.
19. Onoda Y, Hikosaka K, Hirose T (2005) Seasonal change in the balance between capacities of RuBP carboxylation and RuBP regeneration affects CO<sub>2</sub> response of photosynthesis in *Polygonum cuspidatum*. *J Exp Bot* 56:755-763.
20. Harrison MT, Edwards EJ, Farquhar GD, Nicotra AB, Evans JR (2009) Nitrogen in cell walls of sclerophyllous leaves accounts for little of the variation in photosynthetic nitrogen-use efficiency. *Plant, Cell Environ* 32:259-270.
21. Hirose T, Werger MJA, Rheeaven JWAv (1989) Canopy development and leaf nitrogen distribution in a stand of *Carex acutiformis*. *Ecology USA* 70:1610-1618.
22. Evans JR, Seemann JR (1989) The allocation of protein nitrogen in the photosynthetic apparatus: costs, consequences, and control. In: *Photosynthesis* (ed W.R. Briggs), pp. 183-205. Liss, New York.
23. Lemaire G, Gastal F (1997) N uptake and distribution in plant canopies. In 'Diagnosis on the nitrogen status in crops', Ed. G. Lemaire, Springer-Verlag, Heidelberg, 3-43.
24. Bertheloot J, Martre P, Andrieu B (2008) Dynamics of light and nitrogen distribution during grain filling within wheat canopy. *Plant Physiol* 148:1707-1720.
25. Ehleringer J, Bjorkman O (1977) Quantum yields for CO<sub>2</sub> uptake in C<sub>3</sub> and C<sub>4</sub> plants. Dependence on temperature, CO<sub>2</sub> and O<sub>2</sub> concentration. *Plant Physiol* 59:86-90.
26. Tcherkez GGB, Farquhar GD, Andrews TJ (2006) Despite slow catalysis and confused substrate specificity, all ribulose biphosphate carboxylases may be nearly perfectly optimized. *Proc Natl Acad Sci USA* 103:7246-7251.
27. Sinoquet H, Rakocevic M, Varlet-Grancher C (2000) Comparison of models for daily light partitioning in multispecies canopies. *Agric Forest Meteorol* 101:251-263.
28. Jones HG (1992) *Plant and microclimate. A quantitative approach to environmental physiology.* 2<sup>nd</sup> Edition. Cambridge University Press, Cambridge 426 p
29. Suzuki Y, Makino A, Mae T (2001) Changes in the turnover of Rubisco and levels of mRNAs of rbcL and rbcS in rice leaves from emergence to senescence. *Plant, Cell Environ* 24:1353-1360.
30. Rolland F, Moore B, Sheen J (2002) Sugar sensing and signaling in plants. *Plant Cell* 14:S185-S205.
31. Long SP, Ainsworth EA, Rogers A, Ort DR (2004) Rising atmospheric carbon dioxide: Plants face the future. *Ann Rev Plant Biol* 55:591-628.
32. Wilson KB, Baldocchi DD, Hanson PJ (2000) Spatial and seasonal variability of photosynthetic parameters and their relationship to leaf nitrogen in a deciduous forest. *Tree Physiol* 20:565-578.
33. Kattge J, Knorr W, Raddatz T, Wirth C (2009). Quantifying photosynthetic capacity and its relationship to leaf nitrogen content for global-scale terrestrial biosphere models. *Global Change Biol* 15:4, 976-991.
34. Evans JR, Poorter H (2001) Photosynthetic acclimation of plants to growth irradiance: the relative importance of specific leaf area and nitrogen partitioning in maximizing carbon gain. *Plant, Cell Environ* 24:755-767.
35. Lavorel S, McIntyre S, Landsberg J, Forbes TDA (1997) Plant functional classifications: from general groups to specific groups based on response to disturbance. *Trends Ecol Evol* 12:474-478.
36. Irving LJ, Robinson D (2006) A dynamic model of Rubisco turnover in cereal leaves. *New Phytol* 169:493-504.
37. Falge E, Graber W, Siegwolf R & Tenhunen JD (1996) A model of the gas exchange response of *Picea abies* to habitat conditions. *Trees-Struct Funct* 10:277-287.

38. Wong SC, Cowan IR, Farquhar GD (1979) Stomatal conductance correlates with photosynthetic capacity. *Nature* 282:424-426.
39. Jarvis PG (1976) The interpretation of the variations in leaf water potential and stomatal conductance found in canopies in the field. *Philos Trans R Soc London* 273:593-610.
40. Ball JT, Woodrow IE, Berry JA (1987) A model predicting stomatal conductance and its contribution to the control of photosynthesis under different environmental conditions. Paper presented at the Proceedings of the VII<sup>th</sup> International Congress on Photosynthesis, Dordrecht, Boston, Lancaster.
41. Cowan IR (1982) Regulation of water use in relation to carbon gain in higher plants. In: *Physiological plant ecology. II. Water relations and carbon assimilation.*, pp. 589-613. Springer-Verlag, Berlin Germany.
42. Baldocchi D (1994) An analytical solution for coupled leaf photosynthesis and stomatal conductance models. *Tree Physiol* 14:1069-1079.
43. Press WH (1992) *Numerical Recipes*. (Cambridge University Press, New York).
44. Medlyn BE, *et al.* (2002) Temperature response of parameters of a biochemically based model of photosynthesis. II. A review of experimental data. *Plant Cell Environ*, 25:1167-1179.
45. Onoda Y, Hikosaka K, Hirose T (2004) Allocation of nitrogen to cell walls decreases photosynthetic nitrogen-use efficiency. *Funct Ecol* 18:419-425.
46. Willmott CJ (1982) Some comments on the evaluation of model performance. *Bull Am Meteorol Soc* 63:1309-1313.



## SUPPORTING INFORMATION

### SI Methods

#### Demonstration of $N_{pac}$ formalism

When  $A_n$  is co-limited by the RuBP carboxylation / oxygenation and RuBP regeneration, the Eq. 9 can be written as:

$$(1 - \Gamma^*/C_i) \cdot W_c - R_{day} = (1 - \Gamma^*/C_i) \cdot W_j - R_{day} \quad [2a]$$

By replacing  $W_c$  and  $W_j$  by Eq. 10 and Eq. 13, respectively, and formulating  $V_{C_{max}}^r$  and  $J_{max}^r$  as a function of  $N_{pac}$  (Eq. 12 and Eq. 15, respectively), we obtain:

$$\Leftrightarrow \frac{k_3^{ac} \cdot N_{pac} \cdot \Phi_{V_{cmax}} \cdot (C_i - \Gamma^*)}{C_i + k_2} = \frac{4 \cdot \alpha \cdot \text{PPFD}}{\left(1 + \frac{4^2 \cdot \alpha^2 \cdot \text{PPFD}^2}{(J_{fac} \cdot k_3^{ac} \cdot N_{pac} \cdot \Phi_{J_{max}})^2}\right)^{1/2}} \cdot \frac{(C_i - \Gamma^*)}{4 \cdot C_i + 8 \cdot \Gamma^*} \quad [2b]$$

The terms including  $N_{pac}$  are ascribed to one side of the equation. Then, equation is elevated to square in order to break the square root.

$$\Leftrightarrow N_{pac}^2 \cdot \left(1 + \frac{4^2 \cdot \alpha^2 \cdot \text{PPFD}^2}{(J_{fac} \cdot k_3^{ac} \cdot N_{pac} \cdot \Phi_{J_{max}})^2}\right) = \left(\frac{4 \cdot \alpha \cdot \text{PPFD}}{k_3^{ac} \cdot \Phi_{V_{cmax}}} \cdot \frac{(C_i + k_2)}{(4 \cdot C_i + 8 \cdot \Gamma^*)}\right)^2 \quad [2c]$$

Finally, right side of equation is simplified so that there is one solution for  $N_{pac}$  value:

$$\Rightarrow N_{pac} = \frac{4 \cdot \alpha \cdot \text{PPFD}}{k_3^{ac}} \cdot \left( \left( \frac{C_i + k_2}{(4 \cdot C_i + 8 \cdot \Gamma^*) \cdot \Phi_{V_{cmax}}} \right)^2 - \left( \frac{1}{J_{fac} \cdot \Phi_{J_{max}}} \right)^2 \right)^{1/2} \quad [2d]$$

#### *Photosynthetic acclimation to temperature and [CO<sub>2</sub>]*

Photosynthetic acclimations to growth temperature and to atmospheric [CO<sub>2</sub>] are calculated by the model (Table S2). The entropy term of the temperature response of  $J_{max}$  and  $V_{C_{max}}$  and the ratio of these two variables at the same reference temperature ( $T^r$ , °C) have been recently shown to depend upon the mean air temperature ( $T_g$ , °C) during the last month of plant growth (17). Linear dependencies of  $p_4$  and  $p_1$  are assumed to be physiological mechanisms conserved among plant species. These coefficients are applied to the difference between reference and growth temperature:

$$\Delta S_{J_{max}}^{at} = \Delta S_{J_{max}}^r + p_4 \cdot (T^r - T_g) \quad [3]$$

$$\Delta S_{V_{cmax}}^{at} = \Delta S_{V_{cmax}}^r + p_4 \cdot (T^r - T_g) \quad [4]$$

$$J_{fac}^{at} = J_{fac} + p_1 \cdot (T^r - T_g) \quad [5]$$

$$\text{with, } T_g = \sum_{\text{day}=-1}^{\text{day}=31} T_K / 31 \quad [6]$$

The ratio to  $J_{\max}$  to  $V_{C_{\max}}$  and the dependence of  $V_{C_{\max}}$  to leaf photosynthetic N content ( $N_{pa}$ ) were shown to depend upon growth atmospheric  $[\text{CO}_2]$  ( $C_g$ , Pa; 1). Linear dependencies to  $\text{CO}_2$  of  $p_1$  and  $p_3$  are assumed to be physiological mechanisms conserved among plant species and are applied as the difference between reference ( $C_a^r$ , Pa) and growth atmospheric  $[\text{CO}_2]$ :

$$J_{\text{fac}}^{\text{ac}} = J_{\text{fac}} + p_1 \cdot (C_a^r - C_g) \quad [7]$$

$$k_3^{\text{ac}} = k_3 + p_3 \cdot (C_a^r - C_g) \quad [8]$$

**Table S1.** Parameters and variables. Parameter values are derived from references 30 and 31, except for temperature (17) and CO<sub>2</sub> acclimation (1).

Symbol	Value	Unit	Description
<b>Parameters</b>			
$c$	-0.02	$\text{m}^2 \text{s} \mu\text{mol}^{-1}$	Slope of the linear relationship between $I_{\text{fac}}$ and $I_z$ in the range 0-25 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$
$C_a^r$	35	Pa	Reference atmospheric CO <sub>2</sub> partial pressure
$d$	1	$\mu\text{mol CO}_2 \text{m}^{-2}$ leaf $\text{s}^{-1}$	y-intercept of the linear relationship between $I_{\text{fac}}$ and $I_z$ in the range from 0-25 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$
$g_b$	300	$\text{mmol m}^{-2} \text{s}^{-1}$	Leaf boundary layer conductance to water vapour
$g_{\text{fac}}$	13.7	-	Stomatal sensitivity coefficient
$g_{\text{min}}$	76.2	$\text{mmol m}^{-2} \text{s}^{-1}$	Minimum stomatal conductance to water vapour
$I_{\text{fac}}$	0.5	dimensionless	Coefficient representing the extent to which $R_{\text{dark}}$ is inhibited in the light
$J_{\text{fac}}$		dimensionless	Ratio between $J_{\text{max}}$ and $V_{C_{\text{max}}}$ of plant grown at the reference temperature and at the reference CO <sub>2</sub> partial pressure
$k_3$		$\mu\text{mol CO}_2 \text{g}^{-1} \text{N}$ $\text{s}^{-1}$	Slope of linear relationship relating $N_L$ to $V_{C_{\text{max}}}$ at the reference temperature and at the reference CO <sub>2</sub> partial pressure
$K_c$	19.42	Pa	Constant of Michaelis-Menten for carboxylase activity of Rubisco
$K_o$	14 300	Pa	Constant of Michaelis-Menten for oxgenase activity of Rubisco
$N_p$		$\text{g N m}^{-2}$ leaf	Leaf photosynthetic protein content
$O_i$	21 000	Pa	Internal leaf oxygen concentration
$p_1$	-0.012	dimensionless	Coefficient representing the extent to which $J_{\text{fac}}$ is modified by the CO <sub>2</sub> partial pressure during plant growth
$p_2$	0.036	dimensionless	Coefficient representing the extent to which $J_{\text{fac}}$ is modified by the temperature during plant growth
$p_3$	0.3192	$\mu\text{mol CO}_2 \text{g}^{-1} \text{N}$ $\text{s}^{-1}$	Coefficient representing the effect of CO <sub>2</sub> partial pressure during plant growth on $k_3$
$p_4$	0.94	dimensionless	Coefficient representing the effect of growth temperature on entropy term for $J_{\text{max}}$ and $V_{C_{\text{max}}}$
$PPFD$		$\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$	Photosynthetic photon flux density
$R$	8.314	$\text{J K}^{-1} \text{mol}^{-1}$	Perfect gas constant
$R_{\text{fac}}$	0.011	dimensionless	Ratio between $R_{\text{dark}}$ and $V_{C_{\text{max}}}$ at reference temperature
$SLA$		$\text{m}^2 \text{g}^{-1}$	Specific leaf area
$T^r$	293.16	K	Reference temperature for metabolic activity
$\alpha$	0.05	$\text{mol CO}_2 \text{mol}^{-1}$ photon	Apparent quantum yield of net photosynthesis at saturating CO <sub>2</sub>
$\Delta H_{aJ_{\text{max}}}$	83 608	$\text{J mol}^{-1}$	Activation energy of $J_{\text{max}}$
$\Delta H_{aK_c}$	65 800	$\text{J mol}^{-1}$	Activation energy of $K_c$
$\Delta H_{aK_o}$	36 000	$\text{J mol}^{-1}$	Activation energy of $K_o$
$\Delta H_{aR_{\text{dark}}}$	50 861	$\text{J mol}^{-1}$	Activation energy of $R_{\text{dark}}$
$\Delta H_{aV_{C_{\text{max}}}}$	86 529	$\text{J mol}^{-1}$	Activation energy of $V_{C_{\text{max}}}$
$\Delta H_{a\tau}$	-28 990	$\text{J mol}^{-1}$	Activation energy of $\tau$
$\Delta H_d$	200 000	$\text{J mol}^{-1}$	Deactivation energy
$\Delta S_{J_{\text{max}}}^r$	660.42	$\text{J K}^{-1} \text{mol}^{-1}$	Entropy term of $J_{\text{max}}$ for plant grown at reference temperature
$\Delta S_{V_{C_{\text{max}}}}^r$	654.24	$\text{J K}^{-1} \text{mol}^{-1}$	Entropy term of $V_{C_{\text{max}}}$ for plant grown at reference temperature
$\tau$	2 838	dimensionless	Rubisco specificity factor at reference temperature
<b>Input Variables</b>			
$C_a$		Pa	CO <sub>2</sub> partial pressure in the ambient air
$C_g$		Pa	Atmospheric CO <sub>2</sub> partial pressure during last month of plant growth
$h_s$		dimensionless	Leaf surface relative humidity
$PPFD$		$\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$	Photosynthetic photon flux density
$T_k$		K	Air temperature

$T_g$	K	Mean air temperature during last month of plant growth
<b>Variables</b>		
$A_n$	$\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$	Net photosynthesis
$C_i$	Pa	Internal $\text{CO}_2$ partial pressure
$C_s$	Pa	Leaf surface $\text{CO}_2$ partial pressure
$g_s$	$\text{mmol m}^{-2} \text{s}^{-1}$	Stomatal conductance to water vapour
$k_2$	Pa	Intermediate variable synthesising the Rubisco affinity for $\text{CO}_2$
$J$	$\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$	Light dependence of the rate electron transport
$J_{\text{fac}}^{\text{ac}}$	dimensionless	$J_{\text{fac}}$ acclimated to $\text{CO}_2$ during plant growth
$J_{\text{fac}}^{\text{at}}$	dimensionless	$J_{\text{fac}}$ acclimated to temperature during plant growth
$J_{\text{fac}}^{\text{atc}}$	dimensionless	$J_{\text{fac}}$ acclimated to $\text{CO}_2$ and to temperature during plant growth
$J_{\text{max}}$	$\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$	Potential rate of RuBP regeneration
$J_{\text{max}}^{\text{r}}$	$\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$	Potential rate of RuBP regeneration at reference temperature
$k_3^{\text{ac}}$	$\mu\text{mol CO}_2 \text{g}^{-1} \text{N s}^{-1}$	Slope of linear relationship relating $N_L$ to $V_{\text{C}_{\text{max}}}$ acclimated to $\text{CO}_2$ during plant growth
$N_a$	$\text{g N g}^{-1} \text{leaf}$	Leaf N content per leaf mass
$N_{\text{ac}}$	$\text{g N g}^{-1} \text{leaf}$	Leaf N content per leaf mass when $W_c$ equals $W_j$
$N_{\text{pa}}$	$\text{g N m}^{-2} \text{leaf}$	Leaf photosynthetic N content per leaf area
$N_{\text{pac}}$	$\text{g N m}^{-2} \text{leaf}$	Leaf photosynthetic N content per leaf area when $W_c$ equals $W_j$
$R_{\text{dark}}$	$\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$	Leaf dark respiration rate
$R_{\text{dark}}^{\text{r}}$	$\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$	Leaf dark respiration rate at reference temperature
$R_{\text{day}}$	$\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$	Leaf respiration rate from processes other than photorespiration
$V_{\text{C}_{\text{max}}}$	$\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$	Maximum carboxylation rate of Rubisco
$V_{\text{C}_{\text{max}}}^{\text{r}}$	$\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$	Maximum carboxylation rate of Rubisco at reference temperature in the absence of any deactivation as a result of high temperature
$W_c$	$\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$	Rubisco-limited photosynthetic rate
$W_j$	$\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$	RuBP regeneration limited photosynthetic rate through electron transport
$\Phi$	dimensionless	Temperature dependence of $J_{\text{max}}$ or $V_{\text{C}_{\text{max}}}$
$\Phi_{V_{\text{C}_{\text{max}}}}$	dimensionless	Temperature dependence of $V_{\text{C}_{\text{max}}}$
$\Phi_{J_{\text{max}}}$	dimensionless	Temperature dependence of $J_{\text{max}}$
$\Theta$	dimensionless	Temperature dependence of $K_c$ , $K_o$ , $\tau$ , or $R_{\text{dark}}$
$\Theta_{K_c}$	dimensionless	Temperature dependence of $K_c$
$\Theta_{K_o}$	dimensionless	Temperature dependence of $K_o$
$\Theta_{\tau}$	dimensionless	Temperature dependence of $\tau$
$\Theta_{R_{\text{dark}}}$	dimensionless	Temperature dependence of $R_{\text{dark}}$
$\Gamma^*$	dimensionless	$\text{CO}_2$ compensation point in the absence of mitochondrial respiration.
$\Delta S^{\text{at}}$	$\text{J K}^{-1} \text{mol}^{-1}$	Entropy term acclimated to temperature during plant growth
$\Delta S_{J_{\text{max}}}^{\text{at}}$	$\text{J K}^{-1} \text{mol}^{-1}$	Entropy term of $J_{\text{max}}$ acclimated to temperature during plant growth
$\Delta S_{V_{\text{C}_{\text{max}}}}^{\text{at}}$	$\text{J K}^{-1} \text{mol}^{-1}$	Entropy term of $V_{\text{C}_{\text{max}}}$ acclimated to temperature during plant growth

**Table S2.** Equations of the photosynthetic and the stomatal conductance models. The equations are derived from 3; 9; 10; 23; 27; 31; 32.

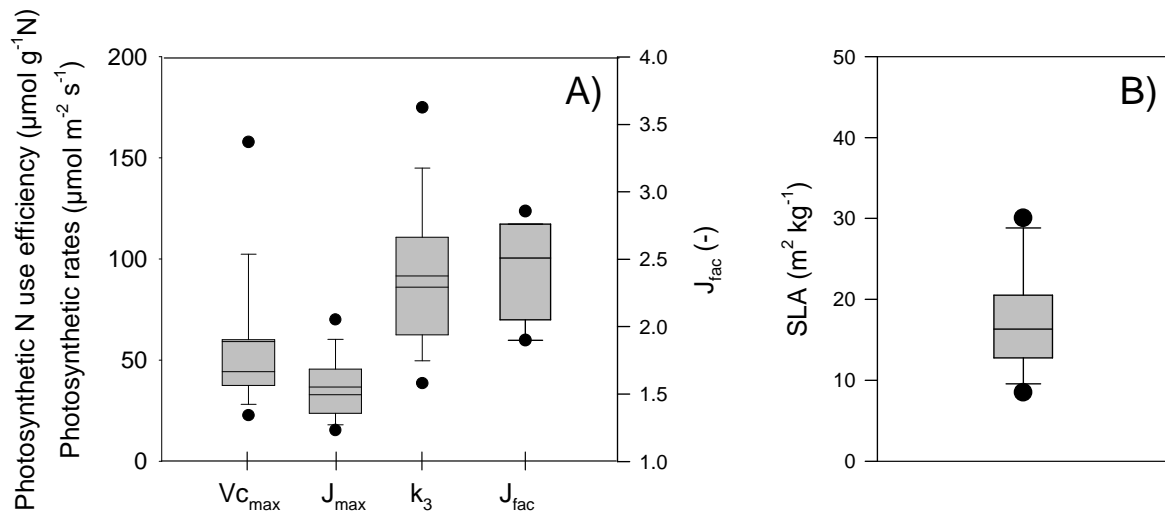
Process	Equation	Unit	Eq. n°	Ref.
<b>Photosynthetic sub-model</b>				
Net photosynthetic rate	$A_n = (1 - \Gamma^* / C_i) \cdot \min\{W_c, W_j\} - R_{\text{day}}$	$\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$	9	10
Rubisco limited photosynthetic rate through RuBP carboxylation / oxygenation	$W_c = \frac{V_{C_{\text{max}}}^r \cdot \Phi_{V_{C_{\text{max}}}} \cdot C_i}{C_i + k_2}$	$\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$	10	10
Intermediate variable synthesising the Rubisco affinity for CO <sub>2</sub>	$k_2 = K_c \cdot \Theta_{K_c} \cdot \left(1 + \frac{O_i}{K_o} \cdot \Theta_{K_o}\right)$	Pa	11	
Maximum rate of carboxylation	$V_{C_{\text{max}}}^r = k_3^{\text{ac}} \cdot N p a_{\text{leaf}}$	$\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$	12	32
RuBP regeneration limited photosynthetic rate through electron transport	$W_j = \frac{J \cdot C_i}{4 \cdot C_i + 8 \cdot \Gamma^*}$	$\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$	13	10
Light dependence of electron transport rate	$J = \frac{4 \cdot \alpha \cdot \text{PPFD}}{\left(1 + (4 \cdot \alpha \cdot \text{PPFD})^2 / (J_{\text{max}}^r \cdot \Phi_{J_{\text{max}}})^2\right)^{1/2}}$	$\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$	14	10
Potential RuBP regeneration rate	$J_{\text{max}}^r = J_{\text{fac}}^{\text{alc}} \cdot V_{C_{\text{max}}}^r$	$\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$	15	32
CO <sub>2</sub> compensation point in the absence of mitochondrial respiration	$\Gamma^* = 0.5 \cdot O_i / \tau \cdot \Theta_{\tau}$	Pa	16	10
Leaf respiration without photorespiration	$R_{\text{day}} = I_{\text{fac}} \cdot R_{\text{dark}}^r \cdot \Theta_{R_{\text{dark}}}$ $I_{\text{fac}} = 0.5$ , if $\text{PPFD} > 25 \mu\text{mol} / \text{m}^2 / \text{s}$ $I_{\text{fac}} = c \cdot \text{PPFD} + d$ , if $\text{PPFD} \leq 25 \mu\text{mol} / \text{m}^2 / \text{s}$ $R_{\text{dark}}^r = R_{\text{fac}} \cdot V_{C_{\text{max}}}^r$	$\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$	17	9
Temperature dependence of $J_{\text{max}}$ and $V_{C_{\text{max}}}$	$\Phi = \exp\left[\frac{\Delta\text{Ha}}{R \cdot T^r} \cdot \left(1 - \frac{T^r}{T_K}\right)\right] \cdot \frac{1 + \exp\left[\frac{\Delta S^{\text{at}} \cdot T^r - \Delta\text{Hd}}{R \cdot T^r}\right]}{1 + \exp\left[\frac{\Delta S^{\text{at}} \cdot T_K - \Delta\text{Hd}}{R \cdot T_K}\right]}$	dimensionless	18	23
Temperature dependence of $K_c$ , $K_o$ , $\tau$ and $R_{\text{dark}}$	$\Theta = \exp\left[\frac{\Delta\text{Ha}}{R \cdot T^r} \cdot \left(1 - \frac{T^r}{T_K}\right)\right]$	dimensionless	19	9
<b>Stomatal conductance sub-model</b>				
Stomatal conductance	$g_s = g_{\text{min}} + g_{\text{fac}} \cdot (A_n + I_{\text{fac}} \cdot R_{\text{dark}}) \cdot 10^2 \cdot h_s / C_s$	$\text{mmol m}^{-2} \text{s}^{-1}$	20	9
CO <sub>2</sub> partial pressure at the leaf boundary layer	$C_s = C_a - A_n \cdot 10^2 / g_b$	Pa	21	31
<b>Photosynthesis-stomata coupling</b>				
CO <sub>2</sub> intercellular concentration	$C_i = C_s - A_n \cdot 1.6 \cdot 10^2 / g_s$	Pa	22	3
Analytical solution for photosynthesis calculation	$A = \frac{a \cdot C_i - a \cdot d}{e \cdot C_i + b} - R_{\text{day}}$ $e \cdot \alpha \cdot A_n^3 + A_n^2 \cdot (e \cdot \beta + b \cdot \theta + e \cdot \alpha \cdot R_{\text{day}} - a \cdot \alpha)$ $+ A_n \cdot \left(e \cdot \gamma + b \cdot \frac{\gamma}{C_a} + e \cdot \beta \cdot R_{\text{day}} + b \cdot \theta \cdot R_{\text{day}} - a \cdot \beta + a \cdot d \cdot \theta\right)$ $+ \left(e \cdot \gamma \cdot R_{\text{day}} + b \cdot R_{\text{day}} \cdot \frac{\gamma}{C_a} - a \cdot \gamma + a \cdot d \cdot \frac{\gamma}{C_a}\right) = 0$ $\alpha = g_{\text{min}} / g_b - g_{\text{fac}} \cdot h_s \cdot 10^2 + 1.6 \cdot 10^2$ $\beta = C_a \cdot (g_b \cdot g_{\text{fac}} \cdot h_s - 2 \cdot g_{\text{min}} - 1.6 \cdot g_b) - R_{\text{day}} \cdot g_{\text{fac}} \cdot h_s \cdot 10^2$ $\gamma = C_a \cdot \left(C_a \cdot g_{\text{min}} \cdot g_b \cdot \frac{1}{10^2} + R_{\text{day}} \cdot g_{\text{fac}} \cdot g_b \cdot h_s\right)$ $\theta = g_{\text{fac}} \cdot g_b \cdot h_s - g_{\text{min}}$	$\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$	23	3 & 27

**Table S3.** ANOVA on residuals of the regression (Fig. 2), between  $W_c$  and  $W_j$  between predicted and measured area based leaf N content ( $N_a$ ). The intercept of the regression was assumed to equal 0. Plant functional types (PFTs; same Abbreviations as in Table 3). The two atmospheric  $[CO_2]$  correspond to 1 = 35 Pa and 2 = 55-60 Pa. Three levels of nitrogen were ranked from low (1) to high (3) availability. Studies under severe water and nitrogen limitations were not included in the analysis.

A) Factor		Residuals of $W_c$ vs $W_j$		Residuals of $N_a$ vs $N_{ac}$	
	df	Var. expl.	P-value	Var. expl.	P-value
PFT	5	59.2	< 0.001	39.8	< 0.01
N	2	8.5	< 0.05	.	ns
PPFD	1	6.5	< 0.05	.	ns
$T_g$	1	12.7	< 0.01	20.3	< 0.01
$h_s$	1	13.0	< 0.01	31.0	< 0.001
$C_a$	1	.	ns	.	ns
<b>Overall</b>	263		$r^2 = 0.23^{***}$		$r^2 = 0.08^{***}$

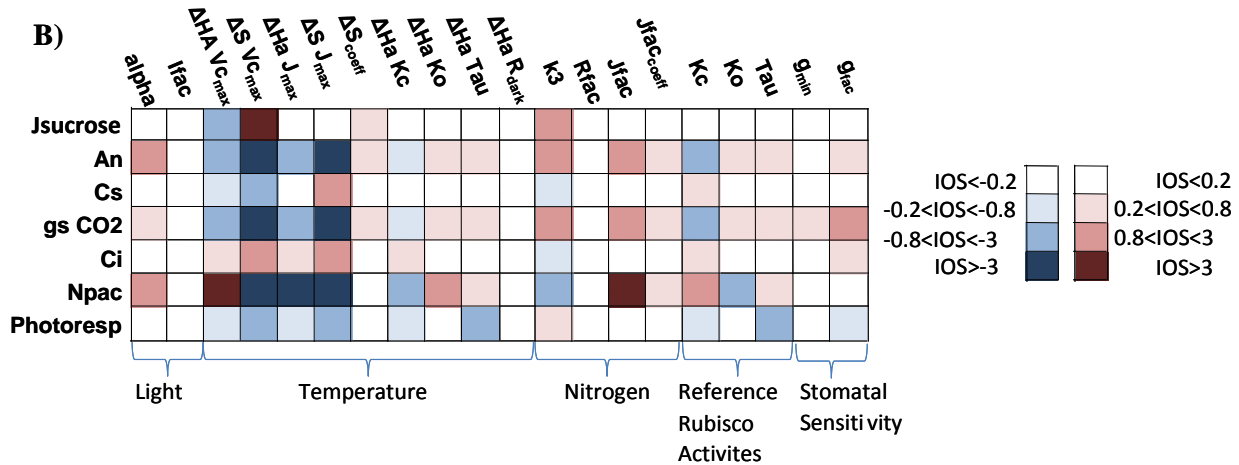
B) Categorical F.		Observ. Nb.	Estimate	Tukey group	Estimate	Tukey group
PFTs	3	42	-0.129	ab	0.125	ab
	4	48	0.321	ab	-0.111	a
	8	40	0.490	ab	-0.124	a
	10	40	-1.972	c	-0.381	c
	12	59	0.588	a	0.024	b
	16	34	-0.307	b	-0.033	ab
N	1	44	-0.470	a	0.077	a
	2	83	-0.113	ab	-0.003	a
	3	136	0.078	c	-0.005	a



**Figure S1.** Box-and-Whisker plots of species variations of leaf parameters used for the prediction: (A) Leaf photosynthetic characteristics: carboxylation and electron transport rates ( $V_{C_{max}}$  and  $J_{max}$ ),  $V_{C_{max}}$  to  $J_{max}$  ratio ( $J_{fac}$ ) and dependency of  $V_{C_{max}}$  to leaf photosynthetic N content ( $k_3$ ) for the species present in database ( $n = 263$ ). The rates were calculated at the reference temperature of 20°C. (B) Leaf morphology characteristic: specific leaf area (SLA). The centre lines within each box show the mean and the median. The lower whisker is the lower quartile to the smallest point within 1.5 interquartile ranges from the lower quartile. The upper whisker is the upper quartile. Filled circle are outliers.

**Figure S2.** Sensitivity of the photosynthesis and stomatal conductance models. A) Table recording the observed range of parameters among the literature. The categories were the minimum, the maximum, the median and the percentage of variation of parameters range. The sources of observations were also reported. The sources, where the minimum and maximum values were observed, were annotated with – and +. A reference temperature of 20°C was used. B) Following Félix & Xanthoulis (11), a sensitivity analysis of the models calibrated for *Dactylis glomerata* (30) with common variation of parameters ( $\pm 15\%$ ). Output variables are shown as lines, parameters as columns. The sensitivity index (IOS) was calculated as the maximal ratio of output variation to parameter variation during a climatic scenario (air temperature, *PPFD*,  $h_s$  and  $C_a$ ) recorded from an upland site in central France (Theix, 45°43'N, 03°01'E, 870 m) for years 2003-2004. Colour tones indicate sensitivity index (positive, red; negative, blue).

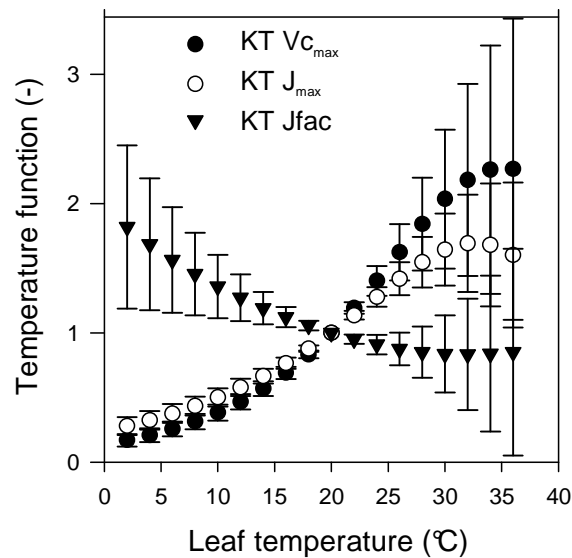
A) Parameter	Minimum	Maximum	Median	% vari.	Source
$\alpha$	0.015	0.09	0.05	71.4	9 <sup>-</sup> , 15, 20, 24 <sup>+</sup> , 31
$I_{fac}$	-	-	0.5	-	9
$\Delta H_a V_{c_{max}}$	45 371	149 061	66 437	53.3	4, 5, 8-9, 14, 17, 22-23, 25-26, 29-30 <sup>+/+</sup>
$\Delta S V_{c_{max}}$	606	667	648	4.8	9, 17 <sup>-</sup> , 25, 30 <sup>+</sup>
$\Delta H_a J_{max}$	34 800	115 191	50 900	53.6	4, 8-9, 14, 17 <sup>-</sup> , 23, 25-26, 29-30 <sup>+</sup> , 32
$\Delta S J_{max}$	630	659	645	2.2	9, 17, 25, 30 <sup>+/+</sup>
$\Delta S$ coeff	0.81	1.07	0.94	13.8	17 <sup>+/+</sup>
$\Delta H_a K_c$	59 536	80 470	67 900	15.0	2 <sup>-</sup> , 5, 9, 14-16, 22, 25-26 <sup>+</sup>
$\Delta H_a K_o$	14 510	36 380	35 974	43.0	2, 5, 9, 14-16, 22, 25, 26
$\Delta H_a \tau$	-28 990	-29 000	-28 990	0.01	9 <sup>-</sup> , 14 <sup>+</sup> , 15 <sup>-</sup> , 16 <sup>+</sup> , 26 <sup>-</sup>
$\Delta H_a R_{dark}$	9 593	66 405	38 000	74.8	4, 8-9, 14, 22 <sup>+</sup> , 25, 29 <sup>-</sup>
$R_{fac}$	0.0048	0.1010	0.0241	90.9	8, 18, 22, 24 <sup>-</sup> , 25, 31 <sup>+</sup>
$p_l$	0.026	0.044	0.036	25.7	17 <sup>+/+</sup>
$K_c$	15.55	31.83	20.19	34.4	5-7, 9-10, 13-14 <sup>+</sup> -16, 19-20, 22, 25-26 <sup>-</sup> , 28
$K_o$	12 097	38 008	28 522	51.7	5-7, 10, 13-14 <sup>+</sup> -16, 19 <sup>-</sup> , 20, 22-23, 26, 28
$\tau$	2 834	3 309	2 838	7.7	9, 14 <sup>-</sup> -16 <sup>+</sup> , 25
$g_{min}$	11.7	193.1	70	88.6	4, 14, 18, 31 <sup>+/+</sup>
$g_{fac}$	6.5	24.7	11.4	58.3	4, 9 <sup>-</sup> , 14, 18, 31 <sup>+</sup>



**Sensitivity analysis of the photosynthesis-stomatal conductance model.** (Fig. S1).

Photosynthetic variables displayed high sensitivity to parameters linked to temperature dependency of  $V_{c_{max}}$  and  $J_{max}$  (Fig. S2B), especially to their entropy ( $|IOS| > 3$  for  $A_n$ ,  $g_s$ , and  $N_{pac}$ ). Sensitivity to activation enthalpies was smaller but, given large variations in enthalpies across species ( $\pm 50\%$  variation according to literature survey), this parameter was a major determinant of temperature response functions (Fig. S2A). Activation enthalpies and entropy are, however, interdependent (17), which reduces their effects on temperature responses for

air temperature lower than 30°C (Fig. S3). In addition, the parameters  $k_3$  and  $J_{\text{fac}}$  ( $|\text{IOS}| > 0.8$  for  $N_{\text{pac}}$ ,  $A_n$ , and  $g_s$ ) had large effects on  $A_n$  and  $N_{\text{pac}}$  (Fig. S2B). The parameter  $R_{\text{fac}}$  had no effect (Fig. S1B), although values reported in the literature vary by  $\pm 91\%$  (Fig. S2A). The sensitivity of the model to light was high through  $\alpha$  ( $0.8 < |\text{IOS}| < 3$  for  $N_{\text{pac}}$  and  $A_n$ , and  $\pm 71\%$ ), although  $I_{\text{fac}}$  had no effect. Sensitivity to the Rubisco activities was high for  $K_c$  ( $0.8 < |\text{IOS}| < 3$  and  $\pm 34\%$ ), intermediate for  $K_o$  ( $0.2 < |\text{IOS}| < 3$  and  $\pm 52\%$ ) and very low for  $\tau$ . Sensitivity to stomatal aperture was low both for  $g_{\text{min}}$  and  $g_{\text{fac}}$  ( $0.2 < |\text{IOS}| < 0.8$ ), but variations reported in the literature were high. Other parameters linked to temperature dependency of  $K_c$ ,  $K_o$ , and  $R_{\text{dark}}$  (activation enthalpies) had more modest effects on photosynthetic variables, but the range of literature values for  $K_o$  and  $R_{\text{dark}}$  was high ( $\pm 43$  and  $\pm 75\%$ ).



**Figure S3:** Mean temperature functions of the maximum rates of carboxylation ( $V_{C_{\text{max}}}$ ) and electron transport ( $J_{\text{max}}$ ) and their ratio ( $\text{KT}_J_{\text{max}} / \text{KT}_V_{C_{\text{max}}}$ ), calculated using the parameters related to temperature sensitivity (activation and deactivation enthalpies and entropy) as calibrated by Kattge & Knorr (17) for many species (48 species for  $V_{C_{\text{max}}}$ , 32 for  $J_{\text{max}}$  and 29 for their ratio). The error bars correspond to the standard errors (SE) among species representing the inter-specific variability.



## REFERENCES

1. Ainsworth EA, Long SP (2005) What have we learned from 15 years of free-air CO<sub>2</sub> enrichment (FACE)? A meta-analytic review of the responses of photosynthesis, canopy. *New Phytologist* 165:351-371.
2. Badger M.R. & Collatz G.J. (1977) Studies on the kinetic mechanism of ribulose-1,5-bisphosphate carboxylase and oxygenase reactions, with particular reference to the effect of temperature on kinetic parameters. *Canergie Institution of Washington, Year Book*, **76**, 355-361.
3. Baldocchi D. (1994) An analytical solution for coupled leaf photosynthesis and stomatal conductance models. *Tree Physiology*, **14**, 1069-1079.
4. Baldocchi D.D. & Harley P.C. (1995) Scaling carbon-dioxide and water-vapor exchange from leaf to canopy in a deciduous forest. 2. Model testing and application. *Plant Cell and Environment*, **18**, 1157-1173.
5. Bernacchi C.J., Singsaas E.L., Pimentel C., Portis A.R. & Long S.P. (2001) Improved temperature response functions for models of Rubisco-limited photosynthesis. *Plant Cell and Environment*, **24**, 253-259.
6. Caemmerer S.v., Evans J.R., Hudson G.S. & Andrews T.J. (1994) The kinetics of ribulose-1,5-bisphosphate carboxylase/oxygenase in vivo inferred from measurements of photosynthesis in leaves of transgenic tobacco. *Planta*, **195**, 88-97.
7. 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 and Environment*, **20**, 537-557.
8. Dreyer E., LeRoux X., Montpied P., Daudet F.A. & Masson F. (2001) Temperature response of leaf photosynthetic capacity in seedlings from seven temperate tree species. *Tree Physiol*, **21**, 223-232.
9. Falge E., Graber W., Siegwolf R. & Tenhunen J.D. (1996) A model of the gas exchange response of *Picea abies* to habitat conditions. *Trees-Structure and Function*, **10**, 277-287.
10. Farquhar G.D., Von Caemmerer S. & Berry J.A. (1980) A biochemical model of photosynthetic CO<sub>2</sub> assimilation in leaves of C<sub>3</sub> species. *Planta*, **149**, 78-90.
11. Félix R, Xanthoulis D (2005) Sensitivity analysis of the mathematical model "Erosion Productivity Impact Calculator" (EPIC) by approach One-Factor-At-A-Time (OAT). *Biotechnology, Agronomy, Society and Environment* 9:179-190.
12. Friend A.D. (2001) Modelling canopy CO<sub>2</sub> fluxes: are 'big-leaf' simplifications justified? *Global Ecology and Biogeography*, **10**, 603-619.
13. Friend A.D. (1991) Use of a model of photosynthesis and leaf microenvironment to predict optimal stomatal conductance and leaf nitrogen partitioning. *Plant, Cell and Environment* **14**, 895-905.
14. Harley P.C. & Baldocchi D.D. (1995) Scaling carbon-dioxide and water-vapor exchange from leaf to canopy in a deciduous forest .1. Leaf model parametrization. *Plant Cell and Environment*, **18**, 1146-1156.
15. Harley P.C. & Tenhunen J.D. (1991) Modeling the photosynthetic response of C<sub>3</sub> leaves to environmental factors. *Modeling crop photosynthesis from biochemistry to canopy. CSSA special publication 19*.
16. Jordan D.B. & Ogren W.L. (1984) The CO<sub>2</sub>/O<sub>2</sub> specificity of ribulose 1,5-bisphosphate carboxylase/oxygenase. Dependence on ribulosebisphosphate concentration, pH and temperature. *Planta*, **161**, 308-313.
17. Kattge J. & Knorr W. (2007) Temperature acclimation in a biochemical model of photosynthesis: a reanalysis of data from 36 species. *Plant Cell and Environment*, **30**, 1176-1190.

18. Kim S.H. & Lieth J.H. (2003) A coupled model of photosynthesis, stomatal conductance and transpiration for a rose leaf (*Rosa hybrida* L.). *Annals of Botany*, **91**, 771-781.
19. Kirschbaum M.U.F. & Farquhar G.D. (1984) Temperature dependence of whole-leaf photosynthesis in *Eucalyptus pauciflora* Sieb. ex Spreng. *Australian Journal of Plant Physiology*, **11**, 519-538.
20. Kull O. & Kruijt B. (1998) Leaf photosynthetic light response: a mechanistic model for scaling photosynthesis to leaves and canopies. *Functional Ecology*, **12**, 767-777.
21. Leuning R., Kelliher F.M., Depury D.G.G. & Schulze E.D. (1995) Leaf Nitrogen, Photosynthesis, Conductance and Transpiration - Scaling from Leaves to Canopies. *Plant Cell and Environment*, **18**, 1183-1200.
22. Long S.P. (1991) Modification of the response of photosynthetic productivity to rising temperature by atmospheric CO<sub>2</sub> concentrations: has its importance been underestimated? *Plant, Cell and Environment*, **14**, 729-739.
23. Medlyn B.E., Dreyer E., Ellsworth D., Forstreuter M., Harley P.C., Kirschbaum M.U.F., Le Roux X., Montpied P., Strassmeyer J., Walcroft A., Wang K. & Loustau D. (2002) Temperature response of parameters of a biochemically based model of photosynthesis. II. A review of experimental data. *Plant Cell and Environment*, **25**, 1167-1179.
24. Meir P., Kruijt B., Broadmeadow M., Barbosa E., Kull O., Carswell F., Nobre A. & Jarvis P.G. (2002) Acclimation of photosynthetic capacity to irradiance in tree canopies in relation to leaf nitrogen concentration and leaf mass per unit area. *Plant Cell and Environment*, **25**, 343-357.
25. Muller J., Wernecke P. & Diepenbrock W. (2005) LEAFC<sub>3</sub>-N: a nitrogen-sensitive extension of the CO<sub>2</sub> and H<sub>2</sub>O gas exchange model LEAF C<sub>3</sub> parameterised and tested for winter wheat (*Triticum aestivum* L.). *Ecological Modelling*, **183**, 183-210.
26. Niinemets U. & Tenhunen J.D. (1997) A model separating leaf structural and physiological effects on carbon gain along light gradients for the shade-tolerant species *Acer saccharum*. *Plant Cell and Environment*, **20**, 845-866.
27. Nikolov N.T., Massman W.J. & Schoettle A.W. (1995) Coupling biochemical and biophysical processes at the leaf level - an equilibrium photosynthesis model for leaves of C<sub>3</sub> plants. *Ecological Modelling*, **80**, 205-235.
28. Sage R.F. & Sharkey T.D. (1987) The effect of temperature on the occurrence of O<sub>2</sub> and CO<sub>2</sub> insensitive photosynthesis in field grown plants. *Plant Physiology*, **84**, 658-664.
29. Walcroft A.S., Whitehead D., Silvester W.B. & Kelliher F.M. (1997) The response of photosynthetic model parameters to temperature and nitrogen concentration in *Pinus radiata* D. Don. *Plant, Cell and Environment*, **20**, 1338-1348.
30. Wohlfahrt, G., Bahn, M., Haubner, E., Horak, I., Michaeler, W., Rottmar, K., Tappeiner, U. & Cernusca, A. (1999) Inter-specific variation of the biochemical limitation to photosynthesis and related leaf traits of 30 species from mountain grassland ecosystems under different land use. *Plant Cell and Environment* **22**, 1281-1296.
31. Wohlfahrt G., Bahn M., Horak I., Tappeiner U. & Cernusca A. (1998) A nitrogen sensitive model of leaf carbon dioxide and water vapour gas exchange: application to 13 key species from differently managed mountain grassland ecosystems. *Ecological Modelling*, **113**, 179-199.
32. Wullschlegel S.D. (1993) Biochemical limitations to carbon assimilation in C<sub>3</sub> plants - A retrospective analysis of the A/C<sub>i</sub> Curves from 109 species. *Journal of Experimental Botany*, **44**, 907-920.
33. Yin X., Van Oijen M. & Schapendonk A. (2004) Extension of a biochemical model for the generalized stoichiometry of electron transport limited C<sub>3</sub> photosynthesis. *Plant Cell and Environment*, **27**, 1211-1222.



## ***PARTIE 2 – ETUDE COMPLEMENTAIRE***

### **DYNAMIQUE SPATIALE ET TEMPORELLE DE L’HYPOTHESE DE COORDINATION**

---

En complément de la partie 1, les conséquences de la coordination pour la dynamique spatiale et temporelle de l’azote dans le couvert ont été étudiées et simulées.

**Distribution de l’azote dans le couvert.** L’hypothèse de coordination implique que la distribution de l’azote dans le couvert soit davantage dépendante de son micro-environnement (rayonnement, température, humidité) que de l’âge du tissu foliaire ou du traitement dans lequel évoluent les plantes (disponibilité en nutriments et fréquence de coupe).

Cette hypothèse a été testée sur les 13 espèces et le cultivar de *Lolium* sur le dispositif collection de Theix en Septembre-Octobre 2006. Après six semaines de croissance, nous avons prélevé dix talles sur chacune des monocultures et pour les quatre traitements du dispositif (3 et 6 coupes an<sup>-1</sup> et 120 et 360 kgN ha<sup>-1</sup> an<sup>-1</sup>). Sur chaque talle, le plus jeune et le plus vieux limbe mature ont été prélevés. Les limbes matures ont été coupés en deux à la moitié de la longueur du limbe. Sur chaque moitié de limbe la teneur en azote et la surface spécifique ont été mesurées selon le protocole de Cornelissen *et al.* (2003). Un modèle linéaire généralisé, utilisant une méthode LSD avec des tests de comparaisons de moyennes multiples (post ANOVA) a été utilisé pour tester l’effet de la partie apicale ou basale du limbe, de l’espèce et du traitement sur la teneur en azote foliaire (*LNCa*) et la surface spécifique foliaire (*SLA*).

L’ensemble des facteurs et leurs interactions expliquent 82.6 et 75.1% de la variation respective de *LNCa* et de *SLA* (Tableau 3-1A). Le facteur espèce est le principal discriminant pour *LNCa* ou *SLA* (53.3 et 73.8% de la variance expliquée). Le second facteur discriminant est différent entre les deux variables : partie de la feuille pour *LNCa* (18.3 et 5.3% pour l’effet direct et l’interaction avec l’espèce) et traitement pour *SLA* (3.0 et 9.2% pour l’effet direct et l’interaction avec l’espèce). Les parties basales des limbes ont des *LNCa* significativement

plus faibles que leurs parties apicales (Tableau 3-1B). Puis, au sein de ces parties, les limbes plus jeunes ont des teneurs plus élevées. Les *SLA* des limbes suivent une logique différente avec une différence uniquement sur l'âge et pour les parties apicales.

Tableau 3-1 General linear models of leaf N content ( $\text{g m}^{-2}$ ) and specific leaf area ( $\text{cm}^2 \text{g}^{-1}$ ) distributions within different leaves and within different parts of a leaf for 13 grass species and one *Lolium* cultivar, which grown in monoculture at two cut levels (3 and 6 cut  $\text{yr}^{-1}$ ) and at two N fertilisation level (120 and 360  $\text{kgN ha}^{-1}$ ). The second part of table shows the difference between *LNCa* and *SLA* of different leaf parts with a Tukey HSD method at 95.0% confidence level.

A) Factors	<i>LNCa</i>				<i>SLA</i>		
	d.f.	% Vari.	P level	R <sup>2</sup>	% Vari.	P level	R <sup>2</sup>
Species	13	53.3	< 0.001	82.6	73.8	< 0.001	75.1
Leaf part	3	18.3	< 0.001		0.8	< 0.05	
Traitement	3	11.8	< 0.001		3.0	< 0.001	
Species*Leaf part	39	5.3	< 0.001		11.7	< 0.001	
Species*Traitement	39	11.4	< 0.001		9.2	< 0.001	
Leaf part*Traitement	9	-	ns		1.4	< 0.05	

B) Leaf Part	Mean	Error	Tukey	Mean	Error	Tukey
Older mature leaf – basal half	1.48	0.357	a	227.2	48.5	ab
Younger mature leaf – basal half	1.56	0.339	b	221.8	45.5	ab
Older mature leaf – apical half	1.74	0.474	c	219.8	56.1	a
Younger mature leaf – apical half	1.93	0.417	d	228.2	47.8	b

La plupart de nos espèces de graminées ont un port de feuille érigée (sauf *Poa trivialis*) dans un couvert dense, chacune des feuilles va donc traverser plusieurs couches de lumière. Ainsi, les parties basales des feuilles vont se situer dans une couche où 80-90% du rayonnement a déjà été absorbé ou réfléchi (Casella *et al.* 1996). Les parties apicales des feuilles sont alors situées en haut du couvert, les plus jeunes feuilles matures étant situées au dessus des plus vieilles. Nos résultats montrent que la teneur en N à un endroit de la feuille va dépendre davantage de son micro-environnement que de l'âge de la feuille, du traitement, ou de l'espèce. Premièrement, la partie de la feuille explique davantage la variance de *LNCa* que le facteur traitement. Deuxièmement, le classement des *LNCa* entre les parties suit l'ordre potentiel du gradient de lumière avec la teneur la plus forte pour la partie apicale du limbe le plus jeune, en haut du couvert. Ensuite, cette décroissance du *LNCa* peut être modifiée selon le traitement ou selon l'espèce comme le montrent les interactions significatives et les résultats de la littérature (e.g. Anten *et al.* 1995). Troisièmement, ce classement est relativement indépendant de l'âge de la feuille puisque la teneur de la partie apicale du limbe âgé mature est plus forte que la partie basale du jeune limbe mature. Ce résultat diffère du cas du blé où Berthelot *et al.* 2008 n'observent pas de gradient selon la partie du limbe. Puisque le blé possède des longueurs d'entre-nœud importantes, chaque feuille pourrait être considérée dans

une 'couche de lumière' différente, ce qui reconcilierait nos deux observations. Enfin, la variation de la *SLA* ne suit pas le même ordre de variation que la *LNCa*. Certaines études ont effectivement montré des co-variations positives inter-spécifiques entre ces deux traits et sur des feuilles situées en haut du couvert (Reich *et al.* 1998a, Wright *et al.* 2004b). D'autres études sur les arbres ont montré que la diminution de teneur en N entre les feuilles de lumière et d'ombre était uniquement due à une augmentation de la *SLA* (e.g. Harley et Baldocchi 1995). Nos résultats montrent que la co-variation avec la *SLA* n'est pas suffisante pour expliquer la décroissance de l'azote au sein du couvert. La contrainte physique due à une modification de la *SLA* au sein d'une feuille devrait être en effet plus forte que la contrainte chimique de réallocation des protéines photosynthétiques.

Notre étude expérimentale permet de valider qualitativement certaines conséquences de l'hypothèse de co-limitation. Une mesure concomitante du rayonnement au niveau de chacune des parties des limbes aurait permis de valider quantitativement cette hypothèse.

**Dynamique de LNCa au cours de l'année.** Une étape supplémentaire à la validation de la théorie de coordination est l'étude de l'évolution de la teneur en N tout le long de l'année. Pour ce test, je n'ai pas trouvé de base de données disponible. Néanmoins, son évolution a été simulée à partir d'un scénario climatique mesuré à Theix en 2003-2004 et en utilisant les paramètres de *Dactylis glomerata* (Wohlfahrt *et al.* 1998). Comme l'évolution de la *SLA* était difficilement simulable et de la même manière aucune donnée n'étant disponible, seule la teneur en azote photosynthétique  $N_{pac}$  a été simulée.

L'article précédent a montré que l'évolution du  $N_{pac}$  était fortement dépendante des périodes d'intégration pour chacune des variables climatiques. Par exemple, la température  $T_a$  était la température moyenne des 48h précédents la mesure pour tenir compte de la dilution du  $CO_2$  et du  $O_2$  dans l'espace intercellulaire, alors que la lumière *PPFD* et la température  $T_g$  étaient celles du dernier mois de croissance pour tenir compte du turnover de la Rubisco au sein d'une feuille. Ce turnover a en effet été évalué à un mois pour une feuille de Blé (Suzuki *et al.* 2001). Il est le résultat d'un équilibre entre synthèse et dégradation menant à une augmentation rapide de la teneur lors de la croissance de la feuille jusqu'au sommet du couvert, à un maximum à la maturité de la feuille et à une décroissance graduelle avec la sénescence de la feuille (Irving et Robinson 2006). Pour tenir compte de ce cycle, les valeurs de  $N_{pac}$  ont dans un premier temps été simulées avec les valeurs journalières de *PPFD* puis lissées sur une période de 28 jours. Enfin, pour être au plus près des mécanismes biologiques,

l'évolution de  $N_{pac}$  est représentée en fonction de l'évolution des degrés jours et les périodes où la température hebdomadaire est inférieure à 5°C sont représentées en grisée, la réallocation, la réallocation étant peu vraisemblable pour des températures basses.

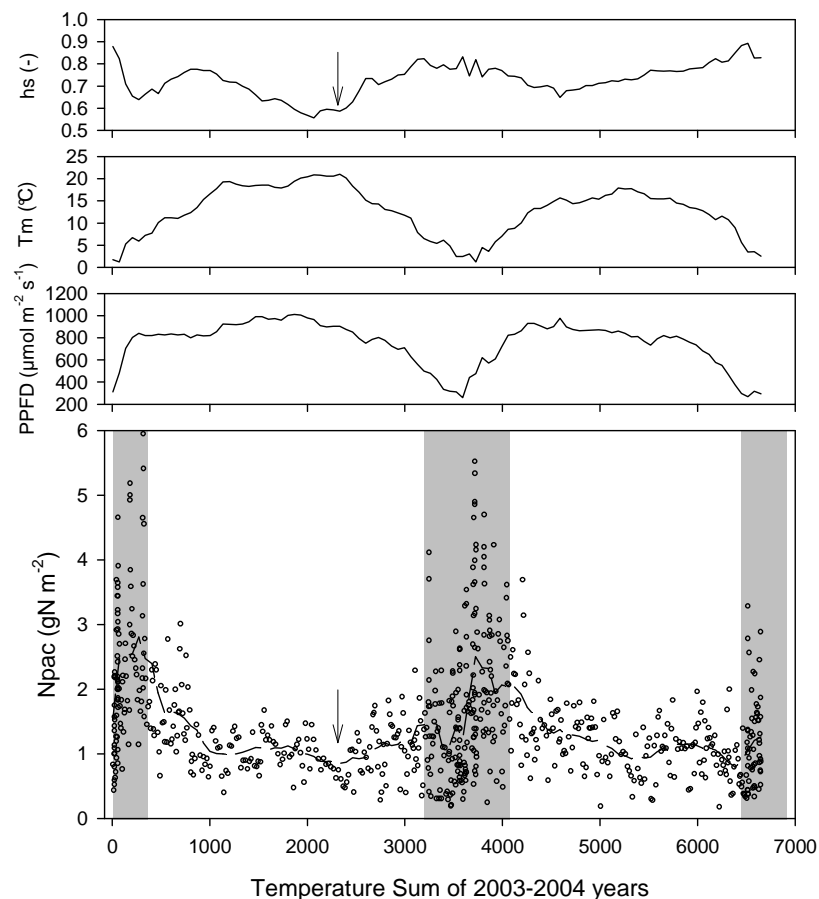


Figure 3-1 Evolution of  $N_{pac}$  of *Dactylis glomerata* during the climatic scenario of 2003-2004 recorded in an upland area of central France (Theix, 45°43'N, 03°01'E, 870 m a.s.l.). The evolution is presented by the sum of temperature cumulated (0°C base) from the 1<sup>st</sup> January 2003. Line is running average of  $N_{pac}$  integrated on 28 days. Grey boxes correspond to periods where the mean week temperature is below 5°C. The climatic variables,  $PPFD$ ,  $T_a$  and  $h_s$ , are smoothed on integration period of 28 days.

La figure 3-1 montre ainsi des valeurs de  $N_{pac}$  lissées comprises entre 0.95 et 2.80 gN m<sup>-2</sup> avec deux périodes distinctes où l'évolution de  $N_{pac}$  est soit stable soit variable. Lorsque la température est supérieure à 5°C, correspondant à la période de croissance (de 100 à 300 et de 145 à 340 jours Julien pour respectivement 2003 et 2004), les variations de  $N_{pac}$  lissées sont comprises entre 1.0 et 2.0 gN m<sup>-2</sup> et suivent nettement les évolutions également lissées de  $T_a$  et  $PPFD$ . Les variations d'humidité relative sont cependant moins corrélées que celles de  $T_a$  ou  $PPFD$ . Néanmoins, certaines dépressions de l'évolution de  $h_s$  (cf flèche sur Figure 3-1) sont concomitantes à celles de  $N_{pac}$  (jour julien 230 de 2003). Lorsque la température est inférieure à 5°C, correspondant à la période hivernale, les valeurs de  $N_{pac}$  lissées sont très variables et peuvent monter assez fortement (variations comprises entre 0.95 et 2.80 gN m<sup>-2</sup>). Durant cette période, la croissance et la photosynthèse sont ralenties ce qui devrait limiter cette forte demande en azote foliaire. De plus, nos calculs n'incluent pas de bilan radiatif ne

permettant pas de calculer la température exacte de la feuille, qui devrait être tamponnée par rapport à la température de l'air (Jones 1992) et ainsi limiter l'augmentation de  $N_{pac}$ . On néglige donc les différences de température feuille-air (Jones 1992) qui pourraient limiter l'augmentation du  $N_{pac}$ .

**Conclusion.** La variation de la teneur en azote a de forts impacts sur le fonctionnement de la plante et de la communauté. Les sources de variations sont à la fois génétiques et écologiques. Avec l'hypothèse de coordination, nous avons formalisé et testé les mécanismes par lesquels les variations de  $LNCa$  peuvent s'exprimer. Nous avons trouvé que les variations de  $LNCa$  pouvaient être prédites pour une large gamme d'espèces en  $C_3$  lorsque certains paramètres et l'environnement de croissance de la plante étaient connus. Plus particulièrement, nous avons mis en évidence deux paramètres pouvant être considérés comme des traits fonctionnels. Le premier exprime la quantité d'azote nécessaire pour une photosynthèse donnée. Le second permet d'accroître l'augmentation de la photosynthèse avec l'augmentation de  $N_{pac}$ . Ces deux traits répondent aux variations des conditions environnementales de croissance de telle manière que la plante tend à économiser ses ressources et à maximiser sa photosynthèse.

L'hypothèse de coordination permet donc d'expliquer les variations de  $LNCa$  pour les espèces en  $C_3$  pour des feuilles en pleine lumière. En outre, les variations de  $LNCa$  au sein du couvert sont conformes à la théorie de coordination. La dynamique temporelle de ces variations doit encore être confrontée à des observations. L'hypothèse de coordination a été utilisée dans GEMINI pour estimer la teneur en azote cible d'une feuille et la demande en azote cible pour la plante afin de répartir les ressources entre les structures aériennes et photosynthétiques d'une plante.





# 4<sup>ème</sup> CHAPITRE

## TRAITS FONCTIONNELS POUR L'ACQUISITION ET L'UTILISATION DE L'AZOTE

---

Le modèle GEMINI compte un nombre important de paramètres liés à l'acquisition et à l'utilisation de l'azote. L'analyse de sensibilité a révélé que les paramètres comme la longueur moyenne des racines primaires, la capacité racinaire d'absorption de l'azote ou la résorption étaient des paramètres importants du modèle (voir Chap. 2). Cependant, l'ensemble de ces traits n'était pas disponible dans la base de données de la collection de Theix (Pontes 2006). De plus, une analyse de la littérature a fait apparaître que les notions d'acquisition et d'utilisation de l'azote par la plante étaient largement utilisées notamment dans le débat diversité / fonctionnement des écosystèmes, mais de manière peu cohérente entre les différentes études (cf paragraphe suivant). Une étude sur les mécanismes d'acquisition et d'utilisation de l'azote pouvait donc apporter de nouvelles perspectives au débat. Ainsi, une expérimentation supplémentaire a été réalisée sur le dispositif collection afin d'obtenir pour nos 13 espèces et le cultivar *Lolium*, un syndrome de traits pour la gestion spécifique de l'azote.

### **Quelques notions sur l'acquisition et l'utilisation de l'azote**

A même disponibilité en azote, les plantes utilisent différentes stratégies pour l'acquérir et le conserver (Aerts and Chapin 2000). Les stratégies utilisées par les plantes sont connues pour structurer les communautés biotiques (Berendse and Aerts 1987, Roscher *et al.* 2008) et agir sur les flux C & N des écosystèmes (Rajaniemi *et al.* 2003, Lavorel *et al.* 2007, Pontes *et al.* 2007b). Cela a pu être montré aussi bien dans les écosystèmes peu productifs (Niklaus *et al.* 2001, Gross *et al.* 2007b) que dans les écosystèmes productifs (Kahmen *et al.* 2006, Pontes *et*

*al.* 2007a, Roscher *et al.* 2008). Ainsi, les stratégies d'acquisition ou d'utilisation sont réfléchies pour expliquer les relations plante - microbe du sol à l'échelle du micromètre (Harrison *et al.* 2007), les relations plante - plante à l'échelle du patch de végétation (Fransen *et al.* 2001, Bliss *et al.* 2002), l'abondance des espèces au sein d'une communauté végétale (Roscher *et al.* 2008), ou encore les flux C & N à l'échelle de l'écosystème (Kahmen *et al.* 2006). Cependant, si la littérature est abondante sur l'acquisition (Kahmen *et al.* 2006, Miller *et al.* 2007, Roscher *et al.* 2008) et l'utilisation du N (Aerts et Chapin 2000, Kazakou *et al.* 2007b), elle aborde la plupart du temps un seul des deux processus à la fois (mais voir Soussana *et al.* 2005) et ne fait pas le lien entre ces deux processus à l'échelle de la plante entière.

A l'échelle de la plante, les flux d'azote sont constamment soumis à des régulations (Soussana *et al.* 2002) permettant de satisfaire les besoins en azote pour une croissance maximale, souvent sans consommation de luxe (Osone and Tateno 2005). Les traits fonctionnels en reflétant l'adaptation des plantes aux conditions environnementales, sont généralement utilisés pour appréhender les mécanismes et la morphologie associés aux stratégies végétales (Craine *et al.* 2002, Tjoelker *et al.* 2005): capacité d'absorption (*SAR*), longueur spécifique racinaire (*SRL*), efficacité d'utilisation foliaire (*LNUE*) ou encore taux de résorption (*RE*) pour quelques exemples. De plus, les traits fonctionnels peuvent être utilisés pour définir des axes de spécialisation ou de spécialisation entre les espèces (Grime *et al.* 1997). Les combinaisons entre ces axes permettent alors de mieux définir les stratégies végétales. Ces traits fonctionnels seront ainsi mesurés et utilisés pour appréhender à l'échelle de la plante entière les mécanismes d'acquisition et d'utilisation de l'azote et leur relation.

***PARTIE 1 - ARTICLE***

**A TRADE-OFF BETWEEN ROOT N ACQUISITION  
AND SHOOT N UTILISATION ACROSS 13  
CO-OCCURRING PASTURE GRASS SPECIES**

---

Vincent Maire, Nicolas Gross, Laise da Silveira Pontes, Catherine Picon-Cochard and Jean-François Soussana\*

INRA UREP (UR 874), Grassland Ecosystem Research, 234 Avenue du Brézat, F-63100 Clermont Ferrand, France.

\*Author for correspondence (phone +33 473 62 44 23; fax +33 473 62 44 57; e-mail soussana@clermont.inra.fr)

**Functional Ecology**

**Volume 23 Issue 4, Pages 668 - 679**

## Abstract

1. Although plant nitrogen (N) strategies may play an important role for community structure and ecosystem functioning, there is not a clear understanding on the link between N acquisition by roots and N utilisation by shoots. Particularly, it is unclear how the co-variations between size- and physiology-related traits determine N acquisition and N utilisation at the plant scale.

2. We used 13 co-occurring temperate pasture grasses to study inter-specific variations in above-ground N yield and in root N acquisition and shoot N utilisation traits. N acquisition traits concerned root influx capacities for  $\text{NO}_3^-$  and  $\text{NH}_4^+$ , root mass and specific root area in ingrowth cores. N utilisation traits concerned leaf lifespan, leaf N content, leaf N resorption, mean residence time of N and leaf N use efficiency.

3. We found evidence for three trade-offs across species concerning root N acquisition: i) root mass increased when specific root area declined; ii) an increase in root area was observed when total N influx capacity decreased; iii)  $\text{NO}_3^-$  root influx capacity increased when  $\text{NH}_4^+$  capacity declined.

4. High total root uptake capacity gave rise to high leaf N content and was associated across species to low leaf N use efficiency. Tall grasses were characterized by high shoot N yield, high root biomass and high leaf N use efficiency. Physiology-related traits and size-related traits were generally found independent.

5. Our study demonstrates how size and N uptake related root traits are associated to major axes of plant specialization (i) plant size and ii) conservation vs. exploitation of N) which were previously identified based on shoot traits. Contrasted N strategies were segregated across species according to four combinations along these two axes.

**Keywords:** Ammonium; Nitrogen use efficiency; Nitrate; Plant functional trait; Plant N strategies; Root ingrowth core; Root uptake.

## INTRODUCTION

One way to identify plant species strategies is to establish major axes of adaptative specialization in life history and in the physiology of the adult organism, which are associated with their ability to capture resources. Plant functional traits have been proposed as useful tools to achieve this goal (Lavorel *et al.* 1997). They are hypothesized to reflect species adaptation to their local environment (Suding, Goldberg & Hartman 2003; Ackerly 2004) and trade-offs among traits can explain differences in species performance within and between habitats (Grime 1977; Wedin & Tilman 1993).

Within a given plant community, co-occurring plant species may adopt different nitrogen (N) strategies in order to respond to their specific N resource requirements (N demand) (Kahmen *et al.* 2006; Röscher *et al.* 2008). Traits involved in N strategies include both root traits which affect N acquisition and shoot traits which affect N utilisation. In both cases, not only the size of the plant parts but also their morphology and their activity are involved (Grubb 1977; Craine 2005). For instance, morphological root traits such as root length may be better indicators of competitive ability for N acquisition than size related traits like allocation to root biomass (Craine *et al.* 2002). Since N availability in the soil is heterogeneous in space and time, N acquisition can be viewed as a race to produce roots in high N patches, allowing a plant to pre-empt nutrients from competitors (Fransen *et al.* 1999; Craine 2005). As a result, competition for nitrogen might be intense in heterogeneous soil, even in productive grasslands (Craine *et al.* 2002). By developing contrasted root architectures, plant species can occupy different ecological niches by acquiring N at different soil depths and at different times throughout the growth period (Jumpponen *et al.* 2002). Additionally, different root foraging strategies are likely to be developed to reach N patches and a trade-off between root foraging scale (size of root system) and precision (efficiency of root captor) can occur (Wijesinghe *et al.* 2001; but see Kembel & Cahill 2005). Species can also have access to different inorganic and organic N sources (Miller, Bowman & Suding 2007). This is typically the case with N-fixing, plants which access an unlimited N source from the atmosphere (Schwinning & Parsons 1996). Similarly, the relative uptake of ammonium ( $\text{NH}_4^+$ ) and nitrate ( $\text{NO}_3^-$ ) can change in space and time (Kahmen *et al.* 2006) and plant N uptake may shift from one source to the other (Louahlia *et al.* 2000). However, few studies have compared potential root  $\text{NH}_4^+/\text{NO}_3^-$  uptake preferences and root morphology for co-occurring species grown under field conditions (Falkengren-Grerup & Lakkenborg-Kristensen 1994). Plants can also develop different strategies for N utilisation (Grime *et al.* 1997). A key trait for the whole plant N

utilisation is leaf N use efficiency (*LNUE*), that is plant growth per unit N captured (Aerts & Chapin 2000). *LNUE* can be broken down into two components: N productivity (*NP*, the ratio of biomass production per time unit to the N amount in the plant) and the mean residence time of N (*MRTN*) in the plant (Berendse & Aerts 1987). A negative link between these two components, observed among different functional groups, suggests a trade-off between leaf N conservation and leaf N productivity (Aerts & Chapin 2000).

A better understanding of plant N strategies could be gained by studying within a single experiment both root N acquisition and shoot N utilisation traits (Craine 2005). For instance, previous studies on physiological traits indicated inter-specific correlations like a trade-off between whole plant N use efficiency and root N uptake capacity (Soussana *et al.* 2005) or a positive correlation between root N uptake capacities and leaf N content (*LNC*) conferring a maximal relative growth rate (*RGR*) (Osone & Tateno 2005; Osone, Ishida & Tateno 2008). However, using a modelling approach, a higher carbon allocation to the root system was found to increase *LNC*, but to reduce leaf size and, hence, photosynthesis and *RGR* (Hilbert 1990). Hence, the relative role of plant traits related to the physiology or related to the size for root N acquisition and shoot utilisation, remains unclear (Craine 2005).

At the global scale and based on leaf morphology and physiology, a primary axis of specialization which contrasts exploitative (high *LNC*, low leaf lifespan) versus conservative plant types (low *LNC* and high leaf lifespan) has been evidenced (Wright *et al.* 2004). At the plant community scale and in agreement with plant strategy theories (CSR model, Grime 1977; LHS model, Westoby 1998), other studies have also found a second axis of specialization based on plant size (Grime *et al.* 1997; Ackerly 2004; Gross *et al.* 2007a). The degree of independence between these two axes of specialization is unclear (Craine 2007), but it is likely to have important consequences for N strategies (Craine 2005).

The objective of this study was to test hypotheses on N strategies, for 13 co-occurring pasture grass species, using a large set of traits related to root N acquisition and shoot N utilisation and reflecting the size, the morphology and the activity of these plant parts (Table 1). We hypothesised that: i) co-occurring grass species have contrasted strategies for N acquisition, through variation in root morphology and in preferential expression of N transporters ( $\text{NO}_3^-$  vs.  $\text{NH}_4^+$ ); ii) there is a trade-off in N-related traits between N-exploitative (characterized by high *LNC*, high root uptake capacity and low *LNUE*) and N-conservative species (which have the opposite traits syndrome); iii) root biomass colonisation in N patches increases with shoot size leading to higher N yield.

**Table 1** List of the plant traits which were studied for 13 grass species. Traits are linked to root N acquisition (A) and to shoot N utilisation (U) and are related to the activity (a) and size (s) of plant parts.

Acquisition or utilisation	Activity or size	Term	Unit	Definition
A	a	<i>KmNH4</i>	mgN L <sup>-1</sup>	Root affinity for the NH <sub>4</sub> <sup>+</sup> substrate
A	a	<i>KmNO3</i>	mgN L <sup>-1</sup>	Root affinity for the NO <sub>3</sub> <sup>-</sup> substrate
A	a	<i>ImaxNH4</i>	mgN g <sup>-1</sup> DM h <sup>-1</sup>	Root maximal uptake capacity for NH <sub>4</sub> <sup>+</sup>
A	a	<i>ImaxNO3</i>	mgN g <sup>-1</sup> DM h <sup>-1</sup>	Root maximal uptake capacity for NO <sub>3</sub> <sup>-</sup>
A	a	<i>ImaxTot</i>	mgN g <sup>-1</sup> DM h <sup>-1</sup>	Root maximal uptake capacity for NO <sub>3</sub> <sup>-</sup> & NH <sub>4</sub> <sup>+</sup>
A	s	<i>RootArea</i>	cm <sup>2</sup> cm <sup>-3</sup>	Root area per soil volume
A	s	<i>RootMass</i>	mgDM cm <sup>-3</sup>	Root mass per soil volume
A	s	<i>SRA</i>	cm <sup>2</sup> g <sup>-1</sup> DM	Specific root area: root area per root DM
U	a	<i>LNC</i>	mgN g <sup>-1</sup> DM	Nitrogen content of the last mature leaf
U	a	<i>LLS</i>	d	Leaf lifespan
U	a	<i>LNUE</i>	gDM g <sup>-1</sup> N	Leaf nitrogen use efficiency
U	a	<i>MRTN</i>	d	Mean residence time of nitrogen
U	a	<i>NP</i>	gDM g <sup>-1</sup> N d <sup>-1</sup>	Nitrogen productivity
U	a	<i>PH</i>	d	Phyllochron
U	a	<i>RE</i>	gN g <sup>-1</sup> N	Nitrogen resorption rate
U	s	<i>LL</i>	cm	Length of the last mature leaf
U	s	<i>NM</i>	leaf	Mean mature leaf number of a tiller

## MATERIALS AND METHODS

**Site and species collection.** The experiment was established in an upland area of central France (Theix, 45°43'N, 03°01'E, 870 m a.s.l.) on a granitic brown soil (Cambic soil, FAO) (43% sand, 36% silt, 21% clay, pH (H<sub>2</sub>O) 6.2, 5.2% OM). The local climate is semi-continental, with a mean annual temperature of 9°C ranging from 1°C in January to 20°C in August and an average annual rainfall of 760 mm. Thirteen perennial C<sub>3</sub> grasses that co-occur in semi-natural mesic grasslands were studied: *Alopecurus pratensis*, *Anthoxanthum odoratum*, *Arrhenatherum elatius*, *Dactylis glomerata*, *Elytrigia repens*, *Festuca arundinacea*, *Festuca rubra*, *Holcus lanatus*, *Lolium perenne*, *Phleum pratense*, *Poa pratensis*, *Poa trivialis* and *Trisetum flavescens*. Henceforth, in the text, species are abbreviated (e.g. *E. repens*). All of these species are all among the 20 most widely distributed Poaceae species in the French Massif Central region and their abundance pattern differs along management gradients (Louault *et al.* 2005). Seeds of grass species were collected in their native habitat, within 20 km of the study site, in moderate to high fertility mountain grasslands managed by grazing and cutting. The complete experimental design comprised of 39 monocultures arranged in a complete randomized block design, with three blocks. In May 2001 the grass monocultures were sown in rows (eight rows 18 cm apart) in each plot (2.8×1.5 m). The monocultures were managed to simulate conditions found in productive grassland (common hay meadows). From spring 2002 onwards, all plots were cut three times



per year to a height of 6 cm and were supplied with  $36 \text{ gN m}^{-2} \text{ yr}^{-1}$  as  $\text{NH}_4\text{NO}_3$ . Phosphorus and potassium were supplied in spring at non-limiting rates for growth. When soil water content (SWC) was below 10%, all plots were irrigated (see Pontes *et al.* 2007 for full details).

**Root ingrowth cores and  $\text{NO}_3^-$  and  $\text{NH}_4^+$  uptake kinetics.** Root ingrowth core technique was used to measure (under field conditions) the growth, the morphology and the uptake capacities for  $\text{NO}_3^-$  and  $\text{NH}_4^+$  of young roots. As the N concentration is below one mM in soil solution of most natural grasslands, only high affinity transporters of  $\text{NO}_3^-$  and  $\text{NH}_4^+$  (HATS) acting below this concentration were investigated (Louhalia *et al.* 2000). Cores ( $515 \text{ cm}^3$  volume per replicate) were set up within three days during the first week of September 2006. One core per plot was filled with vermiculite and slow release fertilizer (N-P-K), providing  $30 \text{ gN m}^{-2} \text{ yr}^{-1}$ ,  $30 \text{ gP}_2\text{O}_5 \text{ m}^{-2} \text{ yr}^{-1}$  and  $60 \text{ gK}_2\text{O m}^{-2} \text{ yr}^{-1}$  (available N concentration in the core of ca.  $0.2 \text{ mM d}^{-1}$ ). After six weeks of root growth, during which the cores were watered every two days (mean air temperature of  $17.7 \text{ }^\circ\text{C}$ , soil volumetric water content of 28%), the cores were extracted and transported to the laboratory within 30 minutes.

Roots were washed and immersed in an aerated solution ( $\text{CaCl}_2$  0.5 mM, MES buffer 10 mM, pH 6.0) for 30 minutes at ca.  $20 \text{ }^\circ\text{C}$ . This was undertaken in order to: i) standardize temperature, pH and oxygenation conditions, ii) preserve membrane integrity and iii) desorb ions from the root area. Root uptake kinetics started within 90 minutes of excision, thereby avoiding the gradual decline in influx capacity which has been reported to start around 3 h after excision (Louhalia *et al.* 2000). Roots samples from each core were separated into four subsamples of ca. 0.05 g of fresh matter. Each sub-sample was incubated at  $20 \text{ }^\circ\text{C}$  in 10 mL of an aerated nutrient solution maintained at pH 6.0 by the EDTA buffer, avoiding any transformation of N forms ( $\text{K}_2\text{HPO}_4$  3 mM,  $\text{MgSO}_4$  1 mM,  $\text{CaCl}_2$  3 mM,  $\text{H}_3\text{BO}_3$  25  $\mu\text{M}$ ,  $\text{MnSO}_4$  2  $\mu\text{M}$ ,  $\text{ZnSO}_4$  2  $\mu\text{M}$ ,  $\text{CuSO}_4$  0.5  $\mu\text{M}$ ,  $\text{Na}_2\text{MoO}_4$  0.5  $\mu\text{M}$ , Fe-EDTA 20  $\mu\text{M}$ ). Ammonium nitrate was added to this nutrient solution to obtain a range of four N concentrations (0, 80, 240 and 800  $\mu\text{M}$   $\text{NO}_3^-$  and  $\text{NH}_4^+$ ). These four concentrations were selected to study uptake capacities at the same concentration of  $\text{NO}_3^-$  and  $\text{NH}_4^+$  in the rhizosphere. Although interactions between  $\text{NO}_3^-$  and  $\text{NH}_4^+$  uptake may happen within plants (e.g. Kronzucker *et al.* 1999), uptake kinetics were conducted in the presence of the two ions, to reflect natural soil conditions.  $\text{NO}_3^-$  and  $\text{NH}_4^+$  efflux rates per unit root mass ( $\mu\text{mol g}^{-1}\text{DM min}^{-1}$ ) were measured in the absence of added N (0  $\mu\text{M}$ ). Three replicate kinetic measurements of N uptake per species were carried out. Blank samples without roots were

incubated under the same experimental conditions and used to correct values obtained with root samples.

One mL aliquot was sampled at the start of root kinetic measurements and then after 10, 30, 50 and 90 minutes of incubation. Samples were diluted with 4mL of de-ionized water and kept in the dark at -18 °C before analysis. Following defrosting, samples were filtered through 0.45µm regenerated cellulose filters whereupon 5 mL samples were divided by two to separately analyse NO<sub>3</sub><sup>-</sup> and NH<sub>4</sub><sup>+</sup> concentrations. NO<sub>3</sub><sup>-</sup> concentration was determined by the UV method at 206/280nm (545V diode array detector BIO-TEK) described by Vercambre & Adamowicz (1996). NH<sub>4</sub><sup>+</sup> was analysed by colorimetric measurements after Berthelot reaction (Searle 1984), using an auto-analyser at 660 nm (Bran & Luebbe AutoAnalyzer 3, IL 60172). We assume that NO<sub>3</sub><sup>-</sup> and NH<sub>4</sub><sup>+</sup> measurement methods were quantitatively equivalent; an assumption upheld by tests with known NO<sub>3</sub><sup>-</sup>/NH<sub>4</sub><sup>+</sup> concentrations.

Concentrations of NO<sub>3</sub><sup>-</sup> and NH<sub>4</sub><sup>+</sup> were corrected for changes in solution volume, resulting from sampling during the uptake kinetics. Efflux of NO<sub>3</sub><sup>-</sup> was always detected in 0 N controls. A very low NH<sub>4</sub><sup>+</sup> efflux, close to the detection limit (1.5 µM N-NH<sub>4</sub><sup>+</sup>) of the colorimetric method, was observed with some replicates of four species. Assuming that NO<sub>3</sub><sup>-</sup> and NH<sub>4</sub><sup>+</sup> efflux were independent of N concentration (Engels *et al.* 2000; but see Britto & Kronzucker 2006), NO<sub>3</sub><sup>-</sup> and NH<sub>4</sub><sup>+</sup> influx rates were calculated by adding the net uptake and the efflux measured in the absence of N substrate. A linear model was fitted to the relationship between incubation time and NO<sub>3</sub><sup>-</sup> or NH<sub>4</sub><sup>+</sup> concentration; and the slope (influx rate, *In* Eq. 1, µmol g<sup>-1</sup> root dry matter min<sup>-1</sup>) and intercept of the regression line were determined for each root subsample. Following Engels *et al.* (2000), Hanes's relationship (Michaelis-Menten transformed equation) was used to fit the dependency of influx rate to substrate concentration (*C*, µM), allowing the direct calculation of the maximal influx rate of NO<sub>3</sub><sup>-</sup> or NH<sub>4</sub><sup>+</sup> from the slope (Eq. 1). The specific influx capacity (*Imax*) was defined as the maximal influx rate per unit root dry matter. Substrate affinity (*Km*) was determined from the intercept divided by the slope.

$$\frac{C}{In} = \frac{1}{Imax} \cdot C + \frac{Km}{Imax} \quad (\text{Eq. 1})$$

The root mass of *T. flavescens* was too low to run the uptake assays. From Hanes' regressions, slopes for NO<sub>3</sub><sup>-</sup> were significant at *P* < 0.01 for all species and slopes for NH<sub>4</sub><sup>+</sup> were significant at *P* < 0.05 for 10 species, but were marginally significant (*P* < 0.10) for *A. pratensis*, *E. repens* and *P. trivialis*. *Km* values were not significant with NO<sub>3</sub><sup>-</sup> and were significant for four species only with NH<sub>4</sub><sup>+</sup> (data not shown), presumably as a result of a lack

of measurements at low substrate concentration (5-70  $\mu\text{M}$ ).  $I_{\text{max}}\text{NH}_4^+$  and  $I_{\text{max}}\text{NO}_3^-$  were summed to obtain the total maximal influx capacity of N ( $I_{\text{max}}\text{Tot}$ ) by core.

At the end of each uptake kinetic, roots from each tube were coloured with methylene blue (25 mg/L) to increase contrast during root morphology measurement and were kept at 4°C. Roots were then rinsed, spread out in water onto a mesh tray, before being transferred onto a transparent acetate sheet and scanned at 400 dots per inch. Root area was analysed with digital image-analysing system (WinRhizo ver. 2003b, Regent Instruments Inc., Canada). The root subsamples were oven dried for 48h at 60 °C and weighed. Specific root area ( $SRA$ ) was calculated as the ratio of root area to root dry mass, by subsample. Because nutrient uptake takes place on all root area,  $SRA$  was preferred to the specific root length, usually used in ecological experiment, but these two variables are closely related ( $n = 12$ ,  $r^2 = 0.98$ ,  $P < 0.001$ ) among species. Finally, the four subsamples of each ingrowth core were pooled to measure the root biomass ( $Root\ Mass$ ,  $\text{g cm}^{-3}$ ) grown by core.

**Shoot traits.** Additional to a dataset obtained in June and September 2003 and 2004 (Pontes *et al.* 2007), leaf traits were measured in the same experiment from 20 to 29 September 2006, five weeks after a cut. Length ( $LL$ ) (as a proxy of plant height,  $n = 13$ ,  $r^2 = 0.91$ ,  $P < 0.001$ , data not shown) and nitrogen content ( $LNC$ ) of the last mature leaf of a tiller were measured following standardized protocols (Cornelissen *et al.* 2003).

Leaf nitrogen utilisation ( $LNUE$ ) was calculated as the product between N productivity ( $NP$ ) and mean residence time of N ( $MRTN$ ) (Berendse & Aerts 1987).

$$LNUE = MRTN \cdot NP \quad (\text{Eq. 2})$$

$MRTN$  was decomposed into N resorption efficiency ( $RE$ ) and leaf lifespan ( $LLS$ ) following Aerts and Chapin (2000):

$$MRTN = LLS / (1 - RE) \quad (\text{Eq. 3})$$

Leaf lifespan ( $LLS$ , d) was calculated as the product of the leaf appearance interval (or phyllochron,  $PH$ , °C d mature leaf<sup>-1</sup>) and of mature leaf number ( $NM$ , leaf) (Lemaire & Agnusdei 1999), as  $NM$  is constant during the growing season for our species (Marriott, Barthram & Bolton 1999). This product was then multiplied by the mean air temperature of the sampling period (17.7 °C).  $PH$  and  $NM$  were determined, in each plot, in summer (17<sup>th</sup> July to 8<sup>th</sup> August) on eight labelled tillers following Carrere *et al.* (1997).  $PH$  was calculated as the thermal time-span in degree-days (accumulated temperature above 0°C leaf<sup>-1</sup>) between the appearances of two successive newly emerged leaves (Lemaire & Agnusdei 1999).

N resorption efficiency was calculated between the older mature leaf ( $LNC_{live}$  and  $Mass_{live}$ ) and the youngest senescent leaf (at least 50% of leaf area senescent,  $LNC_{dead}$  and  $Mass_{dead}$ ) following Kazakou *et al.* (2007):

$$RE = 100 \cdot \left[ 1 - \frac{LNC_{dead} \cdot (mass_{dead} / Area_{calculated})}{LNC_{live} \cdot (mass_{live} / Area_{calculated})} \right] \quad (\text{Eq. 4})$$

Lamina area ( $Area$ ) of the youngest and oldest fully expanded leaves and of youngest senescent leaf was measured in September 2006. An allometric relationship was established between  $LL$  and  $Area$  of the mature leaves. The area of dead lamina and also of oldest mature leaf was calculated ( $Area_{calculated}$ ) from the allometric relationship.

Leaf N productivity ( $NP$ , Eq. 5) was calculated as the ratio of DM yield ( $DMY$ ) to N yield, divided by the duration of the growth period in 2003 and 2004 ( $Tg$ , 212 and 209 days, respectively). At each cut, the N yield of each plot was calculated as the product between N concentration and dry-mass of harvested shoots. Annual N yield was calculated for years 2003 and 2004, by cumulating values obtained for the three cuts.

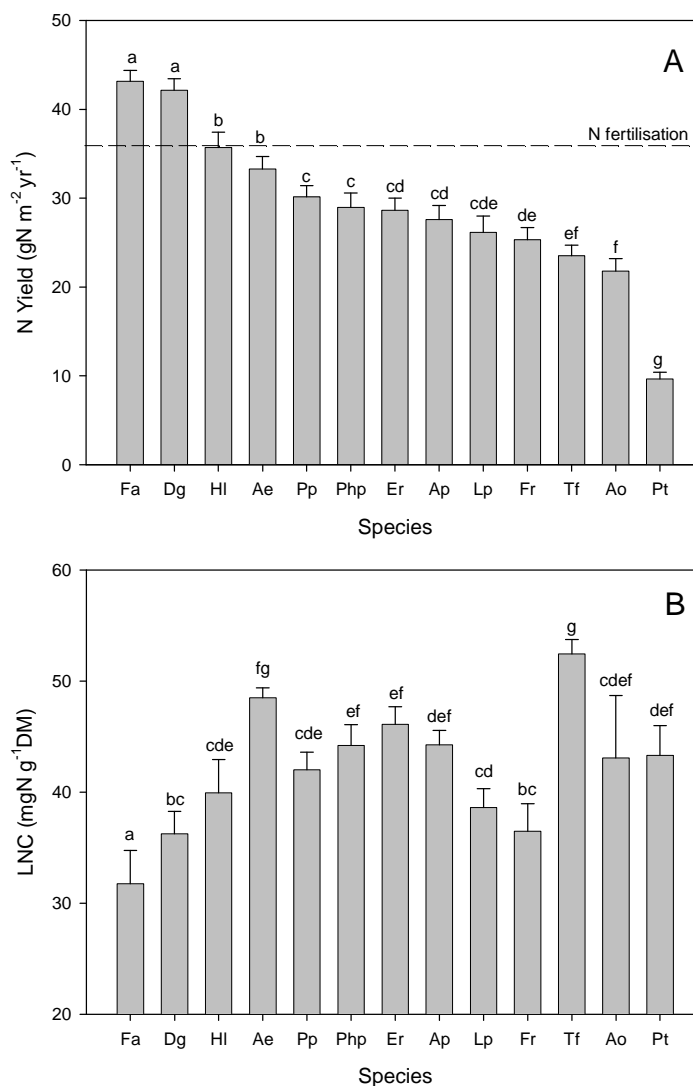
$$NP = DMY / (NY \cdot Tg) \quad (\text{Eq. 5})$$

Mean  $NP$  values were extrapolated to 2006 considering the following points: i) the species ranks for  $NP$  were conserved between 2003 and 2004; and ii) species ranks for  $LL$ , which is highly correlated with  $NP$  (data not shown,  $n = 13$ ,  $r^2 = 0.60$ ,  $P < 0.001$ ), were conserved during successive years (2003/2004 and 2006).

**Data analysis.** All statistical tests were performed with the software - Statgraphics Plus (Manugistics, Rockville, MD, USA).  $Imax$  and  $Km$  of each species and each N form were determined by linear regression after Hanes's transformation of Michaelis-Menten equation. Differences between  $NO_3^-$  and  $NH_4^+$  influx capacities for each species were analysed with a paired sign test. Difference between N yield and N fertiliser supply for each species was analysed with a t-test at 95% significant level. General linear model, using LSD method in post ANOVA multiple mean comparison tests, was employed to test the species, year and block factors for N yield,  $NP$ ,  $LNC$ ,  $RE$ ,  $LLS$ ,  $MRTN$  and  $LNUE$ . When residuals of each model did not follow a normal distribution, the variables were log-transformed. Standard major axis regressions (SMA) were used, after log transformation, to analyse relationships among N variables (Warton *et al.* 2006). A path analysis was conducted for 12 species (without *T. flavescens*), between the activity rates and the size of shoots and roots, to explain  $LNC$  and annual N yield. A concise table was used to determine the direct (partial correlation

coefficient) and indirect effects of independent variables using a matrix of Pearson's correlation coefficients (Williams Jones & Demment 1990). The sum of direct effect and indirect effects through other variables prioritize the importance of independent variables. The majority of root and shoot traits were measured late in the 2006 vegetation season. However, the species ranks of *SRA*, *LL*, *LNC*, *LLS*, *NP* and N yield were the same as in datasets obtained in the same field experiment during 2003, 2004 and 2006 (Spearman rank correlation test,  $P < 0.01$ , data not shown).

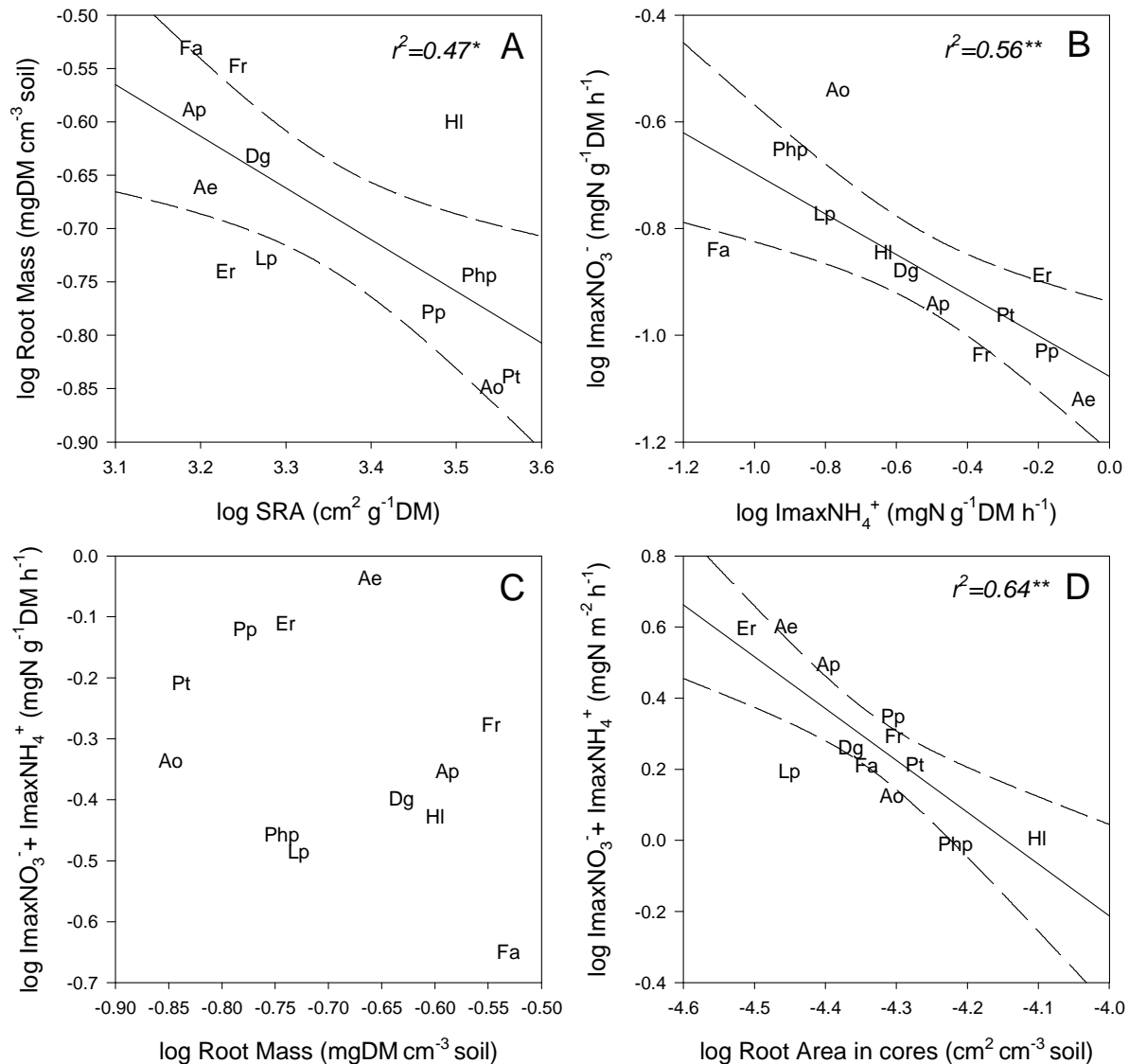
**Figure 1.** A) Mean annual nitrogen yield (N Yield) and B) nitrogen content of the last mature leaf (LNC) of the grass monocultures. The horizontal dashed line shows the annual N fertilizer supply. The vertical bar corresponds to the standard error (SE) by species ( $n = 3$ ). A. *pratensis* (Ap), A. *odoratum* (Ao), A. *elatius* (Ae), D. *glomerata* (Dg), E. *repens* (Er), F. *arundinacea* (Fa), F. *rubra* (Fr), H. *lanatus* (Hl), L. *perenne* (Lp), Ph. *pratense* (Php), P. *pratensis* (Pp), P. *trivialis* (Pt) and T. *flavescens* (Tf). Different letters among bars indicate significant differences ( $P < 0.05$ ) among species (Post-hoc analysis with LSD method).



## RESULTS

**Annual N yield and LNC of the last mature leaf.** There were strong differences between species in annual N yield ( $F = 46.6$ ;  $df = 12,38$ ;  $P < 0.001$ ) (Fig. 1A) which were conserved in 2003 and 2004 (data not shown). The N yields of *D. glomerata* and *F. arundinacea* were significantly higher than the annual N fertiliser supply. Only the N yield of *H. lanatus* was not significantly different from the N fertilizer supply. The N yields of the remaining grasses were significantly lower than the N supply and remained higher than  $20 \text{ gN m}^{-2} \text{ yr}^{-1}$ , except for *P. trivialis* (about  $10 \text{ gN m}^{-2} \text{ yr}^{-1}$ ). LNC varied between 31.7 and  $52.5 \text{ mgN g}^{-1} \text{ DM}$  (for *F.*

*arundinacea* and *T. flavescens*, respectively) with strong differences between species ( $F = 28.4$ ;  $df = 12,38$ ;  $P < 0.001$ ) (Fig. 1B). There was no significant relationship between *LNC* and N yield ( $n = 13$ ,  $r^2 = 0.22$ ,  $P = 0.11$ ) (Table 2A).



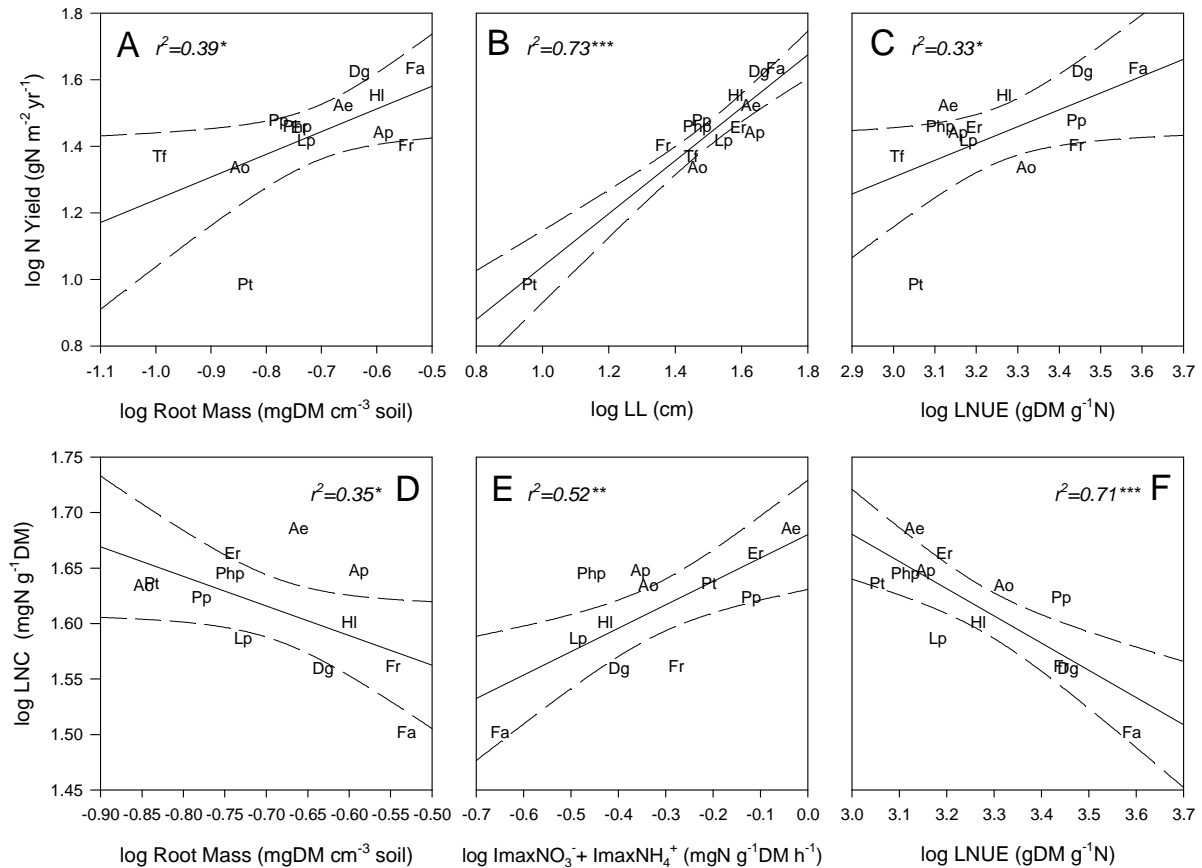
**Figure 2.** Relationships between root N acquisition traits of the grass monocultures. Standard major axis regressions (SMA), (A) between *Root Mass* in ingrowth core and *SRA*; (B) between  $I_{maxNO_3^-}$  and  $I_{maxNH_4^+}$ ; (C) between  $I_{maxTot}$  per root dry matter unit and *Root Mass*; and (D) between  $I_{maxTot}$  per unit root area and *Root Area*. Solid and dashed lines show the linear regressions and their confidence intervals at 95 %, respectively. For species abbreviations, see Fig. 1 ( $n = 12$ ). Slopes and intercepts were calculated according to Warton *et al.* (2006). (A)  $\log \text{Root Mass} = -0.97 \pm 0.33 \log \text{SRA} + 5.53 \pm 0.74$  ( $P < 0.05$ ); (B)  $\log I_{maxNO_3^-} = -0.51 \pm 0.14 \log I_{maxNH_4^+} - 1.08 \pm 0.07$  ( $P < 0.01$ ); (D)  $\log I_{maxTot} = -1.82 \pm 0.43 \log \text{Root Mass} - 4.81 \pm 1.29$  ( $P < 0.01$ ). \*  $P < 0.05$ ; \*\*  $P < 0.01$ ; \*\*\*  $P < 0.001$ .

**Root morphology and N acquisition.** The root mass in the ingrowth cores varied between 0.101 and 0.295 mg DM roots  $\text{cm}^{-3}$  soil (for *T. flavescens* and *F. arundinacea*, respectively) (Table S1A). There was also a twofold difference between species in specific root area (*SRA*)

(from 1544 to 3664 cm<sup>2</sup> g<sup>-1</sup>DM for *F. arundinacea* and *P. trivialis*, respectively). *Root mass* in the ingrowth cores was negatively correlated with *SRA* ( $n = 13$ ,  $P < 0.05$ ) (Fig. 2A). *SRA* was negatively related to root diameter ( $r^2 = 0.91$ ,  $P < 0.001$ , data not shown) and not significantly related to root tissue density ( $r^2 = 0.20$ ,  $P = \text{n.s.}$ , data not shown).

Root influx capacities (*Imax*) measured under our experimental conditions are consistent with values obtained by a reference technique (<sup>15</sup>N uptake with attached roots, see Louahlia *et al.* 2000). Among species, NO<sub>3</sub><sup>-</sup> influx capacity was, on average, lower than NH<sub>4</sub><sup>+</sup> influx capacity (paired t-test,  $P < 0.05$ ). Moreover, the *Km* for NH<sub>4</sub><sup>+</sup> was also, on average, higher than the *Km* for NO<sub>3</sub><sup>-</sup> (paired t-test,  $P < 0.01$ , not shown), indicating a lower affinity of the root transport systems for NH<sub>4</sub><sup>+</sup> than for NO<sub>3</sub><sup>-</sup>. In contrast to other species, *A. odoratum*, *F. arundinacea* and *Ph. pratense* displayed a lower *Imax* (and a higher *Km*) for NH<sub>4</sub><sup>+</sup>, compared to NO<sub>3</sub><sup>-</sup> (Table S1). The differences between species in NO<sub>3</sub><sup>-</sup> and NH<sub>4</sub><sup>+</sup> influx capacities per unit root DM were highly significant (Table S1). With NO<sub>3</sub><sup>-</sup>, *Imax* ranged from 0.076 to 0.289 mgN g<sup>-1</sup>DM h<sup>-1</sup> (for *A. elatius* and *A. odoratum*, respectively). With NH<sub>4</sub><sup>+</sup>, differences between species in *Imax* were larger than for NO<sub>3</sub><sup>-</sup> (0.079 to 0.844 mgN g<sup>-1</sup>DM h<sup>-1</sup> for *F. arundinacea* and *A. elatius*, respectively). The influx capacities (*Imax*) for NO<sub>3</sub><sup>-</sup> and NH<sub>4</sub><sup>+</sup> of the 12 grass species were negatively correlated (Fig. 2B,  $P < 0.01$ ). Finally, total *Imax* (*ImaxNO3* + *ImaxNH4*) was negatively correlated with root area in the ingrowth cores, but not with root mass (Fig. 2C and 2D,  $P < 0.01$ ). We tested whether phylogenetic correlations (Westoby *et al.* 1995) could explain the observed negative relationship between NO<sub>3</sub><sup>-</sup> and NH<sub>4</sub><sup>+</sup> transporters. We used data from Silvertown *et al.* 2001 completed with two additional papers (which included *E. repens* and *F. arundinacea*, Charmet, Ravel & Balfourier 1997 and Mason-Gamer 2008), to test whether relatedness (the between species distance within the phylogeny tree) explains individual root traits variations. No significant correlation was found (data not shown), which means that relationships among root traits was not complicated by species relatedness.

Variations across species of root biomass in the ingrowth cores were positively correlated with annual N yield (Fig. 3A) and negatively with *LNC* (Fig 3 D) ( $n = 13$ ,  $r^2 = 0.34$ ,  $P < 0.05$  and  $r^2 = 0.48$ ,  $P < 0.01$ , respectively). Variations in the total influx capacity (per unit root DM) across species were positively correlated with *LNC* (Fig. 3E,  $n = 12$ ,  $r^2 = 0.52$ ,  $P < 0.01$ ) and there was no significant relationship with N yield (Table 2A).



**Figure 3.** Relationships between leaf N content, N yield and root / shoot trait for N acquisition / utilisation, of the grass monocultures. The three first graphics represent SMA regressions ( $n = 13$ ) (A) between N yield and *Root Mass* in ingrowth core; (B) between N yield and *LL*; (C) between N yield and *LNUE*. The three last graphics represent SMA regressions ( $n = 12$ ) (D) between *LNC* and root mass in the ingrowth core; (E) between *LNC* and *ImaxTot* per root unit dry matter; and (F) between *LNC* and *LNUE* of the grass monocultures. Solid and dashed lines show the linear regressions and their confidence intervals at 95 %, respectively. For species abbreviations, see Fig. 1. Slopes and intercepts were calculated according to Warton *et al.* (2006). (A)  $\log N \text{ yield} = 94.1 \pm 35.0 \log \text{ Root Mass} + 9.71 \pm 7.37$  ( $P < 0.05$ ); (B)  $\log N \text{ yield} = 0.85 \pm 0.13 \log LL + 4.02 \pm 4.11$  ( $P < 0.001$ ); (C)  $\log N \text{ Yield} = 1.37 \pm 0.60 \log LNUE + 0.60 \pm 0.36$  ( $P < 0.05$ ); (D)  $\log LNC = -0.47 \pm 0.16 \log \text{ Root Mass} + 1.43 \pm 0.09$  ( $P < 0.05$ ); (E)  $\log LNC = -0.29 \pm 0.09 \log \text{ ImaxTot} + 1.68 \pm 0.02$  ( $P < 0.01$ ); (F)  $\log LNC = -0.49 \pm 0.09 LNUE + 2.06 \pm 0.08$  ( $P < 0.001$ ).

**Leaf morphology and N utilisation.** Leaf length of the last mature leaf varied from 9.1 to 50.4 cm (for *P. trivialis* and *F. arundinacea*, respectively) with highly significant differences between species (Table S2).

There were two to three fold differences between species in leaf nitrogen use efficiency (*LNUE*) and in related variables: mean residence time of N (*MRTN*), N productivity (*NP*), leaf lifespan (*LLS*) and leaf resorption efficiency (*RE*) (Table S2A). These differences were highly significant (Table S2B). *LNUE* varied between 8.0 and 20.1  $\text{gDM g}^{-1}\text{N}$  (for *T. flavescens* and *F. arundinacea*, respectively). *LNUE* and *LL* were not significantly correlated (Table 2A). The two components of *LNUE* (*NP* and *MRTN*) were not significantly correlated (not shown).



Over the course of the experiment, *MRTN* varied between 49.0 and 123.6 days (for *P. trivialis* and *F. arundinacea*, respectively) and was negatively correlated with *LNC* ( $n = 13$ ,  $r^2 = 0.51$ ,  $P < 0.01$ , not shown). *RE* varied between 25.3 and 62.7% (*A. elatius* and *H. lanatus*, respectively). *LLS* varied between 24.0 and 59.0 days (*Ph. pratense* and *P. pratensis*, respectively). Nitrogen productivity (*NP*) varied between 0.134 and 0.177 gDM g<sup>-1</sup>N d<sup>-1</sup> (for *A. odoratum* and *P. trivialis*, respectively). *NP* was negatively correlated with *LNC* per unit FM ( $n = 13$ ,  $r^2 = 0.36$ ,  $P < 0.05$ ), but not with *LNC* per unit DM (not shown).

Variations in *LL* across species were positively correlated with annual N yield (Fig. 3B,  $n = 13$ ,  $r^2 = 0.75$ ,  $P < 0.001$ ) and there was no significant relationship with *LNC* (Table 2A). Variations in *LNUE* were positively correlated with N yield (Fig. 3C) and negatively with *LNC* (Fig. 3F) ( $n = 13$ ,  $r^2 = 0.33$ ,  $P < 0.05$  and  $r^2 = 0.71$ ,  $P < 0.001$ , respectively).

**Correlations between shoot and root traits and path analysis.** From the first subtable, analysis of N yields (Table 2B) reveals that *LL* has the highest total effect (1.13) and a strong direct effect (0.84). *Root Mass* which ranks second in terms of total effect (0.86), has a modest direct effect on N yield (0.24) but a large indirect effect through *LL* (0.48) (see Table 2A, *Root Mass* is positively correlated with *LL*,  $P < 0.05$ ). *LNUE* also has an important total effect on N yield. Half of which is by direct effect (0.38), the other half (0.33) by an indirect effect (through *LL* effects on N yield). *ImaxTot* and *LNC* have minor direct and indirect effects on N yield. From the second subtable, analysis of *LNC* (Table 2C) show that *ImaxTot* and *LNUE* have strong and equivalent direct effects (0.88 and -0.89) and modest indirect effects through other variables (between -0.25 and -0.50). *Root Mass* also has a large total effect (-1.13), half direct and half indirect through *ImaxTot* & *LNUE* effects on *LNC* (-0.60 and, -0.35 and -0.43, respectively). Finally, *LL* and N yield have weak total and direct effects on *LNC*.

The results from this path analysis are synthesized in Figure 4, showing as bold arrows the main correlations for each variable and as fine arrows weaker correlations. It appears (grey boxes) that N yield is predominantly affected by size related traits, whereas *LNC* is predominantly affected by physiological traits. *LNC* is mainly determined by direct effects of *ImaxTot* and of *LNUE*. In contrast, N yield is mostly determined by the direct effect of *LL* and the indirect effect of *Root Mass* through *LL*. The third most significant correlation in each subtable (see Sum, Table 2 B and C) shows the links between physiological and size-related traits. *LNUE* has both a direct (0.38) and an indirect (0.33) effect through shoot size (*LL*) on N yield. Finally, *Root Mass* has a negative direct effect on *LNC* (-0.60).

**Table 2** (A) Correlation matrix of Pearson's coefficients between *N Yield*, *LNC* and the activity rate and size of roots and shoots. In bold, significant correlation at  $P < 0.05$ ; (B and C) Path-component analyses ( $n = 12$ ) of N-based components of *N Yield* (B) and of *LNC* (C). Direct (bold and underlined, partial correlation coefficient) and indirect (Pearson correlation) effects of root and shoot activity rates (*ImaxTot* and *LNUE*, respectively) and of root and shoot sizes (*RootMass* and *LL*, respectively) on *N Yield* and on *LNC*. The total correlation with a component is proportional to the sum of direct and indirect effects (i.e. the sum of a line). For abbreviations, see Table 1.

A)	<i>NYield</i>	<i>ImaxTot</i>	<i>LNUE</i>	<i>RootMass</i>	<i>LL</i>	<i>LNC</i>
<i>NYield</i>	-					
<i>ImaxTot</i>	-0.32	-				
<i>LNUE</i>	<b>0.57</b>	-0.34	-			
<i>RootMass</i>	<b>0.64</b>	-0.39	0.48	-		
<i>LL</i>	<b>0.93</b>	-0.28	0.40	<b>0.58</b>	-	
<i>LNC</i>	-0.37	<b>0.73</b>	<b>-0.80</b>	<b>-0.56</b>	-0.21	-

**B) Dependent variable: *N yield***

	<i>ImaxTot</i>	<i>LNUE</i>	<i>RootMass</i>	<i>LL</i>	<i>LNC</i>	<b>Sum</b>
<i>ImaxTot</i>	<b><u>-0.13</u></b>	-0.13	-0.09	-0.23	0.11	-0.47
<i>LNUE</i>	0.04	<b><u>0.38</u></b>	0.11	0.33	-0.13	0.74
<i>RootMass</i>	0.05	0.18	<b><u>0.24</u></b>	0.48	-0.09	0.86
<i>LL</i>	0.04	0.15	0.14	<b><u>0.84</u></b>	-0.03	1.13
<i>LNC</i>	-0.09	-0.31	-0.13	-0.18	<b><u>0.16</u></b>	-0.55

**C) Dependent variable: *LNC***

	<i>ImaxTot</i>	<i>LNUE</i>	<i>RootMass</i>	<i>LL</i>	<i>N Yield</i>	<b>Sum</b>
<i>ImaxTot</i>	<b><u>0.88</u></b>	0.30	0.24	-0.07	-0.05	1.30
<i>LNUE</i>	-0.30	<b><u>-0.89</u></b>	-0.29	0.10	0.09	-1.29
<i>RootMass</i>	-0.35	-0.43	<b><u>-0.60</u></b>	0.15	0.10	-1.13
<i>LL</i>	-0.25	-0.35	-0.35	<b><u>0.26</u></b>	0.15	-0.54
<i>N Yield</i>	-0.28	-0.50	-0.38	0.24	<b><u>0.16</u></b>	-0.77

## DISCUSSION

We found that grass species, grown as monoculture under semi-controlled field conditions, exhibit large differences in N yield and *LNC*. Differences in N yield may underlie contrasted N demand (Craine *et al.* 2002). Species which produced less N yield than N fertilization may have lower N demand compared to species which reached higher N yield than N fertilization. Similarly, *LNC* exhibited a high variability within the grass functional group. These differences ranged from 30 to 55 mg N g<sup>-1</sup> which was representative of the trait spectrum encountered in herb and grass species (Reich, Walters & Ellsworth 1997; Diaz *et al.* 2004). Large differences in N yield and *LNC* across species may indicate contrasted strategies both for N acquisition and N utilisation (Aerts & Chapin 2000).

**Root traits and N acquisition.** Consistently with our hypotheses, contrasted strategies for N acquisition were apparent, based on traits related with root morphology and N transporters.

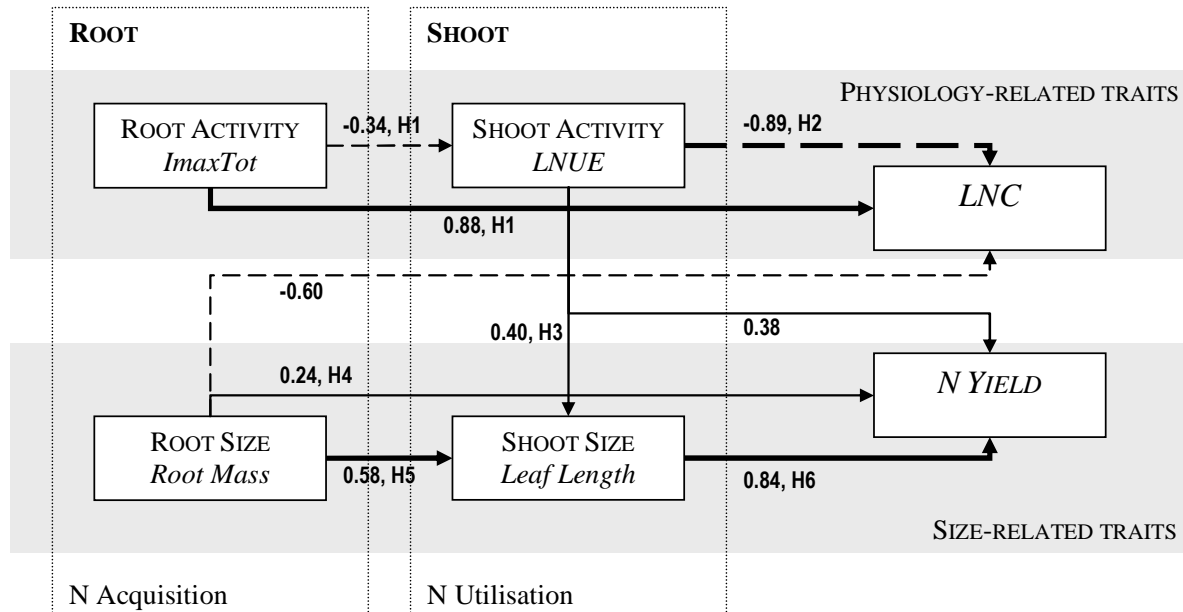
We found evidence for three trade-offs for N acquisition based on: i) root mass and specific root area; ii) root area and total N influx capacity, iii)  $\text{NO}_3^-$  and  $\text{NH}_4^+$  root influx capacities.

Firstly, a weak but significant negative relationship between *Root Mass* and *SRA* (Fig. 2A) supports the idea of a trade-off between scale and precision of root foraging (Campbell, Grime & Mackey 1991). Species with high N demand tend to invest more in root biomass at the N patch scale (scale strategy), whereas species with low N demand would invest in high *SRA* (precision strategy). Secondly, the negative relationship between root morphology and activity (*Root Area* and *ImaxTot*) per unit root area was not conserved when root activity was expressed per unit of dry matter (Fig. 2C and 2D). With the same investment in N transporters and root biomass, grass species display contrasted root area (Fig. 2A). This result supports the concept of a second trade-off, between a below-ground space occupation strategy (high root area but low investment in N transporters per root area) (Fransen, De Kroon & Berendse 2001; Craine *et al.* 2002), and a sink strength strategy (low root area but high investment in N transporter per root area) (Raynaud & Leadley 2004). These two trade-offs together imply that root N acquisition, under saturating N substrate concentration, increases less than proportionally with root mass as other traits involved in N acquisition (such as *SRA* and *Imax*) covary. Therefore, competitive ability for N would be less than size symmetric (Schwinning & Weiner 1998; Rajaniemi 2003).

Moreover, our study demonstrates the existence of an  $\text{NH}_4^+$  vs.  $\text{NO}_3^-$  trade-off for root influx capacity, i.e. grasses invest preferentially in  $\text{NH}_4^+$  or in  $\text{NO}_3^-$  transporters (Fig. 2B), independently of their phylogeny (see Results). To our knowledge, this trade-off has never been reported before. Most recent experiments which investigated relationship between  $\text{NO}_3^-$  and  $\text{NH}_4^+$  plant uptake are based on a  $^{15}\text{N}$  technique (Kahmen *et al.* 2006; Harrison, Bol & Bardgett 2007; Miller, Bowman & Suding 2007), which measures actual plant uptake rate and not root uptake capacity. Since actual plant uptake rate is affected in the field by plant-plant and plant-microbe interactions, it does not reflect the root influx capacity.

Contrasted metabolic pathways for  $\text{NO}_3^-$  and  $\text{NH}_4^+$  uptake and assimilation may favour the occurrence of an  $\text{NH}_4^+$  vs.  $\text{NO}_3^-$  trade-off.  $\text{NH}_4^+$  assimilation has a lower energetic cost compared to  $\text{NO}_3^-$  reduction (Bloom, Sukrapanna & Warner 1992) and  $\text{NH}_4^+$  supply tends to down-regulate  $\text{NO}_3^-$  uptake (e.g. Kronzucker *et al.* 1999). However,  $\text{NH}_4^+$  is toxic in plant cells at a lower concentration than  $\text{NO}_3^-$  (Britto & Kronzucker 2002). High and low affinity N transport systems are inducible (iHATS and iLATS) for  $\text{NO}_3^-$  but are constitutive for  $\text{NH}_4^+$  (Lea & Azevedo 2006). Moreover, the spatial distribution of these two ions differs in the soil solution.  $\text{NO}_3^-$  is highly mobile in solution, whereas  $\text{NH}_4^+$  is strongly bounded to the soil

matrix (Barber 1995) and its distribution is more heterogeneous than that of  $\text{NO}_3^-$  (Gallardo, Parama & Covelo 2006). Plants may have adapted their N uptake strategies in response to the spatial distribution of these ions. For example, the grass species with highest  $\text{NH}_4^+$  influx capacity (*P. pratensis*, *P. trivialis*, *E. repens*, *F. rubra* and *A. elatius*) also have a high lateral spread ability (through rhizomes or lateral root growth, Campbell, Grime & Mackey 1991; Kutschera 1960) which may facilitate their pre-emption of  $\text{NH}_4^+$  patches.



**Figure 4.** Summary of path analysis for N yield and leaf N content (*LNC*) of component traits related to root N acquisition and to shoot N utilisation in co-occurring pasture grass species. The most significant total correlations (Sum, see Table 2) for N yield and *LNC* are shown in bold, underlying the role of size related variables for N yield and of activity related variables for *LNC* (grey boxes). The other arrows represent the direct and indirect significant effects of three main correlations (above thresholds of 0.3 and 0.4 for table 2B and 2C, respectively). Pearson's (Table 2A) and partial correlation coefficients (Tables 2B and 2C) are shown for arrows connecting independent and dependent variables and for arrows connecting two dependent variables, respectively. Positive correlation (full line), negative correlation (dashed line). The numbers close to an arrow indicate a previously reported relationship: (H1) Osoné & Tateno 2005; (H2) Aerts & Chapin 2000, Soussana *et al.* 2005; (H3) Gross *et al.* 2007b; (H4) Craine *et al.* 2002; (H5) Campbell, Grime & Mackey 1991, Craine 2005, but see Tilman 1985; (H6) Grime 1977. Same abbreviations as in Table 1.

**Linking traits for N acquisition to N utilisation.** By investigating co-variation among a large set of root and shoot traits related with physiology and size, our findings provide an integrated view of N acquisition and N utilisation which reconciles results from a range of previous studies (Fig. 4).

Consistently with our second hypothesis, we find a trade-off between exploitative grass species (characterized by high *LNC*, high root uptake capacity and low *LNUE*) and

conservative species with the opposite trait syndrome (Figs. 3 and 4, Table 2). The positive correlation between root uptake capacity and *LNC* has previously been evidenced (Poorter *et al.* 1991; Wright & Westoby 2000). Moreover, using an optimal allocation model parameterized on individually-grown plants, Osone & Tateno (2005) demonstrated that the linkage between *ImaxTot* and *LNC* is causal (Fig. 4, arrow 1) and allows plants to maximise their relative growth rate (*RGR*). The Osone & Tateno model (2005) was parameterised for each grass species with our data. A high degree of agreement was observed between predicted and measured *LNC* ( $n = 12$ ,  $P < 0.001$ , RMSE = 0.17, data not shown). Our results therefore extend this causal relationship previously shown in a controlled environment to field grown grass monocultures. Hence, a high investment in root uptake transporters (i.e. sink strength strategy) led to high *LNC* and presumably high leaf photosynthetic capacity and high *RGR* (Osone, Ishida & Tateno 2008).

The negative relationship between *LNUE* and *LNC* (Fig. 4) (Aerts & Chapin 2000; Soussana *et al.* 2005) explains the previous observation by Pontes *et al.* (2007), showing that N yield correlates negatively across species with *LNC* per unit fresh matter. Indeed, low *LNC* confers a high *LNUE* (Fig. 4, arrow 2), leading to a high biomass production per unit N (Lambers & Poorter 1992; Reich *et al.* 1998). *LNC* is also negatively linked with *MRTN* and *NP*; however, the trade-off (Berendse & Aerts 1987) between these two components of *LNUE* is marginally significant under our experimental conditions. Other variables, such as *RE* and *LLS* are uncorrelated across grass species with *LNC* (Aerts & Chapin 2000; but see Reich *et al.* 1999). Consequently, differences of *LNC* in our study are apparently mostly caused by physiological differences in root uptake capacity (*ImaxTot*) (Osone & Tateno 2005) and not by other traits.

In agreement with our last hypothesis, root biomass colonisation increases across species with shoot size (Westoby 1998; Craine *et al.* 2002; Rajaniemi, Allison & Goldberg 2003), leading to higher N yield (Fig. 4). Our results are therefore in agreement with Grime's (1977) model of plant strategy which does not predict a trade-off between biomass investments in shoots and roots.

Consistently with previous studies (Ackerly 2004; Gross *et al.* 2007a), we observed a relative independence between physiology and size-related traits (coarse arrows, Fig. 4), explaining *LNC* and N yield respectively. Nevertheless, the path analysis reveals significant correlations between these two sets of traits (fine arrows, Fig. 4). Firstly, as shown by the positive relationship between *LNUE* and *LL*, tall grasses with high N yield tend to be more conservative than short grasses (Grime 1977; Garnier *et al.* 1997; Grime *et al.* 1997).

Therefore, the higher N demand of tall plants is matched both by higher root biomass investment and by a better N utilisation. Secondly, contrary to our expectation (see Hilbert 1990), root biomass in the ingrowth cores was negatively correlated with *LNC*, indicating the dominant role of root uptake activity (and not size) for *LNC* (Fig. 4).

**Consequences for plant N strategies.** Species strategies are spread along continuous axes of specialization (Ackerly 2004; Wright *et al.* 2004). Our results identify two axes of specialization based both on root and shoot traits: i) a N conservation vs. N exploitation axis related to physiological traits which affects *LNC* and ii) a size based axis which affects N yield (Fig. 4). Contrasted N strategies can be segregated according to four combinations along these two axes, where root traits are linked with shoot traits and where the relative role of size versus physiology related traits is made explicit:

- Tall grass species, with high N yields and high root and shoot biomasses, can be separated by their physiological traits. A first strategy combines high *LNC* coupled with high root uptake capacity and low *LNUE* (i.e. exploitative traits syndrome). This is typically the case of *A. elatius* and *E. repens* which dominate fertile and mown grasslands, thanks to their high above and belowground competitive ability (Liancourt *et al.* 2005). A second strategy, displays a more conservative traits syndrome (high *LNUE*, low *LNC* and low root uptake capacity). This is the case of *D. glomerata* and *F. arundinacea*, which dominate upland pastures with low grazing disturbance (Louault *et al.* 2005).

- In the same way, short grass species, characterized by low N yields, can be separated in two additional N strategies. A third strategy combines small plant size, high root uptake capacity, *LNC* and *RGR* (Gross *et al.* 2007a). It includes *P. trivialis*, *A. odoratum* and *T. flavescens*, which are subordinate species in both meadows and pastures and are more abundant at higher disturbance level (Louault *et al.* 2005; Grime 1977; Gross *et al.* 2007b). Finally, the fourth strategy includes conservative species with short stature, low root mass, low root N uptake capacity, low *LNC* and high *LNUE*. Previous studies have shown that this strategy confers low competitive ability (Liancourt *et al.* 2005; Gross *et al.* 2007b) as these species (e.g. *Bromus erectus* or *Nardus stricta*) would be more stress-tolerant (Grime 1977). In our study, this strategy would be represented by *F. rubra*. Despite the fact that this species had high root mass, it is a small conservative plant. Future studies are needed to test whether N strategies demonstrated here using a species pool from productive grasslands can be extended to species which are dominant under harsher environments.

**Conclusion.** Plant N strategies are affected by root and shoot traits co-variations which act from organ to whole plant level. Our findings demonstrate how size and N uptake related root traits can be integrated in the two major axes of specialization (i) plant size and ii) conservation vs. exploitation of N) (Ackerly 2004; Wright *et al.* 2004) which were previously defined based primarily on studies with shoot traits. We also find that root morphology and the type of N transporters provide additional degrees of freedom for N acquisition strategies. The observed trade-off between  $\text{NO}_3^-$  and  $\text{NH}_4^+$  uptake capacities across species may promote complementarity for N acquisition. The contrasted N strategies identified in this study may also contribute to our understanding of local coexistence (Silvertown 2004; Gross *et al.* 2007a) and of dominance patterns in the field (McGill *et al.* 2006).

#### ACKNOWLEDGEMENTS

The study contributes to the French ANR DISCOVER project (ANR-05-BDIV-010-01). V.Maire was funded by a Ph-D grant of French research ministry (MENRT). We thank J.-L. Ollier, B. Pons, L. Ardanson, J.-M. Vallée, S. Revaillo, D. Vile, F. Louault and S. Toillon for their skilful assistance during the experiment; C. Saintenac and F. Balfourier for information about phylogeny; J. Bloor, S. Fontaine, D. Ohuallachain for constructive comments on a previous version of the manuscript; J. Cresswell and two anonymous reviewers for critically reviewing the manuscript.

#### REFERENCES

- Ackerly, D. (2004) Functional strategies of chaparral shrubs in relation to seasonal water deficit and disturbance. *Ecological Monographs*, **74**, 25-44.
- Aerts, R. & Chapin III, F.S. (2000) The mineral nutrition of wild plants revisited: a re-evaluation of processes and patterns. *Advances in Ecological Research* **30**, 1-67.
- Barber, S.A. (1995) Soil nutrient bioavailability. A mechanistic approach. John Wiley & Sons, Inc., Canada.
- Berendse, F. & Aerts, R. (1987) Nitrogen-use-efficiency: a biologically meaningful definition? *Functional Ecology* **1**, 293-296.
- Bloom, A.J., Sukrapanna, S.S. & Warner, R.L. (1992) Root respiration associated with ammonium and nitrate absorption and assimilation by barley. *Plant Physiology*. **99**, 1294-1301.
- Britto, D.T. & Kronzucker, H.J. (2002)  $\text{NH}_4^+$  toxicity in higher plants: a critical review. *Journal of Plant Physiology* **159**, 567-584.
- Britto, D.T. & Kronzucker, H.J. (2006) Futile cycling at the plasma membrane: a hallmark of low-affinity nutrient transport. *Trends in Plant Science* **11**, 529-534.
- Campbell, B.D., Grime, J.P. & Mackey, J.M.L. (1991) A trade-off between scale and precision in resource foraging. *Oecologia* **87**, 532-538.

- Carrère, P., Louault, F. & Soussana, J-F. (1997) Tissue turnover within grass-clover mixed swards grazed by sheep. Methodology for calculating growth, senescence and intake fluxes. *Journal of Applied Ecology* **34**, 333-348.
- Cornelissen, J.H.C., Lavorel, S., Garnier, E., *et al.* (2003) A handbook of protocols for standardised and easy measurement of plant functional traits worldwide. *Australian Journal of Botany* **51**, 335-380.
- Craine, J.M. (2005) Reconciling plant strategy theories of Grime and Tilman. *Journal of Ecology* **93**, 1041-1052.
- Craine, J.M. (2007) Plant strategy theories: replies to Grime and Tilman. *Journal of Ecology* **95**, 235-240.
- 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**, 563-574.
- Charmet, G., C. Ravel, and F. Balfourier. (1997) Phylogenetic analysis in the Festuca-Lolium complex using molecular markers and ITS rDNA. *Theoretical and Applied Genetics* **94**, 1038-1046.
- Diaz, S., Hodgson, J.G., Thompson, K., *et al.* (2004) The plant traits that drive ecosystems: Evidence from three continents. *Journal of Vegetation Science* **15**, 295-304.
- Engels, C., Neumann, G., Gahoonia, T.S., George, E. & Schenk, M.K. (2000) Assessing the ability of roots for nutrients acquisition. *Root Methods. A handbook.* (Ed. Springer).
- Falkengren-Grerup, U., and H. Lakkenborg-Kristensen. 1994. Importance of ammonium and nitrate to the performance of herb-layer species from deciduous forests in southern Sweden. *Environmental and Experimental Botany* **34**:31-38.
- Fransen, B., De Kroon, H. & Berendse, F. (2001) Soil nutrient heterogeneity alters competition between two perennial grass species. *Ecology* **82**, 2534-2546.
- Fransen, B., De Kroon, H., De Kovel, C.G.F. & Van Den Bosch, F. (1999) Disentangling the effects of root foraging and inherent growth rate on plant biomass accumulation in heterogeneous environments: A modelling study. *Annals of Botany* **84**, 305-311.
- Gallardo, A., Parama, R. & Covelo, F. (2006) Differences between soil ammonium and nitrate spatial pattern in six plant communities. Simulated effect on plant populations. *Plant and Soil* **279**, 333-346.
- Garnier, E., Cordonnier, P., Guillerm, J.L. & Sonie, L. (1997) Specific leaf area and leaf nitrogen concentration in annual and perennial grass species growing in Mediterranean old-fields. *Oecologia* **111**, 490-498.
- Grime, J.P., Thompson, K., Hunt, R., *et al.* (1997) Integrated screening validates primary axes of specialisation in plants. *Oikos* **79**, 259-281.
- Grime, J.P. (1977) Evidence for existence of 3 primary strategies in plants and its relevance to ecological and evolutionary theory. *American Naturalist* **111**, 1169-1194.
- Gross, N., Suding, K.N. & Lavorel, S. (2007a) Leaf dry matter content and lateral spread predict response to land use change for six subalpine grassland species. *Journal of Vegetation Science* **18**, 289-300.
- Gross, N., Suding, K.N., Lavorel, S. & Roumet, C. (2007b) Complementarity as a mechanism of coexistence between functional groups of grasses. *Journal of Ecology* **95**, 1296-1305.
- Grubb, P.J. (1977) Control of forest growth and distribution on wet tropical mountains: with special reference to mineral nutrition. *Annual Review of Ecology and Systematics* **8**, 83-107.
- Harrison, K.A., Bol, R. & Bardgett, R.D. (2007) Preferences for different nitrogen forms by coexisting plant species and soil microbes. *Ecology* **88**, 989-999.
- Hilbert, D.W. (1990) Optimization of plant root : shoot ratios and internal nitrogen concentration. *Annals of Botany* **66**, 91-100.



- Jumpponen, A., Hogberg, P., Huss-Danell, K. & Mulder, C.P.H. (2002) Interspecific and spatial differences in nitrogen uptake in monocultures and two-species mixtures in north European grasslands. *Functional Ecology* **16**, 454-461.
- Kahmen, A., Renker, C., Unsicker, S.B. & Buchmann, N. (2006) Niche complementarity for nitrogen: An explanation for the biodiversity and ecosystem functioning relationship? *Ecology* **87**, 1244-1255.
- Kazakou, E., Garnier, E., Navas, M.L., Roumet, C., Collin, C. & Laurent, G. (2007) Components of nutrient residence time and the leaf economics spectrum in species from Mediterranean old-fields differing in successional status. *Functional Ecology* **21**, 235-245.
- Kembel, S.W. & Cahill Jr, J.F. (2005) Plant phenotypic plasticity belowground: A phylogenetic perspective on root foraging trade-offs. *The American Naturalist* **166**, 216-230.
- Kronzucker, H.J., Siddiqi, M.Y., Glass, A.D.M. & Kirk, G.J.D. (1999) Nitrate-ammonium synergism in rice. A subcellular flux analysis. *Plant Physiology* **119**, 1041-1045.
- Kutschera, L. (1960) Wurzelatlas mitteleuropäischer Ackerunkräuter und Kulturpflanzen. DLG Verlag, Frankfurt am Main, Germany.
- Lambers, H. & Poorter, H. (1992) Inherent variation in growth rate between higher plants: a search for physiological causes and ecological consequences. *Advances in Ecological Research* **23**, 189-261.
- Lavorel, S., McIntyre, S., Landsberg, J. & Forbes, T.D.A. (1997) Plant functional classifications: from general groups to specific groups based on response to disturbance. *Trends in Ecology & Evolution* **12**, 474-478.
- Lea, P.J. & Azevedo, R.A. (2006) Nitrogen use efficiency. 1. Uptake of nitrogen from the soil. *Annals of Applied Biology* **149**, 243-247.
- Lemaire, G., & Agnusdei, M. (1999) Leaf tissue turn-over and efficiency of herbage utilisation. In Moraes A., Nabinger C., Carvalho P.C.F., Alves S.J. & Lustosa S.B.C. Grassland Ecophysiology & Ecology. Curitiba, Brasil, 165-186
- Liancourt, P., Callaway, R.M. & Michalet, R. (2005) Stress tolerance and competitive-response ability determine the outcome of biotic interactions. *Ecology* **86**, 1611-1618.
- Louahlia, S., Laine, P., Thornton, B., Ourry, A. & Boucaud, J. (2000) The role of N-remobilisation and the uptake of  $\text{NH}_4^+$  and  $\text{NO}_3^-$  by *Lolium perenne* L. in laminae growth following defoliation under field conditions. *Plant and Soil* **220**, 175-187.
- Louault, F., Pillar, V.D., Aufrere, J., Garnier, E. & Soussana, J.F. (2005) Plant traits and functional types in response to reduced disturbance in a semi-natural grassland. *Journal of Vegetation Science* **16**, 151-160.
- Marriott, C.A., Barthram, G.T. & Bolton, G.R. (1999) Seasonal dynamics of leaf extension and losses to senescence and herbivory in extensively managed sown ryegrass-white clover swards. *J Agric. Sci. Cambridge* **132**, 77-89.
- Mason-Gamer, R. J. (2008) Allohexaploidy, introgression, and the complex phylogenetic history of *Elymus repens*. *Molecular Phylogenetics and Evolution* **47**, 598-611.
- McGill, B.J., Enquist, B.J., Weiher, E. & Westoby, M. (2006) Rebuilding community ecology from functional traits. *Trends in Ecology & Evolution* **21**, 178-185.
- Miller, A.E., Bowman, W.D. & Suding, K.N. (2007) Plant uptake of inorganic and organic nitrogen: Neighbor identity matters. *Ecology* **88**, 1832-1840.
- Osone, Y., Ishida, A. & Tateno, M. (2008) Correlation between relative growth rate and specific leaf area requires associations of specific leaf area with nitrogen absorption rate of roots. *New Phytologist* **179**, 417-427.
- Osone, Y. & Tateno, M. (2005) Nitrogen absorption by roots as a cause of interspecific variations in leaf nitrogen concentration and photosynthetic capacity. *Functional Ecology* **19**, 460-470.

- Pontes, L. da S., Soussana, J.F., Louault, F., Andueza, D. & Carrere, P. (2007) Leaf traits affect the above-ground productivity and quality of pasture grasses. *Functional Ecology* **21**, 844-853.
- Poorter, H., Van Der Werf, A., Atkin, O.K. & Lambers, H. (1991) Respiratory energy requirements of roots vary with the potential growth rate of a plant species. *Physiologia Plantarum* **83**, 469-475.
- Rajaniemi, T.K. (2003) Evidence for size asymmetry of belowground competition. *Basic and Applied Ecology* **4**, 239-247.
- Rajaniemi, T.K., Allison, V.J. & Goldberg, D.E. (2003) Root competition can cause a decline in diversity with increased productivity. *Journal of Ecology* **91**, 407-416.
- Raynaud, X. & Leadley, P.W. (2004) Soil characteristics play a key role in modeling nutrient competition in plant communities. *Ecology* **85**, 2200-2214.
- Reich, P.B., Ellsworth, D.S., Walters, M.B., Vose, J.M., Gresham, C., Volin, J.C. & Bowman, W.D. (1999) Generality of leaf trait relationships: A test across six biomes. *Ecology* **80**, 1955-1969.
- Reich, P.B., Walters, M.B. & Ellsworth, D. (1997) From tropics to tundra: Global convergence in plant functioning. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* **94**, 13730-13734.
- Reich, P.B., Walters, M.B., Tjoelker, M.G., Vanderklein, D. & Buschena, C. (1998) Photosynthesis and respiration rates depend on leaf and root morphology and nitrogen concentration in nine boreal tree species differing in relative growth rate. *Functional Ecology* **12**, 395-405.
- Roscher, C., Thein, S., Schmid, B. & Scherer-Lorenzen, M. (2008) Complementary nitrogen use among potentially dominant species in a biodiversity experiment varies between two years. *Journal of Ecology* **96**, 477-488.
- Schwinning, S. & Parsons, A.J. (1996) Analysis of the coexistence mechanisms for grasses and legumes in grazing systems. *Journal of Ecology* **84**, 799-813.
- Schwinning, S. & Weiner, J. (1998) Mechanisms determining the degree of size asymmetry in competition among plants. *Oecologia* **113**, 447-455.
- Searle, P.L. (1984) The Berthelot or indophenol's reaction and its use in the analytical chemistry of nitrogen. *The Analyst* **109**, 549-568.
- Silvertown, J. 2004. Plant coexistence and the niche. *Trends in Ecology & Evolution* **19**:605-611.
- Silvertown, J. & Gowing, M. D. D. (2001) Phylogeny and the niche structure of meadow plant communities. *Journal of Ecology* **89**, 428-435.
- Soussana, J.F., Teyssonneyre, F., Picon-Cochard, C. & Dawson, L. (2005) A trade-off between nitrogen uptake and use increases responsiveness to elevated CO<sub>2</sub> in infrequently cut mixed C-3 grasses. *New Phytologist* **166**, 217-230.
- Suding, K.N., Goldberg, D.E. & Hartman, K.M. (2003) Relationships among species traits: Separating levels of response and identifying linkages to abundance. *Ecology* **84**, 1-16.
- Tilman, D. (1985) The resource-ratio hypothesis of plant succession. *The American Naturalist* **125**, 827-852.
- Vercambre, G. & Adamowicz S. (1996) Measuring NO<sub>3</sub><sup>-</sup> concentration in nutrient solutions in the presence of polyethylene glycol through UV spectrometry. *Agronomie* **16**, 73-87.
- Warton, D.I., Wright, I.J., Falster, D.S. & Westoby, M. (2006) Bivariate line-fitting methods for allometry. *Biological Reviews* **81**, 259-291.
- Wedin, D. & Tilman, D. (1993) Competition among grasses along a nitrogen gradient: initial conditions and mechanisms of competition. *Ecological Monographs* **63**, 199-229.
- Westoby, M. (1998) A leaf-height-seed (LHS) plant ecology strategy scheme. *Plant and Soil* **199**, 213-227.

- Westoby, M., Leishman, M. & Lord, J. (1995) Issues of interpretation after relating comparative datasets to phylogeny. *Journal of Ecology* **83**, 892-893.
- Wijesinghe, D.K., John, E.A., Beurskens, S. & Hutchings, M.J. (2001) Root system size and precision in nutrient foraging: responses to spatial pattern of nutrient supply in six herbaceous species. *Journal of Ecology* **89**, 972-983.
- Williams, W. A., Jones, M.B., & Demment, M.W. (1990) A concise table for path analysis statistics. *Agronomy Journal* **82**,1022-1024.
- Wright, I.J., Reich, P.B., Westoby, *et al.* (2004) The worldwide leaf economics spectrum. *Nature* **428**, 821-827.
- Wright, I.J. & Westoby, M. (2000) Cross-species relationships between seedling relative growth rate, nitrogen productivity and root vs leaf function in 28 Australian woody species. *Functional Ecology* **14**, 97-107.

#### SUPPORTING INFORMATION

The following Supporting Information is available for this article:

Table S1. Physiological and morphological root traits of the 13 species grown in monocultures.

Table S2. Physiological and morphological shoot traits of the 13 grass species grown in monocultures.

This material is available as part of the online article from  
<http://www.blackwell-synergy.com/doi/full/>

## SUPPORTING INFORMATION

**Table S1.** Physiological and morphological root traits of the 13 species. In A), data are means ( $\pm$  s.e.) of three replicate ingrowth cores. B) Statistical significance after log-transformation (or not) in a GLM with the species and block factors ( $n = 39$ ). ns, not significant, \*  $P < 0.05$ , \*\*  $P < 0.01$ , \*\*\*  $P < 0.001$ . Different letters in the same column indicate significant differences between species at  $P < 0.05$  in a multiple range test with the LSD method.  $\text{NO}_3^-$  and  $\text{NH}_4^+$  influx capacities ( $I_{\text{maxNO}_3^-}$  and  $I_{\text{maxNH}_4^+}$ ) were calculated from the Hane's transformed Michaelis-Menten fitted to uptake kinetics. The difference between  $I_{\text{maxNO}_3^-}$  and  $I_{\text{maxNH}_4^+}$  for each species was tested by pair sign test at 95% significant level. The symbols < and > mean that  $I_{\text{maxNO}_3^-}$  was, significantly, lower and higher (respectively) than  $I_{\text{maxNH}_4^+}$ , although the symbol – means no difference between the influx capacities. The low root mass of *Tf* was not sufficient to run the root uptake assays (n.d., not determined). SRA, specific root area. *Ap*, *Alopecurus pratensis*; *Ao*, *Anthoxanthum odoratum*; *Ae*, *Arrhenatherum elatius*; *Dg*, *Dactylis glomerata*; *Er*, *Elytrigia repens*; *Fa*, *Festuca arundinacea*; *Fr*, *Festuca rubra*; *Hl*, *Holcus lanatus*; *Lp*, *Lolium perenne*; *Php*, *Phleum pratense*; *Pp*, *Poa pratensis*; *Pt*, *Poa trivialis* and *Tf*, *Trisetum flavescens*.

Species	Root mass	SRA	$I_{\text{maxNO}_3^-}$	$I_{\text{maxNH}_4^+}$	$\text{NO}_3^-/\text{NH}_4^+$
A) Value	mg DM cm <sup>-3</sup>	cm <sup>2</sup> g <sup>-1</sup> DM	mg N g <sup>-1</sup> root DM h <sup>-1</sup>		-
<i>Ap</i>	0.258 $\pm$ 0.097 <sup>de</sup>	1557 $\pm$ 416 <sup>a</sup>	0.114 $\pm$ 0.010 <sup>cd</sup>	0.329 $\pm$ 0.134 <sup>de</sup>	-
<i>Ao</i>	0.142 $\pm$ 0.029 <sup>bc</sup>	3480 $\pm$ 219 <sup>de</sup>	0.289 $\pm$ 0.043 <sup>g</sup>	0.172 $\pm$ 0.034 <sup>bc</sup>	>
<i>Ae</i>	0.217 $\pm$ 0.052 <sup>cde</sup>	1605 $\pm$ 227 <sup>a</sup>	0.076 $\pm$ 0.012 <sup>a</sup>	0.844 $\pm$ 0.115 <sup>gh</sup>	<
<i>Dg</i>	0.233 $\pm$ 0.041 <sup>de</sup>	1849 $\pm$ 256 <sup>ab</sup>	0.132 $\pm$ 0.022 <sup>e</sup>	0.267 $\pm$ 0.088 <sup>de</sup>	-
<i>Er</i>	0.183 $\pm$ 0.078 <sup>bcd</sup>	1694 $\pm$ 363 <sup>a</sup>	0.129 $\pm$ 0.014 <sup>de</sup>	0.645 $\pm$ 0.281 <sup>fg</sup>	<
<i>Fa</i>	0.295 $\pm$ 0.097 <sup>e</sup>	1544 $\pm$ 246 <sup>a</sup>	0.145 $\pm$ 0.019 <sup>e</sup>	0.079 $\pm$ 0.012 <sup>a</sup>	>
<i>Fr</i>	0.283 $\pm$ 0.027 <sup>e</sup>	1752 $\pm$ 273 <sup>ab</sup>	0.092 $\pm$ 0.009 <sup>a</sup>	0.436 $\pm$ 0.083 <sup>ef</sup>	<
<i>Hl</i>	0.250 $\pm$ 0.047 <sup>e</sup>	3144 $\pm$ 340 <sup>cde</sup>	0.143 $\pm$ 0.018 <sup>e</sup>	0.230 $\pm$ 0.063 <sup>cd</sup>	-
<i>Lp</i>	0.186 $\pm$ 0.049 <sup>bcd</sup>	1892 $\pm$ 221 <sup>ab</sup>	0.169 $\pm$ 0.024 <sup>ef</sup>	0.158 $\pm$ 0.018 <sup>abc</sup>	-
<i>Php</i>	0.181 $\pm$ 0.066 <sup>ab</sup>	3364 $\pm$ 318 <sup>de</sup>	0.223 $\pm$ 0.052 <sup>fg</sup>	0.126 $\pm$ 0.030 <sup>ab</sup>	>
<i>Pp</i>	0.167 $\pm$ 0.049 <sup>bcd</sup>	2973 $\pm$ 286 <sup>cd</sup>	0.094 $\pm$ 0.010 <sup>ab</sup>	0.665 $\pm$ 0.207 <sup>g</sup>	<
<i>Pt</i>	0.146 $\pm$ 0.043 <sup>bcd</sup>	3664 $\pm$ 441 <sup>e</sup>	0.109 $\pm$ 0.010 <sup>bc</sup>	0.509 $\pm$ 0.194 <sup>ef</sup>	<
<i>Tf</i>	0.101 $\pm$ 0.047 <sup>a</sup>	2481 $\pm$ 236 <sup>bc</sup>	nd	nd	nd
B) Statistical significance					
Log-transform	Yes	No	No	No	
Block	ns	ns	ns	ns	
Species	***	***	***	***	

**Table S2.** Physiological and morphological shoot traits of the 13 grass species grown in monocultures. In A) data are means ( $\pm$  s.e.) of three blocks. Different letters in the same column indicate significant between species differences at  $P < 0.05$  in a multiple range test with the LSD method. B) Statistical significance of a GLM analysis with the species and block factors ( $n=39$ ). ns, not significant, \*  $P < 0.05$ , \*\*  $P < 0.01$ , \*\*\*  $P < 0.001$ . Abbreviations: *LL*, leaf length; *LJS*, leaf lifespan; *MRTN*, mean residence time of N in the shoot; *NP*, N productivity and *LNUE*, leaf N use efficiency.

Species	<i>LL</i>	<i>RE</i>	<i>LJS</i>	<i>MRTN</i>	<i>NP</i>	<i>LNUE</i>
A) Value	cm	%	days	days	gDM g <sup>-1</sup> N d <sup>-1</sup>	g DM g <sup>-1</sup> N
<i>Ap</i>	43.5 $\pm$ 3.4 <sup>fg</sup>	42.1 $\pm$ 4.9 <sup>ab</sup>	36.8 $\pm$ 2.8 <sup>bc</sup>	63.6 $\pm$ 10.6 <sup>ab</sup>	0.154 $\pm$ 0.009 <sup>bcd</sup>	9.8 $\pm$ 1.5 <sup>ab</sup>
<i>Ao</i>	29.3 $\pm$ 0.7 <sup>c</sup>	59.2 $\pm$ 5.6 <sup>cd</sup>	36.8 $\pm$ 1.9 <sup>bc</sup>	90.1 $\pm$ 20.1 <sup>bcd</sup>	0.134 $\pm$ 0.012 <sup>a</sup>	12.1 $\pm$ 0.4 <sup>cd</sup>
<i>Ae</i>	42.4 $\pm$ 0.01 <sup>efg</sup>	25.3 $\pm$ 4.9 <sup>a</sup>	48.2 $\pm$ 2.0 <sup>c</sup>	64.6 $\pm$ 4.9 <sup>ab</sup>	0.153 $\pm$ 0.006 <sup>bcd</sup>	9.9 $\pm$ 1.5 <sup>ab</sup>
<i>Dg</i>	44.8 $\pm$ 1.0 <sup>gh</sup>	62.3 $\pm$ 4.3 <sup>cd</sup>	39.1 $\pm$ 3.7 <sup>c</sup>	103.6 $\pm$ 14.3 <sup>cd</sup>	0.156 $\pm$ 0.005 <sup>cde</sup>	16.2 $\pm$ 4.5 <sup>d</sup>
<i>Er</i>	38.9 $\pm$ 1.3 <sup>def</sup>	58.5 $\pm$ 4.6 <sup>cd</sup>	30.0 $\pm$ 2.5 <sup>abc</sup>	72.2 $\pm$ 14.4 <sup>bc</sup>	0.141 $\pm$ 0.003 <sup>a</sup>	10.2 $\pm$ 3.9 <sup>ab</sup>
<i>Fa</i>	50.4 $\pm$ 0.7 <sup>h</sup>	54.6 $\pm$ 4.2 <sup>c</sup>	56.1 $\pm$ 6.1 <sup>d</sup>	123.6 $\pm$ 25.0 <sup>d</sup>	0.162 $\pm$ 0.005 <sup>ef</sup>	20.1 $\pm$ 0.4 <sup>e</sup>
<i>Fr</i>	23.1 $\pm$ 0.5 <sup>b</sup>	49.0 $\pm$ 4.7 <sup>b</sup>	51.4 $\pm$ 3.4 <sup>d</sup>	100.8 $\pm$ 20.6 <sup>cd</sup>	0.150 $\pm$ 0.006 <sup>bc</sup>	15.1 $\pm$ 5.5 <sup>d</sup>
<i>Hl</i>	38.2 $\pm$ 2.6 <sup>de</sup>	62.7 $\pm$ 5.7 <sup>d</sup>	27.5 $\pm$ 2.1 <sup>ab</sup>	73.8 $\pm$ 10.7 <sup>bcd</sup>	0.160 $\pm$ 0.006 <sup>def</sup>	11.8 $\pm$ 3.6 <sup>bc</sup>
<i>Lp</i>	35.1 $\pm$ 1.2 <sup>d</sup>	44.0 $\pm$ 4.0 <sup>ab</sup>	32.9 $\pm$ 4.2 <sup>abc</sup>	62.7 $\pm$ 5.2 <sup>ab</sup>	0.165 $\pm$ 0.016 <sup>f</sup>	10.4 $\pm$ 1.0 <sup>ab</sup>
<i>Php</i>	29.2 $\pm$ 2.1 <sup>c</sup>	59.0 $\pm$ 5.4 <sup>cd</sup>	24.0 $\pm$ 3.3 <sup>a</sup>	58.6 $\pm$ 4.9 <sup>ab</sup>	0.157 $\pm$ 0.004 <sup>de</sup>	9.2 $\pm$ 1.2 <sup>a</sup>
<i>Pp</i>	30.1 $\pm$ 0.2 <sup>c</sup>	45.3 $\pm$ 4.0 <sup>b</sup>	59.0 $\pm$ 7.7 <sup>d</sup>	118.3 $\pm$ 10.7 <sup>d</sup>	0.149 $\pm$ 0.003 <sup>b</sup>	16.2 $\pm$ 4.9 <sup>de</sup>
<i>Pt</i>	9.1 $\pm$ 0.5 <sup>a</sup>	37.7 $\pm$ 5.1 <sup>ab</sup>	30.5 $\pm$ 2.7 <sup>abc</sup>	49.0 $\pm$ 8.7 <sup>a</sup>	0.177 $\pm$ 0.038 <sup>g</sup>	8.7 $\pm$ 1.1 <sup>a</sup>
<i>Tf</i>	28.0 $\pm$ 2.4 <sup>c</sup>	39.8 $\pm$ 4.3 <sup>ab</sup>	32.2 $\pm$ 2.6 <sup>bc</sup>	53.5 $\pm$ 8.9 <sup>ab</sup>	0.149 $\pm$ 0.006 <sup>b</sup>	8.0 $\pm$ 2.4 <sup>a</sup>
<b>B) Statistical significance</b>						
<i>Log-transform</i>	No	Yes	Yes	Yes	No	No
<i>Block</i>	ns	ns	*	ns	ns	ns
<i>Species</i>	***	***	***	***	***	***

## ***PARTIE 2 – ETUDE COMPLEMENTAIRE***

### **STRATEGIE POUR L'ACQUISITION ET L'UTILISATION DE L'AZOTE : DE L'INDIVIDU A LA COMMUNAUTE**

Ce complément de résultats à l'article poursuit l'étude sur les corrélations entre les traits à l'échelle interspécifique et leur impact sur le fonctionnement des espèces. Il présente aussi les implications du trade-off  $\text{NO}_3^-/\text{NH}_4^+$  pour la croissance d'une communauté de graminées. Nous avons utilisé pour ces études le modèle de croissance de Osoné et Tatenó (2005) (Encadré 4-1, voir les annexes pour les détails), basé sur l'allocation optimale de la biomasse à l'échelle de l'individu, comme un mini-laboratoire plus simple à manipuler que GEMINI. Le principe est d'étudier à l'échelle interspécifique les relations entre les traits, maximisant le taux relatif de croissance à l'échelle de l'individu selon la théorie d'équilibre fonctionnel.

**Des relations entre traits à l'échelle de l'individu aux relations interspécifiques:** Un lien central entre les parties racinaires et aériennes pour l'acquisition et l'utilisation de l'azote est la relation positive entre la capacité d'absorption de l'azote ( $I_{\max}$ ) et la teneur en N foliaire ( $LNC$ ), déjà mise en évidence de manière corrélative (Poorter *et al.* 1991; Wright & Westoby 2000) mais également comme une relation causale, nécessaire pour atteindre un taux maximal de croissance par unité de biomasse ( $RGR$ ) (Osoné et Tatenó 2005). Cependant, dans cette dernière étude, les espèces étaient étudiées au stade plantule et avaient des durées de vie foliaire ( $LLS$ ) équivalentes. Différents résultats pourraient donc être attendus pour des espèces pérennes avec des durées de vie foliaire contrastées et évoluant au champ. D'autant qu'à l'échelle globale, la  $LNC$  et la  $LLS$  ainsi que la  $LNC$  et la résorption de l'azote à la sénescence ( $RE$ ) sont négativement corrélées (Wright *et al.* 2004, Kobe *et al.* 2005). On se demande alors comment ces deux traits ( $LLS$  et  $RE$ ), appartenant à l'axe de spécialisation 'acquisition / conservation' à l'échelle globale, modifient la relation causale entre la capacité d'absorption  $I_{\max}$  et la  $LNC$  et le fonctionnement de l'individu ( $RGR$ ).

**Encadré 4-1:** Description du modèle d'Osonne et Tateno (2005). Les paramètres et les résultats du modèle sont donnés en annexe du chapitre 4.

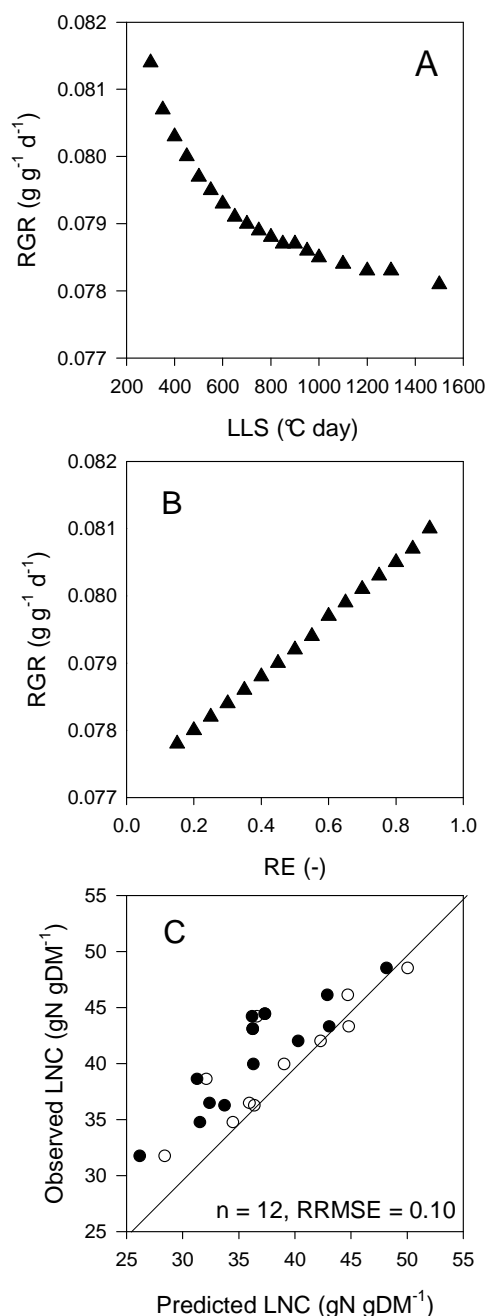
In this model, the plant consists of leaves that assimilate C as a function of  $LNC$ , stems that provide mechanical support for the leaves and roots that absorb N. The biomass increment at time  $t$  is a product of the total leaf area and net assimilation rate ( $NAR$ ).  $NAR$  is a rectangular hyperbolic function of the area-based  $LNC$ . The increment of plant N at time  $t$  is a product of root biomass and root specific absorption rate ( $SAR$ ), which corresponds under non limiting N availability to the root N uptake capacity. New biomass is allocated to each plant parting according to two allocation coefficients  $P1$  (fraction of allocation to shoots) and  $P2$  (fraction of allocation to stem). Provided the other parameters are constant, an increase in biomass allocation to the roots (smaller  $P1$ ) increases the internal N concentration. This provides a trade-off between the two components of  $RGR$ :  $NAR$  and leaf area ratio ( $LAR$ ); increases in  $LNC$  resulting from increased biomass allocation into roots raise  $NAR$ , but decrease  $LAR$ . As  $RGR$  is a product of  $NAR$  and  $LAR$ , it reaches maximum at a certain combination of  $NAR$  and  $LAR$ , or at a certain  $P1$ . The  $LNC$  at this point is defined as the optimum. As  $SAR$  increases, maximum  $RGR$  and optimal  $LNC$  increase, and optimal root:leaf ratio decreases. The reason why optimal  $LNC$  increases with increasing  $SAR$ , is as follows: When  $SAR$  is small, a unit increase in N concentration requires a larger biomass investment to roots (i.e. increasing  $LNC$  is more costly) than when  $SAR$  is large. Thus a large increase in  $LNC$  decreases leaf area, and consequently  $RGR$ . Therefore  $RGR$  is maximized at a smaller  $LNC$  (the optimal  $LNC$  decreases) when  $SAR$  is small. Thus, if plants with different N absorption abilities behave optimally, their  $LNC$ s should differ. Differences in the stem fraction ( $P2$ ) also affect the maximum  $RGR$ , optimal root:leaf ratio and optimal  $LNC$ .

Tableau 4-1. Variables et équations modifiées du modèle d'Osonne et Tateno (2005). La signification des différentes variables, la valeur des paramètres et les résultats sont donnés dans le tableau S4-1

Variable	Unit	Equation	Description
$W$	g	$\dot{W} = WL + WS + WR$	Whole plant biomass
$dW/dt$	g d <sup>-1</sup>	$\dot{W} = NAR \cdot AL$	Total growth rate
$Al$	m <sup>2</sup> leaf	$AL = WS / LMA$	Leaf mass per area
$WL$	g	$\dot{WL} = P_1 \cdot (1 - P_2) \cdot \dot{W} - WL \cdot Ta / LLS$	Leaf biomass
$WS$	g	$\dot{WS} = P_1 \cdot P_2 \cdot \dot{W} - WS \cdot Ta / LLS$	Sheath biomass
$WR$	g	$\dot{WR} = P_1 \cdot \dot{W}$	Root biomass
$N$	gN pl <sup>-1</sup>	$N = WS \cdot SNC + WL \cdot LNC + WR \cdot RNC$	Plant nitrogen content
$Nloss$	gN	$Nloss = (1 - RE) \cdot (WS \cdot SNC + WL \cdot LNC) \cdot Ta / LLS$	N loss rate
$Nupt$	gN	$Nupt = SAR \cdot Wr$	N uptake rate
$dN/dt$	gN	$\dot{N} = Nupt - Nloss$	Daily N variation
$SAR$	gN g <sup>-1</sup> d <sup>-1</sup>	$SAR = I_{\max_{NO_5}} + I_{\max_{NH_4}}$	Specific root uptake rate of N
$SNC$	gN g <sup>-1</sup>	$SNC = CSN_1 \cdot LNC^2 + CSN_2 \cdot LNC + CSN_3$	Sheath N concentration
$RNC$	gN g <sup>-1</sup>	$RNC = CRN_2 \cdot LNC + CRN_3$	Root N concentration
$NAR$	g m <sup>-2</sup> d <sup>-1</sup>	$NAR = NAR_{\max} \cdot (LNCa - c) / (Km + LNCa - c)$	Net assimilation rate
$LNCa$	gN m <sup>-2</sup>	$LNCa = LMA \cdot LNC$	Leaf N concentration per area
$RGR$	g g <sup>-1</sup>	$RGR = NAR \cdot AL / W$	Relative growth rate
$NUE$	g g <sup>-1</sup> N	$NUE = (NAR \cdot AL - (WL + WS) \cdot TaC / LLS) / N$	Plant nitrogen use efficiency

**Variation des traits à l'échelle intraspécifique.** En modifiant les équations du modèle initial (Annexe chap. 4), la mortalité des tissus aériens augmente la teneur en N optimale pour un même taux relatif de croissance (Fig. 4-1C). Avec la calibration des paramètres spécifiques par espèce, l'intégration de la *LLS* et de la *RE* permet d'accroître significativement la prédiction de la *LNC* pour l'ensemble des espèces (Fig. 4-1C).

D'autre part, toutes choses égales par ailleurs, une durée de vie de feuille courte ou un fort



taux de résorption augmentera le *RGR* maximal que peut atteindre la plante (Fig. 4-1A et 4-1B). Cette augmentation est concomitante à celle de la *LNC* optimale pour *RE* alors qu'elle en est indépendante pour *LLS* (données non montrées). La *RGR* simulée est peu sensible aux variations de la *LLS* ou de la *RE* (indice de sensibilité  $IS < 0.1$ ). Ainsi, le principal déterminant de la *LNC* et du *RGR* à l'échelle de la plante dans des conditions optimales resterait la capacité racinaire d'acquisition de l'azote. La résorption peut, dans une moindre mesure, modifier la relation *Imax-LNC* ce qui a pour conséquence d'augmenter le *RGR*. Par contre, une durée de vie foliaire courte augmente de manière exponentielle le *RGR*, grâce au renouvellement des tissus et sans passer par une modification de la *LNC*.

Figure 4-1 Effet de la durée de vie foliaire (A) et du taux de résorption (B) sur le taux relatif de croissance végétale simulée avec les paramètres suivants :  $TaC = 14^{\circ}C$ ,  $LMA = 35.46 \text{ gDM m}^{-2}$ ,  $P2 = 0.3$ ,  $Itot = 0.00797 \text{ gN g}^{-1} \text{ d}^{-1}$ ,  $RE = 0.25$  (pour 2A) et  $LLS = 700^{\circ}C \text{ d}$  (pour 2B) ; et sur la *LNC* optimale maximisant la croissance (C). Les cercles noirs représentent les valeurs de *LNC* optimale obtenue avec la version initiale du modèle et les cercles blancs avec la version modifiée. Ces *LNC* simulées sont corrélées aux valeurs de *LNC* mesurées sur le dispositif de collection de graminées sur le traitement C-N+. La RRMSE obtenue avec le modèle initiale est égale à 0.15.

**Variation des traits à l'échelle interspécifique.** La surface spécifique foliaire (*SLA*) est également un trait fonctionnel très souvent positionné sur l'axe de spécialisation globale



'acquisition/conservation' et souvent associée à la *LNC* et au *RGR*. De plus, il existe un débat important sur l'unité à utiliser pour étudier la teneur en N foliaire, soit par unité de masse sèche foliaire (*LNC*), soit par unité de surface foliaire (*LNCa*). Nous avons avancé sur cette question au chapitre 3 en montrant que la *LNCa* pouvait être déterminée selon une hypothèse de coordination de la photosynthèse foliaire, et cela indépendamment de la *SLA*. Avec l'aide du modèle de Osoné et Tatenó, nous pouvons étudier l'influence des trois traits *LNCa*, *LNC* et *SLA* sur le taux relatif de croissance d'une plante.

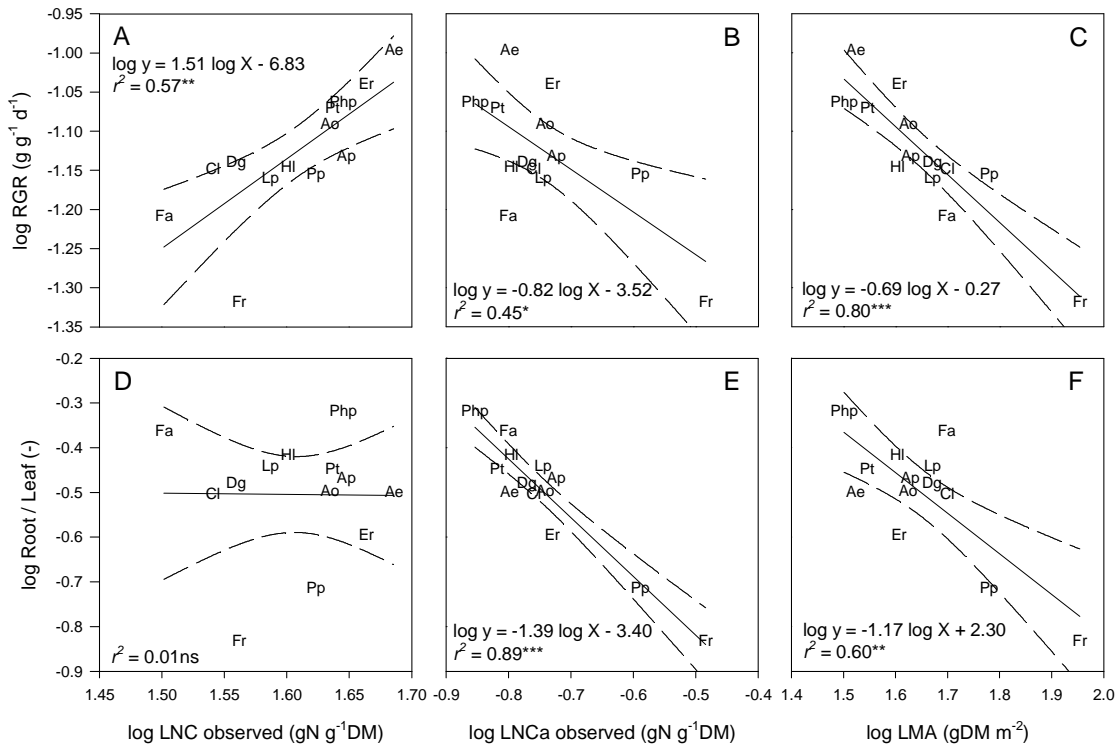


Figure 4-2 Régressions linéaires de type II (Reduced Major Axis) entre les traits foliaires mesurés sur les graminées du dispositif collection et le taux relatif de croissance et le rapport racine / feuille simulée par le modèle modifié de Osoné et Tatenó (2005). Relations entre A) *RGR* et *LNC*, B) *RGR* et *LNCa*, C) *RGR* et *LMA* ; et entre D) *Root / Leaf* biomass ratio et *LNC*, E) *Root / Leaf* ratio et *LNCa*, F) *Root / Leaf* ratio et *LMA*.

Le modèle montre que le *RGR* est davantage associée à l'échelle interspécifique à la *LNC* conformément à la formule décomposant le *RGR* de manière intra-spécifique.

$$RGR = LMR \cdot LNP \cdot LNC$$

Où *LMR* est le ratio entre la biomasse de feuille et la biomasse totale et *LNP* est la productivité de l'azote foliaire. Lorsque la *LMR* et la *LNP* sont calculées de manière optimale avec le modèle, on observe une relation positive forte entre la *LNC* mesurée et le *RGR* simulé entre les espèces de la collection (Fig. 4-2A). La *LNC* peut être séparée en *LNCa* et *SLA*. Nos résultats montrent alors une relation positive forte avec la *SLA* alors que la relation n'est significative qu'à  $P = 0.05\%$  avec *LNCa* (Fig 4-3B et C). Ce résultat peut être expliqué par

l'effet négatif de la *SLA* sur la *LNCa* (Osone, Ishida & Tateno 2008, cf chapitre 3) accentué par la plus forte variation de *SLA* (facteur 3) comparée à la variation de *LNC* (facteur 2).

De la même manière, le rapport racine / feuille varie différemment en fonction de ces trois variables à l'échelle interspécifique alors qu'à l'échelle intra-spécifique, on peut les relier selon la formule suivante (Osone, Ishida & Tateno 2008).

$$RMR/LMR = LNC^2 \cdot LNP / (a \cdot SAR)$$

Où *a* est la pente de la relation linéaire entre les teneurs en N de la plante et des feuilles et la *SAR* est le taux d'absorption racinaire de l'azote. Dans ce cas, la *LNCa* est fortement et négativement corrélée avec la variable simulée *RMR / LMR* (Fig. 4-2E). La relation avec la *LNC* n'est par contre pas significative (Fig. 4-2F). Ces différences peuvent de nouveau être expliquées par l'effet négatif de la *SLA* sur la *LNCa*.

Pour conclure, nous montrons à l'aide de ce modèle simple que la teneur en N foliaire a un impact fort sur le fonctionnement de la plante. Selon l'unité utilisée, elle agit soit sur le taux relatif de croissance (*RGR*) (lorsque la teneur en N est exprimée par unité de masse), soit sur la distribution de la biomasse entre les parties foliaires et racinaires (lorsque la teneur en N est exprimée par unité de surface foliaire). La *SLA* permet de faire le lien à l'échelle interspécifique entre ces deux unités de la teneur en N et de relier ces deux variables de fonctionnement de la plante. Cependant, ce modèle simple d'Osone et Tateno (2005) ne permet d'étudier que des variations instantanées de flux de biomasses ou de nutriments et un modèle plus détaillé comme GEMINI reste indispensable pour appréhender les variations de flux et de stocks pour examiner les liens dynamiques entre les traits.

**Echelle de la communauté.** Nos résultats montrent à l'échelle interspécifique un trade-off entre les capacités d'acquisition  $\text{NO}_3^- / \text{NH}_4^+$ . Nous avons voulu tester si l'existence de ce trade-off avait des conséquences sur la coexistence entre espèces de graminées. Nous avons alors étudié l'abondance relative et la croissance de ces espèces en communauté selon leurs caractéristiques d'acquisition et de la disponibilité dans le milieu des deux formes de l'azote. L'hypothèse principale est que la structure de la communauté sera déterminée par la maximisation de sa croissance globale selon une capacité spécifique d'acquisition du  $\text{NO}_3^-$  et du  $\text{NH}_4^+$  de chacune des espèces (voir annexe du chap. 4 pour les détails). Ces capacités ont été calculées à l'échelle de la plante entière comme une sortie du modèle d'Osone et Tateno, après l'avoir modifié en séparant l'activité d'absorption totale en activité pour le  $\text{NO}_3^-$  et pour

le  $\text{NH}_4^+$ . La croissance de chaque espèce est ensuite calculée selon une relation linéaire entre la quantité d'azote absorbée ( $\text{NO}_3^- + \text{NH}_4^+$ ) et le *RGR*.

La maximisation de la croissance de la communauté a été réalisée en utilisant un protocole 'recuit simulé' d'optimisation (métaheuristique) selon un algorithme de Metropolis-Hastings (Metropolis *et al.* 1953; Hastings 1970). Le principe de ce protocole est un tirage successif de l'abondance relative de chacune des espèces, répétés jusqu'à 70 000 itérations afin d'atteindre une croissance maximale de la communauté selon une offre initiale en  $\text{NO}_3^-$  et  $\text{NH}_4^+$ . Cette optimisation a été répétée pour différents ratios de disponibilité en  $\text{NO}_3^- / \text{NH}_4^+$  (500 simulations).

Pour tester l'influence des co-variations entre traits à l'échelle interspécifique, nous avons utilisé deux scénarios de départ. Le premier scénario implique un trade-off des capacités d'acquisition de  $\text{NO}_3^- / \text{NH}_4^+$  et une préférence moyenne pour le  $\text{NH}_4^+$  alors que le second scénario ne considère pas de co-variation interspécifique entre les capacités (distribution aléatoire) ni de préférence pour une forme de l'azote. L'indice de Shanon, exprimant la diversité moyenne d'une communauté, et l'efficacité de l'utilisation de l'azote de la communauté, sont calculés pour chaque simulation.

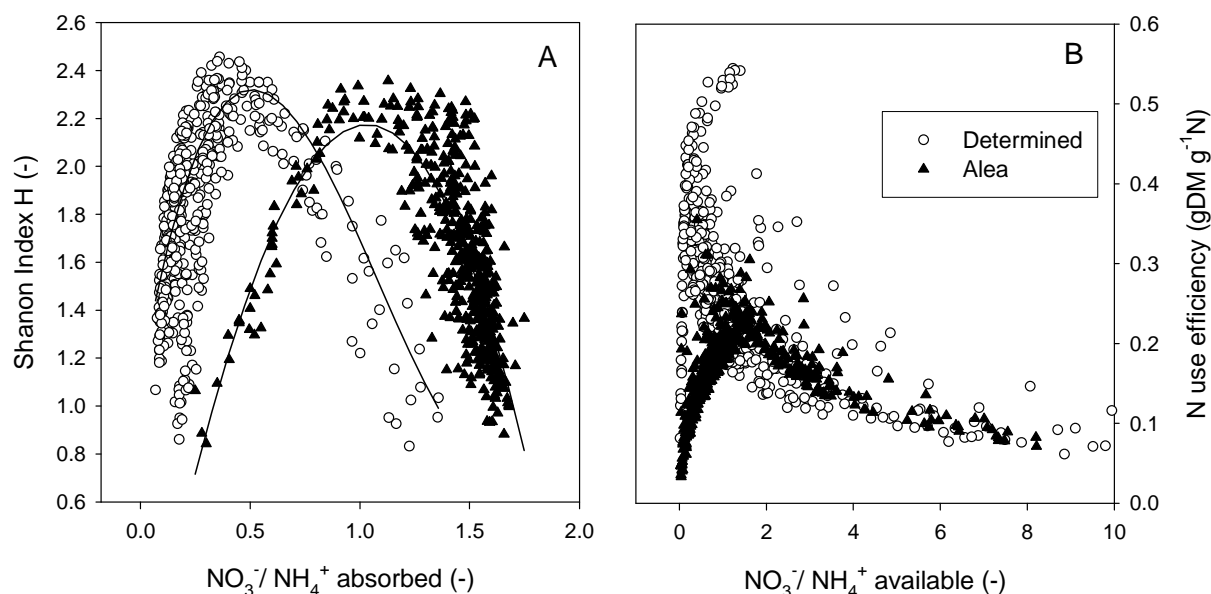


Figure 4-3 Effet du trade-off  $\text{NO}_3^- / \text{NH}_4^+$  sur la communauté de graminées. Sur une large gamme de disponibilité en  $\text{NO}_3^- / \text{NH}_4^+$  pour la communauté, deux scénarios de syndrome de traits sont testés avec 500 simulations chacun. i) le premier utilise les paramètres mesurés sur le dispositif, incluant le trade-off et la préférence moyenne pour le  $\text{NH}_4^+$  (cercle blanc); ii) le second utilise des paramètres déterminés aléatoirement sans préférence pour une forme de l'azote (cercle noir).

Les deux scénarios montrent des comportements contrastés de la communauté de graminées (Fig. 4-3). L'indice de Shanon du scénario incluant le trade-off  $\text{NO}_3^- / \text{NH}_4^+$ , est significativement plus élevé que celui du scénario aléatoire (1.81 vs 1.62, Tukey test  $P <$

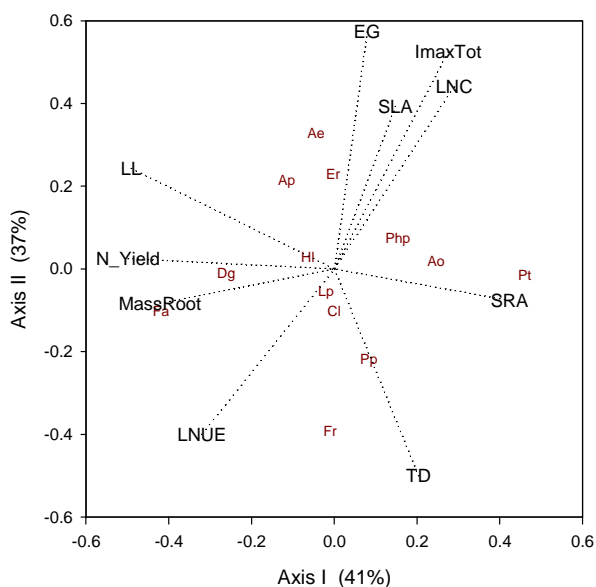
0.001%). L'indice de Shanon dépend du ratio  $\text{NO}_3^-/\text{NH}_4^+$  absorbé selon une courbe en cloche. Les optimums de cette courbe sont significativement différents à la fois sur l'axe diversité (H) et sur l'axe des abscisses (ratio  $\text{NO}_3^-/\text{NH}_4^+$  absorbé). Globalement ces résultats signifient que le trade-off  $\text{NO}_3^-/\text{NH}_4^+$  maximise la diversité de la communauté par rapport à un tirage aléatoire des capacités d'acquisition. De plus, la préférence moyenne des espèces pour le  $\text{NH}_4^+$  (stœchiométrie de la communauté) déterminera le pic de diversité selon la stœchiométrie de l'offre. Le second graphique montre que le trade-off interspécifique  $\text{NO}_3^-/\text{NH}_4^+$  va maximiser l'efficacité moyenne d'utilisation de l'azote par la communauté. Enfin, la préférence moyenne pour le  $\text{NH}_4^+$  va déterminer le pic d'efficacité d'utilisation de l'azote de la communauté selon le ratio des ressources disponibles.

Ainsi, ces résultats montrent que la préférence intra-spécifique pour le  $\text{NO}_3^-$  ou le  $\text{NH}_4^+$ , puis le trade-off interspécifique  $\text{NO}_3^-/\text{NH}_4^+$ , peuvent jouer de manière importante sur le fonctionnement de la communauté en maximisant la diversité et l'efficacité d'utilisation de la ressource disponible. Mais, ces effets sont largement conditionnés par la stœchiométrie de l'environnement. A ce propos, Danger *et al.* (2008) ont montré que la stœchiométrie des communautés bactériennes peut s'ajuster très rapidement à la stœchiométrie de l'environnement, soit par un remplacement d'espèce, soit par plasticité phénotypique, soit par différenciation génétique. Cet ajustement assure une co-limitation de la communauté par plusieurs ressources, leur utilisation optimale et une maximisation de la biomasse de la communauté. Dans notre cas, l'absence de relation phylogénétique dans le trade-off  $\text{NO}_3^-/\text{NH}_4^+$  irait dans le sens de cet ajustement stœchiométrique. Cependant, la vitesse d'ajustement sera certainement plus lente pour des espèces pérennes que pour des bactéries. Pour confirmer de tels mécanismes, il serait intéressant d'étudier l'évolution de la disponibilité du ratio  $\text{NO}_3^-/\text{NH}_4^+$  dans le sol couplée à celle du ratio des capacités d'absorption des espèces composant la communauté.

**Conclusion.** Ce quatrième chapitre nous a permis d'avancer sur la compréhension des mécanismes physiologiques qui relient les traits fonctionnels à l'échelle interspécifique de telle manière que leur organisation définit des stratégies végétales. Ainsi, nous avons mis en évidence deux axes de spécialisation pour l'acquisition et l'utilisation de l'azote par les graminées prairiales. En projetant ces différents traits sur une analyse en composante principale (ACP), on retrouve l'axe des traits liés à la stature, expliquant 41% de la variance totale, et l'axe des traits physiologiques reliés à l'acquisition et la conservation de l'azote, expliquant 37% de la variance. Enfin, nous avons montré que le trade-off interspécifique  $\text{NO}_3^-$

$\text{NH}_4^+$  avait un impact sur la diversité et le fonctionnement de la communauté. Ce trade-off ne sépare pas les espèces selon les deux premiers axes de spécialisation mais selon un troisième axe, non représenté sur le graphique ci-dessous. On observe cependant dans notre étude que les espèces avec une forte capacité d'absorption pour le  $\text{NO}_3^-$  ont également une grande stature (1<sup>er</sup> axe de spécialisation) alors que les espèces avec une forte capacité d'absorption pour le  $\text{NH}_4^+$  ont une forte teneur en N foliaire (2<sup>ème</sup> axe de spécialisation).

Figure 4-4 Analyse en composante principal des traits fonctionnels reliant l'acquisition racinaire et l'utilisation aérienne de l'azote de 12 espèces de graminées prairiales et d'un cultivar de Lolium, cultivées en culture pure sur le traitement C-N+ de la collection. En supplément des traits déjà analysés, la précocité de croissance (*EG*) et la densité de talles (*TD*) sont incluses dans l'analyse.



Il ressort de ce chapitre de résultats des syndrômes de traits fonctionnels, permettant de paramétrer pour la suite de la thèse le modèle GEMINI de manière robuste, c'est-à-dire que chacun des paramètres du modèle sera calibré en connaissant sa co-variation potentielle avec les autres paramètres. Cette étape était alors indispensable pour l'utilisation du modèle.

# ***RESULTATS***

## **Evaluation du modèle et application à l'analyse des traits**

*'Never reject a model at the first failure. Data can be wrong or –even worse- misleading''*

Francis Crick (1916-2004)



# 5<sup>ème</sup> CHAPITRE

## PRESENTATION DU MODELE GEMINI

*“La science se construit à partir de faits comme une maison se construit à partir de briques ; mais une accumulation de faits ne constitue pas plus une science qu'une accumulation de briques ne constitue une maison.”* Henri Poincaré (1902), La Science et l’Hypothèse

La réponse d’une communauté aux contraintes de gestion et aux contraintes environnementales est plus que la somme des réponses de chacun des individus à ces contraintes (Fig. 5-1). Pour comprendre les propriétés émergentes des interactions entre espèces sur le fonctionnement de l’écosystème, résultat d’une intégration d’échelle, une approche pertinente est la modélisation.

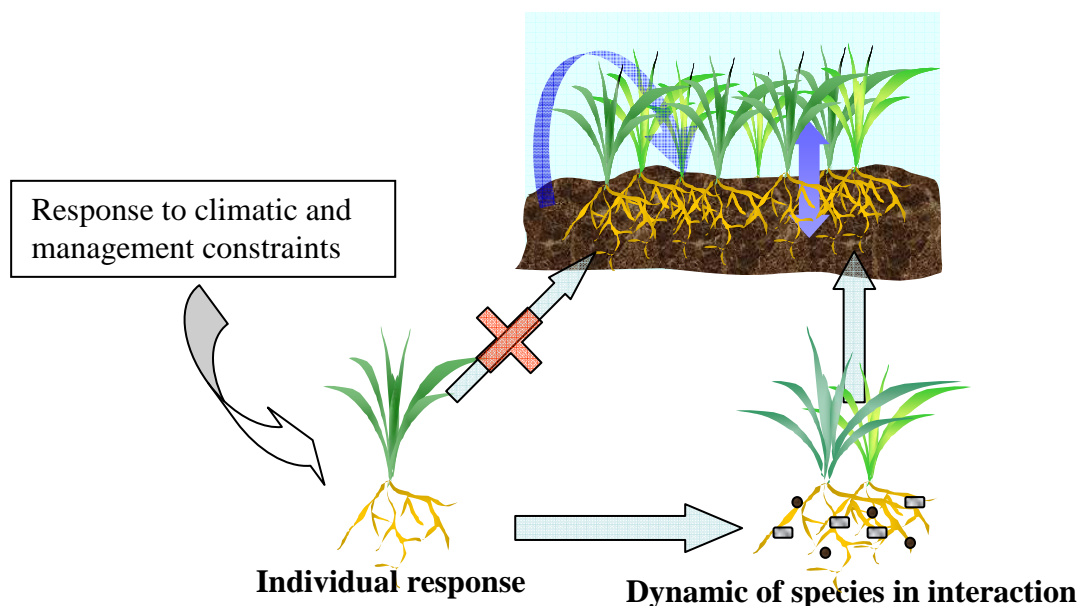


Figure 5-1 Diversity effect on the ecosystem functioning in response to climatic and management constraints (from Gross *et al.* 2007).

Le modèle GEMINI, centré sur le fonctionnement d’un individu moyen, tente d’assimiler les principes des différentes familles de modèle (biophysique, biogéochimique et de dynamique



de population) afin d'être au plus proche de la description d'un patch de végétation. Ce chapitre présente en détails le modèle GEMINI avec l'ensemble des équations du sous-modèle végétation (CANOPT). L'article consacré à cette tâche a été réalisé durant ma thèse, même si le modèle est développé depuis de nombreuses années. Mon travail a été d'atteindre un état stable et évaluable du modèle. Dans ce but, j'ai modifié et implémenté plusieurs mécanismes dans GEMINI. Quelques exemples sont d'ailleurs donnés en seconde partie de ce chapitre.

## ***PARTIE 1 - ARTICLE***

# **PLASTICITY FAVOURS THE FITNESS OF SIMULATED PLANT POPULATIONS IN AN INDIVIDUAL CENTRED GRASSLAND ECOSYSTEM MODEL (GEMINI)**

---

Soussana<sup>1\*</sup>, Jean-François, Vincent Maire<sup>1</sup>, Nicolas Gross<sup>1</sup>, David Hill<sup>2</sup>, Bruno Bachelet<sup>1-2</sup>,  
Loïc Pagès<sup>3</sup>, Raphaël Martin<sup>1</sup> and Christian Wirth<sup>4</sup>

<sup>1</sup>INRA UR874 UREP, Grassland Ecosystem Research, F-63100 Clermont Ferrand, France

<sup>2</sup>ISIMA LIMOS, Laboratoire d'Informatique, de Modélisation et d'Optimisation des Systèmes, Université Blaise Pascal, Clermont Ferrand

<sup>3</sup>INRA UR PSH, Plantes et Système Horticole, F-84914 Avignon, France

<sup>4</sup>Max-Planck Institute for Biogeochemistry, D-07745 Jena, Germany

\*Author for correspondence (telephone +33 473 62 44 23; fax +33 473 62 44 57; e-mail soussana@clermont.inra.fr)

Website of DISCOVER project: <http://www2.clermont.inra.fr/discover/index.htm>

### **Key-Words**

Partitioning, growth, photosynthesis, C, N, functional balance, coordination theory

**ABSTRACT**

An individual centred structure-function-diversity model of grassland ecosystems (GEMINI) has been developed. It explicitly simulates the competition for two key resources (light and inorganic nitrogen) along the vertical soil and canopy profiles among a potentially unlimited number of clonal plant populations. Population turnover, shoot and root morphogenesis, photosynthesis, respiration, evapotranspiration, N acquisition by uptake or by N<sub>2</sub> fixation for legumes, partitioning of assimilates between structural compartments, reserve storage and remobilisation are simulated for each plant population. The object oriented structure of the modelling framework allows to couple, or not, the simulated plant populations to other sub-models describing climate variables, soil functioning, grazing behaviour and grassland management. Allocation of growth between shoot structures, leaf photosynthetic proteins and roots is based on two assumptions: i) functional balance between root and shoot activity, ii) coordination of leaf photosynthesis. The model has two emerging properties: i) interspecific variations in axis size and axis density are related by an exponent  $-3/4$  law, ii) after disturbance or N deprivation, changes in the relative size and activity of roots and shoots tend to restore co-limitation of plant growth by light, CO<sub>2</sub> and inorganic N capture. The model has been parametrized from plant functional trait measurements of 13 native perennial pasture grass species grown in monocultures at high N availability and low cutting frequency in a field trial crossing N supply and cutting frequency factors. Predicted and measured annual dry-matter yields were highly correlated without bias across species and across treatments. Degrading the model by suppressing the simulation of either morphogenesis or growth coordination markedly reduced its predictive ability. Dominance of grasses of contrasted N strategies was simulated within binary mixtures showing consistent changes in dominance with cutting frequency and N supply.

**INTRODUCTION.**

In the past two decades, an increasing number of experimental studies have investigated the relationships between plant biodiversity and the functioning of ecosystems (Hooper *et al.* 2005; Cardinale *et al.* 2007). Grasslands have often been used as model ecosystems for these experiments, which have shown causal relationships between species number, ecosystem productivity (e.g. Tilman *et al.* 1997; Hector *et al.* 1999; Röscher *et al.* 2008) and other ecosystem processes (Allan *et al.* 2009). Two fundamental mechanisms arise: i) the sampling effect, i.e. the selection of one or few particular species which might have large effect on ecosystem properties (Grime 1998), and ii) the complementarity effect, i.e. species exhibit various forms of niche partitioning that allow them to capture resources in ways that are complementary in space and time (Loreau *et al.* 2001; Cardinale *et al.* 2007).

Despite an increasing agreement on the role of plant species diversity for ecosystem processes and resulting ecosystem services (Hooper *et al.* 2005), little is known about the role of plant traits which are mediated by plant species (Chapin *et al.* 2000; Lavorel & Garnier 2002; Diaz *et al.* 2007a). Plant functional traits are morphological, chemical, physiological and phenological plant characteristics (Lavorel *et al.* 1997). In the mass ratio hypothesis, Grime (1998) suggested that ecosystem processes would be determined by aggregated traits of dominant species (Garnier *et al.* 2004, Louault *et al.* 2005). However, the distribution of trait values within the community, the functional divergence (Mason *et al.* 2005) may explain complementarity and productivity (Diaz *et al.* 2007b).

There is therefore much theoretical and practical interest in evaluating the potential role of plant species and plant traits in promoting ecosystem services and resiliencies (e.g. Loreau *et al.* 2002; Cardinale *et al.* 2006). However, almost all studies with plant traits are correlative (Diaz *et al.* 2004) and a mechanistic approach that could help understand the role of traits for community dynamics and ecosystem functioning is still missing.

Ideally, this approach would assemble within the same framework: i) biophysical laws that simulate the energy, carbon and water exchanges between vegetation and atmosphere at ecosystem scale (e.g. Baldocchi & Meyers 1998; Wholfahrt *et al.* 2000), ii) carbon, nitrogen and water cycles in the soil-plant-atmosphere continuum (e.g. Thornley 1990; Parton 1993), and iii) plant population dynamics based on resource competition (e.g. Tilman 1988, Daufresne & Hedin 2005). Unifying these three model categories could lead to a major progress by linking plant community dynamics with ecosystem functioning.

The individual based approach offers the best perspective for constructing such a dynamical structure-function-diversity model for three main reasons (Grimm *et al.* 2006): i)

across the hierarchy of biological organisation levels, selection occurs at the individual level (Marks and Lechowicz 2006), ii) individual plants are well defined, measurable and iii) they can be characterized by parameters derived from measured functional traits, that have been widely used in recent years for theory development in ecology (Wright *et al.* 2004, Lehsten and Kleyer 2007; Van Wijk 2007). Moreover, the individual based approach offers the possibility to simulate plastic adjustments of plant form and function (Yin and Schapendonk 2004), in response to resource levels mediated by interactions with neighbours. It has been hypothesized that such morphological and physiological adjustments could enhance complementarity and coexistence of species within plant communities (Soussana and Lafarge 1998).

To date, most dynamic structure-function models based on plant traits concern single trees (Le Roux *et al.* 2001; Allen *et al.* 2005; Marks and Lechowicz 2006). Recently, models have been used to demonstrate the role of traits, their diversity, their degree of correlation and their plasticity for ecosystem functioning (Norberg *et al.* 2001; Savage *et al.* 2007). However, theoretical model investigate the effect of few traits and are not yet link with biophysical model. Dynamic models of pasture grasses (Groot and Lantinga 2004, Lafarge *et al.* 2005, Tomlinson *et al.* 2007) were developed for monocultures. However, these models cannot be used for mixtures and are sometimes restricted to the simulation of a growing season (Groot and Lantinga 2004). Non individual based models simulating mixed grasses (Schippers and Kropf 2001) and grass-clover growth (Lazzarotto *et al.* 2009) were previously developed, but they are not based on plant traits and they do not include shoot and root morphogenesis.

We have developed from previous work (Soussana *et al.* 2000a, b) a Grassland Ecosystem Model with INdividual centred Interactions (GEMINI) between plant populations. This structure-function-diversity model explicitly simulates the competition for two key resources (light and inorganic nitrogen) along the vertical soil and canopy profiles among a potentially unlimited number of plant populations. Population turnover, shoot and root morphogenesis, photosynthesis, respiration, evapotranspiration, N acquisition by uptake or by N<sub>2</sub> fixation for legumes, partitioning of assimilates between structural compartments, reserve storage and remobilisation are simulated for each plant population. The object oriented structure of the modelling framework allows to couple, or not, the simulated plant populations to other sub-models describing climate variables, soil functioning, grazing behaviour and grassland management.

The model simulates clonal plant species (i.e. pasture grasses and legumes), which consist of interconnected genetically identical plant axes (i.e. tillers for grasses and growing points

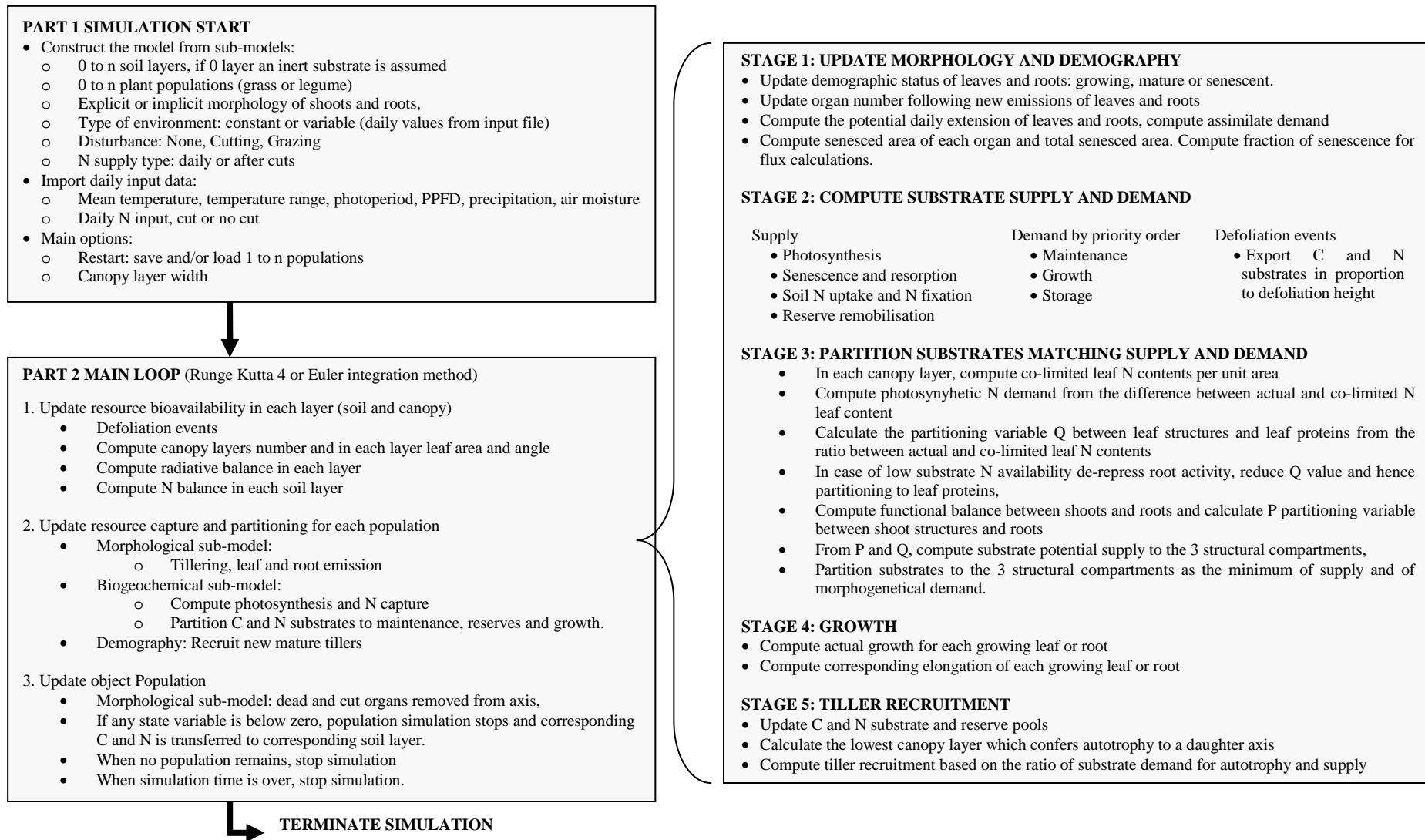
for legumes) (de Kroon *et al.* 1995, Soussana *et al.* 1995). Two major simplifications are made by the model: i) all simulated plant populations are assumed to be perfectly mixed in the horizontal plane, ii) in a given population, all axes are assumed to be identical. Therefore, each population is modelled from the dynamics of a mean plant axis and from axis demography.

In a steady state, we show that the model has three emerging properties: i) axis growth is co-limited by assimilate supply and by assimilate demand for morphogenesis of shoots, roots and of daughter axes; ii) assimilate supply is co-limited by the capture of light and of inorganic nitrogen (Soussana *et al.* 2000a, Maire *et al.* submitted); axis size and density are negatively correlated across species (i.e. self-thinning). After an event, such as cutting or fertilizer application, or in a variable climatic environment, each population tends towards a new equilibrium which is constrained by the level of resources and by the morphogenetic potential. The non-equilibrium dynamics of species competition can thus be investigated, in interaction with disturbance and fertilization levels.

The GEMINI model has been parameterised from shoot and root trait values (Pontes *et al.* 2007, Maire *et al.* 2009) for 13 perennial C<sub>3</sub> pasture grass species. We show that the model predicts accurately the annual above-ground dry-matter (DM) yield of the 13 species grown in monocultures at two cutting frequencies and two N fertilizer supply levels. Moreover, we show that degraded versions of the model, with reduced plasticity obtained by suppressing the shoot and root morphogenesis coordination either between assimilate supply and demand, or between light and nitrogen capture, do not perform as well as the full model in terms of: i) potential productivity, ii) productivity resilience vs. disturbance and limiting resources. Finally, we show that the model predicts realistic trends in the dominance of mixed grass species according to cutting frequency.

## **MODEL DESCRIPTION**

The model is described following the ODD (Overview, Design concepts and Details) standard protocol proposed by Grimm *et al.* 2006 for individual-based and agent-based models. It should be noted that GEMINI is an individual-centred model, rather than being individual-based, since it simulates average individuals within each plant or animal population.



**Figure 1** Algorithmic structure of the vegetation module in the GEMINI model

**Table 1.** Calibration of the vegetation module of GEMINI. A) Species specific parameter values for the 13 native grasses and for the control *Lolium perenne* (Clerpin) cultivar. B) Additional parameter values which are required for model versions without explicit root and shoot morphogenesis (For abbreviations, see Table S6).

Symbol	<i>Alopra</i>	<i>Antodo</i>	<i>Arrela</i>	<i>Dacglo</i>	<i>Elyrep</i>	<i>Fesaru</i>	<i>Fesrub</i>	<i>Hollan</i>	<i>Lolper</i>	<i>Clerpin</i>	<i>Phlpra</i>	<i>Poapra</i>	<i>Poatri</i>	<i>Trifla</i>
<b>A) Full model</b>														
<b>Shoot morphology at axis scale</b>														
$a_{AL}$	0.138	0.216	0.074	0.160	0.054	0.314	0.143	0.398	0.050	0.042	0.055	0.459	0.043	0.022
$a_{WL}$	0.00204	0.00340	0.00105	0.00278	0.00075	0.00610	0.00359	0.00572	0.00095	0.000828	0.00069	0.00718	0.00063	0.00030
$b_{AL}$	1.158	1.110	1.358	1.201	1.472	1.081	0.913	0.927	1.359	1.387	1.419	0.747	1.311	1.736
$b_{LER}$	2.08	1.65	1.9	1.8	1.9	1.29	2.1	1.15	1.42	2.00	1.2	1.35	2.23	2.12
$b_{WL}$	1.158	1.110	1.358	1.201	1.472	1.081	0.913	0.927	1.359	1.387	1.419	0.747	1.311	1.736
$C$	0.12	0.16	0.12	0.12	0.12	0.08	0.12	0.12	0.12	1.387	1.419	0.747	1.311	1.736
$F_{sheath}$	0.313	0.270	0.309	0.261	0.285	0.204	0.225	0.353	0.253	0.300	0.337	0.232	0.360	0.320
$L_{leaf0}$	57.0	31.6	43.1	52.0	48.9	54.0	29.3	49.4	40.9	41.6	33.8	35.3	21.7	32.4
$LDMC$	0.215	0.192	0.182	0.193	0.205	0.215	0.250	0.174	0.185	0.166	0.206	0.232	0.236	0.211
$n_{gleaf}$	1.17	1.12	1.18	1.79	1.21	1.01	1.03	1.14	1.16	1.22	1.36	1.11	1.18	1.23
$nm_{leaf}$	2.71	2.41	2.44	2.53	2.53	2.00	2.70	2.38	2.42	2.28	2.73	2.23	3.16	2.53
$ph_0$	163.5	200.0	162.1	142.0	157.0	220.0	239.3	130	154.4	212.0	120.0	220.0	115.0	200.0
<b>Root morphology at axis scale</b>														
$LL_{plast}$	1.114	0.589	0.691	0.764	0.866	1.500	0.752	0.607	0.837	0.691	0.626	0.599	0.541	0.462
$L_{root1,0}$	52	39	42	50	49	52	32	50	39	48	33	45	32	38
$Nm_{Roots1}$	6	8	6	8	6	8	6	6	6	6	8	6	8	6
$OrL$	3.50	2.20	3.30	3.05	3.80	1.4	2.90	2.10	4.50	3.00	2.30	2.20	4.27	2.70
$RDMC$	0.130	0.110	0.170	0.144	0.147	0.139	0.121	0.136	0.118	0.110	0.170	0.150	0.120	0.130
$rr_{root1}$	0.0285	0.0161	0.0215	0.0221	0.0227	0.0310	0.0210	0.0160	0.0238	0.0170	0.0157	0.0171	0.0135	0.0147
$r_{plast}$	1.114	0.589	0.691	0.764	0.866	1.500	0.752	0.607	0.837	0.691	0.626	0.599	0.541	0.462
$T_{rootg1}$	300	500	300	300	300	300	300	300	300	300	300	300	300	300
$T_{rootm1}$	500	200	500	500	500	500	500	500	600	500	500	500	500	500
$T_r$	80	28	40	45	49	52	65	45	150	50	40	70	20	32
<b>Morphology at population scale</b>														
$intcl$	0.185	0.22	0.22	0.255	0.205	0.245	0.258	0.25	0.22	0.18	0.21	0.23	-	0.24
$T_{setn_0}$	0.0051	0.0051	0.007	0.0074	0.0052	0.0043	0.00425	0.00525	0.0073	0.0043	0.007	0.0035	-	0.0055
<b>Chemical composition</b>														
$f_{cs}$	0.425	0.433	0.429	0.429	0.419	0.432	0.441	0.424	0.439	0.435	0.432	0.434	0.419	0.432
$f_{cr}$	0.414	0.433	0.428	0.435	0.428	0.422	0.427	0.425	0.428	0.428	0.437	0.425	0.417	0.425
$f_{ns}$	0.0173	0.0173	0.0238	0.0094	0.0106	0.0087	0.0137	0.0092	0.0182	0.0099	0.0123	0.0137	0.0224	0.0193
$f_{nr}$	0.0112	0.01198	0.0124	0.0107	0.0129	0.0127	0.0133	0.0130	0.0149	0.0124	0.0124	0.0109	0.0166	0.0101
<b>Physiology (@ Tref = 20°C)</b>														
$R_C$	0.362	0.522	0.279	0.408	0.372	0.258	0.302	0.498	0.251	0.385	0.469	0.269	0.368	0.319
$R_N$	0.362	0.522	0.279	0.408	0.372	0.258	0.302	0.498	0.251	0.385	0.469	0.269	0.368	0.319
$R_P$	0.421	0.592	0.253	0.623	0.585	0.546	0.490	0.627	0.330	0.635	0.590	0.453	0.377	0.398
$Stu_0$	0.1318	0.0618	0.2376	0.1282	0.1810	0.0750	0.0928	0.0710	0.0564	0.0960	0.0485	0.1404	0.0933	0.0493
$W_{rcmax}$	0.01	0.01	0.01	0.01	0.02	0.04	0.01	0.01	0.01	0	0.01	0.01	0	0.01
$W_{rnmax}$	0.001	0.001	0.001	0.001	0.002	0.004	0.001	0.001	0.001	0	0.001	0.001	0	0.001
<b>B) Without morphogenesis</b>														
$C_H$	14.58	20.58	17.95	23.59	18.20	22.77	28.64	33.11	18.21	18.99	26.36	32.76	-	17.54
$LAR$	0.01876	0.02079	0.02329	0.01850	0.01946	0.01544	0.00984	0.02455	0.01789	0.01972	0.02194	0.01780	-	0.01940
$\theta$	66.8	59.7	65	70.1	57.8	65.0	50.4	70.1	70.5	66.3	59.4	58.2	-	53.3
$T_{ShootSen}$	0.0253	0.0178	0.0222	0.0245	0.0240	0.0111	0.0164	0.0185	0.0195	0.0167	0.0185	0.0135	-	0.0250
$Lwr$	0.0557	0.1523	0.0614	0.0700	0.0616	0.0914	0.0865	0.1152	0.0722	0.0625	0.0944	0.0903	-	0.1257
$T_{RootSen}$	0.00206	0.01786	0.01070	0.00870	0.00403	0.00903	0.00726	0.01581	0.00081	0.01071	0.01662	0.01062	-	0.02188



**Purpose.** The main purpose of GEMINI is to understand the dynamics and plasticity of plant species within a community and its consequences for ecosystem functioning and services. Abiotic factors considered by the model include climatic (short-wave radiation, temperature and precipitation) and atmospheric (CO<sub>2</sub> concentration) factors. Management conditions concern both disturbance (by cutting and grazing) and fertilisation (inorganic and organic N supply). The number of biotic agents (plant species, soil microbial decomposers, and herbivores at grazing) can be varied thanks to the modular architecture of the model, which allows coupling, or not, the soil and vegetation modules as well as the vegetation and animal modules.

GEMINI can simulate a potentially unlimited number of plant species (or of plant populations from the same species) from up to two plant functional types (grasses and legumes). The model focuses on the acquisition and the utilisation of two major resources (light and nitrogen) by plants and their consequences for the carbon and nitrogen cycles.

**State variables and scales.** GEMINI consists of vegetation, soil and herbivore sub-models, coupled with environment and management sub-models. The vegetation sub-model, named CANOPT (Soussana *et al.* 2000 a, b) is an individual-centred model of a multi-species stand comprising clonal grasses and/or legumes and forming a multi-layer plant canopy. Each clonal plant population is described as a collection of identical axes (e.g. tillers for grasses, growing points for clover). Moreover, all plant species are assumed to be perfectly mixed in the horizontal plane. Plant population demography is calculated from the vegetative multiplication and mortality of axes. Other demographic processes, including flowering, fruiting, dispersion, germination and recruitment from seeds are not considered, since these processes are minimized by regular disturbance through cutting and grazing in temperate grasslands dominated by perennial clonal pasture species (e.g. Harper 1980).

The vegetation sub-model consists of four modules: i) a biochemical module, which simulates the C and N balance and the partitioning of growth among shoot structures, leaf proteins and roots. The corresponding state variables are the masses of these three compartments, of two C and N substrate compartments and of four C and N reserve compartments; ii) a shoot morphogenesis module, which computes the demography and size of leaves (two state variables length and mass per leaf); iii) a root morphogenesis module, which computes the demography and size of roots (two state variables, length and mass, per root); iv) a competition module which calculates short-wave radiation and inorganic N partitioning among mixed plant species.

The soil sub-model, named SOILOPT (Soussana and Loiseau 2002), is divided in horizontal layers. The C and N dynamics of four organic matter compartments and of two microbial decomposer groups (Fontaine and Barot 2005) is simulated in each layer. The two microbial groups differ in their potential growth rate, in their type of substrate used for growth and in their inorganic N requirements. The state variables in each soil layer are the initial biomasses of soil and microbe compartments and the N quantity.

The environment sub-model calculates the microclimate within the canopy and the inorganic N balance of the soil (or of the substrate when the vegetation model is not coupled to the soil model). The management sub-model schedules events caused by grassland management (cutting dates, grazing periods, N fertilizer applications). Finally, the animal sub-model simulates animal defoliation (biting depth, bite area and number, prehension, mastication and sorting times) and animal returns (C and N in urine and faeces) (Soussana and Oliveira Machado 2000).

We report here the vegetation, environment and management sub-models, but not the animal and soil sub-models, since to keep the complexity tractable all simulations were run without these sub-models (i.e. assuming a cutting regime and an inert substrate).

**Process overview and scheduling.** Each plant population is described with ten state variables (Table S3): the axis number ( $D$ ,  $m^{-2}$ ) and the masses per axis of the leaf proteins ( $W_P$ ), shoot structures ( $W_S$ ), roots ( $W_R$ ), C and N substrates and C and N slow and fast reserves compartments. The C and N substrate concentrations are assumed to be the same in shoots and roots. The dynamics of the C and N reserves is modelled using first order kinetics (Eq. 69-72). The reserve compartments are assumed to be located below the sward defoliation height.

The carbon balance is based on Farquhar *et al.* (1980) equations for leaf photosynthesis which were updated according to Maire *et al.* (submitted) (Eq. 28-56). A linear relationship of  $V_{c_{max}}$  (the maximal carboxylation activity of Rubisco) and  $J_{max}$  (the electron transport capacity) with the area based leaf protein concentration (Field 1983; Nijs *et al.* 1995) is assumed (Eq. 31-34). The vertical profile of leaf proteins is simulated according to Hirose *et al.* (1988) (57-60). Respiration is divided into growth and maintenance components (Eq. 40-46). Leaf respiration varies with leaf N content (Eq. 41). For legumes, an additional respiration, linked with biological  $N_2$  fixation is also considered, assuming a fixed carbon cost per unit N fixed (Eq. 74).

The relative growth rate of the three structural compartments ( $W_P$ ,  $W_S$ ,  $W_R$ ) is calculated through a bi-substrate (C,N) growth equation (Eq. 16-17) using three partitioning variables (Eq. 66-68), one for each compartment (Johnson and Thornley 1987). The partitioning sub-model specifies a target root:shoot ratio, according to the functional balance hypothesis (Brouwer 1963; Davidson 1969; Hilbert and Reynolds 1991) (Eq. 61-62), and a target protein:structure ratio for leaves (Eq. 63), according to the coordination theory of leaf photosynthesis (Chen *et al.* 1993, Maire *et al.* 2009) (Eq. 59).

The potential leaf extension rate is calculated according to Van Loo (1992) (Eq. 88). This rate is assumed to increase exponentially with temperature (Lemaire and Agnus-Dei 2000). The duration of leaf extension is proportional to the phyllochron and to the number of leaves growing simultaneously on the same axis. The potential leaf area and leaf weight are calculated from leaf length through simple allometric relationships (Eq. 82-83). Whenever the supply of assimilates to the shoots (Eq. 94) does not allow this potential (see Porter 1994) (Eq. 96), the leaf extension rate is reduced (Eq. 98-99) and the phyllochron is increased (Eq. 104). Hence, the model considers a source limitation of shoot growth when assimilates (C and N) supply to the shoots is less than their potential growth rate (Eq. 67). The leaf lifespan is calculated from the maximum number of green leaves per axis (see Lemaire and Agnus-Dei 2000) (Eq. 108). Roots decay according to a first order kinetics, based on thermal time (Eq. 109). Fixed fractions of the shoot structures, of the leaf proteins and of the roots are recycled to the C and N substrate compartments during senescence (Eq. 69, Eq. 110-111).

Plants are assumed to consist of a collection of identical and anatomically connected axis (e.g. tillers for grasses). A maximum site-filling is assumed (Davies 1974) to calculate the potential branching (or tillering) rate per unit thermal time (Eq. 114-115). Branching is further constrained by light transmission at the ground level (Simon and Lemaire 1987; Bouman *et al.* 1996) (Eq. 114) and by the amounts per plant of substrate C and substrate N which are available for the outgrowth of new branches (or tillers) (Eq. 115). According to the degree of physiological integration in the clonal plant, it is considered that only a fraction of the C and N substrates are made available for branching. The baseline mortality rate of axes is calculated from a first order kinetics based on thermal time (Eq. 117). This baseline mortality is increased whenever the relative growth rate becomes negative. In this case, the less labile reserves, the higher the mortality rate increase. Fixed fractions of shoot structures, leaf proteins and roots are recycled to the C and N substrate compartments during axis senescence (Eq. 118).

The shape of individual grass leaves is assumed to follow a rectangular hyperbola (Eq. 78-81). The shape of clover leaves is described, assuming a vertical petiole and a constant leaf lamina angle. At each cutting date, it is assumed that all the plant material above cutting height is removed from the patch.

In order to compute a radiative balance (Eq. 3-9), the canopy is divided into fixed height horizontal layers and the light absorbed by leaves from each species in each layer is calculated assuming: i) a full diffuse radiation, ii) a perfect mixing of leaves in each horizontal layer. The daily photosynthetically active radiative balance of each plant population in the mixture is calculated following Sinoquet *et al.* (2000) using Kubelka–Munk equations (KM) for horizontally homogeneous multispecies canopies. Canopy photosynthesis is then calculated for each plant population by cumulating the leaf photosynthesis of each canopy layer.

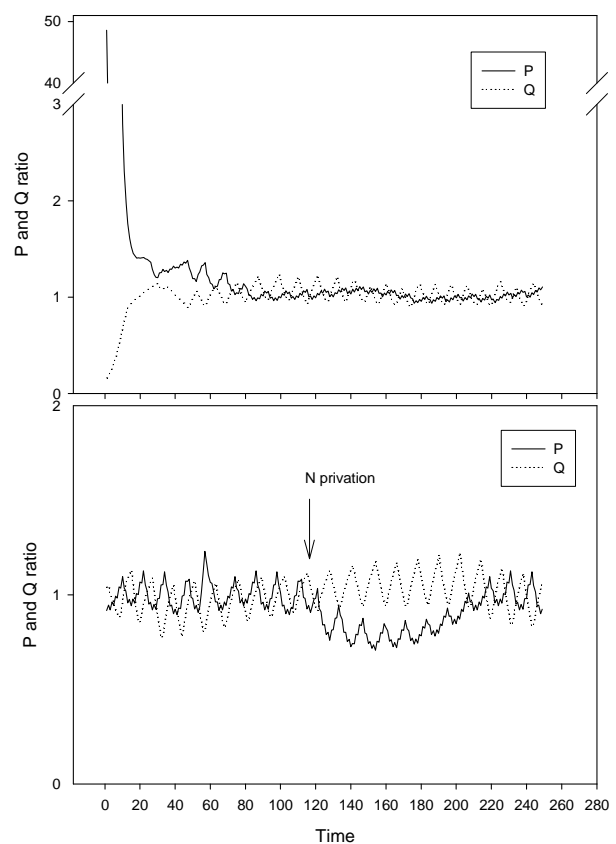
The inorganic N uptake capacity per unit root area is down-regulated whenever the substrate N concentration exceeds a threshold (Imsande and Touraine 1994) (Eq. 26). In the same way, for legumes the biological N<sub>2</sub> fixation per unit root mass is down-regulated when the substrate N concentration increases in the plant (Faurie and Soussana 1993; Hartwig *et al.* 1994). We assume for legumes that symbiotic N<sub>2</sub> fixation is relatively more sensitive to an excess substrate nitrogen than inorganic N uptake (Soussana *et al.* 2002).

Competition for inorganic N between mixed plant populations is calculated from the total demand for N uptake (estimated from the uptake capacity and from the cumulated root length of each population) (Eq. 20-21). A diffusion approach (Sheehy *et al.* 1996) is used to calculate the daily amount of N supplied by the soil to the roots. (Eq. 22) Whenever N supply per unit root area is lower than the uptake capacity, the actual uptake rate is calculated by considering that each plant population absorbs the same fraction of its potential demand per unit root area (Eq. 23-24).

The first step of the simulation is the construction of the bio-physical model. The hierarchical structure of the object-oriented code allows for a number of possibilities, including from one to n plant species, describing explicitly or not, the root and shoot morphogenesis, including or not one to n soil layers and an animal object. Moreover, the UNIF platform allows pausing simulation and save all state variables of user defined objects (e.g. plant populations). This procedure allows for spin-up runs of plant species in monocultures, prior to the construction of a more complex bio-physical model including for instance several plant species.

Simulation proceeds at a daily time step (Fig. 1), starting by building the biophysical model selected by the user and by reading environmental and management data from external (comma delimited) files. Then, on each simulation day, the main loop goes through three successive steps: i) update light and N availability in each horizontal soil and canopy layer, partition resources among plant species, calculate photosynthesis, respiration and N acquisition by plant species; ii) calculate demand of assimilates from potential shoot and root morphogenesis and axis ramification; iii) calculate potential assimilate supply to the structural compartments and calculate assimilate partitioning as the minimum between assimilate supply and demand, calculate C and N exchanges among substrate and reserve pools; iv) calculate derivatives of all plant compartments, including leaves and roots and calculate population axis turnover rate (Fig. 1); iv) update all objects (appearance and/or disappearance of leaves, roots and axes in each species). At the end of this daily loop, the simulation goes one step forward if at least one plant species has survived. The loss of a plant species occurs either when population axis density becomes nil, or when the simulated mean axis has no more substrates.

**Figure 2.** Effects of a cut at 5 cm height (on day 0) and of N deprivation (from 0.25 to 0.05 gN m<sup>-2</sup> d<sup>-1</sup> on day 110) on the P and Q partitioning variables between shoot structures, leaf photosynthetic proteins and roots. Simulations were run with *Dactylis glomerata* under a constant environment.



**Design concepts (see Appendix for a detailed view of all model equations).** The specificity of the vegetation sub-model in GEMINI is to simulate plasticity in the form, function and density of plant populations in response to environmental factors and to resource levels, which are partly mediated by biotic interactions (competition and facilitation) (Soussana and Lafarge 1998). This approach effectively unifies two process classes which have previously been modelled separately: i) C and N fluxes exchanged among compartments and with the environment, which have been extensively modelled by ecophysiological and biogeochemical models (e.g. Hilbert et al and Reynolds 1991, Thornley 1990), ii) axis demography, leaf and root

turnover, form and architecture, which have been simulated by morphogenetic and demographic models (e.g. Pagès *et al.* 2004; Lemaire 1999,; Groot and Lantinga 2004). We detail some of the design concepts for these two classes of processes and then the way they are connected within the plant sub-model.

*1. Coordination of C and N fluxes.* In higher plants, autotrophy is obtained by combining light capture by shoots and nutrients and water capture by roots. For an individual plant, the most efficient partitioning of growth would ensure that no resource is in excess, which implies that no single resource becomes limiting (Chapin 1991). This hypothesis of growth co-limitation by multiple resources does not imply, in contrast to optimization, that a plant can foresee its future environmental conditions (Reynolds and Chen 1996). The resource co-limitation hypothesis is more easily applicable to resources captured by distinct plant parts (e.g. light capture by shoots, N capture by roots) (Gleeson and Tilman 1992).

A first version of this multiple resource capture hypothesis is the functional balance hypothesis which assumes that partitioning of growth between shoots and roots tends to balance shoot photosynthesis and root N acquisition. It states that the relative growth of C and N pools is balanced during growth by continuous plastic adjustments in the relative sizes of roots and shoots. This hypothesis was shown to account for a large number of empirical observations (see the review by Wilson 1988).

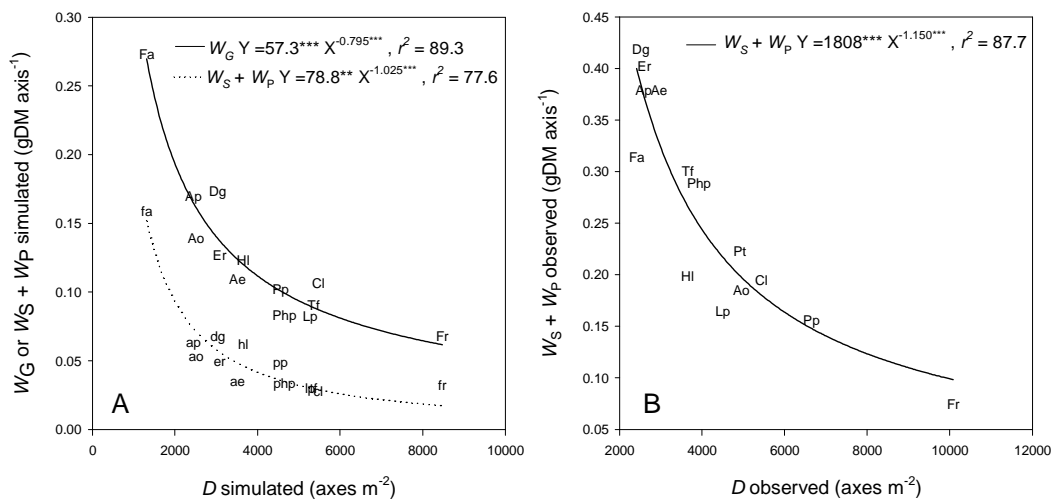
The functional balance hypothesis allows to calculate a partitioning rule leading to co-limitation by light and by N, providing however: i) that specific root and shoot activities are constant, ii) that they do not depend upon the C:N ratio of the plant. This is clearly oversimplistic, since the variation of net photosynthesis with growth conditions, seasons and species, is related to concurrent changes in leaf nitrogen (N) content and to allocation of N between different photosynthetic protein pools (Maire *et al.* submitted). This has prompted the development of partitioning models which include a distinct leaf photosynthetic proteins compartment (e.g. Hilbert and Reynolds 1991).

Moreover, leaf photosynthesis is a metabolic process which combines light driven ( $A_1$ ) and dark ( $A_2$ ) reactions. Leaf photosynthesis depends both upon light capture by chlorophyll antennas and upon  $\text{CO}_2$  capture which is driven by the concentration gradient between leaf surface and stomatal chambers. The mechanistic representation of the dark ( $A_1$ ) and light driven ( $A_2$ ) biochemical processes of leaf photosynthesis (Farquhar *et al.* 1980) has led to the development of the coordination theory, which proposes that leaves are on average co-limited by  $A_1$  and by  $A_2$  and, therefore, by light capture and use for RuBP regeneration and by  $\text{CO}_2$

capture and use by the enzyme Rubisco. This theory has recently been successfully tested for a large range of  $C_3$  species, including pasture grass species (Maire *et al.* submitted). Moreover, the theory allows calculating a single leaf photosynthetic N content per unit area ( $N_{pac}$ ) which ensures co-limitation of photosynthesis by light and by  $CO_2$  capture and use.

GEMINI combines the functional balance and photosynthetic coordination theories in an original way. A key innovation concerns rules for potential assimilate supply to the three structural compartments. Following Hilbert and Reynolds (1991),  $PP$  is the allocation ratio between shoots structures and roots (Eq. 64a).  $QQ$  is the allocation ratio between shoot structures and leaf proteins (Eq. 64b-65). Therefore, the functional balance hypothesis is the main determinant of the balance between shoots and roots, while the coordination hypothesis of leaf photosynthesis (Maire *et al.* submitted) determines the potential partitioning among leaf proteins and shoot structures. By varying the allocation ratios between: a) shoots and roots, in order to keep a balance between photosynthesis and nitrogen uptake, b) between shoot structures and leaf proteins, in order to reach the target leaf protein concentration ( $N_{pac}$ ), the model converges towards a co-limitation of plant growth by the captures of light, of  $CO_2$  and of N.

Whenever,  $P = Q = 1$ , a coordination of N capture by roots, of light capture by shoot structures and of primary carboxylation by photosynthetic proteins is achieved. In this way, plant growth is effectively coordinated and no single process is limiting. A reduction in leaf structures ( $Q > 1$  and  $P > 1$ ) would result in limitation of growth by light capture; a reduction in leaf proteins ( $Q < 1$ ) would result in limitation of growth by Rubisco activity; a reduction in roots ( $P < 1$ ) would result in limitation of growth by N capture.



**Figure 3.** Relationships between simulated mean tiller mass ( $W_g$ ) and simulated mean tiller density across 13 grass species. Simulations were run during 10 yrs in monocultures at 3 cuts per year and for two N supply treatments (N- and N+, 120 and 360 kgN ha<sup>-1</sup> yr<sup>-1</sup> N fertilizer supply, respectively). Slope and intercepts of SMA regressions were calculated according to Warton *et al.* (2006).

1.1 Coordination of leaf and canopy photosynthesis. Several formulations and parameterizations of the original model by Farquhar *et al.* (1980) have been described. Here, we refer to the formulation and parameterization used by Maire *et al.* (submitted) (Table S1). Assimilation rate is usually limited either by the carboxylase activity of the Rubisco or by the electron flux through the chloroplast photo-systems. The maximal rates of these two processes ( $V_{c_{max}}$  and  $J_{max}$ , respectively) scale with leaf proteins content. The intercellular  $CO_2$  concentration varies with stomatal aperture, and this variation is modelled according to Falge *et al.* (1996). The temperature dependence of  $V_{c_{max}}$  and  $J_{max}$  follows a peak function according to Kattge & Knorr (2007), accounting for the acclimation of photosynthetic parameters to the growth temperature during the preceding month.  $V_{c_{max}}$  and  $J_{max}$ , are linearly correlated to the leaf N content (Wohlfahrt *et al.* 1998, 1999), which led to the coordination theory (Chen *et al.* 1993). According to this theory, under given environmental conditions, there is a single leaf N content which results in a co-limitation of leaf photosynthesis by Rubisco activity and by RuBP regeneration. This area based leaf photosynthetic protein content ( $N_{pac}$ ,  $gN\ m^{-2}$ ) maintains a balance between the two processes potentially limiting photosynthesis. Below  $N_{pac}$ , the photosynthesis will be limited by the Rubisco activity and therefore by the amount of leaf proteins. Beyond  $N_{pac}$ , the marginal gain of photosynthesis per unit of leaf proteins is weak and photosynthesis is mainly limited by absorbed radiation. In the GEMINI model, the coordinated leaf N content is a target concentration for the partitioning of assimilates between leaf structure and leaf photosynthetic proteins.

Assimilates partitioned to leaf proteins are distributed among horizontal canopy layers in proportion to leaf area and to the coordinated leaf N content per unit leaf area ( $N_{pac}$ ). Along the vertical canopy profile,  $N_{pac}$  declines with transmitted *PPFD* when everything else is equal. Thus, the coordination theory matches the predicted linear relationship between photosynthetic proteins and transmitted *PPFD* (Chen & Reynolds 1993) which has often been reported (e.g. Hirose and Werger 1987). Air temperature ( $T_a$ ), relative humidity ( $h_s$ ) and  $CO_2$  concentration ( $C_a$ ) also vary along the vertical canopy profile. Higher  $h_s$  and lower  $T_a$  at depth would reduce  $N_{pac}$  for a given *PPFD*, while a lower  $C_a$  would increase it. However, variations in  $T_a$ ,  $h_s$  and  $C_a$  along the vertical canopy profile are neglected in current version of the model.

1.2 Regulation of root N capture. The model separates metabolically active roots and roots which have entered a first stage of senescence (see morphogenesis) and have no more root transporters. N uptake rates are calculated per unit root area. Two forms of inorganic N ( $NO_3^-$  and  $NH_4^+$ ) are considered for uptake and a potential uptake capacity is calculated for



each. However, this uptake capacity may become down-regulated whenever N substrate concentration within the plant increases above a threshold (Imsande and Touraine 1994, Soussana *et al.* 2002).

In the case of legumes, metabolically active roots are assumed to be nodulated and a potential N fixation capacity per unit root mass is defined. Tap roots and stolons developed by pasture legumes are assumed to have no metabolic activity apart from respiration. Therefore, they are not included in calculations of N uptake and N<sub>2</sub> fixation. N fixation capacity is down-regulated whenever the substrate N concentration increases in the plant (Faurie and Soussana 1993; Hartwig *et al.* 1994). N<sub>2</sub> fixation is assumed to be relatively more sensitive to an excess substrate N than inorganic N uptake (Soussana *et al.* 2002).

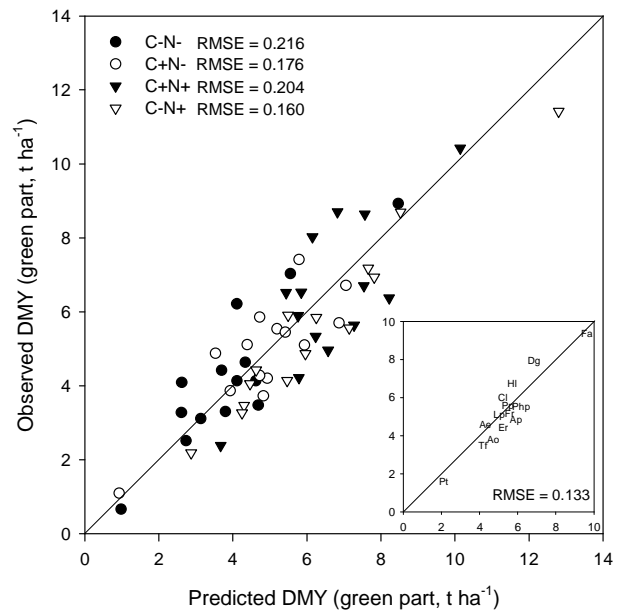
### 1.3 Internal C & N recycling

*Storage and remobilisation.* Pasture grasses accumulate reserve carbohydrates such as fructans and other glucidic polymers mostly within the vacuole. These carbon reserve tend to escape defoliation since they are concentrated within the sheath. Pasture legumes such as clover and lucerne accumulate other carbohydrates such as starch in stolons and in tap roots. Vegetative storage proteins have been evidenced in pasture legumes, but not in grasses (e.g. Millard 1988, Jeuffroy *et al.* 2002). Reserve pools have multiple roles, including tolerance to transient resource limitation induced by competition, resilience to seasonal stress conditions (e.g. winter), rapid recovery from extreme events such as defoliation. Moreover, reserve pools avoid the buildup of substrates which would lead to downregulation of metabolic processes such as N uptake and fixation (Lemaire 1999) and are needed to support the costs of reproductive growth.

GEMINI considers labile and slow reserve C and N pools. Slow reserve pools are especially important in species developing specialized organs such as stolons (e.g. *Trifolium repens*), rhizomes (e.g. *Elytrigia repens*) and tap roots (e.g. *Festuca paniculata*). Both labile and slow reserves are modelled using a buffer formalism, which can be tuned with the *rem* parameter. This formalism has the advantage of prescribing in a steady state the relative size of reserves compared to substrates. When *rem*=1, the steady state ratio between substrates and reserves masses is equal to the ratio between the remobilisation and storage first order parameters. By increasing the value of *rem*, the potential rate of remobilization is increased for a given size of the reserve pool. This parameter can therefore be used to increase remobilization intensity at the expense of the duration of the remobilization period.

*Resorption at senescence.* GEMINI follows the efficiency hypothesis (Franklin and Agren, 2002; Kazakou *et al.* 2007), by considering distinct efficiencies of resorption for leaf proteins, for carbon in roots and in shoot structures and for nitrogen in roots and in shoot structures. Substrate and reserve carbon and nitrogen undergo full resorption during senescence and are therefore not lost. Therefore, C and N in labile pools (substrates, reserves, proteins) are assumed to be mostly recycled during senescence, while cell walls from leaf structures are mostly lost.

**Figure 4.** Simulated versus measured above-ground vegetative dry matter yields of 14 grass species grown in monocultures with four management treatments (C-, C+: 3 and 6 cuts per year; N-, N+: 120 and 360 kgN ha<sup>-1</sup> yr<sup>-1</sup> N fertilizer supply). Model parameterization and optimization used only the C-N+ treatment.



## 2. Morphogenesis model

2.1 Plant morphology and architecture. Plant form is created during ontogeny by morphogenetic processes that involve a number of scales, ranging from cell to population, through tissues and organs (Enquist and Niklas, 2002). Clonal plants can be seen as colonies of population units, e.g. tillers in grasses (Gilet, 1980) and growing points in clover (Soussana *et al.*, 1995). During the vegetative growth of grasses and of clover, a single meristem forms all shoots of a population unit, which can therefore best be described as an axis. This axis forms several primary root meristems, usually two per leaf emitted (Matthew *et al.* 1998). These meristems develop primary roots, that may develop secondary meristems leading to the outgrowth of secondary roots. The maximum root branching order is usually equal to or less than 3 in pasture grasses and in clover.

This simplified description of plant populations and their morphology is used by the GEMINI model which effectively combines three hierarchical levels, the plant population, the axis, and the individual root or leaf. Based upon the morphological description at the axis level, the model calculates a 2-D architecture by defining the relative positions of the bases and tips of each root and leaf. The azimuth of roots and of leaves is not calculated, therefore the model provides only a 2-D description and not a full 3-D architecture. Roots are assumed

to be linear segments, which length is however greater or equal to the distance between tip and basis, when root tortuosity is greater than one. The shape of individual grass leaves is assumed to follow a rectangular hyperbola, which is adjusted from the canopy height and from the tiller density (Soussana *et al.* 2000b). The shape of clover leaves is simulated, assuming a vertical petiole and a fixed leaf lamina angle (20°, Faurie *et al.* 1996).

This simple but robust axis-centered 2-D architectural description is then scaled up to the population level by assuming that all plant axes are identical, thereby generating a 1-D distribution of leaf and of root area in the horizontal canopy and soil layers which is used by the competition sub-model. There are, however, some clear limits to this simplified approach of plant morphology since it does not account for stems and for internodes which may position leaf bases in upper canopy layers. The morphological sub-model is therefore restricted to vegetative grasses and to clovers. More complex architectures, which include stems and internodes, such as reproductive grasses, leafy stem legumes and herbs which encompass contrasting life forms such as rosette plants, creeping herbs and tall-statured biennials cannot yet be simulated.

2.2 Coordination of potential morphogenesis. According to the metabolic scaling theory, plant size influences nearly all of the structural, functional and ecological characteristics of organisms. A general theory of resource distribution through hierarchical branching networks has been applied to the case of vascular plants (West *et al.* 1999), showing the role of the topology of the branching network for the assimilate demand and for the body size (Enquist and Niklas 2002).

In GEMINI, morphogenesis generates a simplified branching network of shoot and root parts through six categories of morphogenetical processes: emission, elongation, branching and vegetative multiplication, senescence and axis death. Each of these processes has a temperature dependent potential rate. Leaf elongation and vegetative multiplication are, in addition, also controlled by light mediated signals (photoperiod and light extinction at ground level, respectively). The number of growing leaves and roots is calculated on each day, based on the thermal time between emission and maturity (Lemaire 1999). For each growing plant part, potential morphogenesis generates on each day an additional volume, through an allometric relationship with the length increment generated by elongation. Hence, the total volume increment generated by the growth of shoots and roots can be calculated on a daily basis per plant axis.

Some morphogenetical processes are coordinated. The thermal time between two successive emission events of leaves or roots (i.e. the phyllochron for leaves) is used as a biological clock controlling the ontogeny of the plant. First, the duration of leaf elongation varies with phyllochron (Lemaire 1999), since the number of growing leaves per axis is assumed to be constant (between 1 and 2 for grasses, Gilet 1980 and clover, Soussana *et al.* 1995). Second, leaf senescence starts after a thermal time which is a multiple of the phyllochron since the number of mature leaves per axis is assumed to be constant. Third, vegetative multiplication is also constrained by phyllochron, since the potential site-filling rule (Brereton 1994) states that the number of axillary buds varies with phyllochron.

While roots and leaves share common properties (in terms of emission and elongation), roots also have specific properties. Root hierarchy constrains the emission rate, the diameter, length and longevity of roots. Roots of higher order are emitted more frequently, are thinner, shorter and short-lived compared to roots of lower branching order (Pagès *et al.* 2004). Root branching only occurs for roots with an order lower than the maximum (e.g. when the maximum branching order is 3, only primary and secondary roots can branch). The model implicitly assumes that a pair of primary roots is emitted for each phyllochron. However, the turnover of primary roots is not explicitly simulated on the average axis, since the death of primary roots on that axis would lead to axis death. Rather, axis death is calculated at the population level, through a baseline death rate which is increased whenever relative growth rate becomes negative and when reserves are low.

Leaf and root (of order greater than one) senescence affects the area of these plant parts. With leaves, senescence starts from the leaf tip and progresses towards the leaf basis. Dead leaves are assumed to be detached from the plant axis. Root senescence is also a gradual process, with three successive stages: i) transition from metabolically active roots to roots which have lost active metabolism but can still transport water, ii) transition from ‘passive’ roots to dead but still attached roots, iii) dead and detached roots. Leaf and root senescence tends to balance emission, thereby leading to a steady-state architecture which converges towards a fixed number of growing, mature and senescing leaves and of active, passive and dead primary and higher order roots. Therefore, the potential rates of the morphogenetic processes constrain the morphology and architecture of the plant populations, leading to coordination between leaf and root numbers.

3 Coordination of Form and Function. The dual description (morphology and metabolism) of plant populations provided by the model is unified considering a minimum law. Both

ontogeny (morphogenetical processes) and functional balance (physiological processes) may limit the actual growth rate of roots and shoots. Plant populations are therefore driven through a dually constrained manifold that keeps within plastic limits their form and function.

Supply limitation occurs whenever assimilates supply is less than the assimilate demand, which is calculated from the potential volumetric morphogenesis of shoots and roots and the C and N contents of the corresponding tissue volumes. Demand limitation occurs whenever assimilate demand is less than assimilate supply, leading to excess assimilates being partitioned to the C and N substrate pools.

Resorption during leaf and root senescence leads to C and N fluxes towards the substrate pools. Therefore, part of the assimilate supply for tissue growth depends upon tissue senescence. In the same way, axis death provides through resorption additional substrates, which may be used for vegetative multiplication, that is the emission and outgrowth of new axes. Thus, ontogeny not only requires, but also provides assimilates.

In a dynamic loop, morphogenesis leads to changes in the length and area of root and shoot captors, which affects resource capture and availability and hence assimilate supply for morphogenesis. At the population level, vegetative multiplication of axes leads to lower resource availability for each individual axis, to lower substrate levels and, hence, to increasing limitations on the formation of new axes. Population density is therefore self-limited and self-thinning is an emerging property of the model (see results).

Vegetative multiplication implies a transition from heterotrophy to autotrophy of the newly formed axes (e.g. tillers). Autotrophy is assumed at the stage when the net carbon balance (i.e. photosynthesis minus maintenance respiration) of a newly formed axis becomes positive, as a result of leaf extension into unshaded canopy layers. Autotrophy is therefore gained earlier in open compared to dense stands. On average, autotrophy accounts for ca. two thirds of the total C required for the construction of a new tiller that has reached maturity (i.e. two leaves or more). To achieve high quality, model standards mass balance (C and N) is continuously checked by independent calculations.

**Integration system.** The model runs in a robust, flexible and portable platform allowing the coupling of numerical sub-models composed by set of ordinary differential equations. The sub-models are actually considered in this paragraph as set of ordinary differential equations (Cellier & Koffman 2005). This platform, UNIF (Unified Numerical Integration Framework), is based on a fully object-oriented structure. It has been developed with the C<sup>++</sup>

language and uses the classical relationships of the object-oriented paradigm (mainly inheritance and composition). These objects are referenced in runtime modifiable lists. A flexible graphical front-end using the VCL library of C++ Builder is generated from the tree of modules.

**Initialization.** GEMINI simulates the vegetative growth from one to several plant populations. The initial biomass of structural compartments conditions the number and the size of leaf and root organs. An option of the UNIF platform allows saving the model state during the simulation and reloading the model with plants in equilibrium.

**Data for model parameterization and evaluation.** Out of a total of 100 parameters, 65 have been considered as constant across the grass species with a value taken from the literature (Table S6). The remaining parameters (Table 1) were estimated from plant trait values in a field experiment comparing 13 grass species grown in monocultures (Pontes *et al.* 2007, Maire *et al.* 2009).

This experiment was described in details by Pontes *et al.* (2007). It was established in an upland area of central France (Theix, 45°43'N, 03°01'E, 870 m a.s.l.) on a granitic brown soil (Cambisol, FAO). The local climate is semi-continental, with a mean annual temperature of 9°C and a mean annual rainfall of 760 mm. 13 native perennial C<sub>3</sub> grass species that co-occur in mesic permanent grasslands were studied: *Alopecurus pratensis*, *Anthoxanthum odoratum*, *Arrhenatherum elatius*, *Dactylis glomerata*, *Elytrigia repens*, *Festuca arundinacea*, *Festuca rubra*, *Holcus lanatus*, *Lolium perenne*, *Phleum pratense*, *Poa pratensis*, *Poa trivialis*, *Trisetum flavescens*. A *Lolium perenne* cultivar ('Clerpin') was added as a control. The experimental design has 3 complete randomized blocks each crossing two factors: cutting frequency (3 and 6 cuts per year, C- and C+, respectively) and N fertilizer supply (120 and 360 kgN ha<sup>-1</sup> yr<sup>-1</sup>, N- and N+, respectively). Phosphorus and potassium were supplied in spring at non-limiting rates for growth. When soil water content (SWC) was below 10%, all plots were irrigated (see Pontes *et al.* 2007 for full details). Plant traits (Table 1) were measured in all treatments, but the non-limiting N supply (N+) and low disturbance (C-) treatment, which correspond to non-limiting conditions for morphogenetical development and above-ground productivity. The C-N+ treatment was used for model parameterization. Other treatments (C+N+, C-N- and C+N-) were used for an independent evaluation of the model.

Shoot morphology parameters were derived from single ( $L_{leaf0}$ , maximal leaf length,  $F_{sheath}$ , fraction of sheath in total leaf length;  $ng_{leaf}$ ,  $nm_{leaf}$ , growing and mature leaf number per

tiller,  $ph_0$ , phyllochron and  $LDMC$ , leaf lamina dry-matter per unit fresh-matter), or combined trait measurements (leaf allometry parameters  $a_{AL}$ ,  $b_{AL}$ ,  $a_{WL}$ ,  $b_{WL}$  were fitted from relationships between lamina area or volume and leaf length). The two remaining shoot parameters ( $C$ , which controls leaf lamina angle for a given canopy height and density, and  $b_{LER}$ , power coefficient of temperature response of leaf elongation) were estimated from observations of leaf angles and of earliness of vegetative spring growth, respectively.

Root morphology parameters were derived from measurements on root ingrowth cores filled with vermiculite and supplied with slow release fertilizers (for full details see Maire *et al.* 2009). In the same way, parameter values were derived from single ( $rr_{root1}$ , radius of primary roots,  $RDMC$ , root dry-matter content,  $Order_{max}$ , maximum root branching order), or combined traits ( $Orl$ , branching order dependency, which were obtained from radius measurements of root orders).  $L_{rootmax1}$ , the potential length of primary roots was estimated from Kutschera (1970) root atlas and from the correlation between maximal plant height and rooting depth (Craine *et al.* 2002). Two parameters ( $LL_{plast}$ , the branching order dependency of potential root length and  $Tr$ , the thermal time interval between two successive root emission events) were optimized by maximizing axis biomass ( $W_G$ ).

The two population demography parameters were optimized by fitting simulated to measured tiller density ( $D$ ) per unit ground area. Root chemical composition parameters were derived from measured C and N contents in below-ground plant parts (Picon-Cochard, personal communication). C fraction in shoot structures was derived from measurements in mature green leaves. The N fraction of shoot structures was estimated from the measured N contents of senescent leaves (Maire *et al.* 2009).

Finally, species specific physiological parameters were derived from: i) measurements of N ( $R_P$ ) and dry-matter ( $R_C$ ,  $R_N$ ) resorption during leaf senescence (Maire *et al.*, 2009), ii) measurements of root uptake potentials for ammonium and nitrate ( $Su_{0\_NH_4}$ ,  $Su_{0\_NO_3}$ ) in root ingrowth cores (Maire *et al.* 2009), iii) the potential size of the slow C reserve pool ( $W_{rCmax}$ ) was estimated for each species as the minimum size stabilizing during winter the C substrate pool. The potential size of the slow N reserve pool was estimated at one tenth of that of the slow C reserve pool.

**Simulation runs.** Emerging properties of the model were tested under constant environmental conditions ( $T_a = 14^\circ\text{C}$ ,  $PPFD = 700 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ) to test the short-term responses of the model to disturbance (cutting) and to nutrients stress (N deprivation). These runs used *Dactylis glomerata*. The restart procedure was used to initialize then simulations.

To compare with field data, simulations were run with daily climatic data recorded at the experimental site in 2003 and 2004 (temperature, *PPFD*, precipitation and air humidity). The same timing (day of year) was applied for the fertilisation and cutting events in the model and in the experimental treatments, as well as the same amounts of fertilizer N supply. Since there was no soil assumed, a daily net soil mineralization was assumed at  $0.11 \text{ gN m}^{-2} \text{ d}^{-1}$ . The dynamics of N fertilizer release in the soil were simulated, assuming a pulse and decline over one month. The restart procedure was used to initialize the simulations. The relationships between mean tiller mass and mean tiller density were compared across species and for two N fertilizer supplies (N-, N+) at three cuts per year.

**Testing the role of plasticity.** To test the role of plasticity for productivity and its stability along resource and disturbance gradients, the full GEMINI model (P<sub>1</sub>) was compared with degraded versions offering reduced plasticity and coordination of growth:

- P<sub>2</sub>, no axis demography (*intcl* and *Tsen<sub>0</sub>* set to zero), resulting in constant axis density,
- P<sub>3</sub>, same as P<sub>2</sub> but without explicit root morphogenesis,
- P<sub>4</sub>, same as P<sub>2</sub> but without explicit shoot morphogenesis,
- P<sub>5</sub>, same as P<sub>2</sub> but without explicit root and shoot morphogenesis,
- P<sub>6</sub>, same as P<sub>5</sub> with equal distribution of assimilates to leaf structure and leaf proteins (*q* is set to 0 in Eq.64b, therefore  $\lambda_S = \lambda_P$ ),
- P<sub>7</sub>, same as P<sub>5</sub> with equal distribution of assimilates to leaf structure and roots (*q* is set to 0 in Eq. 64a, therefore  $\lambda_S = \lambda_R$ ).

These model versions were first compared in monoculture. Three grass species, which are representative of three plant N strategies (Maire *et al.* 2009), were used: *Anthoxanthum odoratum* (short and exploitative grass), *Arrhenatherum elatius* (tall and exploitative grass), and *Festuca arundinacea* (tall and conservative grass). Simulations were run during 10 years with the climate (years 2003-2004 in loop) and management conditions of the experimental site. Spin-up runs and a restart procedure allowed initial plant populations to be close to steady-state. Simulations of a plant population were stopped whenever the substrate C concentration increased above an unrealistic value (greater than the structural mass). Means were calculated over 10 yrs, therefore considering a nil productivity and dry matter yield for populations which were stopped. Simulations in monocultures and mixtures lasted on average 1722 and 601 days.

Moreover, simulated species and model versions were compared along resource and disturbance gradients:



- A light gradient with 100, 80 and 60 % of the daily PPFD of the experimental site,
- A nitrogen gradient with N supply of 360, 120 and 60 kgN ha<sup>-1</sup> yr<sup>-1</sup>,
- A disturbance gradient with 1, 3, 6 and 8 cuts per year.

Finally, the model versions were compared by simulating binary mixtures, in order to test the role of plasticity and coordination for the outcome of biotic interactions.

**Data analysis.** Simulated and measured above-ground DM yields were compared using the root mean square error coefficient (RMSE):

$$\text{RMSE} = \left[ \sum_{i=1}^n (P_i - O_i)^2 / n \right]^{0.5} \cdot \frac{1}{O}$$

where  $P_i$  and  $O_i$  are respectively predicted and observed values,  $n$  the sample number and  $O$  is the mean of observed sample. The index is comprised between 0 and 1. When it is below 0.2, the prediction is significant.

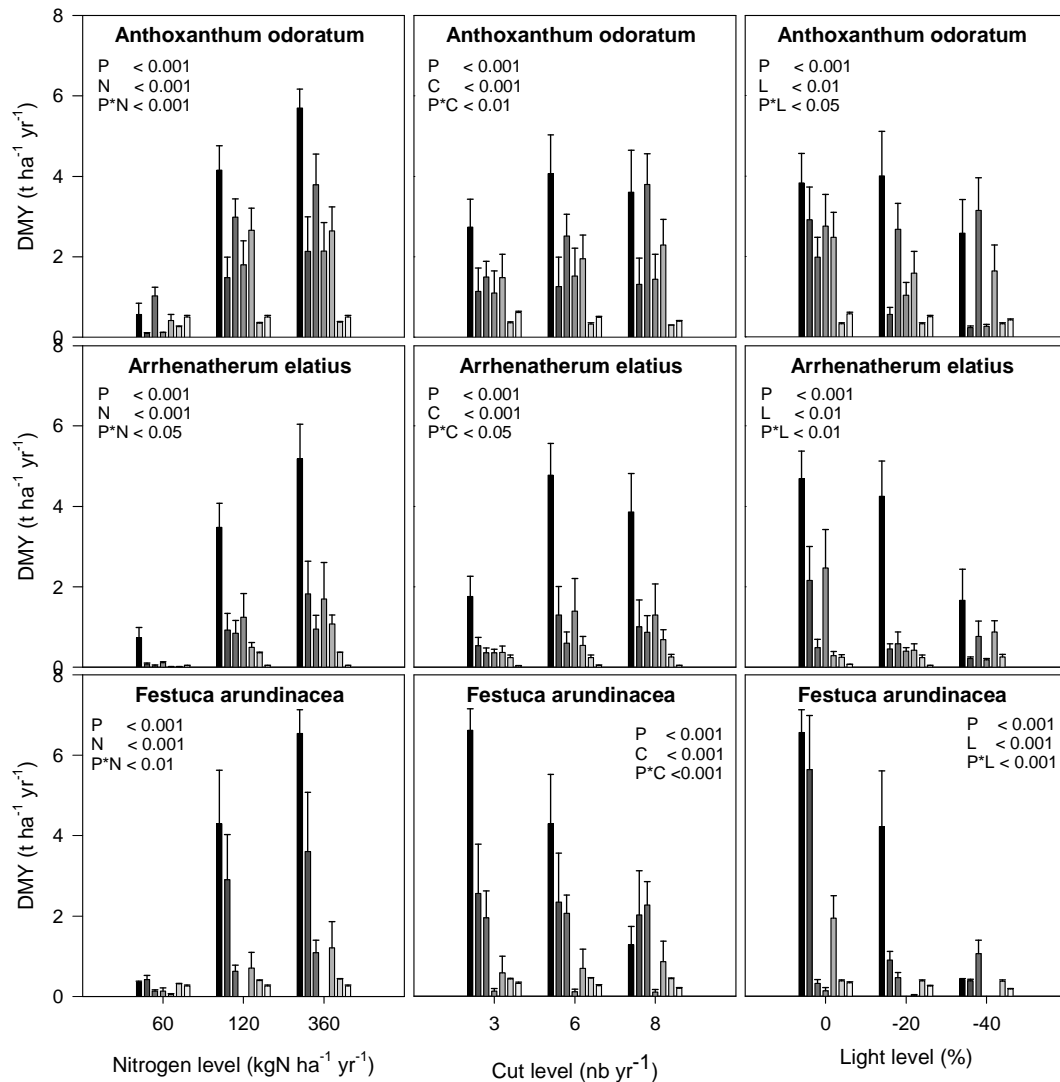
## RESULTS

**Simulating co-limitation of growth by light and inorganic N capture.** Under constant daily environmental conditions, the model displays stabilizing properties after abrupt restrictions of shoot and root activities by cutting and N deprivation, respectively (Fig. 2).

After a cut, the  $P$  partitioning variable peaks at high values, restricting root growth and increasing shoot structure growth. During regrowth, the gradual increase in shoot photosynthesis leads to an exponential decline in  $P$  and this variable tends to one (Fig. 2 A). This convergence indicates that a functional balance between roots and shoots has been re-established. Cutting also induces a sharp drop in the  $Q$  partitioning variable, thereby inducing a preferential partitioning to leaf photosynthetic proteins compared to shoot structures. During regrowth, the fast replenishment in photosynthetic proteins leads to a convergence of  $Q$ . Within one month after a cut,  $P$  and  $Q$  are both close to one which indicates that simulated plants are again co-limited by light and nitrogen capture.

Shortly after nitrogen deprivation,  $P$  declines as a result of a reduced root inorganic N uptake (Fig. 2B). This leads to preferential partitioning to roots compared to shoot structures. The increase in root N uptake activity, which is also mediated by derepression of root N uptake capacity, leads to a gradual convergence of  $P$  towards one. For moderate N stress,  $Q$  is little affected by inorganic N deprivation (Fig. 2B) and is close to one. Mostly by adjusting

their root:shoot ratio and their N uptake capacity, N deprived plants therefore also tend towards a co-limitation of growth by light and by N capture.



**Figure 5.** Simulated above-ground dry-matter yields of three grass monocultures (*Anthoxanthum odoratum*, *Arrhenatherum elatius*, *Festuca arundinacea*) along a disturbance (cutting frequency: 1, 3, 6 and 8 cuts yr<sup>-1</sup>) gradient and along nitrogen supply (60, 120 and 360 kgN ha<sup>-1</sup> yr<sup>-1</sup> from substrate and fertilizer) and light (100, 80 and 60% of incident daily *PPFD*) gradients. The full GEMINI model (P<sub>1</sub>) was compared with versions increasingly (P<sub>2</sub> to P<sub>7</sub>) restricting plasticity and coordination of plant form and function (see Methods). P<sub>2</sub>, no axis turnover; P<sub>3</sub>, same as P<sub>2</sub> but without explicit root morphogenesis; P<sub>4</sub>, same as P<sub>2</sub> but without explicit shoot morphogenesis; P<sub>5</sub>, same as P<sub>2</sub> but without explicit root and shoot morphogenesis; P<sub>6</sub>, same as P<sub>5</sub> with equal distribution of assimilates to leaf structure and leaf proteins; P<sub>7</sub>, same as P<sub>5</sub> with equal distribution of assimilates to leaf structure and roots.

**Simulating size vs. density relationships.** Between species variations in mean individual shoot mass ( $W_S + W_P$ ) and mean density ( $D$ ) of plant axes were negatively correlated according to a power (exponent -1.03) law (Fig. 3 A). Data obtained in spring (Pontes 2006) in the field experiment showed a similar exponent (-1.15) between individual shoot tiller mass and tiller

density (Fig. 3B). Simulations of size vs. density relationships with both shoots and roots (Fig. 3A,  $W_G$ ) indicated a lower exponent in absolute value (close to  $-3/4$ ) of the size vs. density relationship.

**Table 2.** ANOVA (General Linear model) for the effects of the plant species (*Anthoxanthum odoratum*, *Arrhenatherum elatius* and *Festuca arundinacea*), plant plasticity (P1 to P7 versions of the model, see Methods), cutting frequency, incident light and nitrogen supply factors on simulated dry-matter yield (*DMY*), fraction of absorbed photosynthetically active radiation (*FAPAR*) and nitrogen uptake rate (*Su*). A) Monocultures, B) Binary mixtures. df, degree of freedom, variance explained (Expl. Var., %) and statistical significance (ns, non significant).

A) Monoculture		<i>DMY</i>		<i>FAPAR</i>		<i>Su</i>	
Factors	df	Expl. Var.	<i>P</i>	Expl. Var.	<i>P</i>	Expl. Var.	<i>P</i>
Species	2	13.5	< 0.001	2.7	< 0.001	24.0	< 0.001
Plasticity	6	23.6	< 0.001	42.2	< 0.001	32.3	< 0.001
C	3	0.6	< 0.01	6.3	< 0.001	0.7	< 0.01
N	2	28.9	< 0.001	11.8	< 0.001	27.8	< 0.001
Light	2	3.8	< 0.001	3.7	< 0.001	3.0	< 0.001
Species*Plasticity	12	9.0	< 0.001	16.6	< 0.001	5.0	< 0.001
Species*C	6	-	ns	-	ns	-	ns
Species*N	4	0.7	< 0.01	-	ns	-	ns
Species*Light	4	-	ns	2.7	< 0.001	-	ns
Plasticity*C	18	1.4	< 0.001	-	ns	0.6	< 0.01
Plasticity*N	12	8.6	< 0.001	3.3	< 0.001	2.2	< 0.001
Plasticity*Light	12	8.4	< 0.001	7.5	< 0.001	4.3	< 0.001
C*N	6	-	ns	1.0	< 0.01	-	ns
C*Light	6	-	ns	-	ns	-	ns
N*Light	4	1.4	< 0.001	2.1	< 0.001	-	ns
Total	653	$r^2 = 78.0$	< 0.001	$r^2 = 67.2$	< 0.001	$r^2 = 88.1$	< 0.001
B) Mixture		<i>DMY</i>		<i>FAPAR</i>		<i>Su</i>	
Factors	df	Expl. Var.	<i>P</i>	Expl. Var.	<i>P</i>	Expl. Var.	<i>P</i>
Mixture	2	-	ns	0.8	< 0.01	1.2	< 0.001
Species	2	4.4	< 0.001	0.5	< 0.05	30.4	< 0.001
Plasticity	6	11.4	< 0.001	19.6	< 0.001	29.0	< 0.001
C	3	8.9	< 0.001	2.6	< 0.001	1.0	< 0.001
N	2	17.1	< 0.001	4.3	< 0.001	24.2	< 0.001
Light	2	-	ns	-	ns	3.9	< 0.001
Mixture*Plasticity	12	4.9	< 0.001	9.2	< 0.001	1.7	< 0.001
Mixture*C	6	2.5	< 0.001	2.6	< 0.001	0.2	< 0.01
Mixture*N	4	-	ns	-	ns	0.3	< 0.001
Mixture*Light	4	-	ns	-	ns	-	ns
Species*Plasticity	12	17.5	< 0.001	41.9	< 0.001	2.9	< 0.001
Species*C	6	12.0	< 0.001	12.7	< 0.001	0.9	< 0.001
Species*N	4	3.4	< 0.001	4.2	< 0.001	0.7	< 0.001
Species*Light	4	-	ns	-	ns	-	ns
Plasticity*C	18	10.5	< 0.001	-	ns	1.8	< 0.001
Plasticity*N	12	4.2	< 0.001	1.6	< 0.01	0.9	< 0.001
Plasticity*Light	12	2.3	< 0.001	-	ns	0.7	< 0.001
C*N	6	-	ns	-	ns	0.2	< 0.05
C*Light	6	0.9	< 0.05	-	ns	-	ns
N*Light	4	-	ns	-	ns	-	ns
Total	1140	$r^2 = 59.1$	< 0.001	$r^2 = 52.2$	< 0.001	$r^2 = 88.3$	< 0.001

**Predicting above-ground net primary productivity in monocultures.** In the C-N+ treatment, four parameters (i.e. two root morphology, *OrL* and *Tr*, and two axis demography parameters, *Tsen<sub>0</sub>* and *Intcl*) had to be optimized from above-ground DM yield (*DMY*) and tiller density, respectively. Moreover, most species specific parameter values were derived from plant trait measurements in this field treatment. Therefore, the good agreement (RMSE = 0.160, Fig. 4) between simulated and measured means of annual *DMY* in the C-N+ treatment indicates that the optimization procedure was successful, but cannot be used to demonstrate the predictive power of the model.

The three other management treatments were then simulated by GEMINI using exactly the same set of parameter values and modifying only the cutting frequency and N supply factors. Simulated and measured annual *DMY* of these independent treatments were in good agreement (RMSE values of 0.216, 0.176 and 0.204 for the C-N-, C+N- and C+N+ treatments) with no systematic bias. Moreover, species ranks (Fig. 4, insert) were significantly correlated when comparing simulated and measured DM yields of the grass monocultures ( $P < 0.001$ ,  $P < 0.01$ ,  $P < 0.05$ ,  $P < 0.05$  for C-N+, C-N-, C+N+, C+N-, respectively).

**Plant plasticity and simulated above-ground productivity in monocultures.** The role of plasticity and coordination for the *DMY* and its stability along cutting frequency, nitrogen supply and light gradients was tested with three grass species, which are representative of contrasted N strategies (Maire *et al.*, 2009) (Fig. 5, Table 2A). The full model (P1) provided a higher *DMY* (Tukey's post-ANOVA comparison of multiple means,  $P < 0.05$ ) than other model versions that restricted plasticity and coordination (Fig. 5). An intermediate *DMY* was obtained for model versions without tiller dynamics and/or root, shoot morphogenesis (P<sub>2</sub>, P<sub>3</sub>, P<sub>4</sub>, and P<sub>5</sub> versions). Model versions which, moreover, suppressed coordination between shoot structures and roots, or between shoot structures and leaf proteins (P<sub>6</sub> and P<sub>7</sub> versions) had significantly lower (Tukey,  $P < 0.05$ ) *DMY* than other versions. The large role of plasticity for *DMY* was underlined by a 52 % share of total variance for this factor and its interactions with other factors.

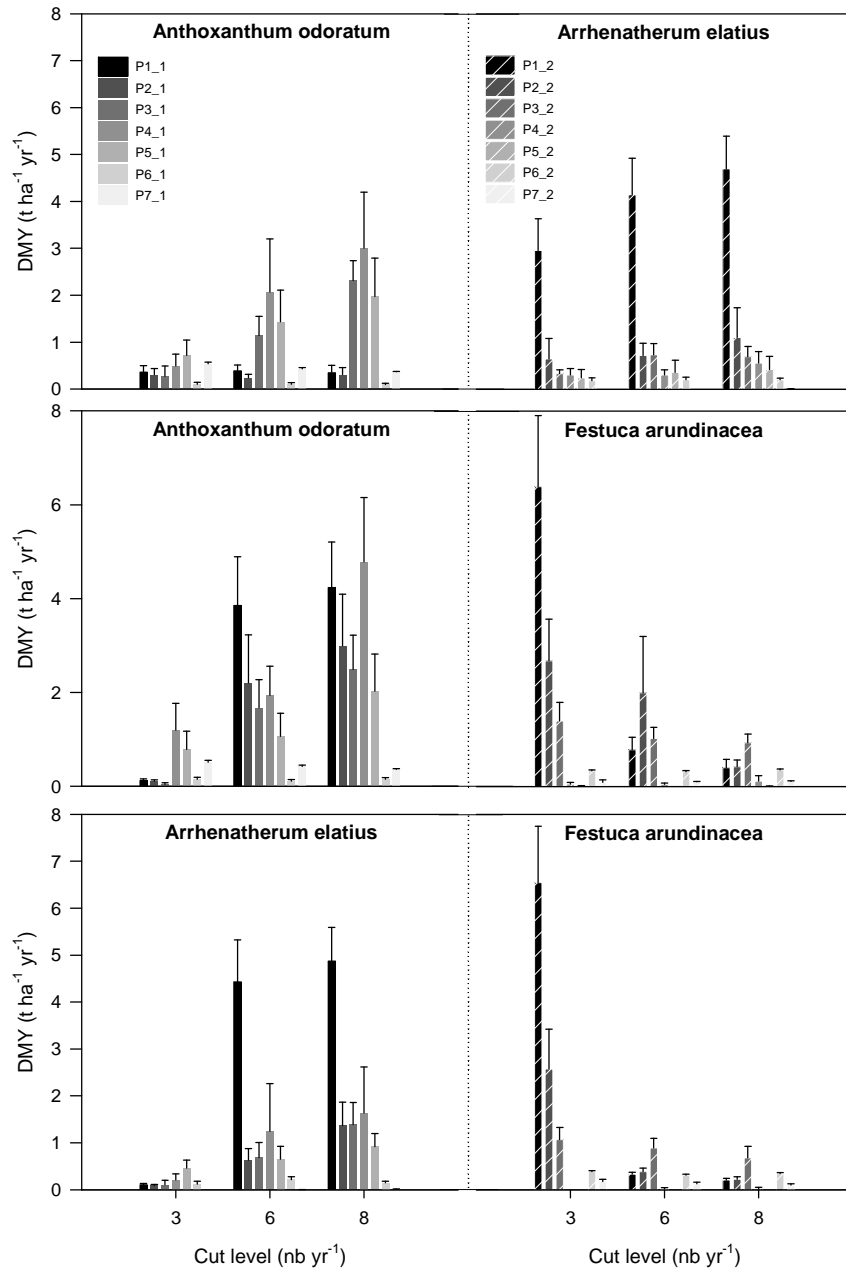
The responses of *FAPAR* and *S<sub>u</sub>* also varied strongly with plasticity level (42 and 32 % of total variance, Table 3A). An explicit root morphogenesis (P<sub>1</sub>, P<sub>2</sub> and P<sub>4</sub> versions) significantly increased root uptake activity (*S<sub>u</sub>*) compared to model versions without root morphogenesis and architecture ( $P < 0.05$ , Tukey's post-hoc ANOVA test, data not shown). An explicit shoot morphogenesis (P<sub>1</sub>, P<sub>2</sub> and P<sub>3</sub> versions) increased the absorbed radiation (*E<sub>a</sub>*) compared to intermediate plasticity (P<sub>4</sub> and P<sub>5</sub>) (data not shown).

With full plasticity ( $P_1$ ), the three grass species showed contrasted behaviours in response to environmental gradients. *DMY* responses to N fertilisation indicated a strong increase for all species, but *Festuca arundinacea* which reached a plateau (see P1 Fig. 5). *DMY* responses to cutting frequency were smaller than with N supply and displayed contrasted slopes among species (see P1 Fig. 5). *Festuca arundinacea* reached its optimum *DMY* around 3 cuts per year; *Arrhenatherum elatius* around 6 cuts  $\text{yr}^{-1}$  and *Anthoxanthum odoratum* between 6 and 8 cuts  $\text{yr}^{-1}$  (Fig. 5). *Festuca arundinacea* *DMY* decreased strongly with increasing shade, while the two other species were less affected (Fig. 5). In contrast, to the full model version ( $P_1$ ), there was almost no increase in *DMY* for the least plastic versions ( $P_6$  and  $P_7$ ) when light and N supply levels were increased and when disturbance level was reduced (Fig. 5).

**Plasticity, productivity and dominance in binary mixtures.** Within binary mixtures, the fraction of total variance (11.4, 19.6 and 29.0% for *DMY*, *FAPAR* and *Su*, respectively, Table 3B) attributed to the plasticity level was relatively smaller than in monocultures. However, the plasticity times species interaction explained also a substantial share of the total variance (17.5, 41.9 %, respectively) of *DMY* and of *FAPAR*. The decline in *DMY* at reduced levels of plasticity was not systematically observed in mixtures. However, *DMY* was always low when partitioning coordination was suppressed ( $P_6$ ,  $P_7$ , Fig. 6).

In simulated binary mixtures, the dominance of *F. arundinacea* markedly declined with cutting frequency (Fig. 6). At three cuts per year, this tall grass over competed simulated *A. odoratum* and *A. elatius*, which were conversely dominant at higher cutting frequencies (Fig. 6). This disturbance induced change in dominance became less marked when root and shoot morphogenesis were not modelled explicitly ( $P_2$  and  $P_3$ ) and was suppressed when partitioning coordination was knocked out ( $P_6$  and  $P_7$ ). In the latter case, the *DMY* of simulated *F. arundinacea* was always close to zero (Fig. 6).

Within simulated mixtures of *A. odoratum* and *A. elatius*, *Arrhenatherum elatius* became increasingly dominant at high compared to low frequency when full plasticity was included. In contrast, when explicit root and shoot morphology were suppressed ( $P_3$ ,  $P_4$  and  $P_5$ ) simulated *A. odoratum* was favoured by an increased cutting frequency (Fig. 6). Therefore, the outcome of simulated biotic interactions depended upon model assumptions on the degree of plant plasticity.



**Figure 6.** Simulated *DMY* of binary mixtures of *Anthoxanthum odoratum*, *Arrhenatherum elatius* and *Festuca arundinacea* along a cutting frequency (3, 6 and 8 cuts per year) gradient. Figures in the same row compare the two component species of a binary mixture. The full GEMINI model ( $P_1$ ) was compared with versions increasingly ( $P_2$  to  $P_7$ ) restricting plasticity and coordination of plant form and function. For abbreviations, see Figure 3.

## DISCUSSION

**Emerging properties of the model.** By combining an individual centred approach with an hypothesis of coordination between C and N metabolisms, shoot and root morphogenesis and tiller demography (Soussana *et al.* 2000a,b; Maire *et al.* submitted), we have developed a mechanistic model linking the dynamics of plant populations and ecosystem scale fluxes. Despite its apparent complexity, the GEMINI model is based on sets of mechanistic equations

which are derived from first order principles, have been widely published and can therefore be considered as well established. Moreover, the model brings an unprecedented degree of realism, through an explicit dynamic description of plant form and function, and most, if not all, output variables can be compared with ecophysiological, ecological and agronomical measurements in field and controlled environment studies.

The full model (P1) shows emerging stabilizing properties after disturbance or nitrogen stress through changes in the allocation of growth. After cutting, P peaks and Q drops which induces a preferential partitioning of substrates first to leaf proteins and then to shoot structures, at the expense of roots. This coordination of growth replenishes leaf N content and increases leaf area. Conversely, after a decline in inorganic N availability, preferential partitioning to roots takes place, thereby restoring a functional equilibrium. Moreover, the activity of root transporters is de-repressed since plant N substrate concentration declines (data not shown). These emerging properties show that a co-limitation of plant growth by light, carboxylation activity and N capture tends to be re-established through changes in root and shoot size and activity, despite disturbance and nitrogen stress.

Coordination at population scale between the size and the density of the tillers is another emerging property of the model. The self-thinning rule relates plant mass to plant density in crowded, even-aged stands by a power-law equation with an exponent  $-3/2$ . The rule is widely accepted as an empirical generalization and quantitative rule that applies across the plant kingdom (e.g. Sackville-Hamilton *et al.* 1995). It is remarkable that the combination of detailed ecophysiological and morphogenetical processes at the individual plant scale results in a self-thinning rule relating size and density across simulated grass species, with an exponent directly comparable to that calculated from field measurements. However, given that measurements were performed in spring and included some reproductive tillers, measured tiller mass was often higher than simulated mean vegetative tiller mass. Interestingly, both model and measurements show an exponent close to 1, and therefore substantially lower than the  $-3/2$  exponent (but see Enquist *et al.* 1998). De Kroon *et al.* (1992) concluded that competition between ramets within clones appears to be asymmetric, whereas competition between clones is symmetric, even in extremely dense stands of monocotyledons where competition is for light. The lower exponent found for size vs. density in our study could be related to physiological integration among tillers within a clone, which tends to reduce tiller mortality within crowded stands.

**Model evaluation.** While the model requires a large number of parameters for each plant population, we have shown that it can be readily parameterized from root and shoot trait values measured in field experiments. The development of international trait data bases (e.g. TRY, [www.try-db.org](http://www.try-db.org)) will expand the list of traits and of species that can be easily accessed, thereby much simplifying the parameterization procedure.

After detailed parametrization of grass species within one treatment, the full model was able to simulate accurately both inter and intra-specific variation in dry-matter yield of pasture grasses, since: i) simulated and observed ranks of species DM yields in monocultures were significantly correlated, ii) the RMSE of simulated DMY was below 0.2 for the three management treatments (C-N-, C+N-, C+N+) which had not been used for model parametrization. We are not aware of any another grassland model that has the same ability to capture both within and between species variation in production.

When applying the full model ( $P_1$ ) to binary mixtures, simulated grass species dominance was consistent with observations of:

- an increased dominance of tall and conservative grass species such as *Festuca arundinacea* at low compared to high cutting frequencies (Soussana *et al.* 2005). This plant strategy would be dominant, compared both to short and tall exploitative grasses (*A. odoratum* and *A. elatius*).
- an increased dominance of tall vs. short exploitative grass species (*A. elatius* vs. *A. odoratum*) at low compared to high cutting frequencies (Grime 1979).

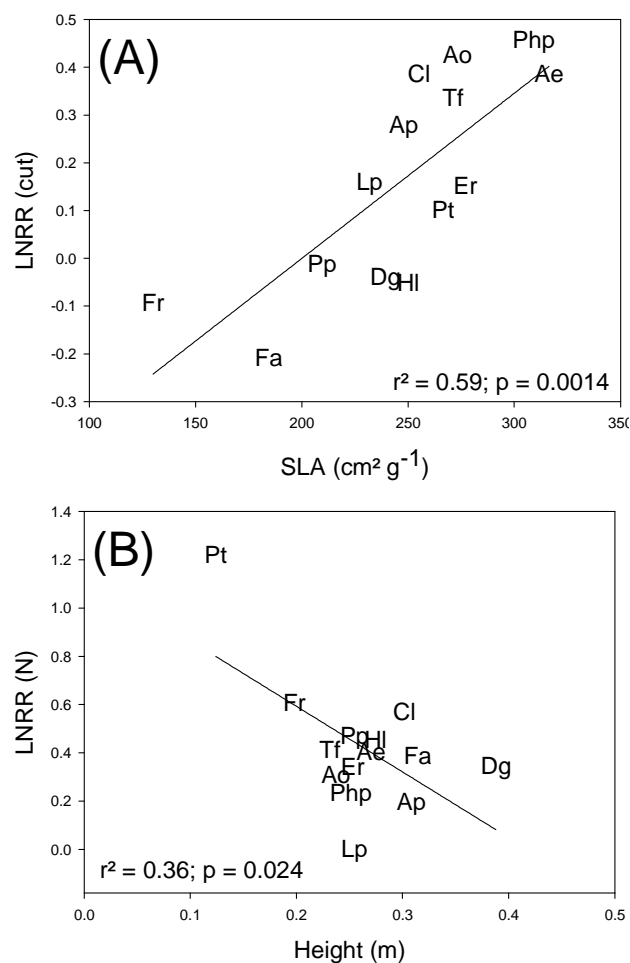
It is increasingly recognized that the role of altered species composition above- and below-ground, beyond biodiversity loss, in determining the response of ecosystems has been neglected, despite empirical evidence highlighting that both direct and compositional effects influence function (Garnier *et al.* 2004, Louault *et al.* 2005, Diaz *et al.* 2007, Klumpp and Soussana 2009). Therefore, further tests of the ability of the model to simulate directional changes in species composition will be needed.

**Modelling productivity vs. traits relationships.** Another outcome of the model concerns its ability to explain some of the observed relationships between productivity response to environmental factors and traits. The simulated log-response ratio of *DMY* to cutting frequency was significantly and positively correlated with *SLA* (Fig; 7). This result is in good agreement with previous observations Caldwell *et al.* 1981; Westoby 1999) showing that high *SLA* favours fast leaf regrowth and hence a tolerance response to defoliation, by increasing the rate of leaf recovery.



The simulated log-response ratio of *DMY* to N supply is significantly and positively correlated with plant height, which is also consistent with previous observations. This can be explained through the positive relationship which was found with the same set of grass species between plant height and nitrogen conservation (Maire *et al.* 2009).

By breaking correlations among traits observed *in natura*, modelling studies (Fransen *et al.* 1999) may help to integrate the effect of a particular trait from the organ to the whole plant level and test whether correlated traits improve resources acquisition and utilisation at the plant level. Such studies are likely to improve our understanding of the origin of axes of specialization and the importance of correlations among traits for plant performance. Further analyses with the GEMINI model will help to understand how and why plant productivity varies with functional traits along nutrients and disturbance gradients.



**Figure 7.** Relationships between functional plant traits and response (log response ratio) to management change of 12 grass species simulated by GEMINI in monoculture. (A) Relationship between specific leaf area (SLA) and response to cut intensity increasing (LNRR(cut), from 3 to 6 cut yr<sup>-1</sup>); (B) Relationship between plant height and response to N fertilisation decrease (LNRR(N), from 360 to 120 kgN ha<sup>-1</sup> yr<sup>-1</sup>)

**Role of plasticity.** Traits plasticity can be influenced by allometric or physiological constraint and some species might be less plastic than others depending on their traits (Givnish 2002; Enquist and Niklas 2002; Weiner 2004; Rozendaal *et al.* 2006). However, to date, few studies have investigated relationships between trait plasticity and the variations of physiology, morphology and growth across plant species (Ackerly & Sultan 2006).

The present modelling study supports the hypothesis that plasticity favours the resilience along nutrients and disturbance gradients of plant production and competitive ability (Soussana and Lafarge 1998). With an individual centred model such as GEMINI, suppressing

axis demography (P<sub>2</sub> version), halved the overall mean *DMY* simulated by the model. Plastic adjustments in tiller density have been observed in response both to cutting frequency and to nitrogen supply (Lemaire and Chapman 2000). Indeed, the negative exponent between tiller size and density shows that these two traits co vary both within and across grass species. Imposing a constant tiller density, leads either to excess C and N substrates (under environmental conditions favourable for growth), or to substrate deficiency whenever resources become too limited to support the tiller population (data not shown).

Also suppressing shoot morphogenesis simulation (P<sub>3</sub> version) did not affect significantly *DMY*. Suppressing both root morphogenesis and axis demography (P<sub>4</sub> version) reduced by a factor of four *DMY* in comparison to the full model. Therefore, root architecture and turnover appear to have a major role in an individual centred model, since they contribute to the stability of yield along resource and disturbance gradients. This role of root morphogenesis and architecture is even increased when GEMINI is used in the coupled soil-vegetation mode that includes several soil layers (data not shown). Finally, also suppressing growth coordination (P<sub>6</sub> and P<sub>7</sub> versions) leads to mean *DMY* that are divided by a factor of 10 or more compared to the full model, which underlines the roles of coordination.

These simulation results reveal that although simple compartment based models may be successful at predicting the instantaneous fluxes exchanged between vegetation and the environment, they are not applicable at the individual plant scale. Given the large variability in resource levels and in microclimate experienced by individual plants within stands, most assumptions of simple models (e.g. constant radiation and nitrogen use efficiencies) do not hold at this scale (Faurie *et al.* 1996; Gastal and Lemaire 2002). In contrast, individual centred models show that plasticity in the form and function of individual plants stabilizes productivity, light interception and nitrogen uptake (Table 2), as well as radiation and nitrogen use efficiency (data not shown).

**Conclusion.** This model can be used for improving our understanding of the effects of plant diversity on grassland ecosystem functioning. Further tests will be required to evaluate if the model can simulate directional changes in community structure and their effects on C and N fluxes as well as effects of changes in species diversity on primary productivity and other ecosystem services.

## References

- Ackerly, D., and S. Sultan. 2006. Mind the gap: the emerging synthesis of plant 'eco-devo'. *New Phytologist* **170**:648-653.
- Allan, B. F., R. B. Langerhans, W. A. Ryberg, W. J. Landesman, N. W. Griffin, R. S. Katz, B. J. Oberle, M. R. Schutzenhofer, K. N. Smyth, A. de St Maurice, L. Clark, K. R. Crooks, D. E. Hernandez, R. G. McLean, R. S. Ostfeld, and J. M. Chase. 2009. Ecological correlates of risk and incidence of West Nile virus in the United States. *Oecologia* **158**:699-708.
- Allen, M. T., P. Prusinkiewicz, and T. M. DeJong. 2005. Using L-systems for modeling source-sink interactions, architecture and physiology of growing trees: the L-PEACH model. *New Phytologist* **166**:869-880.
- Baldocchi, D., and T. Meyers. 1998. On using eco-physiological, micrometeorological and biogeochemical theory to evaluate carbon dioxide, water vapor and trace gas fluxes over vegetation: a perspective. *Agricultural and Forest Meteorology* **90**:1-25.
- Bouman, B. A. M., A. H. C. M. Schapendonk, W. Stol, and D. W. G. Van Kraalingen. 1996. Description of the growth model LINGRA as implemented in CGMS. *Quantitative Approaches in Systems Analysis* **7**:1-56.
- Brereton, A. J. 1994. A description and parametrization of a dynamic model of tiller appearance and death in perennial ryegrass (*Lolium perenne* L.). Pages 247-251 in Grasslands and Society, Proc. XV nth Eur Grassl. Fed. Meeting, Wageningen Pers.
- Brouwer, R. 1962. Nutritive influences on the distribution of dry matter in the plant. *Netherlands Journal of Agricultural Science* **10**:399-408.
- Caldwell, M. M. 1981. Plant response to solar ultraviolet radiation. Pages 170-194 in L. e. A. éd., editor. *Physiological plant ecology I*. Springer Verlag, Berlin.
- Cardinale, B. J., J. P. Wright, M. W. Cadotte, I. T. Carroll, A. Hector, D. S. Srivastava, M. Loreau, and J. J. Weis. 2007. Impacts of plant diversity on biomass production increase through time because of species complementarity. *Proceedings of the National Academy of Sciences* **104**:18123-18128.
- Cardinale, B. J., D. S. Srivastava, J. E. Duffy, J. P. Wright, A. L. Downing, M. Sankaran, and C. Jouseau. 2006. Effects of biodiversity on the functioning of trophic groups and ecosystems. *Nature* **443**:989-992.
- Chapin III, F. S., E. S. Zavaleta, E. S. Eviners, R. L. Naylor, M. P. Vitousek, C. M. Reynolds, D. U. Hooper, S. Lavorel, O. E. Sala, S. E. Hobbie, M. C. Mack, and S. Diaz. 2000. consequences of changing biodiversity. *Nature* **405**:234-242.
- Chapin III, F. S. 1991. Integrated responses of plants to stress. A centralized system of physiological responses. *Bioscience* **41**:29-36.
- Chen, J. L., J. F. Reynolds, P. C. Harley, and J. D. Tenhunen. 1993. Coordination theory of leaf nitrogen distribution in a canopy. *Oecologia* **93**:63-69.
- Craine, J. M., D. Tilman, D. Wedin, P. Reich, M. Tjoelker, and J. Knops. 2002. Functional traits, productivity and effects on nitrogen cycling of 33 grassland species. *Functional Ecology* **16**:563-574.
- Davies, A. 1974. Leaf tissue remaining after cutting and regrowth in perennial ryegrass. *Journal of Agricultural Science* **82**:165-172.
- Davidson, R. L. 1969. Effect of root/leaf temperature differentials on root/shoot ratios in some pasture grasses and clover. *Annals of Botany* **33**:561-569.
- De Kroon, H., and M. J. Hutchings. 1995. Morphological plasticity in clonal plants: the foraging concept reconsidered. *Journal of Ecology* **83**:143-152.

- De Kroon, H., T. Hara, and R. Kwant. 1992. Size hierarchies of shoots and clones in clonal herb monocultures : do clonal and non-clonal plants compete differently ? *Oikos* **63**:410-419.
- Diaz, S., S. Lavorel, F. de Bello, F. Quetier, K. Grigulis, and M. Robson. 2007. Incorporating plant functional diversity effects in ecosystem service assessments. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* **104**:20684-20689.
- Daufresne, T., and L. O. Hedin. 2005. Plant coexistence depends on ecosystem nutrient cycles: Extension of the resource-ratio theory. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* **102**:9212-9217.
- Enquist, B. J., and K. J. Niklas. 2002. Global allocation rules for patterns of biomass partitioning in seed plants. *Science* **295**:1517-1520.
- Farquhar, G. D., S. Von Caemmerer, and J. A. Berry. 1980. A biochemical model of photosynthetic CO<sub>2</sub> assimilation in leaves of C<sub>3</sub> species. *Planta* **149**:78-90.
- Faurie, O., J. F. Soussana, and H. Sinoquet. 1996. Radiation interception, partitioning and use in grass-clover mixtures. *Annals of Botany* **77**:35-45.
- Fontaine, S., and S. Barot. 2005. Size and functional diversity of microbe populations control plant persistence and long-term soil carbon accumulation. *Ecology Letters* **8**:1075-1087.
- Field, C. 1983. Allocating leaf nitrogen for the maximization of carbon gain : leaf age as a control on the allocation program. *Oecologia* **56**:341-347.
- Franklin, O., and G. I. Agren. 2002. Leaf senescence and resorption as mechanisms of maximizing photosynthetic production during canopy development at N limitation. *Functional Ecology* **16**:727-733.
- Fransen, B., H. De Kroon, C. G. F. De Kovel, and F. Van den Bosch. 1999. Disentangling the effects of root foraging and inherent growth rate on plant biomass accumulation in heterogeneous environments: A modelling study. *Annals of Botany* **84**:305-311.
- Garnier, E., J. Cortez, G. Billes, M. L. Navas, C. Roumet, M. Debussche, G. Laurent, A. Blanchard, D. Aubry, A. Bellmann, C. Neill, and J. P. Toussaint. 2004. Plant functional markers capture ecosystem properties during secondary succession. *Ecology* **85**:2630-2637.
- Gastal, F., and G. Lemaire. 2002. N uptake and distribution in crops : an agronomical and ecophysiological perspective. *Journal of Experimental Botany* **53**:789-799.
- Gillet, M. 1980. Les graminées fourragères. Description, fonctionnement, application à la culture de l'herbe. *in*.
- Givnish, T. J. 2002. Ecological constraints on the evolution of plasticity in plants. *Evolutionary Ecology* **16**.
- Gleeson, S. K., and D. Tilman. 1992. Plant allocation and the multiple limitation hypothesis. *American Naturalist* **139**:1322-1343.
- Grime, J. P. 1998. Benefits of plant diversity to ecosystems: immediate, filter and founder effects. *Journal of Ecology* **86**:902-910.
- Grime, J. P. 1979. Plant strategies and vegetation processes. Pages 222pp. *in* Plant strategies and vegetation processes. John Wiley and Sons., Chichester UK.
- Grimm, V., U. Berger, F. Bastiansen, S. Eliassen, V. Ginot, J. Giske, J. Goss-Custard, T. Grand, S. K. Heinz, G. Huse, A. Huth, J. U. Jepsen, C. Jorgensen, W. M. Mooij, B. Muller, G. Pe'er, C. Piou, S. F. Railsback, A. M. Robbins, M. M. Robbins, E. Rossmannith, N. Ruger, E. Strand, S. Souissi, R. A. Stillman, R. Vabo, U. Visser, and D. L. DeAngelis. 2006. A standard protocol for describing individual-based and agent-based models. *Ecological Modelling* **198**:115-126.

- Groot, J. C. J., and E. A. Lantinga. 2004. An object-oriented model of the morphological development and digestibility of perennial ryegrass. *Ecological Modelling* **177**:297-312.
- Harper, J. L. 1978. Plant relations in pastures. Pages 1-14 in *Plant relations in pastures*. Csiro., Melbourne Australia.
- Hartwig, U. A., I. Heim, A. Luscher, and J. Nösberger. 1994. The nitrogen-sink is involved in the regulation of nitrogenase activity in white clover after defoliation. *Physiologia Plantarum* **92**:375-382.
- Hector, A., B. Schmid, C. Beierkuhnlein, M. C. Caldeira, M. Diemer, P. G. Dimitrakopoulos, J. A. Finn, H. Freitas, P. S. Giller, J. Good, R. Harris, P. Hogberg, K. Huss-Danell, J. Joshi, A. Jumpponen, C. Korner, P. W. Leadley, M. Loreau, A. Minns, C. P. H. Mulder, G. O'Donovan, S. J. Otway, J. S. Pereira, A. Prinz, D. J. Read, and M. Scherer-Lorenzen. 1999. Plant diversity and productivity experiments in European grasslands. *Science* **286**:1123-1127.
- Hilbert, D. W., and J. F. Reynolds. 1991. A model allocating growth among leaf proteins, shoot structure, and root biomass to produce balanced activity. *Annals of Botany* **68**:417-425.
- Hirose, T., M. J. A. Werger, and J. W. A. v. Rheeunen. 1989. Canopy development and leaf nitrogen distribution in a stand of *Carex acutiformis*. *Ecology* **70**:1610-1618.
- Hirose, T., and M. J. A. Werger. 1987. Maximizing daily canopy photosynthesis with respect to the leaf nitrogen allocation pattern in the canopy. *Oecologia* **72**:520-526.
- Hooper, D. U., F. S. Chapin, J. J. Ewel, A. Hector, P. Inchausti, S. Lavorel, J. H. Lawton, D. M. Lodge, M. Loreau, S. Naeem, B. Schmid, H. Setälä, A. J. Symstad, J. Vandermeer, and D. A. Wardle. 2005. Effects of biodiversity on ecosystem functioning: A consensus of current knowledge. *Ecological Monographs* **75**:3-35.
- Imsande, J., and B. Touraine. 1994. N demand and the regulation of nitrate uptake. *Plant Physiology* **105**:3-7.
- Jeuffroy, M. H., B. Ney, and A. Ourry. 2002. Integrated physiological and agronomic modelling of N capture and use within the plant. *Journal of Experimental Botany* **53**:809-823.
- Johnson, I. R., and J. H. M. Thornley. 1987. A model of shoot : root partitioning with optimal growth. *Annals of Botany* **60**:133-142.
- Kattge, J., and W. Knorr. 2007. Temperature acclimation in a biochemical model of photosynthesis: a reanalysis of data from 36 species. *Plant Cell and Environment* **30**:1176-1190.
- Kazakou, E., E. Garnier, M. L. Navas, C. Roumet, C. Collin, and G. Laurent. 2007. Components of nutrient residence time and the leaf economics spectrum in species from Mediterranean old-fields differing in successional status. *Functional Ecology* **21**:235-245.
- Klumpp, K., and J. F. Soussana. 2009. Using functional traits to predict grassland ecosystem change. A mathematical test of the response-and-effect trait approach. *Global Change Biology* **9999**.
- Kutschera, L. (1960) *Wurzelatlas mitteleuropäischer ackerunkräuter und kulturpflanzen*. DLG Verlag, Frankfurt am Main, Germany.
- Lafarge, M., C. Mazel, and D. R. C. Hill. 2005. A modelling of the tillering capable of reproducing the fine-scale horizontal heterogeneity of a pure grass sward and its dynamics. *Ecological Modelling* **183**:125-141.
- Lavorel, S., and E. Garnier. 2002. Predicting changes in community composition and ecosystem functioning from plant traits: revisiting the Holy Grail. *Functional Ecology* **16**:545-556.

- Lavorel, S., S. McIntyre, J. Landsberg, and T. D. A. Forbes. 1997. Plant functional classifications: from general groups to specific groups based on response to disturbance. *Trends in Ecology & Evolution* **12**:474-478.
- Lazzarotto, P., P. Calanca, and J. Fuhrer. 2009. Dynamics of grass-clover mixtures-An analysis of the response to management with the PROductive GRASsland Simulator (PROGRASS). *Ecological Modelling* **220**:703-724.
- Lehsten, V., and M. Kleyer. 2007. Turnover of plant trait hierarchies in simulated community assembly in response to fertility and disturbance. *Ecological Modelling* **203**:270-278.
- Lemaire, G., and M. Agnusdei. 2000. Leaf tissue turnover and efficiency of herbage utilization. Pages 265-287 in *Grassland ecophysiology and grazing ecology*. CABI Publishing, Wallingford UK.
- Lemaire, G. 1999. Les flux de tissus foliaires au sein des peuplements prairiaux. Eléments pour une conduite raisonnée du pâturage. *Fourrages* **159**:203-222.
- Lemaire, G., and P. Millard. 1999. An ecophysiological approach to modelling resource fluxes in competing plants. *Journal of Experimental Botany* **50**:15-28.
- LeRoux, X., A. Lacoite, A. EscobarGutierrez, and S. LeDizes. 2001. Carbon-based models of individual tree growth: A critical appraisal. *Ann. For. Sci.* **58**:469-506.
- Loreau, M., S. Naeem, and P. Inchausti. 2002. Biodiversity and ecosystem functioning: synthesis and perspectives, Oxford.
- Loreau, M., S. Naeem, P. Inchausti, J. Bengtsson, J. P. Grime, A. Hector, D. U. Hooper, M. Huston, D. G. Raffaelli, B. Schmid, D. Tilman, and D. A. Wardle. 2001. Biodiversity and Ecosystem functioning: Current knowledge and future challenges. *Science* **294**:804-808.
- Louault, F., V. D. Pillar, J. Aufrere, E. Garnier, and J. F. Soussana. 2005. Plant traits and functional types in response to reduced disturbance in a semi-natural grassland. *Journal of Vegetation Science* **16**:151-160.
- Maire, V., N. Gross, L. Pontes, C. Picon-Cochard, and J. F. Soussana. 2009. Trade-off between root nitrogen acquisition and shoot nitrogen utilization across 13 co-occurring pasture grass species. *Functional Ecology* **23**:668 - 679.
- Matthew, C., J. Z. Yang, and J. F. Potter. 1998. Determination of tiller and root appearance in perennial ryegrass (*Lolium perenne*) swards by observation of the tiller axis, and potential application in mechanistic modelling. *New Zealand Journal of Agricultural Research* **41**:1-10.
- Marks, C. O., and M. J. Lechowicz. 2006. A holistic tree seedling model for the investigation of functional trait diversity. *Ecological Modelling* **193**:141-181.
- Nijs, I., T. Behaeghe, and I. Impens. 1995. Leaf nitrogen content as a predictor of photosynthetic capacity in ambient and global change conditions. *Journal of Biogeography* **22**:177-183.
- Norberg, J., D. P. Swaney, J. Dushoff, J. Lin, R. Casagrandi, and S. A. Levin. 2001. Phenotypic diversity and ecosystem functioning in changing environments: A theoretical framework. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* **98**:11376-11381.
- Pages, L., G. Vercambre, J. L. Drouet, F. Lecompte, C. Collet, and J. Le Bot. 2004. Root Typ: a generic model to depict and analyse the root system architecture. *Plant and Soil* **258**:103-119.
- Parton, W. J., J. M. O. Scurlock, D. S. Ojima, T. G. Gilmanov, R. J. Scholes, D. S. Schimel, T. Kirchner, J. C. Menaut, T. Seastedt, E. G. Moya, A. Kamnalrut, and J. I. Kinyamario. 1993. Observations and modeling of biomass and soil organic-matter dynamics for the grassland biome worldwide. *Global Biogeochemical Cycles* **7**:785-809.

- Pontes, L. D. S., J. F. Soussana, F. Louault, D. Andueza, and P. Carrere. 2007. Leaf traits affect the above-ground productivity and quality of pasture grasses. *Functional Ecology* **21**:844-853.
- Pontes, L. 2006. Diversité fonctionnelle des graminées prairiales : conséquences pour la productivité et pour la valeur nutritive. Blaise Pascal-Clermont-Ferrand 2, Clermont Ferrand.
- Poorter, H. 1994. Construction costs and payback time of biomass: a whole plant perspective. Pages 11-127 in A Whole plant persp. on CN interactions. J. Roy and E. Garnier, Acc. Publ., The Hague.
- Reynolds, J. F., and J. L. Chen. 1996. Modelling whole-plant allocation in relation to carbon and nitrogen supply: Coordination versus optimization: Opinion. *Plant and Soil* **185**:65-74.
- Roscher, C., S. Thein, B. Schmid, and M. Scherer-Lorenzen. 2008. Complementary nitrogen use among potentially dominant species in a biodiversity experiment varies between two years. *Journal of Ecology* **96**:477-488.
- Rozendaal, D. M. A., V. H. Hurtado, and L. Poorter. 2006. Plasticity in leaf traits of 38 tropical tree species in response to light; relationships with light demand and adult stature. *Functional Ecology* **20**:207-216.
- Sackville-Hamilton, N. R., Matthew, C., and G. Lemaire. 1995. In defence of the -3/2 boundary rule: a re-evaluation of self-thinning concepts and status. *Annals of Botany* **76**:569-577.
- Savage, V. M., C. T. Webb, and J. Norberg. 2007. A general multi-trait-based framework for studying the effects of biodiversity on ecosystem functioning. *Journal of Theoretical Biology* **247**:213-229.
- Schippers, P., and M. J. Kropff. 2001. Competition for light and nitrogen among grassland species: a simulation analysis. *Functional Ecology* **15**:155-164.
- Sheehy, J. E., Gastal, F., Mitchell, P.L., Durand, J.L., G. Lemaire, and F. I. Woodward. 1996. A nitrogen-led model of grass growth. *Annals of Botany* **77**:165-177.
- Simon, J. C., and G. Lemaire. 1987. Tillering and leaf area index in grasses in vegetative phase. *Grass and Forage Science* **42**:373-380.
- Sinoquet, H., M. Rakocevic, and C. Varlet-Grancher. 2000. Comparison of models for daily light partitioning in multispecies canopies. *Agricultural and Forest Meteorology* **101**:251-263.
- Soussana, J. F., F. Teyssonneyre, C. Picon-Cochard, and L. Dawson. 2005. A trade-off between nitrogen uptake and use increases responsiveness to elevated CO<sub>2</sub> in infrequently cut mixed C-3 grasses. *New Phytologist* **166**:217-230.
- Soussana, J. F., F. R. Minchin, J. H. Macduff, N. Raistrick, M. T. Abberton, and T. P. T. Michaelson-Yeates. 2002. A simple model of feedback regulation for nitrate uptake and N-2 fixation in contrasting phenotypes of white clover (vol 90, pg 139, 2002). *Annals of Botany* **90**:425-425.
- Soussana, J.-F., and P. Loiseau. 2002. A grassland ecosystem model with individual based interactions (GEMINI) simulates fluctuations in the clover content of sown mixtures. Pages 358-359 in JL Durand, JC Emile, C Huyghe, and G. Lemaire, editors. EGF 2002. Multi-function grasslands. Quality Forages, Animal Products and Landscapes., La Rochelle, France.
- Soussana, J. F., and J. L. Machado. 2000. Modelling the dynamics of temperate grasses and legumes in cut mixtures. Pages 169-190 in G. Lemaire, J. G. Hodgson, A. Moraes, C. Nabinger, and F. Carvalho, editors. Grassland Ecophysiology and Grazing Ecology. CABI publishing, Curitiba, Parana, Brazil.

- Soussana, J. F., F. Teyssonneyre, and J. Thiéry. 2000. Un modèle dynamique d'allocation basé sur l'hypothèse d'une co-limitation de la croissance végétale par les absorptions de lumière et d'azote. Pages 87-116 in M. P. Bonhomme R., eds, editor. In : Fonctionnement des peuplements végétaux et environnement. INRA Editions.
- Soussana, J. F., F. Teyssonneyre, and J. M. Thiery. 2000. Un modèle simulant les compétitions pour la lumière et pour l'azote entre espèces herbacées à croissance clonale. in INRA, editor. Fonctionnement des peuplements végétaux sous contraintes environnementales, Paris.
- Soussana, J. F., and M. Lafarge. 1998. Competition for resources between neighbouring species and patch scale vegetation dynamics in temperate grasslands. *Annales de Zootechnies* **47**:371-382.
- Soussana, J. F., F. Vertès, and M. C. Arregui. 1995. The regulation of clover shoot growing points density and morphology during short-term clover decline in mixed swards. *European Journal of Agronomy* **4**:205-215.
- Tilman, D., J. Knops, D. Wedin, P. Reich, M. Ritchie, and E. Siemann. 1997. The influence of functional diversity and composition on ecosystem processes. *Science* **277**:1300-1302.
- Tilman, D. 1988. Plant strategies and the dynamics and structure of plant communities. Pages 360 pp. in Plant strategies and the dynamics and structure of plant communities. Princeton University Press, Princeton USA.
- Thornley, J. H. M., and I. R. Johnson. 1990. Plant and crop modelling: a mathematical approach to plant and crop physiology. Pages xv + 669 pp. in Plant and crop modelling: a mathematical approach to plant and crop physiology. Oxford University Press, Oxford UK.
- Tomlinson, K. W., J. G. Dominy, J. W. Hearne, and T. G. O'Connor. 2007. A functional-structural model for growth of clonal bunchgrasses. *Ecological Modelling* **202**:243-264.
- Van Loo, E. N. 1992. Tillering, leaf expansion and growth of plants of two cultivars of perennial Ryegrass grown using hydroponics at two water potentials. *Annals of Botany* **70**:511-518.
- van Wijk, M. T. 2007. Predicting ecosystem functioning from plant traits: Results from a multi-scale ecophysiological modeling approach. *Ecological Modelling* **203**:453-463.
- Warton, D.I., I.J. Wright, D.S. Falster, and M. Westoby. 2006. Bivariate line-fitting methods for allometry. *Biological Reviews* **81**, 259–291.
- Weiner, J. 2004. Allocation, plasticity and allometry in plants. *Perspectives in Plant Ecology Evolution and Systematics* **6**:207-215.
- West, G. B., J. H. Brown, and B. J. Enquist. 1999. A general model for the structure and allometry of plant vascular systems. *Nature* **400**:664-667.
- Westoby, M. 1999. The LHS strategy scheme in relation to grazing and fire. Pages 893-896 in People and rangelands: building the future. Proceedings of the VI International Rangeland Congress, Townsville, Queensland, Australia, 19-23 July, 1999. Volumes 1 and 2. International Rangeland Congress, Inc, Aitkenvale Australia.
- Wilson, J. B. 1988. A review of evidence on the control of shoot : root ratio, in relation to models. *Annals of Botany* **61**:433-449.
- Wohlfahrt, G., M. Bahn, U. Tappeiner, and A. Cernusca. 2000. A model of whole plant gas exchange for herbaceous species from mountain grassland sites differing in land use. *Ecological Modelling* **125**:173-201.
- Wohlfahrt, G., M. Bahn, E. Haubner, I. Horak, W. Michaeler, K. Rottmar, U. Tappeiner, and A. Cernusca. 1999. Inter-specific variation of the biochemical limitation to



- photosynthesis and related leaf traits of 30 species from mountain grassland ecosystems under different land use. *Plant Cell and Environment* **22**:1281-1296.
- Wohlfahrt, G., M. Bahn, I. Horak, U. Tappeiner, and A. Cernusca. 1998. A nitrogen sensitive model of leaf carbon dioxide and water vapour gas exchange: application to 13 key species from differently managed mountain grassland ecosystems. *Ecological Modelling* **113**:179-199.
- Wright, I. J., P. B. Reich, M. Westoby, D. D. Ackerly, Z. Baruch, F. Bongers, J. Cavender-Bares, T. Chapin, J. H. C. Cornelissen, M. Diemer, J. Flexas, E. Garnier, P. K. Groom, J. Gulias, K. Hikosaka, B. B. Lamont, T. Lee, W. Lee, C. Lusk, J. J. Midgley, M. L. Navas, U. Niinemets, J. Oleksyn, N. Osada, H. Poorter, P. Poot, L. Prior, V. I. Pyankov, C. Roumet, S. C. Thomas, M. G. Tjoelker, E. J. Veneklaas, and R. Villar. 2004. The worldwide leaf economics spectrum. *Nature* **428**:821-827.
- Yin, X., and A. Schapendonk. 2004. Simulating the partitioning of biomass and nitrogen between roots and shoot in crop and grass plants. *Njas-Wageningen Journal of Life Sciences* **51**:407-426.

## ***PARTIE 2 – ETUDE COMPLEMENTAIRE***

### **MECANISMES DEVELOPPES DANS GEMINI**

---

Le développement de GEMINI a nécessité l'actualisation de certains mécanismes comme celui de la photosynthèse (Chap. 3) et également l'intégration de nouveaux mécanismes car le fonctionnement de GEMINI en l'état ne permettait pas de reproduire certains comportements des plantes. Les développements effectués durant ma thèse sont présentés dans le Tableau 5-1. Les équations correspondantes sont données dans l'annexe du chapitre 5. L'effet de la photopériode sur la croissance des plantes est donné en exemple. Les mécanismes concernant les compartiments de réserves stables et de point d'autotrophie pour la dynamique du tallage sont brièvement présentés. Les mécanismes liés à la photosynthèse (contrôle stomatique, acclimatation, respiration foliaire) ont déjà été illustrés au chapitre 3 et ne seront pas présentés ici. Enfin, la séparation de la masse des gaines foliaires dans le bilan de masse du compartiment aérien, négligée dans la version antérieure de GEMINI, ne sera pas présentée. Néanmoins, elle a permis de diminuer la surproduction de biomasse simulée par le modèle lors de tests précédents d'évaluation sur la production végétative de biomasse.

Tableau 5-1 Développement de GEMINI durant ma thèse

<b>Mécanisme</b>	<b>Actualisation/Intégration</b>	<b>Eq.</b>
Compartiments de réserves stables en C et en N	I	71-72
Photosynthèse et acclimations à la température et au CO <sub>2</sub> durant la croissance de la plante	A	28-56
Contrôle stomatique couplé au mécanisme de photosynthèse	A	36-39
Respiration foliaire et dépendance à l'azote	I	42
Effet de la photopériode sur la croissance	I	87
Intégration de la gaine foliaire dans le bilan de masse	I	90, 99
Dynamique de tallage et point d'autotrophie	A/I	119-123

#### **Simulation des effets de la photopériode**

Avec le scénario climatique de 2003-2004 et un calendrier réaliste de coupe, on constate que la plante a une croissance importante durant l'hiver (Fig. 5-2). A cette saison, il y a une période de 6 à 7 mois sans coupe ce qui permet à la végétation d'obtenir de forts indices

foliaires et des longueurs et nombres importants de feuilles. En effet, bien que les assimilats soient en faible quantité, le rapport offre/demande est souvent égal à 1 car les demandes sont faibles vu les basses températures. Le phyllocrone est ainsi égal ou très proche du potentiel. Puis, si l'hiver est doux comme en 2004, les températures moyennes peuvent être suffisamment importantes pour obtenir des longueurs de feuille aussi grandes que la longueur maximale. Aussi, l'observation de feuilles plus courtes en hiver ne peut pas être formalisée simplement comme une fonction de la température moyenne.

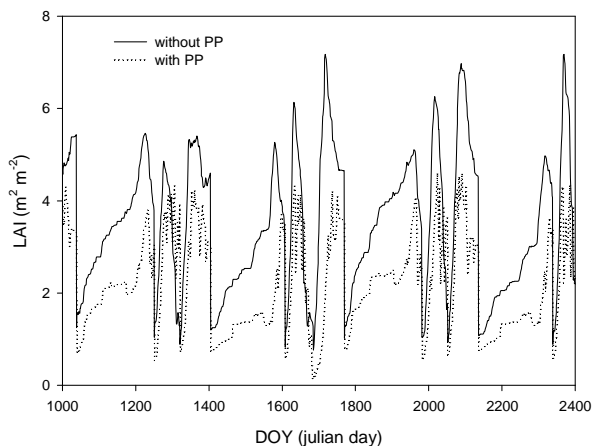


Figure 5-2 Dynamique annuelle simulée de l'indice foliaire de *Dactylis glomerata*. La simulation utilise le scénario climatique de Theix durant les années 2003-2004, répétées 5 fois. Sur la période 1000 à 2400 jours), la ligne continue montre une simulation sans considérer l'effet de la photopériode alors que la ligne pointillée l'intègre.

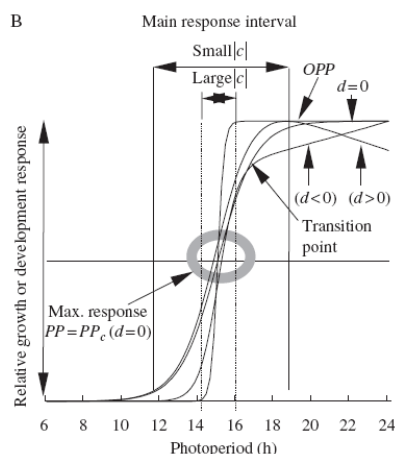


Figure 5-3 Fonction de réponse à la photopériode agissant sur la croissance foliaire. Extrait de Wu *et al.* (2004)

$$PH_R = \frac{\exp(PH_{Fs} \cdot (PH - PH_C))}{1 + \exp(PH_{Fs} \cdot (PH - PH_C))}$$

$$L_{leaf_{max}} = L_{leaf_0} \cdot (1 + PH_{Fr} \cdot (PH_R - 1))$$

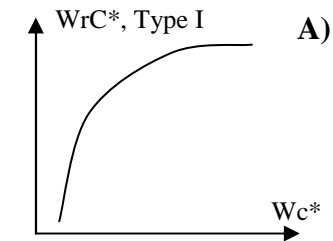
Wu *et al.* (2004) ont d'ailleurs montré que, indépendamment de la ressource en assimilats, la longueur de feuille est fonction de la photopériode. Ils proposent une formalisation de cet effet (Fig. 5-3) par une courbe de réponse de type sigmoïde comprenant quatre paramètres, un paramètre d'intensité ( $PH_{Fr}$ ), deux pour la sensibilité de la réponse ( $c$  et  $d$ ), et un dernier de position sur l'échelle de la photopériode ( $PH_C$ ). Pour l'instant ces quatre paramètres seront communs pour les espèces de notre dispositif expérimental. Il peut exister des différences entre espèces mais nous n'avons pas de données expérimentales pour en mesurer l'ampleur. Après intégration de cet effet photopériode, la croissance hivernale est limitée et la croissance pendant la période de croissance est un peu plus faible, à cause d'une moindre accumulation des assimilats durant l'hiver, mais elle est tout de même maintenue (Fig. 5-2).

### Compartiments de réserves stables en C et en N

On a souhaité conceptualiser deux types de réserves dans GEMINI ayant un rôle biologique et écologique différents. Le premier serait des réserves très facilement remobilisables de type organites cellulaires (plastides, amyloplast) suivant la dynamique du compartiment des sucres. La vitesse de remobilisation serait accélérée lorsque la quantité de sucres diminue. Ce type de réserves serait associé à l'ensemble des espèces que l'on souhaite modéliser dans GEMINI. Le second type de réserves serait des réserves de type tubercule, racine à pivot ou encore stolons, suffisamment découplées de la dynamique du compartiment des substrats pour permettre une accumulation suffisante jusqu'à un seuil déterminé. Ce type de réserves dépendrait davantage de l'espèce (stolon du chiendent, racine en pivot du pissenlit, ...). Selon l'espèce et le type de réserves, on pourrait modifier la taille du compartiment à l'équilibre.

A) Type I, forte interaction avec  $W_C$  /  $W_N$

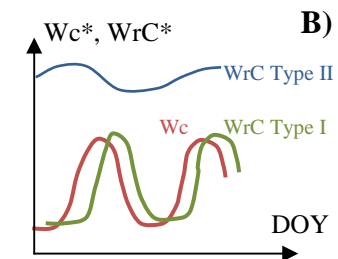
$$\dot{W}_{rC} = k_{sc} \cdot W_C - k_{rc} \cdot \left( \frac{W_{rC}/W_C}{k_{rc}/k_{sc}} \right)^{rem} \cdot W_{rC}^t \quad \dot{W}_{rN} = k_{sn} \cdot W_N - k_{rn} \cdot \left( \frac{W_{rN}/W_N}{k_{rn}/k_{sn}} \right)^{rem} \cdot W_{rN}^t$$



B) Type II, faible interaction avec  $W_C$  /  $W_N$

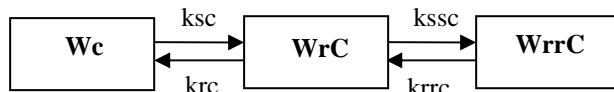
$$\dot{W}_{rC} = k_{sc} \cdot \left( W_{rCmax} / W_{rC} \right) \cdot W_C - k_{rc} \cdot W_{rC} \quad \dot{W}_{rN} = k_{sn} \cdot \left( W_{rNmax} / W_{rN} \right) \cdot W_N - k_{rn} \cdot W_{rN}$$

Où  $W_C$  et  $W_N$  sont les compartiments substrats ;  $W_{rC}$  et  $W_{rN}$  sont les réserves labiles ;  $W_{rrC}$  et  $W_{rrN}$  sont les réserves stables ;  $k_{sc}$ ,  $k_{sn}$ ,  $k_{ssc}$ ,  $k_{ssn}$  sont les constantes de stockage vers les réserves stables et labiles respectivement ;  $k_{rc}$ ,  $k_{rn}$ ,  $k_{rrc}$ ,  $k_{rrn}$  sont les constantes de remobilisation depuis les réserves stables et labiles respectivement ;  $W_{rrCmax}$  et  $W_{rrNmax}$  sont les tailles maximales des réserves stables ; et *rem* est un coefficient puissance qui accélère la remobilisation des réserves labiles.

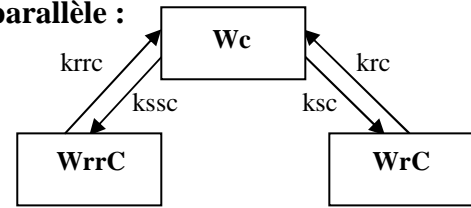


Deux types d'interactions sont possibles entre les 3 compartiments substrats, réserves labiles (type I) et réserves stables (type II). Leur connexion peut se réaliser soit en parallèle soit en série. Avec une connexion en parallèle le stockage et la remobilisation se réalisent toujours à partir et vers le compartiment substrat. Avec une connexion en série, le stockage des réserves de type I se réalise depuis les substrats, puis le stockage des réserves de type II se réalise depuis les réserves de type I. La remobilisation suit la même voie. En prenant l'exemple du fonctionnement métabolique des fructosanes, l'association successive de dimères et de trimères en structures complexes laisse apparaître un fonctionnement en série (Lemaire et Millard 1999). Un autre argument, cette fois mathématique, nous décide dans le choix du fonctionnement en série. Avec le système en parallèle, le prélèvement se fera dans le compartiment des substrats ce qui introduirait un risque supplémentaire d'instabilité ( $W_C < 0$ ).

**En série :**



**En parallèle :**



L'intégration de ces deux types de réserves a permis de fortement augmenter la stabilité de GEMINI, particulièrement au début de la saison de végétation et juste après les coupes où la demande en croissance est forte face aux faibles quantités de substrats dans la plante.

### Dynamique de tallage et point d'autotrophie

Une des hypothèses fortes de GEMINI est de considérer que toutes les talles d'une population sont identiques. Cela signifie qu'à un instant donné, toutes les talles adultes ont la même taille mais également que toute nouvelle talle naîtra avec cette taille adulte. Puisque les talles d'une population sont connectées, il résulte une forte demande de substrats par individu lors de la morphogenèse de la population. Cette dernière est contrôlée par la température et la lumière transmise au bas du couvert. Le formalisme initial rendait alors impossible la simulation d'espèces telle que *Festuca rubra* qui possède un très grand nombre de talles par unité de surface au sol (8 à 12 000 talles  $m^{-2}$ ). De plus, le formalisme initial rendait instable la simulation numérique car le prélèvement de substrats dans les compartiments  $W_C$  et  $W_N$  avait la même priorité que la respiration ou la croissance d'une seule talle.

Plutôt que de créer des cohortes de talles avec des tailles différentes risquant d'alourdir considérablement le temps de simulation, le mécanisme de 'point d'autotrophie' a été développé dans GEMINI. On considère ainsi qu'une nouvelle talle sera hétérotrophe et dépendante des assimilats de la population tant que sa hauteur n'aura pas dépassée celle du point d'autotrophie, i.e. le point dans la canopée où la photosynthèse est égale à la respiration d'entretien (Maillard *et al.* 1994, Escobar-Gutierrez *et al.* 1998). Les assimilats nécessaires à cette talle pour atteindre ensuite la taille de la talle moyenne, ne seront pas soustraits à la population, car la talle sera considérée comme autotrophe.

Ce développement a eu des impacts considérables sur les simulations, permettant d'une part d'avoir une dynamique annuelle de tallage plus proche de celle observée sur la collection notamment pour les espèces avec une densité élevée de talles (*F. rubra*, *P. pratensis*), et d'autre part de rendre le modèle numérique plus robuste grâce à une réduction de la forte demande en assimilats lors du tallage.

# 6<sup>ème</sup> CHAPITRE

## APPLICATION DE GEMINI A L'ESPACE DES TRAITS

*"Data do not become facts until confirmed by the theory."*

Arthur Eddington (1882-1944)

---

Quel est le sens des corrélations entre traits ? En décrivant explicitement les mécanismes des plantes, en les calibrant par les traits fonctionnels et en les intégrant à l'échelle de l'individu ou de la population pour les graminées, un modèle tels que GEMINI permet d'explorer la nature des corrélations entre traits qui sont généralement observées entre les espèces (Ackerly 2004, Diaz *et al.* 2004). Est-ce que les espèces sont une collection neutre de traits ? Ou au contraire, est-ce que le comportement écologique des espèces vis à vis des gradients environnementaux est contraint par leur collection de traits ? Est-ce que les valeurs de traits d'une espèce maximisent individuellement sa performance ? Ou existe-il des compromis entre traits, qui multiplieraient alors les différences entre stratégies végétales ?

En faisant varier quatre traits fonctionnels marqueurs de deux axes de spécialisation des plantes dans un dispositif de croisement complet, on étudie à l'aide de GEMINI le comportement des différentes espèces de graminées dans les conditions rencontrées au champ face à des variations de ces traits. L'analyse de ces résultats aura pour but de comprendre le sens des corrélations entre traits. Pour le dire d'une manière provocante aux yeux des évolutionnistes, on se demande que peut apporter un modèle comme GEMINI sur les notions conceptuelles d' 'Hubbelian species' et de 'monstre de Darwin' ?

## ***PARTIE 1 - ARTICLE***

# TRAITS COVARIATIONS AND PLASTICITY MAXIMISE PLANT PERFORMANCE IN A $nD$ TRAIT SPACE

---

Gross Nicolas<sup>1\*</sup>, Maire Vincent<sup>1 $\mu$</sup> , Hill David<sup>2 $\xi$</sup> , Wirth Christian<sup>3 $\pi$</sup> , Soussana Jean-François<sup>1 $\psi$</sup>

<sup>1</sup> INRA UR 874 UREP, Grassland Ecosystem Research, F-63100 Clermont Ferrand, France.

<sup>2</sup> Université Blaise Pascal LIMOS, Laboratoire d'informatique, de modélisation et d'optimisation des systèmes, F-63173 Aubière, France

<sup>3</sup> Max Planck Institute for Biogeochemistry, D-07745 Jena, Germany

\*Author for correspondence (phone +33 473 62 44 23; fax +33 473 62 44 57 e-mail [ngross@clermont.inra.fr](mailto:ngross@clermont.inra.fr))

\* [ngross@clermont.inra.fr](mailto:ngross@clermont.inra.fr)

<sup>$\mu$</sup>  [vmaire@clermont.inra.fr](mailto:vmaire@clermont.inra.fr)

<sup>$\xi$</sup>  [drch@isima.fr](mailto:drch@isima.fr)

<sup>$\pi$</sup>  [cwirth@bgc-jena.mpg.de](mailto:cwirth@bgc-jena.mpg.de)

<sup>$\psi$</sup>  [jean-francois.soussana@clermont.inra.fr](mailto:jean-francois.soussana@clermont.inra.fr)

Website of DISCOVER project: <http://www2.clermont.inra.fr/discover/index.htm>

**Key words:** plant functional traits, plasticity, axis of specialisation, nitrogen, grass species, trade-off, model, GEMINI

## Abstract

Plant functional traits covary along axes of specialisation which define different types of trade-offs for resources acquisition and utilisation. Due to trait covariations, isolating the effect of particular trait on plant performance is difficult. By using an individual-centred model which coordinates physiological and morphological mechanisms, we investigated the consequences of the isolated variations of leaf and plant stature traits on plant growth and plasticity. The model predicted that trait values which maximise plant growth in the model were the same as observed in the field on 12 species monocultures grown under two fertilisation treatments. We also found that the co-variations between two correlated traits are not neutral, constraining the plant plasticity and maintaining the plant performance. As such, in a 4Dimensional traits space, species can be view as adaptative islands which maximise locally plant performance with their traits syndrome. Our study provides a mechanistic explanation on the origin of trade-offs between species observed *in natura*.



## INTRODUCTION

Plant functional traits are any attributes that have significant effect on plant fitness (Lavorel *et al.* 1997; Reich *et al.* 2003) and as such reflect plant adaptation to their local environment (Ackerly *et al.* 2000). An increasing number of studies (See Lavorel *et al.* 2007 for review) have found that simple morphological or ecophysiological plant characteristics can predict species performance in various types of environments (Westoby *et al.* 2002; Suding *et al.* 2003; Ackerly 2004; Fynn *et al.* 2005; Gross *et al.* 2007a). Based on the simple hypothesis that similar traits lead to similar responses to abiotic and biotic factors, plant functional traits have been proposed as a useful tool to understand plant and ecosystem responses to global change (Chapin *et al.* 2000; Lavorel & Garnier 2002) and to generalise experimental findings into ecological theory (McGill *et al.* 2006).

Plant traits usually covary along axes of specialisation due to selection pressure, physiological, allometric or physical constraints or phylogenetic affiliation (Garnier *et al.* 1999; Westoby *et al.* 2002; Reich *et al.* 2003; Ackerly 2004; Wright *et al.* 2004; Enquist *et al.* 2007). At the global scale, a primary axis of specialization has been found based on morphological and physiological leaf traits covariations (Wright *et al.* 2004). It separates species characterized by an exploitative traits syndrome (high specific leaf area, *SLA*, relative growth rate, *RGR*, leaf nitrogen content, *LNC*, short leaf live span, *LLS*) which dominate productive communities from conservative species (opposite traits syndrome) which dominate less productive communities (Ryser & Lambers 1995; Elberse & Berendse 1993; Reich *et al.* 2003; Diaz *et al.* 2004; Gross *et al.* 2007b). This axis of specialization describes a trade-off between the rates of acquisition and utilisation of resources at the leaf level (Wright *et al.* 2004). Secondary axes of specialization have been also recorded at community level based on plant stature (competitive ability) (Westoby 1998; Ackerly 2004; Gross *et al.* 2007a; Maire *et al.* 2009) or seed size (colonization ability) (Vile *et al.* 2006; Westoby 1998).

Due to traits covariations along axes of specialization, the impact of a particular trait on plant growth is difficult to isolate (Reich *et al.* 2003; Osone *et al.* 2008). Two approaches are commonly used to disentangle the effects of particular traits: i) the investigation of causal relationship among traits at lower level of biological organisation, e.g. at the leaf level (Garnier *et al.* 1999; Reich *et al.* 2003) or at the whole plant level (Maire *et al.* 2009); ii) more or less refined modelling approaches to break the natural correlation between traits (e.g. Schortemeyer *et al.* 2002; Marks & Lechowicz 2006). By breaking correlations among traits observed *in natura*, modelling studies (Fransen *et al.* 1999) may help to integrate the effect of a particular trait from the organ to the whole plant level and test whether correlated traits

improve resources acquisition and utilisation at the plant level. Such studies are likely to improve our understanding of the origin of axes of specialization and the importance of correlations among traits for plant performance.

At the intra-specific level, traits of organisms can be altered in response to environmental conditions (hereafter plasticity) (Sultan 2000). Plasticity, in its broad sense (i.e. which include both genotypic and phenotypic plasticity), has been proposed as a key parameter for plant fitness as it can increase plants performance in response to environmental factors (Young *et al.* 1999; Sultan 2000; Sultan 2004; Miner *et al.* 2005; Rozendaal *et al.* 2006; Ackerly & Sultan 2006). For instance, the success of invasive species in new habitats has been related to their higher plasticity compared to native species (Donohue *et al.* 2005; Funk 2008; Hulme 2008). Plasticity has been shown to be traits dependent and as such depends on species strategy (Sultan 2000; 2004). As for inter-specific trait variations, traits plasticity can be influenced by allometric or physiological constraint and some species might be less plastic than others depending on their traits (Givnish 2002; Enquist 2002; Weiner 2004; Rozendaal *et al.* 2006). As such, traits plasticity at the individual level might be constrained by the same axes of specialization observed at the inter-specific level. However, to date, few studies have investigated relationships between trait plasticity and the variations of physiology and morphology across plant species (Ackerly & Sultan 2006).

Several modelling approaches have been proposed to investigate the causal mechanisms which explain trait covariations. Osonne *et al.* (2005, 2008) have used a simple growth model to show that trait covariations between root N uptake, *SLA* and *LNC* were needed to maximise *RGR*. Savage *et al.* (2007) found that correlation among traits increases the stability of species response to environmental changes. However, the linkage between form and function are not made explicit in these approaches. Interactions between structural architecture and resource allocation impact plant's abilities to capture and use environmental resources (Hutchings & De Kroon 1994; Herben & Suzuki 2002; Tomlinson *et al.* 2007; Maire *et al.* 2009). In the present report, we use a mechanistic model (GEMINI) (Soussana *et al.* 2008) to investigate the effects of simple plant traits on performance. We disentangled the effects of two particular sets of traits: two leaf traits (*SLA* and *LLS*) which have been shown to covary along the primary specialization axis (Wright *et al.* 2004); two plant stature traits which covary along a secondary axis (plant height and density) (Westoby *et al.* 2002; Ackerly 2004). Hence, we explore the impacts of trait variations in a 4D traits space, crossing two specialization axes, on plant performance.

Based on the hypothesis that covariations among traits are not neutral (Turnbull *et al.* 2008) but depends on selective pressure or physiological/allometric constraint, we predict that (i) plant traits observed *in natura* maximise plant performance and (ii) that performance declines dramatically when correlations among traits are broken. In addition, we propose to study the relationships between plant traits syndromes and trait plasticity. We predict that (1) plasticity is linked with allometric or physiological constraints and depend on species traits; (2) Plasticity based on these constraints can be predicted in response to environmental change.

## METHODS

**Grassland Ecosystem Model with Individual ceNtered Interactions, GEMINI.** The GEMINI model has been fully described in Soussana *et al.* (in prep, chap. 5) (see also Soussana *et al.* 2008). It aims to understand for grassland ecosystems how biotic and abiotic factors affect the population dynamics (growth and survival) and the C-N cycles of one and many interacting clonal plant populations. Abiotic factors are climate and management-related conditions which are usually met in the grassland ecosystem (cut, grazing and fertilisation). Biotic factors include diversity (species and/or functional traits) of plants and soil organisms. The model tracks the acquisition and the utilisation of resources (radiation/nitrogen) for growth and survival of vegetation patches. Recruitment from seeds, immigration of new populations, or the survival to severe environmental stress are not considered in the model.

GEMINI consists of vegetation and of soil sub-models, coupled with environment and management sub-models (Soussana *et al.* 2008). The vegetation sub-model, CANOPT, is an individual-centred model of growth of pasture species that uses an average plant approach. It explicitly describes shoot and root morphogenesis as well as competition for light and for inorganic N sources within multi- canopy and soil layers. Five modules are described: (i) a plant growth and partitioning module, which simulates the C and N balance and the allocation of assimilates to the structural biomass. The state variables are the biomass of three structural compartments (shoot structures, leaf proteins and roots), of one labile and two reserves C and N pools. Parameters define the chemical composition of tissue and the physiological rates of resources acquisition and utilisation by each species; (ii) a shoot and root morphogenesis module, which computes the demography, the shape and the size of leaves and roots. State variables are the potential lengths of leaves and roots. This module also manages the axes demography of the population. Parameters define the mean root and shoot morphologies of each species. These two modules communicate to coordinate the fluxes of substrates, organs and axes; (iii) a module for partitioning radiation and nitrogen among soil and canopy layers;

(iv) a management module (grazing and/or cutting mode, N fertilizer supply), and (v) an environment module (microclimate and the inorganic N balance) allows simulating plant functioning under field conditions.

**Field measurements.** Eleven C<sub>3</sub> grass species and one cultivar in monoculture were studied: *Alopecurus pratensis*, *Anthoxanthum odoratum*, *Arrhenatherum elatius*, *Dactylis glomerata*, *Elytrigia repens*, *Festuca rubra*, *Holcus lanatus*, *Lolium perenne*, *Phleum pratense*, *Poa pratensis*, and *Trisetum flavescens* and the *Lolium perenne* cultivar, Clerpin. These species differ in their abundance patterns along management gradients (Louault *et al.* 2005) and are among the 20 most widely distributed Poaceae species in the French Massif Central region. Field measurements of plant traits were done at an upland site in previous studies (see Pontes *et al.* 2007; Maire *et al.* 2009). The complete experimental design comprised 72 monocultures arranged in a complete randomized block design, and with two levels of N fertilisation (120 and 360 kgN ha<sup>-1</sup> yr<sup>-1</sup>). Species monocultures were grown in 2003 and 2004 under non-limiting conditions (for light and water) and were cut three times per year (see Pontes *et al.* 2007 for full details).

**The virtual experiment.** The GEMINI model was used to test the effect of trait variation and plasticity on plant performance (estimated in the model only as plant biomass, i.e. maximum annual biomass realized by an individual plant for belowground and aboveground plant part). The considered functional traits were *SLA* through variations of leaf dry matter content (*LDMC*), the minimal phyllochron (*Ph*, leaf appearance interval at optimal growing conditions) used as a proxy of leaf lifespan, the tillers density (*D*) and the maximal leaf length, maximum plant height (*H*), of each species. In GEMINI, the relationship between *LDMC* and *SLA* is described by the following equation:

$$SLA = \frac{1 - LDMC}{LDMC} \cdot \frac{a_{AL}}{a_{WL}} \cdot L_{leaf}^{(b_{AL} - b_{WL})}$$

where  $a_{AL}$ ,  $a_{WL}$  are allometric constant and  $b_{AL}$  and  $b_{WL}$  are scaling exponent for the allometries between leaf length ( $L_{leaf}$ , state variable) and area and volume. As a consequence, conclusions drawn from manipulating *LDMC* were extended to *SLA*. The eleven species were parameterised for all other parameters by using functional traits measured in field monoculture grown under high N level availability (Maire *et al.* 2009). Overall, the model needs 64 parameters per species: 27 are species-specific; 12 are related with shoot morphology; seven with root morphology; four with chemical composition; four with

physiology. Only two root parameters (fine root maximum length and fine root life span) were tuned.

A fully crossed sensitivity analysis was conducted to explore the simulated dynamics of plant vegetative growth in monoculture in response to the variation of each of four traits, each trait being a factor in the experimental design (Kleijnen 1987; Montgomery 2006). For each species the respective traits were varied in ten equidistant steps (see table S1). With 12 species we reach the number of 175 692 simulations for a full design. The step values for each species were determined between minimum and maximum boundaries as they have been observed for each species and trait in the field across the two N treatments. Overall, each trait varied across +/- 30 % around the species' trait mean value. In addition to the ten predefined steps, simulations with the observed values of each trait were run in addition. This design was applied at two levels of N availability which are representative of two levels of N fertilisation of the field experiment. Simulations were conducted under climatic scenario as it was recorded at the experimental site in 2003-2004, which included radiation, temperature, precipitation and air moisture and the dates of the three cuts. Each simulation ran over ten years, where the climate of 2003-2004 was repeated five times. Simulations started from a restart file which stores equilibrium. Each simulation is able to produce around 4500 Kb. of data in a spreadsheet readable format (.csv). Results files being in ASCII, they can be compressed efficiently since a full experimental design can produce up to 800 Gb. of usable data.

The two simulation campaigns (N+ and N-), corresponding to more than 350 000 elementary simulations have been run in 30 days on a Symmetric multiprocessor with 8 AMD 64 bits dual core, 256 Gb. of RAM under the Centos 4 operating system. The equivalent computing would have required a full year on nowadays regular personal computers. Dedicated software development has been achieved to implement the experimental design, to distribute the computing, to monitor the thousands of simulations and also to mine the simulation results (Hill 1996). A Storage Area Network has been used to fasten the production of result files and 2 mobile hard disks of 500 Gb. each are now used to store and process the simulation results. The GEMINI software has proved to be extremely reliable since more than 99.99% of simulations finished normally (data not shown).

**Data analysis.** For each year, the simulated maximal biomass (below- and aboveground) was recorded and a mean annual maximal biomass was calculated per species. Then, for each species and for each N level, trait values (i.e. model parameters) which maximized the

vegetative growth in a 4D-trait space were recorded ( $\text{trait}_{\max}$  value). A principal component analysis (PCA) was performed using the  $\text{trait}_{\max}$  value for each species and each trait. The component coefficients of the two first axes of this PCA were compared by model II regression analysis (RMA) with those of PCA performed with measured values of the same traits and of the same grass species at two N levels in the field experiment (data from Pontes *et al.* 2007; Maire *et al.* 2009).

**Table 1**  $\text{Trait}_{\max}$  value predicted by the model in high N conditions and C:N ratio of the substrate within the plant species. *SLA*: specific leaf area; *H*: plant height; *Ph*: Phyllochron; *D*: axes density

Species	<i>SLA</i> ( $\text{cm}^2/\text{g}$ )	<i>H</i> ( $\text{cm}$ )	<i>Ph</i> ( $^\circ\text{day}$ )	<i>D</i> ( $\text{tiller}/\text{m}^2$ )	C:N ratio ( $\text{g}/\text{g}$ )
<i>A. pratense</i>	263.2	56.8	225.0	2590.8	7.0
<i>A. odoratum</i>	257.8	31.6	345.2	5010.0	6.0
<i>A. elatius</i>	329.1	51.9	193.5	3208.2	5.3
<i>D. glomerata</i>	242.6	52.0	142.0	2682.7	4.2
<i>E. repens</i>	296.8	55.3	194.7	2774.8	3.6
<i>F. rubra</i>	125.8	30.5	310.5	10000.0	5.9
<i>H. lanatus</i>	325.8	43.4	205.6	4332.4	3.8
<i>L. perenne</i>	229.4	46.1	179.7	4878.7	5.0
<i>Clerpin</i>	210.6	55.0	255.0	6186.0	7.2
<i>Ph. pratense</i>	321.3	32.2	146.9	5027.7	2.3
<i>P. pratensis</i>	205.9	34.0	327.8	6245.0	6.9
<i>T. flavescens</i>	315.7	38.8	302.9	3841.1	5.9

As we used a mechanistic model, we could access detailed physiological and morphological processes that drive within species variations in traits and in productivity (see in the appendix Fig. S1 and S2). Intra-specific variations of vegetative growth across the traits space were analysed by standard regression analyses based on detailed output variables of the model. These variables concern light interception by the canopy, net photosynthesis, inorganic N uptake capacity, specific root area (*SRA*), partitioning coefficients between shoot structures and roots (*P*) and between shoot structures and leaf proteins (*Q*) and the C:N ratio of substrate pools. All variables were log-transformed and residuals of the regression followed a normal distribution. Variance decomposition analysis (GLM procedure) allowed ranking the relative importance of physiological processes for plant growth.

By exploring for each species the 4D-trait space in standard and high N conditions, we were able to investigate the degree to which traits can vary independently without impacting plant performance, i.e. constraints on traits plasticity. We considered for this analysis all trait pair-wise combinations for each species. We recorded the trait value which is needed to locally maximise the biomass production when the other trait has been moved. Then, for each species and for each pair-wise trait combinations, a linear regression was conducted between

the two traits values which maximised locally the biomass production of the plant. The slope of the relationship represents the intensity of the constraint on trait plasticity predicted by the model. The higher the absolute value of the slope, the greater the constraint on trait plasticity. For a particular traits combination, whenever slope equals zero, the two traits can vary independently without having any impact on plant performance, i.e. there is no constraint on trait plasticity. These regression coefficients were used to test the relationship between species traits and predicted constraints on traits plasticity. For each trait combination, we conducted a regression analysis between species trait values observed in the field in the high N treatment and the regression coefficient predicted by GEMINI for each species.

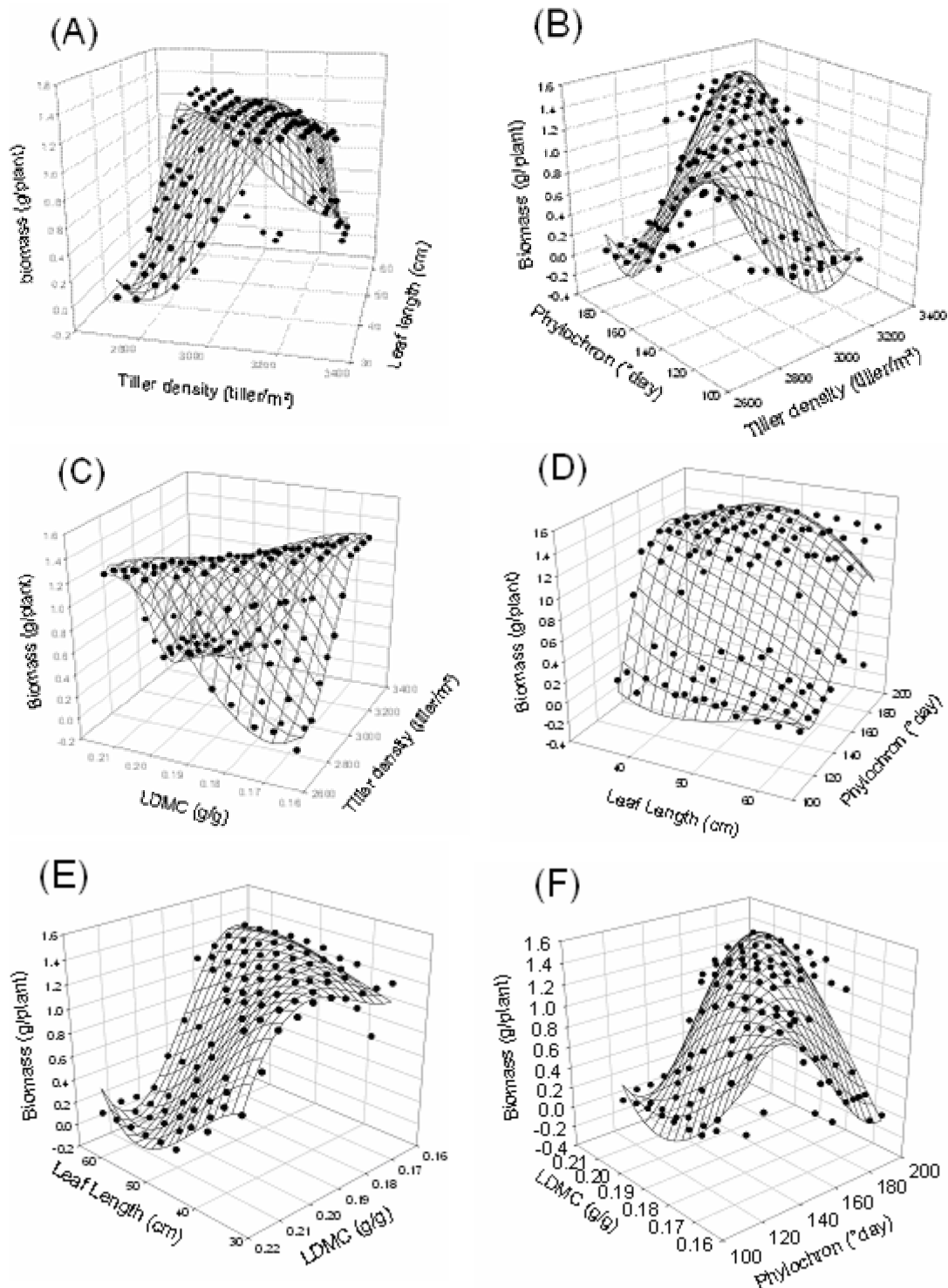
Finally, we tested whether constraints on traits plasticity according to the model can predict the observed direction of plastic trait covariation in the field in response to N supply. From the performance spectrum simulated in 4D trait space under high N supply, we recorded for a given trait the value which maximises plant biomass production locally when the three other traits take values observed in the field under low N conditions. As such we were able to record one value per trait which maximises plant biomass in low N conditions based on constraint among traits observed in high N conditions. We compared these predicted trait values with observed trait values in low N condition in the field using model II regression analysis (RMA). Both genotypic differentiation (i.e. selection of particular genotypes with particular traits values at the population level) and phenotypic plasticity (the capacity of a given genotype to express different genotype) are likely to be responsible of traits plasticity observed in the field. As the model directly scales up from individual to population levels, GEMINI include all mechanisms that underline traits plasticity. Here, we investigate constraint on trait plasticity whatever the mechanisms that directly explain the observed plasticity under field conditions.

All statistical analyses were performed with the software Statgraphics Plus (Manugistics, Rockville, MD, USA).

## RESULT

**Effect of trait variations on plant performance.** Overall, trait variations had important effects on plant biomass (see example of model outputs presented for *Arrhenatherum elatius* in Fig. 1). For simplicity, we show six combinations of trait variations in a 2D graph under non limiting environmental conditions (High N treatment) (Fig. 1). Two contrasting situations can be identified. In one case, there is a peak in the 2D trait-space and only one trait combination (trait<sub>max</sub> value) maximises plant biomass (Fig. 1B, 1D, 1E and 1F). In the other

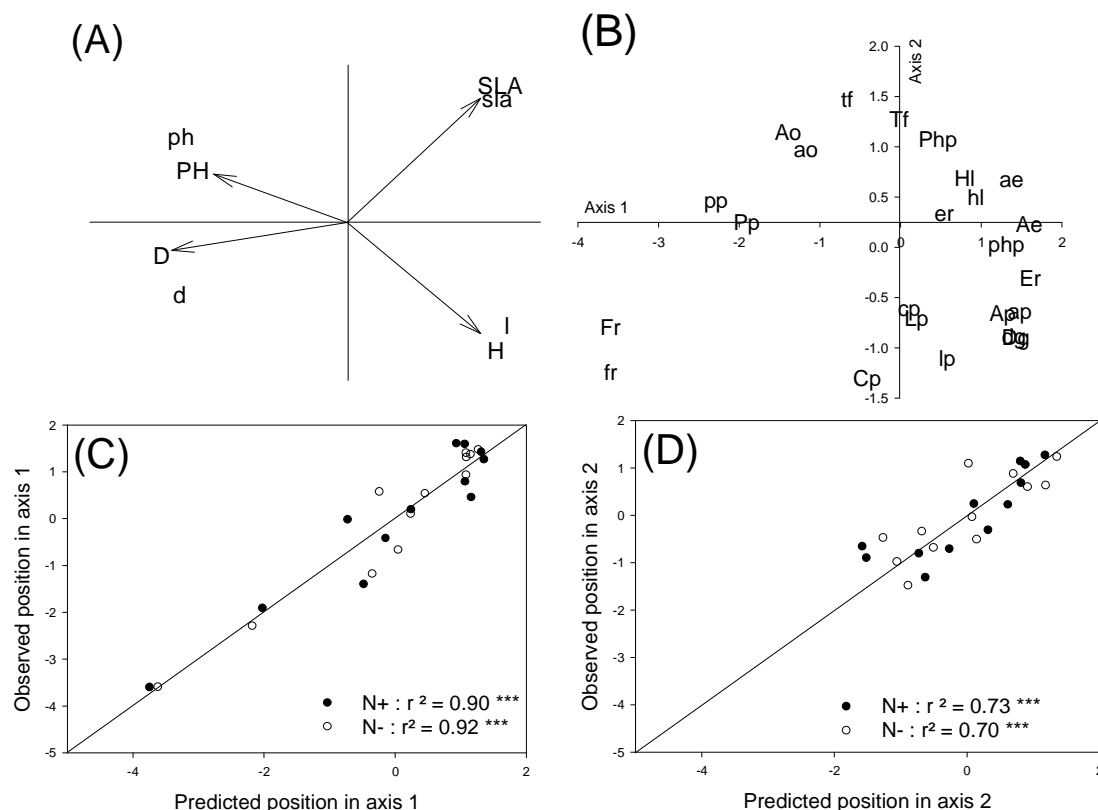
case, a ridge emerges along which trait combinations are equally apt to maximise biomass (Fig. 1A and 1C). However, within the whole 4D trait space, there was only one combination of  $\text{trait}_{\text{max}}$  values that maximizes plant performance (see table 1).



**Figure 1** Example of model outcomes: effect of trait variations on plant performance (biomass) in a 2D trait space for *A. elatius* in the high N treatment. (A) Tiller density vs Leaf length; (B) Tiller Density vs Phyllochron; (C) *LDMC* vs Tiller density; (D) Leaf Length vs Phyllochron; (E) Leaf Length vs *LDMC*; (F) *LDMC* vs Phyllochron.



We projected  $\text{trait}_{\max}$  value from the 4D trait space in a principal components analysis (PCA) (Fig. 2). The predicted dispersion along two first axes explains 45 and 32% of the variance (Fig. 2A). This trait manifold represented trait combinations and covariations which maximise plant performance in the model for all species jointly (Fig. 2B). The trait manifold distinguished species with slow leaf turnover and high tiller density (*F. rubra*, *P. pratensis*) from species with high specific leaf area (*Ph. pratense*, *T. flavescens*) and from species with a high stature (*D. glomerata*, *A. pratensis*). To test whether the  $\text{trait}_{\max}$  values predicted by the model differ from those observed in the field in low and high N conditions, we compared predicted versus observed PCA axis coordinates (the latter conducted with observed trait value from the field experiment) by using linear regressions. For both axes the regression slopes were close to one in the two N fertilisation conditions (axis 1 Fig. 2C,  $y = 0.98 \pm 0.05 x$ ,  $r^2 = 0.90$  for N+ and  $y = 1.01 \pm 0.03$ ,  $r^2 = 0.92$  for N-,  $n = 12$ ,  $P < 0.001$ ; axis 2 Fig. 2D,  $y = 0.95 \pm 0.09 x$ ,  $r^2 = 0.73$  for N+ and  $y = 1.05 \pm 0.08$ ,  $r^2 = 0.70$  for N-,  $n = 12$ ,  $P < 0.001$ ). This result indicated that traits maximising plant growth in the model ( $\text{trait}_{\max}$  value) were the same as measured in the field experiment.



**Figure 2** Principal analysis component (PCA) using  $\text{trait}_{\max}$  in low and high N treatments (low cap and high cap, respectively) (A, trait space, B, species space), and relationship between predicted versus observed PCA (using observed species trait values in the field) for axis 1 (C) and axis 2 (D). Abbreviations are: Specific leaf area (SLA), Phyllochron (PH), plant height (H), Tiller density (TD). In all case RRMSE are below 10 indicated highly correspondence between predicted and observed value; \*\*\*  $P < 0.001$ .

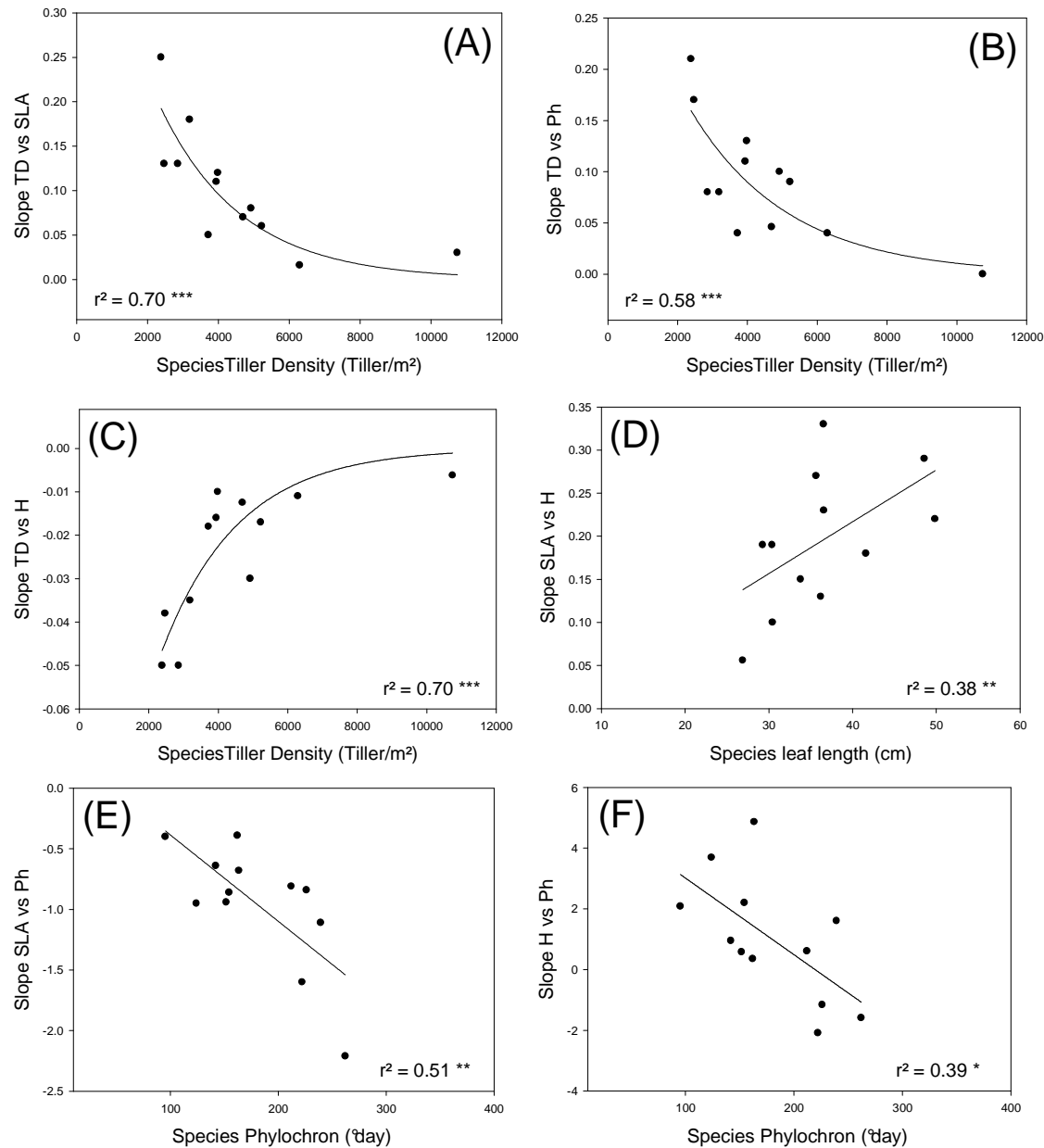
**Table 2** Constraints on traits plasticity predicted by GEMINI for each species For each species, we indicated the average slope between two traits covariation, which minimizes the decline in plant performance. The higher the absolute value, the stronger the constraint. See Table 1 for abbreviations

Species	<i>TD</i> vs <i>SLA</i>	<i>TD</i> vs <i>Ph</i>	<i>TD</i> vs <i>H</i>	<i>SLA</i> vs <i>H</i>	<i>SLA</i> vs <i>Ph</i>	<i>H</i> vs <i>ph</i>
<i>A. pratense</i>	0.25	0.21	-0.05	0.22	-0.68	4.86
<i>A. odoratum</i>	0.12	0.13	-0.01	0.10	-1.60	3.46
<i>A. elatius</i>	0.18	0.08	-0.04	0.23	-0.39	0.35
<i>D. glomerata</i>	0.13	0.08	-0.05	0.29	-0.64	0.95
<i>E. repens</i>	0.13	0.17	-0.04	0.27	-0.94	0.58
<i>F. rubra</i>	0.03	0.00	-0.01	0.19	-1.11	1.60
<i>H. lanatus</i>	0.06	0.09	-0.02	0.13	-0.95	4.09
<i>L. perenne</i>	0.05	0.04	-0.02	0.33	-0.86	2.20
<i>L. perenne</i> var.	0.08	0.10	-0.03	0.18	-0.81	0.61
<i>Ph. pratense</i>	0.07	0.05	-0.01	0.15	-0.40	2.08
<i>P. pratense</i>	0.02	0.04	-0.01	0.19	-2.21	-1.59
<i>T. flavescens</i>	0.11	0.11	-0.02	0.06	-0.84	-1.16

**Intra-specific constraints on plasticity.** According to Figure 1 for some pair-wise trait combinations a departure from maximum performance can only be avoided if the respective traits vary jointly along the emergent ridges on the performance surface. The position of this ridge was described by regression and defined an axis which constrains trait plasticity. In the N+ treatment, the slope of the line between two traits, when the two other traits were fixed at their observed values was species-specific (Table 2). Overall, we found that constraint on trait variations observed at the inter-specific level were conserved at the intra-specific level and determined in part the constraint on trait plasticity, i.e. *TD* vs *H* and *SLA* vs *Ph*. However, species plasticity was also constrained by other traits interactions which were not observed at the inter-specific level, i.e. *TD* vs *SLA*, *TD* vs *Ph*, *SLA* vs *H*, and *H* vs *Ph*.

We observed that for some trait pairs, the slopes of the regression lines were themselves related to species trait values, i.e. constraint on plasticity were linked with species trait values. For instance, *TD* was negatively correlated with the slope between *TD* and *SLA* (Fig. 3A,  $n = 12$ ,  $r^2 = 0.70$ ,  $P < 0.001$ ). Additionally, slopes between *TD* and *Ph* and between *TD* and *H* were correlated negatively and positively, respectively, with *TD* (Fig. 3B,  $n = 12$ ,  $r^2 = 0.58$ ,  $P < 0.001$ ; Fig. 3C,  $n = 12$ ,  $r^2 = 0.70$ ,  $P < 0.001$ ). In the same way, the slope observed between *SLA* and *LL* was positively correlated with *H* (Fig. 3D,  $n = 12$ ,  $r^2 = 0.38$ ,  $P < 0.01$ ). Finally, slopes between *SLA* and *H* and between *H* and *Ph* were negatively correlated with *Ph* (Fig. 3E,  $n = 12$ ,  $r^2 = 0.51$ ,  $P < 0.01$ ; Fig. 3F,  $n = 12$ ,  $r^2 = 0.39$ ,  $P < 0.05$ ). Other trait pair-wise combinations were not significant (data not shown).

When intra-specific constraints for trait plasticity in the N+ treatment were applied to predict the trait plasticity in the N- treatment, linear regressions between predicted and observed values ( $n = 12$ ) were highly significant at  $P < 0.001$  (Fig. 4) for the four traits.



**Figure 3** Linkage between observed species traits and constraint on trait plasticity (see table 2), relationship between  $TD$  and constraint on plasticity for  $TD$  vs  $SLA$  (A);  $TD$  vs  $Ph$  (B);  $TD$  and  $LL$  (C); relationship between  $H$  and constraint on plasticity for  $SLA$  vs  $H$  (D); relationship between  $Ph$  and constraint on plasticity for  $SLA$  vs  $ph$  (E),  $H$  vs  $Ph$  (F); \*\*\*  $P < 0.001$ , \*\*  $P < 0.01$ , \*  $P < 0.05$ . Same abbreviations as in Fig. 2.

## DISCUSSION

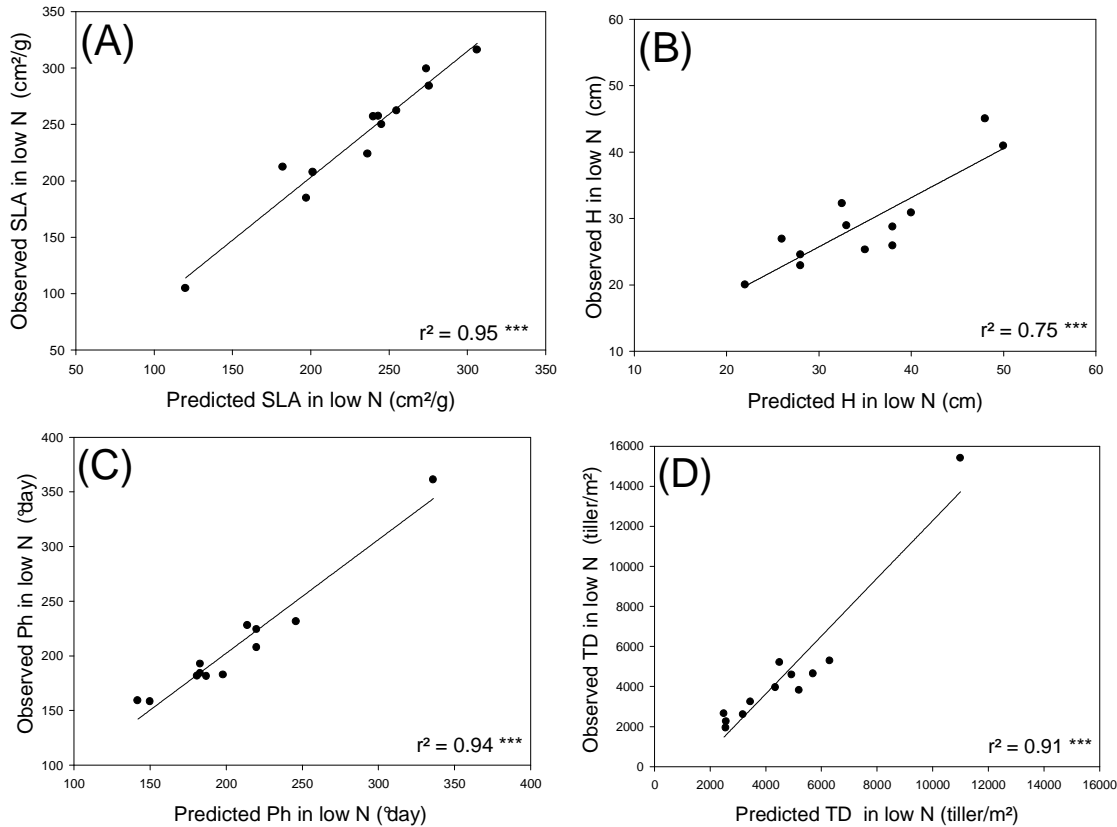
**Trade-off among traits maximise plant performance: reaching the summit.** By using a modelling approach, we explored in this study a 4D trait space to investigate the consequences of trait covariations for plant performance. For each species, the performance

surface in response to variations in trait values represents an adaptative landscape (*sensu* Wright 1932; Armbruster 1990; see also Manel *et al.* 2003 for landscape genetics) in which adaptative valleys, ridges and summits can be identified (See Fig. 1 for an example on *A. elatius* in 2D traits). We showed in the 4D trait space that only one particular traits combination per species maximised plant performance (trait<sub>max</sub> value). These trait<sub>max</sub> values corresponded to observed traits measured under field conditions in high and low N treatments (reported in Fig. 2A & B). As a result, traits values in the field are those which maximise plant performance in the model. In other words, the model demonstrated the existence of a series of constraints which need to be followed by species in order to maximise their performance through the amelioration of physiological processes at the leaf and the root levels (see Fig. S1).

Covariations among traits at the inter-specific level which minimized the decline of plant performance were consistent with trade-offs and axes of specialization identified in previous empirical studies (Grime *et al.* 1997; Wright *et al.* 2004; Ackerly 2004; Fonseca *et al.* 2004; Gross *et al.* 2007a; Maire *et al.* 2009). A first trade-off (*H* vs *TD*), well described by empirical studies, is determined by allometric constraints (See Westoby *et al.* 2002; Enquist 2002) and separated plant species according to their stature which correlated negatively with tiller density. It typically corresponds to the Corner rules (1936) (in Westoby *et al.* 2002), which have previously been reported for grass species (Gross *et al.* 2007a). The Corner rules predicted that species with dense tillering have small leaves avoiding overlapping and excess leaf area for light interception (Fig. S1). The second trade-off (*SLA* vs *Ph*) separated species according to their leaf traits, *i.e.* conservative versus exploitative species (Wright *et al.* 2004). Overall, model predictions are in accordance with those of the CSR theory (Grime 1973), which separates tall competitive plants (C strategy) from exploitative small plants (R strategy) and from conservative small plants with dense tillering (S strategy).

Our results did not explain "why" species differed in their trait syndromes but rather provided an explanation on the origins of trade-offs observed between species *in natura*. Species traits are likely to be selected along ecological gradients (Ackerly 2004; Reich *et al.* 2003; Wright and Westoby 2002) or might be due to phylo-genetical affiliation between species (Garnier *et al.* 1999; Reich *et al.* 2003). Our results showed that the species' morphological diversity, observed for the four traits investigated in our study, can be collapsed into two independent axes of specialization (Ackerly 2004; Gross *et al.* 2007a). If one or more traits on a specific axis have been selected through species evolutionary history, other traits need to move in a concerted fashion in order to place species along these axes of

specializations. In this way, plant species can limit the decline of their performance. Overall, these results showed that traits can be indirectly selected by evolutive process if they are linked with other traits on which selective pressure operates (see concept of genetic hitchhiking, Maynard Smith & Haigh 1974).



**Figure 4** Predicted traits plasticity versus observed traits plasticity in low N conditions for the four traits, *SLA* (A), *H* (B), *Ph* (C) and *TD* (D). In all case RMSE are below 10 indicated highly correspondence between predicted and observed value; \*\*\*  $P < 0.0001$ . Same abbreviations as in Fig.2

By integrating C and N dynamics from the organ to the whole plant, our model helped to understand the complex interactions that act between size, physiology and morphology of the plant parts (Osoné & Tateno 2005; Maire *et al.* 2009; Maire *et al.* in prep). By breaking correlations among traits, both acquisition and utilisation of C and N were reduced because of a decline in N uptake rate and soil exploration; photosynthetic rate and light interception (Fig. S1). The decrease of physiological function at the organ level was translated by a decrease of whole plant nitrogen and radiation use efficiencies. The main mechanisms which piloted resource acquisition and utilisation in the model are co-limitations processes (Soussana *et al.* 2008). Plant adjusted their co-limitations between N and C supply at leaf and plant levels by modulating the morphology and physiology of different plant parts. The main drivers of plant performance decline were, however, not the same on both sides of the peak of plant biomass.

Species differed in their C or N demand due to contrasted C:N ratio of plant substrate (Table 1). Plant performance was maintained when species were able to keep their optimal C:N ratio constant and when traits covaried in a concordant fashion. When traits variations were too important or disconnected, C:N ratio deviated from its species specific optimal value. When C:N ratio became too high plants were N limited, whereas C limitation declined plant performance with lower values of C:N ratio (See example for *A. elatius* in Fig. S2). As such, our results highlighted also the importance of co-limitation processes at the leaf (Chen *et al.* 1993) and plant levels (Brouwer 1962; Davidson 1969; Yin & Schapendonk 2004) for maximising plant growth.

**Constraint on plant plasticity: ridge and valley.** Consistently with our hypothesis, we highlighted a series of constraints among traits at the individual plant level which determine the direction and the intensity in which plant plasticity can operate. Constraints on trait plasticity were species-specific (Table 2) and were likely to depend on species strategy (Sultan 2000; 2004). In addition to trade-offs observed at the inter-specific level (*SLA vs LLS*; and between *H vs TD*), plant plasticity was related to with other constraints which implicated C dynamics at the plant level. For instance, when *TD* or *H* increases, C pool per unit of mass is reduced within the plant and shared between plant parts. The dilution of C at the plant level led to an overall increase of *SLA* through a decrease of *LDMC* (Vile *et al.* 2005).

The species-specificity of trait plasticity can be explained by species' functional trait syndromes (Fig. 3) (Rozendaal *et al.* 2006). For instance, an interesting prediction of the model is that plants which tend to have a Ruderal strategy (*sensu* Grime 1973) tend to be more plastic than others (Williams *et al.* 1995; Hermanutz & Weaver 1996; Sultan 2000). As shown by model prediction, species with low *TD*, low *H*, low *Ph* and high *SLA* exhibit lower constraint on traits plasticity (the slope values tend to zero, see table 2). Individual plant with the opposite traits syndromes are likely to have a higher C cost in order to adapt their morphology and physiology to environmental changes (Sultan 2004). This result may shed light on the fact that invasive species, which have been shown to be more plastic than native species (Donohue *et al.* 2005), are often considered as Ruderal species (Sultan 2004; Hulme 2008).

Taken together, all constraints individually identified for each species designed an adaptive landscape in which plasticity is determined (see example, *A. elatius*). By using this map of tradeoffs established at the intra-specific level for each species in high N condition, we were able to predict the traits plasticity observed in response to a decrease of N

availability in the field (Fig. 4). By using an independent data set for validation, we demonstrated that species traits followed the identified constraints on traits plasticity in response to variation of the local environment. Similarly with what was observed for inter-specific comparison, our study did not show "why" plasticity has been selected (see de Jong, 2005; Grime & Mackey 2002), but has highlighted the fact that plasticity is determined by constraints on trait covariations quantified at the intra-specific level. In other words, we did not identify here any response traits (*sensu* Lavorel & Garnier 2002) to N availability, but could show that traits at the individual plant level need to move together in response to N variations due to constraints on trait plasticity. As a result, our study shows that the effect of particular trait cannot be disconnected from other traits which belong to a same particular axis of specialization due to these constraints. This fact may call of a clear identification of axis of specialisation in empirical studies which aim to investigate the effect of particular traits on plant performance (Ackerly 2004; Wright *et al.* 2004; Gross *et al.* 2007a; Maire *et al.* 2009).

**Conclusions.** By using a mechanistic model which integrates physiological and morphological processes from organs to the whole plant level, we were able to propose a mechanistic and causal explanation for the origin of trade-offs among traits observed *in natura* at both intra (for plasticity) and inter-specific level. In a *n*-Dimensional traits space, each species can be viewed as an island which maximises locally plant performance. Observed traits correlations have been shown to be complex and be determined by cost and benefice relationships (Westoby & Wright 2006) where species tends to coordinate leaf, root and whole plant processes leading to a plant resources co-limitation in order to minimise their cost (C and N allocation to structure and function) and maximise their benefit (resource acquisition).

Here, we specifically choose to investigate four traits which characterize important axes of specialization currently proposed by conceptual models (Grime 1973; Westoby 1998) and observed by empirical studies (Wright *et al.* 2004; Ackerly 2004; Fonseca *et al.* 2004; Gross *et al.* 2007a; Maire *et al.* 2009). We are aware that other axes of specialisation may exist to explain the high level of diversity observed in nature. For instance, it has been reported for grass species that other axes of specialization may exist for root morphology and N source acquisition (Maire *et al.* 2009). Similarly, seed traits such as seed number or size might be linked to another independent axis (Westoby 1998). Future studies are needed to investigate other axes of specialization and how they are translated into plant performance. By simulating contrasted traits combinations along large ecological gradient, our modelling approach may

give a new insight on processes which determine trait selections and level of plasticity. Finally, a better understanding of traits covariations at inter-specific level and on a mechanistic basis supporting the existence of axes of specialization, may give strong advances on our understanding of response-effect traits relationships (Lavorel & Garnier 2002; Savage *et al.* 2007).

#### ACKNOWLEDGEMENTS

This study contributes to the French ANR DISCOVER project (ANR-05-BDIV-010-01). V. Maire was funded by a Ph-D grant of French research ministry (MENRT). N. Gross was funded through a grant to the environment research project of CPER Auvergne. We thank R. Martin and R. Lardy for their precious help on data analysis.

#### REFERENCES

- Ackerly D. (2004) Functional strategies of chaparral shrubs in relation to seasonal water deficit and disturbance. *Ecological Monographs*, **74**:25-44
- Ackerly, D. D., S. A. Dudley, S. E. Sultan, J. Schmitt, J. S. Coleman, C. R. Linder, D. R. Sandquist, M. A. Geber, A. S. Evans, T. E. Dawson, and M. J. Lechowicz. (2000). The evolution of plant ecophysiological traits: recent advances and future directions. *Bioscience* **50**:979-995.
- Ackerly, D., and S. Sultan. (2006) Mind the gap: the emerging synthesis of plant 'eco-devo'. *New Phytologist* **170**:648-653.
- Armbruster W.S. (1990) Estimating and testing the shapes of adaptive surfaces: The morphology and pollination of *Dalechampia* blossoms. *American Naturalist*, **135**:14-31
- Brouwer R. (1962) Nutritive influences on the distribution of dry matter in the plant. *Netherlands Journal of Agricultural Science*, **10**:399-408
- Chapin III F.S., Zavaleta E.S., Eviners E.S., Naylor R.L., Vitousek M.P., Reynolds C.M., Hooper D.U., Lavorel S., Sala O.E., Hobbie S.E., Mack M.C. & Diaz S. (2000) consequences of changing biodiversity. *Nature*, **405**:234-242
- Chen J.L., Reynolds J.F., Harley P.C. & Tenhunen J.D. (1993) Coordination theory of leaf nitrogen distribution in a canopy. *Oecologia*, **93**, 63-69
- De Jong G. (2005) Evolution of phenotypic plasticity: patterns of plasticity and the emergence of ecotypes. *New Phytologist*, **166**:101-117
- Davidson, R. L. (1969). Effect of root/leaf temperature differentials on root/shoot ratios in some pasture grasses and clover. *Annals of Botany* **33**:561-569.
- Diaz S., Hodgson J.G., Thompson K., Cabido M., Cornelissen J.H.C., Jalili A., Montserrat-Marti G., Grime J.P., Zarrinkamar F., Asri Y., Band S.R., Basconcelo S., Castro-Diez P., Funes G., Hamzehee B., Khoshnevi M., Perez-Harguindeguy N., Perez-Rontome M.C., Shirvany F.A., Vendramini F., Yazdani S., Abbas-Azimi R., Bogaard A., Boustani S., Charles M., Dehghan M., de Torres-Espuny L., Falczuk V., Guerrero-Campo J., Hynd A., Jones G., Kowsary E., Kazemi-Saeed F., Maestro-Martinez M., Romo-Diez A., Shaw S., Siavash B., Villar-Salvador P. & Zak M.R. (2004) The plant traits that drive ecosystems: Evidence from three continents. *Journal of Vegetation Science*, **15**:295-304



- Donohue K., Polisetty C.R. & Wender N.J. (2005) Genetic basis and consequences of niche construction: Plasticity-induced genetic constraints on the evolution of seed dispersal in *Arabidopsis thaliana*. *American Naturalist*, **165**:537-550
- Elberse W.T. & Berendse F. (1993) A comparative-study of the growth and morphology of 8 grass species from habitats with different nutrient availabilities. *Functional Ecology*, **7**:223-229
- Enquist B.J. (2002) Universal scaling in tree and vascular plant allometry: Toward a general quantitative theory linking plant form and function from cells to ecosystems. *Tree Physiology*, **22**:1045-1064
- Enquist B.J., Kerkhoff A.J., Stark S.C., Swenson N.G., McCarthy M.C. & Price C.A. (2007) A general integrative model for scaling plant growth, carbon flux, and functional trait spectra. *Nature*, **449**:218-222
- Fonseca M.G., Martini A.M.Z. & dos Santos F.A.M. (2004) Spatial structure of *Aspidosperma polyneuron* in two semi-deciduous forests in Southeast Brazil. *Journal of Vegetation Science*, **15**:41-48
- Fransen, B., H. De Kroon, C. G. F. De Kovel, and F. Van den Bosch (1999) Disentangling the effects of root foraging and inherent growth rate on plant biomass accumulation in heterogeneous environments: A modelling study. *Annals of Botany* **84**:305-311.
- Funk J.L. (2008) Differences in plasticity between invasive and native plants from a low resource environment. *Journal of Ecology*, **96**:1162-1173
- Fynn R.W.S., Morris C.D. & Kirkman K.P. (2005) Plant strategies and trait trade-offs influence trends in competitive ability along gradients of soil fertility and disturbance. *Journal of Ecology*, **93**:384-394
- Garnier E., Salager J.L., Laurent G. & Sonié L. (1999) Relationship between photosynthesis, nitrogen and leaf structure in 14 Grass species and their dependence on the basis of expression. *New Phytologist* **143**:119-129
- Givnish T.J. (2002) Ecological constraints on the evolution of plasticity in plants. *Evolutionary Ecology*, **16**:
- Grime J.P. (1973) Competitive exclusion in herbaceous vegetation. *Nature*, **242**:344-347
- Grime J.P. (1979) Plant strategies and vegetation processes. In: *Plant strategies and vegetation processes.*, p. 222pp. John Wiley and Sons., Chichester UK
- Grime J.P. & Mackey J.M.L. (2002) The role of plasticity in resource capture by plants. *Evolutionary Ecology*, **16**:299-307
- Grime J.P., Thompson K., Hunt R., Hodgson J.G., Cornelissen J.H.C., Rorison I.H., Hendry G.A.F., Ashenden T.W., Askew A.P., Band S.R., Booth R.E., Bossard C.C., Campbell B.D., Cooper J.E.L., Davison A.W., Gupta P.L., Hall W., Hand D.W., Hannah M.A., Hillier S.H., Hodgkinson D.J., Jalili A., Liu Z., Mackey J.M.L., Matthews N., Mowforth M.A., Neal A.M., Reader R.J., Reiling K., RossFraser W., Spencer R.E., Sutton F., Tasker D.E., Thorpe P.C. & Whitehouse J. (1997) Integrated screening validates primary axes of specialisation in plants. *Oikos*, **79**:259-281
- Gross N., Suding K.N. & Lavorel S. (2007a) Leaf dry matter content and lateral spread predict response to land use change for six subalpine grassland species. *Journal of Vegetation Science*, **18**:289-300
- Gross N., Suding K.N., Lavorel S. & Roumet C. (2007b) Complementarity as a mechanism of coexistence between functional groups of grasses. *Journal of Ecology*, **95**:1296-1305
- Herben T. & Suzuki J.I. (2002) A simulation study of the effects of architectural constraints and resource translocation on population structure and competition in clonal plants. *Evolutionary Ecology*, **15**:403-423

- Hermanutz L.A. & Weaver S.E. (1996) Agroecotypes or phenotypic plasticity? Comparison of agrestal and ruderal populations of the weed *Solanum ptycanthum*. *Oecologia*, **105**:271-280
- Hill D.R.C. (1996) Object-oriented analysis and simulation, Addison-Wesley Longman, 291p
- Hulme P.E. (2008) Phenotypic plasticity and plant invasions: is it all Jack? *Functional Ecology*, **22**:3-7
- Hutchings M.J. & Dekroon H. (1994) Foraging in Plants - the Role of Morphological Plasticity in Resource Acquisition. In: *Advances in Ecological Research, Vol 25*, pp. 159-238. Academic Press Ltd, London
- Kleijnen J, P. C. (1987) Statistical Tools for Simulation Practitioners. Marcel Dekker, New York, 1987.
- Lavorel S., Diaz S., Cornelissen J.H.C., Garnier E., Harrison S.P., McIntyre S., Pausas J.G., Pérez-Harguindeguy N., Roumet C. & Urcelay C. (2007) *Plant functional types: are we getting any closer to the Holy Grail?* Springer-Verlag.
- Lavorel S. & Garnier E. (2002) Predicting changes in community composition and ecosystem functioning from plant traits: revisiting the Holy Grail. *Functional Ecology*, **16**, 545-556
- Lavorel S., McIntyre S., Landsberg J. & Forbes T.D.A. (1997) Plant functional classifications: from general groups to specific groups based on response to disturbance. *Trends in Ecology & Evolution*, **12**:474-478
- Louault, F., V. D. Pillar, J. Aufrere, E. Garnier, and J. F. Soussana (2005) Plant traits and functional types in response to reduced disturbance in a semi-natural grassland. *Journal of Vegetation Science* **16**:151-160.
- Maire, V., N. Gross, L. Pontes, C. Picon-Cochard, and J. F. Soussana (2009) Trade-off between root nitrogen acquisition and shoot nitrogen utilization across 13 co-occurring pasture grass species. *Functional Ecology* **23**:668 - 679.
- Manel S., Schwartz M.K., Luikart G. & Taberlet P. (2003) Landscape genetics: combining landscape ecology and population genetics. *Trends in Ecology & Evolution*, **18**, 189-197
- Marks C.O. & Lechowicz M.J. (2006) A holistic tree seedling model for the investigation of functional trait diversity. *Ecological Modelling*, **193**, 141-181
- Maynard Smith, J., and J. Haigh. (1974) The hitch-hiking effect of a favourable gene. *Genetic Research* 23-35.
- McGill B.J., Enquist B.J., Weiher E. & Westoby M. (2006) Rebuilding community ecology from functional traits. *Trends in Ecology & Evolution*, **21**:178-185
- Miner B.G., Sultan S.E., Morgan S.G., Padilla D.K. & Relyea R.A. (2005) Ecological consequences of phenotypic plasticity. *Trends in Ecology & Evolution*, **20**:685-692
- Montgomery D.C. (2006) Design and analysis of experiments, John Wiley & So
- Osone Y., Ishida A. & Tateno M. (2008) Correlation between relative growth rate and specific leaf area requires associations of specific leaf area with nitrogen absorption rate of roots. *New Phytologist*, **179**:417-427
- Osone Y. & Tateno M. (2005) Nitrogen absorption by roots as a cause of interspecific variations in leaf nitrogen concentration and photosynthetic capacity. *Functional Ecology*, **19**:460-470
- Pontes L.D.S., Soussana J.F., Louault F., Andueza D. & Carrere P. (2007) Leaf traits affect the above-ground productivity and quality of pasture grasses. *Functional Ecology*, **21**:844-853
- Reich P.B., Buschena C., Tjoelker M.G., Wrage K., Knops J., Tilman D. & Machado J.L. (2003) Variation in growth rate and ecophysiology among 34 grassland and savanna species under contrasting N supply: a test of functional group differences. *New Phytologist*, **157**:617-631

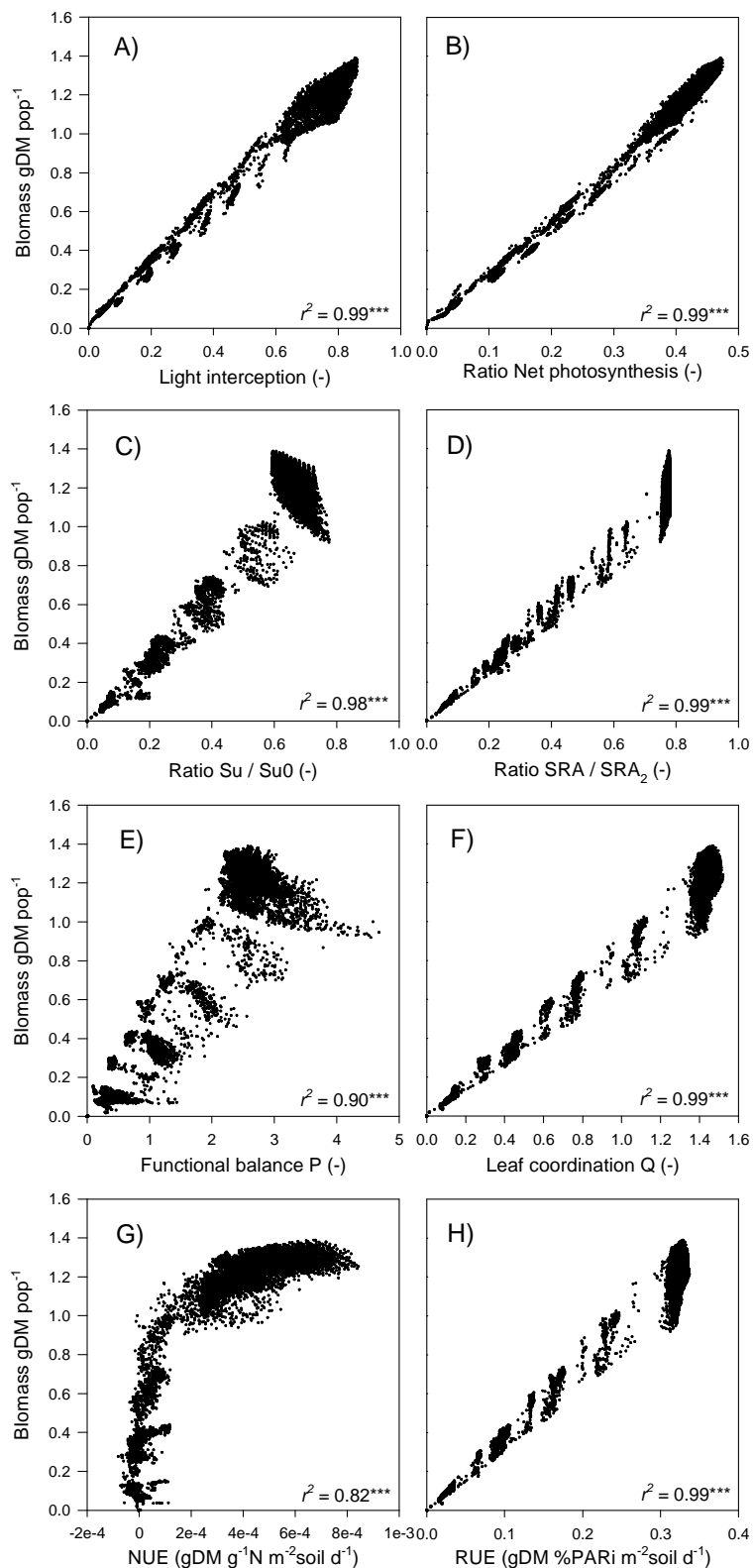
- Reich P.B., Ellsworth D.S., Walters M.B., Vose J.M., Gresham C., Volin J.C. & Bowman W.D. (1999) Generality of leaf trait relationships: A test across six biomes. *Ecology*, **80**:1955-1969
- Rozendaal D.M.A., Hurtado V.H. & Poorter L. (2006) Plasticity in leaf traits of 38 tropical tree species in response to light; relationships with light demand and adult stature. *Functional Ecology*, **20**:207-216
- Ryser, P., and H. Lambers. (1995). Root and leaf attributes accounting for the performance of fast- and slow-growing grasses at different nutrient supply. *Plant and Soil* **170**:251-265.
- Savage V.M., Webb C.T. & Norberg J. (2007) A general multi-trait-based framework for studying the effects of biodiversity on ecosystem functioning. *Journal of Theoretical Biology*, **247**:213-229
- Schortemeyer M., Atkin O.K., McFarlane N. & Evans J.R. (2002) N-2 fixation by Acacia species increases under elevated atmospheric CO<sub>2</sub>. *Plant Cell and Environment*, **25**:567-579
- Soussana, J. F., V. Maire, N. Gross, T. Reinhold, H. Dähring, L. S. Pontes, C. Picon-Cochard, S. Fontaine, L. Pagès, and C. Wirth. (2008) Modélisation des relations entre la diversité et le fonctionnement de couverts prairiaux à flore complexe. *Fourrages* 259-274.
- Suding K.N., Goldberg D.E. & Hartman K.M. (2003) Relationships among species traits: Separating levels of response and identifying linkages to abundance. *Ecology*, **84**:1-16
- Sultan S.E. (2000) Phenotypic plasticity for plant development, function and life history. *Trends in Plant Science*, **5**:537-542
- Sultan S.E. (2004) Promising directions in plant phenotypic plasticity. *Perspectives in Plant Ecology Evolution and Systematics*, **6**:227-233
- Tomlinson K.W., Dominy J.G., Hearne J.W. & O'Connor T.G. (2007) A functional-structural model for growth of clonal bunchgrasses. *Ecological Modelling*, **202**:243-264
- Turnbull L.A., Rees M. & Purves D.W. (2008) Why equalising trade-offs aren't always neutral. *Ecology Letters*, **11**:1037-1046
- Vile D., Garnier E., Shipley B., Laurent G., Navas M.L., Roumet C., Lavorel S., Diaz S., Hodgson J.G., Lloret F., Midgley G.F., Poorter H., Rutherford M.C., Wilson P.J. & Wright I.J. (2005) Specific leaf area and dry matter content estimate thickness in laminar leaves. *Annals of Botany*, **96**:1129-1136
- Vile D., Shipley B. & Garnier E. (2006) Ecosystem productivity can be predicted from potential relative growth rate and species abundance. *Ecology Letters*, **9**:1061-1067
- Weiner J. (2004) Allocation, plasticity and allometry in plants. *Perspectives in Plant Ecology Evolution and Systematics*, **6**:207-215
- West G.B., Brown J.H. & Enquist B.J. (2001) A general model for ontogenetic growth. *Nature*, **413**:628-631
- Westoby M. (1998) A leaf-height-seed (LHS) plant ecology strategy scheme. *Plant and Soil*, **199**:213-227
- Westoby M., Falster D.S., Mole A.T., Vesk P.A. & Wright I.J. (2002) Plant ecological strategies: some leading dimensions of variation between species. *Annual Review of Ecological Systems* **33**:125-159
- Westoby M. & Wright I.J. (2006) Land-plant ecology on the basis of functional traits. *Trends in Ecology & Evolution*, **21**:261-268
- Williams D.G., Mack R.N. & Black R.A. (1995) Ecophysiology of Introduced Pennisetum-Setaceum on Hawaii - the Role of Phenotypic Plasticity. *Ecology*, **76**:1569-1580
- Wright I.J., Reich P.B., Westoby M., Ackerly D.D., Baruch Z., Bongers F., Cavender-Bares J., Chapin T., Cornelissen J.H.C., Diemer M., Flexas J., Garnier E., Groom P.K., Gulias J., Hikosaka K., Lamont B.B., Lee T., Lee W., Lusk C., Midgley J.J., Navas M.L., Niinemets U., Oleksyn J., Osada N., Poorter H., Poot P., Prior L., Pyankov V.I., Roumet

- C., Thomas S.C., Tjoelker M.G., Veneklaas E.J. & Villar R. (2004) The worldwide leaf economics spectrum. *Nature*, **428**:821-827
- Wright I.J. & Westoby M. (2002) Leaves at low versus high rainfall: coordination of structure, lifespan and physiology. *New Phytologist*, **155**:
- Wright S.J. (1932) The role of mutation, inbreeding, cross-breeding, and selection in evolution. In: *International Genetic Congress*, pp. 356-366
- Yin X. & Schapendonk A. (2004) Simulating the partitioning of biomass and nitrogen between roots and shoot in crop and grass plants. *Njas-Wageningen Journal of Life Sciences*, **51**:407-426
- Young C.G., Dale M.R.T. & Henry G.H.R. (1999) Spatial pattern of vegetation in high arctic sedge meadows. *Ecoscience*, **6**:556-564

## SUPPORTING INFORMATION

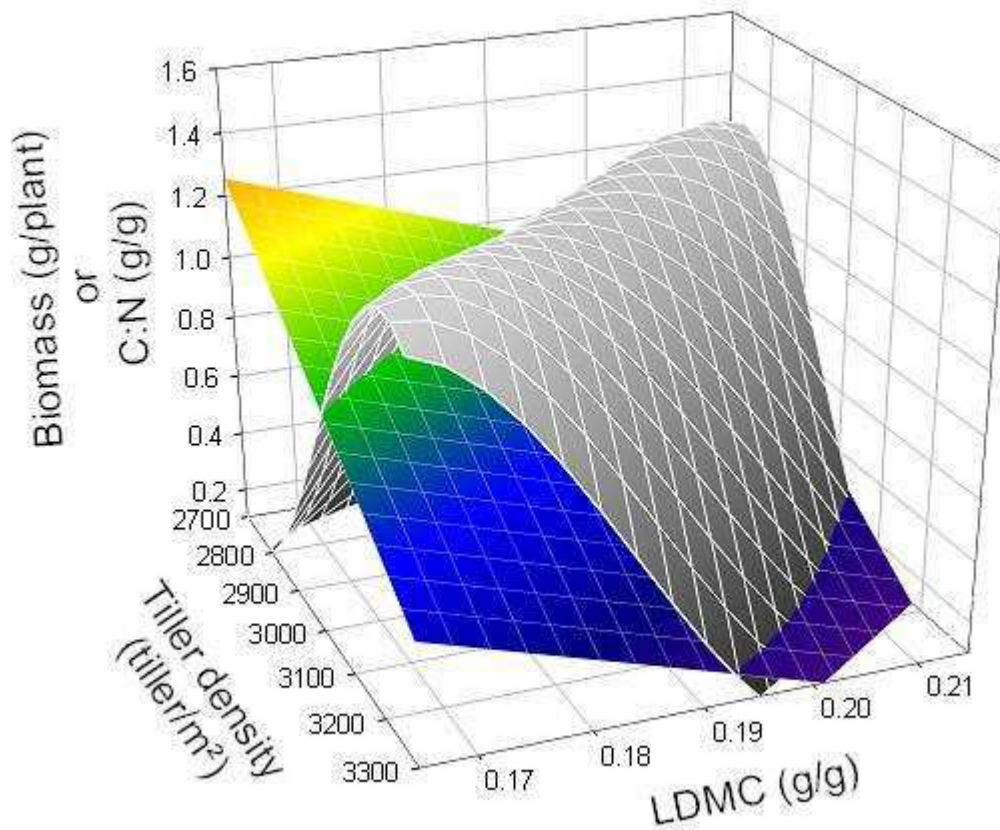
**Table S1** Observed, minimum, maximum and step values used in the virtual experiment; the simulation analysis explored 10 step values per trait and per species between minimum and maximum observed boundaries (+ or – 30 % around the traits value); in addition to 10 steps, a simulation with the observed trait value in the field for each species was also done.

Species		LDMC	L0	Ph0	D0
Alopra	Species value	0.215	56.983	163.501	2400
	Min	0.16	40	165	2200
	Max	0.22	58	255	2600
	Step	0.006	1.8	9	40
Antodo	Species value	0.192	31.550	222.168	4250
	Min	0.155	20	195	4450
	Max	0.205	32	390	5050
	Step	0.005	1.2	19.5	60
arrela	Species value	0.182	43.090	162.099	3188
	Min	0.165	34	120	2700
	Max	0.22	66	195	3300
	Step	0.0055	3.2	7.5	60
Clerpin	Species value	0.166	41.600	212.019	5850
	Min	0.15	30	135	5700
	Max	0.205	66	255	6300
	Step	0.0055	3.6	12	60
Dacglo	Species value	0.193	52.02	141.993	2855
	Min	0.185	48	75	2500
	Max	0.255	68	150	2900
	Step	0.007	2	7.5	40
Elyrep	Species value	0.205	48.85	151.799	2448
	Min	0.185	46	75	2500
	Max	0.235	66	195	2900
	Step	0.005	2	12	40
Fesrub	Species value	0.250	29.27	239.311	10700
	Min	0.18	16	210	8000
	Max	0.25	36	330	10000
	Step	0.007	2	12	200
Hollan	Species value	0.174	49.38	124.069	4242
	Min	0.14	30	90	3300
	Max	0.19	54	210	4500
	Step	0.005	2.4	12	120
Lolper	Species value	0.185	40.88	154.358	4671
	Min	0.18	38	120	4300
	Max	0.23	58	180	5000
	Step	0.005	2	6	70
phlpra	Species value	0.206	33.80	95.428	4700
	Min	0.18	28	75	3600
	Max	0.23	46	150	5200
	Step	0.005	1.8	7.5	160
poapra	Species value	0.232	35.25	323.817	6300
	Min	0.215	16	210	5200
	Max	0.245	40	390	6300
	Step	0.003	2.4	18	110
Trifla	Species value	0.211	32.23	226.133	4000
	Min	0.16	20	180	3000
	Max	0.245	40	315	4500
	Step	0.0085	2	13.5	150



**Figure S1** Example of model output: relationship between eco-physiological processes and biomass production for *A. elatius* in high N level treatment. Each point represents a simulation run for a particular trait combination. The eco-physiological variables are the radiation interception (A), net photosynthesis (B), root N uptake rate (C), specific root area (D), substrate allocation coefficient  $P$  between root and shoot structure (E), substrate allocation coefficient  $Q$  between shoot structure and leaf photosynthetic proteins (F), nitrogen use efficiency (G) and radiation use efficiency (H). Net photosynthesis, N uptake rate and specific root area (SRA) were normalized between 0 and 1, one

being the maximal value in the data set. Regression parameter are given for each ecophysiological process ( $r^2$  and  $P$ -value, \*\*\*,  $P < 0.001$ ). A variance decomposition analysis allowed ranking variables for their relative role for plant biomass production. We compared the light interception (% var = 9) vs the net photosynthesis rate (% var = 91);  $S_u$  (% var = 16) vs  $S_{RA}$  (% var = 84);  $P$  (% var = 3) vs  $Q$  (% var = 97); and  $NUE$  (% var = 1) vs  $RUE$  (% var = 99).



**Figure S2.** Model output: effect of trait variations (here *LDMC* vs Tiller density) on plant performance (biomass per plant) (fitted grey mesh plot) and on the C:N ratio of the substrate (normalized between 0 and 1) (coloured plan) in a 2D trait space for *A. elatius* in the high N treatment. When plant biomass is the highest, there is a covariation between tiller density and *LDMC* which corresponds to a narrow C:N ratio range. Hence, there is a co-limitation of growth by C and N supply. When Tiller density and *LDMC* are low, substrate have a high C:N ratio within the plant and plant growth is N limited. When Tiller density and *LDMC* are high, C:N ratio is low and plants growth is C limited.

***DISCUSSION***

***GENERALE***



## 7. DISCUSSION GENERALE

L'objectif de la thèse était de comprendre et reproduire le fonctionnement d'une plante en utilisant des caractéristiques comparatives, dont leur combinaison permet de généraliser sa réponse face aux variations environnementales et son effet sur la communauté à laquelle elle appartient. Pour cela, nous avons utilisé une démarche de modélisation qui a permis d'une part de formaliser explicitement les relations causales entre traits fonctionnels et d'autre part de comprendre leur rôle en dynamique pour la croissance d'une population.

Le chapitre 3 a mis en évidence un mécanisme commun de coordination foliaire de la photosynthèse pour les plantes en  $C_3$ . Plus que l'azote et le carbone, cette coordination intègre la réponse de la photosynthèse au rayonnement, à la température et à l'humidité de l'air. Elle met en lumière le rôle de trois traits fonctionnels,  $k_3$  (efficacité d'utilisation photosynthétique de l'azote),  $J_{\text{fac}}$  (ratio des capacités de régénération et de carboxylation / oxygénation du RuBP) et  $SLA$  (surface spécifique foliaire). Ces traits sont modifiés par les conditions environnementales rencontrées pendant la croissance des plantes et peuvent affecter fortement l'intensité du mécanisme de photosynthèse. Enfin, ces trois traits sont indépendants les uns des autres ce qui doit favoriser la coexistence de plusieurs stratégies. Ce chapitre valide une hypothèse du modèle GEMINI, la coordination de la photosynthèse foliaire, utilisée pour piloter l'allocation des assimilats entre la surface foliaire et les protéines photosynthétiques foliaires. Ce chapitre illustre bien l'intérêt de tester des hypothèses bien formalisées sur un large jeu d'espèces.

Le chapitre 4 permet de définir deux axes de spécialisation fonctionnelle reliant traits aériens et traits racinaires. Un premier axe relie la stature des plantes à la biomasse des parties racinaires. Le second relie les activités racinaires et aériennes de la plante pour acquérir et utiliser l'azote. Les traits inclus dans chacun des deux axes sont généralement indépendants. Cependant, les plantes à grande stature tendent à être plus conservatives. Ce chapitre permet également de valider l'hypothèse de répartition des assimilats entre les parties aériennes et racinaires utilisée par GEMINI : l'équilibre fonctionnel. Il en découle notamment une colimitation à l'échelle de la plante entre un investissement pour les parties racinaires pour acquérir l'azote et un investissement pour les parties aériennes afin d'assimiler le carbone. Enfin, il montre une colimitation à l'échelle de la communauté de plantes absorbant le nitrate et l'ammonium.

La formalisation mathématique des relations entre les traits fonctionnels, réalisée au chapitre 5 par GEMINI, a permis de rendre dynamiques les axes de spécialisation pour la

croissance de la végétation. Elle permet également de lier ces traits aux dynamiques des éléments C et N. La mise en évidence de mécanismes de colimitation à différentes échelles a permis de faire des hypothèses fortes sur la représentation mathématique des processus. Il en résulte un modèle complexe souligné par le nombre important de paramètres à calibrer par espèce végétale. Cependant, ce chapitre 5 montre que la complexité de formes et de fonctions utilisées à l'échelle de la plante est nécessaire pour une validation du modèle diagnostique (production, plasticité) et pour une utilisation du modèle pronostique (mécanisme de la photopériode pour la phénologie).

Le chapitre 6 montre que le syndrome de traits fonctionnels représentant une espèce n'est pas un espace à n-dimensions où les traits sont distribués au hasard mais qu'au contraire, il permet de maximiser la croissance d'une plante dans des conditions environnementales données. Lorsque ces conditions changent, les traits fonctionnels montrent une certaine plasticité qui est spécifique à chaque espèce. Cette plasticité en conservant les contraintes entre traits permet de maximiser la fitness de la plante dans la nouvelle condition rencontrée. Il résulte de cette étude que la réponse d'une espèce à une contrainte est permise par un certain degré de plasticité d'un trait et que l'effet en retour sur la communauté sera produit par l'ensemble des relations qui relient ce trait de réponse aux traits d'effet. Le nombre de traits de réponse peut être supérieur à un, et un chevauchement entre traits de réponse et traits d'effet n'est toujours pas exclus de cette explication (Fig. 1-3).

Je ressors de ce travail de thèse trois points que je souhaiterais aborder dans la discussion générale :

- La co-limitation et la stoechiométrie des cycles C-N aux différentes échelles abordées
- Les acquis et limites du modèle GEMINI
- Les perspectives d'application à des communautés prairiales

## 7.1 Co-limitation et stoechiométrie des cycles C-N

A la différence des bactéries, l'autotrophie des plantes s'effectue par l'acquisition de ressources situées dans des compartiments abiotiques distincts, possédant des cycles spatiaux et temporels propres. Le sol est la source majoritaire de nutriments et d'eau pour la plante, avec des cycles saisonniers et une répartition verticale et horizontale qui dépend du comportement physique des éléments chimiques (mass-flow / diffusion / interception). L'atmosphère est la source de C pour la plante dont l'acquisition dépend principalement de la lumière, de la température et de l'humidité de l'air. Ces dernières variables ont des cycles journaliers et saisonniers et présentent un gradient vertical dans la canopée. Il résulte de ces particularités pour un écosystème particulier une carte stoechiométrique ('stoichiometric template') de ressources potentiellement disponibles (Schade *et al.* 2005).

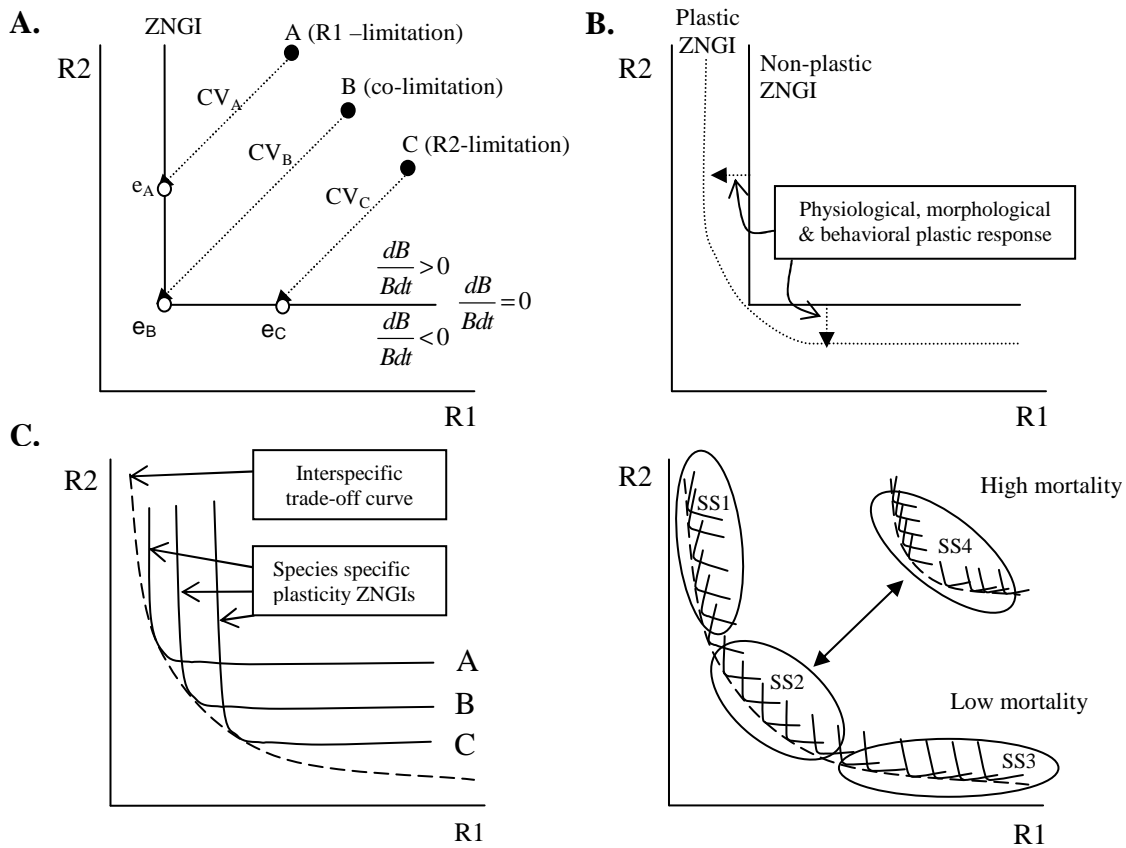


Figure 7-1 Développement d'un modèle de stoechiométrie d'un écosystème (Schade *et al.* 2005).

Chaque axe représente la concentration d'une forme biodisponible d'une ressource essentielle. (A) Les trois composantes de la théorie de Tilman (1982) considérant une espèce avec une physiologie fixe. L'isocline de croissance nulle (ZNGI) représente le jeu de ressources biodisponibles où la croissance du consommateur est nulle. L'angle droit dérive de la loi du minimum de Liebig, qui limite la croissance par la ressource dont l'offre est plus faible que la demande. Le point de ressources (cercle noir) représente la concentration de chacune des ressources introduites dans l'écosystème. Le vecteur de consommation (flèche marquée par CV) représente un ratio stoechiométrique fixe prélevé par le consommateur. Les niveaux de ressources à l'équilibre (cercle ouvert) reposeront sur le ZNGI. Le taux de croissance relatif est représenté par  $\frac{dB}{Bdt}$  où B est la densité d'algues. Les trois points ressources montrent pour une seule espèce une situation limitée par R1, une limitée par R2 et une co-limitée par R1 et R2. (B) La plasticité de l'activité physiologique dans l'acquisition de la ressource remplace

l'angle droit des ZNGIs non plastiques (ligne solide) par une courbe ZNGI plastique (ligne en pointillée). (C) Plusieurs espèces avec des stoechiométries élémentaires différentes ont des ZNGIs qui se placent le long d'un trade-off. (D) Quatre schémas stoechiométriques (SS) adaptés à différentes cartes stoechiométriques de ressources : limitation par R1, co-limitation, et limitation par R2 à des taux de mortalités faibles (SS1-3), et à des taux élevés de mortalité (SS 4) à des forts niveaux de disponibilités de R1 et R2.

Cette structuration des ressources dans le temps et l'espace a amené les plantes à développer des organes spécialisés possédant une plasticité de forme et de fonction aussi bien à l'échelle d'une cellule, d'un organe ou d'un individu (Chapin 1980, Vitousek 1982). De plus, la stoechiométrie d'une plante montre une certaine plasticité, plus forte par exemple que celle des bactéries. Par conséquent, le passage d'une limitation par une ressource à une autre n'est pas discret, mais continu le long d'un trade-off entre deux ressources (Fig. 71A vs 71B) (Tilman 1982). A l'échelle de la communauté, la structuration des ressources contraindra, et sera en retour fortement contrainte par les interactions biotiques. Mais plus la diversité sera importante, plus la communauté tendra vers une colimitation multiple (Danger *et al.* 2008). Ainsi, la thèse défendue par Schade *et al.* 2005 serait que les schémas stoechiométriques d'un système amèneraient à une colimitation de la croissance d'une plante ou d'une communauté par différentes ressources (concept de 'mixed limitation' par Thingstad 1987), plutôt que par une seule ('loi de Liebig', Liebig 1840).

Initialement, ce schéma conceptuel expliquant la stoechiométrie d'un écosystème par un équilibre entre une offre et une demande de nutriments a surtout été utilisé pour les écosystèmes aquatiques marins et lacustres (Sterner et Elser 2002, Schade *et al.* 2005, Danger *et al.* 2008), initialement en raison du fort pouvoir tampon du ratio N:P (Redfield 1958, Arrigo 2005). Il reste cependant peu utilisé pour les écosystèmes terrestres et encore seulement à l'échelle du biome (McGroddy *et al.* 2004), pour deux raisons : i) quantifier les ressources réellement accessibles aux plantes dans les compartiments atmosphère et sol (exemple, forte interaction avec la teneur en eau du sol), ii) impact des interactions biotiques dans la structure des communautés et dans l'accessibilité aux ressources. Les traits fonctionnels permettraient de résoudre ces difficultés et de lier cette approche stoechiométrique à l'écologie des communautés terrestres.

En utilisant les traits fonctionnels et dans la continuité de l'approche stoechiométrique, je chercherai à montrer comment nos résultats peuvent soutenir l'existence d'un continuum de colimitation pour différents nutriments entre le sol, la plante, la communauté et l'atmosphère. Sans chercher à redéfinir le concept de colimitation des plantes (Bloom *et al.* 1985, Field et Mooney 1986), il s'agira plutôt de s'intéresser aux mécanismes par lesquels s'opère cette colimitation dans ce continuum (Fig. 7-2).

### 7.1.1 Lien sol-plante/communauté

**Sol :** Le sol détermine la dynamique temporelle et spatiale de l'offre des différentes formes de l'azote. Peu de données sont accessibles sur cette dynamique, les flux bruts d'azote étant bien supérieurs aux flux nets et en interaction avec la demande des micro-organismes et des plantes. Cependant, en s'appuyant sur la dynamique des populations microbiennes nitrifiantes et ammonifiantes ainsi que sur les propriétés physiques de  $\text{NH}_4^+$  et de  $\text{NO}_3^-$ , on peut dégager la tendance générale suivante. Durant l'hiver et le début de la période de croissance, différents facteurs abiotiques font que la ressource en azote disponible est principalement sous forme  $\text{NH}_4^+$ . Premièrement, les bactéries nitrifiantes, responsables de la fourniture en  $\text{NO}_3^-$  du sol, sont autotrophes, produisent peu d'énergie lors de la transformation de la matière organique, menant à une croissance lente de la population (Dommergues et Mangenot 1970, Swift *et al.* 1979). Elles seraient alors peu abondantes en début de saison de végétation ce qui amènerait à une faible disponibilité en  $\text{NO}_3^-$ . Au contraire, les bactéries ammonifiantes, responsables de la fourniture en  $\text{NH}_4^+$  du sol, sont hétérotrophes, produisent beaucoup d'énergie lors de la décomposition et ont une croissance rapide. Cette dynamique temporelle fait débiter la production de  $\text{NH}_4^+$  avant celle de  $\text{NO}_3^-$  en début de saison de végétation. Deuxièmement, lors des périodes de précipitation, le  $\text{NO}_3^-$  plus mobile sera facilement lixivié vers les horizons profonds du sol alors que le  $\text{NH}_4^+$  pouvant se fixer sur les argiles restera plus facilement dans les horizons de surface. Il résulte de ces propriétés physiques une ségrégation verticale de l'offre en  $\text{NO}_3^-/\text{NH}_4^+$ .

**Plante :** Chacune des graminées étudiées dans cette thèse est capable d'absorber les deux formes minérales de l'azote, mais certaines sont spécialisées pour le  $\text{NO}_3^-$ , alors que d'autres pour  $\text{NH}_4^+$ . Les espèces spécialisées pour  $\text{NH}_4^+$  ont une forte teneur en azote foliaire (*LNC*) et un fort taux relatif de croissance (*RGR*) (*A. elatius* et *E. repens*). Ces espèces ont aussi un démarrage précoce de croissance végétative (Fig. 4-4), profitant probablement de la plus forte disponibilité en  $\text{NH}_4^+$  du sol en début de saison de végétation. De la même manière, la préférence pour le  $\text{NO}_3^-$  ou un investissement équivalent entre  $\text{NO}_3^-$  et  $\text{NH}_4^+$  de certaines grandes plantes (*F. arundinacea*, *Ph. pratense*, *D. glomerata*, *H. lanatus*) pourraient être avantageux pour prélever le  $\text{NO}_3^-$  dans les horizons plus profonds du sol après des périodes de pluie. Ces différences de comportements pour des graminées coexistant dans des prairies fertiles en Auvergne (Louault *et al.* 2005) sont à même de favoriser la complémentarité entre espèces, une plus forte diversité, une meilleure utilisation de l'azote et une plus forte croissance de la communauté. Si ces hypothèses restent à confirmer dans notre étude, Pornon

*et al.* (2007) ont pu effectivement montrer l'existence d'une complémentarité spatiale, temporelle et ionique ( $\text{NO}_3^-$  et  $\text{NH}_4^+$ ) pour l'acquisition de l'azote entre 4 espèces structurantes (*Rhododendron ferrugineum*, *Vaccinium myrtillus*, *Festuca eskia* et *Nardus stricta*) dans un écosystème mosaïque subalpin (prairie/lande) dans les Pyrénées.

Enfin, la préférence pour le  $\text{NO}_3^-$  ou pour le  $\text{NH}_4^+$  de ces espèces est à même d'affecter les activités nitrifiantes/dénitrifiantes des populations microbiennes dans leur rhizosphère. Par exemple, les investissements en transporteurs  $\text{NH}_4^+$  de *A. elatius*, *H. lanatus* et *D. glomerata* dans notre étude concordent avec les activités dénitrifiantes faibles trouvées dans les rhizosphères de ces espèces par Patra *et al.* (2006) sur le même site mais en communauté. Plus la capacité à absorber le  $\text{NH}_4^+$  est importante, plus l'activité dénitrifiante est faible, la plante court-circuitant le cycle nitrification-dénitrification. La spécialisation des transporteurs racinaires de l'azote a donc des conséquences à la fois pour l'interaction plante-plante mais également plante-microbe.

**Communauté :** Pourquoi un trade-off  $\text{NO}_3^-/\text{NH}_4^+$  ? Pourquoi un trade-off entre des espèces coexistant potentiellement ensemble dans les écosystèmes prairiaux du Massif Central? La réponse peut venir de la théorie d'ajustement stoechiométrique de la communauté à celle de l'offre en nutriments (Schade *et al.* 2005 ; Danger *et al.* 2008). En s'appuyant sur le modèle de Tilman (1982) expérimenté généralement sur des micro-organismes, la capacité compétitive des espèces pour chacune de ces deux formes substituables de l'azote (Fig. 7-1C) dépend de la stoechiométrie de l'offre du sol. Dans notre cas, cette stoechiométrie incluerait une dimension spatiale et temporelle du ratio  $\text{NO}_3^-/\text{NH}_4^+$  (cf paragraphe ci-dessus). Selon Tilman (1982), les interactions entre espèces déplaceraient alors les capacités compétitives des espèces coexistantes en fonction des fluctuations du ratio  $\text{NO}_3^-/\text{NH}_4^+$ , soit par un changement d'espèces soit par une plasticité adaptative soit par une différenciation génétique. Si ces mécanismes sont rapides pour des micro-organismes compte tenu de leur taux de régénération, ils sont nettement plus longs pour les plantes. L'ajustement stoechiométrique serait donc fonction du temps.

Les conséquences de ce trade-off seraient d'une part une meilleure coexistence de ces espèces ainsi qu'une meilleure efficacité d'utilisation de l'azote disponible, au moins lorsque le ratio stoechiométrique d'offre du sol est similaire au ratio stoechiométrique moyen des capacités d'absorption de la communauté (Fig. 4-3). L'ajustement stoechiométrique d'une communauté sera alors d'autant plus fort avec la diversité des espèces ('insurance hypothesis')

Yachi & Loreau 1999) ou la diversité de traits fonctionnels ('traits entropy maximisation', Shipley, Vile & Garnier 2006).

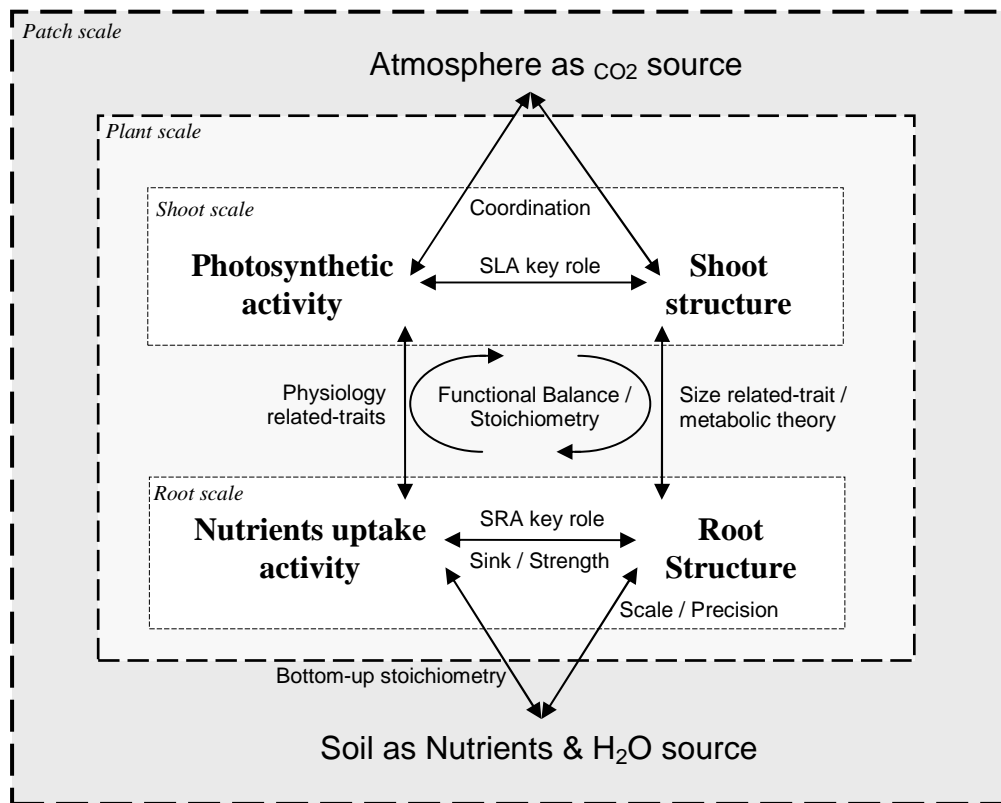


Figure 7-2 Continuum de colimitation entre le sol, la plante, la communauté et l'atmosphère.

### 7.1.2 Lien partie racinaire - partie aérienne

Le chapitre 4 met en évidence deux axes de spécialisation des plantes à l'échelle interspécifique. Le premier relie les biomasses des compartiments aérien et racinaire. Le second relie les activités d'acquisition par les parties racinaires et d'utilisation de l'azote par les parties aériennes.

**'Plant size-related traits'**. Le premier axe rejoint le cadre de la 'metabolic scaling theory' proposée par West *et al.* (1997, 1999) et développé pour l'allocation entre les parties aériennes ( $M_L$ ) et racinaires ( $M_R$ ) chez les plantes (Enquist et Niklas 2002, Niklas et Enquist 2002a). Ces auteurs observent une relation allométrique entre ces structures ( $\log M_L = \log \beta + \alpha \log M_R$ ) où  $\alpha$  est égal à  $\frac{3}{4}$  pour l'ensemble du règne végétal. Cette relation et ce coefficient allométrique expriment l'équilibre dans la géométrie en réseau du transport vasculaire des plantes, reliant les racines, la tige et les feuilles par un système connecté de tubes se divisant potentiellement vers chaque cellule de l'organe. En d'autres termes, cette relation reflète une ontogénie sans heurt d'une plante poussant sans contrainte nutritionnelle ou physique, selon

son horloge biologique. Il serait donc normal de retrouver une relation positive dans notre étude où l'ensemble des espèces a évolué dans des conditions de croissance peu limitantes en nutriments et en eau. Quant au coefficient  $\frac{3}{4}$ , il aurait fallu regarder la biomasse en place ou la croissance sur une même période des compartiments aérien et racinaire, ce qui est délicat pour une étude en plein champ. Pour approfondir encore l'analyse de nos résultats dans le corpus de la 'metabolic theory', une étude récente de McCarthy & Enquist (2007) montre qu'elle n'est pas en contradiction avec la théorie d'allocation optimale de la biomasse qui prédit une allocation de la biomasse vers l'organe qui capture la ressource la plus limitante (Brouwer 1962, Davidson 1969, Thornley 1972, Bloom *et al.* 1985). Cette théorie de l'équilibre fonctionnel est notamment la pierre angulaire des théories sur les stratégies végétales (cf. Encadré 1-2). Pour un gradient de conditions environnementales et à l'échelle intra-spécifique, McCarthy & Enquist suggèrent que lorsque la taille est prise en compte (par le premier axe d'une ACP, par exemple), les variations résiduelles d'allocation de biomasse sont bien expliquées par les facteurs limitant la croissance (équilibre fonctionnel). Des trades-offs sont alors observés entre les allocations de biomasses aériennes et racinaires ( $M_R$  et  $M_S$ ). Cependant, si la 'metabolic theory' s'applique indépendamment des espèces, la théorie de l'équilibre fonctionnel est moins significative à l'échelle interspécifique pour expliquer l'allocation de la biomasse qui dépend aussi de la stratégie fonctionnelle de la plante (McCarthy et Enquist 2007).

Dans le modèle GEMINI, la coordination des flux C/N au sein de la plante suit le formalisme suivant, généralement appliqué à la théorie de l'équilibre fonctionnel.

$$F_n/F_c = \sigma_r \cdot M_R / \sigma_s \cdot M_S$$

Les concepts de la 'metabolic theory' agissent au sein de la décomposition de  $M_R$  et  $M_S$  en nombre de racines et de feuilles (c.f. sous-modèle morphogénèse de CANOPT), où la dynamique de ces organes est rythmée par le phyllochrone, considéré comme l'horloge biologique d'une plante (Lafarge *et al.* 2005). La 'metabolic theory' nous apprend ainsi que les biomasses,  $M_R$  et  $M_S$ , sont fortement contraintes l'une par rapport à l'autre pour des raisons physiques. La plante peut néanmoins allouer de la biomasse au compartiment où la ressource est la plus limitante mais dans des proportions limitées dues à ces contraintes physiques. **Les relations positives biophysiques et négatives fonctionnelles entre les biomasses aériennes et racinaires tamponnent dans tous les cas la variation du ratio C:N de la plante.**



**‘Physiology-related traits’.** Le second axe de spécialisation des graminées de la collection est à rapprocher de l’axe séparant les stratégies végétales d’exploitation et de conservation des nutriments (Craine *et al.* 2002, Diaz *et al.* 2004, Wright *et al.* 2004b). De nombreux traits peuvent être associés à cet axe. Ils représentent généralement des activités ( $A_{\max}$ ,  $LNUE$ , ...) ou des morphologies ( $SLA$ ,  $SRL$ , ...) des organes et non leur taille ( $H_{\max}$ ,  $LL$ ,  $LA$ , ...). Le chapitre 3 montre que les traits photosynthétiques  $k_3$  et  $J_{\text{fac}}$  peuvent également être associés à cet axe bien qu’indépendants de la  $SLA$  et indépendants entre eux.  $k_3$  diminue  $N_{\text{pac}}$  alors que  $J_{\text{fac}}$  l’augmente. De plus, le lien entre la capacité d’absorption de l’azote ( $I_{\max}$ ) et l’activité photosynthétique ( $N_{\text{pac}}$ ) est rendu possible par la covariation positive entre la  $SLA$  et  $I_{\max}$  (cf equation ci-dessous, Osone, Ishida et Tateno 2008).

$$N_{\text{ac}} = N_{\text{pac}} + f_{\text{ns}} / SLA$$

Il ressort de ces relations que les espèces peuvent jouer sur plusieurs traits pour réguler leur teneur en N (chap. 4) et leur capacité de photosynthèse (chap. 3), et se placer ainsi le long de cet axe de spécialisation.

Nos résultats montrent l’existence de ce trade-off pour une même condition environnementale. A l’échelle globale, ce trade-off peut être expliqué par les forts gradients de nutriments, mettant en évidence un continuum entre des espèces adaptées à des écosystèmes possédant un cycle lent de nutriments ou un cycle rapide (‘stoichiometric template’, Schade *et al.* 2005). Mais pour ces différentes études, le trade-off observé sur cet axe sépare **de manière constitutive** des espèces conservatrices et exploitatrices.

De la même manière que pour les biomasses aériennes et racinaires, une même espèce peut réguler ses activités et ses morphologies selon la ressource limitante, moduler son ratio C/N pour combiner coordination de la photosynthèse (chap. 3) et théorie de l’équilibre fonctionnel (Davidson 1969, Jackson *et al.* 1990, Jackson *et al.* 1997, Reich *et al.* 1998b, Wright *et al.* 2001, Reich 2002, Reich *et al.* 2003, Santiago *et al.* 2004). Seulement, à cause du nombre important de ressources limitantes et surtout du nombre important de traits sur lesquels peut jouer la plante pour réguler ses activités aériennes et racinaires (chap. 3 et 4), il est plus difficile d’observer directement des relations inter-spécifiques rendant compte de la théorie d’équilibre fonctionnel comme celle confirmant la ‘metabolic theory’ (McCarthy et Enquist 2007). L’équilibre fonctionnel dépendrait alors davantage de la stratégie de l’espèce.

Le chapitre 6 et le modèle GEMINI apportent des éléments supplémentaires à cette question. Il montre que cette plasticité des traits face à des environnements limitants pour la fitness de la plante, permet de maintenir le C/N et la performance des graminées, mais

seulement si les traits co-varient de manière conjointes. De plus, l'aptitude à la plasticité dépendrait de la stratégie végétale. Les espèces à tendance 'rudérale' seraient davantage plastiques que les espèces plus conservatrices.

Pour conclure cette partie, on pourrait donc replacer nos résultats et les différentes théories de la littérature dans un même schéma conceptuel du fonctionnement de la plante (Fig. 7-2). Les plantes seraient dans un premier temps soumises à leur horloge biologique, développant des organes aériens et souterrains selon une somme de température. Cela est reproduit dans GEMINI dans le module morphogénèse, le phyllochrone régulant l'apparition de nouveaux organes, leur élongation et leur sénescence, mais aussi la dynamique des axes de la population. Dans un second temps, la carte stoechiométrique de l'environnement contraindra le développement de la plante selon la ressource la plus limitante et selon les théories d'équilibre fonctionnel et de coordination de la photosynthèse. Mais ce qui ressort de cette réflexion est avant tout la nécessité de décrire et comprendre des mécanismes communs et spécifiques aux plantes si on veut pouvoir simuler leur assemblage et comprendre une dynamique de la communauté. Un point qui restera cependant à ajouter à ce schéma conceptuel est la dynamique des réserves et son interaction avec le développement de la plante (chap. 5, Fig. 7-3).

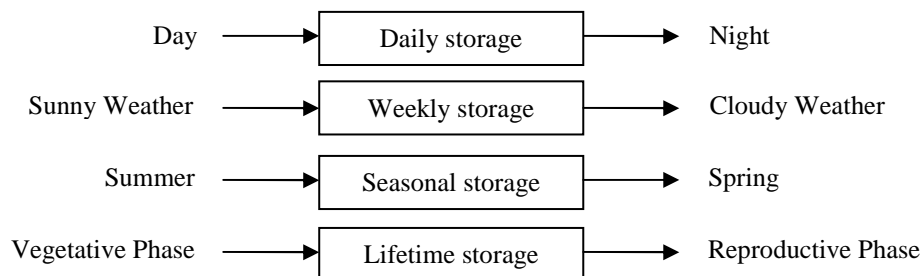


Figure 7-3 Causes des changements de mise en réserve des assimilats d'une plante selon différentes échelles de temps (extrait de Chapin *et al.* 1990)

### 7.1.3 Lien partie aérienne-atmosphère

Le chapitre 3 a mis en évidence l'existence d'une co-limitation C-N à l'échelle de la feuille. La théorie de coordination, validée de manière interspécifique, permet également de comprendre les variations intra-spécifiques de  $LNCa$  des graminées de la collection entre les différentes dates de mesures suivant les conditions climatiques de croissance (Tableau 7-1). Après avoir enlevé la variation constitutive de chacune des espèces, le facteur date est le plus discriminant. Sans être exhaustif sur la présentation des résultats, on peut s'intéresser aux

variations de *LNCa* associées à celles de *SLA* et de *LNC* aux dates 3 et 5, qui sont démonstratives des mécanismes pouvant ajuster la teneur en azote photosynthétique cible ( $N_{pac}$ , chap. 3). En effet, les dates 3 et 5 montrent la plus forte *LNCa* ( $\text{gN m}^{-2}$ ), en accord avec la plus faible température de croissance des plantes (qui augmente  $N_{pac}$ , Eq. 59). La date 3 montre également la plus forte période de rayonnement et une humidité relative parmi les plus basses accentuant l'augmentation de  $N_{pac}$ . Pour les dates 3 et 5, l'augmentation de  $N_{pac}$  semblerait atteinte principalement par une diminution de la *SLA* pour toutes les espèces. Cette variation de la *SLA* entraînerait un moindre coût de capture d'azote qu'une variation de *LNC* (liée à la capacité d'absorption racinaire, cf. chap. 4). Cependant, cette diminution est insuffisante pour que les *LNC* des dates 3 et 5 ne soient plus significativement différentes des autres. On suppose que ces moindres différences sont induites par une variation intra-spécifique des traits photosynthétiques  $k_3$  et  $J_{fac}$ .

Tableau 7-1 ANOVAs sur les variations intra-spécifiques de *LNCa*, *SLA* et *LNC* en réponse aux facteurs abiotiques pour les 13 espèces et le cultivar de graminées en culture pure. La variation intra-spécifique est calculée comme la différence relative entre le trait observé et le trait moyen de l'espèce sur le traitement C-N+ sur les 5 dates de mesures. Le test de Tukey a été appliqué pour comparer les différentes dates de mesures : 1 et 2, Juin et Sept. 2003 ; 3 et 4, Juin et Sept. 2004 ; 5, Sept. 2006. Les valeurs moyennes de rayonnement, de la température et de l'humidité de l'air correspondent au mois précédent le prélèvement des plantes.

Factors	d.f.	<i>LNCa</i> variation		<i>SLA</i> variation		<i>LNC</i> variation	
		Vari. %	<i>P</i> -value	Vari. %	<i>P</i> -value	Vari. %	<i>P</i> -value
Species	13	5.4	< 0.001	9.1	< 0.001	9.3	< 0.001
Date	4	77.3	< 0.001	85.0	< 0.001	8.3	< 0.001
Cut frequency	1	1.6	< 0.01	0.4	ns	7.7	< 0.001
N fertilisation level	1	15.7	< 0.001	5.5	< 0.001	68.7	< 0.001
Date*N fertilisation level	4		ns		ns	6.0	< 0.001
Overall	263	$r^2 = 72.8$	< 0.001	$r^2 = 69.0$	< 0.001	$r^2 = 65.4$	< 0.001

Date	PPFD	$T_g$	$h_s$	nb	Mean %	Rank test	Mean %	Rank test	Mean %	Rank test
1	820	15.7	76.9	56	-13.2	ab	1.8	a	-11.3	ab
2	770	17.3	66.5	56	-10.3	b	-8.4	b	-17.0	d
3	888	13.8	69.6	40	27.8	d	-28.7	d	-8.7	a
4	810	15.6	77.3	56	-18.4	a	5.9	a	-12.8	bc
5	705	14.9	79.3	56	-0.7	c	-15.5	c	-16.2	cd

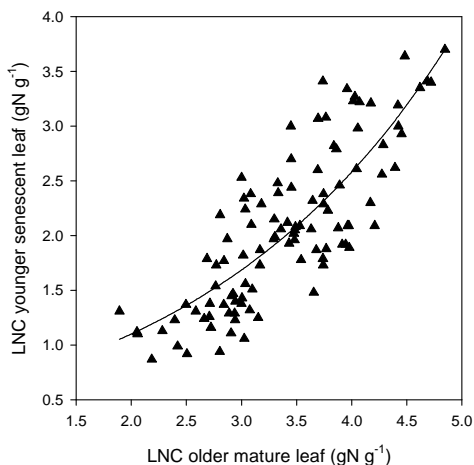
Un dernier point qui ressort de cette analyse est que l'on ne trouve pas d'augmentation de la *SLA* significative pour les dates où le rayonnement était plus faible (Niinemets et Tenhunen 1997, Anten et Hirose 1999). Il est probable que la température ait eu davantage d'effet sur *LNCa*, ce qui concorde avec la plus forte sensibilité de  $N_{pac}$  aux paramètres liés à la température (Annexe article chap. 3).

Pour conclure, les variations de *LNCa* inter-spécifique, dans le couvert et entre les dates peuvent être expliquées par l'hypothèse de coordination de la photosynthèse. Elles seraient les résultantes des variations des trois traits fonctionnels,  $k_3$ ,  $J_{\text{fac}}$  et *SLA*, qui de manière constitutive ou de manière adaptative aux conditions environnementales, amènent à une co-limitation des flux C-N à l'échelle de la feuille. Dans le modèle GEMINI, la variation de la *SLA* est seulement possible par la variation de la longueur, le *LDMC* étant constant. Il serait intéressant d'introduire la variation de la *LDMC*, qui a été observée dans la littérature (Vile *et al.* 2005, Pontes *et al.* 2007a).

#### 7.1.4 Retour au sol

D'une part, Fontaine et Barot (2004, 2005) ont montré que le priming effect, la sur-décomposition de matière organique (MO) humifiée lorsque de la MO fraîche était apportée, était à même de co-limiter les flux de carbone et d'azote dans le sol grâce à la diversité et la dynamique des populations microbiennes. Lorsque les nutriments sont en conditions limitantes, les décomposeurs dominants déstockent la banque de nutriments du sol en augmentant la décomposition des MO. Dans des conditions plus favorables, la décomposition des MO est ralentie et le sol stocke les nutriments. Les interactions entre les microbes du sol régulent le passage d'une stratégie de déstockage à une stratégie de stockage.

D'autre part, selon la théorie de coordination de la photosynthèse, il est possible de prédire une teneur en azote des feuilles (chap. 3). Il est également possible de connaître la résorption de l'azote lors de la sénescence (Fig. 7-4) et d'estimer ainsi la teneur en azote des feuilles sénéscentes qui constitueront la litière pour le sol et ses décomposeurs microbiens. Enfin, la minéralisation de la MO créera un flux de  $\text{NH}_4^+$ , ce qui ramène à la problématique du trade-off  $\text{NO}_3^-/\text{NH}_4^+$ .



Une perspective intéressante à ce travail consistera à savoir comment ces processus de co-limitation C-N se propagent entre le sol, la plante et la communauté.

Figure 7-4 Lien entre les teneurs en azote de la plus vieille feuille mature et la plus jeune feuille sénéscente pour les 13 espèces et le cultivar de *Lolium* sur le dispositif expérimental de Theix en septembre 2006 (c.f. Tableau 2-5).

## 7.2 Modélisation du fonctionnement de la plante

### 7.2.1 Acquis et limites de GEMINI

La partie précédente a permis de montrer que les mécanismes, par lesquels s'opère la régulation des flux C-N, sont nombreux et complexes car agissant à des échelles de temps et d'espace différentes. En reliant l'ensemble de ces mécanismes de régulation, la modélisation a permis de reproduire la performance (biomasse végétative) en monoculture de différentes espèces caractérisées par différentes stratégies végétales, et cela dans différentes conditions environnementales de perturbations et de disponibilité en nutriments. Il s'agit d'un résultat important de cette thèse. A ma connaissance, peu de modèles ont réussi à reproduire le comportement d'autant d'espèces.

Cependant, plusieurs points demandent encore à être améliorés si l'on veut étendre l'utilisation de GEMINI à un plus grand nombre d'espèces et à un plus grand nombre de conditions écologiques afin de mieux comprendre le lien biodiversité-fonctionnement de l'écosystème. Ils sont rappelés ci-dessous puis développés.

- 54 paramètres ont été calibrés d'après des mesures et 27 par espèce afin de pouvoir reproduire leurs performances. Cette complexité est-elle nécessaire ? Est-il possible de diminuer le nombre de ces paramètres ou existe-t-il des possibilités pour les calibrer sans passer par une expérimentation ? Au contraire, y a-t-il des paramètres qui demanderaient à être calibrés spécifiquement ?
- Même si nous avons mis en évidence des stratégies différentes d'acquisition et d'utilisation du N, les 13 espèces utilisées dans ce travail sont toutes issues de prairies productives et ont été cultivées sans contrainte en eau. GEMINI est-il capable de reproduire le comportement de graminées issues de milieux plus pauvres en nutriments ou plus secs ? Les mécanismes intégrés dans GEMINI sont-ils suffisants ?
- Nos 13 espèces sont des graminées mais l'écosystème prairial rassemble d'autres groupes fonctionnels. Peut-on étendre le fonctionnement de GEMINI à ces autres groupes ?
- Le modèle a été évalué sur la biomasse végétative. Qu'en est-il de la biomasse reproductive ? Comment intégrer les mécanismes correspondants dans GEMINI ?
- De la même manière, le modèle a été évalué sans couplage avec un modèle de sol. Que peut apporter ce couplage, notamment pour la coexistence entre les espèces et la simulation d'un patch de végétation ?

- La plasticité de certains traits, particulièrement la *SLA* n'est pas intégrée au modèle ce qui limite la simulation de ces espèces pour des contraintes en nutriments plus sévères. Comment intégrer cette plasticité au modèle ?
- Malgré ces limites, le modèle GEMINI a-t-il la capacité à simuler un effet biodiversité au sein d'un patch de végétation ? Que resterait-il à faire pour intégrer le fonctionnement du patch de végétation à celui d'une parcelle ?
- Que peut nous apprendre GEMINI dans le contexte du changement climatique, notamment avec une augmentation de la concentration en CO<sub>2</sub> atmosphérique et de la température ?

**Calibration de GEMINI.** Nos résultats ont montré que la calibration utilisée pour chacune des espèces a permis de reproduire leur comportement pour différentes situations de gestion. Cette complexité semble donc nécessaire dans notre cas, d'autant que les versions dégradées du modèle sont moins performantes. Elle peut être complétée, particulièrement par la calibration par espèce des paramètres photosynthétiques. Elle peut être facilitée, notamment grâce aux relations causales entre la *LNC* et la capacité d'acquisition de l'azote ou grâce aux relations ontogéniques discutées plus haut, menant par exemple à une relation positive entre la profondeur d'enracinement et la hauteur des plantes. Ces différentes relations permettraient de calibrer le modèle sans passer par une lourde phase d'expérimentation. A l'avenir, le développement des bases de données traits devrait beaucoup faciliter cette étape de calibration

**Mécanismes à inclure dans le modèle végétal CANOPT.** Parmi les mécanismes à inclure dans GEMINI afin de simuler le fonctionnement d'un patch de végétation dans des conditions écologiques plus diverses, la reproduction du cycle de développement d'une plante et l'introduction de l'eau dans le continuum sol-plante-atmosphère sont incontournables.

**Introduction de l'eau dans le module végétation de GEMINI.** L'actualisation du mécanisme de photosynthèse a permis d'intégrer des formalismes liés au contrôle stomatique ( $g_s$ ), ce qui a constitué une première pierre dans l'intégration de l'eau dans GEMINI. Beaucoup de mécanismes restent à penser mais le principe de base est de lier la sensibilité du contrôle stomatique ( $g_{fac}$ ) au potentiel hydrique de la plante, qui suit un continuum du sol à la feuille (Tuzet *et al.* 2003).

$$g_s = g_{\min} + g_{fac} \cdot (An + R_{day} + R_{night}) \cdot 10^2 \cdot h_s / C_s$$

$$g_{\text{fac}} = \frac{1 + \exp[s_f \psi_f]}{1 + \exp[s_f (\psi_f - \psi_v)]}$$

Où  $\psi_v$  est le potentiel hydrique d'une feuille,  $\psi_f$  est le potentiel hydrique minimale et  $s_f$  est un paramètre de sensibilité. Ces paramètres déterminent la capacité de la plante à maintenir ses stomates ouverts et la rapidité avec laquelle elle les ferme. Similairement aux paramètres  $k_3$  et  $J_{\text{fac}}$ , les valeurs des paramètres  $\psi_f$  et  $s_f$  sont marqueurs des différences morphologiques interspécifiques (Schulze et Hall 1982, Henson *et al.* 1989, Sperry 2000) et peuvent connaître une acclimatation aux conditions environnementales de croissance (e.g. Saliendra *et al.* 1995). Le potentiel hydrique des feuilles peut ensuite être déterminé en connaissant le potentiel hydrique et la capacité au champ du sol (Tuzet *et al.* 2003, Sinclair 2005), ce qui demandera à développer les processus physiques dans SOILOPT, le modèle de sol de GEMINI. En connaissant ces détails, il sera possible de déterminer un ratio entre une transpiration potentielle et un flux potentiel d'eau à travers la plante. Ce ratio devrait alors être pensé comme une variable supplémentaire de l'allocation des substrats entre les parties aériennes et racinaires afin de tendre de nouveau vers une co-limitation, mais cette fois entre l'eau, le carbone et l'azote (e.g. Simioni *et al.* 2004). Cette étape de développement débutera cette année 2009.

*Cycle reproducteur.* Jusqu'à présent le modèle GEMINI simule uniquement le cycle végétatif des plantes. Dans un écosystème prairial constitué d'espèces pérennes, il est également important de pouvoir prendre en compte leur cycle reproducteur. Plus particulièrement dans des conditions de gestion extensive où la fréquence de coupe est faible, une grande partie de la lumière peut être interceptée par les inflorescences des plantes. De plus, la phase de reproduction modifie fortement la répartition des assimilats entre les compartiments structuraux ainsi que la dynamique de la population de talles car une talle meurt après avoir épiée. Enfin, sur un plan technique, l'intégration du cycle reproducteur permettra de rendre le modèle plus stable. En effet, une source d'instabilité du modèle est la trop forte augmentation de la biomasse du compartiment substrat ( $W_C$ ) durant le printemps relativement à la biomasse des compartiments structuraux. La phase de reproduction est un puit important tamponnant cette forte augmentation du compartiment substrat au printemps.

Les principaux problèmes à résoudre pour implémenter ce cycle reproducteur sont liés à une hypothèse forte du modèle. En étant centré sur l'individu, le modèle GEMINI fait l'hypothèse que tous les individus sont identiques. Cependant, comme la transition au stade

reproducteur d'une taille est principalement déterminée par sa taille et son accumulation de réserves (Gillet 1980, Lafarge *et al.* 2005), seule une partie des talles devient reproductrice. Cela nécessiterait donc de séparer la population en deux, une continuerait au stade végétatif et l'autre partie suivrait un cycle reproducteur déterminé. Mais, en dehors de l'aspect informatique qui semble délicat, comment déterminer la proportion de talles qui passerait au stade reproducteur (Lafarge *et al.* 2005) ? Cette implémentation du cycle reproducteur demande ainsi un important travail de réflexion afin d'être compatible avec la philosophie de GEMINI. Elle semble plus facile à concevoir en revoyant l'ensemble de l'architecture végétale simulée.

**Généralisation de l'architecture aérienne.** Si l'on veut modéliser l'effet diversité au sein des écosystèmes prairiaux, il est important de représenter l'ensemble des groupes fonctionnels présents. Les dicotylédones non légumineuses ('forbs') doivent donc être incluses dans GEMINI. La collaboration avec le Max Planck Institute à Jena, initiée par le projet ANR DISCOVER, a notamment pour objectif de développer la simulation de ce groupe fonctionnel. Si la diversité de forme des graminées est limitée, celle des 'forbs' est beaucoup plus importante et nécessite une représentation de l'architecture plus détaillée. Une approche par phytomère a été privilégiée permettant de reproduire la forme de l'ensemble des groupes fonctionnels. Une plante est alors considérée comme un assemblage de phytomères (Groot et Lantinga 2004).

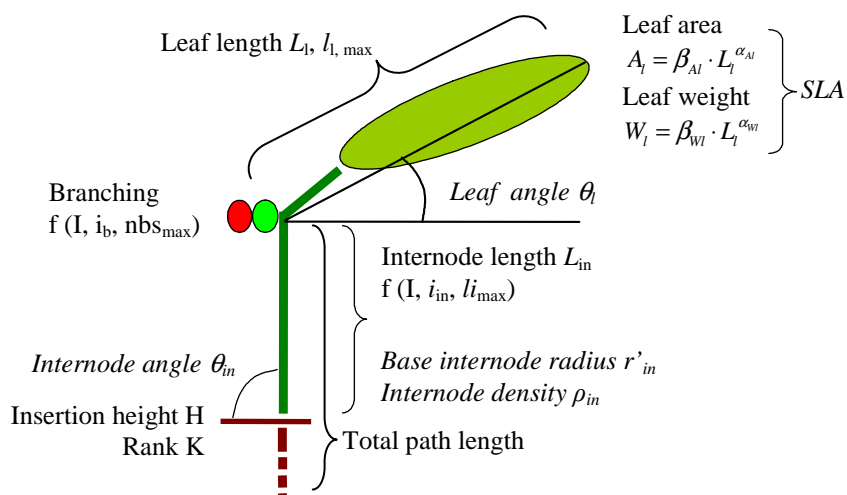


Figure 7-5 Basic structure of the phytomer (extrait de Reinhold 2008).

Un phytomère est constitué par un nœud, un entrenœud, une feuille (limbe + pétiole) et deux bourgeons, l'un initiant un nouveau phytomère végétatif et l'autre initiant un phytomère reproducteur (Fig. 7-5). L'implémentation a été réalisée et la nouvelle version du modèle est



en phase de test. Une dizaine de paramètres supplémentaires est à calibrer par espèce. La base de données issue de l'expérimentation de Jena permettra à terme de calibrer l'ensemble des paramètres de GEMINI pour une soixantaine d'espèces de graminées, légumineuses et dicotylédones non-fixatrices. Cette représentation architecturée intègre la floraison et la phénologie, ce qui devrait résoudre le problème du passage à l'état reproducteur.

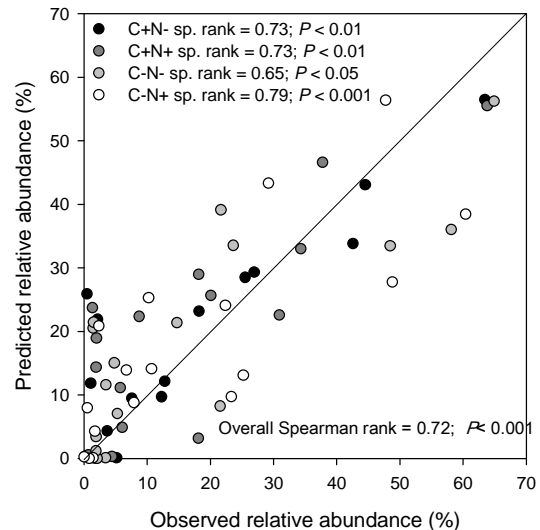
**Plasticité endogène et exogène au modèle.** La plasticité d'une espèce conditionne sa réponse à un facteur de l'environnement (Sultan 2000) et probablement son effet sur la communauté. En montrant que la plasticité d'une espèce est fonction de ses traits, le chapitre 6 met en évidence qu'elle est effectivement une caractéristique supplémentaire de sa stratégie végétale. Bien que GEMINI intègre de nombreux mécanismes conférant une certaine plasticité aux espèces (chap. 5), le chapitre 6 met également en évidence qu'ils ne sont pas suffisants pour intégrer la totalité de la plasticité rencontrée *in natura*. Le modèle GEMINI et ses hypothèses amènent alors à se questionner sur la pleine représentation de cette plasticité dans un modèle individu-centré et au-delà, sur son impact dans le cadre du lien biodiversité-fonctionnement. Par exemple, Wirth *et al.* (2008) proposent deux types de plasticité, pouvant agir de manière plus ou moins coordonnée sur l'effet biodiversité. La première porte sur la capacité de la plante à étendre la niche potentielle de ressources utilisée par une même population et serait davantage considérée comme une plasticité phénotypique. La seconde porte davantage sur la capacité d'une population à se différencier en plusieurs sous-populations distinctes ayant chacune une gamme différente de plasticité phénotypique pour exploiter une niche potentielle plus large. Il s'agira d'une plasticité génotypique.

En étant centré sur l'individu, GEMINI ne considère que la plasticité phénotypique et ne considère a priori pas la plasticité génotypique. Cependant, l'ajustement des traits (chap. 6) pourrait avoir une origine génotypique. Dans le langage du modèle, on pourrait parler de plasticité endogène et exogène. On peut donc se demander s'il faut intégrer directement dans le modèle la variation des traits ou au contraire l'évaluer grâce à une méthode d'optimisation (ex. algorithme de Metropolis, Metropolis *et al.* 1953). Afin de savoir où commence et où s'arrête ces deux types de plasticité dans les cultures pures sur lesquelles ont été évaluées les espèces de graminée, cela demanderait de mettre en place des techniques de marquage moléculaire.

## 7.2.2 Modélisation d'un mélange plurispécifique

Cette thèse s'est surtout concentrée sur les mécanismes qui permettent aux plantes d'acquérir et de conserver le carbone et les nutriments en culture pure. Cela était nécessaire pour reproduire les différentes stratégies des plantes (croissance et plasticité). GEMINI permet d'intégrer ces trade-offs fondamentaux (Suding *et al.* 2003) aux interactions entre espèces et au fonctionnement d'un patch de végétation.

Figure 7-6 Evaluation du modèle GEMINI sur l'abondance relative des espèces de graminées dans des mélanges de six espèces cultivées avec différentes conditions de gestion en fauche (3 et 6 coupes an<sup>-1</sup>) et en fertilisation (120 et 360 kgN ha<sup>-1</sup> an<sup>-1</sup>) sur les années 2003-2004. Trois mélanges de six espèces, tirées au hasard, ont été testés dans chacune des conditions de gestion : i) *Dg, Fa, Fr, Lp, Pp, Cc*<sup>3</sup> ; ii) *Ap, Ao, Ae, Er, Hl, Tf* ; iii) *Ae, Dg, Er, Fa, Fr, Hl*. En utilisant le scénario climatique mesuré sur le site en 2003-2004, les simulations ont débuté avec une densité initiale totale de 1000 talles m<sup>-2</sup> avec la même densité initiale pour chaque espèce. La prédiction de l'abondance relative des espèces est évaluée par un test de rang de Spearman pour l'ensemble des simulations et par traitement.



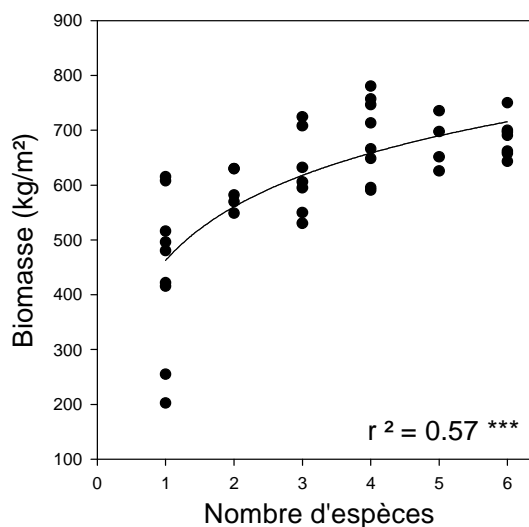
Le dispositif collection de graminées a en effet permis d'évaluer le modèle sur trois mélanges de six espèces, cultivées dans les quatre traitements présentés au chap. 2 (deux fréquences de coupe, C- et C+, et deux niveaux de fertilisation, N- et N+). Le modèle a permis de prédire les dominances dans chacun des mélanges et pour les différentes gestions ainsi que les proportions relatives des espèces subordonnées (Fig. 7-6). La corrélation de rang entre abondance moyenne simulée et observée est hautement significative ( $P < 0.001$ ).

En utilisant les espèces calibrées précédemment et en comparant des cultures pures et des mélanges de 2 à 6 espèces, GEMINI reproduit également l'effet diversité (Fig. 7-7), généralement observé dans des expérimentations prairiales (Hector *et al.* 2007) ou au champ à l'échelle du m<sup>2</sup> (Gross *et al.* en révision). Cet effet a été simulé avec la gestion C-N+ de la collection (3 coupes an<sup>-1</sup>, 360 kgN ha<sup>-1</sup> an<sup>-1</sup>) avec le scénario climatique 2003-2004 répété. La surproduction de biomasse avec l'augmentation de la diversité est transgressive, la biomasse des mélanges étant significativement plus forte que celle de toutes les monocultures (Schmid

<sup>3</sup> *Cynosurus cristatus*. Cette espèce faisait partie initialement des espèces de la collection de graminées de Theix. Cependant, cette espèce n'avait pu être stabilisée sur les cultures pures et présentait une abondance relative  $< 1$  dans les mélanges de six espèces.

*et al.* 2008). Cet effet biodiversité est basé sur une meilleure efficacité de capture de la lumière et d'azote permise par la plasticité de forme et de fonction dans le modèle (résultats non présentés).

Figure 7-7 : Simulation de la croissance d'un patch de végétation composé de 1 à 6 espèces. Les simulations ont débutées avec une densité initiale totale de 1000 tiges  $m^{-2}$  pour chaque mélange et avec la même densité initiale pour chaque espèce au sein d'un mélange. Ce graphique ne présente pas l'ensemble des combinaisons avec les 13 espèces de graminées de la collection. Les espèces présentes dans chacun des mélanges ont été tirées au hasard parmi ce pool de 13 espèces.



Ces derniers résultats de simulation montrant que GEMINI, après avoir intégré les trade-offs

fondamentaux de chaque espèce, est capable de prédire les propriétés émergentes de mélanges d'espèces, sont très encourageants dans la perspective de comprendre et de prédire le fonctionnement des écosystèmes.

Une limite de ces simulations est la difficulté pour le modèle d'éviter l'exclusion compétitive. Cette difficulté est observable sur la Fig. 7-6 où pour de faibles abondances relatives, les prédictions montrent une plus forte exclusion compétitive. De plus, nous arrivons à simuler des monocultures durant au moins 10 années, nous arrivons également à des équilibres stables entre graminées et trèfle mais la coexistence simulée entre deux graminées, même avec des stratégies végétales différentes dure moins longtemps dans GEMINI. Cependant, existe-il *in natura* des coexistences stables de graminées au sein d'un patch de végétation sachant que ces espèces sont capables de se déplacer horizontalement (Lafarge *et al.* 2005) ? On peut, néanmoins, réfléchir aux mécanismes susceptibles d'éviter l'exclusion compétitive et pouvant être intégrés à GEMINI.

En considérant le temps et l'espace comme des ressources à part entière pour la coexistence entre les espèces (Fig. 7-8), un certain nombre de mécanismes peuvent éviter l'exclusion compétitive (Tilman et Pacala 1993, Chesson 2000) :

*Nombre de ressources limitantes* > 1. Dans les modèles de dynamique de population, le nombre de ressources limitantes est souvent mis en avant pour augmenter la coexistence entre plusieurs espèces (Tilman 1980). Dans Gemini, nous ne considérons actuellement que la

lumière et l'azote. L'introduction de l'eau apportera une troisième ressource pouvant jouer différemment sur les plantes d'une communauté suivant les stratégies de résistance ou de tolérance à la contrainte hydrique et amènera une coexistence plus stable avec la fluctuation temporelle de l'humidité relative de l'air et de la teneur en eau du sol.

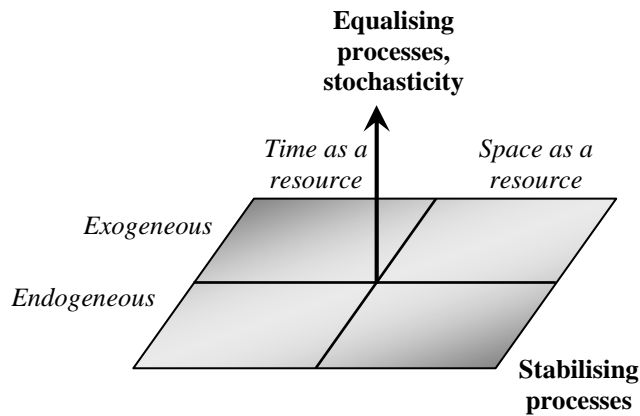


Figure 7-8 : Classification synthétique des mécanismes de coexistence entre plantes (d'après Barot 2004). Pour décrire la coexistence dans une communauté de plantes, il faut déterminer en premier lieu les ressources impliquées dans les processus stabilisateurs (espace et temps) et si l'hétérogénéité et la variabilité sont créées par la communauté elle-même (endogène) ou générées par des facteurs externes (exogène). Il peut être ensuite évalué pour chaque ressource impliquée combien de facteurs stabilisants, menant à une coexistence stable, se chevauchent aux processus équilibrants, menant à une coexistence instable.

*Structuration verticale des ressources.* Les travaux de Pornon *et al.* (2006) sont un bel exemple de structuration spatiale et temporelle de la ressource azotée permettant la coexistence des espèces dominantes. Dans GEMINI, la structuration verticale du sol, en plus de celle de la canopée, devrait permettre d'augmenter les mécanismes de structuration racinaire entre les grandes et petites statures de plantes mais également entre les espèces préférant le  $\text{NO}_3^-$  ou le  $\text{NH}_4^+$ . Il faudra pour cela intégrer les processus microbiens du sol de nitrification/dénitrification et les différentes formes de l'azote. Nos résultats ont permis de déterminer les capacités d'absorption du  $\text{NO}_3^-$  et du  $\text{NH}_4^+$ . La moindre diffusivité dans le sol du  $\text{NH}_4^+$  par rapport au  $\text{NO}_3^-$  devrait également faire émerger un compromis 'sink / strength' suivant la fluctuation temporelle de l'humidité du sol (Raynaud et Leadley 2004). Enfin, la médiation microbienne pourrait renforcer la structuration verticale de ces ressources. Il a été montré en savane africaine que la nitrification pouvait être bloquée dans la rhizosphère d'une graminée dominante, lui donnant un accès privilégié à l'azote sous forme  $\text{NH}_4^+$  alors que sous forme nitrate, il était lessivé dans les couches profondes du sol lors de la période des pluies (Boudsocq *et al.* 2009). Cette capacité d'inhibition de la nitrification serait intéressante à étudier pour nos espèces.

*Plasticité phénotypique des espèces.* Nous avons vu que GEMINI incluait une certaine plasticité mais qu'il était difficile d'en distinguer la part phénotypique de la part génotypique. La plasticité incluse dans le modèle permet déjà de rendre compte de la variation de production (chap. 5) et de l'effet diversité des espèces en mélange. GEMINI n'a pas pu rendre compte de la plasticité d'un trait comme le *SLA* qui est un paramètre devant être optimisé pour une production maximale (chap. 6). Un résultat marquant du chap. 6 est que la valeur *in natura* du trait en culture pure est celle qui est optimale pour le modèle. Qu'en serait-il en mélange? Une idée encore farfelue à l'heure actuelle mais qui pourrait être envisagée avec des machines informatiques puissantes serait d'utiliser un super ordinateur modifiant les valeurs des paramètres suivant l'environnement de croissance des plantes, à l'image de la plasticité génotypique. En augmentant ainsi la plasticité des plantes, la coexistence pourrait être augmentée grâce à un algorithme évolutif.

*Source exogène d'hétérogénéité et Pâturage.* Le pâturage par la sélection de certaines espèces est à même d'être un mécanisme de coexistence instable entre les espèces de graminées. C'est un module qui est présent dans GEMINI et qui pourra être utilisé dans l'avenir en connaissant les choix alimentaires des animaux suivant les espèces (Garcia *et al.* 2003).

*Du patch de végétation à la communauté et hétérogénéité spatiale.* L'absence de représentation spatiale horizontale est une forte contrainte dans GEMINI, si l'on veut passer du patch de végétation à l'échelle de la communauté. L'espace est en effet une ressource à part entière dans la stratégie des plantes. Par exemple, le compromis compétition / colonisation, corrélation négative entre la capacité compétitrice des espèces au sein d'une communauté et la capacité de coloniser des sites disponibles, peut permettre la coexistence si l'asymétrie de la compétition est assez forte ('winner-takes-all') (Tilman 2004). Cependant, *in natura*, la compétition pour les ressources du sol tend à être moins qu'asymétrique (Schwinning et Weiner 1998) diminuant la capacité de ce mécanisme à produire de la coexistence stable à moins qu'il n'existe des différences de niche entre les espèces en interaction. Pour retourner vers GEMINI, la représentation spatiale demanderait à discrétiser l'espace et à inclure GEMINI dans chacune des cellules. Cela demanderait de nouveau un 'super ordinateur'.

### 7.2.3 Modélisation sous changement climatique

Dans le cadre du changement climatique, la littérature met en lumière des processus d'acclimatation, notamment de la machinerie photosynthétique, limitant l'impact de l'augmentation du CO<sub>2</sub> ou de l'augmentation de la température. Afin de mieux comprendre la réponse des plantes à de tels changements, nous avons intégré dans GEMINI un mécanisme d'adaptation de la photosynthèse à l'augmentation du CO<sub>2</sub> (cf. Chap. 3), en accord avec la synthèse des résultats FACE ('Free Air Carbon Dioxide Enrichment'). Les paramètres  $J_{\text{fac}}$  et  $k_3$  sont modifiés par une constante selon la concentration en CO<sub>2</sub> atmosphérique durant le dernier de mois de croissance. Nous avons alors regardé les impacts du changement climatique sur le fonctionnement des plantes aux échelles intra-et-inter-spécifiques.

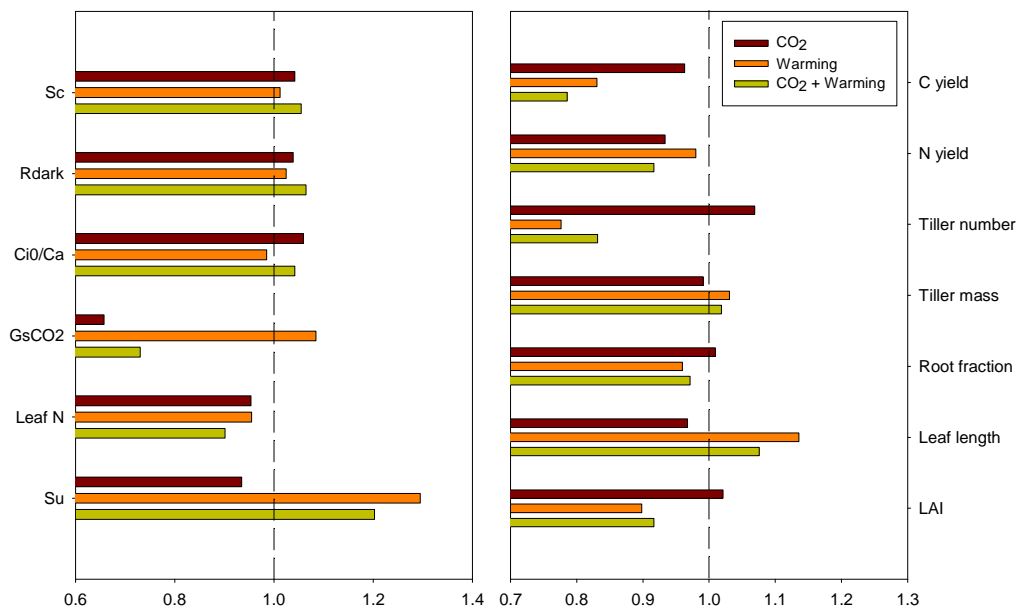


Figure 7-9 Simulations des effets relatifs par rapport au climat témoin d'un réchauffement de 3°C et d'une augmentation du CO<sub>2</sub> atmosphérique de 200 ppm sur une culture pure de *Dactylis glomerata* en azote limitant (N-).

**Echelle intra-spécifique :** Pour illustrer les conséquences de cette nouvelle intégration sur le fonctionnement de GEMINI, les effets d'un réchauffement de 3°C et d'une augmentation de 200 ppm du CO<sub>2</sub> atmosphérique ont été testés sur *Dactylis glomerata* simulé en culture pure dans le traitement C-N- de la collection (6 coupes an<sup>-1</sup>, 120 kgN ha<sup>-1</sup> an<sup>-1</sup>). Une phase de mise à l'équilibre (10 ans) a été utilisée en climat et CO<sub>2</sub> actuels, ce qui a permis de stabiliser le modèle avant de lancer une nouvelle simulation de 10 ans utilisant les données climatiques du site de Theix (années 2003-2004 répétées). Ces résultats présentés (Fig. 7-9) correspondent à la moyenne des 10 ans (simulation après mise à l'équilibre).

Les résultats montrent une légère augmentation du bilan de C ( $S_c$ ,  $\text{gC m}^{-2} \text{an}^{-1}$ ), mais une diminution sensible de la production aérienne ( $C_{\text{yield}}$ ,  $\text{gC m}^{-2} \text{an}^{-1}$  et  $N_{\text{yield}}$ ,  $\text{gN m}^{-2} \text{an}^{-1}$ ). La teneur en N des feuilles diminue, sous l'effet d'une acclimatation négative de la photosynthèse, qui s'accompagne d'une forte réduction de la conductance stomatique ( $g_s$ ) sous  $[\text{CO}_2]$  élevée, sans toutefois de variation du rapport  $C_i/C_a$  (Ainsworth *et al.* 2003). Le réchauffement entraîne une plus grande longueur des feuilles matures, mais une diminution de l'indice foliaire ( $LAI$ ), du fait d'une réduction de la densité des talles ( $D$ ,  $\text{talle m}^{-2}$ ). Le réchauffement entraîne aussi une augmentation de l'absorption d'azote par unité de surface racinaire ( $S_{\text{u}}$ ). Cette simulation montre ainsi que GEMINI peut simuler des interactions complexes entre processus (photosynthèse, respiration, absorption N, morphogénèse, décomposition...) qui rendent compte de certains effets observés (ex. diminution teneur en N des feuilles, acclimatation négative de la photosynthèse, absence d'effet positif  $\text{CO}_2$  en conditions de carence en N) après intégration des derniers travaux de la littérature (chap. 3).

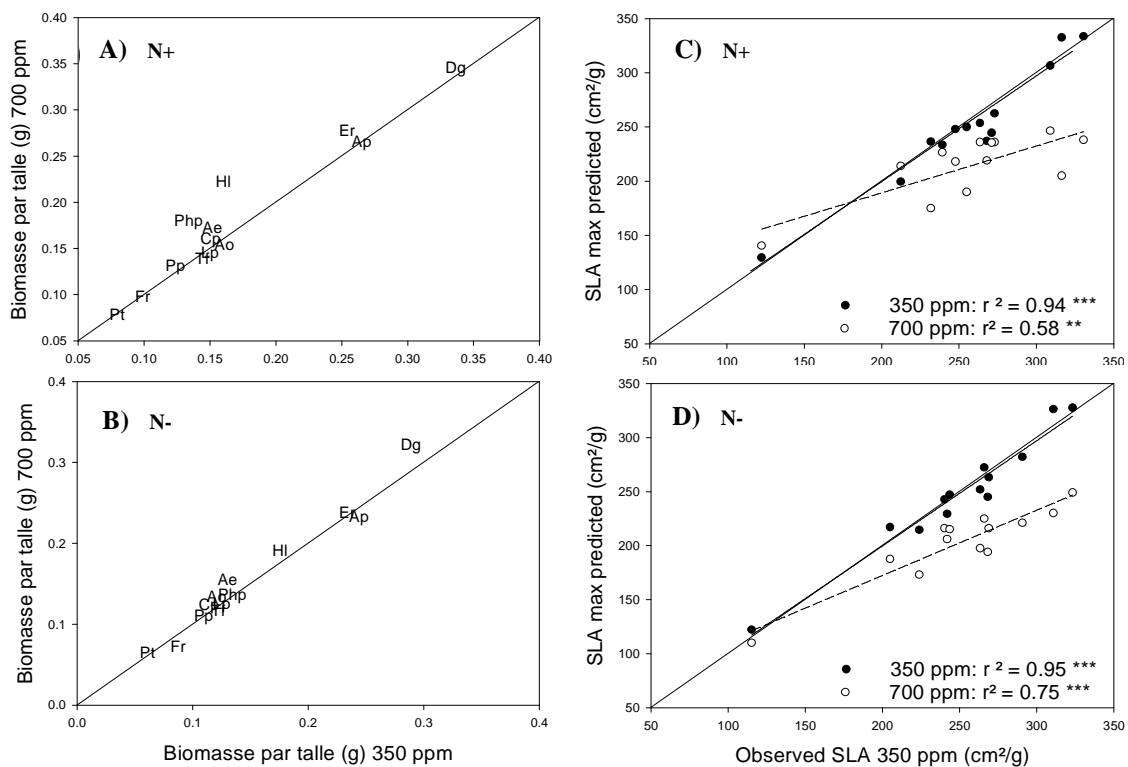


Figure 7-10 Simulations de l'effet de l'augmentation de la concentration atmosphérique en  $\text{CO}_2$  sur les différentes espèces de la collection à deux niveaux de disponibilité en N. A) et B) comparent la biomasse simulée d'une talle à deux niveaux de  $[\text{CO}_2]$  et à deux niveaux de disponibilité en N pour 12 espèces de la collection. C) et D) comparent la  $SLA$  maximisant la biomasse simulée à deux niveaux de  $[\text{CO}_2]$  à la  $SLA$  observée sur le terrain où  $[\text{CO}_2] = 350$  ppm, et cela à deux niveaux de disponibilité en N.

**Echelle inter-spécifique :** Nous avons voulu savoir si l'ensemble des espèces répondait de la même manière en gardant les mêmes paramètres d'acclimatation au  $\text{CO}_2$ . Il apparaît que la

biomasse simulée en condition de  $[\text{CO}_2]$  élevée augmente seulement pour certaines espèces (*H. lanatus*, *Ph. Pratense*, *E. repens* et *A. elatius*) alors que les autres montrent une acclimatation complète (Fig. 7-10A). Cette augmentation de la production dépend de la disponibilité de N et peut devenir nulle en condition de faible disponibilité (Fig. 7-10B). Ce résultat de modélisation rejoint les observations d'études précédentes (Soussana *et al.* 1996, Bloom *et al.* 2002, Bloor *et al.* 2008).

L'intensité d'acclimatation dépend de la *SLA* des espèces. En condition de  $[\text{CO}_2]$  ambiant, la *SLA* observée des espèces est celle qui maximise leur biomasse simulée (Fig. 7-10C et 7-9D). En condition de  $[\text{CO}_2]$  élevée, plus la *SLA* observée est élevée, plus la *SLA* qui maximise la biomasse diminue (Fig. 7-9C), ce qui est cohérent avec la diminution de *SLA* observée généralement dans des expérimentations à long terme (Ainsworth et Long 2005). En d'autres termes, l'augmentation de biomasse avec une augmentation de  $[\text{CO}_2]$  est plus forte pour des espèces ayant un fort *SLA* (Fig. 7-11), malgré le mécanisme d'acclimatation. Cet effet est par contre limité dans des conditions de faible disponibilité en azote (Fig. 7-11). L'augmentation en  $[\text{CO}_2]$  pourrait ainsi davantage profiter aux espèces possédant une forte *SLA*, comme les espèces rudérales (Gulias *et al.* 2003), dans les milieux à forte disponibilité en N.

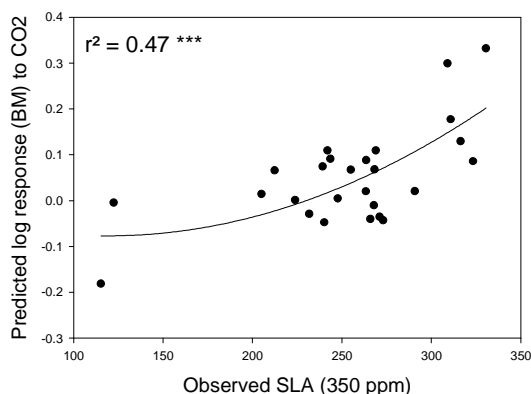


Figure 7-11 Intensité de l'impact du doublement de  $[\text{CO}_2]$  sur la biomasse d'une talle en fonction de la *SLA* observée de 12 espèces de la collection pour les deux niveaux d'azote testés.

Une autre observation pouvant être faite sur les Fig. 7-9C et 7-9D est la convergence fonctionnelle de la *SLA* qui maximise la biomasse simulée de ces espèces. Si le changement de ce trait sous influence d'une augmentation de  $[\text{CO}_2]$  élevée tend vers des valeurs plus proches de *SLA* entre différentes espèces, dominantes dans les prairies de moyenne montagne, l'intensité des interactions négatives (compétition) et l'exclusion compétitive pourraient augmenter (Inouye et Tilman 1988). La prochaine étape de ce travail pourrait donc être de simuler les interactions entre espèces avec les valeurs de *SLA* et d'autres traits maximisant la biomasse simulée et ainsi, prédire les impacts du changement climatique sur le fonctionnement de la communauté.



### 7.3 Conclusion générale

Nous avons entrepris dans ce travail de thèse la caractérisation fonctionnelle de 13 espèces de graminées appartenant à des prairies productives de moyenne montagne. En utilisant un modèle de végétation, nous avons distingué les éléments essentiels permettant de comprendre et prédire la réponse d'une population d'espèce puis d'un patch de végétation à des variations ou à des changements environnementaux et de gestion (Figure 7-12). En utilisant les traits fonctionnels dans le cadre théorique traits de réponse – traits d'effet, nous pouvons extrapoler nos résultats à plus grande échelle que nos conditions expérimentales.

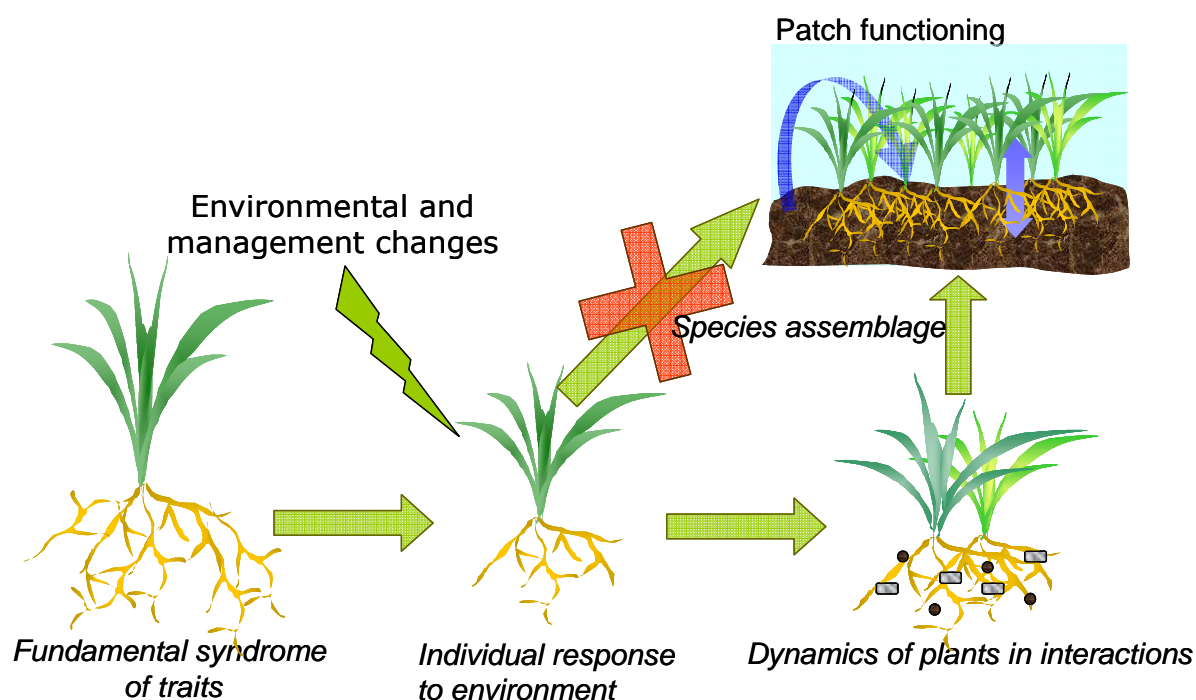


Figure 7-12 Cadre théorique utilisée dans la thèse pour prédire la réponse d'une communauté ou plus particulièrement pour le modèle d'un patch de végétation à des variations ou à des changements environnementaux ou de gestion.

En utilisant une caractérisation fonctionnelle de ces espèces grâce aux traits mesurés dans des conditions optimales de croissance, nous avons pu calibrer le modèle GEMINI de manière robuste, i.e. par un syndrome fondamental de traits qui tient compte des relations entre les différents traits d'une plante. Les simulations ont montré que la complexité des mécanismes inclus dans le modèle est suffisante et nécessaire pour reproduire la production de ces différentes graminées dans diverses conditions de gestion, à la fois en culture pure et en mélange. Cette complexité est également nécessaire afin de reproduire des propriétés émergentes établies dans la littérature (self-thinning, dilution de l'azote, ...). A partir de cette

validation, le modèle a permis d'explorer différentes échelles de fonctionnement. A l'échelle d'une population de graminée, nous avons ainsi pu expliquer comment les relations entre ses traits fonctionnels déterminent son fonctionnement et sa plasticité. A l'échelle des interactions biotiques, le modèle a reproduit des changements de dominance en fonction des gradients de ressources. Enfin, à l'échelle du patch de végétation, le modèle a pu reproduire l'abondance relative des espèces et des propriétés émergentes comme l'effet biodiversité (overyielding).

Sur un plan davantage conceptuel, nous avons confirmé que l'échelle clef de la réponse d'une communauté à une contrainte peut être l'échelle de l'individu ou de la population pour des talles interconnectées. Deuxièmement, nous avons montré de manière mécaniste les relations fondamentales existant entre les différents traits d'une plante (taille vs activité physiologique). Ces relations seraient issues du développement ontogénique des plantes déterminant de manière constitutive les valeurs des traits. Troisièmement, nous avons observé que ces valeurs étaient modifiées consécutivement aux contraintes environnementales de croissance dans le sens où la feuille ou la plante tend vers une colimitation de sa croissance par les ressources essentielles, C et N dans notre étude. Quatrièmement, nous avons vu grâce au modèle que la plasticité de réponse d'une plante était limitée par les relations existantes entre les traits fonctionnelles et dépendait ainsi de la stratégie fonctionnelle des espèces. Enfin, nous avons confirmé qu'il fallait tenir compte des interactions entre les plantes si l'on voulait comprendre et prédire le fonctionnement d'un patch de végétation.

En combinant une approche de modélisation et une approche expérimentale, cette thèse a ainsi permis d'avancer dans les concepts théoriques, de trait de réponse et trait d'effet (Lavorel et Garnier 2002) et de colimitation des plantes par les ressources essentielles (Schade et al. 2005). Elle délivre également un outil pédagogique permettant d'avancer dans la compréhension et la prédiction du fonctionnement des écosystèmes prairiaux.



## 8. APPENDICES

---

### 8.1 Chapitre 2 : Matériel et Méthode

#### Logiciel Borland C++Builder

Ce logiciel est un environnement de développement fonctionnant sous Windows, créé par Borland. Il appartient à la catégorie des RAD IDE, c'est-à-dire qu'il inclut un éditeur de code source, un compilateur, un débogueur, mais aussi une bibliothèque de fonctions et de classes très complète, ainsi qu'un outil permettant de créer des interfaces graphiques de façon visuelle, intuitive, et rapide.. Le code source d'UNIF et de GEMINI a été écrit de la façon la plus portable possible, seule l'interface est réellement dépendante de C++Builder et ne peut fonctionner que sous Windows. Toute la partie intégrateur numérique et modèle biologique peut être compilé indifféremment sur n'importe plate-forme et avec n'importe quel compilateur. Dans son utilisation courante, ce logiciel a présenté des problèmes d'instabilité récurrente dans le débogage. Dans l'avenir, l'effort de portabilité devrait également être réalisé sur la partie graphique du modèle et l'ensemble devrait être entièrement indépendant d'un quelconque logiciel de développement.

#### Phase de développement et gestionnaire de version, tortoiseSVN

La phase de développement a été conduite avec un logiciel gestionnaire de version, tortoise\_svn. Ce programme permet à une équipe de travailler sur un projet en ayant accès en permanence aux dernières modifications, tout en conservant un historique des différentes versions. Cela permet de retourner à une version antérieure (notamment une version stable), de connaître précisément les modifications effectuées (avec leur auteur, leur date, leur justification), ou encore de visualiser l'arborescence de développement. Pour faciliter son utilisation, le logiciel gratuit TortoiseSVN s'intègre à l'environnement Windows, et permet d'effectuer l'ensemble des opérations disponibles à partir de l'explorateur de fichiers. Pour compléter ce gestionnaire de versions, il est utile d'avoir un comparateur de fichiers permettant de visualiser les différences entre deux fichiers (e.g. WinMerge).

## 8.2 Chapitre 4 : Traits pour l'acquisition et l'utilisation du N

Osone et Tateno (2005) ont proposé un modèle afin de comprendre les relations interspécifiques entre l'absorption d'azote, la teneur en azote et le taux relatif de croissance qui avaient été observées dans la littérature. Nous présentons ci-dessous les équations du modèle, modifiées pour notre étude.

**Modèle d'allocation optimale de la biomasse.** Pour appliquer le modèle aux espèces de graminées pérennes, plusieurs modifications du modèle ont été nécessaires. La première a été de remplacer le compartiment de tige dans le modèle initiale par le compartiment de gaine, car possédant des caractéristiques similaires (support mécanique des feuilles et tissu de réserve). La seconde a été d'inclure une fonction de sénescence des tissus et de résorption de l'azote foliaire. Nous avons appliqué ces fonctions uniquement pour les parties aériennes (feuille et gaine), en faisant l'hypothèse que la mortalité des racines a un impact faible sur la gestion de l'azote par la plante, due à leur durée de vie plus longue et à leur teneur en N faible.

$$\dot{WL} = P_1 \cdot (1 - P_2) \cdot \dot{W} - WL \cdot Ta / LLS \qquad \dot{WS} = P_1 \cdot P_2 \cdot \dot{W} - WS \cdot Ta / LLS$$

La résorption de l'azote à la sénescence est calculée selon :

$$N_{loss} = (1 - RE) \cdot (WS \cdot SNC + WL \cdot LNC) \cdot Ta / LLS$$

La durée de vie ( $LLS$ ) et le taux de résorption ( $RE$ ) affectent ainsi la teneur en N optimale qui maximise le taux relatif de croissance ( $RGR$ ). Cette teneur est augmentée avec le mécanisme de mortalité. Cette augmentation sera accrue avec de faibles valeurs de  $LLS$  et  $RE$ .

Le modèle complet a alors cinq paramètres spécifiques par espèces:  $LMA$ ,  $SAR$ ,  $P2$ ,  $LLS$  and  $RE$ . Tous ces paramètres ont été mesuré sur la collection de Theix en 2006 sauf  $LLS$  qui a été mesurée en 2003 mais corrigée pour 2006 avec la température de croissance des plantes ( $Ta = 17.7^\circ\text{C}$ ). Le paramètre  $SAR$  est calculé comme la somme des capacités d'absorption du  $\text{NO}_3^-$  et du  $\text{NH}_4^+$ . Le paramétrage du modèle requière également la calibration de 8 paramètres communs décrivant les relations entre  $LNC$  et  $SNC$ , entre  $LNC$  et  $RNC$  et entre  $LNCa$  et  $NAR$ . La calibration d'Osone et Tateno (2005) a été utilisée, évitant un processus circulaire pour l'évaluation du modèle. Des résultats issus de ce modèle seront ensuite utilisés pour l'étude des implications du trade-off  $\text{NO}_3^-/\text{NH}_4^+$ . Il s'agit du  $RGR$  et de la capacité d'acquisition du  $\text{NO}_3^-$  et du  $\text{NH}_4^+$  à l'échelle de la plante entière :

$$NO3MIS = (WR \cdot INO3 - N_{loss} \cdot 0.5) / W$$

Table S4-2: Variables et paramètres du modèle modifié d'Ozone et Tateno.

Parameter	Description	Unit	Value
cSN1	Constants for stem N concentration	-	14.7
cSN2		-	-0.493
cSN3		-	0.0136
cRN1	Constants for root N concentration	-	0.598
cRN2		-	0.0029
NARmax	Maximum net assimilation rate	$\text{g m}^{-2} \text{d}^{-1}$	7.19
Km	Constant determining initial slope of net assimilation rate	$\text{g m}^{-2}$	0.32
c	Minimum LNC for assimilation	$\text{g m}^{-2}$	0.30
LMA	Leaf mass area.	$\text{g m}^{-2}$	
RE	Nitrogen resorption efficiency at the senescence	$\text{gN g}^{-1}$	
LLS	Leaf lifespan representing the senescence rate	$^{\circ}\text{C d}$	
Ta	Mean daily temperature during the experiment time	$^{\circ}\text{C}$	14
ImaxNO3-	$\text{NO}_3^-$ specific uptake rate	$\text{gN g}^{-1} \text{d}^{-1}$	
ImaxNH4+	$\text{NH}_4^+$ specific uptake rate	$\text{gN g}^{-1} \text{d}^{-1}$	
RDMC	Root dry matter content	$\text{g g}^{-1}$	
P1	Fraction of total biomass allocated to shoots	-	
P2	Fraction of sheath biomass in shoot biomass	-	

Species	P2	LMA	INO3	INH4	RE	LLS
Ap	0.33	42.5	0.00275	0.00789	0.42	652
Ao	0.26	42.1	0.00693	0.00418	0.59	651
Ae	0.29	33.3	0.00182	0.02026	0.25	854
Dg	0.28	46.8	0.00318	0.00641	0.62	691
Er	0.26	40.4	0.00310	0.01549	0.58	531
Fa	0.27	49.9	0.00347	0.00190	0.55	993
Fr	0.26	90.0	0.00220	0.01046	0.49	910
Hl	0.38	40.1	0.00343	0.00553	0.63	488
Lp	0.28	46.9	0.00406	0.00379	0.44	581
Cl	0.25	50.1	0.00407	0.00488	0.63	599
Php	0.30	31.7	0.00535	0.00302	0.59	425
Pp	0.23	60.2	0.00224	0.01596	0.45	1146
Pt	0.36	35.1	0.00262	0.01222	0.38	540

Table S4-3: Principaux résultats des simulations du modèle modifié d'Ozone et Tateno..

Species	LNCa	PI	WR/WL	RGR	NUE	NO3MIS	NH4MIS	W
	$\text{gN m}^{-2} \text{leaf}$	-	$\text{g root g}^{-1} \text{leaf}$	$\text{g g}^{-1}$	$\text{g g}^{-1}\text{N}$	$\text{gNO}_3 \text{ g}^{-1} \text{plant}$	$\text{gNH}_4 \text{ g}^{-1} \text{plant}$	$\text{g plant}$
Ap	0.159	0.86	0.341	0.074	1.93	0.352	1.295	0.682
Ao	0.152	0.85	0.319	0.081	2.14	1.213	0.688	0.330
Ae	0.167	0.84	0.318	0.101	2.12	0.119	3.519	0.703
Dg	0.170	0.85	0.333	0.073	1.90	0.521	1.146	1.166
Er	0.181	0.88	0.255	0.091	1.85	0.312	2.276	0.705
Fa	0.142	0.80	0.436	0.062	2.22	0.780	0.401	1.301
Fr	0.323	0.93	0.147	0.048	1.13	0.108	0.921	0.173
Hl	0.157	0.87	0.383	0.072	1.61	0.526	0.929	0.645
Lp	0.150	0.85	0.360	0.069	1.92	0.658	0.641	0.344
Cl	0.173	0.86	0.314	0.071	1.83	0.673	0.827	0.353
Php	0.116	0.82	0.481	0.087	2.13	1.192	0.606	0.460
Pp	0.254	0.89	0.194	0.070	1.65	0.182	1.961	0.304
Pt	0.157	0.86	0.357	0.085	1.81	0.246	2.031	0.172

**Metropolis-Hastings algorithm.** La procédure d'optimisation maximise la biomasse de la communauté ( $B_{tot}$ ) en utilisant pour chacune des espèces  $i$ , le  $RGR$  et les capacités d'absorption du  $\text{NO}_3^-$  et du  $\text{NH}_4^+$  de la plante entière ( $NH4MIS$  &  $NO3MIS$ ) comme des

paramètres, permettant de calculer, à chaque itération (70000 au total), la consommation individuelle de  $\text{NO}_3^-$  et de  $\text{NH}_4^+$  puis la biomasse produite selon l'abondance relative  $p_i$  tirée. L'absorption de  $\text{NO}_3^-$  et de  $\text{NH}_4^+$  est contrainte par une offre initiale de ces ions (supérieure à la somme des  $RGR_i \cdot \text{NO3MIS}_i$  pour le  $\text{NO}_3^-$  et à la somme des  $RGR_i \cdot \text{NH4MIS}_i$  pour le  $\text{NH}_4^+$ ).

$$\text{NO3}_{tot} = \sum_{i=1}^n p_i \cdot Bi \cdot RGR_i \cdot \text{NO3MIS}_i \quad \text{NH4}_{tot} = \sum_{i=1}^n p_i \cdot Bi \cdot RGR_i \cdot \text{NH4MIS}_i$$

$$B_{tot} = \sum_{i=1}^n p_i \cdot Bi \cdot RGR_i$$

Où  $B_i$  est la biomasse initiale considérée identique entre espèces.

Deux scénarios sont étudiés : i) le premier considère un trade-off  $\text{NO}_3^-/\text{NH}_4^+$  interspécifique et une préférence moyenne pour le  $\text{NH}_4^+$ . ii) le second ne considère aucune relation entre les deux ions ni de préférence. Pour ce second scénario,  $\text{NH4MIS}$  and  $\text{NO3MIS}$  sont déterminées aléatoirement en conservant la moyenne et la variation des valeurs du scénario 1. Ces deux scénarios sont comparés avec deux indices : i) l'indice d'équitabilité de Shannon ( $H$ ) qui estime la régularité de la proportion des espèces au sein d'une communauté ; ii) l'efficacité d'utilisation de la ressource disponible par la communauté ( $N_{efficiency}$ ).

$$H = \left( - \sum_{i=1}^n p_i \cdot \ln(p_i) \right) / \ln S \quad N_{efficiency} = B_{tot} / (\text{NO3}_0 + \text{NH4}_0)$$

## 8.3 Chapitre 5 : Présentation des équations du modèle GEMINI

### 8.3.1 Environment

This submodel describes microclimate (short-wave incoming radiation, air temperature, air moisture) and nitrogen supply by substrate. It also calculates explicitly radiation and nitrogen partitioning among plant populations.

#### 8.3.1.1 Microclimate

Both controlled environment and outdoors conditions can be simulated by the microclimate submodel, with either daily or hourly values of photosynthetic photon flux density ( $PPFD$ ), air temperature ( $T_a$ ), air relative humidity ( $h_s$ ), and precipitation. In the controlled environment mode, daily means of  $PPFD$ ,  $T_a$ ,  $h_s$ , and cumulated daily precipitation are parameters with fixed values over the duration of the simulation. In the outdoors mode, daily means are provided by an input file (.csv) with one line per day of simulation. An input parameter indicates the day of the year at start of simulation. The diurnal fluctuations option generates hourly values from daily means, using sine functions.

**Diurnal variation option.** Hourly values of short-wave incoming radiation ( $PPFD_{0h}$ ) during photoperiod ( $H_j$ , s d<sup>-1</sup>) are simulated by a sine function (Charles-Edwards 1982) where  $t$  is the universal astronomical time (s d<sup>-1</sup>) and  $PPFD_{0max}$  ( $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ) is the daily maximum of radiation which is equal to twice the daily mean.

$$PPFD_0 = PPFD_{max} \cdot \sin^2 \left( \pi \cdot \frac{t - H_j/2}{H_j} \right) \quad (\text{Eq. 1})$$

Hourly values of air temperature ( $T_{ah}$ , °C) are simulated by a sine function with a lag time compared to the radiation sine wave (Charles-Edwards 1982).

$$T_{ah} = T_a + T_{ad} \cdot \sin \left( 2 \cdot \pi \cdot \text{hr} - 10/24 \right) \quad (\text{Eq. 2})$$

where  $T_{ad}$  is the average air temperature magnitude and hr is the hour of day.

#### 8.3.1.2 Resource partitioning among plant populations

**Radiation partitioning.** The daily short-wave (photosynthetically active) radiative balance of each plant population in the mixture is calculated following Sinoquet *et al.* (2000) using



Kubelka–Munk equations for horizontally homogeneous multispecies canopies. As shown by Sinoquet *et al.* (2000), the error for daily photosynthesis by each component species of the mixture is only a maximal deviation of 0.08 compared to a full radiative balance algorithm. It is based on two assumptions: i) incident radiation is fully diffuse allowing one simulation per day of radiative balance; ii) leaves of plant populations are well mixed in the horizontal plane. These equations are applied to a mixture of  $p$  plant populations. Leaf area ( $LA$ ) and mean leaf inclination ( $\theta$ ) calculated in each layer  $z$ , and for each plant population  $i$ , allow calculating a population extinction coefficient ( $K_i$ ) (Varlet-Granchet *et al.*, 1979) and, hence, the canopy extinction coefficient  $K'$ .

$$K_{i,z} = 0.988 \cdot \cos\left(\frac{\theta_z}{2}\right)^{2.4} \quad (\text{Eq. 3})$$

$$K'_z = \sqrt{\sum_{i=1}^p K_{i,z} \cdot LA_{i,z} \cdot \sum_{i=1}^p K_{i,z} \cdot LA_{i,z} \cdot (1 - \sigma_{i,z})} \quad (\text{Eq. 4})$$

where  $\sigma_i$  is the leaf scattering coefficient of population  $i$ .

When LAI increases,  $K'$  tends towards 0 and canopy reflectance tends towards an horizontal asymptot:

$$\rho_{\infty z} = \frac{\sum_{i=1}^p K_{i,z} \cdot LA_{i,z} - K'_z}{\sum_{i=1}^p K_{i,z} \cdot LA_{i,z} + K'_z} \quad (\text{Eq. 5})$$

Transmitted ( $T_z$ ) and ascending ( $A_z$ ) radiation are computed in each horizontal layer  $z$ , starting from the top canopy layer (Sinoquet *et al.*, 2000):

$$T_z = \prod_{z=1}^m \exp(-K'_z) \quad T_{z=0} = 1 \quad (\text{Eq. 6})$$

$$A_z = T_z \cdot \frac{\rho_{\infty z} \cdot [1 - \rho_{\infty z} \cdot (A_{z+1}/T_{z+1})] + [A_{z+1}/T_{z+1} - \rho_{\infty z}] \cdot \exp(-2 \cdot K'_z)}{[1 - \rho_{\infty z} \cdot (A_{z+1}/T_{z+1})] + \rho_{\infty z} \cdot [A_{z+1}/T_{z+1} - \rho_{\infty z}] \cdot \exp(-2 \cdot K'_z)}, A_{z=\text{soil}} = \rho_s \cdot T_{z=\text{soil}} \quad (\text{Eq. 7})$$

Radiation in layer  $z$  is the sum of difference in ascending radiation between layers  $z+1$  and  $z$ , and of difference in transmitted radiation between layers  $z-1$  and  $z$ .

$$PPFD_z = (T_{z-1} - T_z) + (A_{z+1} - A_z) \quad (\text{Eq. 8})$$

Radiation partitioning among plant populations in layer  $z$  occurs in proportion to leaf area and leaf angle developed by population. Hence, population  $i$  absorbs  $E_{i,z}$  (dimensionless) in layer  $z$ .

$$E_{i,z} = \frac{K_{i,z} \cdot LA_{i,z} \cdot (1 - \sigma_{i,z})}{\sum_{i=1}^p K_{i,z} \cdot LA_{i,z} \cdot (1 - \sigma_{i,z})} \cdot PPFD_z \quad (\text{Eq. 9})$$

**Inorganic nitrogen balance.** The daily absorption of mineral nitrogen ( $\text{gN m}^{-2} \text{d}^{-1}$ ) by the simulated plant community corresponds to the minimum between N demand by the population ( $N_{\text{demand}}$ ) and N supply ( $N_{\text{supply}}$ ), taking into account N diffusion limitation. Let's  $Q_n$  ( $\text{gN m}^{-2}$ ) be the cumulative inorganic N supply to the p plant populations from simulation start to day n.  $Q_n$  is the sum of two components: cumulative daily net soil N mineralization ( $M_n$ ) and cumulative inorganic N fertilizer supply ( $F_k$ ) during the fertilizer applications.

$$Q_n = \sum_{n=1}^n M_n + \sum_k^l F_k \quad (\text{Eq. 10})$$

Let's  $S_{n-1}$  be the cumulative N uptake by the p plant populations from simulation start to day n-1. Then,  $N_{\text{supply}_n}$  is calculated as the difference between  $Q_n$  and  $S_{n-1}$ . In this version, N losses from soil are not included. However, they are computed when the soil submodel is coupled to the plant submodel (data not shown).  $S_{n-1}$  is calculated as the sum of the daily uptake rates of each plant population ( $U_n$ ,  $\text{gN m}^{-2} \text{soil d}^{-1}$ ).

$$S_{n-1} = \sum_{j=1}^n \sum_{i=1}^p U_{i,j} \quad (\text{Eq. 11})$$

$$N_{\text{supply}_n} = Q_n - S_{n-1} \quad (\text{Eq. 12})$$

**Temperature sums and acclimation to temperature.** Potential root and shoot morphogenesis is a function of temperature sum ( $SumT_n$ ), calculated from the appearance day until day n. Root and shoot temperatures are assumed to be equal to air temperature.

$$SumT_n = \sum_{j=\text{birth}}^n T_a \quad (\text{Eq. 13})$$

Some physiological processes (see photosynthesis) are assumed to acclimate to mean temperature during growth ( $T_g$ ). Acclimation is then assumed to take place during a time period of one month.

$$T_g = \sum_{n-1}^{n-31} T_k / 30 \quad (\text{Eq. 14})$$

### 8.3.2 Grassland management submodel

This submodel includes options for simulation of three types of management events cutting, N fertilizer application and grazing. The grazing submodel, which is not presented here, follows Parsons *et al.* (1994).

**Nitrogen fertilisation.** There are two options: i) constant inorganic N fertilizer supply ( $\text{gN m}^{-2} \text{d}^{-1}$ ) on each simulation day and ii) variable daily N supply (daily data are read from an input file).

**Cutting.** On a cutting event, plant parts above cutting height ( $H_c$ , cm) from each population are subtracted from the shoot mass of each axis. There are two options for the timing of cuts: i) fixed number of cuts during simulation with the same time interval between successive cuts, ii) variable time interval between successive cuts, a Boolean indicating a cutting day is then read from an input file.

### 8.3.3 Plant submodel

A plant axis is formed by the activity of a single shoot meristem and by one or several root meristems that lead to the formation of a tiller for grasses and of leafy stems and stolons for dicots. The plant submodel computes for  $p$  plant populations the physiology and morphology of a mean plant axis. In addition, the turnover of plant axes is simulated for each plant population, taking into account the mean number of axes per individual plant. Options for shoot and root morphogenesis allow for a detailed simulation of leaves and roots from the mean axis of each plant population. We successively describe the state variables of the submodel, the simulation of physiology and of morphology of a mean axis and, finally, the simulation of population axes dynamics.

#### 8.3.3.1 State variables

There are 10 state variables for each plant population, not including individual leaf and individual root state variables from the detailed morphological option. These state variables and corresponding units are listed in Table S2.

A plant population is formed by identical plant axes at a density of  $D$  per unit ground area ( $\text{m}^{-2}$ ). A plant axis has 9 state variables, corresponding to three structural compartments (roots,  $W_R$ , shoot structure,  $W_S$ , shoot photosynthetic proteins,  $W_P$ ) (Hilbert and Reynolds

1991), two substrate compartments (carbon substrates,  $W_C$  and nitrogen substrates,  $W_N$ ) and four reserve compartments corresponding to labile ( $W_{rC}$ ,  $W_{rN}$ ) and slow ( $W_{rrC}$ ,  $W_{rrN}$ ) C and N reserve pools. Shoot structures essentially correspond to cell walls and to cell constituents which are not linked to photosynthesis. Carbon substrates correspond to soluble carbohydrates of low degree of polymerisation (e.g. glucose, sucrose, fructose...). Reserve carbon pools correspond to carbon contents of high degree of polymerisation such as soluble carbohydrates (e.g. fructans), starch and other non-structural insoluble carbohydrate forms and to the carbon content of reserve proteins. Nitrogen substrates correspond to  $\text{NO}_3^-$ ,  $\text{NH}_4^+$  and to reduced soluble N (amins, amids and amino-acids). Nitrogen reserve pools correspond to the N contents of vegetative storage proteins and other polymerised reduced N forms.

With the detailed simulation options of shoot and root morphogenesis (see Eq. 79-133), each leaf and each root has two state variables: length (L, cm) and senescent area (aireSen,  $\text{cm}^2$ ).

### 8.3.3.2 Biogeochemical sub-model: physiology of a mean plant axis

The structural biomass of the mean axis is calculated as the sum of the three structural compartments:

$$W_G = W_P + W_S + W_R \quad (\text{Eq. 15})$$

The substrate limited growth rate of each structural compartment is a saturation function ( $k_{CN}$ ) of C and N substrate concentrations (Johnson and Thornley 1987).

$$k_{CN} = k \cdot \frac{W_C/W_G}{W_C/W_G + k_C} \cdot \frac{W_N/W_G}{W_N/W_G + k_N} \quad (\text{Eq. 16})$$

where  $k_C$  and  $k_N$  are C and N substrate concentrations for half maximal relative growth rate;  $k$  is the maximal relative growth rate ( $\text{d}^{-1}$ ) of the plant axis.

Following, Hilbert and Reynolds (1991), three partitioning variables ( $\lambda_{p_{act}}$ ,  $\lambda_{s_{act}}$  and  $\lambda_{r_{act}}$ ) allocate C and N assimilates to the photosynthetic proteins, leaf structure and roots compartments, respectively. By definition, the sum of these three partitioning variables equals one. A relative daily senescence rate of shoots ( $factor_S$ ) and of roots ( $factor_R$ ) is subtracted from the relative daily growth rate of the shoot ( $W_P$ ,  $W_S$ ) and root compartments, respectively. Hence, the derivatives of the three structural compartments are calculated as:

$$\dot{W}_P = k_{CN} \cdot \lambda_{p_{act}} \cdot W_P - factor_S \cdot W_P \quad (\text{Eq. 17a})$$

$$\dot{W}_S = k_{CN} \cdot \lambda_{s_{act}} \cdot W_S - factor_S \cdot W_S \quad (\text{Eq. 17b})$$

$$\dot{W}_R = k_{CN} \cdot \lambda_{R_{act}} \cdot W_R - factor_R \cdot W_R \quad (\text{Eq. 17c})$$

Four categories of processes, which are detailed below, affect the dynamics of the C and N substrate pools: i) resource capture (photosynthesis, N uptake and N fixation), ii) partitioning to structural compartments, iii) net exchange with reserve compartments, iv) exsudation. Derivatives of  $W_C$  and  $W_N$  are calculated as:

$$\dot{W}_C = \text{Photosynthesis} + \text{Remobilisation} - \text{Respiration} - \text{Partitioning} - \text{Storage} - \text{Exsudation} \quad (\text{Eq. 18})$$

$$\dot{W}_N = \text{Nuptake} + \text{Nfixation} + \text{Remobilisation} - \text{Partitioning} - \text{Storage} - \text{Exsudation}$$

### 8.3.3.2.1 C and N acquisition

Conservation of the mass of substrates. C and N acquisition processes impacts C and N substrate pools, by adding C and N from leaf photosynthesis and root N uptake and by subtracting plant maintenance and growth respiration.

$$\dot{W}_C = S_c / D - R_m - R_g - f_{cp} \cdot \dot{W}_P - f_{cs} \cdot \dot{W}_S - f_{cr} \cdot \dot{W}_R \quad (\text{Eq. 19a})$$

$$\dot{W}_N = U_n / D - f_{np} \cdot \dot{W}_P - f_{ns} \cdot \dot{W}_S - f_{nr} \cdot \dot{W}_R \quad (\text{Eq. 19b})$$

where  $f_{cp}, f_{cs}, f_{cr}$  (gC gDM<sup>-1</sup>) and  $f_{np}, f_{ns}, f_{nr}$  (gN gDM<sup>-1</sup>) are respectively the C and N contents in each structural compartments,  $S_c$  and  $U_n$  are the capacities to acquire C and N per ground unit area, and  $R_m$  and  $R_g$  are the maintenance and growth respirations (gC axis<sup>-1</sup>).

### Nitrogen acquisition

N demand. The N demand by a population is calculated as the product between physiologically active root area ( $SumRoot_i$  in m<sup>2</sup> root m<sup>-2</sup> soil) and N acquisition capacity per unit of physiologically active root area ( $\sigma_{r_{pot}}$  gN m<sup>-2</sup>root d<sup>-1</sup>), taking into account the maximum amount of inorganic N which can diffuse within one day to the root ( $sd / sk_N$ ), where  $sd$  is soil depth (cm) and  $sk_N$  is the soil N diffusion rate (m<sup>3</sup>soil m<sup>-2</sup>root d<sup>-1</sup>).

$$SumRoot_i = D_i \cdot W_{R_i} \cdot lwr_i \cdot f_{active\_root_i} \quad (\text{Eq. 20})$$

If species number = 1 and  $SumRoot_i < sd / sk_N$ ,

$$N_{demand_n} = \min(\sigma_{r_{diff}} \cdot SumRoot_i, \sigma_{r_{pot}} \cdot SumRoot_i) \quad (\text{Eq. 21a})$$

If species number = 1 and  $SumRoot_i > sd / sk_N$ ,

$$N_{demand_n} = \min(N_{supply_n}, \sigma_{r_{pot}} \cdot SumRoot_i) \quad (\text{Eq. 21b})$$

$$\text{If species number} > 1 \text{ and } \sum_{i=1}^p \text{SumRoot}_i < sd/sk_N, \quad (\text{Eq. 21c})$$

$$N_{\text{demand}_n} = \min \left( \sigma_{r_{\text{diff}}} \cdot \sum_{i=1}^p \text{SumRoot}_i, \sum_{i=1}^p \sigma_{r_{\text{mean}_i}} \cdot \text{SumRoot}_i \right)$$

$$\text{If species number} > 1 \text{ and } \sum_{i=1}^p \text{SumRoot}_i > sd/sk_N, \quad (\text{Eq. 21d})$$

$$N_{\text{demand}_n} = N_{\text{supply}_n}$$

Actual root N uptake. According to root expansion and to the number of species, actual root uptake rate ( $\sigma_{r_{\text{act}}}$ ) is either limited by N diffusion ( $\sigma_{r_{\text{diff}}}$ ), or by N uptake capacity ( $\sigma_{r_{\text{pot}}}$ ), or by the competition between populations ( $\sigma_{r_{\text{mean}}}$ ) when the number of populations is greater than 1.

$$\sigma_{r_{\text{diff}}} = \frac{N_{\text{supply}_n}}{sd/sk_N} \quad (\text{Eq. 22})$$

$$\sigma_{r_{\text{mean}}} = \frac{\sum_{i=1}^p \text{SumRoot}_i \cdot \sigma_{r_{\text{pot}_i}}}{\sum_{i=1}^p \text{SumRoot}_i} \quad (\text{Eq. 23})$$

where  $D$  is the axis density (axes  $\text{m}^{-2}$  soil),  $lwr$  is the specific root area ( $\text{m}^2 \text{g}^{-1}$  root),  $f_{\text{active\_root}}$  is the proportion of active root for N uptake and  $\sigma_{r_{\text{pot}}}$  is the inorganic N uptake potential rate ( $\text{gN m}^{-2}$  root). The variable  $f_{\text{active\_root}}$  is determined by root morphogenesis. The conversion factor from mass to root area ( $lwr$ ) assumes a constant mean diameter for a given root branching order.

$$\begin{aligned} \text{If species number} = 1 \text{ and } \text{SumRoot}_i < sd/sk_N, & \quad \text{Else, if } \sum_{i=1}^p \text{SumRoot}_i < sd/sk_N, \\ \text{If } \sigma_{r_{\text{pot}_i}} > \sigma_{r_{\text{diff}}}, \sigma_{r_{\text{act}_i}} = \sigma_{r_{\text{diff}}} & \quad \text{If } \sigma_{r_{\text{mean}_i}} > \sigma_{r_{\text{diff}}}, \sigma_{r_{\text{act}_i}} = \sigma_{r_{\text{diff}}} \quad (\text{Eq. 24a}) \\ \text{If } \sigma_{r_{\text{diff}}} > \sigma_{r_{\text{pot}_i}}, \sigma_{r_{\text{act}_i}} = \sigma_{r_{\text{pot}_i}} & \quad \text{If } \sigma_{r_{\text{diff}}} \geq \sigma_{r_{\text{mean}_i}}, \sigma_{r_{\text{act}_i}} = \sigma_{r_{\text{mean}_i}} \end{aligned}$$

$$\begin{aligned} \text{If species number} = 1 \text{ and } \text{SumRoot}_i > sd/sk_N, & \quad \text{Else, if } \sum_{i=1}^p \text{SumRoot}_i > sd/sk_N, \\ \sigma_{r_{\text{act}_i}} = \sigma_{r_{\text{diff}}} & \quad \sigma_{r_{\text{act}_i}} = \sigma_{r_{\text{mean}_i}} \quad (\text{Eq. 24b}) \end{aligned}$$

Down regulation of inorganic N uptake and biological N fixation by N substrates. Two pathways of N nutrition contribute to root N acquisition capacity: uptake capacity of inorganic N ( $S_u$ ) and, with nodulated legumes, symbiotic  $\text{N}_2$  fixation capacity ( $S_f$ ).

$$\sigma_{r_{\text{max}}} = S_{u_0\text{NO}_3} + S_{u_0\text{NH}_4} + S_{f_0} \quad (\text{Eq. 24a}) \quad \sigma_{r_{\text{pot}}} = S_u + S_f \quad (\text{Eq. 25b})$$

The root uptake capacity for inorganic N is limited either by the physiology of the plant or by soil N supply. Soil N supply accounts for the diffusion limitation of N towards roots. A

law of the minimum is used to calculate the actual acquisition rate of N ( $\sigma_{r\_act\ i}$ ), which can be limited either by supply or by demand.

An accumulation of substrate N (i.e. of soluble reduced N and of inorganic N) down regulates the root uptake ( $S_u$ ) and fixation ( $S_f$ ) capacities (Soussana *et al.* 2002, Imsande and Touraine, 1994, Jonhson 1985):

$$S_u = S_{u_0} \cdot \frac{1/(1+Stol_{ratio})}{\max\left(1; \frac{W_N/W_G}{k_u}\right)} \quad (a) \quad S_f = S_{f_0} \cdot \frac{1/(1+Stol_{ratio})}{\max\left(1; \frac{W_N/W_G}{k_f}\right)} \quad (b) \quad (\text{Eq. 26})$$

where  $k_u$  and  $k_f$  are Michaelis-Menten coefficients for the inhibition by substrate N concentration of N uptake and  $N_2$  fixation, respectively.  $Stol_{ratio}$  is the fraction of stolons, rhizomes or tap roots which are assumed to be metabolically inactive for N acquisition.

The actual uptake ( $U_{n,i}$ ) for a population i is calculated as

$$U_{n,i} = D_i \cdot \sigma_{r\_act\ i} \cdot W_{R_i} \cdot lwr_i \cdot f_{active\_root_i} \quad (\text{Eq. 27})$$

### Carbon acquisition

Leaf photosynthesis and respiration. Gross leaf photosynthesis ( $A$ ,  $\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ leaf s}^{-1}$ ) is modelled according to Farquhar *et al.* (1980), considering two limitations of photosynthesis by Rubisco activity ( $A_1$ ) and by electron flux ( $A_2$ ):

$$A_n = (1 - \Gamma^*/C_i) \cdot \min\{A_1, A_2\} \quad (\text{Eq. 28})$$

where  $\Gamma^*$  (in Pa) is the  $\text{CO}_2$  compensation point of net photosynthesis in the absence of mitochondrial respiration and  $C_i$  is the intercellular  $\text{CO}_2$  partial pressure.

Detailed equations of photosynthesis and stomatal conductance follow Maire *et al.* (submitted) and are provided in Table 8-1.  $A_1$ , the Rubisco limited photosynthetic rate, is a function of  $V_{C_{max}}$  and  $C_i$  and varies with temperature through a response function (see Eq. 48) (Medlyn *et al.* 2002).  $V_{C_{max}}$  is assumed to be a fixed fraction ( $k_3$ ) of the total leaf photosynthetic proteins ( $N_{pa}$ ).  $A_2$ , the RuBP regeneration limited photosynthetic rate varies with  $C_i$ ,  $\Gamma^*$  and with the electron transport rate,  $J$  (Eq. 34) which increases with  $PPFD$  and with temperature. The maximal electron flux ( $J_{max}$ ) is assumed to be proportional to  $V_{C_{max}}$  ( $J_{fac}^{atc}$ , parameter reflecting the acclimated ratio of  $J_{max}$  to  $V_{C_{max}}$ ) (Eq. 35). Leaf mitochondrial respiration differs between day and night according to the  $I_{fac}$  ratio and is assumed to increase

with  $V_{C_{\max}}$  (Eq. 45) and, hence, with  $N_{pa}$ . Several parameters ( $MM_C$ ,  $MM_O$ ,  $\tau$  and  $R_{\text{dark}}$ ) of the photosynthetic model respond to temperature according to the  $\Theta$  function (see Eq. 50).

**Table 8-1.** Equations of photosynthetic and stomatal conductance models. The equations are derived from: 1. Farquhar *et al.* 1980; 2. Wullschleger 1993; 3. Falge *et al.* 1996; 4. Medlyn *et al.* 2002; 5. Wohlfahrt *et al.* 1998; 6. Baldocchi 1994; 7. Nikolov *et al.* 1995.

Process	Equation	Unit	Eq. n°	Ref
<b>Photosynthetic sub-model</b>				
Rubisco limited photosynthetic rate through RuBP carboxylation / oxygenation	$A_1 = \frac{V_{C_{\max}}^r \cdot \Phi_{V_{C_{\max}}} \cdot C_i}{C_i + k_2}$	$\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$	29	1
Intermediate variable synthesising the Rubisco affinity for $\text{CO}_2$	$k_2 = MM_C \cdot \Theta_{K_c} \cdot \left(1 + \frac{O_i}{MM_O \cdot \Theta_{K_o}}\right)$	Pa	30	
Maximum rate of carboxylation	$V_{C_{\max}}^r = k_3^{\text{ac}} \cdot Npa_{\text{leaf}}$	$\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$	31	5
RuBP regeneration limited photosynthetic rate through electron transport	$A_2 = \frac{J \cdot C_i}{4 \cdot C_i + 8 \cdot \Gamma^*}$	$\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$	32	1
Light dependence of electron transport rate	$J = \frac{4 \cdot \alpha \cdot \text{PPFD}}{\left(1 + (4 \cdot \alpha \cdot \text{PPFD})^2 / (J_{\max}^r \cdot \Phi_{J_{\max}})^2\right)^{1/2}}$	$\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$	33	1
Potential RuBP regeneration rate	$J_{\max}^r = J_{\text{fac}}^{\text{atc}} \cdot V_{C_{\max}}^r$	$\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$	34	2
$\text{CO}_2$ compensation point in the absence of mitochondrial respiration	$\Gamma^* = \frac{0.5 \cdot O_i}{\tau \cdot \Theta_{\tau}}$	Pa	35	1
			5	
<b>Stomatal conductance sub-model</b>				
Stomatal conductance	$g_s = g_{\min} + g_{\text{fac}} \cdot (A_1 + I_{\text{fac}} \cdot R_{\text{dark}}) \cdot 10^2 \cdot h_s / C_s$	$\text{mmol m}^{-2} \text{s}^{-1}$	36	3
$\text{CO}_2$ partial pressure at the leaf boundary layer	$C_s = C_a - A_n \cdot 10^2 / g_b$	Pa	37	5
<b>Photosynthesis-stomata coupling</b>				
$\text{CO}_2$ intercellular concentration	$C_i = C_s - A_n \cdot 1.6 \cdot 10^2 / g_s$	Pa	38	1
Analytical solution for photosynthesis calculation	$A = \frac{a \cdot C_i - a \cdot d}{e \cdot C_i + b} - R_{\text{day}}$ $e \cdot \alpha \cdot A_n^3 + A_n^2 \cdot (e \cdot \beta + b \cdot \theta + e \cdot \alpha \cdot R_{\text{day}} - a \cdot \alpha)$ $+ A_n \cdot \left( e \cdot \gamma + b \cdot \frac{\gamma}{C_a} + e \cdot \beta \cdot R_{\text{day}} + b \cdot \theta \cdot R_{\text{day}} - a \cdot \beta + a \cdot d \cdot \theta \right)$ $+ \left( e \cdot \gamma \cdot R_{\text{day}} + b \cdot R_{\text{day}} \cdot \frac{\gamma}{C_a} - a \cdot \gamma + a \cdot d \cdot \frac{\gamma}{C_a} \right) = 0$ $\alpha = g_{\min} / g_b - g_{\text{fac}} \cdot h_s \cdot 10^2 + 1.6 \cdot 10^2$ $\beta = C_a \cdot (g_b \cdot g_{\text{fac}} \cdot h_s - 2 \cdot g_{\min} - 1.6 \cdot g_b) - R_{\text{day}} \cdot g_{\text{fac}} \cdot h_s \cdot 10^2$ $\gamma = C_a \cdot \left( C_a \cdot g_{\min} \cdot g_b \cdot \frac{1}{10^2} + R_{\text{day}} \cdot g_{\text{fac}} \cdot g_b \cdot h_s \right)$ $\theta = g_{\text{fac}} \cdot g_b \cdot h_s - g_{\min}$	$\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$	39	6 & 7

**Leaf stomatal conductance.** Stomatal conductance ( $g_s$ ,  $\text{mol m}^{-1} \text{s}^{-1}$ ) controls leaf intercellular  $\text{CO}_2$  concentration,  $C_i$  (Eq. 38). Stomatal conductance is computed after Collatz *et al.* (1991) (Eq. 36). The sensitivity coefficient  $g_{\text{fac}}$  is a dimensionless slope (linked to plant water status),  $h_s$  is relative humidity at the leaf surface and  $g_{\min}$  is the zero intercept. Finally, the system of equations and unknowns, for coupling leaf photosynthesis and stomatal conductance is closed



(Eq. 37) by expressing the CO<sub>2</sub> concentration at the leaf's surface,  $C_s$  in terms of atmospheric CO<sub>2</sub> concentration ( $C_a$ ) and the conductance across the laminar boundary layer of a leaf,  $g_b$ .

Leaf respiration. Leaf maintenance respiration during night, excluding photorespiration and growth respiration, is calculated as:

$$R_{\text{night}} = \sum_{\text{nighthtime}} R_{\text{dark}} \cdot \Theta_{R_{\text{dark}}} \quad (\text{Eq. 40})$$

where  $R_{\text{dark}}$  is the dark maintenance respiration rate ( $\mu\text{mol C m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ) at 20°C which varies in proportion to  $V_{\text{cmax}}$  in the canopy layer  $z$ :

$$R_{\text{dark}} = R_{\text{fac}} \cdot k_3 \cdot N_{\text{pa}_z} \quad (\text{Eq. 41})$$

where  $R_{\text{fac}}$  and  $k_3$  are model parameters.

During day time,  $R_{\text{day}}$  is assumed to be proportional to dark respiration rate,  $R_{\text{dark}}$ , through a dimensionless coefficient,  $I_{\text{fac}}$ , representing the degree of inhibition of mitochondrial respiration during day time.

$$R_{\text{day}} = \sum_{\text{photoperiod}} I_{\text{fac}} \cdot R_{\text{dark}} \cdot \Theta_{R_{\text{dark}}} \quad (\text{Eq. 42})$$

$I_{\text{fac}}$  varies with light intensity after Falge *et al.* (1996):

$$\text{If } PPFD_z > 25 \text{ mmol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}, \text{ then } I_{\text{fac}} = 0.5, \quad (\text{Eq. 43})$$

$$\text{If } PPFD_z \leq 25 \text{ mmol m}^{-2} \text{ s}^{-1}, \text{ then } I_{\text{fac}} = u \cdot PPFD_z + d$$

where  $u = 0.02 \text{ (m}^2 \text{ s mmol}^{-1}\text{)}$  and  $d = 1 \text{ (dimensionless)}$ .

Whole plant respiration. The respiration ( $R$  in  $\text{gC axis}^{-1}$ ) includes growth ( $R_g$ ) and maintenance ( $R_m$ ) respiration of non photosynthetic plant parts:

$$R = R_g + R_m \quad (\text{Eq. 44})$$

The daily growth respiration varies with growth efficiency ( $Y_g$ ,  $\text{g structural C g}^{-1} \text{ metabolic C}$ ) (Amthor & Mac Cree 1990) and with the growth rate of the three structural components:

$$R_g = \frac{1-Y_g}{Y_g} \cdot k_{\text{CN}} \cdot (\lambda_{\text{p}_{\text{act}}} \cdot W_{\text{P}} \cdot f_{\text{cp}} + \lambda_{\text{s}_{\text{act}}} \cdot W_{\text{S}} \cdot f_{\text{cs}} + \lambda_{\text{R}_{\text{act}}} \cdot W_{\text{R}} \cdot f_{\text{cr}}) \quad (\text{Eq. 45})$$

The daily root maintenance respiration is proportional to root mass according to a maintenance respiration coefficient ( $m_{\text{root}}$ ,  $\text{gC g}^{-1} \text{DM d}^{-1}$ ) and varies with temperature:

$$R_{\text{m}_{\text{root}}} = W_{\text{R}} \cdot m_{\text{root}} \cdot \Theta \quad (\text{Eq. 46})$$

The maintenance respiration of shoot structures and leaf proteins is the sum of day and night respiration in each horizontal canopy layer:

$$R_{m_{\text{shoot}}} = SS \cdot \sum_{z=1}^m (R_{\text{day}} + R_{\text{night}}) \cdot LAI_z \quad (\text{Eq. 47})$$

where SS is a conversion coefficient from instantaneous ( $\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ ) to daily ( $\text{gC m}^{-2} \text{ d}^{-1}$ ) photosynthesis. Total maintenance respiration is the sum of root and shoot components:

$$R_m = R_{m_{\text{shoot}}} + R_{m_{\text{root}}} \quad (\text{Eq. 48})$$

Dependence to temperature and acclimation to  $\text{CO}_2$  and growth temperature.  $V_{c_{\text{max}}}$  and  $J_{\text{max}}$  temperature dependence functions are described by modified Arrhenius functions (Johnson *et al.* 1942).

$$\Phi = \exp \left[ \frac{\Delta H_a}{R \cdot T^r} \cdot \left( 1 - \frac{T^r}{T_k} \right) \right] \cdot \frac{1 + \exp \left[ \frac{\Delta S^{\text{at}} \cdot T^r - \Delta H_d}{R \cdot T^r} \right]}{1 + \exp \left[ \frac{\Delta S^{\text{at}} \cdot T_k - \Delta H_d}{R \cdot T_k} \right]} \quad (\text{Eq. 49})$$

This function refers to the base rate of  $V_{c_{\text{max}}}$  and  $J_{\text{max}}$  at reference temperature of 20 °C.  $\Delta H_a$  is the activation energy,  $\Delta H_d$  is the deactivation energy, which describes the rate of decrease above the optimum temperature, and  $\Delta S$  is the entropy factor.  $T_{\text{lk}}$ , leaf temperature, and  $T_{\text{ref}}$ , reference temperature, are given in Kelvin.  $\Delta H_d$  was fixed at 200  $\text{kJ mol}^{-1}$  (Medlyn *et al.* 2002, Kattge and Knorr 2007), thereby reducing the number of free parameters of the temperature function to two:  $\Delta S$  and  $\Delta H_a$ .

$R_g$ ,  $R_m$ ,  $MM_C$ ,  $MM_O$  increase with temperature, whereas  $\Gamma^*$  is reduced by temperature (Harley and Tenhunen 1991) and their temperature dependencies are each given by Eq. 50.

$$\Theta = \exp \left[ \frac{\Delta H_a}{R \cdot T^r} \cdot \left( 1 - \frac{T^r}{T_k} \right) \right] \quad (\text{Eq. 50})$$

$\Delta S$  and  $J_{\text{fac}}$  have recently been shown to vary with growth temperature during the preceding month according to a linear relationship (Kattge and Knorr 2007).  $\Delta S^r$  is the entropy term calculated at the reference temperature,  $p_4$  is a coefficient modulated by the difference between reference and growth temperatures.

$$\Delta S_{J_{\text{max}}}^{\text{at}} = \Delta S_{J_{\text{max}}}^r + p_4 \cdot (T_K^r - T_g) \quad (\text{Eq. 51a})$$

$$\Delta S_{V_{c_{\text{max}}}}^{\text{at}} = \Delta S_{V_{c_{\text{max}}}}^r + p_4 \cdot (T_K^r - T_g) \quad (\text{Eq. 51b})$$

$J_{\text{fac}}$  is the ratio between  $J_{\text{max}}$  and  $V_{c_{\text{max}}}$  for plants grown at reference temperature. The acclimated  $J_{\text{fac}}^{\text{at}}$  coefficient is calculated by correcting for the difference between reference and growth temperature with the  $p_1$  parameter.

$$J_{\text{fac}}^{\text{at}} = J_{\text{fac}} + p_1 \cdot (T_K^r - T_g) \quad (\text{Eq. 52})$$

An acclimation of  $J_{\text{fac}}$  and  $k_3$  to atmospheric  $\text{CO}_2$  concentration has been evidenced (Ainsworth *et al.* 2003, Ainsworth and Rogers 2007). The acclimated  $J_{\text{fac}}^{\text{ac}}$  coefficient is calculated following Maire *et al.* (2009) by correcting for the difference between reference and growth  $\text{CO}_2$  concentration which the  $p_2$  parameter.

$$J_{\text{fac}}^{\text{ac}} = J_{\text{fac}} + p_2 \cdot (C_a^r - C_g) \quad (\text{Eq. 53})$$

$k_3$  is the slope of linear relationship relating  $N_{\text{pa}}$  to  $V_{\text{cmax}}$  for plants grown at reference  $\text{CO}_2$  concentration. In the same way, the acclimated  $k_3^{\text{ac}}$  is calculated by correcting for the difference between reference and growth  $\text{CO}_2$  concentration

$$k_3^{\text{ac}} = k_3 + p_3 \cdot (C_a^r - C_g) \quad (\text{Eq. 54})$$

Net canopy photosynthesis. Canopy photosynthesis is calculated as the sum of net leaf photosynthesis in each horizontal canopy layer. The specific activity of shoots  $\sigma_c$  is then calculated as the net assimilation rate of shoots per unit leaf area:

$$\sigma_c = SS \cdot \left[ \int_{z=0}^m (1 - \Gamma^*/C_i) \cdot \min(A_{1z}, A_{2z}) - \int_{z=0}^m (R_{\text{day}_z} + R_{\text{night}_z}) \right] \quad (\text{Eq. 55})$$

The net C gain ( $\text{gC m}^{-2}$  soil) of the canopy by photosynthesis is calculated for a population as:

$$S_c = SS \cdot \left[ \int_{z=0}^m (1 - \Gamma^*/C_i) \cdot \min(A_{1z}, A_{2z}) \cdot LAI_z - \int_{z=0}^m (R_{\text{day}_z} + R_{\text{night}_z}) \cdot LAI_z \right] \quad (\text{Eq. 56})$$

### 8.3.3.2.2 Dry matter and N partitioning

N distribution within the canopy. The vertical distribution of leaf photosynthetic proteins within the canopy parallels that of transmitted PPFD (Hirose *et al.* 1988) according to a power law:

$$N_{\text{pa}_z} = N_{\text{pa}_0} \cdot (PPFD_z / PPFD_0)^b \quad (\text{Eq. 57})$$

$N_{\text{pa}_0}$  and  $N_{\text{pa}_z}$  are respectively the leaf photosynthetic proteins contents at the top of the canopy and at depth  $z$ .  $b$  is a parameter between 0 and 1. For  $b = 1$ , the photosynthetic proteins content follows the light profile; for  $b = 0$ , the vertical profile of proteins is constant.

The area based N content of shoots in layer  $z$  is calculated by adding structural nitrogen content ( $f_{\text{ns}}/SLA$ ), which does not vary with depth.

$$N_{a_z} = f_{\text{ns}}/SLA + N_{\text{pa}_z} \quad (\text{Eq. 58})$$

Leaf proteins content co-limiting the photosynthesis by  $A_1$  and by  $A_2$ . When photosynthesis is limited simultaneously by Rubisco activity ( $A_1$ ) and by electrons flux ( $A_2$ ) (Eq. 29 & Eq. 32), the proteins content ( $N_{pa}$ ) takes a critical value ( $N_{pac}$ ) (Soussana *et al.* 2000; Maire *et al.* 2009).

$$\Rightarrow N_{pac_z} = \frac{4 \cdot \alpha \cdot PPFD_z}{k_3^{ac}} \cdot \left( \left( \frac{C_i + k_2}{(4 \cdot C_i + 8 \cdot \Gamma^*) \cdot \Phi_{V_{c_{max}}}} \right)^2 - \left( \frac{1}{J_{fac} \cdot \Phi_{J_{max}}} \right)^2 \right)^{1/2} \quad (\text{Eq. 59})$$

For a given light  $PPFD_z$  level corresponding to the daily average radiation, leaf photosynthesis will be limited either by  $A_1$  (if  $N_{paz} > N_{pacz}$ ) or by  $A_2$  (if  $N_{paz} < N_{pacz}$ ). The leaf N content ensuring coordination is proportional to the incident radiation for a given concentration of intercellular  $CO_2$  ( $C_i$ ). For a given radiation,  $N_{pac}$  decreases with  $C_i$ . Some similar trends were shown by Chen *et al.* (1993).

With the integration of  $N_{pac}$  from the canopy top to  $LAI_0$ , the quantity of critical proteins ( $N_{pc}$ ) ensuring the photosynthesis co-limitation by  $A_1$  and by  $A_2$  can be calculated as:

$$N_{pc} = \int_{LAI_z} N_{pac_z} \cdot dLAI_z \quad (\text{Eq. 60})$$

For  $b = 1$ , when  $N_{pa} = N_{pac}$ , photosynthesis will be co-limited by  $A_1$  and by  $A_2$  on the full vertical profile of the canopy. If  $b < 1$  and  $N_{pa} = N_{pac}$ , then photosynthesis will be limited by  $A_1$  at the top of the canopy and by  $A_2$  at the bottom.

Partitioning functions. Two partitioning functions  $P$  and  $Q$  are used for the calculation of the three partitioning variables  $\lambda_p$ ,  $\lambda_s$  and  $\lambda_R$ . The first function ( $P$ ) controls the balance between shoots and roots, according to the functional balance hypothesis.

$$P = \frac{f_C}{f_N} \cdot \frac{\sigma_{r_{act}} \cdot W_R \cdot lwr \cdot f_{active\_root}}{\sigma_C \cdot LA} \quad (\text{Eq. 61})$$

When  $P$  equals one, the functional balance (Davidson 1969) between root area ( $W_R \cdot lwr$ ) and leaf area ( $LA$ ) is reached since:

$$\frac{f_N}{f_C} = \frac{\sigma_{r_{act}} \cdot W_R \cdot lwr \cdot f_{active\_root}}{\sigma_C \cdot LA} \quad (\text{Eq. 62})$$

If we consider that the ratio of leaf to root specific activities is imposed by the environment, this last equation shows that a functional balance can be reached, either by an adjustment of root/ shoot ratio ( $P$  function), or by a variation in C:N ratio ( $f_C/f_N$ ). This ratio is controlled by the partitioning between leaf proteins and shoot structures, through the  $Q$  partitioning variable:

$$Q = \frac{f_{np} \cdot W_p \cdot D}{\sum_{z=1}^m N_{pac_z} \cdot LAI_z} \quad (\text{Eq. 63})$$

$Q$  tends towards one, when the leaf protein content equals the coordinated leaf N content, which ensures that leaf photosynthesis is co-limited by  $A_1$  and  $A_2$ .

Two variables,  $PP$  and  $QQ$ , are used to calculate the allocation function to roots ( $\lambda_R$ ), to leaf structures ( $\lambda_S$ ) and to leaf proteins ( $\lambda_P$ ). A power coefficient  $q$  varies the degree of control and is used to calculate allocation from P and Q.

$$PP = P^q \quad (\text{a}) \quad \quad \quad QQ = Q^q \quad (\text{b}) \quad \quad \quad (\text{Eq. 64})$$

In order account for N deficiency effect on leaf proteins synthesis, the value of  $QQ$  increases (less allocation to leaf proteins) in case of low N substrate concentration, which also leads to a de-repression of root uptake capacity for inorganic N (cf. Eq. 26a).

$$\text{If } W_N/W_G < k_u, \quad QQ = \left( Q \cdot \left( 1 + \frac{k_u}{W_N/W_G} \right) \right)^q \quad (\text{Eq. 65})$$

Following Johnson and Thornley (1987), we define supply limited allocation functions  $\lambda_{p_{pot}}$ ,  $\lambda_{s_{pot}}$  and  $\lambda_{r_{pot}}$  as functions of  $PP$  and  $QQ$  adopting the following constraints:

- i)  $\lambda_{p_{pot}} + \lambda_{s_{pot}} + \lambda_{r_{pot}} = 1$ ,
- ii) if  $P = Q = 1$ ,  $\lambda_{p_{pot}} = \lambda_{s_{pot}} = \lambda_{r_{pot}} = 1/3$ ,
- iii)  $(\lambda_{p_{pot}} + \lambda_{s_{pot}}) / \lambda_{r_{pot}} = PP + 1$ ,
- iv)  $\lambda_{s_{pot}} / \lambda_{r_{pot}} = QQ$ .

Allocation variables for	Supply limited (Eq. 66)	Demand limited (Eq. 67)	Actual allocation (Eq. 68)
Leaf photosynthetic proteins (a)	$\lambda_{p_{pot}} = \frac{PP}{PP + QQ + PP \cdot QQ}$	$\lambda_{p_{max}} = \frac{CR_{shoot_{pot}}}{k_{cn} \cdot (QQ \cdot W_s + W_p)}$	$\lambda_{p_{act}} = \min(\lambda_{p_{pot}}; \lambda_{p_{max}})$
Shoot structures (b)	$\lambda_{s_{pot}} = \lambda_{p_{pot}} \cdot QQ$	$\lambda_{s_{max}} = QQ \cdot \lambda_{p_{max}}$	$\lambda_{s_{act}} = \min(\lambda_{s_{pot}}; \lambda_{s_{max}})$
Roots (c)	$\lambda_{r_{pot}} = \frac{\lambda_{s_{pot}}}{PP}$	$\lambda_{r_{max}} = \frac{CR_{root_{pot}}}{k_{cn} \cdot W_R}$	$\lambda_{r_{act}} = \min(\lambda_{r_{pot}}; \lambda_{r_{max}})$

The morphogenesis submodel defines from the potential growth by shoots ( $CR_{shoot_{pot}}$ ) and roots ( $CR_{root_{pot}}$ ) demand limited functions of allocation ( $\lambda_{p_{max}}$ ,  $\lambda_{s_{max}}$  and  $\lambda_{r_{max}}$ ). The actual allocation functions ( $\lambda_{p_{act}}$ ,  $\lambda_{s_{act}}$  and  $\lambda_{r_{act}}$ ) are the minimum between supply and demand limited allocation functions.

### 8.3.3.2.3 Storage

Nutrients resorption during senescence.  $R_P$ ,  $R_C$  and  $R_N$  are the resorption rates of proteins ( $W_P$ ), C and N from shoot structures ( $W_S$ ) and roots ( $W_R$ ), respectively.

$$\dot{W}_C = \dots + R_P \cdot f_{cp} \cdot factor_S \cdot W_P + R_C \cdot f_{cs} \cdot factor_S \cdot W_S + R_C \cdot f_{cr} \cdot factor_R \cdot W_R \quad (\text{Eq. 69a})$$

$$\dot{W}_N = \dots + R_P \cdot f_{np} \cdot factor_S \cdot W_P + R_N \cdot f_{ns} \cdot factor_S \cdot W_S + R_N \cdot f_{nr} \cdot factor_R \cdot W_R \quad (\text{Eq. 69b})$$

Reserve storage and remobilisation. A buffer function is used to simulate labile reserve storage and remobilisation from C and N substrate pools. If  $rem = 1$ , reserves are in equilibrium with substrates when  $W_{rC} / W_C = k_{sc} / k_{rc}$ . We note, for concision,  $\dots +$  the former expression of derivation (e.g.  $\dot{W}_C$ ) and we provide below only the new terms added by the process considered.

$$\dot{W}_C = \dots + k_{rc} \cdot \left( \frac{W_{rC}}{W_C} / \frac{k_{rc}}{k_{sc}} \right)^{rem} \cdot W_{rC} - k_{sc} \cdot W_C \quad (\text{Eq. 70a})$$

$$\dot{W}_N = \dots + k_{rn} \cdot \left( \frac{W_{rN}}{W_N} / \frac{k_{rn}}{k_{sn}} \right)^{rem} \cdot W_{rN} - k_{sn} \cdot W_N \quad (\text{Eq. 70b})$$

In the same way, slow reserves are modelled as a buffer of labile reserves. The  $rem$  power factor can be used to increase ( $rem > 1$ ) or reduce ( $rem < 1$ ) the rate of reserve remobilisation compared to storage.

$$\dot{W}_{rC} = k_{ssc} \cdot \frac{W_{rC_{max}}}{W_{rC}} \cdot W_{rC} - k_{rrc} \cdot W_{rC} \quad (\text{Eq. 71a})$$

$$\dot{W}_{rN} = k_{ssn} \cdot \frac{W_{rN_{max}}}{W_{rN}} \cdot W_{rN} - k_{rrn} \cdot W_{rN} \quad (\text{Eq. 71b})$$

$$\dot{W}_{rC} = \left( k_{sc} \cdot W_C - k_{rc} \cdot \left( \frac{W_{rC}/W_C}{k_{rc}/k_{sc}} \right)^{rem} \cdot W_{rC} \right) + \left( k_{rrc} \cdot W_{rC} - k_{ssc} \cdot \frac{W_{rC_{max}}}{W_{rC}} \cdot W_{rC} \right) \quad (\text{Eq. 72a})$$

$$\dot{W}_{rN} = \left( k_{sn} \cdot W_N - k_{rn} \cdot \left( \frac{W_{rN}/W_N}{k_{rn}/k_{sn}} \right)^{rem} \cdot W_{rN} \right) + \left( k_{rrn} \cdot W_{rN} - k_{ssn} \cdot \frac{W_{rN_{max}}}{W_{rN}} \cdot W_{rN} \right) \quad (\text{Eq. 72b})$$

For both labile and stable reserves storage and remobilisation, no associated metabolic cost is considered. Reserves are assumed to be preserved from defoliation by cutting or grazing.

### 8.3.3.2.4 Exudation

Root exudation of substrate C and N is assumed to be proportional ( $k_{\text{ex}}$  parameter) to the amount of assimilates partitioned to the root system.

$$\dot{W}_C = \dots - k_{\text{ex}} \cdot f_{\text{cr}} \cdot k_{\text{CN}} \cdot \lambda_{\text{Rpot}} \cdot W_R \quad (\text{Eq. 73a})$$

$$\dot{W}_N = \dots - k_{\text{ex}} \cdot f_{\text{nr}} \cdot k_{\text{CN}} \cdot \lambda_{\text{Rpot}} \cdot W_R \quad (\text{Eq. 73b})$$

### 8.3.3.2.5 N fixation

A fixed C respiratory cost of biological N fixation is considered. This  $C_{\text{cost}}$  (gC gN<sup>-1</sup>) is affected to the amount of N fixed by the nodulated root system. It includes the cost of nodules growth and maintenance.

$$\dot{W}_C = \dots - C_{\text{cost}} \cdot S_f \cdot W_R \cdot lwr \cdot f_{\text{active\_root}} \quad (\text{Eq. 74})$$

## 8.3.3.3 Morphogenesis sub-model

The modularity of GEMINI allows for comparing plant growth with and without morphogenesis of roots and shoots. When root and shoot morphologies are not simulated, growth is calculated in a simplified way:

Canopy height is calculated as the ratio between LAI (m<sup>2</sup> leaf m<sup>-2</sup> soil) and a parameter  $C_H$  (m<sup>2</sup> m<sup>-3</sup> leaf):

$$H = LAI_{\text{no\_morpho}} / C_H \quad (\text{Eq. 75})$$

LAI is calculated from shoot mass, assuming a fixed leaf area ratio ( $LAR$ , m<sup>2</sup> g<sup>-1</sup>)

$$H = LAI_{\text{no\_morpho}} \cdot (W_S + W_P) \cdot D \quad (\text{Eq. 76})$$

The mean leaf angle is fixed and equals theta (degree).

The root area is calculated from root mass using a fixed root surface area per unit mass (m<sup>2</sup> g<sup>-1</sup> DM). The daily shoot and root senescence rates are fixed at TShootSen and TRootSen (d<sup>-1</sup>) values.

### 8.3.3.3.1 Architecture of shoots and roots

Shoot architecture. Grass laminae are assumed to have a fixed width from the base to the apex. The concave shape of a leaf lamina can be modelled by a rectangular hyperbole (Eq. 77), which is parameterised according to leaf length ( $L_{\text{leaf}}$ ) and to canopy height (Eq. 78)

(Soussana *et al.* 2000b, Faurie *et al.* 1996). As a result, when the canopy height increases, the grass leaves become more and more erect. However, since the height of the plant is calculated from the hyperbolic shape of the upper leaf, a system of two equations with two unknowns is solved by an optimisation procedure (Eq. 79).

$$H(L_{\text{leaf}}) = \frac{V_m \cdot L_{\text{leaf}}}{L_{\text{leaf}} + K_m} \quad (\text{Eq. 77})$$

$$V_m = 1.66 \cdot H^{0.9} \quad (\text{Eq. 78})$$

**algo**  $H$  &  $V_m$

$z \leftarrow 0$

$h_z \leftarrow L_{\text{leaf}}$

**do**

$z \leftarrow z + 1$

(Eq. 79)

$V_m \leftarrow \max(2; 1.66 \cdot h_{z-1}^{0.9})$

**while**  $|h_z - h_{z-1}| > \varepsilon$

**end**

where  $K_m$  is calculated from  $C$  (Eq. 80). Therefore, the grass leaf shape also varies with axis density and more erect leaves are formed at higher canopy densities.

$$K_m = \frac{(1-C)}{C} \cdot r \quad (\text{Eq. 80})$$

$$r = \frac{100}{(D \cdot \pi)^{0.5}} \quad (\text{Eq. 81})$$

where parameter  $C$  is the fraction of canopy height for which leaves extend on t of the mean horizontal area ( $1/D$ , in  $\text{m}^2$ ) occupied by a plant axis, and  $r$  is the radius (cm) determining the mean distance between two adjacent axes and is calculated from axes density  $D$  ( $\text{m}^{-2}$ ).

The leaf architecture of clover comprises a vertical petiole and a lamina with fixed angle ( $20^\circ$  for a mature leaf, Faurie *et al.* 1996). Stolons of clover are assumed to belong to the root system and their morphology is not described.

The height of the canopy is the maximal height across plant populations.

Lamina area and volume vary with leaf length according to allometric relationships.

$$area_{\text{leaf}} = a_{\text{AL}} \cdot L_{\text{leaf}}^{b_{\text{AL}}} \quad (\text{Eq. 82})$$

$$volume_{\text{leaf}} = a_{\text{WL}} \cdot L_{\text{leaf}}^{b_{\text{WL}}} \quad (\text{Eq. 83})$$

Root system architecture. A root system consists of a tree of primary and of higher order roots. In a given root order (e.g. primary, secondary, ...), successive roots have an increasing rank. Hence, the topological position of a root is given by its rank and by the rank of its mother root for roots of order greater than one. Each root is simulated as a segment in a vertical plane of random azimuth. The 2D coordinates of the basis and of the apex, as well as



the root angle, describe root position in the soil layers. A root tortuosity factor is used to increased root length as compared to the distance between apex and basis.

Potential length ( $L_{\text{root\_max1}}$ ), radius ( $rr_{\text{root1}}$ ), angle ( $angle_{\text{root1}}$ ) of primary root are parameters. These attributes are calculated for root of order greater than one according to allometric relationships.

$$L_{\text{root\_max}} = L_{\text{root\_max1}} \cdot \left( \frac{1}{\text{order}} \right)^{L_{\text{plast}}} \quad (\text{Eq. 84})$$

$$rr_{\text{root}} = \frac{rr_{\text{root1}}}{\text{order}^{rr_{\text{plast}}}} \quad (\text{Eq. 85})$$

$$angle_{\text{root}} = angle_{\text{mother root}} \cdot \left( 1 - \frac{1}{\text{order}^{A_{\text{plast}}}} \right) \quad (\text{Eq. 86})$$

The diameter, potential length and lifespan of a root decline with root order.

### 8.3.3.3.2 Leaf and root elongation rate

Leaf and root elongation. The elongation rate of growing leaves and roots is the minimum of potential elongation rate and of an assimilate supply limited elongation rate. Potential growing leaf and root elongation rate is a temperature dependent fraction of maximal leaf or root length (Eq. 88-89). The maximal leaf length varies with photoperiod (see below Eq. 87). Maximal leaf length will be reached during a thermal time period of equal to phyllochron ( $ph$ ) for leaves times the number of growing leaves. Maximal leaf length is reached at a reference temperature of  $T_S$ . If the  $b_{\text{LER}}$  parameter is above one, then leaves will reach a shorter mature length than  $L_{\text{leafmax}}$  whenever  $T_a$  is below  $T_S$ . Therefore, shorter leaves will be produced at low compared to high temperatures. Root elongation lasts during the  $T_{\text{rootg}}$  thermal time period.

Photoperiod effect on maximal leaf length. Leaf maximal length ( $L_{\text{max}}$ ) varies with the photoperiod according to a logistic function (Wu *et al.* 2004).

$$PH_R = \frac{\exp(PH_{Fs} \cdot (PH - PH_C))}{1 + \exp(PH_{Fs} \cdot (PH - PH_C))}, \quad (\text{Eq. 87})$$

$$L_{\text{leaf\_max}} = L_{\text{leaf}_0} \cdot (1 + PH_{Fr} \cdot (PH_R - 1))$$

where  $PH_R$  is the response function to the photoperiod,  $PH_{Fs}$  is the sensitivity response factor,  $PP$  is the photoperiod,  $PP_C$  is the photoperiod for maximal response,  $PH_{Fr}$  is the intensity response factor and  $l_0$  is the potential leaf length.

Shoots	Roots
<b>Potential morphogenesis</b>	
<b>Elongation: per leaf</b> (Eq. 88)	<b>Elongation: per root</b> (Eq. 89)
$dL_{\text{leaf}_{\text{pot}}} = L_{\text{leaf}_{\text{max}}} \cdot T_S \cdot \left(\frac{T_a}{T_S}\right)^{b_{\text{LER}}} \cdot \frac{1}{ng_{\text{leaf}} \cdot ph_0}$	$dL_{\text{root}_{\text{pot}}} = L_{\text{root}_{\text{max}}}(\text{order}) \cdot \frac{T_a}{T_{\text{root}_g}(\text{order})}$
<b>Growth: per leaf</b> (Eq. 90)	<b>Growth: per root</b> (Eq. 91)
$DV_{\text{leaf}_{\text{pot}}} = \sum_{\text{leaf}=\text{Cr}} \frac{LDMC}{1-LDMC} \cdot a_{\text{WL}} \cdot (1+F_{\text{sheath}}) \cdot \left[ \left( L_{\text{leaf}} + dL_{\text{leaf}_{\text{pot}}} \right)^{b_{\text{WL}}} - L_{\text{leaf}}^{b_{\text{WL}}} \right]$	$DV_{\text{root}_{\text{pot}}} = \Pi \cdot rr_{\text{root}}^2(\text{order}) \cdot dL_{\text{root}_{\text{pot}}}$
<b>Growth of shoots: per tiller</b> (Eq. 92)	<b>Growth of roots: per tiller</b> (Eq. 93)
$CR_{\text{shoot}_{\text{pot}}} = \sum_{\text{leaf}=\text{Cr}} DV_{\text{leaf}_{\text{pot}}} \left( DL_{\text{leaf}_{\text{pot}}} \right)$	$CR_{\text{root}_{\text{pot}}} = RDMC \cdot \sum_{\text{root}=\text{Cr}} DV_{\text{root}_{\text{pot}}}$
<b>Assimilate supply</b>	
(Eq. 94)	(Eq. 95)
$Supply_{\text{shoot}} = k \cdot \left( \frac{W_C/W_G}{W_C/W_G + K_C} \right) \cdot \left( \frac{W_N/W_G}{W_N/W_G + K_N} \right) \cdot (\lambda_{\text{p}_{\text{act}}} \cdot W_P + \lambda_{\text{s}_{\text{act}}} \cdot W_S)$	$Supply_{\text{root}} = k \cdot \left( \frac{W_C/W_G}{W_C/W_G + K_C} \right) \cdot \left( \frac{W_N/W_G}{W_N/W_G + K_N} \right) \cdot \lambda_{\text{R}_{\text{act}}} \cdot W_R$
<b>Actual to potential growth ratio</b>	
$RR_{\text{shoot}} = \min \left( 1.0; \frac{Supply_{\text{shoot}}}{CR_{\text{shoot}_{\text{pot}}}} \right)$ (Eq. 96)	$RR_{\text{root}} = \min \left( 1.0; \frac{(1-k_{\text{ex}}) \cdot Supply_{\text{root}}}{CR_{\text{root}_{\text{pot}}}} \right)$ (Eq. 97)
<b>Actual morphogenesis</b>	
<b>Growth: Per leaf</b> (Eq. 98)	
$DWi = \frac{RR_{\text{shoot}} \cdot CR_{\text{shoot}_{\text{pot}}}}{Nb_{\text{grow}}}$	
<b>Elongation: Per leaf</b> (Eq. 99)	<b>Elongation: Per root</b> (Eq. 100)
$dL_{\text{leaf}} = \left( \frac{1-LDMC}{LDMC} \cdot \frac{DWi}{a_{\text{WL}} \cdot (1+F_{\text{sheath}})} + L_{\text{leaf}}^{b_{\text{WL}}} \right)^{\frac{1}{b_{\text{WL}}}} - L_{\text{leaf}}$	$dL_{\text{root}} = RR_{\text{root}} \cdot L_{\text{root}_{\text{max}}}(\text{order}) \cdot \frac{T_a}{T_{\text{root}_g}(\text{order})}$

**Leaf and root growth.** The increment in growing leaf volume is calculated from leaf extension rate ( $dL_{\text{leaf}}$ ) and from current leaf length taking into account the allometry ( $a_{\text{WL}}$ ,  $b_{\text{WL}}$ ) between leaf volume and leaf length (Eq. 90). Given a constant fraction of sheath, the sheath volume expands in proportion to the total leaf volume. This volumetric growth is then converted in an assimilate demand, by considering a dry matter to volume ratio ( $LDMC / (1-LDMC)$ ) (Eq. 84). The increment in growing root volume is calculated from root extension rate ( $dL_{\text{root}_{\text{pot}}}$ ) and from root diameter (Eq. 91). This volumetric growth is converted into an assimilate

demand from *RDMC*, the root DM to root volume ratio. Potential shoot and root growth is calculated from the cumulated growth of individual growing leaves and roots, respectively (Eq. 92-93).

Assimilate supply to shoots and roots. Assimilate supply to shoots and roots is calculated from the actual allocation functions to structural compartments (roots, shoot structures and photosynthetic proteins) and from the bi-substrate growth equation (Eq. 94-95).

Actual morphogenesis. Actual growth is the minimum of supply limited and of demand limited growth. The *RR* (lower or equal to one) ratio of assimilate limited to potential root and shoot morphogenesis is calculated for roots and shoots (Eq. 96-97). Actual growth of leaves equals potential growth times  $RR_{shoot}$  (Eq. 98). Actual leaf elongation is then calculated taking into account allometry between leaf volume and length, as well as sheath fraction  $F_{sheath}$  (Eq. 99). In the same way, the actual extension rate of roots is calculated from  $RR_{root}$  and from potential root extension (Eq. 100).

### 8.3.3.3 Leaf and root emission rate

Leaf and root emission vary with air temperature ( $T_a$ ) sum since the last emission event (Eq. 101-102) and on the actual morphology of the plant. At the birth of each root or leaf, its attributes are set.

<b>Shoot</b>	<b>Root System</b>
<b>Conditions for appearance</b>	
If Or ( $nb_{grow} < 1, sumT \geq lastleaf + ph$ ), $newleaf \left( \begin{array}{l} L_{leaf_0}, birth, mature, a_{AL}, b_{AL}, \\ a_{WL}, b_{WL}, F_{sheath}, LDMC \end{array} \right) \quad (\text{Eq. 101})$	If Or ( $state = Cr, \text{And}(state = Mat, order = 1)$ ) $\text{And} \left( \begin{array}{l} order < order_{max}, L_{root} > \frac{L_{root_{max}}}{5.0} \end{array} \right) \quad (\text{Eq. 102})$ $\text{And} (next_{branch} < sumT < next_{branch} + Te)$ $\text{Then, } newroot \left( \begin{array}{l} order, rank, rank_{mother}, angle_{root}, \\ birth, mature, sen_1, sen_2, sen_3, \\ L_{root_{max}}, next_{branch}, rr_{root}, RDMC \end{array} \right)$
<b>Lifespan</b>	
$birth = sumT \quad (\text{Eq. 103})$ $mature = sumT + ng_{leaf} \cdot ph$	
If $RR_{shoot} < 0.05, ph = 1.3 \cdot ph_0$ Else, $ph_0 < ph = RR_{shoot}^{r_{leaf}^{-1}} \cdot ph_0 < 1.3 \cdot ph_0$ $\quad (\text{Eq. 104})$	$birth = sumT$ $mature = birth + T_{root_g}$ $sen_1 = birth + T_{root_g} + T_{root_m}$ $sen_2 = sen_1 + T_{root_m}$ $sen_3 = sen_2 + T_{root_m}$ $next_{branch} = birth + T_c \quad (\text{Eq. 105})$

Leaf attributes are the potential length, the allometric factors to transform length to area or volume of leaves ( $a_{AL}$ ,  $b_{AL}$  and  $a_{WL}$ ,  $b_{WL}$ , respectively), the sheath fraction ( $F_{sheath}$ ), the leaf dry matter content ( $LDMC$ ), the birth and death dates and the thermal duration of different leaf states (growing, mature and senescent) (Eq. 103). A leaf appears when two conditions are met i) There is no growing leaves; ii) One phyllochron ( $ph$ ) has elapsed since the last leaf emission event (Eq. 101).

Primary root death is assumed to coincide with axis death and is included in the axis turnover routine. Therefore, primary roots are initialized by the user at the start of the simulation, by defining the number of primary roots per axis ( $Nm_{Roots1}$ ). On simulation start, root mass is divided into that of individual primary roots, thereby initialising the length of each primary root. For higher root orders, a daughter root appears on a mother root, whenever three conditions are met for the mother root (Eq. 102): i) its order is less than the maximum root order; ii) its length is greater than a threshold fraction (20% by default) of maximal root length; iii) its age fits a thermal window of opportunity for branching, which starts after a minimum age ( $next_{branch}$ ) and stops after a given thermal time ( $T_e$ ).

#### 8.3.3.3.4 Leaf and root senescence

Leaf and root senescence vary with air temperature ( $T_a$ ). Senescent areas are state variables. The senescence rate calculated by the morphogenesis submodel is returned to the biochemical submodel unit as a ratio between the total and daily senescent mass, accumulated for all leaves and roots. The ratio between the active root area for N uptake and the total root area is also returned to biochemical submodel (Eq. 17, 19, 26, 60-61).

For leaves, the senescence rate is described in the same way as for roots. This rate is increased whenever the number of mature leaves exceeds a threshold (Eq. 87). For roots, the senescence rate varies with the sum cumulated since the last change in root status and the duration of senescence stage (Eq. 105). The growing ( $T_{rootg1}$ ) and mature ( $T_{rootm1}$ ) state durations of primary roots are parameters. These attributes are calculated for root of order greater than one according to allometric relationships.

$$T_{root_g} = T_{root_g1} \cdot \left( \frac{1}{order} \right)^{OrL} \quad (\text{Eq. 106})$$

$$T_{root_m} = T_{root_m1} \cdot \left( \frac{1}{order} \right)^{OrL} \quad (\text{Eq. 107})$$

Shoots	Roots
<b>Senescence rate</b>	
(Eq. 108)	(Eq. 109)
$area_{Sen_{leaf}} = area_{leaf} \cdot T_s \cdot \left(\frac{T_a}{T_s}\right)^{b_{LER}} \cdot \frac{1}{(mature - birth)}$ <p>If <math>fsen &lt; size_{leaves} - nm_{leaf} - 2</math>,</p> $area_{Sen_{leaf}} = 1.5 \cdot area_{leaf} \cdot T_s \cdot \left(\frac{T_a}{T_s}\right)^{b_{LER}} \cdot \frac{ng_{leaf}}{(mature - birth)}$	<p>If <math>sen_1 &lt; sumT &lt; sen_2</math>,</p> $area_{active_{root}} = \left(1 - \frac{sumT - sen_1}{T_{root_m}}\right) \cdot area_{root}$ <p>If <math>sen_1 &lt; sumT &lt; sen_2</math>,</p> $area_{inactive_{root}} = \left(\frac{sumT - sen_1}{T_{root_m}}\right) \cdot area_{root}$ <p>If <math>sen_2 &lt; sumT &lt; sen_3</math>,</p> $area_{inactive_{root}} = \left(1 - \frac{sumT - sen_2}{T_{root_m}}\right) \cdot area_{root}$ $area_{Sen_{root}} = area_{root} - area_{active_{root}}$
<b>Ratios returned to biochemical model</b>	
<b>Senescence ratio</b>	
(Eq. 110)	(Eq. 111)
$factor_s = \frac{\sum_{leaf} area_{Sen_{leaf}}}{\sum_{leaf} area_{leaf}}$	$factor_R = \frac{\sum_{root=Sen_1} mass \cdot T_a / T_{root_m}}{\sum_{root} mass_{active_{root}} + mass_{inactive_{root}}}$
<b>Active root ratio</b>	
	(Eq. 112)
	$f_{active_{root}} = \frac{\sum_{root} area_{active_{root}}}{\sum_{root=Sen_1} area_{inactive_{root}}}$

### 8.3.3.3.5 Population dynamic

Axis turnover is the difference between axis appearance ( $ntfr$ ) and death ( $Tsen$ ) per unit ground area.

$$\dot{D} = ntfr - Tsen \quad (\text{Eq. 113})$$

The axis appearance rate (axes  $d^{-1}$ ) is calculated as the product of site filling rate (axes  $leaf^{-1}$ ) and leaf appearance rate (nb leaves  $d^{-1}$ ). The leaf appearance rate determines the rate at which potential tiller sites are created (Eq. 114-115). The site filling rate is calculated as the ratio of the leaf number and tiller appearance rates. When all potential sites are occupied and no substrate limitation occurs, the potential maximum site filing rate ( $sfr$ ) is 0.693 (Neuteboom & Latinga 1989). The actual site filling rate is reduced relatively to the proportion of radiation ( $ltgl$ ) transmitted to the base of the canopy (Davies 1971) (Eq. 114).

$$dtf = D \cdot ltgl \cdot sfr \cdot \frac{T_a}{ph} \quad (\text{Eq. 114})$$

The substrate cost for which an axis reaches the autotrophy is calculated for the population (from Eq. 119 to Eq. 123) and compared with the availability of C and N substrates (Eq. 115). A clonal integration parameter (*intcl*) modulates this effect, by sharing substrate demand of a daughter axis among mother axes.

$$ntf_C = D \cdot intcl \cdot \frac{T_a}{ph} \cdot \frac{W_C}{C_{\text{til\_demand\_diff}}} \quad (\text{Eq. 115a})$$

$$ntf_N = D \cdot intcl \cdot \frac{T_a}{ph} \cdot \frac{W_N}{N_{\text{til\_demand\_diff}}} \quad (\text{Eq. 115b})$$

The actual axis appearance rate is the minimum between the potential rates, limited either by light or by C or N substrates.

$$ntfr = \min(dtf, \min(ntf_C, ntf_N)) \quad (\text{Eq. 116})$$

The axis death rate varies only with temperature when relative growth rate (*RGR*) is positive or nil. For a negative *RGR*, over-mortality occurs according to a power function and to the proportion of C or N labile reserves compared with a metabolic target.

$$\begin{aligned} \text{If } RGR \geq 0, Tsen &= Tsen_0 \cdot \frac{T_a}{20} \\ \text{Else, } Tsen &= Tsen_0 \cdot \frac{T_a}{20} \cdot \left( 1 + \max\left(\frac{k_C}{W_{rC}/W_G}, \frac{k_N}{W_{rN}/W_G}\right) \right)^{rem} \end{aligned} \quad (\text{Eq. 117})$$

Substrates mass conservation. To close the substrate balance of an axis, the difference between the cost and the supply of C and N substrate for appearance and death of axes is calculated.

$$\begin{aligned} W_C = \dots + Tsen \cdot Fcor_{Tsen} \cdot (R_P \cdot f_{cp} \cdot W_P + R_C \cdot (f_{cs} \cdot W_S + f_{cr} \cdot W_R)) + W_C + W_{rC} + W_{rrC} \\ - ntf_C \cdot Fcor_{ntf} \cdot \frac{1}{D} \cdot C_{\text{til\_demand\_diff}} \end{aligned} \quad (\text{Eq. 118a})$$

$$\begin{aligned} W_N = \dots + Tsen \cdot Fcor_{Tsen} \cdot (R_P \cdot f_{np} \cdot W_P + R_N \cdot (f_{ns} \cdot W_S + f_{nr} \cdot W_R)) + W_N + W_{rN} + W_{rrN} \\ - ntf_N \cdot Fcor_{ntf} \cdot \frac{1}{D} \cdot N_{\text{til\_demand\_diff}} \end{aligned} \quad (\text{Eq. 118b})$$

Where  $R_C$ ,  $R_N$  and  $R_P$  are C and N substrates and proteins remobilisation rates on axis death.

Autotrophy point within the canopy. For each canopy layer starting at canopy base, the leaf mass and its associated fraction of root mass (gDM axis<sup>-1</sup>) are calculated.

$$mass_{\text{shoot}_z} = \frac{LAI_z}{D \cdot aire_{\text{leaf}_z} / mass_{\text{leaf}_z}} \quad (\text{Eq. 119a})$$

$$mass_{root_z} = \frac{W_R}{W_S + W_P} \cdot mass_{shoot_z} \quad (\text{Eq. 119b})$$

For each layer, the maintenance respiration (gC axis<sup>-1</sup> s<sup>-1</sup>) of this fraction of total root mass is calculated.

$$respi_{root_z} = mass_{root_z} \cdot m_{root} / (24 \cdot 3600) \quad (\text{Eq. 120})$$

For each layer, a test of autotrophy determines the point within the canopy where gross photosynthesis compensates plant maintenance respiration.

$$test_{autotrophy} = \min(a_1, a_2) - \left( R_{day} \cdot \frac{dur_{day}}{24} - R_{night} \cdot \frac{(24 - dur_{day})}{24} + respi_{root} \right) \quad (\text{Eq. 121})$$

From this point to the canopy top, leaf and root masses and C and N equivalent substrates are cumulated to calculate an assimilate demand during the autotrophic growth stage (gC axis<sup>-1</sup>).

If  $test_{autotrophy} > 0$

$$massC_{autotrophy} = \sum_z \left[ mass_{shoot} \cdot (f_{cp} \cdot W_P / W_G + f_{cs} \cdot W_S / W_G) + mass_{root} \cdot f_{cr} \cdot W_R / W_G \right] \quad (\text{Eq. 122})$$

$$massN_{autotrophy} = \sum_z \left[ mass_{shoot} \cdot (f_{np} \cdot W_P / W_G + f_{ns} \cdot W_S / W_G) + mass_{root} \cdot f_{nr} \cdot W_R / W_G \right]$$

$$mass_{autotrophy} = \sum_z [mass_{shoot} + mass_{root}]$$

The difference between this demand and the cost required to construct a full mean axis determines the net substrate cost for the emission of a new axis.

$$C_{til\_demand} = \frac{1}{Y_g} \cdot (f_{cp} \cdot W_P + f_{cs} \cdot W_S + f_{cr} \cdot W_R) + W_C + W_{rC} + W_{rrC}$$

$$autoC_{til\_demand} = \frac{1}{Y_g} \cdot massC_{autotrophy} + W_{rrC} \quad (\text{Eq. 123a})$$

$$C_{til\_demand\_diff} = C_{til\_demand} - autoC_{til\_demand}$$

$$N_{til\_demand} = (f_{np} \cdot W_P + f_{ns} \cdot W_S + f_{nr} \cdot W_R) + W_N + W_{rN} + W_{rrN}$$

$$autoN_{til\_demand} = massN_{autotrophy} + W_{rrN} \quad (\text{Eq. 123b})$$

$$N_{til\_demand\_diff} = N_{til\_demand} - autoN_{til\_demand}$$

Calculation of a corrective factor for matching axis dynamic and mass balance. The GEMINI model includes several processes functioning at different scales. Because the model is dynamic in time and all axes are considered identical, the leap from axis to population level in appearance and death rates induces a dry matter loss between two time steps. A corrective factor is applied to compensate for this loss.

$$F_{corr_{ntfr}} = \frac{ntfr}{1 + \frac{ntfr}{D/Y_g}} \quad (\text{Eq. 124a})$$

$$F_{corr_{Tsen}} = \frac{Tsen}{1 - Tsen} \quad (\text{Eq. 124b})$$

### 8.3.3.4 Cut procedure

A cutting height ( $H_{cut}$ ) set by the user determines the number of canopy layers which are uncut.

$$H_t = H_{t-1} - H_{cut} \quad (\text{Eq. 125}) \quad Nb_{layer} = H_{cut} / size_{layer} \quad (\text{Eq. 126})$$

The shoot structural compartments are affected by cutting in proportion to residual  $LAI$ .

$$W_{P_t} = \min \left( \max \left( 0.05 \cdot W_{P_{t-1}} ; W_{P_{t-1}} - \frac{\sum_{z=H_{t-1}}^{z=H_{cut}} N_{pa_{z,t-1}} \cdot LAI_{z,t-1}}{D_{t-1} \cdot f_{np}} \right) ; W_{R_{t-1}} \cdot \frac{LAI_t}{LAI_{t-1}} \right) \quad (\text{Eq. 127})$$

$$W_{S_t} = W_{S_{t-1}} \cdot \frac{LAI_t}{LAI_{t-1}} \quad (\text{Eq. 128})$$

$$W_{C_t} = W_{C_{t-1}} - \left( 1 - \frac{LAI_t}{LAI_{t-1}} \right) \cdot \frac{W_{P_{t-1}} + W_{S_{t-1}}}{W_{P_{t-1}} + W_{S_{t-1}} + W_{R_{t-1}}} \cdot W_{C_{t-1}} \quad (\text{Eq. 129a})$$

$$W_{N_t} = W_{N_{t-1}} - \left( 1 - \frac{LAI_t}{LAI_{t-1}} \right) \cdot \frac{W_{P_{t-1}} + W_{S_{t-1}}}{W_{P_{t-1}} + W_{S_{t-1}} + W_{R_{t-1}}} \cdot W_{N_{t-1}} \quad (\text{Eq. 129b})$$

Cumulated C and N exports from cutting are calculated as:

$$CutSum_{C_t} = CutSum_{C_{t-1}} + D \cdot \left( f_{cp} \cdot (W_{P_{t-1}} - W_{P_t}) + f_{cs} \cdot (W_{S_{t-1}} - W_{S_t}) + (W_{C_{t-1}} - W_{C_t}) \right) \quad (\text{Eq. 130a})$$

$$CutSum_{N_t} = CutSum_{N_{t-1}} + D \cdot \left( f_{np} \cdot (W_{P_{t-1}} - W_{P_t}) + f_{ns} \cdot (W_{S_{t-1}} - W_{S_t}) + (W_{N_{t-1}} - W_{N_t}) \right) \quad (\text{Eq. 130b})$$

After a cut, leaves which are fully senescent are removed from vegetation and are considered as litter. The state variable  $area_{Senleaf}$  is updated. The length of all leaves is recalculated according to Eq. 1 with  $H = H_{cut}$ . The area and the mass of each leaf is recalculated according to the ratio between the leaf length at t-1 and the leaf length at t. The allometric parameters  $a_{AL}$  and  $a_{WL}$  of these leaves are also recalculated as:

$$a_{AL_t} = area_t / L_{leaf_t}^{b_{AL}} \quad (\text{Eq. 131})$$

$$a_{WL_t} = \frac{1 - LDMC}{LDMC} \cdot mass_t / L_{leaf_t}^{b_{WL}} \quad (\text{Eq. 132})$$



Table 8-2 Index used in equations of GEMINI model

Element	One element	All elements
Plant population	i	p
Day	n	
Hour	h	
Soil and canopy layer	z	m
Instantaneous day	j	
Event	k	l

Table 8-3 State variables of GEMINI model

Symbol	Unit	Description
$area_{scn,leaf}$	cm <sup>2</sup>	Leaf senescent area
$D$	axes m <sup>-2</sup> soil	Axes density
$L_{leaf}$	cm	Leaf length
$L_{root}$	cm	Root length
$W_C$	g C axis <sup>-1</sup>	Carbon substrate
$W_N$	g N axis <sup>-1</sup>	Nitrogen substrate
$W_P$	g DM axis <sup>-1</sup>	Shoot photosynthetic protein dry mass
$W_R$	g DM axis <sup>-1</sup>	Root dry mass
$W_{rC}$	g C axis <sup>-1</sup>	Labile reserve of carbon
$W_{rN}$	g N axis <sup>-1</sup>	Labile reserve of nitrogen
$W_{rrC}$	g C axis <sup>-1</sup>	Stable reserve of carbon
$W_{rrN}$	g N axis <sup>-1</sup>	Stable reserve of nitrogen
$W_S$	g DM axis <sup>-1</sup>	Shoot structure dry mass

Table 8-4 Environmental and management variables of GEMINI model

Symbol	Unit		Description
$C_a$	Pa		Atmospheric CO <sub>2</sub> partial pressure
$C_g$	Pa	-	Mean CO <sub>2</sub> partial pressure during the preceeding month
$C_a^r$	Pa	35	Reference CO <sub>2</sub> partial pressure
$H_c$	cm		Cutting height
$H_j$	s d <sup>-1</sup>	50 400	Day duration
$h_s$	0-1		Leaf surface relative humidity
$O_i$	Pa	21 000	Ambient concentration in O <sub>2</sub>
$PH$	h		Photoperiod
$sd$	cm		Soil depth
$sk_N$	m <sup>3</sup> soil m <sup>-2</sup> root d <sup>-1</sup>		Soil N diffusion rate
<b>Radiative balance</b>			
$A_z$	-		Ascendant radiation in layer z
$PPFD_0$	μmol photon m <sup>-2</sup> s <sup>-1</sup>		Incident photosynthetically active radiation
$PPFD_{max}$	μmol photon m <sup>-2</sup> s <sup>-1</sup>		maximal radiation at the solar midday
$PPFD_z$	μmol photon m <sup>-2</sup> s <sup>-1</sup>		Photosynthetically active radiation in layer z
$\rho_{xz}$	-		Canopy reflectance
$T_z$	-		Transmitted radiation in layer z
<b>Soil nitrogen pool</b>			
$F_k$	gN m <sup>-2</sup> soil d <sup>-1</sup>		Cumulative inorganic N fertilizer supply
$M_n$	gN m <sup>-2</sup> soil d <sup>-1</sup>		Cumulative daily net soil N mineralization at day n
$N_{supply_n}$	gN m <sup>-2</sup> soil		Nitrogen supply at day n
$Q_n$	gN m <sup>-2</sup> soil		Cumulative inorganic N supply since simulation start
$S_{n-1}$	gN m <sup>-2</sup> soil		Cumulative N uptake by the p plant populations from simulation start to day n-1
<b>Temperature</b>			
$SumT_n$	°C		Accumulated air ambient temperature at day n
$T_a$	°C		Daily air ambient temperature in degree Celsius
$T_{aD}$	°C		Daily magnitude of air ambient temperature
$T_{ah}$	°C		Hourly air ambient temperature
$T_g$	°C		Mean air ambient temperature of the passed month
$T_k$	K		Daily air ambient temperature in Kelvin
$T_k^r$	K	293.16	Reference CO <sub>2</sub> partial pressure

Table 8-5 Other variables of GEMINI model

Symbol	Unit	Description
<b>Integrative Variable</b>		
$LA$	$m^2 \text{ leaf axis}^{-1}$	Leaf area per axis
$LAI$	$m^2 \text{ leaf } m^{-2} \text{ soil}$	Leaf area index
$RGR$	$g \text{ g}^{-1} \text{ DM}$	Relative growth rate
$SLA$	$m^2 \text{ g}^{-1} \text{ leaf}$	Specific leaf area
$W_G$	$g \text{ plant}^{-1}$	Total mass of plant structures
<b>Photosynthesis and photorespiration</b>		
$A_n$	$\mu\text{mol } m^{-2} \text{ s}^{-1}$	Net photosynthesis per unit leaf area
$A_1$	$\mu\text{mol } CO_2 \text{ m}^{-2} \text{ leaf } s^{-1}$	Leaf photosynthesis limited by Rubisco activity per unit leaf area
$A_2$	$\mu\text{mol } CO_2 \text{ m}^{-2} \text{ leaf } s^{-1}$	RuBP regeneration limited photosynthetic rate through electron transport per unit leaf area
$C_i$	Pa	Internal $CO_2$ partial pressure
$C_s$	Pa	Leaf surface $CO_2$ partial pressure
$\Delta S^{\text{at}}$	$J \text{ K}^{-1} \text{ mol}^{-1}$	Entropy term acclimated to the temperature during plant growth
$g_s$	$\text{mmol } m^{-2} \text{ s}^{-1}$	Stomatal conductance to water vapour
$I_{\text{fac}}$	dimensionless	Coefficient representing the extent to which $R_{\text{dark}}$ is inhibited in the light
$J$	$\mu\text{mol } m^{-2} \text{ s}^{-1}$	Light dependence of the rate electron transport
$J_{\text{fac}}^{\text{ac}}$	dimensionless	$J_{\text{fac}}$ acclimated to $CO_2$ during plant growth
$J_{\text{fac}}^{\text{at}}$	dimensionless	$J_{\text{fac}}$ acclimated to temperature during plant growth
$J_{\text{fac}}^{\text{atc}}$	dimensionless	$J_{\text{fac}}$ acclimated to $CO_2$ and to temperature during plant growth
$J_{\text{max}}$	$\mu\text{mol } m^{-2} \text{ s}^{-1}$	Potential rate of RuBP regeneration
$J_{\text{max}}^r$	$\mu\text{mol } m^{-2} \text{ s}^{-1}$	Potential rate of RuBP regeneration at reference temperature
$k_2$	Pa	Intermediate variable synthesising the Rubisco affinity for $CO_2$
$k_3^{\text{ac}}$	$\mu\text{molC } \text{mmol}^{-1} \text{N } \text{s}^{-1}$	Slope of linear relationship relating $N_{\text{pa}}$ to $V_{\text{cmax}}$ acclimated to $CO_2$ during plant growth
$\Phi$	dimensionless	Temperature dependence of $J_{\text{max}}$ or $V_{\text{cmax}}$
$\Phi_{V_{\text{cmax}}}$	dimensionless	Temperature dependence of $V_{\text{cmax}}$
$\Phi_{J_{\text{max}}}$	dimensionless	Temperature dependence of $J_{\text{max}}$
$\Theta$	dimensionless	Temperature dependence of $K_c$ , $K_o$ , $\tau$ , or $R_{\text{dark}}$
$\Theta_{K_c}$	dimensionless	Temperature dependence of $K_c$
$\Theta_{K_o}$	dimensionless	Temperature dependence of $K_o$
$\Theta_{\tau}$	dimensionless	Temperature dependence of $\tau$
$\Theta_{R_{\text{dark}}}$	dimensionless	Temperature dependence of $R_{\text{dark}}$
$O_i$	Pa	Internal leaf oxygen concentration
$S_c$	$gC \text{ m}^{-2} \text{ soil } d^{-1}$	Net photosynthesis per unit soil area
$\sigma_c$	$gC \text{ axis}^{-1} d^{-1}$	Net photosynthesis per axis
$\Gamma^*$	dimensionless	$CO_2$ compensation point in the absence of mitochondrial respiration
$V_{\text{cmax}}$	$\mu\text{mol } m^{-2} \text{ s}^{-1}$	Maximum carboxylation rate of Rubisco
$V_{\text{cmax}}^r$	$\mu\text{mol } m^{-2} \text{ s}^{-1}$	Maximum carboxylation rate of Rubisco at reference temperature in the absence of any deactivation as a result of high temperature
<b>Growth and maintenance respirations</b>		
$R$	$gC \text{ plant}^{-1} d^{-1}$	Respiration of the whole plant
$R_{\text{dark}}$	$\mu\text{molC } m^{-2} \text{ leaf } s^{-1}$	Dark respiration rate at $20^\circ\text{C}$ leaf temperature excluding photorespiration and growth processes
$R_{\text{day}}$	$\mu\text{molC } m^{-2} \text{ leaf } s^{-1}$	Dark respiration during photoperiod
$R_g$	$gC \text{ plant}^{-1} d^{-1}$	Growth respiration
$R_{\text{leaf}}$	$\mu\text{molC } m^{-2} \text{ soil } s^{-1}$	Leaves dark respiration during 24 hours
$R_m$	$gC \text{ plant}^{-1} d^{-1}$	Maintenance respiration
$R_{\text{night}}$	$\mu\text{molC } m^{-2} \text{ leaf } s^{-1}$	Dark respiration during night period
$R_{\text{root}}$	$\mu\text{molC } m^{-2} \text{ soil } s^{-1}$	Roots dark respiration during 24 hours
<b>Nitrogen absorption</b>		
$N_{\text{demand } n}$	$gN \text{ m}^{-2} \text{ soil } d^{-1}$	Nitrogen demand per unit soil area at day n
$S_f$	$gN \text{ m}^{-2} \text{ root } d^{-1}$	Root $N_2$ uptake capacity through nodosities
$\sigma_{\text{r-act}}$	$gN \text{ m}^{-2} \text{ root } d^{-1}$	Actual N uptake rate per unit root area
$\sigma_{\text{r-diff}}$	$gN \text{ m}^{-2} \text{ root } d^{-1}$	N uptake rate per unit root area limited by soil N diffusion
$\sigma_{\text{r-max}}$	$gN \text{ m}^{-2} \text{ root } d^{-1}$	Sum of maximal root N uptake capacities ( $S_{f0} + S_{u0}$ )
$\sigma_{\text{r-pot}}$	$gN \text{ m}^{-2} \text{ root } d^{-1}$	Sum of root N uptake capacities ( $S_f + S_u$ )
$S_u$	$gN \text{ m}^{-2} \text{ root } d^{-1}$	Root N uptake capacity per unit root area
$\text{SumRoot}$	$m^2 \text{ root } m^{-2} \text{ soil}$	Physiologically active root area
$U_n$	$gN \text{ m}^{-2} \text{ soil } d^{-1}$	N uptake rates per unit soil area

**Assimilates allocation**

$f_C$	gC gDM <sup>-1</sup>	Fraction of carbon in the whole plant
$f_N$	gN gDM <sup>-1</sup>	Fraction of nitrogen in the whole plant
$k_{CN}$	d <sup>-1</sup>	Inherent rate of maximal relative growth modulated by C & N substrates availability
$\lambda_{p,act}$	dimensionless	Effective fraction of the growth allocated to the leaf proteins
$\lambda_{p,max}$	dimensionless	Maximal fraction of the growth allocated to the leaf proteins allowed by shoot morphogenesis
$\lambda_{p,pot}$	dimensionless	Potential fraction of the growth allocated to the leaf proteins allowed by axis physiology
$\lambda_{s,act}$	dimensionless	Effective fraction of the growth allocated to the aerial structures
$\lambda_{s,max}$	dimensionless	Maximal fraction of the growth allocated to the aerial structures allowed by shoot morphogenesis
$\lambda_{s,pot}$	dimensionless	Potential fraction of the growth allocated to the aerial structures allowed by axis physiology
$\lambda_{r,act}$	dimensionless	Effective fraction of the growth allocated to the roots
$\lambda_{r,max}$	dimensionless	Maximal fraction of the growth allocated to the roots allowed by root morphogenesis
$\lambda_{r,pot}$	dimensionless	Potential fraction of the growth allocated to the roots allowed by axis physiology
$P$	dimensionless	Allocation variable between shoot and root system
$PP$	dimensionless	Allocation rate between shoot and root system
$Q$	dimensionless	Allocation variable between aerial structures and leaf proteins
$QQ$	dimensionless	Allocation rate between aerial structures and leaf proteins

**Distribution of radiation and N in the canopy**

$E_z$	dimensionless	Photosynthetically active radiation absorbed in layer z
$K_z$	dimensionless	Bonhomme & Varlet-Grancher's extinction coefficient
$K_z^*$	dimensionless	Intermediate coefficient for light extinction
$LA_z$	m <sup>2</sup>	Leaf area in layer z
$N_{az}$	gN m <sup>-2</sup> leaf	Leaf N content per unit area in layer z
$N_{paz}$	gNp m <sup>-2</sup>	Leaf photosynthetic protein content per unit area in layer z
$N_{pa0}$	gNp m <sup>-2</sup>	Leaf photosynthetic protein content per unit area at the top layer
$N_{pacz}$	gNp m <sup>-2</sup>	Coordinated leaf photosynthetic protein content in layer z
$\sigma_z$	dimensionless	Leaf scattering coefficient
$\theta_z$	°	Leaf angle in layer z

**Shoot and root architecture**

$H_{plant}$	cm	Plant height
$K_m$	dimensionless	Dependence of grass leaf shape on the canopy density and on C
$r$	dimensionless	Mean distance between two adjacent axes
$V_m$	dimensionless	Dependence of grass leaf shape on the canopy height

**Shoot and root morphology**

$area_{active,root}$	cm <sup>2</sup> root	Metabolically active area of a root
$area_{inactive,root}$	cm <sup>2</sup> root	Inactive part of the area of a root
$A_{mother}$	degree	Root angle from its mother
$Angle_{root}$	degree	Root angle
$area_{leaf}$	cm <sup>2</sup> leaf	Area of a leaf
$area_{sen,root}$	cm <sup>2</sup> root	Part of a root become senescent at the day n
$area_{root}$	cm <sup>2</sup> root	Area of a root
$birth$	°C d	Degree day date at which an organ was emitted
$CR_{shoot,pot}$	gDM axis <sup>-1</sup> d <sup>-1</sup>	Potential growth of all growing leaves
$CR_{root,pot}$	gDM axis <sup>-1</sup> d <sup>-1</sup>	Potential growth of all growing roots
$DV_{leaf,pot}$	gDM leaf <sup>-1</sup> d <sup>-1</sup>	Potential growth of a growing leaf
$DV_{root,pot}$	gDM root <sup>-1</sup> d <sup>-1</sup>	Potential growth of a growing root
$DW_i$	gDM leaf d <sup>-1</sup>	Actual growth of each leaf
$f_{active\_root}$	active root root <sup>-1</sup>	Part of active root for N uptake
$factor_S$	dimensionless	Senescent rate of shoot determined either by parameter or by morphogenesis submodel
$factor_R$	dimensionless	Senescent rate of roots determined either by parameter or by morphogenesis submodel
$mass_{active,root}$	g root	Metabolically active mass of a root
$mass_{inactive,root}$	g root	Inactive part of the mass of a root
$lastleaf$	°C d	Degree day date at which the last leaf was emitted
$L_{leaf,max}$	cm	Maximal leaf length depending on photoperiod
$L_{root,max}$	cm	Maximal root length depending on its order
$L_{leaf,pot}$	cm leaf <sup>-1</sup> d <sup>-1</sup>	Potential elongation of a growing leaf
$lwr$	m <sup>2</sup> g <sup>-1</sup> root	Surface – Weight root ratio determined either by a parameter or by root morphogenesis
$mass_{root}$	g root	Mass of a root
$mature$	°C d	Degree day date at which a leaf or a root become mature
$nb_{grow}$	nb leaf axis <sup>-1</sup>	Number of growing leaves by axis
$next_{branch}$	°C d	Degree day date at which a next root can be emitted
$nfc$	leaves axis <sup>-1</sup>	Number of growing leaves by axis
$order$	1, 2, ...	Order of a root within the root system
$ph$	°C d	Actual phyllochron

$PH_R$	dimensionless	Photoperiod response function to decrease leaf length
$rank$	1, 2, ...	The phytomer number on a branch
$rank_{mother}$	1, 2, ...	The phytomer number of the mother of a root
$rr_{root}$	cm	Root radius
$RR_{root}$	gDM axis <sup>-1</sup> d <sup>-1</sup>	Actual to potential root growth ratio
$RR_{shoot}$	gDM axis <sup>-1</sup> d <sup>-1</sup>	Actual to potential shoot growth ratio
$sen_1$	°C d	Degree day date at which a root becomes senescent
$sen_2$	°C d	Degree day date at which a root acquires the Sen <sub>2</sub> state
$sen_3$	°C d	Degree day date at which a root acquires the Sen <sub>3</sub> state
$state$	Cr, Mat, Sen	States of a leaf or a root. For a root, the senescence state is divided in three periods
$Supply_{root}$	gDM axis <sup>-1</sup> d <sup>-1</sup>	Mass supply growth from flux unit for all growing roots
$Supply_{shoot}$	gDM axis <sup>-1</sup> d <sup>-1</sup>	Mass supply growth from flux unit for all growing leaves
$T_{root_g}$	°C d	Lifespan of growing root
$T_{root_m}$	°C d	Lifespan of mature root
$volume_{leaf}$	cm <sup>3</sup> leaf	Leaf volume

---

**Axis dynamic**


---

$autoC_{til\_demand}$	gC axis <sup>-1</sup>	C substrate demand to recruit new axes with the size of autotrophic axis
$autoN_{til\_demand}$	gN axis <sup>-1</sup>	N substrate demand to recruit new axes with the size of autotrophic axis
$C_{til\_demand}$	gC axis <sup>-1</sup>	Total C substrate demand to recruit new axes with the size of mean axis
$C_{til\_demand_{air}}$	gC axis <sup>-1</sup>	Demand in C substrate for the recruitment of new axes
$df$	axes m <sup>-2</sup> soil	Appearance axis rate limited by the radiation at the bottom of the canopy
$Fcor_{sen}$	dimensionless	Corrective factor for $T_{sen}$ to close mass balance between two time steps
$Fcor_{nfr}$	dimensionless	Corrective factor for $intcl$ to close mass balance between two time steps
$mass_{autotrophy}$	gDM axis <sup>-1</sup>	Total mass demand to recruit new axes with the size of mean axis
$massC_{autotrophy}$	gC axis <sup>-1</sup>	Intermediate C substrate demand to recruit new axes with the size of mean axis
$massN_{autotrophy}$	gN axis <sup>-1</sup>	Intermediate N substrate demand to recruit new axes with the size of mean axis
$mass_{root_z}$	gDM	Root mass corresponding to the shoot mass in the layer z
$mass_{shoot_z}$	gDM	Shoot mass in the layer z
$nfc$	axes m <sup>-2</sup> soil	Appearance axis rate limited by the supply of C substrate
$ntfs$	axes m <sup>-2</sup> soil	Appearance axis rate limited by the supply of N substrate
$ntfr$	axes m <sup>-2</sup> soil	Appearance axis rate
$N_{til\_demand}$	gN axis <sup>-1</sup>	Total N substrate demand to recruit new axes with the size of mean axis
$N_{til\_demand_{air}}$	gN axis <sup>-1</sup>	Demand in N substrate for the recruitment of new axes
$respi_{root_z}$	gC	Root respiration corresponding to the shoot mass in the layer z
$test_{autotrophy}$	dimensionless	Test about the autotrophy of an axis based on the balance between photosynthesis and respiration
$T_{sen}$	axes m <sup>-2</sup> soil	Death axis rate

---

Table 8-6 All parameters used by the GEMINI model. The value is given in this table when the parameter is considered non-specific or when it is missing for our grass species.

Symbol	Unit	Value	Description
<b>Shoot morphology at axis scale</b>			
$a_{AL}$	$\text{cm}^2 \text{cm}^{-1}$		Multiplicative coefficient of allometry between leaf length and lamina surface
$b_{AL}$	-		Power coefficient of allometry between leaf length and lamina surface
$a_{WL}$	$\text{cm}^3 \text{cm}^{-1}$		Multiplicative coefficient of allometry between leaf length and water mass contained in lamina
$b_{WL}$	-		Power coefficient of allometry between leaf length and water mass contained in lamina
$b_{LER}$	-		Power coefficient of temperature response of leaf elongation
$C$	-	0.12	Mean height of crossing of two leaves belonging to adjacent axes
$C_H$	$\text{m}^2 \text{m}^{-3} \text{leaf}$		Leaf density only when the morphogenesis is not explicit
$F_{\text{sheath}}$	0-1		Sheath fraction of leaf length
$LAR$	$\text{m}^2 \text{g leaf}^{-1}$		Leaf area ratio only when the morphogenesis is not explicit
$L_{\text{leaf0}}$	cm		Potential leaf length
$LDMC$	$\text{gDM gFM}^{-1}$		Leaf dry matter content
$ng_{\text{leaf}}$	nb leaf axis <sup>-1</sup>		Growing leaf number per tiller
$nm_{\text{leaf}}$	nb leaf axis <sup>-1</sup>		Mature leaf number per tiller
$ph_0$	$^{\circ}\text{C d}$		Potential phyllochron
$r_{\text{leaf}}$	0-1	0.85	Leaf elongation vs. leaf emission constant
$\theta$	$^{\circ}$		Leaf angle only when the morphogenesis is not explicit
$T_s$	$^{\circ}\text{C}$	5	Base temperature of growth start
$T_{\text{Shoot}_{\text{sen}}}$	0-1		Shoot senescence ratio only when the morphogenesis is not explicit
$PH_C$		12	Upper photoperiod threshold for which the leaf length is maximal
$PH_{F_s}$		2	Sensitivity response factor of the photoperiod effect on leaf length
$PH_{F_r}$		0.5	Intensity response factor of the photoperiod effect on leaf length
<b>Root morphology at axis scale</b>			
$A_1$	$^{\circ}$	85	Root inclination of primary root
$A_{\text{plast}}$	-	0.3	Root order dependence of root inclination
$LL_{\text{plast}}$	-		Root order dependence of length
$L_{\text{root}_0}$	cm		Primary root potential length
$lwr$	$\text{m}^2 \text{g}^{-1}$		Root surface weight ratio only when the morphogenesis is not explicit
$order_{\text{max}}$	-	3	Root maximum order
$Nm_{\text{Roots}_1}$	-		Average number of primary roots
$OrL$	-		Root order dependence of lifespan
$RDMC$	$\text{gDM cm}^{-3}$		Root dry matter content
$rr_{\text{root}_1}$	cm		Primary root radius
$rr_{\text{plast}}$	-		Root order dependence of root radius
$T_{\text{rootg}_1}$	$^{\circ}\text{C d}$		Primary root growth duration
$T_{\text{rootm}_1}$	$^{\circ}\text{C d}$		Primary root mature duration
$T_f$	$^{\circ}\text{C d}$		Emission interval between two roots
$T_{\text{Root}_{\text{sen}}}$	0-1		Root senescence ratio only when the morphogenesis is not explicit
$T_e$	$^{\circ}\text{C d}$	300	Threshold degree time date beyond a new root can be emitted
<b>Morphology at population scale</b>			
$intcl$	0-1		Clonal integration
$T_{\text{sen}_0}$	$^{\circ}\text{C}^{-1} \text{d}^{-1}$		Lifespan of an axis
$sfr$	axes leaf <sup>-1</sup>	0.693	Potential site filling rate
<b>Chemical composition</b>			
$b$	0-1	1	Leaf Np decline with transmitted PAR
$f_{\text{cs}}$	$\text{gC gDM}^{-1}$		C fraction in shoots structures
$f_{\text{cp}}$	$\text{gC gDM}^{-1}$	0.6	C fraction in shoots proteins
$f_{\text{cr}}$	$\text{gC gDM}^{-1}$		C fraction in roots
$f_{\text{ns}}$	$\text{gN gDM}^{-1}$		N fraction in shoots structures
$f_{\text{np}}$	$\text{gN gDM}^{-1}$	0.16	N fraction in shoots proteins
$f_{\text{nr}}$	$\text{gN gDM}^{-1}$		N fraction in roots
<b>Physiology Tref = 20°C</b>			
$\alpha$	$\text{mol CO}_2 \text{mol photon}^{-1}$	0.055	Apparent quantum yield of net photosynthesis at saturating CO <sub>2</sub>
$c$	$\text{m}^2 \text{s } \mu\text{mol}^{-1}$	-0.02	Slope of the linear relationship between $I_{\text{fac}}$ and $I_z$ in the range 0-25 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$
$C_{\text{cost}}$	$\text{gC gN}^{-1}$	3.5	Carbon cost of N fixation
$d$	dimensionless	1	y-intercept of the linear relationship between $I_{\text{fac}}$ and $I_z$ range from 0-25 $\mu\text{mol/m}^2/\text{s}$
$\Delta H_{a_{J_{\text{max}}}}$	$\text{J mol}^{-1}$	83 000	Activation energy of $J_{\text{max}}$
$\Delta H_{a_{K_c}}$	$\text{J mol}^{-1}$	65 800	Activation energy of $K_c$
$\Delta H_{a_{K_o}}$	$\text{J mol}^{-1}$	36 000	Activation energy of $K_o$
$\Delta H_{a_{R_{\text{dark}}}}$	$\text{J mol}^{-1}$	50 861	Activation energy of $R_{\text{dark}}$

$\Delta H_{a_{V_{C_{max}}}}$	J mol <sup>-1</sup>	86 529	Activation energy of $V_{C_{max}}$
$\Delta H_{a_{\tau}}$	J mol <sup>-1</sup>	-28 990	Activation energy of $\tau$
$\Delta H_d$	J mol <sup>-1</sup>	200 000	Deactivation energy
$\Delta S_{J_{max}}^{\tau}$	J K <sup>-1</sup> mol <sup>-1</sup>	656.1	Entropy term of plant grown at the reference temperature of $J_{max}$
$\Delta S_{V_{C_{max}}}^{\tau}$	J K <sup>-1</sup> mol <sup>-1</sup>	664.8	Entropy term of plant grown at the reference temperature of $V_{C_{max}}$
$g_b$	mmol m <sup>-2</sup> s <sup>-1</sup>	300	Leaf boundary layer conductance to water vapour
$g_{fac}$	dimensionless	15	Stomatal sensitivity coefficient
$g_{min}$	mmol m <sup>-2</sup> s <sup>-1</sup>	76	Minimal conductance to water vapour
$k$	d <sup>-1</sup>	0.3	Inherent rate of maximal relative growth
$k_5$	μmol s <sup>-1</sup> gNp <sup>-1</sup>	-	Dependence of $J_{max}$ to leaf proteins
$k_3$	μmol CO <sub>2</sub> mmol N <sup>-1</sup> s <sup>-1</sup>	33.74	Slope of linear relationship relating $N_L$ to $V_{C_{max}}$ at the reference temperature and at the reference CO <sub>2</sub> partial pressure
$k_C$	g C substrate g <sup>-1</sup> biomass	0.04	Constant of Michaelis-Menten for the C substrate in the growth
$k_f$	dimensionless	XXX	Michaelis-Menten coefficient of inhibition of root absorption activity (N <sub>2</sub> fixation)
$k_N$	g N substrate g <sup>-1</sup> biomass	0.004	Constant of Michaelis-Menten for the N substrate in the growth
$k_{ex}$	0-1	0.02	Exudation parameter
$k_{rc}$	d <sup>-1</sup>	0.006	Labile C remobilisation rate
$k_{rn}$	d <sup>-1</sup>	0.012	Labile N remobilisation rate
$k_{rc}$	d <sup>-1</sup>	0.006	Stable C remobilisation rate
$k_{rn}$	d <sup>-1</sup>	0.012	Stable N remobilisation rate
$k_{sc}$	d <sup>-1</sup>	0.012	Labile C storage rate
$k_{sn}$	d <sup>-1</sup>	0.024	Labile N storage rate
$k_{ssc}$	d <sup>-1</sup>	0.012	Stable C storage rate
$k_{ssn}$	d <sup>-1</sup>	0.024	Stable N storage rate
$k_u$	dimensionless	0.016	Michaelis-Menten coefficient of inhibition of root absorption activity (N in soil solution)
$m_{root}$	gC gDM <sup>-1</sup> d <sup>-1</sup>	0.01	Root maintenance respiration coefficient
$MM_C$	Pa	19.4	Constant of Michaelis-Menten for carboxylase activity of the RubisCo
$MM_O$	Pa	17800	Constant of Michaelis-Menten for oxgenase activity of the RubisCo
$p_1$	dimensionless	-0.012	Coefficient representing the extent to which $J_{fac}$ is modified by the CO <sub>2</sub> partial pressure during plant growth
$p_2$	dimensionless	0.036	Coefficient representing the extent to which $J_{fac}$ is modified by the temperature during plant growth
$p_3$	μmol CO <sub>2</sub> g <sup>-1</sup> N s <sup>-1</sup>	0.3192	Coefficient representing the effect of CO <sub>2</sub> partial pressure during plant growth on $k_3$
$p_4$	dimensionless	0.94	Coefficient representing the effect of growth temperature on entropy term for $J_{max}$ and $V_{C_{max}}$
$q$	dimensionless	3	Degree of allocation control
$R_C$	0-1		Resorption rate of structural C
$rem$	dimensionless	1	Degree of control on remobilisation
$R_{fac}$	dimensionless	0.045	Dependence of $R_d$ to $V_{C_{max}}$
$R_N$	0-1		Resorption rate of structural N
$R_p$	0-1		Resorption rate of leaf proteins
$S_{(f)}$	gN m <sup>-2</sup> root d <sup>-1</sup>	XX	Potential root capacity of N <sub>2</sub> uptake in air through nodosities
$Stol_{ratio}$	dimensionless	0	fraction of stolons, rhizomes or tap roots which are assumed to be metabolically inactive for N acquisition
$S_{u_{NO_3}}$			Potential root NO <sub>3</sub> <sup>-</sup> uptake capacity in soil solution
$S_{u_{NH_4^+}}$	gN m <sup>-2</sup> root d <sup>-1</sup>		Potential root NH <sub>4</sub> <sup>+</sup> uptake capacity in soil solution
$\tau$	dimensionless	2838	RubisCo specificity factor at 20°C leaf temperature
$u$	m <sup>2</sup> leaf s μmol <sup>-1</sup>	-0.02	Slope of the linear relationship between $I_{fac}$ and $I_z$ range from 0-25 μmol.m <sup>-2</sup> .s <sup>-1</sup>
$W_{rC_{max}}$	gC axis <sup>-1</sup>		Maximal storage stable C
$W_{rN_{max}}$	gN axis <sup>-1</sup>		Maximal storage stable N
$Y_g$	0-1	0.8	Efficiency of growth
<b>Distribution of Np in the canopy</b>			
$b$		1	Power coefficient of vertical distribution of proteins
$ke$		0.75	Extinction coefficient of radiation



# BIBLIOGRAPHIE

---

- Ackerly, D. 2004. Functional strategies of chaparral shrubs in relation to seasonal water deficit and disturbance. *Ecological Monographs* **74**:25-44.
- Ackerly, D. D., S. A. Dudley, S. E. Sultan, J. Schmitt, J. S. Coleman, C. R. Linder, D. R. Sandquist, M. A. Geber, A. S. Evans, T. E. Dawson, and M. J. Lechowicz. 2000. The evolution of plant ecophysiological traits: recent advances and future directions. *BioScience* **50**:979-995.
- Aerts, R., and F. S. Chapin. 2000. The mineral nutrition of wild plants revisited: A re-evaluation of processes and patterns. Pages 1-67 in *Advances in Ecological Research*, Vol 30. Academic Press Inc, San Diego.
- Agrawal, A. A., D. D. Ackerly, F. Adler, A. E. Arnold, C. Caceres, D. F. Doak, E. Post, P. J. Hudson, J. Maron, K. A. Mooney, M. Power, D. Schemske, J. Stachowicz, S. Strauss, M. G. Turner, and E. Werner. 2007. Filling key gaps in population and community ecology. *Frontiers in Ecology and the Environment* **5**:145-152.
- Agren, G. I. 2004. The C:N:P stoichiometry of autotrophs - theory and observations. *Ecology Letters* **7**:185-191.
- Ainsworth, E. A., P. A. Davey, G. J. Hymus, C. E. Osborne, A. Rogers, H. Blum, J. Nosberger, and S. E. Long. 2003. Is stimulation of leaf photosynthesis by elevated carbon dioxide concentration maintained in the long term? A test with *Lolium perenne* grown for 10 years at two nitrogen fertilization levels under Free Air CO<sub>2</sub> Enrichment (FACE). *Plant Cell and Environment* **26**:705-714.
- Ainsworth, E. A., and S. P. Long. 2005. What have we learned from 15 years of free-air CO<sub>2</sub> enrichment (FACE)? A meta-analytic review of the responses of photosynthesis, canopy. *New Phytologist* **165**:351-371.
- Ainsworth, E. A., and A. Rogers. 2007. The response of photosynthesis and stomatal conductance to rising [CO<sub>2</sub>]: mechanisms and environmental interactions. *Plant Cell and Environment* **30**:258-270.
- Anten, N. P. R., and T. Hirose. 1999. Interspecific differences in above-ground growth patterns result in spatial and temporal partitioning of light among species in a tall-grass meadow. *Journal of Ecology* **87**:583-597.
- Anten, N. P. R., F. Schieving, and M. J. A. Werger. 1995. Patterns of light and nitrogen distribution in relation to whole canopy carbon gain in C<sub>3</sub> and C<sub>4</sub> monocotyledonous and dicotyledonous species. *Oecologia* **101**:504-513.
- Arrigo, K. R. 2005. Marine microorganisms and global nutrient cycles. *Nature* **437**:349-355.
- Baldocchi, D. 1994. An analytical solution for coupled leaf photosynthesis and stomatal conductance models. *Tree Physiology* **14**:1069-1079.
- Baldocchi, D., and T. Meyers. 1998. On using eco-physiological, micrometeorological and biogeochemical theory to evaluate carbon dioxide, water vapor and trace gas fluxes over vegetation: a perspective. *Agricultural and Forest Meteorology* **90**:1-25.
- Balvanera, P., A. B. Pfisterer, N. Buchmann, J. He, T. Nakashizuka, D. Raffaelli, and B. Schmid. 2006. Quantifying the evidence for biodiversity effects on ecosystem functioning and services. *Ecology Letters* **9**:1146-1156.
- Barot, S. 2004. Mechanisms promoting plant coexistence: can all the proposed processes be reconciled? *Oikos* **106**:185-192.



- Belesky, D. P., C. M. Feldhake, and D. G. Boyer. 2002. Herbage productivity and botanical composition of hill pasture as a function of clipping and site features. *Agronomy Journal* **94**:351-358.
- Berendse, F., and R. Aerts. 1987. Nitrogen-use-efficiency: a biologically meaningful definition? *Functional Ecology* **1**:293-296.
- Bertness, M. D., and R. Callaway. 1994. Positive interactions in communities. *Trends in Ecology & Evolution* **9**:191-193.
- Biesmeijer, J. C., S. P. M. Roberts, M. Reemer, R. Ohlemuller, M. Edwards, T. Peeters, A. P. Schaffers, S. G. Potts, R. Kleukers, C. D. Thomas, J. Settele, and W. E. Kunin. 2006. Parallel declines in pollinators and insect-pollinated plants in Britain and the Netherlands. *Science* **313**:351-354.
- Bijlsma, R. J., H. Lambers, and S. A. L. M. Kooijman. 2000. A dynamic whole-plant model of integrated metabolism of nitrogen and carbon. 1. Comparative ecological implications of ammonium-nitrate interactions. *Plant and Soil* **220**:49-69.
- Bissels, S., T. W. Donath, N. Holzel, and A. Otte. 2006. Effects of different mowing regimes on seedling recruitment in alluvial grasslands. *Basic and Applied Ecology* **7**:433-442.
- Bliss, K. M., R. H. Jones, R. J. Mitchell, and P. P. Mou. 2002. Are competitive interactions influenced by spatial nutrient heterogeneity and root foraging behavior? *New Phytologist* **154**:409-417.
- Bloom, A. J., F. S. Chapin III, and H. A. Mooney. 1985. Resource limitations in plants - an economic analogy. *Annual Review of Ecology and Systematics* **16**:363-392.
- Bloom, A. J., D. R. Smart, D. T. Nguyen, and P. S. Searles. 2002. Nitrogen assimilation and growth of wheat under elevated carbon dioxide. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* **99**:1730-1735.
- Bloor, J. M. G., L. Barthes, and P. W. Leadley. 2008. Effects of elevated CO<sub>2</sub> and N on tree-grass interactions: an experimental test using *Fraxinus excelsior* and *Dactylis glomerata*. *Functional Ecology* **22**:537-546.
- Botta-Dukat, Z. 2005. Rao's quadratic entropy as a measure of functional diversity based on multiple traits. *Journal of Vegetation Science* **16**:533-540.
- Boudsocq, S., J. C. Lata, J. Mathieu, L. Abbadie, and S. Barot. 2009. Modelling approach to analyse the effects of nitrification inhibition on primary production. *Functional Ecology* **23**:220-230.
- Brooker, R. W., and Z. Kikvidze. 2008. Importance: an overlooked concept in plant interaction research. *Journal of Ecology* **96**:703-708.
- Brouwer, R. 1962. Nutritive influences on the distribution of dry matter in the plant. *Netherlands Journal of Agricultural Science* **10**:399-408.
- Bruno, J. F., J. J. Stachowicz, and M. D. Bertness. 2003. Inclusion of facilitation into ecological theory. *Trends in Ecology & Evolution* **18**:119-125.
- Buxton, D. R., and S. L. Fales. 1994. Plant environment and quality Pages 155-199 in G. C. Fahey, M. Collins, D. R. Mertens, and L. E. Moser, editors. Forage quality, evaluation and utilisation. American Society of Agronomy, Madison.
- Cardinale, B. J. 2007. Biodiversity and the functioning of ecosystems. in U. o. California, editor., Santa Barbara.
- Cardinale, B. J., M. A. Palmer, and S. L. Collins. 2002. Species diversity enhances ecosystem functioning through interspecific facilitation. *Nature* **415**:426-429.
- Carrère, P., F. Louault, P. C. de Faccio Carvalho, M. Lafarge, and J. F. Soussana. 2001. How does the vertical and horizontal structure of a perennial ryegrass and white clover sward influence grazing? *Grass and Forage Science* **56**:118-130.

- Casella, E., J. F. Soussana, and P. Loiseau. 1996. Long-term effects of CO<sub>2</sub> enrichment and temperature increase on a temperate grass sward .1. Productivity and water use. *Plant and Soil* **182**:83-99.
- Chapin, F. S. 1980. The mineral nutrition of wild plants. *Annual Review of Ecology and Systematics* **11**:233-260.
- Chapin III, F. S., E. D. Schulze, and A. Mooney. 1990. The ecology and economics of storage in plants. *Annual Review of Ecology and Systematics* **21**:423-447.
- Chen, J. L., J. F. Reynolds, P. C. Harley, and J. D. Tenhunen. 1993. Coordination theory of leaf nitrogen distribution in a canopy. *Oecologia* **93**:63-69.
- Chesson, P. 2000. Mechanisms of maintenance of species diversity. *Annual Review of Ecology and Systematics* **31**:343-366.
- Choler, P. 2008. Mémoire pour l'Habilitation à Diriger des Recherches. Université Joseph Fourier, Grenoble.
- Choler, P., R. Michalet, and R. M. Callaway. 2001. Facilitation and competition on gradients in alpine plant communities. *Ecology* **82**:3295-3308.
- Collins, B., and G. Wein. 1995. Seed bank and vegetation of a constructed reservoir. *Wetlands* **15**:374-385.
- Coquillard, P., and D. R. C. Hill. 1997. Modélisation et simulation d'écosystèmes. Des modèles déterministes aux simulations à événements discrets. Masson, Paris.
- Cornelissen, J. H. C., S. Lavorel, E. Garnier, S. Diaz, N. Buchmann, D. E. Gurvich, P. B. Reich, H. ter Steege, H. D. Morgan, M. G. A. van der Heijden, J. G. Pausas, and H. Poorter. 2003. A handbook of protocols for standardised and easy measurement of plant functional traits worldwide. *Australian Journal of Botany* **51**:335-380.
- Cornelissen, J. H. C., N. Perez-Harguindeguy, S. Diaz, J. P. Grime, B. Marzano, M. Cabido, F. Vendramini, and B. Cerabolini. 1999. Leaf structure and defence control litter decomposition rate across species and life forms in regional floras on two continents. *New Phytologist* **143**:191-200.
- Craine, J. M. 2005. Reconciling plant strategy theories of Grime and Tilman. *Journal of Ecology* **93**:1041-1052.
- Craine, J. M. 2007. Plant strategy theories: replies to Grime and Tilman. *Journal of Ecology* **95**:235-240.
- Craine, J. M., D. Tilman, D. Wedin, P. Reich, M. Tjoelker, and J. Knops. 2002. Functional traits, productivity and effects on nitrogen cycling of 33 grassland species. *Functional Ecology* **16**:563-574.
- Cruz, P., M. Duru, O. Therond, J. P. Theau, C. Ducourtieux, C. Jouany, R. Al Haj Khaled, and P. Ansquer. 2002. A new approach to the characterization of natural grasslands and their use value. *Fourrages* **172**:335-354.
- Danger, M., T. Daufresne, F. Lucas, S. Pissard, and G. Lacroix. 2008. Does Liebig's law of the minimum scale up from species to communities? *Oikos* **117**:1741-1751.
- Darwin, C. 1859. On the origin of species, London.
- Daufresne, T., and L. O. Hedin. 2005. Plant coexistence depends on ecosystem nutrient cycles: Extension of the resource-ratio theory. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* **102**:9212-9217.
- Daufresne, T., and M. Loreau. 2001. Ecological stoichiometry, primary producer-decomposer interactions, and ecosystem persistence. *Ecology* **82**:3069-3082.
- Davidson, R. L. 1969. Effect of root/leaf temperature differentials on root/shoot ratios in some pasture grasses and clover. *Annals of Botany* **33**:561-569.
- De Kroon, H., L. Mommer, and J. Van Ruijven. 2008. Roots make the difference: early species complementarity underground in a mixed grassland community. Pages 20 in British Ecological Society, London.

- De Pury, D. G. G., and G. D. Farquhar. 1997. Simple scaling of photosynthesis from leaves to canopies without the errors of big-leaf models. *Plant Cell and Environment* 20:537-557.
- Dennis, B., R. A. Desharnais, J. M. Cushing, and R. F. Costantino. 1995. Nonlinear demographic dynamics: mathematical models, statistical methods, and biological experiments. *Ecological Monographs* 65:261-281.
- Dewar, R. C. 2005. Maximum entropy production and the fluctuation theorem. *Journal of Physics A: Mathematical and General*:L371.
- Diaz, S., and M. Cabido. 2001. Vive la difference: plant functional diversity matters to ecosystem processes. *Trends in Ecology & Evolution* 16:646-655.
- Diaz, S., J. G. Hodgson, K. Thompson, M. Cabido, J. H. C. Cornelissen, A. Jalili, G. Montserrat-Marti, J. P. Grime, F. Zarrinkamar, Y. Asri, S. R. Band, S. Basconcelo, P. Castro-Diez, G. Funes, B. Hamzehee, M. Khoshnevi, N. Perez-Harguindeguy, M. C. Perez-Rontome, F. A. Shirvany, F. Vendramini, S. Yazdani, R. Abbas-Azimi, A. Bogaard, S. Boustani, M. Charles, M. Dehghan, L. de Torres-Espuny, V. Falczuk, J. Guerrero-Campo, A. Hynd, G. Jones, E. Kowsary, F. Kazemi-Saeed, M. Maestro-Martinez, A. Romo-Diez, S. Shaw, B. Siavash, P. Villar-Salvador, and M. R. Zak. 2004. The plant traits that drive ecosystems: Evidence from three continents. *Journal of Vegetation Science* 15:295-304.
- Diaz, S., S. Lavorel, F. de Bello, F. Quetier, K. Grigulis, and M. Robson. 2007. Incorporating plant functional diversity effects in ecosystem service assessments. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 104:20684-20689.
- Diaz, S., A. J. Symstad, F. S. Chapin, D. A. Wardle, and L. F. Huenneke. 2003. Functional diversity revealed by removal experiments. *Trends in Ecology & Evolution* 18:140-146.
- Dommergues, Y., and F. Mangenot. 1970. *Ecologie microbienne des sols*. Masson & Cie, Paris.
- Elton, C. S. 1927. *Animal ecology*, London.
- Engels, C., G. Neumann, T. S. Gahoonia, E. George, and M. K. Schenk. 2000. Assessing the ability of roots for nutrients acquisition. in Springer, editor. *Root Methods. A handbook*.
- Enquist, B. J., and K. J. Niklas. 2002. Global allocation rules for patterns of biomass partitioning in seed plants. *Science* 295:1517-1520.
- Epstein, H. E., F. S. Chapin, M. D. Walker, and A. M. Starfield. 2001. Analyzing the functional type concept in arctic plants using a dynamic vegetation model. *Oikos* 95:239-252.
- Epstein, H. E., M. D. Walker, F. S. Chapin, and A. M. Starfield. 2000. A transient nutrient-based model of Arctic plant community response to climatic warming. *Ecological Applications* 10:824-841.
- Escobar-Gutierrez, A. J., F. A. Daudet, J. P. Gaudillere, P. Maillard, and J. S. Frossard. 1998. Modelling of allocation and balance of carbon in walnut (*Juglans regia* L.) seedlings during heterotrophy-autotrophy transition. *Journal of Theoretical Biology* 194:29-47.
- Farquhar, G. D., S. Von Caemmerer, and J. A. Berry. 1980. A biochemical model of photosynthetic CO<sub>2</sub> assimilation in leaves of C<sub>3</sub> species. *Planta* 149:78-90.
- Faurie, O., J. F. Soussana, and H. Sinoquet. 1996. Radiation interception, partitioning and use in grass-clover mixtures. *Annals of Botany* 77:35-45.
- Field, C. B., and H. A. Mooney. 1986. The photosynthesis-nitrogen relationship in wild plants. Pages 25-55 in T. J. Givnish, editor. *On the economy of plant form and function*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Fontaine, S., G. Bardoux, L. Abbadie, and A. Mariotti. 2004. Carbon input to soil may decrease soil carbon content. *Ecology Letters* 7:314-320.
- Fontaine, S., and S. Barot. 2005. Size and functional diversity of microbe populations control plant persistence and long-term soil carbon accumulation. *Ecology Letters* 8:1075-1087.

- Fontaine, S., S. Barot, P. Barre, N. Bdioui, B. Mary, and C. Rumpel. 2007. Stability of organic carbon in deep soil layers controlled by fresh carbon supply. *Nature* **450**:277-281.
- Forey, E. 2007. Etude des mécanismes biologiques et géomorphologiques déterminants des points chauds de biodiversité dans les écosystèmes dunaires d'Aquitaine, Bordeaux.
- Franklin, O., and G. I. Agren. 2002. Leaf senescence and resorption as mechanisms of maximizing photosynthetic production during canopy development at N limitation. *Functional Ecology* **16**:727-733.
- Fransen, B., H. de Kroon, and F. Berendse. 2001. Soil nutrient heterogeneity alters competition between two perennial grass species. *Ecology* **82**:2534-2546.
- Friend, A. D. 2001. Modelling canopy CO<sub>2</sub> fluxes: are 'big-leaf' simplifications justified? *Global Ecology and Biogeography* **10**:603-619.
- Fynn, R. W. S., C. D. Morris, and K. P. Kirkman. 2005. Plant strategies and trait trade-offs influence trends in competitive ability along gradients of soil fertility and disturbance. *Journal of Ecology* **93**:384-394.
- Garcia, F., P. Carrere, J.-F. Soussana, and R. Baumont. 2003. The ability of sheep at different stocking rates to maintain the quality and quantity of their diet during the grazing season. *Journal of Agricultural Science* **140**:113-124.
- Garnier, E., J. Cortez, G. Billes, M. L. Navas, C. Roumet, M. Debussche, G. Laurent, A. Blanchard, D. Aubry, A. Bellmann, C. Neill, and J. P. Toussaint. 2004. Plant functional markers capture ecosystem properties during secondary succession. *Ecology* **85**:2630-2637.
- Garnier, E., M. L. Navas, M. P. Austin, J. M. Lilley, and R. M. Gifford. 1997. A problem for biodiversity-productivity studies: how to compare the productivity of multispecific plant mixtures to that of monocultures? *Acta Oecologica-International Journal of Ecology* **18**:657-670.
- Gaudet, C. L., and P. A. Keddy. 1988. A comparative approach to predicting competitive ability from plant traits. *Nature* **334**:242-243.
- Gillet, M. 1980. Les graminées fourragères. Description, fonctionnement, application à la culture de l'herbe. in.
- Givnish, T. J. 1988. Adaptation to sun and shade: a whole-plant perspective. *Australian Journal of Plant Physiology* **15**:63-92.
- Goldberg, D. E., T. Rajaniemi, J. Gurevitch, and A. Stewart-Oaten. 1999. Empirical approaches to quantifying interaction intensity: Competition and facilitation along productivity gradients. *Ecology* **80**:1118-1131.
- Gounot, M., and M. Bouché. 1974. Modélisation de l'écosystème prairial. Objectifs et méthodes. *Bulletins Ecologiques* **5**:309-338.
- Grace, J. B. 1991. A clarification of the debate between Grime and Tilman. *Functional Ecology* **5**:583-587.
- Gravel, D., C. D. Canham, M. Beaudet, and C. Messier. 2006. Reconciling niche and neutrality: the continuum hypothesis. *Ecology Letters* **9**:399-409.
- Grime, J. P. 1977. Evidence for existence of 3 primary strategies in plants and its relevance to ecological and evolutionary theory. *American Naturalist* **111**:1169-1194.
- Grime, J. P. 1979. Plant strategies and vegetation processes. Pages 222pp. in *Plant strategies and vegetation processes*. John Wiley and Sons., Chichester UK.
- Grime, J. P. 1998. Benefits of plant diversity to ecosystems: immediate, filter and founder effects. *Journal of Ecology* **86**:902-910.
- Grime, J. P. 2007. Plant strategy theories: a comment on Craine (2005). *Journal of Ecology* **95**:227-230.

- Grime, J. P., K. Thompson, R. Hunt, J. G. Hodgson, J. H. C. Cornelissen, I. H. Rorison, G. A. F. Hendry, T. W. Ashenden, A. P. Askew, S. R. Band, R. E. Booth, C. C. Bossard, B. D. Campbell, J. E. L. Cooper, A. W. Davison, P. L. Gupta, W. Hall, D. W. Hand, M. A. Hannah, S. H. Hillier, D. J. Hodgkinson, A. Jalili, Z. Liu, J. M. L. Mackey, N. Matthews, M. A. Mowforth, A. M. Neal, R. J. Reader, K. Reiling, W. RossFraser, R. E. Spencer, F. Sutton, D. E. Tasker, P. C. Thorpe, and J. Whitehouse. 1997. Integrated screening validates primary axes of specialisation in plants. *Oikos* **79**:259-281.
- Grimm, V., U. Berger, F. Bastiansen, S. Eliassen, V. Ginot, J. Giske, J. Goss-Custard, T. Grand, S. K. Heinz, G. Huse, A. Huth, J. U. Jepsen, C. Jorgensen, W. M. Mooij, B. Muller, G. Pe'er, C. Piou, S. F. Railsback, A. M. Robbins, M. M. Robbins, E. Rossmannith, N. Ruger, E. Strand, S. Souissi, R. A. Stillman, R. Vabo, U. Visser, and D. L. DeAngelis. 2006. A standard protocol for describing individual-based and agent-based models. *Ecological Modelling* **198**:115-126.
- Groot, J. C. J., and E. A. Lantinga. 2004. An object-oriented model of the morphological development and digestibility of perennial ryegrass. *Ecological Modelling* **177**:297-312.
- Gross, L. J., K. A. Rose, E. J. Rykiel, W. Van Winkle, and E. E. Werner. 1992. Individual-based modelling: summary of workshop. Pages 511-522 in P. De Angelis and L. J. Gross, editors. *Individual-based models and approaches in ecology*. Chapman and Hall, New York.
- Gross, N., G. Kunstler, P. Liancourt, F. De Bello, K. N. Suding, and S. Lavorel. 2009. Linking individual response to biotic interactions with community structure: a trait-based framework. *Functional Ecology*. 10.1111/j.1365-2435.2009.01591.x
- Gross, N., T. M. Robson, S. Lavorel, C. Albert, Y. Le Bagousse-Pinguet, and R. Guillemin. 2008. Plant response traits mediate the effects of subalpine grasslands on soil moisture. *New Phytologist* **180**:652-662.
- Gross, N., K. N. Suding, and S. Lavorel. 2007a. Leaf dry matter content and lateral spread predict response to land use change for six subalpine grassland species. *Journal of Vegetation Science* **18**:289-300.
- Gross, N., K. N. Suding, S. Lavorel, and C. Roumet. 2007b. Complementarity as a mechanism of coexistence between functional groups of grasses. *Journal of Ecology* **95**:1296-1305.
- Grubb, P. J. 1982. Control of relative abundance in roadside *Arrhenatheretum*: results of a long-term garden experiment. *Journal of Ecology* **70**:845-861.
- Guinochet, M. 1970. Clé des classes, ordres et alliances phytosociologiques de la France. *Naturalia*. Monspel. Sér. Bot. 21.
- Gulias, J., J. Flexas, M. Mus, J. Cifre, E. Lefi, and H. Medrano. 2003. Relationship between maximum leaf photosynthesis, nitrogen content and specific leaf area in Balearic endemic and non-endemic Mediterranean species. *Annals of Botany* **92**:215-222.
- Harley, P. C., and D. D. Baldocchi. 1995. Scaling carbon dioxide and water vapour exchange from leaf to canopy in a deciduous forest. I. Leaf model parametrization. *Plant, Cell and Environment* **18**:1146-1156.
- Harley, P. C., and J. D. Tenhunen. 1991. Modeling the photosynthetic response of C<sub>3</sub> leaves to environmental factors. *Modeling crop photosynthesis from biochemistry to canopy*. CSSA special publication 19.
- Harpole, W. S., and D. Tilman. 2006. Non-neutral patterns of species abundance in grassland communities. *Ecology Letters* **9**:15-23.
- Harrison, K. A., R. Bol, and R. D. Bardgett. 2007. Preferences for different nitrogen forms by coexisting plant species and soil microbes. *Ecology* **88**:989-999.
- Hector, A. 1998. The effect of diversity on productivity: detecting the role of species complementarity. *Oikos* **82**:597-599.

- Hector, A., and R. Bagchi. 2007. Biodiversity and ecosystem multifunctionality. *Nature* **448**:188-U186.
- Hector, A., E. Bazeley-White, M. Loreau, S. Otway, and B. Schmid. 2002. Overyielding in grassland communities: testing the sampling effect hypothesis with replicated biodiversity experiments. *Ecology Letters* **5**:502-511.
- Hector, A., J. Joshi, S. P. Lawler, E. M. Spehn, and A. Wilby. 2001. Conservation implications of the link between biodiversity and ecosystem functioning. *Oecologia* **129**:624-628.
- Hector, A., B. Schmid, C. Beierkuhnlein, M. C. Caldeira, M. Diemer, P. G. Dimitrakopoulos, J. A. Finn, H. Freitas, P. S. Giller, J. Good, R. Harris, P. Hogberg, K. Huss-Danell, J. Joshi, A. Jumpponen, C. Korner, P. W. Leadley, M. Loreau, A. Minns, C. P. H. Mulder, G. O'Donovan, S. J. Otway, J. S. Pereira, A. Prinz, D. J. Read, and M. Scherer-Lorenzen. 1999. Plant diversity and productivity experiments in European grasslands. *Science* **286**:1123-1127.
- Henson, I. E., C. R. Jensen, and N. C. Turner. 1989. Leaf gas-exchange and water relations of Lupins and Wheat .1. Shoot responses to soil-water deficits. *Australian Journal of Plant Physiology* **16**:401-413.
- Heywood, V. H., and R. T. Watson. 1995. Global biodiversity assessment, Cambridge.
- Hooper, D. U., F. S. Chapin, J. J. Ewel, A. Hector, P. Inchausti, S. Lavorel, J. H. Lawton, D. M. Lodge, M. Loreau, S. Naeem, B. Schmid, H. Setälä, A. J. Symstad, J. Vandermeer, and D. A. Wardle. 2005. Effects of biodiversity on ecosystem functioning: A consensus of current knowledge. *Ecological Monographs* **75**:3-35.
- Hooper, D. U., and J. S. Dukes. 2004. Overyielding among plant functional groups in a long-term experiment. *Ecology Letters* **7**:95-105.
- Hubbell, S. P. 2001. The unified neutral theory of biodiversity and biogeography.
- Huston, M. A. 1997. Hidden treatments in ecological experiments: Re-evaluating the ecosystem function of biodiversity. *Oecologia* **110**:449-460.
- Hutchinson, G. E. 1957. Concluding remarks. Pages 415-427 in Cold Spring Harbor Symposia On Quantitative Biology.
- Inouye, R. S., and D. Tilman. 1988. Convergence and divergence of old-field plant communities along experimental nitrogen gradients. *Ecology* **69**:995-1004.
- Irving, L. J., and D. Robinson. 2006. A dynamic model of Rubisco turnover in cereal leaves. *New Phytologist* **169**:493-504.
- Ives, A. R., B. J. Cardinale, and W. E. Snyder. 2005. A synthesis of subdisciplines: predator-prey interactions, and biodiversity and ecosystem functioning. *Ecology Letters* **8**:102-116.
- Ives, A. R., K. Gross, and J. L. Klug. 1999. Stability and variability in competitive communities. *Science* **286**:542-544.
- Jackson, R. B., J. H. Manwaring, and M. M. Caldwell. 1990. Rapid physiological adjustment of roots to localized soil enrichment. *Nature* **344**:58-60.
- Jackson, R. B., H. A. Mooney, and E. D. Schulze. 1997. A global budget for fine root biomass, surface area, and nutrient contents. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* **94**:7362-7366.
- Jarvis, A. J., and W. J. Davies. 1998. The coupled response of stomatal conductance to photosynthesis and transpiration. *Journal of Experimental Botany* **49**:399-406.
- Johnson, F., H. Eyring, and R. Williams. 1942. The nature of enzyme inhibitions in bacterial luminescence: sulphanilamide, urethane, temperature, pressure. *Journal of Cell Comparative Physiology* **20**:247-248.
- Johnson, I. R. 1985. A model of the partitioning of growth between the shoots and roots of vegetative plants. *Annals of Botany* **55**:421-431.

- Jokela, J., and E. Haukioja. 2000. Evolution of strategies to stay in the game. *Biology & Philosophy* **15**:177-196.
- Jones, C. G., J. H. Lawton, and M. Shachak. 1994. Organisms as ecosystem engineers. *Oikos* **69**:373-386.
- Kahmen, A., C. Renker, S. B. Unsicker, and N. Buchmann. 2006. Niche complementarity for nitrogen: An explanation for the biodiversity and ecosystem functioning relationship? *Ecology* **87**:1244-1255.
- Kattge, J., and W. Knorr. 2007. Temperature acclimation in a biochemical model of photosynthesis: a reanalysis of data from 36 species. *Plant Cell and Environment* **30**:1176-1190.
- Kazakou, E., E. Garnier, and O. Gimenez. 2007a. Contribution of leaf life span and nutrient resorption to mean residence time: Elasticity analysis. *Ecology* **88**:1857-1863.
- Kazakou, E., E. Garnier, M. L. Navas, C. Roumet, C. Collin, and G. Laurent. 2007b. Components of nutrient residence time and the leaf economics spectrum in species from Mediterranean old-fields differing in successional status. *Functional Ecology* **21**:235-245.
- Keddy, P. 2005. Putting the plants back into plant ecology: Six pragmatic models for understanding and conserving plant diversity. *Annals of Botany* **96**:177-189.
- Keddy, P. A. 1992. Assembly and response rules - 2 Goals for predictive community ecology. *Journal of Vegetation Science* **3**:157-164.
- Khaled, R. A., M. Duru, V. Decruyenaere, C. Jouany, and P. Cruz. 2006. Using leaf traits to rank native grasses according to their nutritive value. *Rangeland Ecology & Management* **59**:648-654.
- Klumpp, K., and J. F. Soussana. 2009. Using functional traits to predict grassland ecosystem change. A mathematical test of the response-and-effect trait approach. *Global Change Biology* 10.1111/j.1365-2486.2009.01905.
- Kobe, R. K., C. A. Lepczyk, and M. Iyer. 2005. Resorption efficiency decreases with increasing green leaf nutrients in a global data set. *Ecology* **86**:2780-2792.
- Lafarge, M., C. Mazel, and D. R. C. Hill. 2005. A modelling of the tillering capable of reproducing the fine-scale horizontal heterogeneity of a pure grass sward and its dynamics. *Ecological Modelling* **183**:125-141.
- Lamarck, J.-B. 1809. Philosophie zoologique, ou Exposition des considérations relatives à l'histoire naturelle des animaux, Paris.
- Lavorel, S., S. Diaz, J. H. C. Cornelissen, E. Garnier, S. P. Harrison, S. McIntyre, J. G. Pausas, N. Pérez-Harguindeguy, C. Roumet, and C. Urcelay. 2007. Plant functional types: are we getting any closer to the Holy Grail? Springer-Verlag.
- Lavorel, S., and E. Garnier. 2002. Predicting changes in community composition and ecosystem functioning from plant traits: revisiting the Holy Grail. *Functional Ecology* **16**:545-556.
- Lavorel, S., S. McIntyre, J. Landsberg, and T. D. A. Forbes. 1997. Plant functional classifications: from general groups to specific groups based on response to disturbance. *Trends in Ecology & Evolution* **12**:474-478.
- Le Gall, A., A. Pflimin, and M. Maheas. 2007. La prairie: un enjeu économique et social. *Institut de l'élevage*.
- Lehsten, V., and M. Kleyer. 2007. Turnover of plant trait hierarchies in simulated community assembly in response to fertility and disturbance. *Ecological Modelling* **203**:270-278.
- Lemaire, G., and P. Millard. 1999. An ecophysiological approach to modelling resource fluxes in competing plants. *Journal of Experimental Botany* **50**:15-28.
- Leslie, P. H. 1945. On the use of matrices in certain population mathematics. *Biometrika* **33**:183-212.

- Levin, S. A. 1992. The problem of pattern and scale in ecology. *Ecology* **73**:1943-1967.
- Levin, S. A., B. Grenfell, A. Hastings, and A. S. Perelson. 1997. Mathematical and computational challenges in population biology and ecosystems science. *Science* **275**:334-343.
- Liancourt, P., R. M. Callaway, and R. Michalet. 2005a. Stress tolerance and competitive-response ability determine the outcome of biotic interactions. *Ecology* **86**:1611-1618.
- Liancourt, P., E. Corcket, and R. Michalet. 2005b. Stress tolerance abilities and competitive responses in a watering and fertilization field experiment. *Journal of Vegetation Science* **16**:713-722.
- Liancourt, P., F. Viard-Cretat, and R. Michalet. 2009. Contrasting community responses to fertilization and the role of the competitive ability of dominant species. *Journal of Vegetation Science* **20**:138-147.
- Loiseau, P., F. Louault, and G. L'Homme. 1998a. Gestion des écosystèmes pâturés en situations extensives : apports de l'écologie fonctionnelle et perspectives de recherches appliquées en moyenne montagne humide. *Annales de Zootechnie* **47**:395-406.
- Loiseau, P., F. Louault, X. Le Roux, and M. Bardy. 2005. Does extensification of rich grasslands alter the C and N cycles, directly or via species composition? *Basic and Applied Ecology* **6**:275-287.
- Loiseau, P., J. F. Soussana, F. Louault, and R. Delpy. 2001. Soil N contributes to the oscillations of the white clover content in mixed swards of perennial ryegrass under conditions that simulate grazing over five years. *Grass and Forage Science* **56**:205-217.
- Loiseau, P., B. Williams, and Y. Bergia. 1998b. Soilopt. A model of coupled C and N fluxes in grassland soils. in Proceedings of COST 619 meeting. INRA, Clermont-Ferrand, France.
- Loreau, M. 1998. Separating sampling and other effects in biodiversity experiments. *Oikos* **82**:600-602.
- Loreau, M. 2000. Biodiversity and ecosystem functioning: recent theoretical advances. *Oikos* **91**:3-17.
- Loreau, M., S. Naeem, P. Inchausti, J. Bengtsson, J. P. Grime, A. Hector, D. U. Hooper, M. Huston, D. G. Raffaelli, B. Schmid, D. Tilman, and D. A. Wardle. 2001. Biodiversity and ecosystem functioning: Current knowledge and future challenges. *Science* **294**:804-808.
- Lortie, C. J., R. W. Brooker, P. Choler, Z. Kikvidze, R. Michalet, F. I. Pugnaire, and R. M. Callaway. 2004. Rethinking plant community theory. *Oikos* **107**:433-438.
- Louahlia, S., P. Laine, B. Thornton, A. Ourry, and J. Boucaud. 2000. The role of N-remobilisation and the uptake of  $\text{NH}_4^+$  and  $\text{NO}_3^-$  by *Lolium perenne* L. in laminae growth following defoliation under field conditions. *Plant and Soil* **220**:175-187.
- Louault, F., V. D. Pillar, J. Aufrere, E. Garnier, and J. F. Soussana. 2005. Plant traits and functional types in response to reduced disturbance in a semi-natural grassland. *Journal of Vegetation Science* **16**:151-160.
- Louault, F., J.-F. Soussana, and M. Perrodin. 2002. Long-term effects of a reduced herbage use in a semi-natural grassland. I. Plant functional traits and plant response groups. Pages 338-339 in JL Durand, JC Emile, C. Huyghe, and G. Lemaire, editors. EGF 2002. Multi-function grasslands. Quality Forages, Animal Products and Landscapes., La Rochelle.
- Lubchenco, J., A. M. Olson, L. B. Brubaker, S. R. Carpenter, M. M. Holland, S. P. Hubbell, S. A. Levin, J. A. MacMahon, P. A. Matson, J. M. Melillo, H. A. Mooney, C. H. Peterson, H. R. Pulliam, L. A. Real, P. J. Regal, and P. G. Risser. 1991. The Sustainable Biosphere Initiative: An ecological research agenda: A report from the ecological society of America. *Ecology* **72**:371-412.



- Maestre, F. T., F. Valladares, and J. F. Reynolds. 2005. Is the change of plant-plant interactions with abiotic stress predictable? A meta-analysis of field results in arid environments. *Journal of Ecology* **93**:748-757.
- Maillard, P., E. Deleens, F. A. Daudet, A. Lacoïnte, and J. S. Frossard. 1994. Carbon economy in walnut seedlings during the acquisition of autotrophy studied by long-term labeling with (CO<sub>2</sub>)-<sup>13</sup>C. *Physiologia Plantarum* **91**:359-368.
- Marks, C. O., and M. J. Lechowicz. 2006a. Alternative designs and the evolution of functional diversity. *American Naturalist* **167**:55-66.
- Marks, C. O., and M. J. Lechowicz. 2006b. A holistic tree seedling model for the investigation of functional trait diversity. *Ecological Modelling* **193**:141-181.
- Marriott, C. A., M. Fothergill, B. Jeangros, M. Scotton, and F. Louault. 2004. Long-term impacts of extensification of grassland management on biodiversity and productivity in upland areas. A review. *Agronomie* **24**:447-462.
- Mason, N. W. H., K. MacGillivray, J. B. Steel, and J. B. Wilson. 2003. An index of functional diversity. *Journal of Vegetation Science* **14**:571-578.
- Mazzanti, A., G. Lemaire, and Gastal, F. 1994. The effect of nitrogen fertilization upon the herbage production of tall fescue swards continuously grazed with sheep. 1. Herbage growth dynamics. *Grass and Forage Science* **49**:111-120.
- McCarthy, M. C., and B. J. Enquist. 2007. Consistency between an allometric approach and optimal partitioning theory in global patterns of plant biomass allocation. *Functional Ecology* **21**:713-720.
- McGill, B. J., B. J. Enquist, E. Weiher, and M. Westoby. 2006. Rebuilding community ecology from functional traits. *Trends in Ecology & Evolution* **21**:178-185.
- McGroddy, M. E., T. Daufresne, and L. O. Hedin. 2004. Scaling of C:N:P stoichiometry in forests worldwide: Implications of terrestrial redfield-type ratios. *Ecology* **85**:2390-2401.
- Medlyn, B. E., E. Dreyer, D. Ellsworth, M. Forstreuter, P. C. Harley, M. U. F. Kirschbaum, X. Le Roux, P. Montpied, J. Strassemeier, A. Walcroft, K. Wang, and D. Loustau. 2002. Temperature response of parameters of a biochemically based model of photosynthesis. II. A review of experimental data. *Plant Cell and Environment* **25**:1167-1179.
- Metropolis, N., M. N. Rosenbluth, A. H. Teller, and E. Teller. 1953. Equations of state calculations by fast computing machines. *Journal of Chemical Physics* **21**:1087-1092.
- Michalet, R. 2001. Facteurs abiotiques et traits biologiques déterminant les interactions biotiques, la répartition des populations dominantes et la structuration des communautés terrestres, Application à quelques écosystèmes de l'arc alpin. Université Joseph Fourier, Grenoble, France.
- Michalet, R., R. W. Brooker, L. A. Cavieres, Z. Kikvidze, C. J. Lortie, F. I. Pugnaire, A. Valiente-Banuet, and R. M. Callaway. 2006. Do biotic interactions shape both sides of the humped-back model of species richness in plant communities? *Ecology Letters* **9**:767-773.
- Mikhailova, E. A., R. B. Bryant, D. J. R. Cherney, C. J. Post, and Vassenev, II. 2000. Botanical composition, soil and forage quality under different management regimes in Russian grasslands. *Agriculture Ecosystems & Environment* **80**:213-226.
- Miller, A. E., W. D. Bowman, and K. N. Suding. 2007. Plant uptake of inorganic and organic nitrogen: Neighbor identity matters. *Ecology* **88**:1832-1840.
- Minsky, M. L. 1965. Matter, Minds and Models. Pages 45-49 in International Federation of Information Processing Congress.
- Mitchell, C. E., D. Tilman, and J. V. Groth. 2002. Effects of grassland plant species diversity, abundance, and composition on foliar fungal disease. *Ecology* **83**:1713-1726.

- Mokany, K., J. Ash, and S. Roxburgh. 2008. Functional identity is more important than diversity in influencing ecosystem processes in a temperate native grassland. *Journal of Ecology* **96**:884-893.
- Mouillot, D., W. H. N. Mason, O. Dumay, and J. B. Wilson. 2005. Functional regularity: a neglected aspect of functional diversity. *Oecologia* **142**:353-359.
- Mulder, C. P. H., D. D. Uliassi, and D. F. Doak. 2001. Physical stress and diversity-productivity relationships: The role of positive interactions. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* **98**:6704-6708.
- Muller, J., P. Wernecke, and W. Diepenbrock. 2005. LEAFC<sub>3</sub>-N: a nitrogen-sensitive extension of the CO<sub>2</sub> and H<sub>2</sub>O gas exchange model LEAFC<sub>3</sub> parameterised and tested for winter wheat (*Triticum aestivum* L.). *Ecological Modelling* **183**:183-210.
- Naeem, N., S. F. Tjossem, D. Byers, C. Bristow, and S. Li. 1999. Plant neighborhood diversity and production. *Ecoscience* **6**:355-365.
- Naeem, S. 2002. Ecosystem consequences of biodiversity loss: The evolution of a paradigm. *Ecology* **83**:1537-1552.
- Naeem, S., L. J. Thompson, S. P. Lawler, J. H. Lawton, and R. M. Woodfin. 1994. Declining biodiversity can alter the performance of ecosystems. *Nature* **368**:734-737.
- Niinemets, U., and J. D. Tenhunen. 1997. A model separating leaf structural and physiological effects on carbon gain along light gradients for the shade-tolerant species *Acer saccharum*. *Plant Cell and Environment* **20**:845-866.
- Niklas, K. J., and B. J. Enquist. 2002a. Canonical rules for plant organ biomass partitioning and annual allocation. *American Journal of Botany* **89**:812-819.
- Niklas, K. J., and B. J. Enquist. 2002b. On the vegetative biomass partitioning of seed plant leaves, stems, and roots. *American Naturalist* **159**:482-497.
- Niklaus, P. A., E. Kandeler, P. W. Leadley, B. Schmid, D. Tscherko, and C. Körner. 2001. A link between plant diversity, elevated CO<sub>2</sub> and soil nitrate. *Oecologia* **127**:540-548.
- Norberg, J., D. P. Swaney, J. Dushoff, J. Lin, R. Casagrandi, and S. A. Levin. 2001. Phenotypic diversity and ecosystem functioning in changing environments: A theoretical framework. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* **98**:11376-11381.
- Novoplansky, A., and D. E. Goldberg. 2001. Effects of water pulsing on individual performance and competitive hierarchies in plants. *Journal of Vegetation Science* **12**:199-208.
- Old, G. H., J. C. Packman, and A. N. Calver. 2002. State of the art for biota (ecological) modelling. in HarmoniQuA: State of the art Report on QA guidelines, Copenhagen, Denmark.
- Osone, Y., A. Ishida, and M. Tateno. 2008. Correlation between relative growth rate and specific leaf area requires associations of specific leaf area with nitrogen absorption rate of roots. *New Phytologist* **179**:417-427.
- Osone, Y., and M. Tateno. 2005. Nitrogen absorption by roots as a cause of interspecific variations in leaf nitrogen concentration and photosynthetic capacity. *Functional Ecology* **19**:460-470.
- Parsons, A. J., J. H. M. Thornley, J. Newman, and P. D. Penning. 1994. A mechanistic model of some physical determinants of intake rate and diet selection in a 2-species temperate grassland sward. *Functional Ecology* **8**:187-204.
- Parton, W. J., J. M. O. Scurlock, D. S. Ojima, T. G. Gilmanov, R. J. Scholes, D. S. Schimel, T. Kirchner, J. C. Menaut, T. Seastedt, E. G. Moya, A. Kamnalrut, and J. I. Kinyamario. 1993. Observations and modeling of biomass and soil organic-matter dynamics for the grassland biome worldwide. *Global Biogeochemical Cycles* **7**:785-809.

- Patra, A. K., L. Abbadie, A. Clays-Josserand, V. Degrange, S. J. Grayston, N. Guillaumaud, P. Loiseau, F. Louault, S. Mahmood, S. Nazaret, L. Philippot, F. Poly, J. I. Prosser, and X. L. Roux. 2006. Effects of management regime and plant species on the enzyme activity and genetic structure of N-fixing, denitrifying and nitrifying bacterial communities in grassland soils. *Environmental Microbiology* **8**:1005-1016.
- Peco, B., A. M. Sanchez, and F. M. Azcarate. 2006. Abandonment in grazing systems: Consequences for vegetation and soil. *Agriculture Ecosystems & Environment* **113**:284-294.
- Peeters, A. 2004. Wild and sown grasses. Profiles of a temperate species selection: ecology, biodiversity and use. FAO and Blackwell Publishing, Rome.
- Petchey, O. L., and K. J. Gaston. 2002. Functional diversity (FD), species richness and community composition. *Ecology Letters* **5**:402-411.
- Pitman, A. J. 2003. The evolution of, and revolution in, land surface schemes designed for climate models. *International Journal of Climatology* **23**:479-510.
- Pontes, L. 2006. Diversité fonctionnelle des graminées prairiales : conséquences pour la productivité et pour la valeur nutritive. Blaise Pascal, Clermont-Ferrand.
- Pontes, L. D. S., J. F. Soussana, F. Louault, D. Andueza, and P. Carrere. 2007a. Leaf traits affect the above-ground productivity and quality of pasture grasses. *Functional Ecology* **21**:844-853.
- Pontes, L. S., P. Carrere, D. Andueza, F. Louault, and J. F. Soussana. 2007b. Seasonal productivity and nutritive value of temperate grasses found in semi-natural pastures in Europe: responses to cutting frequency and N supply. *Grass and Forage Science* **62**:485-496.
- Pornon, A., N. Escaravage, and T. Lamaze. 2007. Complementarity in mineral nitrogen use among dominant plant species in a subalpine community. *American Journal of Botany* **94**:1778-1785.
- Rajaniemi, T. K. 2003. Explaining productivity-diversity relationships in plants. *Oikos* **101**:449-457.
- Rajaniemi, T. K., V. J. Allison, and D. E. Goldberg. 2003. Root competition can cause a decline in diversity with increased productivity. *Journal of Ecology* **91**:407-416.
- Raunkiaer, C. 1934. The life forms of plants and statistical plant geography, Oxford.
- Raynaud, X., and P. W. Leadley. 2004. Soil characteristics play a key role in modeling nutrient competition in plant communities. *Ecology* **85**:2200-2214.
- Redfield, A. C. 1958. The biological control of chemical factors in the environment. *American Scientist*.
- Reich, P. B. 2002. Root-Shoot relations: optimality in acclimation and adaptation or the 'Emperor's New Clothes'? Pages 205-220 in Y. Waisel, E. Amram, and U. Kafkafi, editors. *Plant Roots: The Hidden Half*. Dekker Marcel, New York.
- Reich, P. B., C. Buschena, M. G. Tjoelker, K. Wrage, J. Knops, D. Tilman, and J. L. Machado. 2003. Variation in growth rate and ecophysiology among 34 grassland and savanna species under contrasting N supply: a test of functional group differences. *New Phytologist* **157**:617-631.
- Reich, P. B., D. S. Ellsworth, and M. B. Walters. 1998a. Leaf structure (specific leaf area) modulates photosynthesis-nitrogen relations: evidence from within and across species and functional groups. *Functional Ecology* **12**:948-958.
- Reich, P. B., D. S. Ellsworth, M. B. Walters, J. M. Vose, C. Gresham, J. C. Volin, and W. D. Bowman. 1999. Generality of leaf trait relationships: A test across six biomes. *Ecology* **80**:1955-1969.

- Reich, P. B., and J. Oleksyn. 2004. Global patterns of plant leaf N and P in relation to temperature and latitude. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* **101**:11001-11006.
- Reich, P. B., M. G. Tjoelker, M. B. Walters, D. W. Vanderklein, and C. Buschena. 1998b. Close association of RGR, leaf and root morphology, seed mass and shade tolerance in seedlings of nine boreal tree species grown in high and low light. *Functional Ecology* **12**:327-338.
- Revaillet, S., and C. Picon-Cochard. 2005. Méthodes de numérisation et d'analyse d'images de racines de graminées. *Cahiers techniques INRA* **55**:33-44.
- Ricklefs, R. E., and G. L. Miller. 2005. Ecology, 4th edition. Chiron Press, New York and Basingstoke.
- Rixen, C., C. Huovinen, K. Huovinen, V. Stockli, and B. Schmid. 2008. A plant diversity \* water chemistry experiment in subalpine grassland. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics* **10**:51-61.
- Roscher, C., S. Thein, B. Schmid, and M. Scherer-Lorenzen. 2008. Complementary nitrogen use among potentially dominant species in a biodiversity experiment varies between two years. *Journal of Ecology* **96**:477-488.
- Rozendaal, D. M. A., V. H. Hurtado, and L. Poorter. 2006. Plasticity in leaf traits of 38 tropical tree species in response to light; relationships with light demand and adult stature. *Functional Ecology* **20**:207-216.
- Sala, O. E., F. S. Chapin, J. J. Armesto, E. Berlow, J. Bloomfield, R. Dirzo, E. Huber-Sanwald, L. F. Huenneke, R. B. Jackson, A. Kinzig, R. Leemans, D. M. Lodge, H. A. Mooney, M. Oesterheld, N. L. Poff, M. T. Sykes, B. H. Walker, M. Walker, and D. H. Wall. 2000. Biodiversity - Global biodiversity scenarios for the year 2100. *Science* **287**:1770-1774.
- Saliendra, N. Z., J. S. Sperry, and J. P. Comstock. 1995. Influence of leaf water status on stomatal response to humidity, hydraulic conductance, and soil drought in *Betula occidentalis*. *Planta* **196**:357-366.
- Santiago, L. S., G. Goldstein, F. C. Meinzer, J. B. Fisher, K. Machado, D. Woodruff, and T. Jones. 2004. Leaf photosynthetic traits scale with hydraulic conductivity and wood density in Panamanian forest canopy trees. *Oecologia* **140**:543-550.
- Savage, V. M., C. T. Webb, and J. Norberg. 2007. A general multi-trait-based framework for studying the effects of biodiversity on ecosystem functioning. *Journal of Theoretical Biology* **247**:213-229.
- Schade, J. D., J. F. Espeleta, C. A. Klausmeier, M. E. McGroddy, S. A. Thomas, and L. X. Zhang. 2005. A conceptual framework for ecosystem stoichiometry: Balancing resource supply and demand. *Oikos* **109**:40-51.
- Schmid, B. 2002. The species richness-productivity controversy. *Trends in Ecology & Evolution* **17**:113-114.
- Schmid, B., A. Hector, P. Saha, and M. Loreau. 2008. Biodiversity effects and transgressive overyielding. *Journal of Plant Ecology* **1**:95-102.
- Schulze, E. D., and A. E. Hall. 1982. Stomatal responses, water loss and CO<sub>2</sub> assimilation rates of plants in contrasting environments. Pages 181-230 in O. L. Lange, P. S. Nobel, C. B. Osmond, and H. Ziegler, editors. *Physiological Plant Ecology II Water Relations and Carbon Assimilation*. Springer-Verlag, Berlin, Germany.
- Schulze, E. D., and H. A. Mooney. 1993. Biodiversity and ecosystem function. Pages xxvii + 525 pp. in *Biodiversity and ecosystem function*. Springer-Verlag GmbH & Co. KG, Berlin Germany.
- Schwinning, S., and J. R. Ehleringer. 2001. Water use trade-offs and optimal adaptations to pulse-driven arid ecosystems. *Journal of Ecology* **89**:464-480.

- Schwinning, S., and A. J. Parsons. 1995. Analysis of the coexistence mechanisms for grasses and legumes in grazing systems. *Journal of Ecology* **84**:799-813.
- Schwinning, S., and J. Weiner. 1998. Mechanisms determining the degree of size asymmetry in competition among plants. *Oecologia* **113**:447-455.
- Shipley, B. 2002. Cause and Correlation in Biology. A user's guide to path analysis, structural equations and causal inference. Cambridge University Press., Cambridge.
- Shipley, B., D. Vile, and E. Garnier. 2006. From plant traits to plant communities: A statistical mechanistic approach to biodiversity. *Science* **314**:812-814.
- Shipley, B., D. Vile, E. Garnier, I. J. Wright, and H. Poorter. 2005. Functional linkages between leaf traits and net photosynthetic rate: reconciling empirical and mechanistic models. *Functional Ecology* **19**:602-615.
- Silvertown, J. 2004. Plant coexistence and the niche. *Trends in Ecology & Evolution* **19**:605-611.
- Simioni, G., X. Le Roux, J. Gignoux, and A. S. Walcroft. 2004. Leaf gas exchange characteristics and water- and nitrogen-use efficiencies of dominant grass and tree species in a West African savanna. *Plant Ecology* **173**:233-246.
- Sinclair, T. R. 2005. Theoretical analysis of soil and plant traits influencing daily plant water flux on drying soils. *Agronomy Journal* **97**:1148-1152.
- Soussana, J.-F., and P. Loiseau. 2002. A grassland ecosystem model with individual based interactions (GEMINI) simulates fluctuations in the clover content of sown mixtures. Pages 358-359 in JL Durand, JC Emile, C Huyghe, and G. Lemaire, editors. EGF 2002. Multi-function grasslands. Quality Forages, Animal Products and Landscapes., La Rochelle, France.
- Soussana, J. F., and M. C. Arregui. 1995. Impact de l'association sur le niveau de nutrition azotée et la croissance du ray-grass anglais et du trèfle blanc. *Agronomie* **15**:81-96.
- Soussana, J. F., E. Casella, and P. Loiseau. 1996. Long-term effects of CO<sub>2</sub> enrichment and temperature increase on a temperate grass sward .2. Plant nitrogen budgets and root fraction. *Plant and Soil* **182**:101-114.
- Soussana, J. F., and M. Lafarge. 1998. Competition for resources between neighbouring species and patch-scale vegetation dynamics in temperate grasslands. *Annales de Zootechnie* **47**:371-382.
- Soussana, J. F., and J. L. Machado. 2000. Modelling the dynamics of temperate grasses and legumes in cut mixtures. Pages 169-190 in G. Lemaire, J. G. Hodgson, A. Moraes, C. Nabinger, and F. Carvalho, editors. Grassland Ecophysiology and Grazing Ecology. CABI publishing, Curitiba, Parana, Brazil.
- Soussana, J. F., F. R. Minchin, J. H. Macduff, N. Raistrick, M. T. Abberton, and T. P. T. Michaelson-Yeates. 2002. A simple model of feedback regulation for nitrate uptake and N<sub>2</sub> fixation in contrasting phenotypes of white clover. *Annals of Botany* **90**:425-425.
- Soussana, J. F., and A. Oliveira-Machado. 1999. Modelling the dynamics of temperate grasses and legumes under continuous grazing. Pages 403-407 in A. d. M. Ed., editor. Anais do Symposio Internacional "Grassland ecophysiology and grazing ecology", Curitiba UFPR, Brasil.
- Soussana, J. F., F. Teyssonneyre, C. Picon-Cochard, and L. Dawson. 2005. A trade-off between nitrogen uptake and use increases responsiveness to elevated CO<sub>2</sub> in infrequently cut mixed C<sub>3</sub> grasses. *New Phytologist* **166**:217-230.
- Soussana, J. F., F. Teyssonneyre, and J. Thiéry. 2000a. Un modèle dynamique d'allocation basé sur l'hypothèse d'une co-limitation de la croissance végétale par les absorptions de lumière et d'azote. Pages 87-116 in M. P. Bonhomme R., eds, editor. In: Fonctionnement des peuplements végétaux et environnement. INRA Editions.

- Soussana, J. F., F. Teyssonneyre, and J. M. Thiery. 2000b. Un modèle simulant les compétitions pour la lumière et pour l'azote entre espèces herbacées à croissance clonale. in INRA, editor. *Fonctionnement des peuplements végétaux sous contraintes environnementales.*, Paris.
- Southwood, T. R. E., V. K. Brown, P. M. Reader, and E. Mason. 1988. Some ecological characteristics of the primary trophic level of a secondary succession. *Proceedings of the Royal Society of London, B (Biological Sciences)* **234**:11-44.
- Spehn, E. M., A. Hector, J. Joshi, M. Scherer-Lorenzen, B. Schmid, E. Bazeley-White, C. Beierkuhnlein, M. C. Caldeira, M. Diemer, P. G. Dimitrakopoulos, J. A. Finn, H. Freitas, P. S. Giller, J. Good, R. Harris, P. Hogberg, K. Huss-Danell, A. Jumpponen, J. Koricheva, P. W. Leadley, M. Loreau, A. Minns, C. P. H. Mulder, G. O'Donovan, S. J. Otway, C. Palmborg, J. S. Pereira, A. B. Pfisterer, A. Prinz, D. J. Read, E. D. Schulze, A. S. D. Siamantziouras, A. C. Terry, A. Y. Troumbis, F. I. Woodward, S. Yachi, and J. H. Lawton. 2005. Ecosystem effects of biodiversity manipulations in European grasslands. *Ecological Monographs* **75**:37-63.
- Sperry, J. S. 2000. Hydraulic constraints on plant gas exchange. *Agricultural and Forest Meteorology* **104**:13-23.
- Srivastava, D. S., and M. Vellend. 2005. Biodiversity-ecosystem function research: Is it relevant to conservation? *Annual Review of Ecology Evolution and Systematics* **36**:267-294.
- Stachowicz, J. J., J. F. Bruno, and J. E. Duffy. 2007. Understanding the effects of marine biodiversity on communities and ecosystems. *Annual Review of Ecology Evolution and Systematics* **38**:739-766.
- Sterner, R. W., and J. J. Elser. 2002. Ecological stoichiometry: the biology of elements from molecules to the biosphere.
- Suding, K. N., D. E. Goldberg, and K. M. Hartman. 2003. Relationships among species traits: Separating levels of response and identifying linkages to abundance. *Ecology* **84**:1-16.
- Suding, K. N., and L. J. Goldstein. 2008. Testing the Holy Grail framework: using functional traits to predict ecosystem change. *New Phytologist* **180**:559-562.
- Sultan, S. E. 2000. Phenotypic plasticity for plant development, function and life history. *Trends in Plant Science* **5**:537-542.
- Suzuki, Y., A. Makino, and T. Mae. 2001. Changes in the turnover of Rubisco and levels of mRNAs of rbcL and rbcS in rice leaves from emergence to senescence. *Plant Cell and Environment* **24**:1353-1360.
- Swift, M. J., O. W. Heal, and J. M. Anderson. 1979. *Decomposition in terrestrial ecosystems.* Blackwell, Oxford.
- Tabourel-Tayot, F. 1997. Modélisation de la répartition des assimilats C et N d'une graminée pérenne (*Festuca arundinacea Schreb.*) pour différentes conditions de rayonnement et d'alimentation azotée. Université d'Orsay Paris 11, Paris.
- Taylor, D. R., L. W. Aarssen, and C. Loehle. 1990. On the relationship between R/K selection and environmental carrying-capacity. *Oikos* **58**:239-250.
- Thingstad, T. F. 1987. Utilization of N, P, and organic C by heterotrophic bacteria .1. Outline of a chemostat theory with a consistent concept of maintenance metabolism. *Marine Ecology-Progress Series* **35**:99-109.
- Thornley, J. H. M. 1972. A balanced quantitative model for root : shoot ratios in vegetative plants. *Annals of Botany* **36**:431-441.
- Thornley, J. H. M., and I. R. Johnson. 1990. Plant and crop modelling: a mathematical approach to plant and crop physiology. Pages xv + 669 pp. in *Plant and crop modelling: a mathematical approach to plant and crop physiology.* Oxford University Press, Oxford UK.

- Tilman, D. 1980. Resources - a graphical-mechanistic approach to competition and predation. *American Naturalist* **116**:362-393.
- Tilman, D., S. S. Kilham, and P. Kilham. 1982. Phytoplankton community ecology - the role of limiting nutrients. *Annual Review of Ecology and Systematics* **13**:349-372.
- Tilman, D. 1987. The importance of the mechanisms of interspecific competition. *The American Naturalist* **129**:769-774.
- Tilman, D. 1988. Plant strategies and the dynamics and structure of plant communities. Pages 360 pp. in *Plant strategies and the dynamics and structure of plant communities*. Princeton University Press, Princeton USA.
- Tilman, D. 1990. Mechanisms of plant competition for nutrients: the elements of a predictive theory of competition. Pages 117-141 in *Perspectives on plant competition*. Academic Press, Inc., San Diego, California USA.
- Tilman, D. 1997a. Biodiversity and ecosystem functioning. Pages 93-112 in *Nature's services: societal dependence on natural ecosystems*. Island Press, Washington USA.
- Tilman, D. 1997b. Community invasibility, recruitment limitation, and grassland biodiversity. *Ecology* **78**:81-92.
- Tilman, D. 2004. Niche tradeoffs, neutrality, and community structure: A stochastic theory of resource competition, invasion, and community assembly. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* **101**:10854-10861.
- Tilman, D. 2007. Resource competition and plant traits: a response to Craine et al. 2005. *Journal of Ecology* **95**:231-234.
- Tilman, D., and J. A. Downing. 1994. Biodiversity and stability in grasslands. *Nature* **367**:363-365.
- Tilman, D., S. S. Kilham, and P. Kilham. 1982. Phytoplankton Community Ecology - the Role of Limiting Nutrients. *Annual Review of Ecology and Systematics* **13**:349-372.
- Tilman, D., J. Knops, D. Wedin, P. Reich, M. Ritchie, and E. Siemann. 1997. The influence of functional diversity and composition on ecosystem processes. *Science* **277**:1300-1302.
- Tilman, D., C. L. Lehman, and C. E. Bristow. 1998. Diversity-stability relationships: Statistical inevitability or ecological consequence? *American Naturalist* **151**:277-282.
- Tilman, D., and S. Pacala. 1993. The maintenance of species richness in plant communities. in R. E. Ricklefs and D. Schlüter, editors. *Species diversity in ecological communities*. University of Chicago Press, Chicago.
- Tilman, D., and D. Wedin. 1991. Dynamics of nitrogen competition between successional grasses. *Ecology* **72**:1038-1049.
- Tilman, D., D. Wedin, and J. Knops. 1996. Productivity and sustainability influenced by biodiversity in grassland ecosystems. *Nature* **379**:718-720.
- Tjoelker, M. G., J. M. Craine, D. Wedin, P. B. Reich, and D. Tilman. 2005. Linking leaf and root trait syndromes among 39 grassland and savannah species. *New Phytologist* **167**:493-508.
- Tomlinson, K. W., J. G. Dominy, J. W. Hearne, and T. G. O'Connor. 2007. A functional-structural model for growth of clonal bunchgrasses. *Ecological Modelling* **202**:243-264.
- Tuzet, A., A. Perrier, and R. Leuning. 2003. A coupled model of stomatal conductance, photosynthesis and transpiration. *Plant Cell and Environment* **26**:1097-1116.
- van der Heijden, M. G. A., J. N. Klironomos, M. Ursic, P. Moutoglis, R. Streitwolf-Engel, T. Boller, A. Wiemken, and I. R. Sanders. 1998. Mycorrhizal fungal diversity determines plant biodiversity, ecosystem variability and productivity. *Nature* **396**:69-72.
- van Wijk, M. T. 2007. Predicting ecosystem functioning from plant traits: Results from a multi-scale ecophysiological modeling approach. *Ecological Modelling* **203**:453-463.

- Vile, D., E. Garnier, B. Shipley, G. Laurent, M. L. Navas, C. Roumet, S. Lavorel, S. Diaz, J. G. Hodgson, F. Lloret, G. F. Midgley, H. Poorter, M. C. Rutherford, P. J. Wilson, and I. J. Wright. 2005. Specific leaf area and dry matter content estimate thickness in laminar leaves. *Annals of Botany* **96**:1129-1136.
- Vile, D., B. Shipley, and E. Garnier. 2006. Ecosystem productivity can be predicted from potential relative growth rate and species abundance. *Ecology Letters* **9**:1061-1067.
- Violle, C., M. L. Navas, D. Vile, E. Kazakou, C. Fortunel, I. Hummel, and E. Garnier. 2007. Let the concept of trait be functional! *Oikos* **116**:882-892.
- Vitousek, P. 1982. Nutrient cycling and nutrient use efficiency. *American Naturalist* **119**:553-572.
- Vitousek, P. M. 1997. Human domination of Earth's ecosystems. *Science* **278**:21-21.
- Wardle, D. A., K. I. Bonner, and K. S. Nicholson. 1997. Biodiversity and plant litter: Experimental evidence which does not support the view that enhanced species richness improves ecosystem function. *Oikos* **79**:247-258.
- Wedin, D., and D. Tilman. 1993. Competition among grasses along a nitrogen gradient: initial conditions and mechanisms of competition. *Ecological Monographs* **63**:199-229.
- Weigelt, A., J. Schumacher, C. Roscher, and B. Schmid. 2008. Does biodiversity increase spatial stability in plant community biomass? *Ecology Letters* **11**:338-347.
- West, G. B., J. H. Brown, and B. J. Enquist. 1997. A general model for the origin of allometric scaling laws in biology. *Science* **276**:122-126.
- West, G. B., J. H. Brown, and B. J. Enquist. 1999. A general model for the structure and allometry of plant vascular systems. *Nature* **400**:664-667.
- Westoby, M., D. S. Falster, A. T. Mole, P. A. Vesk, and I. J. Wright. 2002. Plant ecological strategies: some leading dimensions of variation between species. *Annual Review of Ecology and Systematics* **33**:125-159.
- Whittaker, R. H. 1972. Evolution and measurement of species diversity. *Taxon* **21**:213-251.
- Wilson, J. B. 1987. Competition between upland grasses: root and shoot competition between *Deschampsia flexuosa* and *Festuca ovina*. *Acta oecologica. Oecologia generalis* **8**:501-509.
- Wirth, C., M. Fisher, and A. Kleidon. 2008. Modelling biodiversity-ecosystem functioning relations in grasslands with special reference to mechanisms related to plasticity. Max Planck Institute, Jena, Deutschland.
- Wohlfahrt, G., M. Bahn, E. Haubner, I. Horak, W. Michaeler, K. Rottmar, U. Tappeiner, and A. Cernusca. 1999. Inter-specific variation of the biochemical limitation to photosynthesis and related leaf traits of 30 species from mountain grassland ecosystems under different land use. *Plant Cell and Environment* **22**:1281-1296.
- Wohlfahrt, G., M. Bahn, I. Horak, U. Tappeiner, and A. Cernusca. 1998. A nitrogen sensitive model of leaf carbon dioxide and water vapour gas exchange: application to 13 key species from differently managed mountain grassland ecosystems. *Ecological Modelling* **113**:179-199.
- Wohlfahrt, G., M. Bahn, U. Tappeiner, and A. Cernusca. 2000. A model of whole plant gas exchange for herbaceous species from mountain grassland sites differing in land use. *Ecological Modelling* **125**:173-201.
- Wong, S. C., I. R. Cowan, and G. D. Farquhar. 1979. Stomatal conductance correlates with photosynthetic capacity. *Nature* **282**:424-426.
- Wright, I. J., P. K. Groom, B. B. Lamont, P. Poot, L. D. Prior, P. B. Reich, E. D. Schulze, E. J. Veneklaas, and M. Westoby. 2004a. Leaf trait relationships in Australian plant species. *Functional Plant Biology* **31**:551-558.



- Wright, I. J., P. B. Reich, and M. Westoby. 2001. Strategy shifts in leaf physiology, structure and nutrient content between species of high- and low-rainfall and high- and low-nutrient habitats. *Functional Ecology* **15**:423-434.
- Wright, I. J., P. B. Reich, M. Westoby, D. D. Ackerly, Z. Baruch, F. Bongers, J. Cavender-Bares, T. Chapin, J. H. C. Cornelissen, M. Diemer, J. Flexas, E. Garnier, P. K. Groom, J. Gulias, K. Hikosaka, B. B. Lamont, T. Lee, W. Lee, C. Lusk, J. J. Midgley, M. L. Navas, U. Niinemets, J. Oleksyn, N. Osada, H. Poorter, P. Poot, L. Prior, V. I. Pyankov, C. Roumet, S. C. Thomas, M. G. Tjoelker, E. J. Veneklaas, and R. Villar. 2004b. The worldwide leaf economics spectrum. *Nature* **428**:821-827.
- Wu, Z., A. O. Skjelvag, and O. H. Baadshaug. 2004. Quantification of photoperiodic effects on growth of *Phleum pratense*. *Annals of Botany* **94**:535-543.
- Wullschlegel, S. D. 1993. Biochemical limitations to carbon assimilation in C<sub>3</sub> plants - A retrospective analysis of the A/C<sub>i</sub> curves from 109 species. *Journal of Experimental Botany* **44**:907-920.
- Yachi, S., and M. Loreau. 1999. Biodiversity and ecosystem productivity in a fluctuating environment: The insurance hypothesis. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* **96**:1463-1468.
- Yee, T. W., and N. D. Mitchell. 1991. Generalized additive models in plant ecology. *Science* **2**:587-602.
- Yin, X., and A. Schapendonk. 2004. Simulating the partitioning of biomass and nitrogen between roots and shoot in crop and grass plants. *Njas-Wageningen Journal of Life Sciences* **51**:407-426.