



**THÈSE / UNIVERSITÉ DE RENNES 1**  
*sous le sceau de l'Université Européenne de Bretagne*

pour le grade de  
**DOCTEUR DE L'UNIVERSITÉ DE RENNES 1**

*Mention : Biologie*

**Ecole doctorale Vie - Agro - Santé**

présentée par

**Pierre Chanteloup**

Préparée à l'unité de recherche 6553 Ecobio  
Ecosystèmes, Biodiversité, Evolution  
UFR Sciences de la Vie et de l'Environnement

---

**Patrons  
d'organisation des  
traits aériens et  
racinaires en prairies  
humides : liens avec  
la production  
primaire (quantité et  
qualité).**

**Thèse soutenue à Rennes  
le 16 Janvier 2013**

devant le jury composé de :

**Joëlle Fustec**

MC ESA Angers / *rapporteur*

**Arnaud Elger**

MC Univ. Paul Sabatier Toulouse 3 / *rapporteur*

**Gabrielle Thiébaud**

Pr Univ. Rennes 1 / *examineur*

**Jan-Bernard Bouzillé**

Pr Univ. Rennes 1 / *co-directeur de thèse*

*Membre invité :*

**Anne Bonis**

CR Univ. Rennes 1 / *directrice de thèse*





## REMERCIEMENTS

En premier lieu, je tiens à remercier Anne Bonis qui m'a encadré tout au long de cette thèse. Je n'aurais pu réaliser ce travail sans son aide et ses très nombreux conseils et la remercie pour sa disponibilité sans faille. Je remercie Jan-Bernard Bouzillé pour avoir accepté de co-encadrer cette thèse, pour m'avoir accueilli dans son équipe lors de mon stage de Master 2 et pour avoir initié les travaux que nous menons dans les prairies du Marais Poitevin. Je tiens également à remercier les occupants du couloir et membres de l'équipe Forbio, devenue SDD, (Gabrielle Thiébaud, Ahmed Aidoud, Vincent Jung, Christine Tyrant et Fabienne Defrance, Françoise Forgeard et Françoise Rozé) pour leur accueil et leurs conseils. Je remercie sincèrement Joëlle Fustec, Arnaud Elger et Gabrielle Thiébaud pour avoir accepté de lire et de juger ce travail.

Un grand merci également aux membres de mon comité de thèse pour le temps qu'ils m'ont accordé et pour leurs remarques qui ont permis d'orienter mon travail : Catherine Roumet, Nicolas Montès et Françoise Binet. Un très grand merci à Philippe Laine qui a accepté d'être le tuteur de cette thèse et avec qui j'ai eu le grand plaisir de collaborer afin d'étudier l'acquisition de l'azote chez les plantes du Marais Poitevin. J'en profite pour remercier tous les membres de l'UMR EVA à Caen qui ont pris en charge la préparation et l'analyse des échantillons. Un grand merci également à Christian Damgaard pour l'aide qu'il m'a apporté sur le modèle nul.

Les manips de suivi de la végétation, leur mise en place sur le terrain et surtout l'analyse des traits racinaires (sacrées racines !) n'auraient tout simplement pas été possibles sans l'aide du personnel technique et des nombreux stagiaires qui ont pris part à ce travail de thèse. Un très grand merci tout d'abord à Olivier Jambon qui m'a très souvent suivi dans le marais et en a sacrément bavé avec les racines (une pensée aussi pour les bonnes soirées passées aux Guifettes) et à Guillaume Bouger qui était également régulièrement du déplacement. Un grand merci à tous les "permanents" qui m'ont apporté leur aide précieuse (Valérie, Fouad, Thierry, Louis, Jean-Luc, Nathalie, Marie-Paule et Jean-Pierre). Et enfin un grand merci aux contractuels et stagiaires qui ont mis la main à la pâte (Frédéric J., Michel, Frédéric C., Alexis, Camille, Julia, Marine, Vincent, Estelle, Marion, Aurore et Rodolfo qui est venu de son laboratoire en Italie pour se former à l'étude des racines). J'espère sincèrement n'oublier personne !

Ce travail n'aurait pas non plus été possible sans le soutien et la collaboration du Parc Interrégional du Marais Poitevin et de la Mairie des Magnils-Reigniers qui assurent l'entretien du dispositif expérimental. Mes remerciements vont en particulier à Didier Naudon et Régis Pasquier pour leur disponibilité et leur accueil à la "maison du marais".

Merci également au personnel administratif qui a grandement facilité le déroulement de cette thèse, les achats de matériel et les missions de terrain : Jocelyne, Sandra, Tifenn et Valérie.

Merci aux "collègues" Lise et Anne-Kristel pour les coups de mains, les discussions, le soutien et les bons moments passés. Une pensée également pour les anciens thésards et post-doc de l'équipe (Benoit, Nicolas, Marie-Lise, Amandine) et pour tous les doctorants et personnels d'Ecobio croisés au cours de cette thèse

Merci à mes parents, à mes grands-parents, à mon frère et à toute ma famille pour leur soutien sans faille. Merci également à tous les copains, restés dans le coin ou partis vers des contrées lointaines, avec qui j'ai partagé tant de bons moments ces dernières années.

Enfin, un énorme merci à Charlène avec qui je partage ma vie. Elle aussi a beaucoup participé à ce travail en m'accompagnant sur le terrain ou en passant des journées à trier des brins d'herbe ou des racines. Mais elle m'a surtout soutenu malgré mes doutes et a su m'épauler tout au long de cette thèse.





## **SOMMAIRE**

<b>INTRODUCTION GÉNÉRALE</b>	<b>1</b>
<b>CHAPITRE I</b>	
Caractérisation des stratégies aériennes et racinaires chez 18 espèces prairiales	19
<b>CHAPITRE II</b>	
Caractérisation du potentiel d'acquisition de l'azote minéral chez 20 espèces prairiales. Quels axes de différenciation entre espèces ? Quels liens avec les traits racinaires et aériens ?	53
<b>CHAPITRE III</b>	
Comment la structure fonctionnelle des assemblages varie-t-elle le long de gradients environnementaux ?	87
<b>CHAPITRE IV</b>	
a) Functional diversity in root and aboveground traits in a fertile grassland shows a detrimental effect on productivity.	117
b) Structure fonctionnelle et digestibilité de la biomasse végétale en prairies humides.	141
<b>DISCUSSION GÉNÉRALE</b>	<b>155</b>
<b>RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES</b>	<b>175</b>
<b>VALORISATION</b>	<b>195</b>









## LISTE DES ABRÉVIATIONS

Abréviation	Signification (unité)
<i>Variables</i>	
CWM	Valeur de trait agrégée
Ecp	Conductivité électrique du sol (mS/m)
ES	Effect Size
FD	Diversité fonctionnelle
FD <sub>Q</sub>	Indice de diversité fonctionnelle de Rao
H2O	Teneur en eau du sol (%)
Nmin	Teneur en azote minéral du sol (mg/g <sub>sol sec</sub> )
NPP	Production primaire nette (g/m <sup>2</sup> /j)
NUR	Vitesse d'absorption de l'azote (µg/gMS <sub>racinaire</sub> /j)
prod	
<i>Traits fonctionnels</i>	
CN	Rapport C/N foliaire
Diam	Diamètre racinaire moyen (mm)
Hrep	Hauteur reproductive (cm)
LCC	Teneur en carbone foliaire (mg/g)
LDMC	Teneur en matière sèche foliaire (mg/g)
LNC	Teneur en azote foliaire (mg/g)
PNC	Teneur en azote de la plante entière (mg/g)
Prop01, %FineRoots	Proportion de racines ayant un diamètre inférieur à 0,1mm (%)
RD90	Profondeur au dessus de laquelle se situe 90% de la biomasse racinaire
RNC	Teneur en azote du compartiment racinaire (mg/g)
RTD	Densité des tissus racinaires (g/m <sup>3</sup> )
SLA	Surface spécifique foliaire (m <sup>2</sup> /kg)
SNC	Teneur en azote du compartiment aérien (mg/g)
SRA	Surface spécifique racinaire (m <sup>2</sup> /kg)
<i>Espèces</i>	
Abul, Ab	<i>Alopecurus bulbosus</i>
Asto, As	<i>Agrostis stolonifera</i>
Bcom, Bc	<i>Bromus commutatus</i>
Bper, Bp	<i>Bellis perennis</i>
Bten, Bt	<i>Bupleurum tenuissimum</i>
Ccri, Cc	<i>Cynosurus cristatus</i>
Cdiv, Cd	<i>Carex divisa</i>
Erep, Er	<i>Elymus repens</i>
Hmar, Hm	<i>Hordeum marinum</i>
Hsec, Hs	<i>Hordeum secalinum</i>
Jger, Jg	<i>Juncus gerardii</i>
Lper, Lp	<i>Lolium perenne</i>
Ltar, Lt	<i>Leontodon taraxacoïdes</i>
Pcor, Pc	<i>Plantago coronopus</i>
Pstri, Ps	<i>Parapholis strigosa</i>
Ptri, Pt	<i>Poa trivialis</i>
Rsar, Rs	<i>Ranunculus sardous</i>
Tres, Tr	<i>Trifolium resupinatum</i>
Tsqu, Tsq	<i>Trifolium squamosum</i>
Tsub, Tsu	<i>Trifolium subterraneum</i>



# **INTRODUCTION GÉNÉRALE**



## INTRODUCTION GÉNÉRALE

La "révolution verte" montre aujourd'hui ses limites tant en matière d'augmentation des rendements que du fait de la production d'effets délétères sur l'environnement. L'enjeu actuel consiste donc à trouver les modalités de gestion agricole qui permettraient une gestion durable des systèmes agro-écologiques (Foley et al. 2005), tout en maintenant un fort rendement. Les travaux de Griffon (2007), qui ont conduit à plusieurs appels d'offre à l'échelle nationale (cf. ANR "Agrobiosphère" 2011, 2012 & 2013), attestent du caractère très actuel de cette problématique et également de l'importance des questions scientifiques soulevées. Il reste en effet à résoudre nombre de questions avant de pouvoir mettre en œuvre une telle "agriculture écologiquement intensive".

L'objectif général consiste à identifier les différentes conditions qui s'accordent avec un fonctionnement optimal des écosystèmes et permettent, ainsi, une transition vers une agriculture écologiquement intensive et à haute valeur environnementale. Parmi les pistes disponibles, de nombreux travaux suggèrent ou démontrent l'importance des différentes composantes de la biodiversité (*i.e.* composition des communautés, diversité spécifique et fonctionnelle, diversité génétique) pour les services rendus par les écosystèmes (*e.g.* Daily et al. 1997 ; M.E.A. 2005 ; Hooper et al. 2005 ; Fischer et al. 2006 ; Lavorel et al. 2011 ; Lavorel & Grigulis 2012). L'expression "services rendus par les écosystèmes" désigne ici les bénéfices fournis à l'homme par les écosystèmes, qui peuvent par exemple concerner les cycles biogéochimiques, l'approvisionnement en nourriture et matériaux, la régulation du climat ou encore la valeur esthétique et patrimoniale des écosystèmes (M.E.A. 2005).

Les prairies naturelles et semi-naturelles pâturées constituent des systèmes très répandus (Conant 2002) et susceptibles de rendre de très nombreux services à la société. Elles sont à la base de l'élevage traditionnel dans de nombreux pays et incontournables dans toutes les zones de fortes contraintes telles que les zones humides, les régions montagneuses ou les zones semi-arides. Ces agro-écosystèmes peuvent présenter un niveau élevé de diversité floristique ainsi qu'une grande diversité faunistique en offrant refuges, sites d'alimentation et sites de reproduction pour de nombreuses espèces animales (Van Wieren 1998). Gérées de manière extensive, les prairies pâturées représentent très souvent un modèle de gestion durable des espaces naturels conciliant enjeux écologiques et agronomiques (Isselstein et al. 2007). D'un point de vue économique, ces systèmes sont support d'une activité pastorale et peuvent également contribuer au secteur économique lié au "tourisme vert".



Ce travail de thèse vise à analyser les liens entre la structure des communautés végétales et leurs performances sur le plan de la quantité de biomasse produite et de la qualité de cette biomasse. Ces questions ont été explorées en considérant la structure fonctionnelle des communautés rencontrées dans les prairies humides du Marais Poitevin. En particulier les valeurs moyennes de traits fonctionnels, étudiées *via* les "valeurs de traits agrégées", et la diversité fonctionnelle, étudiée *via* l'indice de diversité fonctionnelle de Rao. Les caractéristiques des assemblages d'espèces ou communautés locales ont été définies à la fois sur le plan des traits aériens (Marion 2010) et sur le plan des traits racinaires.

Dans le cadre de ce travail, cinq traits racinaires ont été mesurés pour 20 espèces prairiales : le diamètre racinaire moyen, la proportion de racines fines, la surface spécifique racinaire, la profondeur d'enracinement et la densité des tissus racinaires. Ces mesures ont été réalisées sur des plantes cultivées en monocultures sur sol de jardin (*i.e.* en conditions semi-contrôlées). La caractérisation des traits racinaires a constitué un des axes majeurs de ce travail mais également un défi sur le plan technique et du temps de travail imparti. Les traits racinaires sont en effet très rarement pris en compte dans l'étude des caractéristiques fonctionnelles des espèces en raison de la lourdeur des protocoles devant être mis en œuvre, tant en ce qui concerne la récolte des systèmes racinaires que la mesure de ces traits à proprement parler (Craine et al. 2002 ; Holdaway et al. 2011). Il s'agit pourtant d'une dimension essentielle de la stratégie des plantes, en prise directe avec l'acquisition des ressources. En cela, les traits racinaires étaient incontournables puisqu'il s'agissait dans ce travail d'apprécier si, et comment :

(i) Certaines stratégies fonctionnelles – notamment racinaires – pouvaient s'avérer déterminantes pour l'acquisition des principales ressources limitantes (l'eau et l'azote dans le système étudié).

(ii) Ces stratégies racinaires étaient déterminantes pour le cycle de l'azote (*cf.* Rossignol 2006) et la fourniture de services (sur le plan agronomique en particulier) dans ces agro-écosystèmes.

Les caractéristiques fonctionnelles sont également impliquées dans les processus d'assemblage des communautés et conditionnent le passage des espèces au travers des différents filtres abiotiques et biotiques rencontrés (Keddy 1992). Ce travail de thèse cherchera à déterminer si le principe de similarité limitée (MacArthur & Levins 1967), attendu sous l'hypothèse de différenciation de niche, est effectivement à l'origine de valeurs de traits contrastées chez les espèces en coexistence. Il visera également à étudier l'effet des gradients

environnementaux sur les patrons de divergence ou convergence des valeurs de traits au sein des communautés (Grime 2006).

Cette thèse, qui associe des approches de terrain et des expérimentations conduites en conditions semi-contrôlées, comporte quatre chapitres :

- L'objectif du premier chapitre est de caractériser les stratégies fonctionnelles aériennes et racinaires des espèces végétales les plus abondantes au sein des communautés végétales étudiées dans le cadre de cette thèse.
- Le but du second chapitre est de définir le potentiel d'acquisition de l'azote minéral chez ces mêmes espèces.
- Le troisième chapitre porte sur le lien entre la structure fonctionnelle des assemblages et les gradients environnementaux rencontrés au sein du site d'étude.
- Enfin, le quatrième chapitre a pour ambition de mettre en évidence les relations entre la structure fonctionnelle des assemblages et la production de fourrage, tant sur le plan quantitatif que qualitatif.

## **I - Stratégies d'acquisition et d'utilisation des ressources : vers des syndromes de traits racinaires et aériens ?**

Il est aujourd'hui admis que les traits fonctionnels (*sensu* Violle et al. 2007 : un paramètre morphologique, physiologique ou phénologique, mesuré au niveau de l'individu, qui influence sa performance dans l'écosystème) permettent d'approcher l'écologie des espèces et les stratégies végétales (Lavorel & Garnier 2002 ; Lavorel et al. 2007). Les traits ne sont pas indépendants les uns des autres et des études menées à l'échelle globale ont montré, à partir de l'étude des traits aériens, l'existence d'un "world-wide leaf economics spectrum" (Wright et al. 2004 ; Diaz et al. 2004) qui décrit un continuum de stratégies végétales allant de l'exploitation rapide des ressources à la conservation des nutriments.

Un objectif du travail présenté dans le premier chapitre est d'examiner si, comme au niveau du compartiment aérien, il existe des interrelations entre les différents traits racinaires. Nous étudierons ensuite si les éventuels syndromes de traits racinaires permettent de caractériser différentes stratégies d'acquisition des ressources du sol. Les études actuellement disponibles permettent d'émettre des hypothèses quant aux stratégies et relations entre traits attendues au niveau du compartiment racinaire : une stratégie "exploitative" serait caractérisée

par des racines fines, à la durée de vie courte, présentant une teneur élevée en azote et une surface spécifique racinaire (*i.e.* surface racinaire par unité de biomasse) élevée (Tjoelker et al. 2005 ; Roumet et al. 2006 ; Mokany & Ash 2008). A l'autre extrémité de ce probable continuum de stratégies racinaires, une stratégie de conservation des ressources correspondrait à des racines à longue durée de vie, de diamètre plus important, de densité élevée et présentant une faible teneur en azote (Wahl & Ryser 2000 ; Craine et al. 2001 ; Roumet et al. 2006 ; Hummel et al. 2007).

Un second objectif de ce travail est d'analyser les relations entre traits aériens et racinaires chez les espèces prairiales étudiées. Il s'agit notamment de déterminer si les stratégies aériennes reflètent les stratégies racinaires des espèces. Les résultats de plusieurs études vont dans ce sens (Roumet et al. 2006 ; Hummel et al. 2007 ; Mokany & Ash 2008) et les travaux effectués par Freschet et al (2010) plaident pour l'existence d'un "plant economics spectrum" à l'image du "leaf economics spectrum" décrit par Wright et al. en 2004. Analyser si ces deux familles de traits co-varient a également pour objectif de déterminer s'il est possible d'approcher les traits racinaires à partir des traits aériens, plus faciles à mesurer.

Enfin, ce travail vise à mettre en évidence des groupes d'espèces sur la base de leurs caractéristiques racinaires et à tester si ces groupes coïncident avec des typologies déjà proposées telles que la classification de Raunkiaer, la distinction entre annuelles et pérennes, ou encore entre mono- et dicotylédones.

## **II - Acquisition de l'azote minéral, contrastes interspécifiques et lien avec les stratégies des espèces :**

Des travaux antérieurs ont montré que l'azote est le principal nutriment limitant au sein des prairies étudiées (Marion 2010). Ils ont également mis en évidence une forte hétérogénéité spatiale et temporelle de la disponibilité de l'azote minéral et de balance ammonium/nitrate dans ces prairies (Rossignol 2006 ; Rossignol et al. 2006, 2011). Le principal objectif du second chapitre est, sur cette base, de déterminer si les espèces présentes au sein des assemblages étudiés présentent des stratégies d'acquisition de l'azote différentes. Nous examinerons ensuite dans quelle mesure des contrastes entre espèces pourraient expliquer la coexistence et les succès relatifs des différentes espèces *in natura*. La littérature indique qu'une répartition de la ressource azotée entre les espèces en coexistence peut permettre à différentes espèces de limiter leurs interactions négatives en dépit de la disponibilité limitée de cette ressource (Loreau & Hector 2001 ; Silvertown 2004). Cette répartition de la ressource

azotée peut se produire au travers d'une complémentarité spatiale et temporelle de l'acquisition de l'azote entre les différentes espèces (McKane et al. 1990 ; Duke & Caldwell 2001), ou bien *via* l'exploitation de sources d'azote distinctes (*e.g.* azote ammoniacal *vs.* azote nitrique, McKane et al. 2002 ; Kahmen et al. 2006 ; Harrison et al. 2007 ; Miller et al. 2007).

Pour explorer ces différentes pistes, une expérimentation en conditions semi-contrôlées a été mise en place afin de caractériser le potentiel d'acquisition comparé de l'azote ammoniacal et nitrique par les 20 espèces les plus fréquemment rencontrées dans les prairies humides du Marais Poitevin. Il est le fruit d'une collaboration avec Philippe Laine (UMR 950 EVA, Université de Caen-Basse Normandie) qui a permis l'étude de l'acquisition de l'azote *via* l'utilisation de l'isotope stable  $^{15}\text{N}$ .

Ce travail expérimental vise également à étudier les liens qui existent (i) entre les différents paramètres physiologiques mesurés (*i.e.* concentration en azote des différents organes, quantité totale d'azote absorbée et vitesse d'absorption de l'azote nitrique ou ammoniacal) et (ii) entre ces paramètres physiologiques et les traits et stratégies fonctionnelles des espèces.

### **III - Variabilité de la structure fonctionnelle des assemblages le long des gradients environnementaux :**

La question de l'influence des paramètres environnementaux sur la structure des communautés végétales est centrale en écologie des communautés (*e.g.* Grime 2006 ; Wilson & Stubbs 2012). Outre son intérêt sur le plan fondamental, cette question présente un intérêt dans le cadre de la gestion des communautés, en particulier des agro-écosystèmes. Ceux-ci peuvent en effet faire l'objet de modifications du niveau de ressources disponibles, *via* une fertilisation, et d'un contrôle du niveau de perturbation au travers des modalités de gestion par le pâturage ou la fauche.

Dans cette thèse, deux gradients environnementaux ont été pris en compte, un gradient édaphique et un gradient de pâturage. L'objectif central du troisième chapitre consiste à présenter comment, et dans quelle mesure, la position des assemblages locaux sur ces gradients détermine leur structure fonctionnelle tant sur le plan de l'appareil aérien que racinaire.

L'approche "traits fonctionnels" a déjà montré qu'elle permet d'apporter une meilleure compréhension des patrons de structuration des communautés (McGill et al. 2006 ; Westoby & Wright 2006). Elle permet en particulier de gagner en généralité par rapport aux études

basées sur l'identité des espèces. A partir des valeurs de traits et des abondances spécifiques mesurées *in natura*, la structure fonctionnelle de 10 assemblages locaux a été caractérisée *via* (i) les valeurs de traits agrégées (Garnier et al. 2004) et (ii) l'indice de diversité fonctionnelle de Rao (Ricotta 2005 ; Lepš et al. 2006). Les valeurs de traits agrégées (ou CWM pour "Community Weighted Mean") permettent d'approcher la valeur moyenne des traits au sein des assemblages. L'indice de diversité fonctionnelle de Rao (FD<sub>Q</sub>) permet pour sa part de mesurer la dispersion des valeurs de traits (Ricotta & Moretti 2011). L'étude de l'évolution de ces deux indices le long des gradients de stress (*i.e.* gradient édaphique) et de perturbation (*i.e.* gradient de pâturage) vise à caractériser la réponse des assemblages aux conditions environnementales en termes de "traits moyens" et de patrons de divergence ou de convergence des valeurs de traits.

Des principes généraux ont été proposés depuis longtemps et sont reconnus pour leur rôle essentiel dans l'assemblage des communautés végétales : l' "habitat filtering" (Keddy 1992) et la "limiting similarity" (MacArthur & Levins 1967). Leur généralité et leur importance relative reste cependant très discutée (*e.g.* Grime 2006 ; Wilson 2007 ; Mouillot et al. 2007 ; Bernard-Verdier et al. 2012).

Les résultats attendus sur le plan des traits agrégés sont relativement clairs, de nombreuses études ayant montré des liens marqués entre les valeurs moyennes de traits et des gradients environnementaux (*e.g.* Garnier et al. 2004 ; Cornwell & Ackerly 2009 ; Vandewalle et al. 2010 ; Sonnier et al. 2010). Sur le plan des patrons de divergence ou de convergence des traits, les résultats de la littérature sont plus récents et plus contradictoires. Ils montrent que ces patrons dépendent de l'influence relative des filtres environnementaux mais également qu'ils dépendent fortement du trait considéré (Cornwell & Ackerly 2009 ; Pakeman et al. 2011 ; Bernard-Verdier et al. 2012). Certains auteurs tels que Mouillot et al. (2007) et Schamp & Aarssen (2009) s'accordent sur le fait que des patrons de convergence sont attendus en présence de filtres abiotiques forts et que des patrons de divergence sont attendus si les interactions biotiques dominent. D'autres auteurs affirment au contraire qu'un niveau élevé de compétition interspécifique constitue un filtre fort qui doit conduire à une convergence des valeurs de traits (Chesson 2000 ; Scheffer & van Ness 2006). Il semble par ailleurs que les traits fonctionnels liés à l'acquisition des ressources et les traits liés à la phase de régénération répondent différemment aux gradients environnementaux (Grime 2006 ; Swenson & Enquist 2009).

#### **IV - Structure fonctionnelle et services rendus par les assemblages :**

Déterminer la nature et l'intensité des liens qui peuvent exister entre la structure des assemblages et le fonctionnement des écosystèmes constitue également un enjeu majeur en écologie (M.E.A. 2005 ; Hooper et al. 2005 ; Lavorel & Grigulis 2012). Les premières études visant explicitement à tester la relation entre la diversité des communautés végétales et leur fonctionnement sont apparues au milieu des années 1990 (e.g. Schulze & Mooney 1993 ; Naeem et al. 1994 ; Tilman et al. 1997). Basés sur l'étude d'assemblages expérimentaux, ces travaux ont généralement mis en évidence un lien positif entre la richesse spécifique et les services rendus par les écosystèmes, sans toutefois arriver à un consensus (voir Balnavera et al. 2006 pour un article de synthèse). Néanmoins, au-delà d'un effet de la richesse spécifique sur le fonctionnement des communautés végétales, certaines de ces études ont mis en évidence le rôle majeur joué par la richesse en terme de groupes fonctionnels sur des services écosystémiques tels que la production de biomasse (Tilman et al. 1997 ; Hector et al. 1999). Il est alors apparu que, pour permettre l'émergence de règles générales, l'étude de la biodiversité ne pouvait se limiter à une mesure de la richesse spécifique. Aujourd'hui, il est admis que la prise en compte des caractéristiques fonctionnelles des espèces ouvre la voie à une meilleure compréhension des relations entre biodiversité et services rendus (Diaz & Cabido 2001 ; Hooper et al. 2005 ; McGill et al. 2006).

Il a en effet été démontré que la structure fonctionnelle est le principal facteur pilotant le fonctionnement des écosystèmes (e.g. Lavorel & Garnier 2002 ; Díaz et al. 2004 ; de Bello et al. 2010). Deux hypothèses majeures ont été avancées pour expliquer l'effet de la structure fonctionnelle sur les processus écosystémiques : La "Biomass ratio hypothesis" de Grime (1998) d'une part, et la "Diversity hypothesis" (ou "Complementarity hypothesis") de Tilman (1997) d'autre part.

La "Biomass ratio hypothesis" propose que les effets des traits sur les propriétés des écosystèmes dépendent des valeurs des traits des espèces, en proportion de leur abondance relative au sein des assemblages. Selon cette hypothèse, le fonctionnement d'un écosystème dépend principalement des valeurs de certains traits fonctionnels chez les espèces dominantes (Grime 1998). Cette hypothèse a été validée par diverses études portant sur la productivité des assemblages végétaux (Garnier et al. 2004 ; Vile et al. 2006), le taux de décomposition de la litière (Garnier et al. 2004 ; Cortez et al. 2007), ou encore le cycle des nutriments (Laughlin 2011).

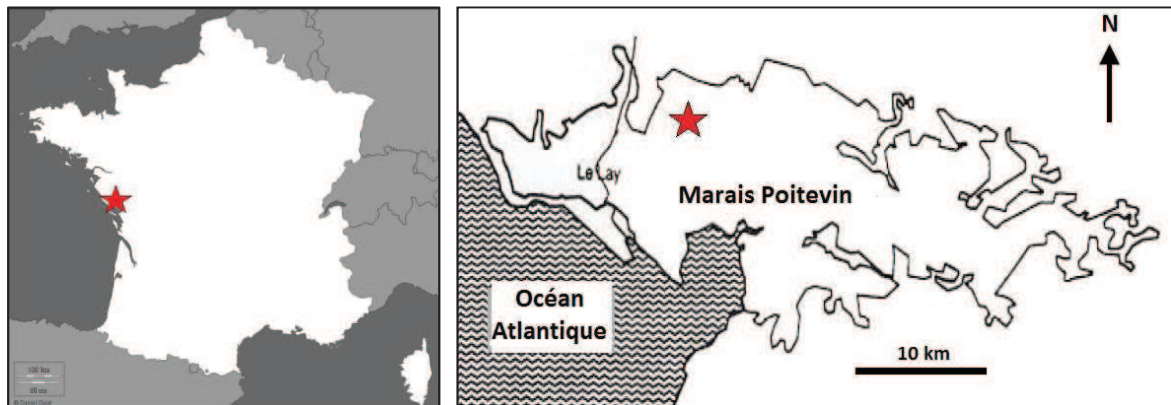
L'hypothèse de complémentarité propose que la diversité des traits fonctionnels au sein d'une communauté influence les processus écosystémiques au travers de mécanismes tels

que l'utilisation complémentaire des ressources. Un niveau élevé de diversité fonctionnelle correspondrait alors à un niveau de différenciation élevé des niches écologiques entre les espèces, et permettrait une complémentarité dans l'utilisation des ressources disponibles, améliorant ainsi le fonctionnement du système (Hooper 1998 ; Loreau 2000 ; Diaz & Cabido 2001). Cette hypothèse est principalement soutenue par des études expérimentales consistant à manipuler le nombre de groupes fonctionnels (Naeem et al. 1994 ; Tilman et al. 1997 ; Lanta & Lepš 2006). Les études ayant utilisé des indices de diversité fonctionnelle pour tester cette hypothèse sont encore rares (voir cependant Petchey & Gaston 2002 ; Jiang et al. 2007 ; Mokany et al. 2008 ; Schumacher et al. 2009 ; Roscher et al. 2012) et n'ont pas permis d'établir un consensus.

L'objectif du quatrième et dernier chapitre de cette thèse est donc tout d'abord de tester la validité de ces deux hypothèses au sein des prairies humides constituant notre modèle d'étude. Cet examen a été réalisé en considérant deux propriétés essentielles de ces prairies pâturées : la productivité primaire des assemblages végétaux et la qualité du fourrage produit. La validité de l'hypothèse de "Biomass ratio" a été testée en examinant l'influence des valeurs de traits agrégées sur les services rendus par les assemblages végétaux étudiés. Quant à l'hypothèse de complémentarité, elle sera considérée comme validée en cas de corrélation positive entre le niveau de diversité fonctionnelle ( $FD_0$ ) et ces services.

Parallèlement, l'étude de la productivité et de la digestibilité des assemblages nous a permis de tester l'existence d'un compromis entre la quantité et la qualité du fourrage produit, compromis qui a été mis en évidence par Lavorel et al. (2011) pour une diversité de prairies alpines. A terme, la prise en compte de ces résultats pourrait permettre d'effectuer des choix de gestion visant à développer des synergies ou bien à optimiser l'un ou l'autre de ces services écosystémiques.

## Présentation du modèle biologique :



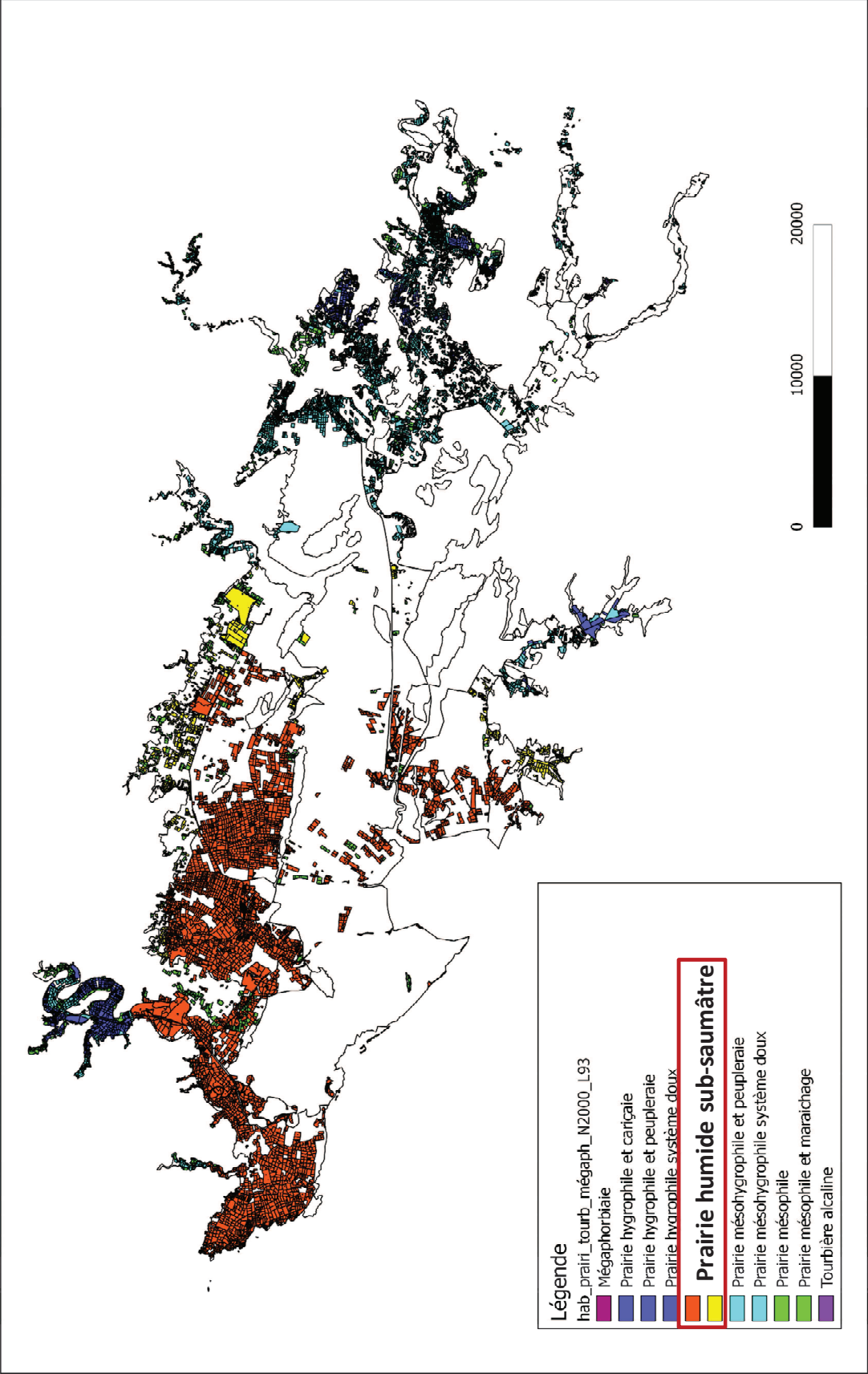
**Figure 1** : Localisation des prairies communales des Magnils-Reigniers.

Ce travail de thèse a été mené en choisissant pour modèle biologique les "communaux" (ou prairies communales) des Magnils-Reignier ( $46^{\circ}8'N - 1^{\circ}13'O$ , Marais Poitevin, Vendée, France, **Figure 1**). Situées sur le littoral atlantique, ces prairies humides ont été gagnées sur la mer grâce à des travaux de poldérisation qui se sont déroulés entre le VIII<sup>ème</sup> et le X<sup>ème</sup> siècle et sont depuis gérées en pâturage extensif plurispécifique (bovins, équins et parfois oies, [Billaud 1984](#)). Elles constituent un système de prairies semi-naturelles inondables où les trois dimensions du développement durable sont présents et en interrelations : (i) elles présentent une flore et une faune très diversifiées et à forte valeur patrimoniale, notamment sur le plan de l'avifaune puisque nombre d'espèces spécifiques des marais littoraux y sont présentes ; (ii) elles présentent une forte dimension sociale et culturelle, particulièrement au travers du maintien d'une gestion collective de la ressource en herbe par certains éleveurs et collectivités territoriales de la région ; (iii) enfin, elles présentent une dimension économique essentielle puisqu'elles sont le support d'activités pastorales mais aussi récréatives et touristiques. Elles sont par ailleurs représentatives des prairies humides sub-saumâtres constituant une large fraction des habitats prairiaux rencontrés dans le Marais poitevin (**Figure 2**).

En collaboration avec le Parc Interrégional du Marais Poitevin, et en accord avec la commune des Magnils-Reigniers, un dispositif expérimental (**Figure 3**) a été mis en place au sein d'une prairie communale en 1995 ([Amiaud et al. 1998](#)) et maintenu depuis. Les travaux de recherche qui y sont menés ont notamment permis de montrer que le pâturage induit une structuration spatiale du couvert végétal ([Loucougaray et al. 2004](#) ; [Rossignol et al. 2006](#),

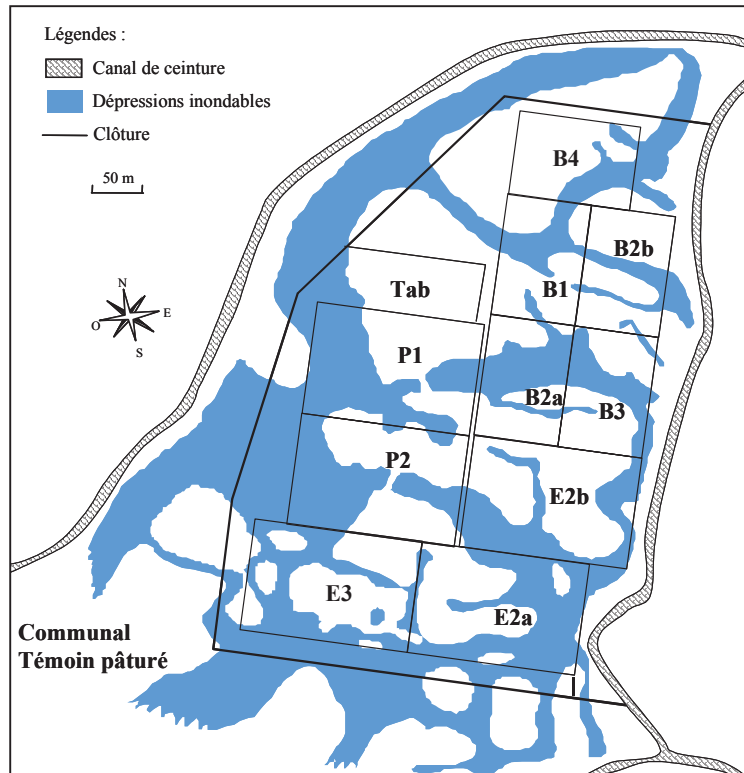


**Figure 2 :** Cartographie des habitats prairiaux du Marais poitevin (source : Parc Inter-régional du Marais Poitevin).

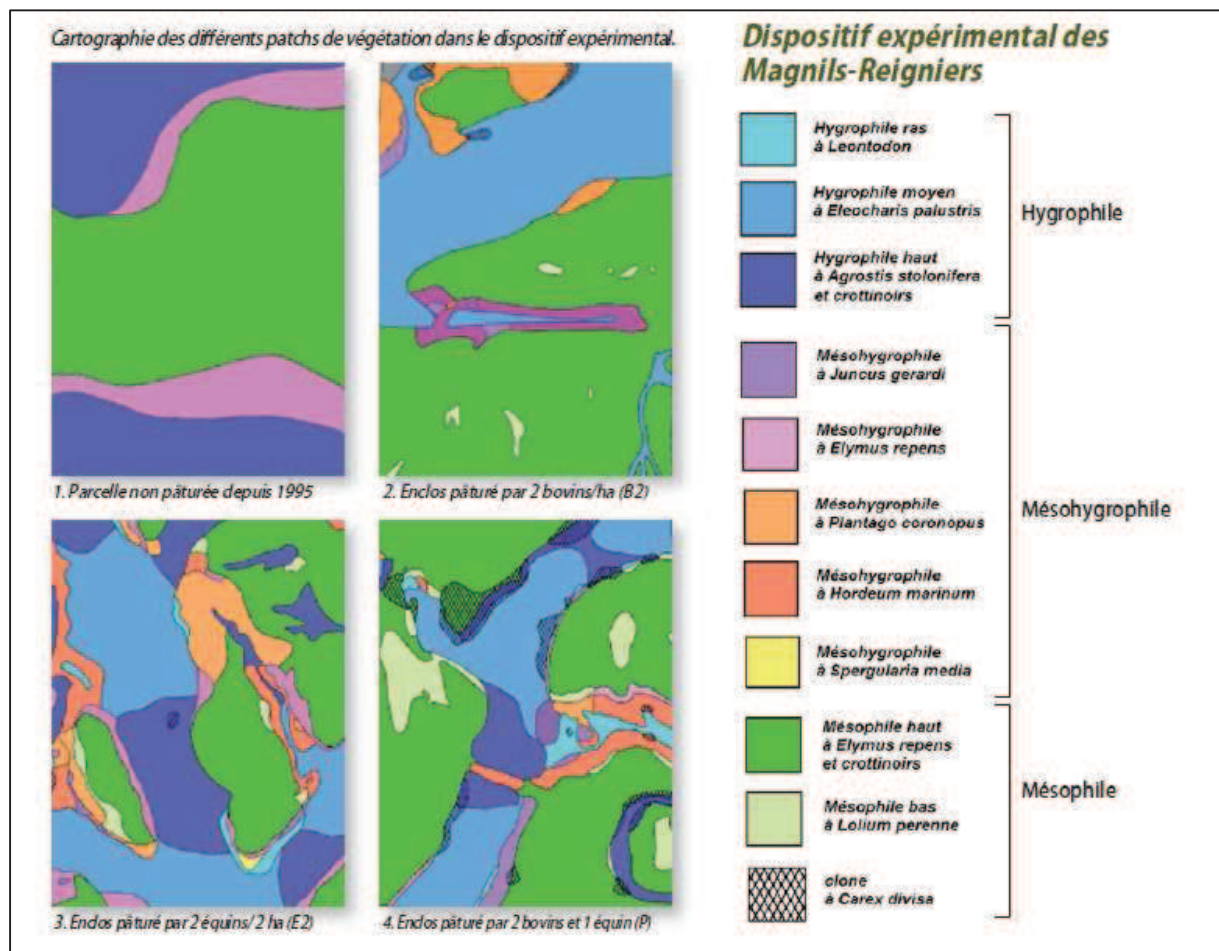


**Figure 4).** Cette hétérogénéité spatiale du couvert végétal liée à l'action des herbivores se superpose à l'hétérogénéité de la végétation liée aux gradients d'humidité et de salinité des sols. En effet, les communaux présentent un micro-relief (très prononcé au sein de notre site d'étude, le dénivelé atteint 70 cm) à l'origine d'un fonctionnement hydrique particulier ayant des conséquences sur la salinité des sols et donc sur les communautés végétales associées aux trois niveaux topographiques que l'on peut y distinguer (**Figure 5**) : une communauté végétale mésophile sur les replats supérieurs (ou "belles") au sol moyennement salé, une communauté végétale méso-hygrophile sur les pentes intermédiaires au sol fortement salé et une communauté hygrophile au niveau des dépressions inondables (ou "baisses") où le sol n'est pas salé (Bouzillé 1992 ; Tournade 1993 ; Amiaud et al. 1998). Au cours de ce travail de thèse, seules les communautés mésophile et méso-hygrophile ont été étudiées. Après une tentative en 2009, l'étude des assemblages hygrophiles a été abandonnée pour des raisons techniques (*i.e.* difficulté à délimiter des quadrats en période d'inondation, problème de distinction entre biomasse aérienne en place et litière).

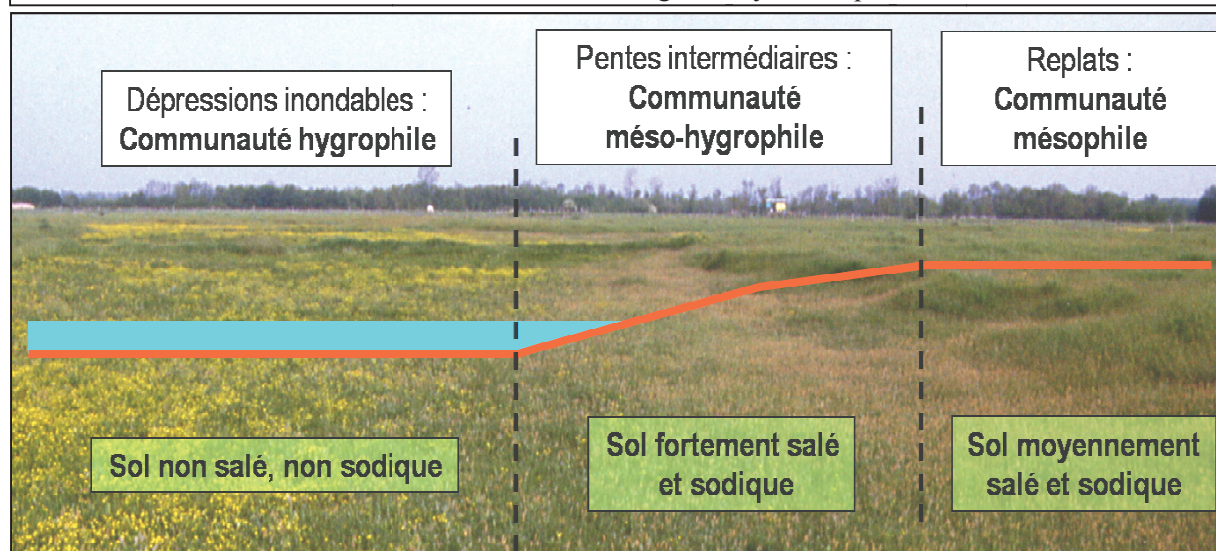
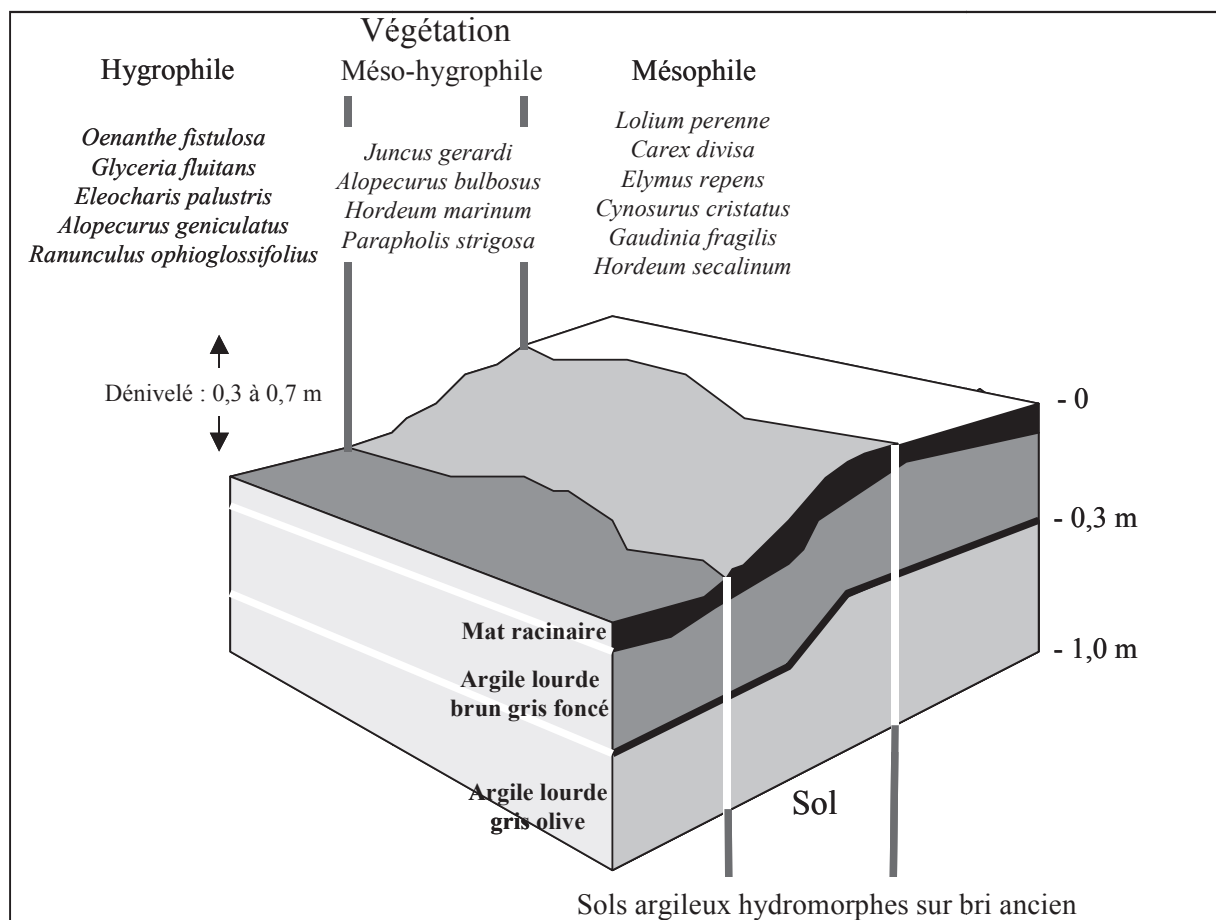
Sous l'effet combiné du pâturage, de la disponibilité des ressources et de la salinité du sol, la végétation forme une mosaïque d'assemblages (ou "patches", **Figure 4**) qui diffèrent sur le plan de leur composition spécifique, de leur structure fonctionnelle et de leur productivité (Loucougaray et al. 2004 ; Rossignol et al. 2006 ; Marion 2010). Cette mosaïque de végétation, stable dans le temps (Dumont et al. 2012), constitue un excellent modèle d'étude de par la diversité des assemblages végétaux rencontrés. Dans le cadre de ce travail de thèse, il permet de trouver une gamme de conditions (**Tableau 1**) suffisamment étendue pour étudier les liens entre les paramètres environnementaux, la structure de la végétation et le fonctionnement des écosystèmes en se basant sur une approche fonctionnelle, et ce dans des conditions de terrain très réalistes.



**Figure 3 :** Carte du dispositif expérimental des Magnils-Reigniers. TNP (exclos), B1 à B4 (enclos pâturés par 1 à 4 génisses pour 1 ha), E2a à E3 (2 à 3 chevaux pour 2 ha), P1 et P2 (pâturage plurispécifique, équins et bovins).



**Figure 4 :** Illustration de la mosaïque de végétation rencontrée dans différents enclos du dispositif expérimental des Magnils-Reigniers.



**Figure 5** : Topographie rencontrée au sein des prairies communales des Magnils-Reigniers, espèces dominantes et gradient de salinité (d'après Bouzillé 1992 ; Tournade 1993 ; Loucougaray 2003).

**Tableau 1 :** Variabilité de la production de biomasse, des conditions environnementales, de la structure spécifique et de la structure fonctionnelle au sein des assemblages étudiés au cours de ce travail de thèse.

<b>Variable</b>	<b>moyenne</b>	<b>écart-type</b>	<b>min</b>	<b>max</b>
Biomasse au pic (g m <sup>-2</sup> )	461	159	174	795
Teneur en eau du sol (%)	31.9	9.1	16.9	48.9
Teneur en azote minéral du sol (µg g <sup>-1</sup> sol sec)	61.8	12.6	44.8	79.5
Intensité du pâturage(%)	76.1	9.2	63.4	86.8
Conductivité du sol (mS m-1)	875	931	107	3499
Richesse spécifique	7.53	2.18	4	11
Indice de diversité spécifique de Simpson	0.667	0.142	0.289	0.858
Proportion d'espèces pérennes (%)	70.14	29.53	7.00	100.00
FD <sub>Q</sub> (SLA)	0.465	0.115	0.139	0.609
FD <sub>Q</sub> (LDMC)	0.315	0.145	0.116	0.618
FD <sub>Q</sub> (Hrep)	0.516	0.124	0.159	0.661
FD <sub>Q</sub> (LNC)	0.449	0.118	0.155	0.703
FD <sub>Q</sub> (LCC)	0.291	0.107	0.134	0.481
FD <sub>Q</sub> (%Racines fines)	0.506	0.152	0.140	0.701
FD <sub>Q</sub> (SRA)	0.505	0.125	0.144	0.651
FD <sub>Q</sub> (RTD)	0.495	0,144	0.175	0.729
FD <sub>Q</sub> (90% Rooting Depth)	0.474	0.127	0.156	0.655
FD <sub>Q</sub> (tous traits aériens)	0.414	0.103	0.152	0.620
FD <sub>Q</sub> (tous traits racinaires)	0.509	0.123	0.181	0.659
FD <sub>Q</sub> (tous traits)	0.450	0.111	0.159	0.624
CWM (SLA, m <sup>2</sup> kg <sup>-1</sup> )	22.9	4.2	14.2	30.5
CWM (LDMC, mg g <sup>-1</sup> )	237.5	35.0	127.7	289.7
CWM (Hrep, cm)	47.1	15.6	20.0	71.3
CWM (LNC, mg g <sup>-1</sup> )	28.7	3.5	18.0	35.7
CWM (LCC, mg g <sup>-1</sup> )	411.0	4.3	400.8	418.3
CWM (%Racines fines)	47,1	3.8	40.4	56.2
CWM (SRA, cm <sup>2</sup> g <sup>-1</sup> )	0.865	0.241	0.376	1.276
CWM (RTD, g cm <sup>-3</sup> )	0.302	0.075	0.199	0.469
CWM (90% Rooting Depth, cm)	27.0	7.8	13.4	46.7





## **CHAPITRE I**

**Caractérisation des stratégies aériennes et racinaires  
chez 18 espèces prairiales.**





## CHAPITRE I : Caractérisation des stratégies aériennes et racinaires chez 18 espèces prairiales

### Introduction :

Les traits fonctionnels des végétaux sont aujourd'hui considérés comme d'excellents indicateurs de l'écologie des espèces et des stratégies végétales (Lavorel & Garnier 2002 ; Lavorel et al. 2007). Ces traits ne sont pas forcément indépendants les uns des autres et des interrelations entre traits ont été mises en évidence au niveau des traits foliaires des végétaux supérieurs (voir par exemple Grime et al. 1997 ; Reich et al. 1997). Des études menées à l'échelle globale ont ainsi permis de dégager l'existence d'un spectre des possibles nommé "world-wide leaf economics spectrum" (Wright et al. 2004) qui dépeint un continuum de stratégies végétales allant de l'exploitation rapide des ressources à la conservation des nutriments (voir aussi Diaz et al. 2004 ; Freschet et al. 2010). Ce spectre s'étend depuis les espèces présentant une stratégie dite exploitative (*i.e.* espèces à croissance rapide investissant leurs ressources dans des feuilles à durée de vie courte permettant un retour rapide sur investissement) jusqu'aux espèces présentant une stratégie dite de conservation (*i.e.* espèces à croissance lente produisant des feuilles plus persistantes). Sur le plan fonctionnel, les espèces à croissance rapide sont notamment caractérisées par des valeurs élevées de Specific Leaf Area et de Leaf Nitrogen Concentration ainsi que par une intense activité respiratoire et photosynthétique. Les espèces à croissance lente présentent quant à elles des caractéristiques opposées avec notamment des valeurs de Leaf Dry Matter Content et de  $C/N_{\text{foliaire}}$  élevées (Wright et al. 2004 ; Diaz et al. 2004).

Le même type d'interrelations entre traits est attendu au niveau des tissus racinaires. Une stratégie exploitative au niveau racinaire devant être caractérisée par des racines fines et à la durée de vie courte, avec des valeurs élevées de Specific Root Area et de Root Nitrogen Concentration, des valeurs faibles de Root Tissue Density, ainsi qu'une intense activité respiratoire liée à un fort taux d'acquisition et d'assimilation des nutriments du sol (Tjoelker et al. 2005 ; Roumet et al. 2006 ; Mokany & Ash 2008). Une stratégie de conservation des ressources correspondrait à des racines de diamètre et de densité élevés favorisant leur persistance et la conservation des ressources mais limitant leur aptitude à prélever les

nutriments (Wahl & Ryser 2000 ; Craine et al. 2001 ; Roumet et al. 2006 ; Hummel et al. 2007).

La question qui se pose alors est de savoir si les organes aériens et souterrains d'une plante se situent au même niveau de ce spectre allant d'une stratégie d'acquisition rapide à une stratégie de conservation des ressources, ou bien si ces organes peuvent présenter des stratégies différentes chez un même individu. La validité de ces interrelations entre traits à l'échelle de la plante entière n'a encore été que rarement testée, principalement en raison des difficultés inhérentes à l'étude des traits racinaires (Holdaway et al. 2011). Des éléments de réponse ont tout de même été apportés par les travaux de Roumet et al. (2006) et Hummel et al. (2007), ainsi que par Mokany et Ash (2008) qui ont montré une relation entre les valeurs de traits aériens et racinaires au niveau de la densité et de la teneur en azote des tissus, de la durée de vie des organes, ou encore des surfaces et longueurs spécifiques (*i.e.* Specific Leaf Area, Specific Root Length et Specific Root Area). Résultats qui sont par ailleurs étayés par le récent travail de Freschet et al. (2010) visant à tester l'hypothèse selon laquelle les valeurs de traits aériens et racinaires d'une espèce occupent la même position sur l'axe constitué par ce continuum allant de l'acquisition rapide à la conservation des ressources. Bien que se basant sur un nombre limité de traits et uniquement sur l'étude de végétaux appartenant à la flore subarctique, leurs résultats plaident pour l'existence d'un "plant economics spectrum", racines incluses, de la même manière que Wright et ses collaborateurs avaient décrit un "leaf economics spectrum" en 2004. Ce corpus de résultats laisse supposer que le compromis entre acquisition rapide et conservation proposé pour les tissus aériens doit également avoir cours au niveau du compartiment racinaire, et que les stratégies adoptées par les plantes au niveau du compartiment racinaire reflètent les stratégies adoptées au niveau aérien.

Il est également intéressant de savoir si les différences entre groupes d'espèces établies à partir de l'étude des traits aériens restent pertinentes lorsque les traits racinaires entrent en jeu ou si de nouvelles distinctions apparaissent entre groupes d'espèces en considérant les stratégies racinaires. Sur ce point, Craine et al. (2001) et Roumet et al. (2006) – qui ont étudié, en milieu tempéré, des espèces prairiales en plaine ou moyenne montagne – ont montré que la distinction entre espèces annuelles et pérennes établie sur la base des traits aériens se retrouve au niveau des traits racinaires. Ainsi, en milieu prairial tempéré, les espèces annuelles présentent généralement une croissance rapide associée à une stratégie d'acquisition des ressources afin de compléter leur cycle de vie sur un court laps de temps, alors que les espèces pérennes ont généralement une croissance lente associée à une stratégie de rétention des ressources afin de survivre et de monopoliser l'espace dans des milieux où la compétition est

forte. Les pérennes apparaissent ainsi comme présentant des racines plus denses et épaisses que les annuelles, qui présentent quant à elles une Specific Root Length et une teneur en azote des tissus racinaires plus élevée. Ces résultats sont interprétés comme correspondant à une stratégie de conservation des ressources chez les pérennes et à une stratégie d'acquisition rapide chez les annuelles. Alternativement, il serait intéressant de comparer les stratégies des espèces en fonction de leur appartenance à une plus large gamme de stratégies de vie telle que les catégories de Raunkiaer (Raunkiaer 1904).

### **Objectifs:**

En nous basant sur les valeurs de traits fonctionnels aériens (6 traits) et racinaires (5 traits) mesurés chez 18 espèces prairiales, nous avons étudié les corrélations entre traits au niveau des compartiments aériens et racinaires et entre ces deux compartiments. Nous avons également analysé les contrastes entre espèces et groupes d'espèces tout en examinant si nos résultats étaient en accord avec les conclusions de la littérature. Les questions posées étaient les suivantes:

(i) Quels liens peuvent être mis en évidence entre les traits fonctionnels aériens et racinaires ? Est-il possible d'approcher les traits racinaires à partir des traits aériens, plus faciles à mesurer ?

(ii) Quelles stratégies fonctionnelles peuvent être mises en évidence à partir de l'étude des traits aériens et racinaires chez ces 18 espèces ?

(iii) Les caractéristiques fonctionnelles des espèces étudiées permettent-elles de distinguer différents groupes d'espèces ? Ces groupes correspondent-ils à des typologies déjà proposées telles que la classification de Raunkiaer, la distinction entre annuelles et pérennes, ou encore entre mono- et dicotylédones ?

### **Matériel & Méthode :**

Les 18 espèces étudiées composent une très large part de la biomasse végétale des prairies naturelles constituant notre site d'étude (voir **Tableau I-1** pour la liste des espèces). 11 traits fonctionnels ont été mesurés sur chacune de ces espèces.

Parmi ces traits, 6 sont des traits mesurés au niveau aérien: Specific Leaf Area (SLA,  $\text{m}^2.\text{kg}^{-1}$ ), Leaf Dry Matter Content (LDMC,  $\text{mg}.\text{g}^{-1}$ ), Hauteur reproductive (Hrep, cm), Leaf Nitrogen Concentration (LNC,  $\text{mg}.\text{g}^{-1}$ ), Leaf Carbon Concentration (LCC,  $\text{mg}.\text{g}^{-1}$ ) et  $\text{C}/\text{N}_{\text{foliaire}}$  (CN). Ces traits ont été mesurés *in natura* dans les prairies communales des Magnils-

Reigniers en mai 2006 au sein de zones soustraites au pâturage, au pic de croissance végétale et pour un minimum de 20 individus par espèce en suivant les protocoles proposés par **Cornelissen et al. (2003)**.

Les traits racinaires ont été étudiés chez des individus cultivés en monocultures dans le jardin expérimental de l'Université Rennes 1 (3 monocultures par espèce excepté *Alopecurus bulbosus* chez qui une monoculture seulement a survécu, avec une mesure de trait "moyenne" réalisée sur chaque monoculture). Ces monocultures ont été réalisées dans des tubes en PVC selon une méthode similaire à celle proposée par Craine et al. (2002). Les tubes, d'un diamètre de 16 cm et d'une profondeur de 70 cm, ont été remplis de terre de jardin puis saturés en eau afin d'obtenir une densité de sol homogène sur toute leur profondeur. Les tubes ont ensuite été enterrés de manière à ce que les plants soient à hauteur du sol. Des plantules ont été récoltées sur le site expérimental des Magnils-Reigniers et 2 à 6 individus, selon l'espèce, ont été implantés dans chaque monoculture afin d'atteindre une forte densité de végétation dans les tubes à la fin de l'expérience, qui s'est déroulée entre avril et octobre 2010. Lors de la récolte, les tubes ont été découpés en sections transversales de 10 cm d'épaisseur, les racines ont été isolées du sol et lavées avant d'être scannées. Les images obtenues ont ensuite été analysées à l'aide du logiciel WinRhizo (Regent Instruments, Québec, Canada) afin de mesurer les longueurs, diamètres, surfaces et volumes racinaires. Les racines ont enfin été séchées (72 h à 65 °C) et pesées. Ces mesures nous ont permis d'obtenir les valeurs de (i) Diamètre racinaire moyen (Diam, mm), (ii) Proportion – en terme de longueur – de racines de diamètre inférieur à 0,1 mm (Prop01), (iii) Specific Root Area (SRA,  $\text{m}^2.\text{kg}^{-1}$ , la surface racinaire par unité de biomasse sèche, Craine et al. 2002), (iv) 90% Rooting Depth (RD90, cm, la profondeur au dessus de laquelle se trouve 90% de la biomasse racinaire selon l'estimation d'une "logistic dose response curve", Schenk & Jackson 2002) et (v) Root Tissue Density (RTD,  $\text{g}.\text{cm}^{-3}$ , la masse sèche par unité de volume de racines fraîches, Craine et al. 2002). Les valeurs de traits fonctionnels mesurées sont disponibles en **Annexe I-1**. A titre informatif, les données concernant la répartition en profondeur de la biomasse racinaire ainsi que la proportion de racines fines au sein des différentes sections transversales sont présentées en **Annexe I-2**.

Les corrélations entre traits ont été étudiées en calculant le coefficient de corrélation "R" de Spearman car la condition de binormalité des variables étudiées n'était pas systématiquement réalisée. Pour ce qui est des contrastes de valeurs de traits entre espèces, ils ont été étudiés en réalisant une ANOVA suivie d'un test HSD de Tukey pour chaque trait étudié. De la même manière, l'existence de contrastes entre groupes d'espèces a été testée à l'aide d'ANOVA. Parallèlement, des Analyses en Composantes Principales (ACP, Jolliffe

2002) ont été réalisées afin de déterminer si il existe des groupes d'espèces possédant les valeurs de traits similaires. L'ACP produit en effet des axes multivariés qui peuvent être interprétés comme représentant des stratégies végétales et la position des individus sur ces différents axes permet d'identifier des groupes d'espèces (Craine et al. 2001). Ces ACP ont été réalisées sur la matrice de corrélation des traits étudiés, méthode qui permet de standardiser les différences entre variables liées aux différentes échelles de mesure.

Dans un premier temps une ACP portant sur les valeurs de traits racinaires et une ACP portant sur les valeurs de traits aériens ont été réalisées afin de déterminer si des regroupements similaires d'espèces se produisent que l'on considère des traits liés au compartiment aérien ou au compartiment racinaire. Une ACP "globale" a ensuite été réalisée en considérant l'ensemble des données aériennes et racinaires (11 traits fonctionnels, 18 espèces). Enfin, une ACP dite "partielle" a été réalisée afin d'explorer plus finement les différences fonctionnelles au sein d'un groupe de dix espèces formant un groupe relativement compact au sein de l'ACP "globale". L'ensemble de ces analyses ont été réalisées à l'aide du logiciel R 2.13.0 (R Development Core Team, 2011), et notamment à l'aide des packages FactoMineR pour les ACP (Lê et al. 2008) et Agricolae (de Mendiburu 2010) pour les tests HSD de Tukey.

**Tableau I-1:** Liste des espèces et caractéristiques biologiques.

Espèce	Type biologique	Rhizomes	Mono- / Dicotylédone	Cycle de vie
<i>Agrostis stolonifera</i>	Hémicryptophyte	Non	Monocotylédone	Pérenne
<i>Alopecurus bulbosus</i>	Géophyte	Non	Monocotylédone	Pérenne
<i>Bellis perennis</i>	Hémicryptophyte	Non	Dicotylédone	Bisannuelle
<i>Bromus commutatus</i>	Thérophyte	Non	Monocotylédone	Pérenne
<i>Carex divisa</i>	Géophyte	Oui	Monocotylédone	Pérenne
<i>Cynosurus cristatus</i>	Hémicryptophyte	Non	Monocotylédone	Pérenne
<i>Elymus repens</i>	Géophyte	Oui	Monocotylédone	Pérenne
<i>Hordeum marinum</i>	Thérophyte	Non	Monocotylédone	Annuelle
<i>Hordeum secalinum</i>	Hémicryptophyte	Non	Monocotylédone	Pérenne
<i>Juncus gerardii</i>	Géophyte	Oui	Monocotylédone	Pérenne
<i>Lolium perenne</i>	Hémicryptophyte	Non	Monocotylédone	Pérenne
<i>Parapholis strigosa</i>	Thérophyte	Non	Monocotylédone	Annuelle
<i>Plantago coronopus</i>	Hémicryptophyte	Non	Dicotylédone	Bisannuelle
<i>Poa trivialis</i>	Hémicryptophyte	Non	Monocotylédone	Pérenne
<i>Ranunculus sardous</i>	Thérophyte	Non	Dicotylédone	Annuelle
<i>Trifolium resupinatum</i>	Thérophyte	Non	Dicotylédone	Annuelle
<i>Trifolium squamosum</i>	Thérophyte	Non	Dicotylédone	Annuelle
<i>Trifolium subterraneum</i>	Thérophyte	Non	Dicotylédone	Annuelle

## Résultats :

### *Etude des corrélations entre traits*

L'étude des corrélations entre traits (**Tableau I-2**) montre deux couples de variables très étroitement liées: le diamètre racinaire moyen et la proportion de racines fines ( $R = -0.93$ ,  $p < 0.001$ ) d'une part, et la teneur en azote des feuilles et le  $C/N_{\text{foliaire}}$  ( $R = -0.95$ ,  $p < 0.001$ ) d'autre part.

Seuls deux des traits aériens étudiés sont apparus comme corrélés avec certains traits racinaires: la Specific Leaf Area est corrélée positivement à la Specific Root Area ( $R = 0.58$ ,  $p = 0.01$ ) et négativement à la densité des tissus racinaires ( $R = -0.63$ ,  $p < 0.01$ ) ainsi qu'au diamètre racinaire moyen ( $R = -0.61$ ,  $p < 0.01$ ). La teneur en carbone des feuilles est quant à elle corrélée négativement à la Specific Root Area ( $R = -0.57$ ,  $p < 0.05$ ).

On observe également des corrélations entre traits racinaires: le diamètre racinaire moyen est corrélé à la Specific Root Area ( $R = -0.72$ ,  $p = 0.001$ ); la Specific Root Area est elle même également corrélée à la proportion de racines fines ( $R = 0.64$ ,  $p < 0.01$ ) et à la densité des tissus racinaires ( $R = -0.70$ ,  $p < 0.01$ ).

Enfin, certains des traits aériens sont corrélés entre eux: la Specific Leaf Area est corrélée négativement au  $C/N_{\text{foliaire}}$  ( $R = -0.54$ ,  $p < 0.05$ ) et positivement à la teneur en azote des feuilles ( $R = 0.51$ ,  $p < 0.05$ ). La teneur en carbone des feuilles est corrélée positivement au  $C/N_{\text{foliaire}}$  ( $R = 0.54$ ,  $p < 0.05$ ). La hauteur reproductive est corrélée positivement à la teneur en matière sèche des feuilles ( $R = 0.73$ ,  $p < 0.001$ ).

**Tableau I-2:** Corrélations entre traits (méthode Spearman). Les valeurs sont données en gras lorsque la corrélation est significative ( $p < 0.05$ ).

	Diam	SRA	Prop01	RD90	RTD	SLA	LDMC	LNC	LCC	Hrep
<b>SRA</b>	<b>-0.72</b>									
<b>Prop01</b>	<b>-0.93</b>	<b>0.64</b>								
<b>RD90</b>	0.09	-0.18	-0.22							
<b>RTD</b>	0.15	<b>-0.70</b>	-0.02	0.09						
<b>SLA</b>	<b>-0.61</b>	<b>0.58</b>	0.31	0.01	<b>-0.63</b>					
<b>LDMC</b>	-0.15	-0.15	0.20	-0.15	0.24	-0.15				
<b>LNC</b>	0.29	-0.29	-0.30	0.18	0.14	<b>0.51</b>	-0.07			
<b>LCC</b>	0.38	<b>-0.57</b>	-0.39	0.19	0.40	0.18	0.23	<b>0.69</b>		
<b>Hrep</b>	-0.07	-0.04	0.12	-0.11	-0.02	-0.28	<b>0.73</b>	0.08	0.15	
<b>C/N</b>	-0.23	0.21	0.26	-0.14	-0.08	<b>-0.54</b>	0.14	<b>-0.95</b>	<b>-0.54</b>	0.00

**Légende:** SLA, specific leaf area; LDMC, leaf dry matter content; Hrep, hauteur reproductive; LNC, leaf nitrogen concentration; LCC, leaf carbon concentration; C/N, ratio C/N foliaire; Diam, diamètre racinaire moyen; Prop01, proportion de racines de diamètre  $< 0.1$  mm; SRA, specific root area; RTD, densité des tissus racinaires; 90%RD, profondeur à laquelle 90% de la biomasse racinaire totale est atteinte.

### **Analyse en composantes principales sur les "traits aériens":**

Les 2 premiers axes de l'ACP permettent ici d'expliquer 78.3% de la variabilité totale au sein de cette analyse qui prend en compte les valeurs de traits aériens de l'ensemble des 18 espèces considérées dans cette étude.

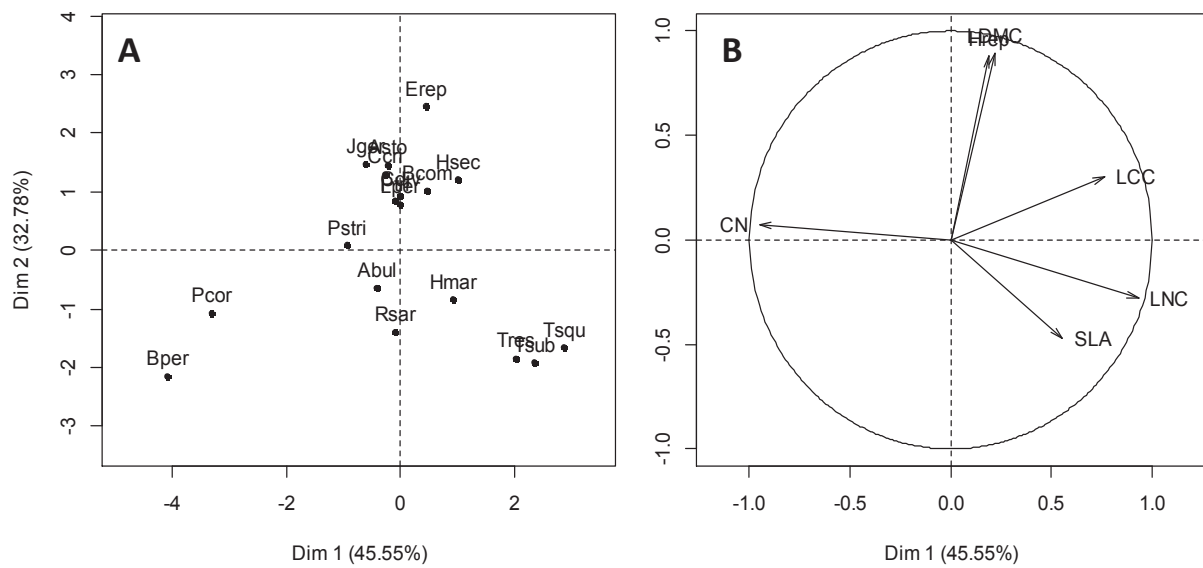
L'Axe 1 représente 45.5% de la variance totale, il est corrélé positivement à la LNC ( $R = 0.93$ ,  $p < 0.001$ ), à la LCC ( $R = 0.76$ ,  $p < 0.001$ ) et au SLA ( $R = 0.55$ ,  $p = 0.02$ ) et négativement au  $C/N_{\text{foliaire}}$  ( $R = -0.95$ ,  $p < 0.001$ ) (**Tableau I-3**). Il oppose des espèces aux tissus foliaires riches en azote, avec un  $C/N$  bas et un faible investissement de biomasse par unité de surface (score élevé sur cet axe) à des espèces aux caractéristiques opposées. L'Axe 2 représente 32.8% de la variation totale, il est lié positivement à la teneur en matière sèche des feuilles (LDMC;  $R = 0.89$ ,  $p < 0.001$ ) et à la hauteur reproductive (Hrep;  $R = 0.88$ ,  $p < 0.001$ ), et négativement au SLA ( $R = -0.47$ ,  $p < 0.05$ ). Les espèces avec un score élevé sur cet axe sont donc des espèces de haute stature avec une forte teneur en matière sèche des feuilles et un investissement élevé de biomasse par unité de surface foliaire.

L'analyse du plan (1,2) de cette ACP (**Figure I-1A**) montre que 2 groupes d'espèces se détachent: un premier groupe composé des 3 espèces du genre *Trifolium* dont la position indique qu'elles tendent vers une stratégie d'acquisition rapide des ressources; et un second groupe composé de *Bellis prennis* et *Plantago coronopus* qui présentent une stratégie plus conservatrice. On peut également noter que les espèces au cycle de vie pérenne ont, *Alopecurus bulbosus* excepté, toujours un score supérieur aux espèces annuelles et bisannuelles sur l'axe 2. Les dicotylédones ont quant à elles toujours un score inférieur aux monocotylédones sur ce même axe. En revanche, les espèces ne sont pas discriminées en fonction de leur type biologique.

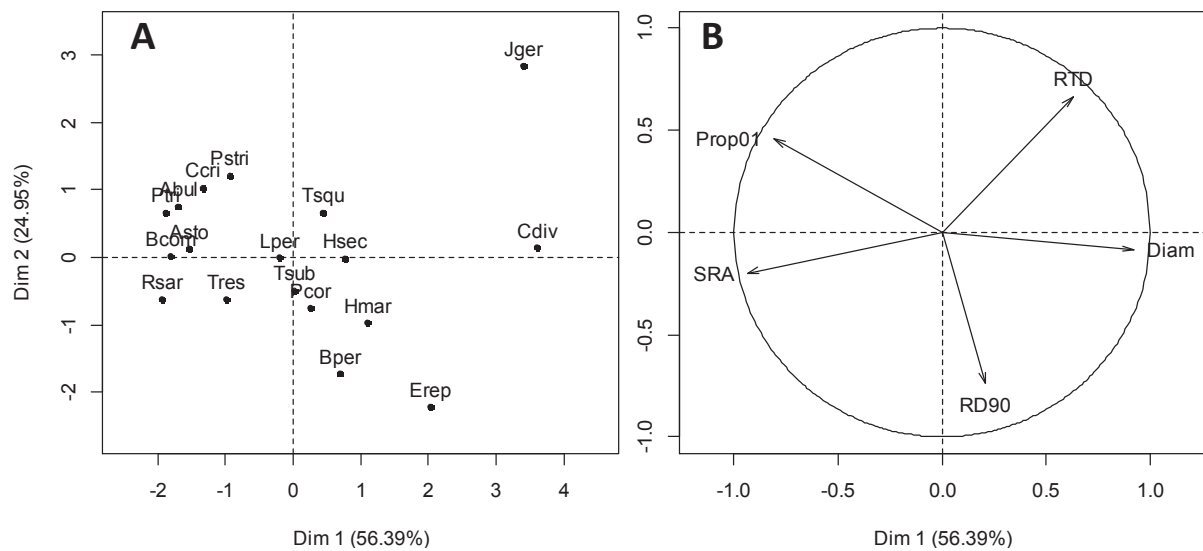
**Tableau I-3:** Résultats de l'ACP "traits aériens" (18 espèces, 6 traits fonctionnels). La valeur propre de l'Axe 1 est de 2.7 et il explique 45.5% de la variation totale. La valeur propre de l'Axe 2 est de 2.0 et il explique 32.8% de la variation totale.

<b>Vecteurs propres</b>	<b>Axe 1</b>	<b>Axe 2</b>
<b>Specific Leaf Area</b>	0.55	-0.47
<b>Leaf Dry Matter Content</b>	0.22	0.89
<b>Leaf Nitrogen Content</b>	0.93	-0.28
<b>Leaf Carbon Concentration</b>	0.76	0.30
<b>Hauteur reproductive</b>	0.19	0.88
<b>C/N foliaire</b>	-0.95	0.07





**Figure I-1:** Résultats de l'ACP "traits aériens" (18 espèces, 6 traits fonctionnels). **A, B:** Représentation des variables et des individus sur le plan factoriel (1,2).



**Figure I-2:** Résultats de l'ACP "traits racinaires" (18 espèces, 5 traits fonctionnels). **A, B:** Représentation des variables et des individus sur le plan factoriel (1,2).

### ***Analyse en composantes principales sur les "traits racinaires":***

Les 2 premiers axes de l'ACP permettent ici d'expliquer 81.3% de la variabilité totale au sein de cette analyse qui prend en compte les valeurs de traits racinaires.

L'Axe 1 représente 56.4% de la variance totale. Il est corrélé positivement au diamètre racinaire moyen (Diam;  $R = 0.92$ ,  $p < 0.001$ ) et la densité des tissus racinaires (RTD;  $R = 0.63$ ,  $p < 0.01$ ); et négativement au SRA ( $R = -0.94$ ,  $p < 0.001$ ) et à la proportion de racines fines (Prop01;  $R = -0.81$ ,  $p < 0,001$ ) (**Tableau I-4**). Les espèces avec un score élevé sur cet axe possèdent donc des racines épaisses et denses avec un fort investissement en biomasse par unité de surface racinaire (*i.e.* faible SRA). L'Axe 2 représente pour sa part 25.0% de la variation totale, il est lié négativement à la profondeur d'enracinement (RD90;  $R = -0.74$ ,  $p < 0.001$ ) et positivement à la densité des tissus racinaires (RTD;  $R = 0.67$ ,  $p < 0.01$ ). Cet axe oppose des espèces avec des tissus racinaires denses et un enracinement peu profond à des espèces aux caractéristiques opposées.

L'analyse du plan (1,2) de cette ACP (**Figure I-2A**) montre que *Juncus gerardii* et *Carex divisa* se démarquent nettement des autres espèces avec des caractéristiques généralement associées à une stratégie "conservative" (*i.e.* racines épaisses et denses, SRA faible). Dans cette analyse, les espèces ne sont pas discriminées en fonction de leur cycle de vie, ni selon leur appartenance aux mono- ou dicotylédones ou leur type biologique.

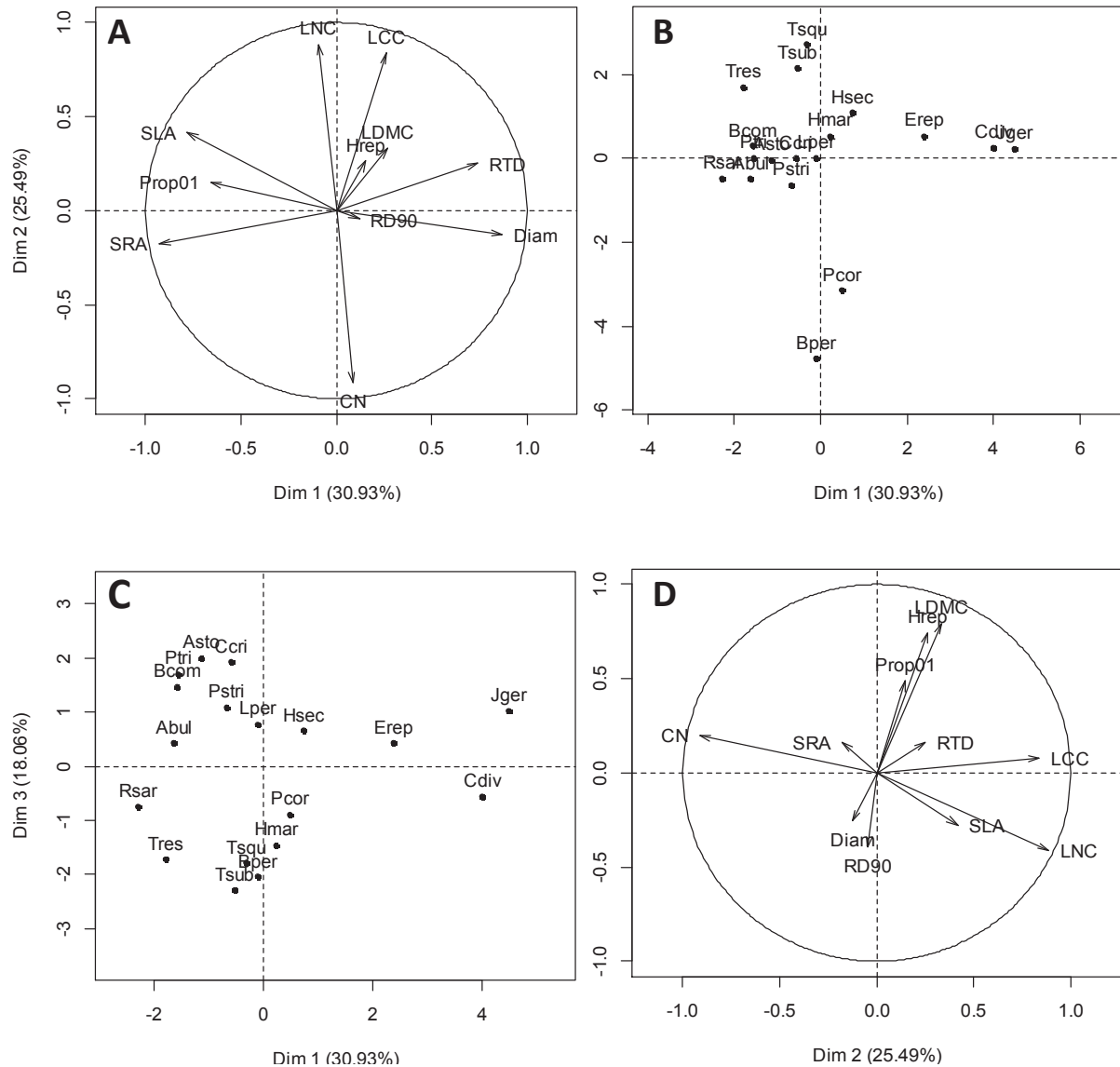
**Tableau I-4:** Résultats de l'ACP "traits racinaires" (18 espèces, 5 traits fonctionnels). La valeur propre de l'Axe 1 est de 2.8 et il explique 56.4% de la variation totale. La valeur propre de l'Axe 2 est de 1.3 et il explique 25.0% de la variation totale.

<b>Vecteurs propres</b>	<b>Axe 1</b>	<b>Axe 2</b>
<b>Diamètre racinaire moyen</b>	0.92	-0.08
<b>Specific Root Area</b>	-0.94	-0.20
<b>% Racines Fines</b>	-0.81	0.46
<b>90% Rooting Depth</b>	0.21	-0.74
<b>Root Tissue Density</b>	0.63	0.67

### ***Analyse en composantes principales "globale":***

Les 3 premiers axes factoriels de l'ACP permettent d'expliquer 74.5% de la variabilité totale au sein de cette analyse portant sur l'ensemble des traits aériens et racinaires.

L'Axe 1 représente 30.9% de la variance totale (9.1% attendus); il oppose un groupe de traits corrélés négativement à cet axe – SRA, SLA et %Racines fines – et deux traits qui



**Figure I-3:** Résultats de l'ACP "globale" (18 espèces, 11 traits fonctionnels). **A, B:** Représentation des variables et des individus sur le plan factoriel (1,2). **C, D:** Représentation des variables et des individus sur le plan factoriel (1,3).

lui sont corrélés positivement – Diam et RTD – (**Tableau I-5**). Leurs coefficients de corrélation, inférieurs à -0.66 lorsqu'ils sont négatifs et supérieurs à 0.74 lorsqu'ils sont positifs, indiquent qu'ils contribuent très significativement à l'Axe 1 ( $p < 0.01$ ). Cet axe représente une distribution continue des espèces depuis (i) des espèces qui présentent une SRA faible, des racines épaisses et denses, et une SLA faible (score élevé sur cet axe) vers (ii) des espèces avec une SRA élevée, des racines fines et peu denses, et une SLA élevée (faible score sur cet axe). La répartition des espèces sur cet axe 1 (**Figure I-3A**) permet de distinguer 2 groupes d'espèces: un premier groupe composé des 3 espèces ayant un score supérieur à 2 (*Elymus repens*, *Carex divisa* et *Juncus gerardii*), et un second groupe comprenant les 15 autres espèces, dont le score est inférieur à 0.75.

L'Axe 2 représente 25.5% de la variation totale et oppose deux traits corrélés positivement à cet axe (LNC et LCC) à un trait corrélé négativement ( $C/N_{\text{foliaire}}$ , **Tableau I-2**), il s'agit donc d'un axe lié à la caractérisation chimique des feuilles. Les valeurs absolues des coefficients de corrélation de ces traits, toujours supérieures à 0.8, indiquent qu'ils sont très bien corrélés à l'Axe 2 ( $p < 0.001$ ). Les espèces avec un score élevé sur cet axe présentent des tissus foliaires de  $C/N$  faible et des teneurs en carbone et azote élevées; les espèces avec un score faible présentent un  $C/N$  foliaire élevé et des teneurs foliaires en carbone et azote plus faibles. La co-variation du  $C/N$  et de la LNC peut surprendre mais s'explique par la très faible variabilité de la LCC (**Annexe I-1**). La répartition des espèces sur cet axe 2 (**Figure I-3A**) permet de discriminer 3 groupes: un premier groupe composé de 2 espèces présentant un score très nettement négatif (*Bellis perennis* et *Plantago coronopus*), un second groupe composé de 12 espèces dont le score se situe aux alentours de 0 (*Parapholis strigosa*, *Alopecurus bulbosus*, *Ranunculus sardous*, *Agrostis stolonifera*, *Cynosurus cristatus*, *Poa trivialis*, *Lolium perenne*, *Juncus gerardii*, *Carex divisa*, *Bromus commutatus*, *Elymus repens* et *Hordeum marinum*), et un dernier groupe composé de 4 espèces avec un score supérieur à 1 (*Hordeum secalinum*, *Trifolium resupinatum*, *Trifolium subterraneum* et *Trifolium squamosum*).

L'analyse du plan (1,2) de cette ACP (**Figure I-3A**) montre que 4 groupes d'espèces se distinguent nettement: un premier groupe composé des 3 espèces du genre *Trifolium*, qui se démarquent par la teneur en azote élevée de leurs tissus foliaires ( $C/N_{\text{foliaire}}$  faible, LNC élevé). Un second groupe opposé au premier et composé des espèces *Bellis perennis* et *Plantago coronopus*, deux dicotylédones hémicryptophytes qui présentent au contraire de faibles LNC et un  $C/N_{\text{foliaire}}$  élevé. Un troisième groupe composé des espèces rhizomateuses *Elymus repens*, *Carex divisa* et *Juncus gerardii*, espèces qui se démarquent par leurs racines

épaisses et denses, ainsi que des SLA faibles pour *Juncus* et *Carex*. Un quatrième et dernier groupe situé en position centrale sur ce plan est composé des 10 espèces restantes.

L'Axe 3 représente 18.1% de la variation totale. Il est principalement lié aux variables LDMC et hauteur reproductive avec des coefficients de corrélation supérieurs à 0.7 ( $p < 0.001$ ). La proportion de racines fines participe également à la construction de cet axe ( $R = 0.49$ ,  $p < 0.05$ , **Tableau I-5**). Il représente donc un continuum allant d'espèces de taille importante avec une forte teneur en matière sèche des feuilles et une proportion élevée de racines fines (score élevé sur l'Axe 3) à des espèces de petite taille avec une faible teneur en matière sèche des feuilles et une plus faible proportion de racines fines. On peut distinguer deux groupes d'espèces le long de cet axe 3 (**Figure I-3C**): un premier groupe composé de 8 espèces présentant des scores inférieurs à -0.5 (*Trifolium subterraneum*, *Bellis perennis*, *Trifolium squamosum*, *Trifolium resupinatum*, *Hordeum marinum*, *Plantago coronopus*, *Ranunculus sardous* et *Carex divisa*) et un second groupe composé des 10 espèces restantes, avec des scores supérieurs à 0.4.

De façon plus générale, il ressort de cette analyse qu'il n'apparaît pas de distinction nette de syndrome de traits entre les espèces en fonction de leur cycle de vie ou de leur appartenance aux différents groupes de la classification de Raunkiaer. En revanche, les dicotylédones se démarquent des monocotylédones sur les axes 2 (*Ranunculus sardous* excepté) et 3.

**Tableau I-5:** Résultats de l'ACP "globale" (18 espèces, 11 traits fonctionnels). La valeur propre de l'Axe 1 est de 3,4 et il explique 30.9% de la variation totale. La valeur propre de l'Axe 2 est de 2.8 et il explique 25.5% de la variation totale. La valeur propre de l'Axe 3 est 2.0 et il explique 18.1% de la variation totale.

Vecteurs propres	Axe 1	Axe 2	Axe 3
Diamètre racinaire moyen	0.87	-0.12	-0.25
Specific Root Area	-0.93	-0.18	0.16
Prop01	-0.66	0.15	0.49
90% Rooting Depth	0.12	-0.05	-0.39
Root Tissue Density	0.74	0.25	0.16
Specific Leaf Area	-0.78	0.42	-0.28
Leaf Dry Matter Content	0.27	0.33	0.79
Leaf Nitrogen Content	-0.09	0.88	-0.41
Leaf Carbon Concentration	0.26	0.84	0.08
Hauteur reproductive	0.15	0.26	0.74
C/N foliaire	0.08	-0.91	0.20

### *Analyse en composantes principales "partielle":*

Les 3 premiers axes factoriels de l'ACP permettent d'expliquer 78.9% de la variabilité totale au sein de cette analyse portant sur 10 espèces qui étaient peu discriminées dans l'analyse précédente.

L'Axe 1 représente 44.5% de la variance totale, il oppose deux traits – %Racines fines et C/N<sub>foliaire</sub> – corrélés négativement à l'axe et trois traits corrélés positivement à ce même axe – diamètre racinaire moyen, LNC et SLA – (**Tableau I-6**). Les coefficients de corrélation de ces traits avec l'Axe 1, dont les valeurs absolues sont d'environ 0.9 excepté pour SLA ( $R = 0.77$ ), indiquent qu'ils contribuent très significativement à cet axe ( $p < 0.001$ ,  $p < 0.05$  pour SLA). Cet axe représente donc un continuum allant d'espèces aux racines épaisses et aux feuilles présentant un SLA élevé et un C/N faible (score élevé sur cet axe) à des espèces aux racines fines et aux feuilles présentant un C/N élevé et un SLA faible (faible score sur cet axe). Les espèces sont distribuées de manière relativement homogène sur cet axe (**Figure I-4A**), seules les deux espèces du genre *Hordeum* se détachent avec des scores supérieurs à 2. A l'opposé de cet axe, c'est *Parapholis strigosa* qui présente le score le plus faible.

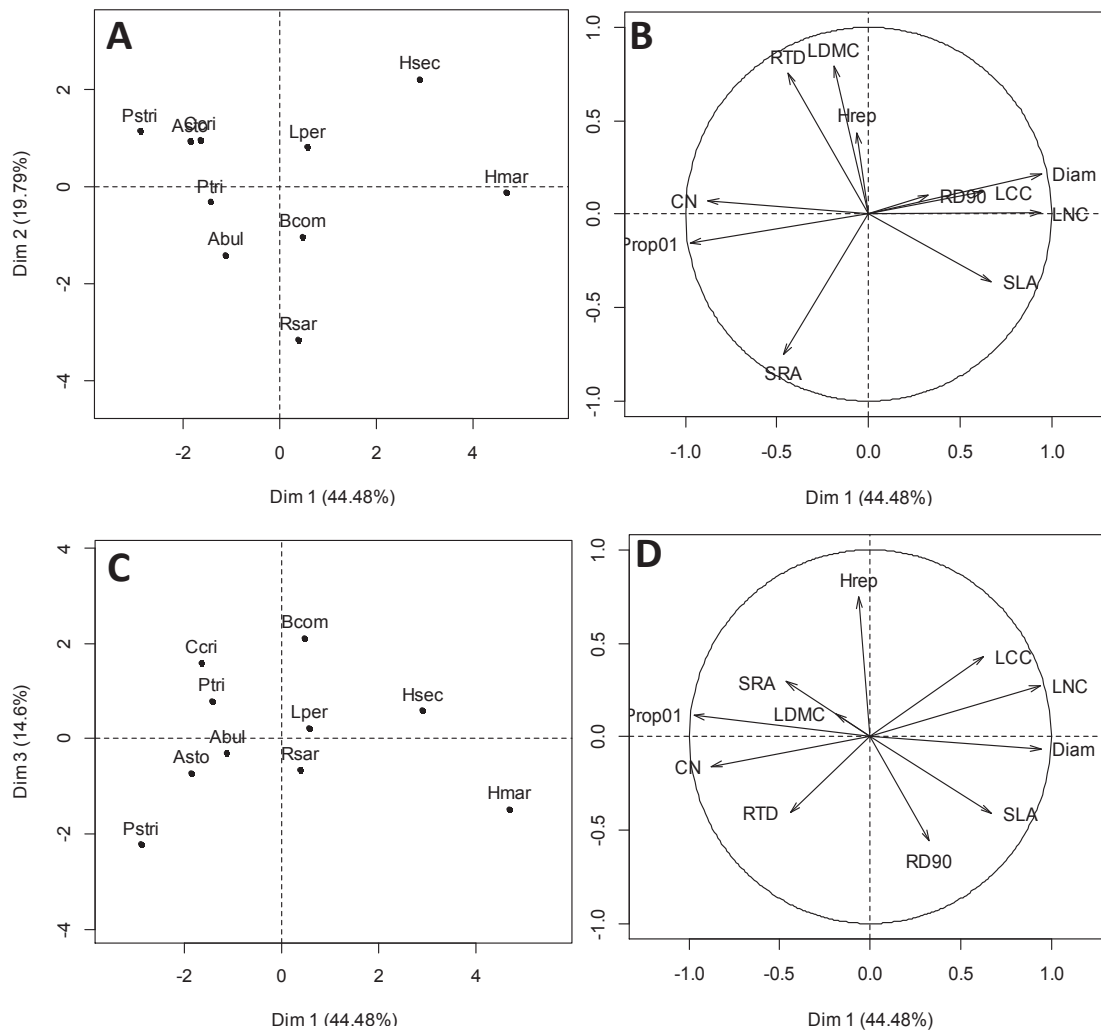
L'Axe 2 représente 19.8% de la variation. Il est corrélé positivement à la teneur en matière sèche des feuilles (LDMC;  $R = 0.79$ ,  $p < 0.01$ ) ainsi qu'à la densité des tissus racinaires (RTD;  $R = 0.75$ ,  $p = 0.01$ ), et négativement au SRA ( $R = -0.75$ ,  $p = 0.01$ ) (**Tableau I-6**). Les espèces avec un score élevé sur cet axe présentent des tissus racinaires denses avec un fort investissement de biomasse par unité de surface et une forte teneur en matière sèche des tissus foliaires. Deux espèces se démarquent sur cet axe: *Hordeum secalinum* avec le score le plus élevé, et *Ranunculus sardous* avec le score le plus faible. *Ranunculus sardous* – seule espèce dicotylédone dans cette ACP – se démarque ainsi nettement sur l'axe 2 avec un score indiquant qu'elle tend vers une stratégie d'acquisition rapide des ressources.

L'Axe 3 n'est significativement lié qu'à une seule variable: la hauteur reproductive ( $R = 0.75$ ,  $p = 0.01$ ). On peut cependant noter que c'est également l'axe le plus fortement lié à la profondeur d'enracinement ( $R = -0.56$ ,  $p = 0.09$ ). Les scores les plus élevés sur cet axe sont atteints par les espèces pérennes.

Dans cette analyse, il n'apparaît pas de dichotomie annuelles/pérennes et la position des espèces n'est pas associée à leur type biologique *sensu* Raunkiaer (1904).

**Tableau I-6:** Résultats de l'ACP "partielle" (10 espèces, 11 traits fonctionnels). La valeur propre de l'Axe 1 est de 4.9 et il explique 44.5% de la variation totale. La valeur propre de l'Axe 2 est de 2.2 et il explique 19.8% de la variation totale. La valeur propre de l'Axe 3 est 1.6 et il explique 14.6% de la variation totale.

Vecteurs propres	Axe 1	Axe 2	Axe 3
Diamètre racinaire moyen	0.94	0.21	-0.07
Specific Root Area	-0.46	-0.75	0.29
Prop01	-0.97	-0.16	0.11
90% Rooting Depth	0.33	0.10	-0.56
Root Tissue Density	-0.44	0.75	-0.41
Specific Leaf Area	0.77	-0.36	-0.41
Leaf Dry Matter Content	-0.19	0.79	0.12
Leaf Nitrogen Content	0.94	0.01	0.27
Leaf Carbon Concentration	0.63	0.12	0.43
Hauteur reproductive	-0.07	0.44	0.75
C/N foliaire	-0.88	0.07	-0.16



**Figure I-4:** Résultats de l'ACP "partielle" (10 espèces, 11 traits fonctionnels). **A, B:** Représentation des variables et des individus sur le plan factoriel (1,2). **C, D:** Représentation des variables et des individus sur le plan factoriel (1,3).

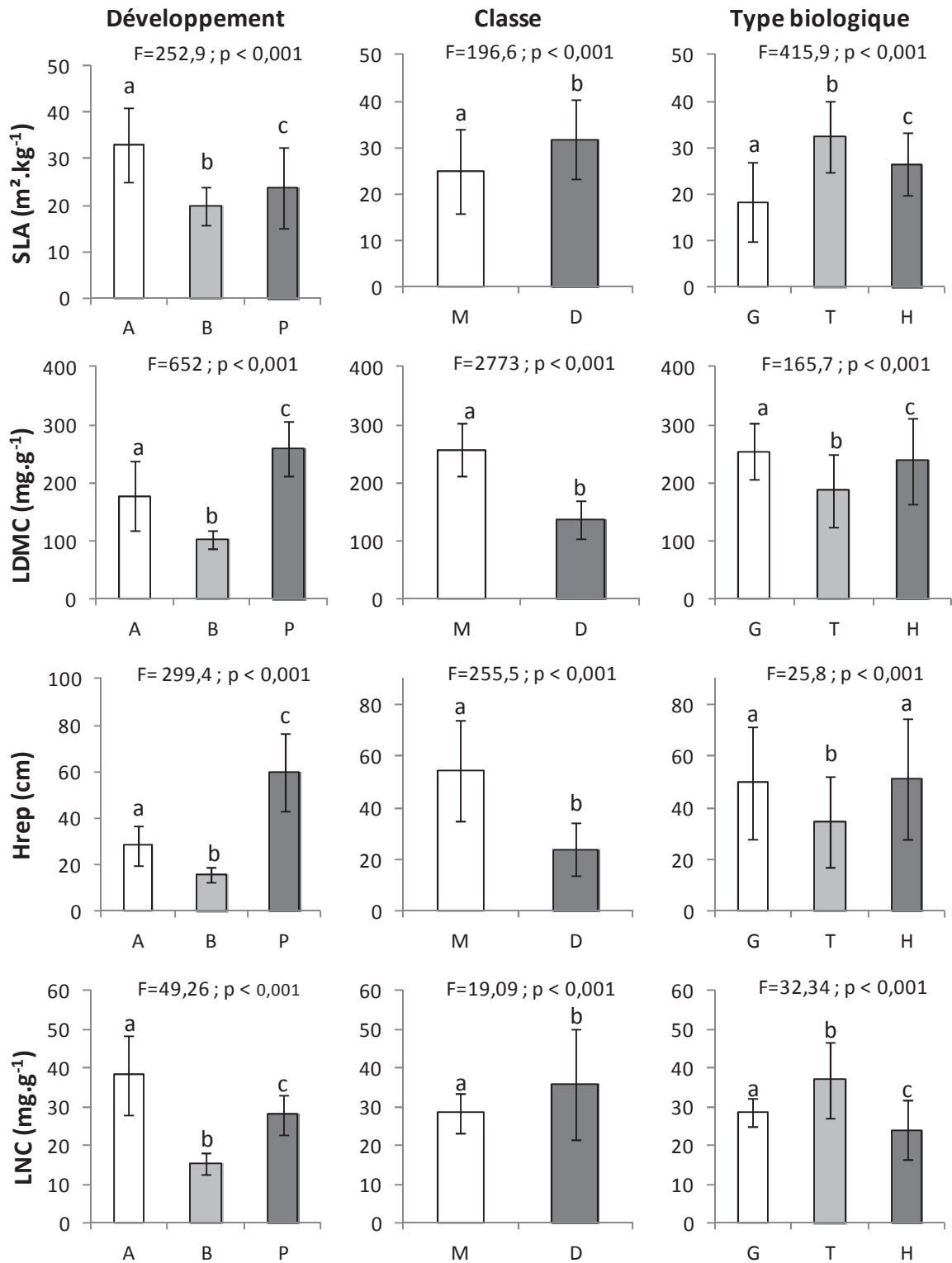
### ***Contrastes de traits entre espèces et groupes d'espèces:***

L'étude des contrastes de valeurs de traits entre espèces (résultats des ANOVA et tests de Tukey en **Annexe I-1**) montre que les contrastes entre espèces sont beaucoup moins marqués au niveau des traits racinaires, mesurés après culture en jardin expérimental, qu'au niveau des traits aériens, mesurés *in situ*.

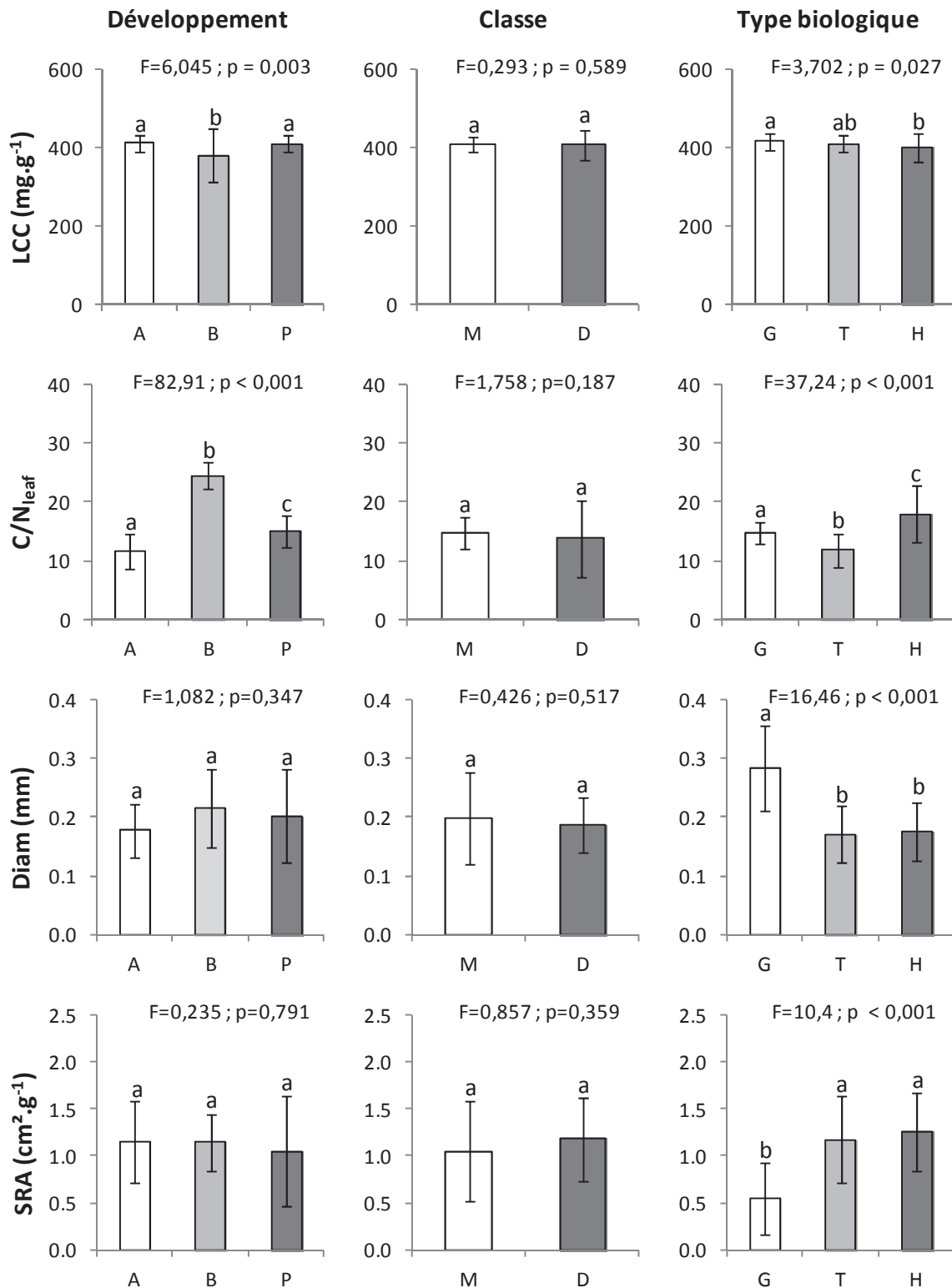
Les ANOVA réalisées afin de tester si des typologies régulièrement rencontrées dans la littérature (classification de Raunkiaer, distinction entre annuelles et pérennes, distinction entre mono- et dicotylédones) sont une clé de lecture pertinente montrent de clairs contrastes entre espèces annuelles, bisannuelles et pérennes, entre mono- et dicotylédones ainsi qu'entre géophytes, thérophytes et hémicryptophytes au niveau des traits aériens (**Figure I-5**). Les espèces annuelles se démarquent des pérennes avec des valeurs de SLA et de LNC plus élevées et des valeurs de LDMC, Hrep et  $C/N_{\text{foliaire}}$  plus faibles. Les espèces bisannuelles ne présentent pas de profil de traits clairement distinct de celui des espèces annuelles ou pérennes. Pour 4 des 6 traits aériens étudiés (SLA, LDMC, Hrep et LNC) on observe une dichotomie entre mono- et dicotylédones, ce sont alors les dicotylédones qui ont plutôt une stratégie d'acquisition alors que les monocotylédones ont une stratégie de conservation des ressources. Nos résultats montrent également que les espèces géophytes et hémicryptophytes présentent une stratégie plus "conservative" que les espèces thérophytes au niveau du compartiment aérien.

Au niveau des traits racinaires étudiés il n'apparaît pas de différence significative entre annuelles, bisannuelles et pérennes ou bien entre mono- et dicotylédones. Seul le groupe formé par les espèces géophytes se distingue des thérophytes et hémicryptophytes pour 4 des 5 traits racinaires (**Figure I-5**). Au niveau racinaire, les géophytes présentent ainsi généralement des racines plus grossières et plus denses que les autres espèces.

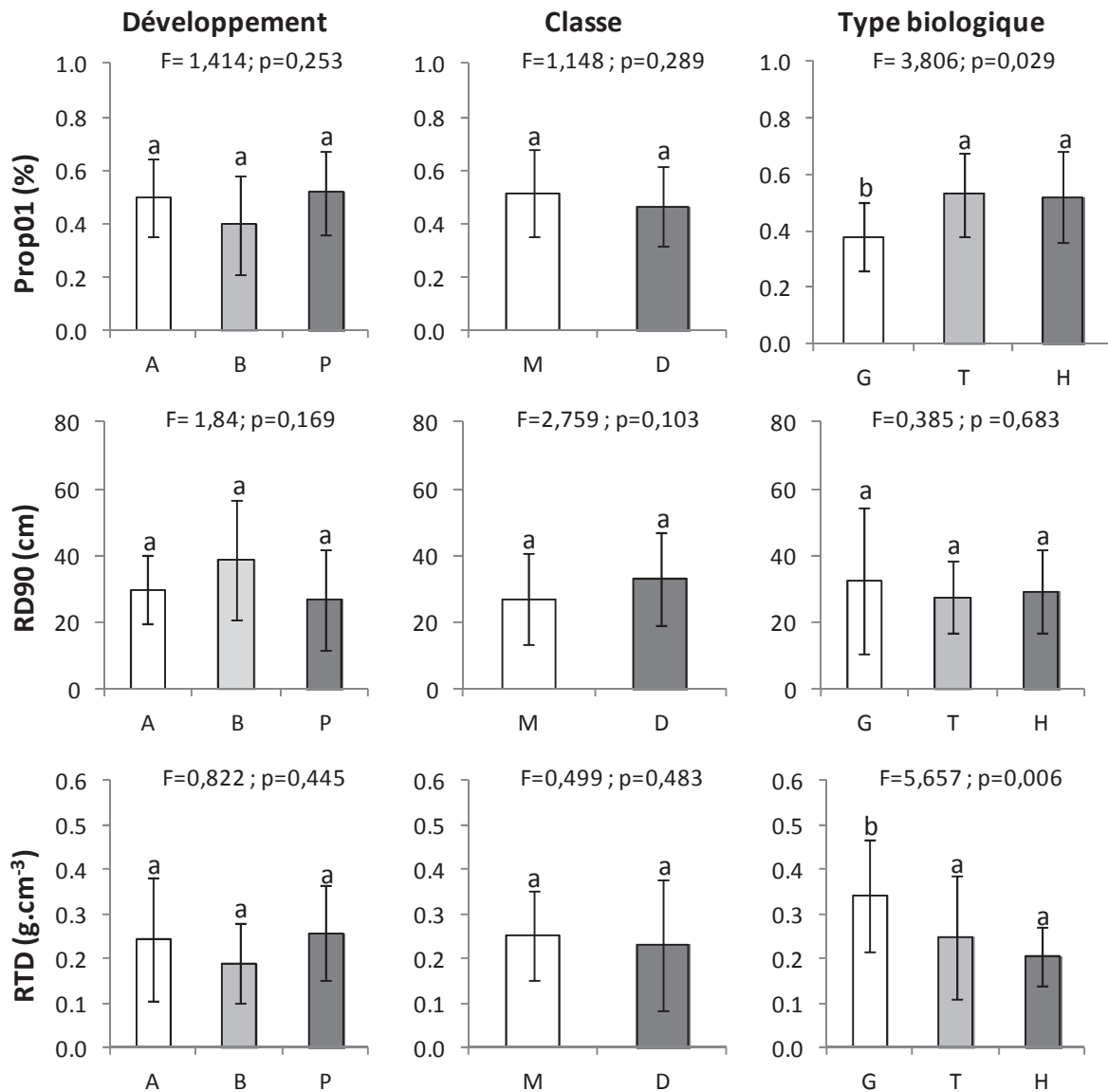




**Figure I-5:** Résultats des ANOVA visant à étudier les contrastes associés à différentes modalités de regroupement des espèces. A, annuelles; B, bisannuelles; P, pérennes; M, monocotylédones; D, dicotylédones; G, géophytes; T, thérophytes; H, hémicryptophytes.



**Figure I-5 (suite):** Résultats des ANOVA visant à étudier les contrastes associés à différentes modalités de regroupement des espèces. A, annuelles; B, bisannuelles; P, pérennes; M, monocotylédones; D, dicotylédones; G, géophytes; T, thérophytes; H, hémicryptophytes.



**Figure I-5 (suite et fin):** Résultats des ANOVA visant à étudier les contrastes associés à différentes modalités de regroupement des espèces. A, annuelles; B, bisannuelles; P, pérennes; M, monocotylédones; D, dicotylédones; G, géophytes; T, thérophytes; H, hémicryptophytes.

**Légende:** SLA, specific leaf area; LDMC, leaf dry matter content; Hrep, hauteur reproductive; LNC, leaf nitrogen concentration; LCC, leaf carbon concentration; C/Nleaf, ratio C:N foliaire; Diam, diamètre racinaire moyen; Prop01, proportion de racines de diamètre < 0.1 mm; SRA, specific root area; RTD, densité des tissus racinaires; 90%RD, profondeur à laquelle 90% de la biomasse racinaire totale est atteinte.

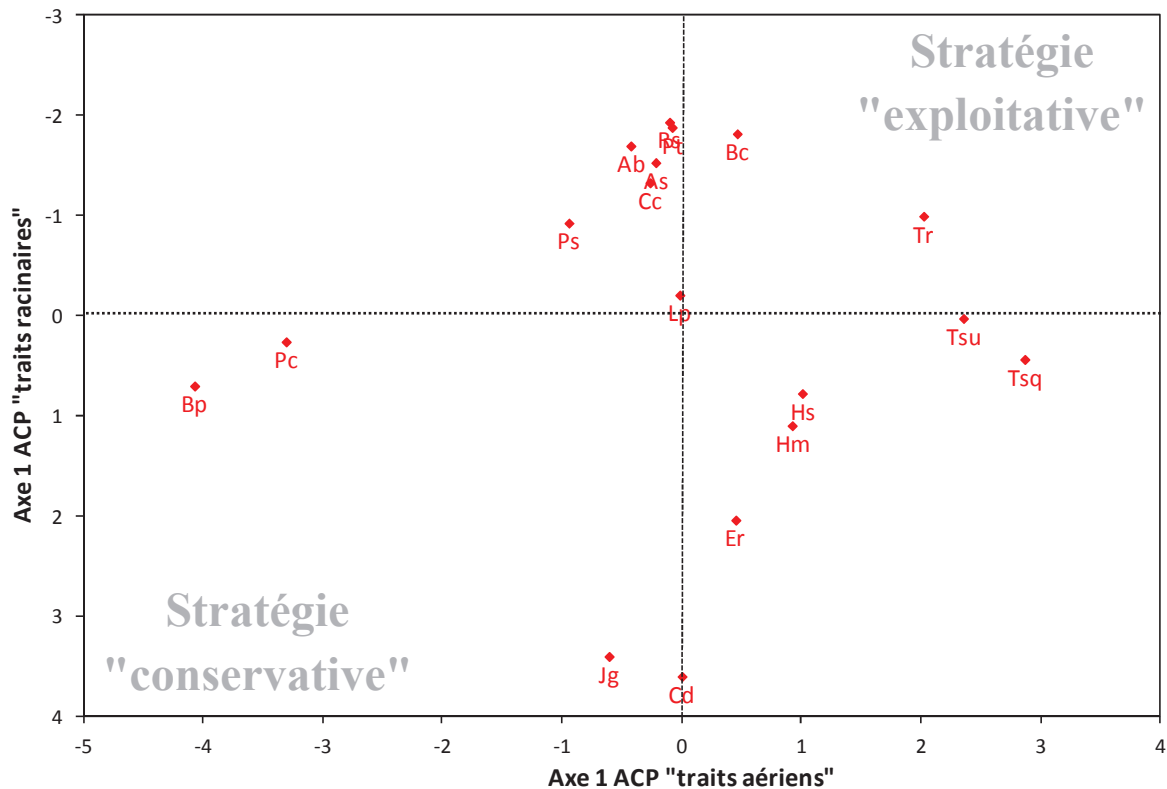
## Discussion :

### *Stratégies des espèces*

Concernant les espèces considérées dans le cadre de cette étude, l'analyse des corrélations entre traits (**Tableau I-2**) et les ACP réalisées sur les valeurs de traits des espèces (**Figures I-1 à 4**) indiquent que des syndromes de traits pouvant être associés à la stratégie d'acquisition et d'utilisation des ressources apparaissent aussi bien en ce qui concerne le compartiment aérien que le compartiment racinaire. Cependant, bien qu'il existe des corrélations marquées entre certains traits aériens et des traits racinaires, notre jeu de données ne permet pas d'établir l'existence d'un lien non équivoque entre stratégies aérienne et racinaire. La **figure I-6**, qui présente la position des espèces en fonction de leurs scores sur l'axe 1 de l'ACP "traits aériens" et sur l'axe 1 de l'ACP "traits racinaires", permet de visualiser ce résultat. L'analyse de cette figure montre notamment que les espèces présentant les scores les plus élevés sur l'axe 1 de l'ACP "traits aériens" ne sont pas les espèces qui présentent les scores les plus faibles sur l'axe 1 de l'ACP "traits racinaires" et permet ainsi d'affirmer que les espèces les plus "exploitatives" sur le plan aérien ne le sont en revanche pas sur le plan racinaire.

Au niveau racinaire, les résultats de l'étude des corrélations entre traits (**Tableau I-2**) montrent des traits associés à une stratégie racinaire d'acquisition rapide des ressources: des racines fines, des valeurs élevées de Specific Root Area et une faible densité, comme montré par Roumet et al. (2006) et Mokany & Ash (2008). Contrairement aux attendus liés à la littérature (Craine et al. 2001 ; Roumet et al. 2006), il n'apparaît en revanche pas de distinction significative entre annuelles et pérennes au niveau des valeurs de traits racinaires. Les résultats de l'ACP "traits racinaires" (**Figure I-2**) montrent en effet que ces deux groupes d'espèces se superposent presque totalement sur le plan (1,2), seuls *Carex divisa* et *Juncus gerardii* se distinguent par leurs stratégies très "conservatives". Ces résultats sont confirmés par les analyses de variance (**Figure I-5**) qui n'indiquent pas de différence significative entre annuelles et pérennes. Ces ANOVA montrent en revanche que le groupe des géophytes – dont font partie *Carex divisa* et *Juncus gerardii* – se distingue des thérophytes et hémicryptophytes par leurs racines plus grossières et plus denses. Outre le fait qu'elles possèdent des organes de réserves souterrains, ces deux espèces clonales présenteraient donc un système racinaire caractéristique d'une stratégie "conservative" favorisant la persistance des racines et la conservation des ressources mais limitant l'aptitude de ces espèces à prélever les nutriments. Cette stratégie "conservative" serait par ailleurs plus marquée que chez les autres pérennes incluses dans notre analyse puisque le groupe des hémicryptophytes – majoritairement

composé d'espèces pérennes lui aussi – ne se distingue en revanche pas des thérophytes – majoritairement composé d'espèces annuelles – sur le plan racinaire. L'absence de différence significative au niveau des traits racinaires entre mono- et dicotylédones (**Figure I-5**) est en accord avec les résultats obtenus par [Freschet et al. \(2010\)](#), montrant que les gammes de valeurs de traits présentées par ces deux groupes se recoupent largement.



**Figure I-6:** Stratégies des espèces étudiées. Au sein de la gamme d'espèces étudiées, les espèces présentant une stratégie "exploitative" au niveau du compartiment aérien ont un score élevé sur l'axe 1 de l'ACP "traits aériens" et les espèces présentant une stratégie racinaire "exploitative" ont un score faible sur l'axe 1 de l'ACP "traits racinaires".

**Légende:** Ab, *Alopecurus bulbosus*; As, *Agrostis stolonifera*; Bc, *Bromus commutatus*; Bp, *Bellis perennis*; Cc, *Cynosurus cristatus*; Cd, *Carex divisa*; Er, *Elymus repens*; Hm, *Hordeum marinum*; Hs, *Hordeum secalinum*; Jg, *Juncus gerardii*; Lp, *Lolium perenne*; Pc, *Plantago coronopus*; Ps, *Parapholis strigosa*; Pt, *Poa trivialis*; Rs, *Ranunculus sardous*; Tr, *Trifolium resupinatum*; Tsq, *Trifolium squamosum*; Tsu, *Trifolium subterraneum*.

Au niveau du compartiment aérien, l'analyse des corrélations entre traits (**Table I-2**) permet de mettre en évidence un syndrome de traits liant SLA, LNC et  $C/N_{\text{foliaire}}$ , syndrome qui correspond aux attendus de la littérature en matière de stratégie d'acquisition et de gestion des ressources ([Wright et al. 2004](#) ; [Diaz et al. 2004](#)). En revanche, contrairement à ce qui a souvent été montré (e.g. [Wilson et al. 1999](#) ; [Garnier et al. 2001](#) ; [Shipley & Vu 2002](#)), il n'apparaît pas de corrélation entre SLA et LDMC. La distinction entre espèces annuelles et pérennes au niveau des traits aériens déjà décrite dans la littérature (e.g. [Garnier & Laurent](#)

1994 ; Garnier et al. 1997 ; Li et al. 2005) apparaît clairement dans le cadre des analyses de variance (**Figure I-5**). Ces résultats indiquent que, sur le plan aérien, les espèces annuelles étudiées présentent une stratégie d'acquisition plus rapide des ressources que les pérennes qui présentent quand à elles plutôt une stratégie de conservation. Ces analyses montrent également que les monocotylédones ont une stratégie plus "conservative" que les dicotylédones, résultat qui s'explique certainement par le fait que les dicotylédones étudiées sont majoritairement des espèces annuelles alors que les monocotylédones sont majoritairement des pérennes. De la même manière, les géophytes et hémicryptophytes étudiées (majoritairement des pérennes) ont une stratégie plus conservative que les thérophytes (majoritairement des annuelles).

L'ACP "globale" (**Figure I-3**), qui inclue à la fois les données aériennes et racinaires, montre quant à elle que les syndromes de valeurs de traits présentés par les espèces annuelles, bisannuelles et pérennes se chevauchent même si les extrêmes correspondent aux attendus: les espèces aux stratégies les plus "conservatives" sont des pérennes, les espèces aux stratégies les plus "exploitatives" sont des annuelles.

### ***Relations entre traits aériens et racinaires***

Des relations significatives existent entre les traits mesurés au niveau des compartiments aérien et racinaire. La SLA est nettement corrélée à 3 traits racinaires: Diam ( $R = -0.61$ ), SRA ( $R = 0.58$ ) et RTD ( $R = -0.63$ ). Un résultat qui va dans le sens d'un couplage entre les stratégies aériennes et racinaires puisqu'il indique que les espèces capables d'exposer une grande surface foliaire à la lumière et au  $CO_2$  par unité de biomasse ont également tendance à présenter des racines fines et peu denses avec une plus grande surface d'échange racines-sol par unité de biomasse racinaire. Syndrome de traits qui correspond à une stratégie d'acquisition rapide des ressources à la fois sur le plan aérien et sur le plan racinaire (Wright et al. 2004 ; Roumet et al. 2006 ; Lambers et al. 2008 ; Mokany & Ash 2008). Ce lien fort entre SLA et stratégie racinaire se confirme d'ailleurs en testant la corrélation entre les valeurs de SLA et les coordonnées des espèces sur l'Axe 1 de l'ACP "traits racinaires" ( $R = -0.62$ ,  $p = 0.006$ , données non présentées). La corrélation négative entre LCC et SRA ( $R = -0.57$ ,  $p < 0.05$ ) peut quant à elle s'expliquer en se basant sur des résultats issus de la littérature. En effet, Lambers et al. (2008) affirment que la teneur en carbone des tissus des espèces à croissance lente est supérieure à celle des espèces à croissance rapide en raison de leur plus fort investissement dans des composés riches en carbone tels que la lignine. Or Freschet et al. (2010) ont montré une corrélation entre la teneur en carbone des tissus foliaires et racinaires

pour un large pool d'espèces subantarctiques. Il est ainsi possible d'expliquer le lien négatif entre LCC – dont les valeurs élevées seraient donc associées à une stratégie "conservative" – et SRA – dont les valeurs élevées sont associées à une stratégie "exploitative"–.

Un résultat marquant tient cependant au fait que l'ACP réalisée à partir des données traits racinaires (**Figure I-2**) et l'ACP réalisée à partir des données traits aériens (**Figure I-1**) aboutissent à des résultats très différents quant à la répartition des espèces sur les plans factoriels. Cette différence apparaît nettement pour les espèces du genre *Trifolium* ainsi que les deux couples d'espèces formés par *Bellis perennis* et *Plantago coronopus* et *Carex divisa* et *Juncus gerardii*. Ainsi, sur le plan aérien les trèfles se démarquent nettement avec un syndrome de traits correspondant à une stratégie d'acquisition rapide des ressources (SLA et LNC élevées notamment) tandis qu'ils ne se distinguent plus des autres espèces lorsque sont considérés les traits racinaires. De la même manière, *Bellis perennis* et *Plantago coronopus* sont caractérisées par un syndrome de traits aériens correspondant à une stratégie de conservation des ressources ( $C/N_{\text{foliaire}}$  élevé, SLA faible) mais se situent en position intermédiaire sur l'axe acquisition-conservation pour ce qui est de leurs traits racinaires. Inversement, *Carex divisa* et *Juncus gerardii* présentent une stratégie "conservative" sur le plan des traits racinaires mais ne se démarquent pas sur le plan des traits aériens. Ces résultats, bien que ne plaidant pas en faveur d'un couplage des stratégies aériennes et racinaires, peuvent éclairer les résultats de l'ACP "globale" (**Figure I-1**): les trèfles se distinguent des autres espèces en raison de leurs traits aériens très "exploitatifs", *Bellis perennis* et *Plantago coronopus* se distinguent en raison de leurs traits aériens très "conservatifs", quant à *Carex divisa* et *Juncus gerardii*, ils se distinguent en raison de leurs traits racinaires très "conservatifs". *Elymus repens* semble en revanche présenter des traits liés à une stratégie "conservative" à la fois au niveau racinaire et au niveau aérien.

### **Conclusion**

L'analyse globale de notre jeu de données ne permet pas d'établir l'existence d'un lien non équivoque entre stratégies aérienne et racinaire bien qu'elle laisse apparaître des liens entre les traits de ces deux compartiments, le plus intéressant étant le lien marqué entre surface spécifique foliaire et stratégie racinaire. Par ailleurs, concernant le compartiment racinaire, nos résultats remettent en cause la dichotomie annuelles-pérennes établie par la littérature, ces deux groupes d'espèces apparaissant en grande partie imbriqués au sein de la gamme de stratégies que nous avons pu explorer. Une hypothèse pouvant expliquer ce résultat est que

l'homogénéité des conditions de culture et la plasticité des traits pourraient limiter l'apparition de forts contrastes fonctionnels entre espèces dans le cadre de notre étude.



## Données complémentaires :

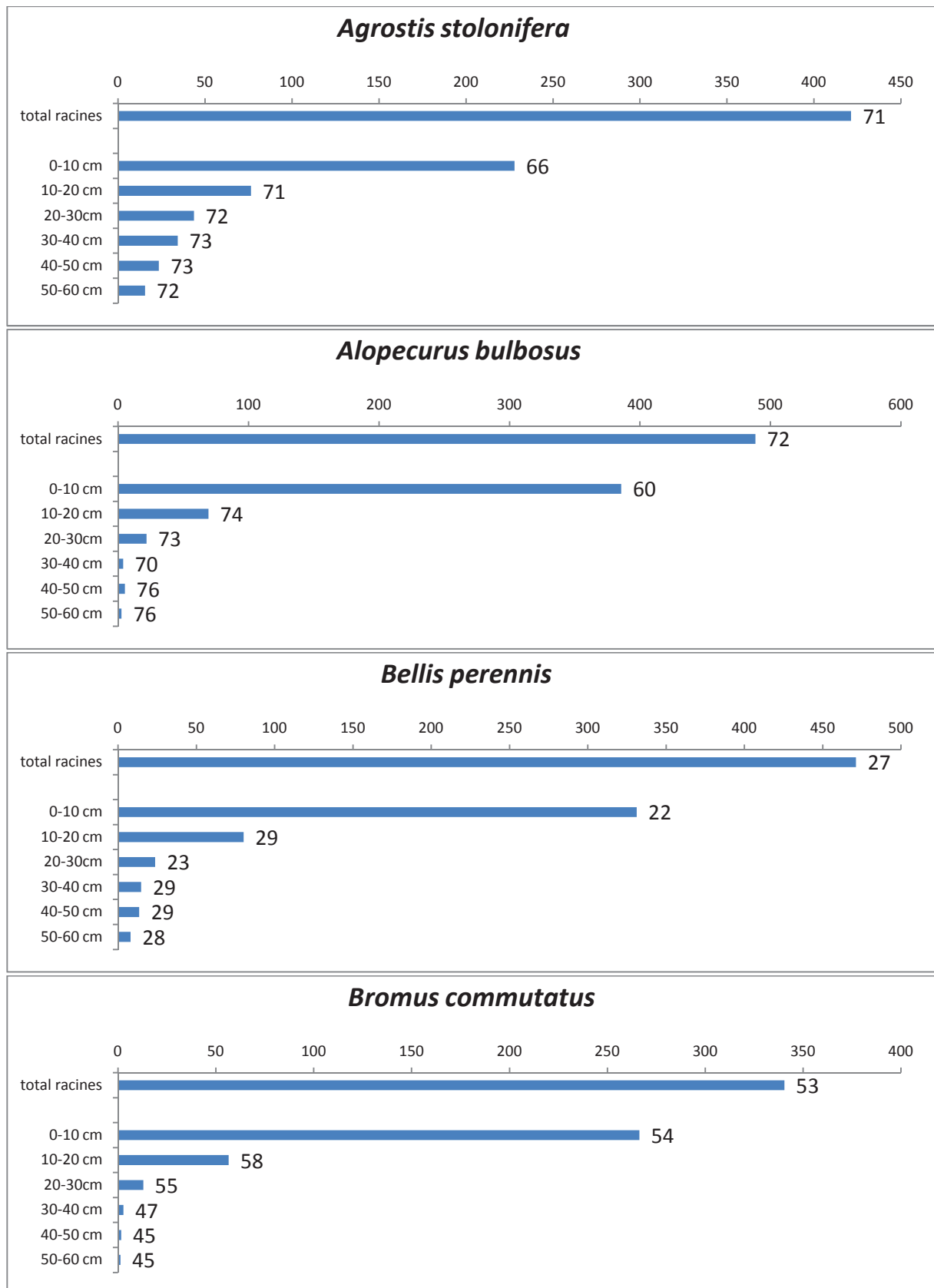
**Annexe I-1 :** Valeurs de traits et écarts types chez les 18 espèces étudiées. Les lettres indiquent des différences significatives entre espèces pour un trait donné.

Espèce	Specific Leaf Area	Leaf Dry Matter Content	Leaf Nitrogen Concentration	Leaf Carbon Concentration	Hauteur reproductive	C/N <sub>foliaire</sub>
<i>Agrostis stolonifera</i>	29,28 ± 4,25 <sup>bcd</sup>	309,95 ± 28,15 <sup>a</sup>	24,89 ± 2,09 <sup>b</sup>	401,17 ± 20,55 <sup>a</sup>	63,6 ± 5,4 <sup>de</sup>	16,19 ± 1,28 <sup>b</sup>
<i>Alopecurus bulbosus</i>	28,60 ± 6,68 <sup>bcd</sup>	215,07 ± 36,71 <sup>e</sup>	26,65 ± 1,46 <sup>b</sup>	398,94 ± 19,67 <sup>a</sup>	24,4 ± 4,8 <sup>ik</sup>	15,03 ± 1,36 <sup>b</sup>
<i>Bellis perennis</i>	22,77 ± 3,89 <sup>e</sup>	90,96 ± 18,69 <sup>gh</sup>	15,43 ± 1,57 <sup>c</sup>	339,09 ± 32,19 <sup>b</sup>	14,7 ± 2,4 <sup>l</sup>	21,99 ± 0,55 <sup>a</sup>
<i>Bromus commutatus</i>	28,57 ± 4,66 <sup>bcd</sup>	253,92 ± 30,56 <sup>bc</sup>	30,74 ± 2,38 <sup>b</sup>	400,83 ± 14,63 <sup>a</sup>	71,8 ± 8,1 <sup>b</sup>	13,11 ± 1,08 <sup>bc</sup>
<i>Carex divisa</i>	13,53 ± 2,33 <sup>g</sup>	230,23 ± 40,81 <sup>de</sup>	32,66 ± 3,61 <sup>b</sup>	410,78 ± 25,78 <sup>a</sup>	49,6 ± 6,4 <sup>f</sup>	12,66 ± 1,07 <sup>bc</sup>
<i>Cynosurus cristatus</i>	22,34 ± 7,27 <sup>ef</sup>	248,51 ± 18,57 <sup>bcd</sup>	26,66 ± 3,75 <sup>b</sup>	409,49 ± 16,57 <sup>a</sup>	65,4 ± 4,9 <sup>cd</sup>	15,56 ± 1,80 <sup>b</sup>
<i>Elymus repens</i>	21,49 ± 3,07 <sup>ef</sup>	301,23 ± 32,97 <sup>a</sup>	28,59 ± 3,60 <sup>b</sup>	425,74 ± 21,12 <sup>a</sup>	81,8 ± 8,0 <sup>a</sup>	15,12 ± 2,12 <sup>b</sup>
<i>Hordeum marinum</i>	36,05 ± 8,52 <sup>a</sup>	231,97 ± 32,68 <sup>cde</sup>	32,35 ± 2,36 <sup>b</sup>	411,70 ± 8,68 <sup>a</sup>	24,2 ± 4,0 <sup>k</sup>	12,78 ± 0,93 <sup>bc</sup>
<i>Hordeum secalinum</i>	29,26 ± 4,17 <sup>bcd</sup>	269,10 ± 36,94 <sup>b</sup>	32,83 ± 1,78 <sup>b</sup>	413,06 ± 18,66 <sup>a</sup>	71,1 ± 4,3 <sup>bc</sup>	12,61 ± 0,88 <sup>bcd</sup>
<i>Juncus gerardii</i>	10,17 ± 2,28 <sup>g</sup>	256,01 ± 39,61 <sup>b</sup>	27,03 ± 1,45 <sup>b</sup>	423,36 ± 9,46 <sup>a</sup>	44,0 ± 7,3 <sup>fg</sup>	15,69 ± 0,75 <sup>b</sup>
<i>Lolium perenne</i>	26,69 ± 3,77 <sup>cd</sup>	227,03 ± 52,48 <sup>de</sup>	29,53 ± 10,60 <sup>b</sup>	400,89 ± 21,12 <sup>a</sup>	67,8 ± 4,7 <sup>bcd</sup>	14,84 ± 4,42 <sup>b</sup>
<i>Parapholis strigosa</i>	26,56 ± 6,78 <sup>d</sup>	261,21 ± 34,10 <sup>b</sup>	24,37 ± 2,92 <sup>bc</sup>	388,28 ± 29,85 <sup>a</sup>	32,3 ± 3,7 <sup>hi</sup>	16,19 ± 2,88 <sup>b</sup>
<i>Plantago coronopus</i>	19,02 ± 3,85 <sup>f</sup>	105,92 ± 13,16 <sup>b</sup>	15,60 ± 3,46 <sup>c</sup>	399,19 ± 74,03 <sup>a</sup>	16,5 ± 3,5 <sup>l</sup>	25,75 ± 1,61 <sup>a</sup>
<i>Poa trivialis</i>	30,07 ± 8,16 <sup>bc</sup>	257,22 ± 38,80 <sup>b</sup>	26,79 ± 8,66 <sup>b</sup>	409,47 ± 16,10 <sup>a</sup>	59,0 ± 8,1 <sup>e</sup>	16,81 ± 5,43 <sup>b</sup>
<i>Ranunculus sardous</i>	31,36 ± 4,55 <sup>b</sup>	109,90 ± 18,78 <sup>b</sup>	28,69 ± 3,94 <sup>b</sup>	403,18 ± 12,30 <sup>a</sup>	37,8 ± 7,8 <sup>gh</sup>	14,28 ± 1,90 <sup>b</sup>
<i>Trifolium resupinatum</i>	35,92 ± 8,49 <sup>a</sup>	146,84 ± 33,11 <sup>fg</sup>	45,69 ± 6,01 <sup>a</sup>	407,19 ± 29,34 <sup>a</sup>	30,6 ± 5,6 <sup>ij</sup>	8,99 ± 0,83 <sup>cd</sup>
<i>Trifolium squamosum</i>	35,46 ± 7,19 <sup>a</sup>	158,60 ± 25,22 <sup>f</sup>	51,21 ± 2,06 <sup>a</sup>	424,72 ± 8,19 <sup>a</sup>	30,1 ± 3,5 <sup>jik</sup>	8,31 ± 0,46 <sup>d</sup>
<i>Trifolium subterraneum</i>	31,70 ± 4,99 <sup>b</sup>	141,53 ± 17,96 <sup>fg</sup>	47,16 ± 6,27 <sup>a</sup>	432,20 ± 14,80 <sup>a</sup>	14,6 ± 3,7 <sup>l</sup>	9,36 ± 1,83 <sup>cd</sup>

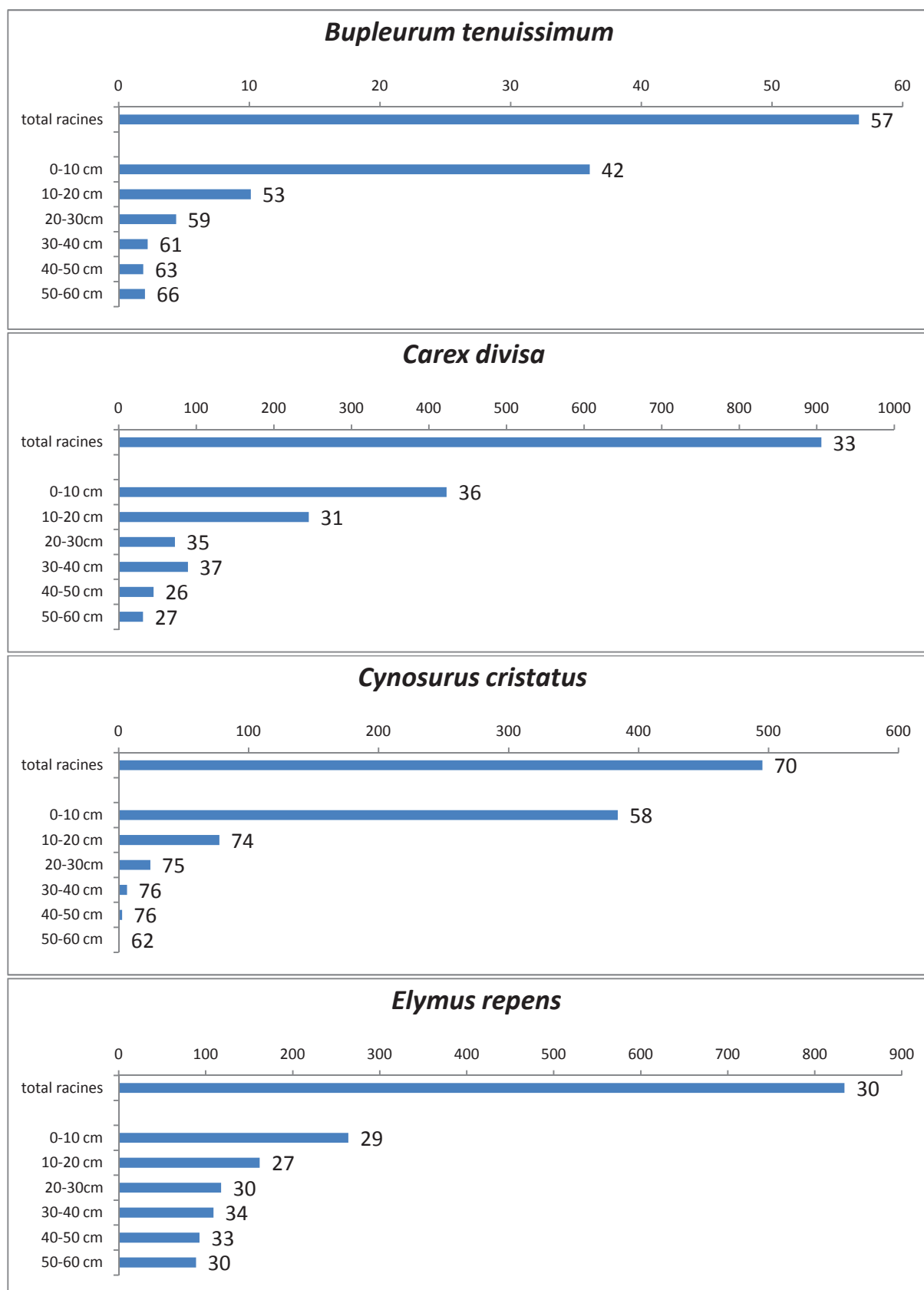
**Annexe I-1 (suite et fin) : Valeurs de traits et écarts types chez les 18 espèces étudiées. Les lettres indiquent des différences significatives entre espèces pour un trait donné.**

Espèce	Diamètre racinaire moyen	Specific Root Area	Prop01	90% Rooting Depth	Root Tissue Density
<i>Agrostis stolonifera</i>	0,132 ± 0,008 <sup>f</sup>	1,52 ± 0,87 <sup>a</sup>	0,680 ± 0,031 <sup>a</sup>	34,29 ± 6,99 <sup>abc</sup>	0,239 ± 0,105 <sup>bcde</sup>
<i>Alopecurus bulbosus</i>	0,142 <sup>def</sup>	1,46 <sup>a</sup>	0,654 <sup>a</sup>	15,27 <sup>c</sup>	0,189 <sup>cde</sup>
<i>Bellis perennis</i>	0,269 ± 0,044 <sup>abc</sup>	1,35 ± 0,30 <sup>ab</sup>	0,250 ± 0,123 <sup>d</sup>	26,58 ± 16,75 <sup>abc</sup>	0,110 ± 0,012 <sup>e</sup>
<i>Bromus commutatus</i>	0,160 ± 0,055 <sup>cdef</sup>	1,74 ± 0,14 <sup>a</sup>	0,584 ± 0,178 <sup>ab</sup>	17,60 ± 6,80 <sup>c</sup>	0,151 ± 0,041 <sup>de</sup>
<i>Carex divisa</i>	0,351 ± 0,061 <sup>a</sup>	0,33 ± 0,04 <sup>bc</sup>	0,338 ± 0,061 <sup>bcd</sup>	34,22 ± 21,25 <sup>abc</sup>	0,348 ± 0,022 <sup>b</sup>
<i>Cynosurus cristatus</i>	0,138 ± 0,038 <sup>def</sup>	1,30 ± 0,40 <sup>abc</sup>	0,658 ± 0,122 <sup>a</sup>	16,95 ± 3,09 <sup>c</sup>	0,229 ± 0,023 <sup>bcde</sup>
<i>Elymus repens</i>	0,244 ± 0,018 <sup>abcde</sup>	0,73 ± 0,10 <sup>abc</sup>	0,280 ± 0,046 <sup>cd</sup>	57,04 ± 2,97 <sup>a</sup>	0,225 ± 0,023 <sup>bcde</sup>
<i>Hordeum marinum</i>	0,246 ± 0,051 <sup>abcd</sup>	0,94 ± 0,22 <sup>abc</sup>	0,334 ± 0,077 <sup>bcd</sup>	29,81 ± 2,83 <sup>abc</sup>	0,178 ± 0,008 <sup>cde</sup>
<i>Hordeum secalinum</i>	0,199 ± 0,006 <sup>bcddef</sup>	0,84 ± 0,15 <sup>abc</sup>	0,427 ± 0,023 <sup>abcd</sup>	27,32 ± 8,63 <sup>abc</sup>	0,242 ± 0,041 <sup>bcde</sup>
<i>Juncus gerardi</i>	0,301 ± 0,019 <sup>ab</sup>	0,27 ± 0,02 <sup>c</sup>	0,427 ± 0,015 <sup>abcd</sup>	11,85 ± 3,41 <sup>c</sup>	0,502 ± 0,016 <sup>a</sup>
<i>Lolium perenne</i>	0,184 ± 0,026 <sup>cdef</sup>	1,08 ± 0,23 <sup>abc</sup>	0,535 ± 0,027 <sup>abcd</sup>	26,89 ± 5,59 <sup>abc</sup>	0,206 ± 0,025 <sup>cde</sup>
<i>Parapholis strigosa</i>	0,122 ± 0,001 <sup>f</sup>	1,13 ± 0,17 <sup>abc</sup>	0,673 ± 0,017 <sup>a</sup>	24,44 ± 5,25 <sup>bc</sup>	0,294 ± 0,042 <sup>bc</sup>
<i>Plantago coronopus</i>	0,160 ± 0,015 <sup>cdef</sup>	0,94 ± 0,11 <sup>abc</sup>	0,547 ± 0,068 <sup>abc</sup>	50,66 ± 9,85 <sup>ab</sup>	0,269 ± 0,037 <sup>bcd</sup>
<i>Poa trivialis</i>	0,129 ± 0,016 <sup>f</sup>	1,52 ± 0,06 <sup>a</sup>	0,680 ± 0,066 <sup>a</sup>	19,48 ± 5,90 <sup>bc</sup>	0,200 ± 0,028 <sup>cde</sup>
<i>Ranunculus sardous</i>	0,135 ± 0,014 <sup>ef</sup>	1,80 ± 0,24 <sup>a</sup>	0,596 ± 0,053 <sup>ab</sup>	31,38 ± 16,16 <sup>abc</sup>	0,165 ± 0,005 <sup>cde</sup>
<i>Trifolium resupinatum</i>	0,142 ± 0,018 <sup>def</sup>	1,34 ± 0,22 <sup>ab</sup>	0,608 ± 0,113 <sup>ab</sup>	41,75 ± 7,78 <sup>abc</sup>	0,212 ± 0,010 <sup>bcde</sup>
<i>Trifolium squamosum</i>	0,172 ± 0,007 <sup>cdef</sup>	0,87 ± 0,10 <sup>abc</sup>	0,462 ± 0,015 <sup>abcd</sup>	20,89 ± 9,85 <sup>bc</sup>	0,269 ± 0,044 <sup>bcd</sup>
<i>Trifolium subterraneum</i>	0,167 ± 0,036 <sup>cdef</sup>	1,08 ± 0,58 <sup>abc</sup>	0,522 ± 0,157 <sup>abcd</sup>	40,86 ± 2,77 <sup>abc</sup>	0,250 ± 0,086 <sup>bcde</sup>

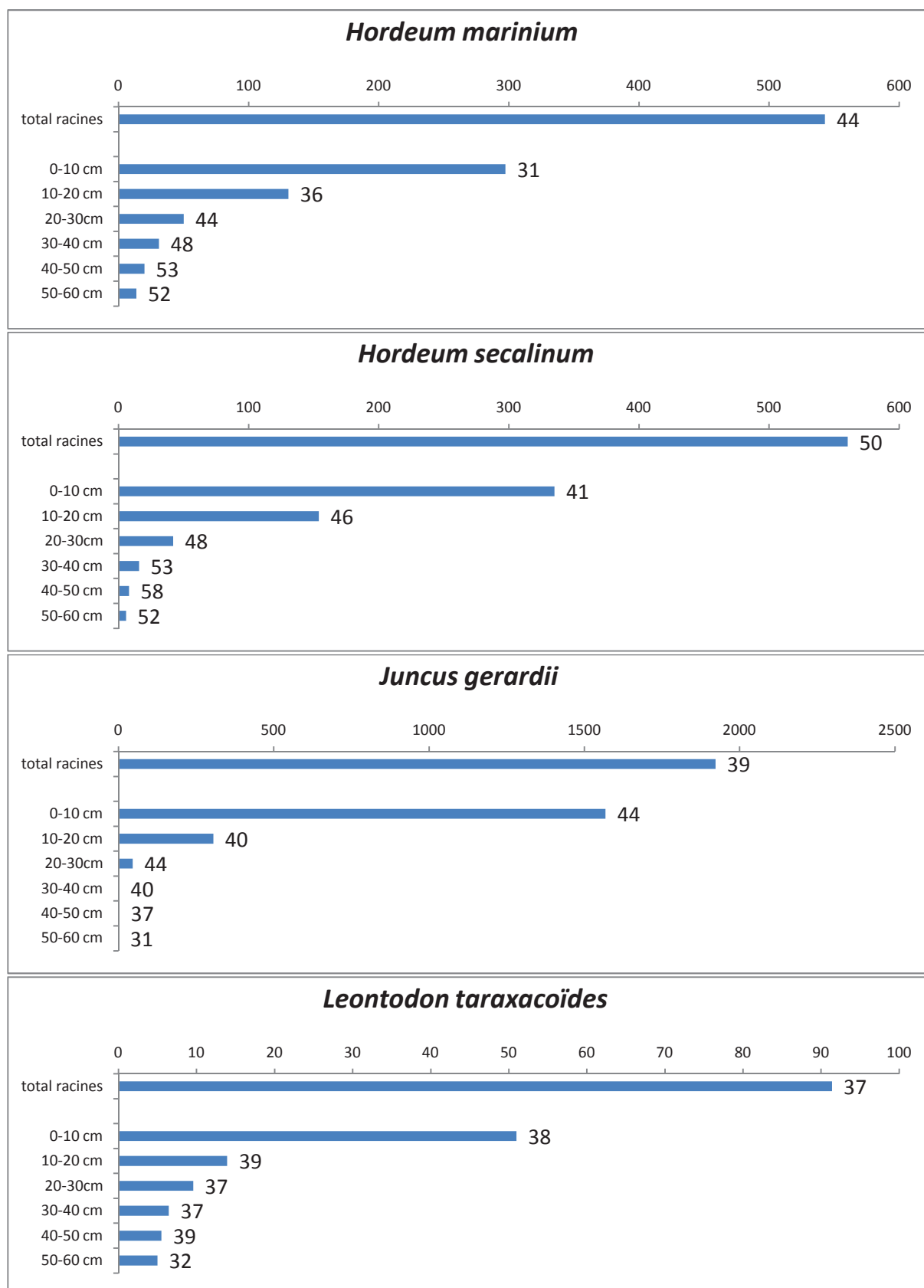
**Annexe I-2 :** Biomasse racinaire totale (biomasse racinaire (mg) par gramme de biomasse aérienne) et répartition en profondeur de la biomasse racinaire. Les étiquettes de données correspondent à la proportion de racines fines – en terme de longueur – au sein des différentes sections transversales.



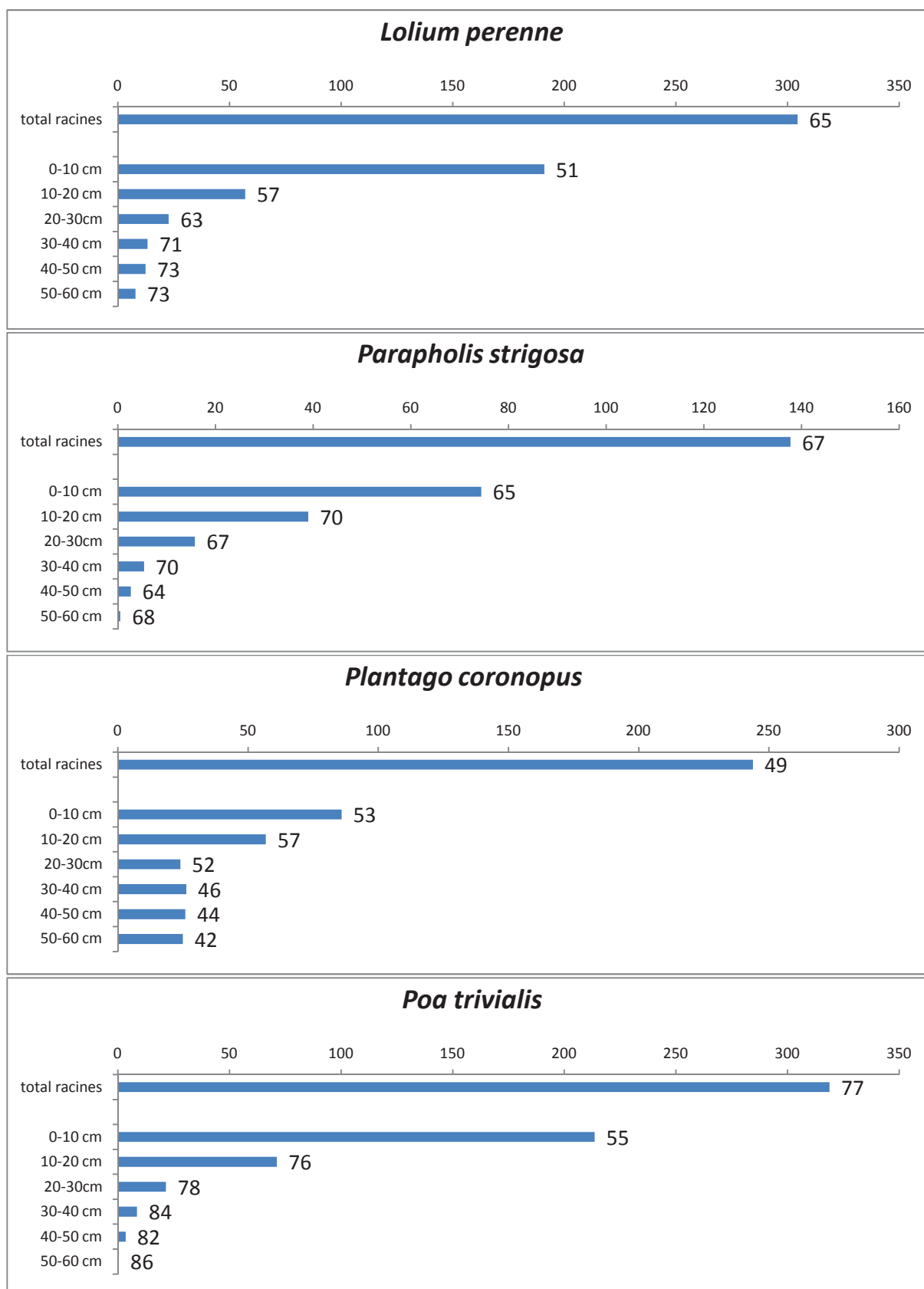
**Annexe I-2 (suite) :** Biomasse racinaire totale (biomasse racinaire (mg) par gramme de biomasse aérienne) et répartition en profondeur de la biomasse racinaire. Les étiquettes de données correspondent à la proportion de racines fines – en terme de longueur – au sein des différentes sections transversales.



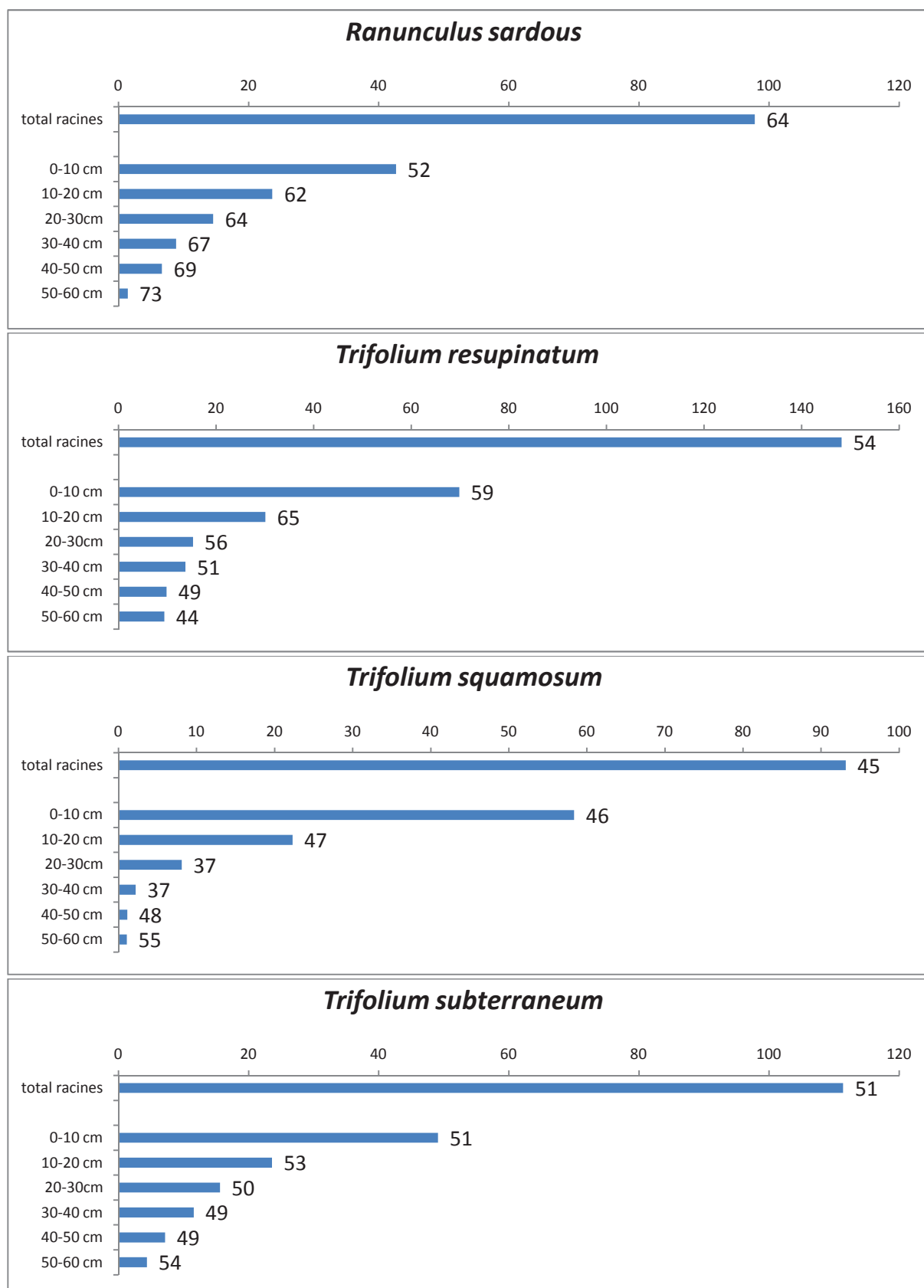
**Annexe I-2 (suite) :** Biomasse racinaire totale (biomasse racinaire (mg) par gramme de biomasse aérienne) et répartition en profondeur de la biomasse racinaire. Les étiquettes de données correspondent à la proportion de racines fines – en terme de longueur – au sein des différentes sections transversales.



**Annexe I-2 (suite) :** Biomasse racinaire totale (biomasse racinaire (mg) par gramme de biomasse aérienne) et répartition en profondeur de la biomasse racinaire. Les étiquettes de données correspondent à la proportion de racines fines – en terme de longueur – au sein des différentes sections transversales.



**Annexe I-2 (suite et fin) :** Biomasse racinaire totale (biomasse racinaire (mg) par gramme de biomasse aérienne) et répartition en profondeur de la biomasse racinaire. Les étiquettes de données correspondent à la proportion de racines fines – en terme de longueur – au sein des différentes sections transversales.









## **CHAPITRE II**

**Caractérisation du potentiel d'acquisition de l'azote minéral chez 20 espèces prairiales. Quels axes de différenciation entre espèces ? Quels liens avec les traits racinaires et aériens ?**



## CHAPITRE II : Caractérisation du potentiel d'acquisition de l'azote minéral chez 20 espèces prairiales. Quels axes de différenciation entre espèces ? Quels liens avec les traits racinaires et aériens ?

### Introduction :

L'azote est indispensable tout au long de la vie du végétal et constitue en moyenne 2% de la matière sèche totale des végétaux (Miller & Cramer 2004). Il entre notamment dans la composition des protéines et des acides nucléiques mais aussi de nombreux composés secondaires. Les végétaux peuvent puiser l'azote sous différentes formes, qu'elles soient minérales (i.e. nitrate et ammonium essentiellement) ou organiques (i.e. acides aminés) (Harrison et al. 2007 ; Näsholm et al. 2009). La ressource en azote constitue un axe essentiel de la niche trophique des espèces végétales. Une répartition de la ressource azotée entre les espèces au sein des communautés végétales peut être un mécanisme qui permet la coexistence de différentes espèces en dépit de la disponibilité limitée de cette ressource (Loreau & Hector 2001 ; Silvertown 2004). Cette répartition peut se faire *via* une complémentarité spatiale et temporelle entre espèces (McKane et al. 1990 ; Duke & Caldwell 2001), ou bien *via* l'exploitation de sources d'azote distinctes par les différentes espèces (McKane et al. 2002 ; Kahmen et al. 2006 ; Harrison et al. 2007 ; Miller et al. 2007). Un exemple bien connu est celui des légumineuses qui, à l'aide des bactéries symbiotiques du genre *rhizobium*, peuvent fixer l'azote atmosphérique et ainsi accéder à une source illimitée d'azote lorsque la quantité d'azote minéral disponible dans le sol est faible (Schwinning & Parsons 1996 ; Lee et al. 2003).

Ainsi, si l'immense majorité des espèces présentent les mêmes besoins de base en eau, lumière et nutriments (Grubb 1977), les formes de nutriment utilisées peuvent différencier les espèces et constituer un axe trophique de différenciation. A l'échelle des communautés végétales, la forme d'azote minéral préférée pourrait fonder des contrastes de niches trophiques entre espèces. Un autre axe de différenciation trophique entre espèces peut également reposer sur des contrastes de capacité compétitive liés à la capacité d'absorption de l'azote. Ces deux axes de différenciation constituent des pistes permettant de comprendre la coexistence des espèces (Tilman 1982 ; McKane et al. 2002).

Des capacités d'acquisition contrastées, entre espèces prairiales, vis-à-vis des différentes formes d'azote ont en effet déjà été rapportées (e.g. Kahmen et al. 2006 ; Miller et

al. 2007). Comme l'azote constitue un des nutriments les plus communément limitants en milieu terrestre (Vitousek & Howarth 1991), les espèces présentant un plus fort potentiel d'acquisition que les autres pourraient être plus compétitives. On pourrait alors attendre que cette capacité d'acquisition constitue un trait clé des espèces pour prédire leur abondance relative *in natura*.

L'efficacité comparée des différentes espèces du pool local en terme d'acquisition de l'azote et leur préférence éventuelle et contrastée entre taxons pour l'une ou l'autre forme d'azote minéral s'impose donc comme une question essentielle pour explorer les déterminants du patron des communautés décrit *in natura*.

Dans le cadre de mon travail de thèse, la prise en considération de ces questions complète l'approche fonctionnelle des espèces végétales. Cette approche a permis de déterminer les profils fonctionnels d'une vingtaine d'espèces *via* des traits "soft" choisis pour leur proximité avec la dynamique d'acquisition et de gestion de la ressource par et dans les plantes. Les traits racinaires et aériens mesurés – *e.g.* Specific Leaf Area (SLA), Leaf Dry Matter Content (LDMC), Hauteur reproductive (Hrep), Specific Root Area (SRA), Root Tissue Density (RTD) – sont en effet considérés comme en lien direct ou indirect avec la stratégie d'acquisition et de gestion des ressources nutritives par les plantes (Diaz et al. 2004 ; Roumet et al. 2006). L'identification des liens entre traits "soft", patron d'acquisition des ressources et qualité agronomique est en outre cruciale pour pouvoir évaluer et prédire le potentiel agronomique des prairies (Ansquer et al. 2009) avec fiabilité et en identifiant les sources de variation.

Dans la plupart des prairies humides, la productivité des végétaux est limitée par la disponibilité de l'azote (N), du phosphore (P) ou bien du potassium (K) (Verhoeven et al. 1996 ; Olde Venterink et al. 2001 ; Van Duren & Peggel 2000 ; Gusewell & Koerselman 2002). Des travaux effectués sur les prairies communales des Magnils-Reigniers (Marais Poitevin, Vendée) ont révélé que l'azote y est le principal nutriment limitant (Marion B., com. pers.). Rossignol (2006) a également mis en évidence que la quantité d'azote minéral disponible ainsi que la balance  $\text{NO}_3^-:\text{NH}_4^+$  présentaient une importante hétérogénéité spatiale et temporelle. Ce travail s'est donc focalisé sur l'analyse des capacités d'acquisition des ressources d'une vingtaine d'espèces de ces prairies vis-à-vis de l'azote, avec deux objectifs :

- (i) évaluer si l'efficacité d'acquisition de l'azote minéral et la préférence pour l'ammonium ou le nitrate peuvent constituer des axes de différenciation de niche entre espèces,

(ii) évaluer si les contrastes de capacité d'acquisition entre espèces permettent d'expliquer les succès relatifs des espèces sur le terrain.

Ce travail vise également à étudier les liens pouvant être mis en évidence entre différents paramètres physiologiques (*i.e.* concentration en azote des différents organes, quantité totale d'azote absorbée, vitesse d'absorption de l'azote nitrique ou ammoniacal), de même que les liens entre les traits physiologiques et les traits et stratégies fonctionnelles mis en évidence lors d'expérimentations antérieures (*cf.* chapitre précédent).

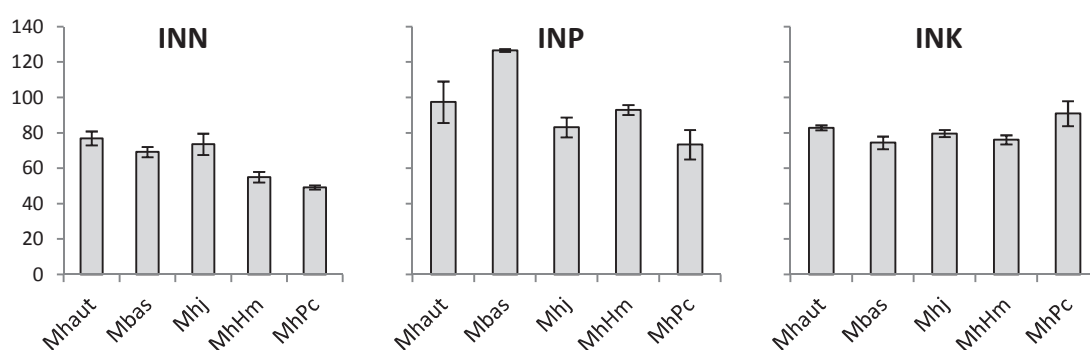
Enfin, les caractéristiques morphologiques et physiologiques des espèces étudiées ont pu être mises en relation avec leur succès *in natura*, approché *via* leur abondance dans différents patchs constitutifs de la mosaïque de végétation rencontrée dans les prairies humides des Magnils-Reigniers.

Pour répondre à ces objectifs, une expérimentation en conditions semi-contrôlées a été mise en place pour caractériser le potentiel d'acquisition de la ressource azotée sous forme  $\text{NO}_3^-$  et  $\text{NH}_4^+$  chez les 20 espèces les plus fréquemment rencontrées dans ces prairies. Ce travail, basé sur l'étude de l'acquisition de l'azote grâce à l'utilisation de l'isotope stable  $^{15}\text{N}$  chez des individus en phase de croissance végétative, a permis de caractériser les contrastes de production de biomasse et d'acquisition de l'azote et d'étudier l'existence d'une discrimination de niche reposant sur la source d'azote "préférentielle" chez ces espèces, ainsi que l'influence potentielle des conditions de culture sur cette préférence.

## Matériel et méthodes :

### *Disponibilité des ressources au sein de notre site d'étude :*

Dans les prairies communales des Magnils-Reigniers, une étude réalisée en 2006 (Marion B., com. pers.) a permis d'obtenir les valeurs d'Indice de Nutrition (IN ; Farrugia et al. 2000 ; Cruz et al. 2006) pour l'azote (INN), le phosphate (INP) et le potassium (INK) au sein des différents types de patchs rencontrés dans ces prairies (**Figure II-1**). Ces données indiquent que l'azote constitue la principale ressource limitante. Les valeurs d'INN sont en effet comprises entre 50 et 75 et indiquent que l'état de nutrition azotée des assemblages étudiés est insuffisant à très insuffisant. Concernant le phosphate ( $75 < \text{INP} < 120$ ) et le potassium ( $75 < \text{INK} < 90$ ), les indices de nutrition attestent de niveaux de ressources satisfaisants et ne limitant pas ou peu la production végétale. Par ailleurs, les mesures portant sur la disponibilité de l'azote minéral effectuées en 2002 au sein de ces mêmes prairies (Rossignol 2006) ont mis en évidence une importante hétérogénéité spatiale et temporelle de la quantité d'azote minéral disponible et de la balance  $\text{NO}_3^-:\text{NH}_4^+$  (**Annexe II-1**).



**Figure II-1** : Indices de nutrition N, P et K mesurés en 2006 dans les prairies communales des Magnils-Reigniers (valeurs moyennes et écart-types). Dénomination des différents types de patchs : Mhaut, mésophile haut ; Mbas, mésophile bas ; MhJ, méso-hygrophile à *Juncus gerardii* ; MhHm, méso-hygrophile à *Hordeum marinum* ; MhPc, méso-hygrophile à *Plantago coronopus*.

### *Expérimentation $^{15}\text{N}$ :*

L'expérimentation visant à étudier le potentiel d'acquisition d'azote a été conduite en conditions semi-contrôlées, en serre non chauffée, de mars à mai 2011. Elle visait également à déterminer si il existe une source préférentielle de nutrition azotée (*i.e.* ammonium ou nitrate) chez les espèces étudiées. Les cultures végétales ont été effectuées dans des pots d'une contenance d'1 litre (11.7 cm de diamètre et 13.5 cm de profondeur) avec un substrat composé

de deux tiers de terre de jardin et d'un tiers de sable. Les 20 espèces étudiées ont été cultivées à différentes densités afin d'obtenir une densité de végétation élevée dans toutes les monocultures en fin d'expérience : *Agrostis stolonifera* (3 plantules/pot), *Alopecurus bulbosus* (3), *Bellis perennis* (2), *Bupleurum tenuissimum* (6), *Bromus commutatus* (3), *Carex divisa* (6), *Cynosurus cristatus* (3), *Elymus repens* (6), *Hordeum marinum* (3), *Hordeum secalinum* (3), *Juncus gerardii* (6), *Leontodon taraxacoïdes* (2), *Lolium perenne* (3), *Plantago coronopus* (2), *Poa trivialis* (3), *Parapholis strigosa* (3), *Ranunculus sardous* (2), *Trifolium resupinatum* (2), *Trifolium squamosum* (2), *Trifolium subterraneum* (2). Pour chaque espèce, 16 monocultures (*i.e.* 16 pots) ont été mises en place les 7 et 8 mars 2011 à partir de plantules récoltées sur le dispositif expérimental des Magnils-Reigniers. Pour chaque espèce, 8 monocultures ont alors été soumises à un prétraitement  $\text{NO}_3^-$  (*i.e.* apport d'azote équivalent à  $30 \text{ kgN}\cdot\text{ha}^{-1}$  avec  $\frac{1}{4} \text{ NH}_4^+$  et  $\frac{3}{4} \text{ NO}_3^-$ ) et les 8 autres à un prétraitement  $\text{NH}_4^+$  (*i.e.* apport d'azote équivalent à  $30 \text{ kgN}\cdot\text{ha}^{-1}$  avec  $\frac{3}{4} \text{ NH}_4^+$  et  $\frac{1}{4} \text{ NO}_3^-$ ).

L'apport des solutions d'azote marquée ( $^{15}\text{N}$ ) a été effectué entre le 17 mai et le 7 juin 2011. Pour chaque espèce et chaque prétraitement, 4 pots ont été marqués avec une solution d'ammonitrate marquée sur l'ammonium (apport de  $^{15}\text{NH}_4\text{-}^{14}\text{NO}_3$  à  $10 \text{ kgN}\cdot\text{ha}^{-1}$ ) et les 4 autres pots avec une solution d'ammonitrate marquée sur le nitrate (apport de  $^{14}\text{NH}_4\text{-}^{15}\text{NO}_3$  à  $10 \text{ kgN}\cdot\text{ha}^{-1}$ ). Trois jours après le marquage, les parties aériennes et racinaires ont été récoltées en totalité puis séchées à l'étuve (48h à  $65^\circ\text{C}$ ). Elles ont ensuite été pesées puis broyées. Les échantillons ont ensuite été analysés à l'aide d'un spectromètre de masse à ratios isotopiques à flux continu (Isoprime, GV instruments, Manchester UK) couplé à un analyseur élémentaire (EA3000, Euro Vector, Milan, Italy) afin de déterminer les quantités d'azote total et d'azote marqué présentes dans les organes aériens et racinaires. L'abondance naturelle du  $^{15}\text{N}$  chez les espèces étudiées a été prise en compte dans le cadre de cette étude.

Lors de la récolte, certaines monocultures ont été écartées du jeu de données en raison de problèmes de détermination lors de l'implantation des plantules ayant abouti à la présence de plusieurs espèces au sein d'une même monoculture. D'autres monocultures ont également été écartées après que les analyses aient révélé la présence de quantités aberrantes de  $^{15}\text{N}$  ne pouvant s'expliquer que par des erreurs lors de la phase de marquage (*e.g.* double apport de la solution marquée ou absence d'apport de la solution marquée). Le nombre d'échantillons disponibles pour chaque espèce et chaque traitement est indiqué dans les tableaux II-1 à II-3.

**Variables calculées :**



Les données obtenues ont permis le calcul de différentes variables, pour chaque monoculture : (i) le rapport biomasse aérienne/biomasse racinaire ; (ii) la teneur en azote total des racines (RNC : "Root Nitrogen Concentration" ;  $\text{mgN} \cdot \text{g}^{-1}_{\text{biomasse racinaire}}$ ) et des parties aériennes (SNC : "Shoot Nitrogen Concentration" ;  $\text{mgN} \cdot \text{g}^{-1}_{\text{biomasse aérienne}}$ ) ; (iii) la teneur en azote total de la plante (PNC : "Plant Nitrogen Concentration" ;  $\text{mgN} \cdot \text{g}^{-1}_{\text{biomasse totale}}$ ) ; (iv) la quantité totale d'azote marqué apportée lors du marquage sous forme  $^{15}\text{N-NO}_3^-$  ou  $^{15}\text{N-NH}_4^+$  retrouvée dans la biomasse végétale ( $Q^{15}\text{N-NO}_3^-_{\text{tot}}$  ou  $Q^{15}\text{N-NH}_4^+_{\text{tot}}$ ,  $\mu\text{g}^{15}\text{N}$ ) ; (v) la vitesse d'absorption de l'azote marqué apportée sous forme  $^{15}\text{N-NO}_3^-$  ou  $^{15}\text{N-NH}_4^+$  ( $\text{NUR}^{15}\text{N-NO}_3^-$  ou  $\text{NUR}^{15}\text{N-NH}_4^+$ ,  $\mu\text{g}^{15}\text{N} \cdot \text{g}^{-1}_{\text{biomasse racinaire}} \cdot \text{j}^{-1}$ ). Par ailleurs les valeurs de la surface racinaire spécifique (SRA : "Specific Root Area") mesurées pour l'ensemble des espèces étudiées dans le cadre de monocultures réalisées en conditions semi-contrôlées (*cf* chapitre précédent) ont été exploitées afin de calculer une valeur de "surface racinaire estimée" ( $\text{cm}^2$ ) pour chaque pot. Ces valeurs ont été obtenues en multipliant, pour chaque pot, la biomasse racinaire (mg) par la SRA de l'espèce cultivée ( $\text{cm}^2 \cdot \text{mg}^{-1}$ ).

#### ***Analyses statistiques :***

La normalité de la distribution des variables a été testée à l'aide du test de Shapiro-Wilk (Shapiro & Wilk 1965). Les données ne suivent pas une distribution de loi normale. En conséquence, l'effet du prétraitement sur les biomasses des différents organes, le rapport biomasse aérienne/biomasse racinaire, la teneur en azote total des différents organes et les vitesses d'absorption du  $^{15}\text{N}$  a été testé grâce au test non paramétrique de Kruskal-Wallis (Kruskal & Allen Wallis 1952) L'effet 'espèce' sur ces différents paramètres a été testé de la même manière.

Les relations entre les différentes variables continues (*i.e.* traits fonctionnels présentés dans le chapitre précédent et variables présentées dans la sous-partie précédente) ont été étudiées à l'aide de régressions linéaires simples. Lorsque les résidus du modèle n'étaient pas distribués normalement, une transformation  $\text{LOG}_{10}$  des variables a permis de satisfaire à la condition de normalité de distribution des résidus. Concernant les cas où un certain niveau de courbure pouvait apparaître au niveau de la distribution des données, des régressions polynomiales ont été réalisées. Une ANOVA a ensuite été réalisée afin de tester si le modèle polynomial améliorait de façon significative le modèle linéaire et, si tel était le cas, le modèle polynomial était accepté (Crawley 2007). La corrélation entre biomasse racinaire et surface racinaire estimée a été testée au moyen du test de Spearman.

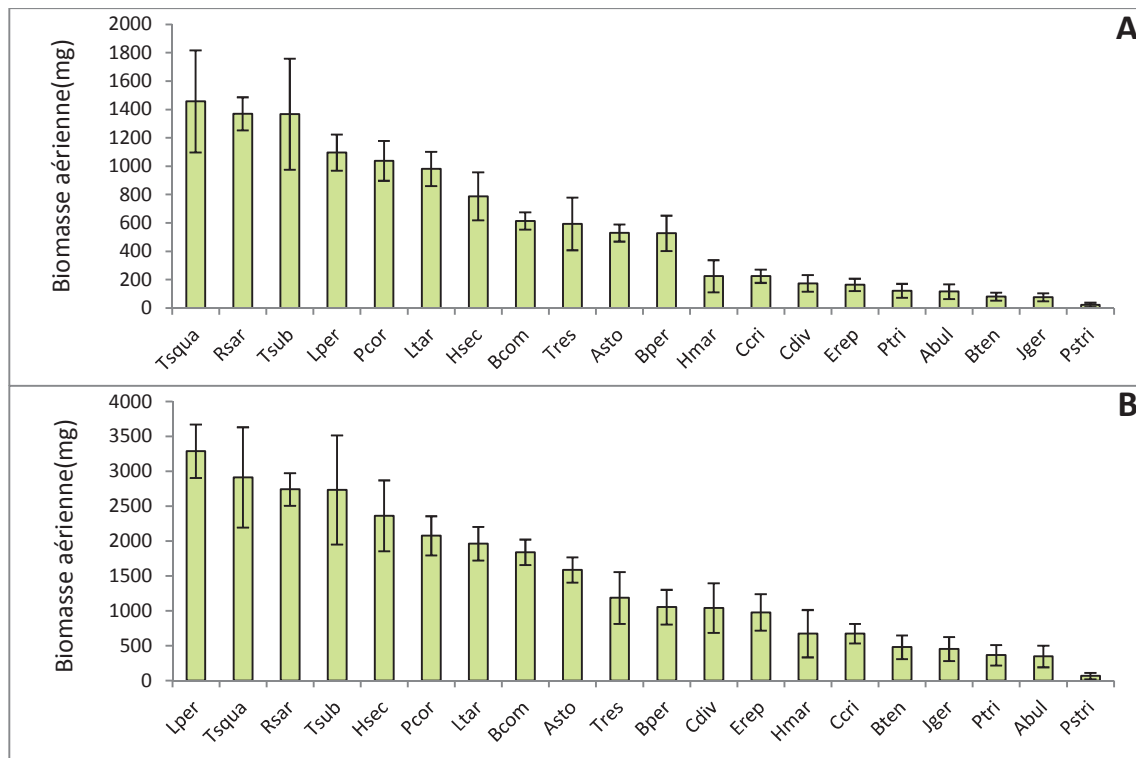
Des relevés de biomasse effectués en mai 2010 dans 10 patchs de végétation des prairies communales des Magnils-Reigniers (**Annexe II-2**), ont également permis de tester la corrélation (test de Spearman) entre les vitesses d'absorption de l'azote et l'abondance moyenne ainsi que l'abondance maximale des espèces au sein des patchs qu'elles occupent *in natura*. La même méthode a été utilisée pour tester le lien entre l'abondance des espèces et leurs "stratégies morphologiques" aériennes et racinaires. Stratégies qui ont été approchées *via* les positions des espèces sur l'axe 1 de l'ACP "traits aériens" et sur l'axe 1 de l'ACP "traits racinaires" présentées dans le chapitre précédent (**Annexe II-3**).

L'ensemble des analyses statistiques a été réalisé à l'aide du logiciel R 2.13.0 (R Development Core Team, 2011).

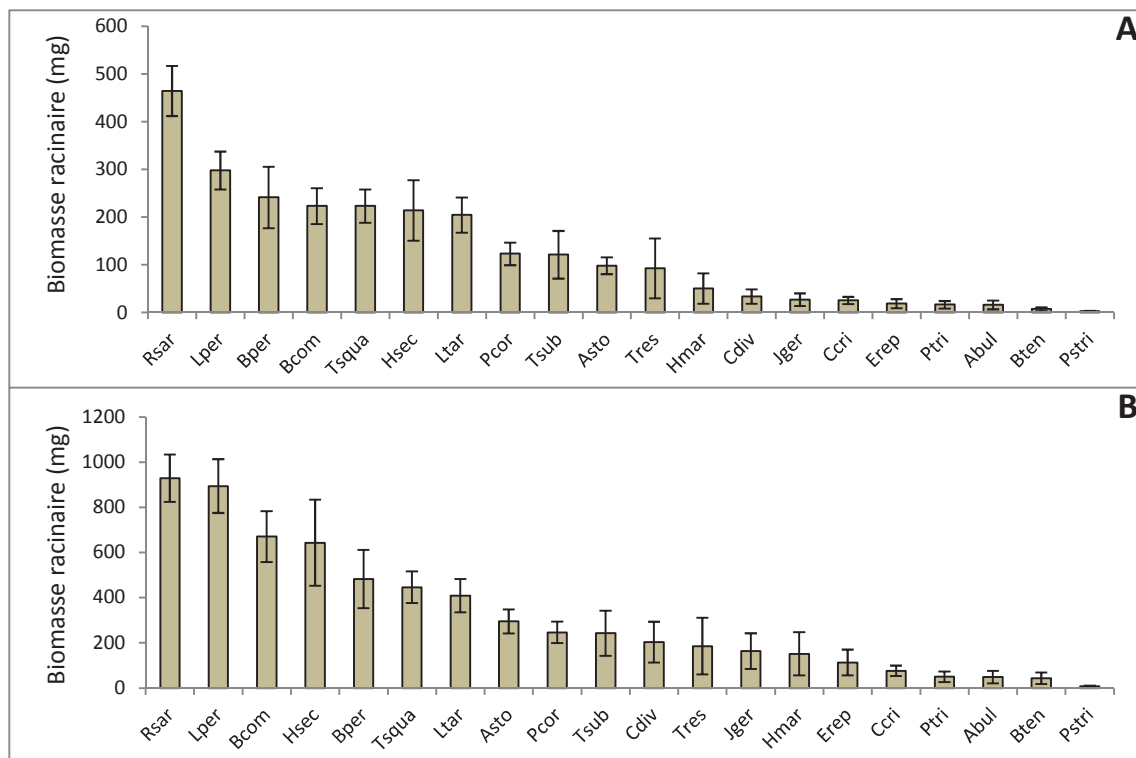
## Résultats :

### ***Production de biomasse et acquisition de l'azote chez les 20 espèces prairiales cultivées en conditions contrôlées :***

Un très fort effet de l'espèce a été mis en évidence sur la biomasse aérienne atteinte en fin d'expérience ( $H = 248.21$ ,  $df = 19$ ,  $P < 0.001$ ), sans effet significatif du prétraitement quand toutes les espèces sont considérées ensemble ( $H = 0.57$ ,  $df = 1$ ,  $P = 0.45$ ). Il en est de même pour la biomasse racinaire (effet espèce :  $H = 249.95$ ,  $df = 19$ ,  $P < 0.001$  ; effet prétraitement :  $H = 0.64$ ,  $df = 1$ ,  $P = 0.42$ ) le rapport biomasse aérienne/ biomasse racinaire (effet espèce :  $H = 206.98$ ,  $df = 19$ ,  $P < 0.001$  ; effet prétraitement :  $H = 0.74$ ,  $df = 1$ ,  $P = 0.39$ ) et la teneur en azote total des parties aériennes (SNC, effet espèce :  $H = 221.01$ ,  $df = 19$ ,  $P < 0.001$  ; effet prétraitement :  $H = 0.03$ ,  $df = 1$ ,  $P = 0.86$ ). Les figures II-2 à II-5 présentent les valeurs moyennes des biomasses aériennes, biomasses racinaires, rapport biomasse aérienne/ biomasse racinaire et SNC déterminées en fin d'expérience chez les 20 espèces étudiées, prétraitements  $\text{NO}_3^-$  et  $\text{NH}_4^+$  confondus. Les variations interspécifiques sont les plus marquées en matière de biomasse (**Figures II-2 et II-3**) mais la gamme de rapport biomasse aérienne/ biomasse racinaire est également très étendue avec un minimum mesuré de  $2.25 \pm 0.52$  chez *Bellis perennis* et un maximum de  $13.25 \pm 5.29$  chez *Bupleurum tenuissimum* (**Figure II-4**). La gamme de la teneur en azote total des parties aériennes (SNC) est quant à elle beaucoup plus restreinte puisqu'elle s'étend de  $18.49 \pm 1.55$  (*Lolium perenne*) à  $36.40 \pm 6.00$  (*Alopecurus bulbosus*) (**Figure II-5**).



**Figure II-2 :** Biomasse aérienne moyenne (mg) et écart-types par individu (A) et par pot (B), en fin d'expérience. Tous prétraitements confondus.



**Figure II-3 :** Biomasse racinaire moyenne (mg) et écart-types par individu (A) et par pot (B), en fin d'expérience. Tous prétraitements confondus.

Les **figure II-6** et **II-7** présentent les vitesses d'absorption du  $^{15}\text{N}$  mesurées dans le cadre de notre expérience (exprimées en  $\mu\text{g}$  de  $^{15}\text{N}$  absorbé par gramme de matière sèche racinaire et par jour).

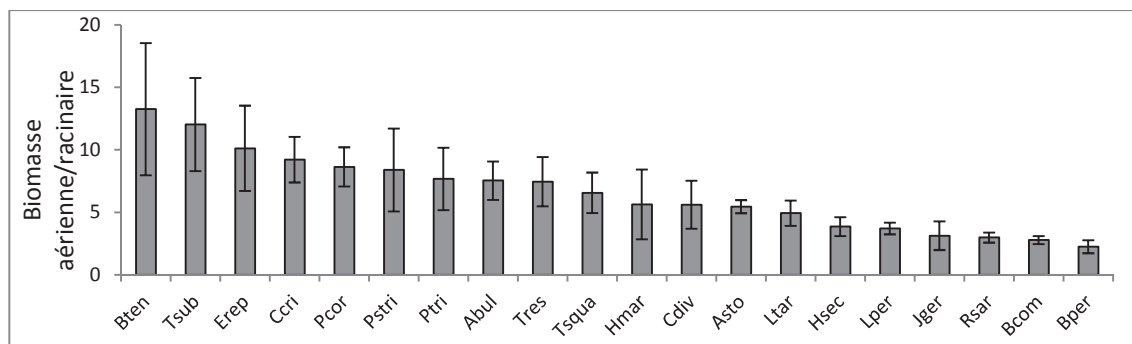
Toutes espèces confondues, il n'apparaît pas d'effet significatif du prétraitement sur la vitesse d'absorption du  $^{15}\text{N}$  apporté sous forme  $\text{NO}_3^-$  ( $H = 0.47$ ,  $df = 1$ ,  $P = 0.49$ ) ou sous forme  $\text{NH}_4^+$  ( $H = 1.22$ ,  $df = 1$ ,  $P = 0.27$ ). Un net effet de l'espèce est mis en évidence sur l'absorption du  $^{15}\text{N}$  apporté sous forme  $\text{NO}_3^-$  ou  $\text{NH}_4^+$  ( $H = 103.32$ ,  $df = 19$ ,  $P < 0.001$  et  $H = 105.32$ ,  $df = 19$ ,  $P < 0.001$ , respectivement). Les gammes de vitesse d'absorption de l'azote nitrique et ammoniacal s'étendent respectivement de 318 à 6817  $\mu\text{g } ^{15}\text{N-NO}_3^- / \text{g}_{\text{MSracinaire}}/\text{j}$  et de 450 à 9452  $\mu\text{g } ^{15}\text{N-NH}_4^+ / \text{g}_{\text{MSracinaire}}/\text{j}$ .

Un effet significatif ( $P < 0.05$ ) du prétraitement sur la vitesse d'absorption du  $^{15}\text{N-NH}_4^+$  est observé chez *Agrostis stolonifera*, *Bellis perennis*, *Bupleurum tenuissimum* et *Cynosurus cristatus* (**Figure II-7**). Concernant la vitesse d'absorption du  $^{15}\text{N-NO}_3^-$ , un effet significatif du prétraitement est observé chez *Cynosurus cristatus* (**Figure II-6**). Suite au prétraitement  $\text{NH}_4^+$ , *Cynosurus cristatus* présente une vitesse d'absorption du nitrate supérieure et une vitesse d'absorption de l'ammonium inférieure à celles observées suite au prétraitement  $\text{NO}_3^-$ . De la même manière, *Bellis perennis* présente une vitesse d'absorption de l'ammonium plus faible suite au prétraitement  $\text{NO}_3^-$ . *Bupleurum tenuissimum* et *Agrostis stolonifera* présentent pour leur part des vitesses d'absorption de l'ammonium plus élevées suite au prétraitement  $\text{NH}_4^+$  que suite au prétraitement  $\text{NO}_3^-$ . Il convient toutefois de noter que, chez la plupart des espèces étudiées, il n'apparaît pas d'effet significatif du prétraitement sur la vitesse d'absorption de l'azote nitrique ou ammoniacal.

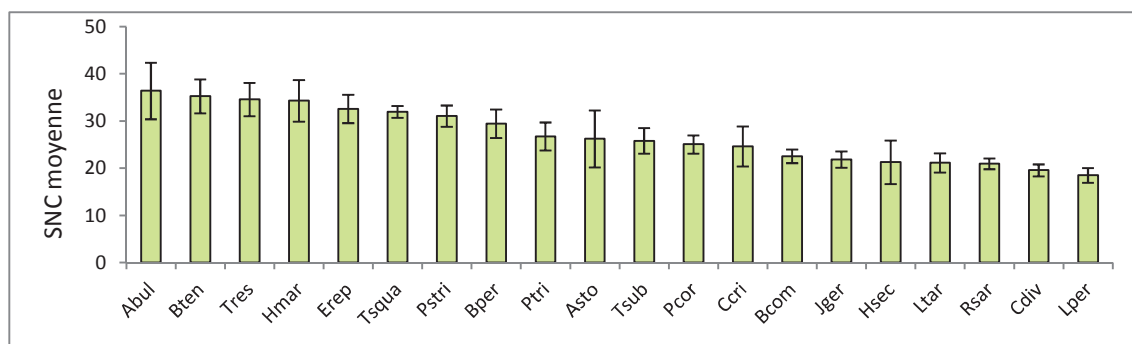
### ***Une source d'azote "préférentielle"? Influence des conditions de culture sur la préférence des espèces pour l'ammonium ou le nitrate :***

Les résultats obtenus lors de cette expérience nous ont permis de tester l'existence d'une source préférentielle d'azote minéral chez les espèces étudiées et d'examiner si le prétraitement avait un effet sur l'identité de cette source préférentielle.

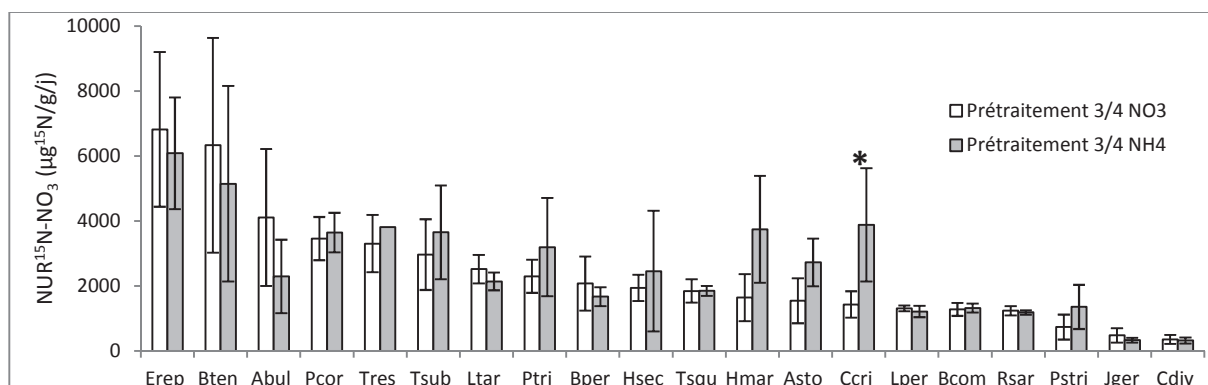
Les résultats obtenus avec les deux types de prétraitement (**Tableau II-1**) montrent que 9 espèces présentent une capacité d'absorption du  $^{15}\text{N-NO}_3^-$  supérieure à celle du  $^{15}\text{N-NH}_4^+$ . Ces espèces qui préfèrent le nitrate sont : *Bromus commutatus*, *Bellis perennis*, *Elymus repens*, *Hordeum secalinum*, *Lolium perenne*, *Leontodon taraxacoïdes*,



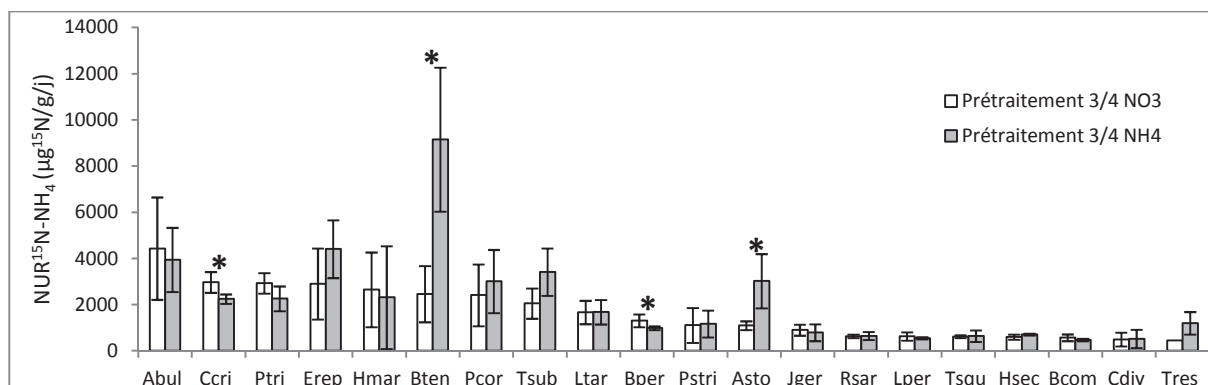
**Figure II-4 :** Rapport moyen biomasse aérienne/biomasse racinaire des espèces étudiées et écart-types, en fin d'expérience. Tous prétraitements confondus.



**Figure II-5 :** Teneur moyenne en azote total des parties aériennes (SNC, mg/g<sub>matière sèche aérienne</sub>) des espèces étudiées et écart-types, en fin d'expérience. Tous prétraitements confondus.



**Figure II-6 :** Vitesse d'absorption du  $^{15}\text{N-NO}_3^-$  ( $\text{NUR}^{15}\text{N-NO}_3$ ,  $\mu\text{g}^{15}\text{N}/\text{g}_{\text{MSracinaire}}/\text{j}$ ) en fonction du prétraitement appliqué. Les barres d'erreur représentent les écart-types. La présence d'un astérisque indique une différence significative entre les valeurs obtenues pour chacun des deux prétraitements (test de Kruskal-Wallis).



**Figure II-7 :** Vitesse d'absorption du  $^{15}\text{N-NH}_4^+$  ( $\text{NUR}^{15}\text{N-NH}_4$ ,  $\mu\text{g}^{15}\text{N}/\text{g}_{\text{MSracinaire}}/\text{j}$ ) en fonction du prétraitement. Les barres d'erreur représentent les écart-types. La présence d'un astérisque indique une différence significative entre les valeurs obtenues pour chacun des deux prétraitements.

*Ranunculus sardous*, *Trifolium resupinatum* et *Trifolium squamosum*. A contrario, *Juncus gerardii* présente une capacité d'absorption du  $^{15}\text{N-NH}_4^+$  supérieure à celle du  $^{15}\text{N-NO}_3^-$  et présente donc une préférence pour l'ammonium. Les autres espèces étudiées ne montrent aucune préférence pour l'une ou l'autre des deux formes d'azote (**Tableau II-1**).

**Tableau II-1** :  $\text{NUR}^{15}\text{N-NH}_4^+$  et  $\text{NUR}^{15}\text{N-NO}_3^-$  (moyennes et écart-types par espèce) tous prétraitements confondus et résultats des tests (ANOVA) de l'effet de la source de  $^{15}\text{N}$  sur  $\text{NUR}^{15}\text{N}$ .

Espèce	$\text{NUR}^{15}\text{N-NO}_3^-$			$\text{NUR}^{15}\text{N-NH}_4^+$			Test effet source $^{15}\text{N}$	
	$(\mu\text{g}^{15}\text{N}/\text{g}_{\text{MSracinaire}}/\text{j})$			$(\mu\text{g}^{15}\text{N}/\text{g}_{\text{MSracinaire}}/\text{j})$			F	P
	mean	SD	n	mean	SD	n		
<i>Alopecurus bulbosus</i>	3068	661	7	4225	673	7	1.50	0.244
<i>Agrostis stolonifera</i>	2330	363	6	2197	502	7	0.04	0.839
<i>Bromus commutatus</i>	1290	69	6	527	40	8	103.30	< <b>0.001</b>
<i>Bellis perennis</i>	1898	245	7	1151	91	8	9.09	<b>0.010</b>
<i>Bupleurum tenuissimum</i>	5736	1059	8	6285	1610	7	0.08	0.775
<i>Cynosurus cristatus</i>	2654	622	8	2557	184	7	0.02	0.890
<i>Carex divisa</i>	334	39	8	507	118	7	2.18	0.164
<i>Elymus repens</i>	6503	753	7	3656	540	8	9.79	<b>0.008</b>
<i>Hordeum marinum</i>	2540	588	7	3052	669	4	0.30	0.597
<i>Hordeum secalinum</i>	2195	504	6	649	37	7	11.05	<b>0.007</b>
<i>Juncus gerardii</i>	401	61	8	846	115	6	13.47	<b>0.003</b>
<i>Lolium perenne</i>	1258	49	8	594	52	7	86.23	< <b>0.001</b>
<i>Leontodon taraxacoïdes</i>	2325	139	8	1673	178	7	8.54	<b>0.012</b>
<i>Plantago coronopus</i>	3534	225	7	2710	457	8	2.38	0.147
<i>Parapholis strigosa</i>	997	220	7	1151	230	6	0.23	0.639
<i>Poa trivialis</i>	2742	458	6	2548	219	7	0.16	0.696
<i>Ranunculus sardous</i>	1209	38	8	642	43	8	97.69	< <b>0.001</b>
<i>Trifolium resupinatum</i>	3428	382	4	1013	274	4	26.41	<b>0.002</b>
<i>Trifolium squamosum</i>	1844	90	8	630	60	8	125.50	< <b>0.001</b>
<i>Trifolium subterraneum</i>	3237	501	5	2734	438	6	0.58	0.467

La préférence pour l'une des deux formes d'azote pourrait résulter du prétraitement azoté appliqué. Lorsque sont uniquement considérés les individus ayant été soumis au prétraitement avec apport majoritaire de  $\text{NO}_3^-$ , 7 espèces (*Bromus commutatus*, *Elymus repens*, *Hordeum secalinum*, *Lolium perenne*, *Leontodon taraxacoïdes*, *Ranunculus sardous* et *Trifolium squamosum*) présentent un taux d'absorption du  $^{15}\text{N-NO}_3^-$  significativement supérieur à celui du  $^{15}\text{N-NH}_4^+$  et *Cynosurus cristatus* présente un taux d'absorption du  $^{15}\text{N-NH}_4^+$  supérieur à celui du  $^{15}\text{N-NO}_3^-$  (**Tableau II-2**). Lorsque ce sont les individus ayant été soumis au prétraitement  $\text{NH}_4^+$  qui sont considérés, 6 espèces (*Bromus commutatus*, *Bellis perennis*, *Lolium perenne*, *Ranunculus sardous*, *Trifolium resupinatum* et *Trifolium squamosum*) présentent une préférence significative pour le

**Tableau II-2** : NUR  $^{15}\text{N-NH}_4^+$  et NUR  $^{15}\text{N-NO}_3^-$  (moyennes et écart-types par espèce) après application d'un prétraitement  $\text{NO}_3^-$  et résultats des tests (ANOVA) de l'effet de la source de  $^{15}\text{N}$ .

Espèce	NUR $^{15}\text{N-NO}_3^-$ ( $\mu\text{g}^{15}\text{N}/\text{g}_{\text{MSraccinaire}}/\text{j}$ )			NUR $^{15}\text{N-NH}_4^+$ ( $\mu\text{g}^{15}\text{N}/\text{g}_{\text{MSraccinaire}}/\text{j}$ )			Test effet source $^{15}\text{N}$	
	mean	SD	n	mean	SD	n	F	P
	<i>Alopecurus bulbosus</i>	4107	1216	3	4434	1109	4	0.04
<i>Agrostis stolonifera</i>	1541	489	2	1095	111	3	1.30	0.338
<i>Bromus commutatus</i>	1277	100	4	575	73	4	32.00	<b>0.001</b>
<i>Bellis perennis</i>	2070	416	4	1312	139	4	2.99	0.134
<i>Bupleurum tenuissimum</i>	6328	1653	4	2461	702	3	3.59	0.117
<i>Cynosurus cristatus</i>	1427	204	4	2971	260	3	22.60	<b>0.005</b>
<i>Carex divisa</i>	350	69	4	493	149	4	0.76	0.416
<i>Elymus repens</i>	6817	1190	4	2902	768	4	7.63	<b>0.033</b>
<i>Hordeum marinum</i>	1640	362	4	2647	1146	2	1.29	0.319
<i>Hordeum secalinum</i>	1936	233	3	602	54	4	42.35	<b>0.001</b>
<i>Juncus gerardii</i>	475	112	4	901	138	3	5.88	0.060
<i>Lolium perenne</i>	1306	45	4	629	91	4	44.70	< <b>0.001</b>
<i>Leontodon taraxacoïdes</i>	2513	220	4	1668	252	4	6.36	<b>0.045</b>
<i>Plantago coronopus</i>	3455	333	4	2413	669	4	1.95	0.213
<i>Parapholis strigosa</i>	731	192	4	1110	534	2	0.76	0.433
<i>Poa trivialis</i>	2293	294	3	2929	255	3	2.68	0.177
<i>Ranunculus sardous</i>	1235	72	4	634	39	4	54.70	< <b>0.001</b>
<i>Trifolium resupinatum</i>	3301	509	3	450	NA	1	7.85	0.107
<i>Trifolium squamosum</i>	1843	180	4	622	31	4	44.66	< <b>0.001</b>
<i>Trifolium subterraneum</i>	2962	629	3	2054	378	3	1.53	0.283

**Tableau II-3** : NUR  $^{15}\text{N-NH}_4^+$  et NUR  $^{15}\text{N-NO}_3^-$  (moyennes et écart-types par espèce) après application d'un prétraitement  $\text{NH}_4^+$  et résultats des tests (ANOVA) de l'effet de la source de  $^{15}\text{N}$ .

Espèce	NUR $^{15}\text{N-NO}_3^-$ ( $\mu\text{g}^{15}\text{N}/\text{g}_{\text{MSraccinaire}}/\text{j}$ )			NUR $^{15}\text{N-NH}_4^+$ ( $\mu\text{g}^{15}\text{N}/\text{g}_{\text{MSraccinaire}}/\text{j}$ )			Test effet source $^{15}\text{N}$	
	mean	SD	n	mean	SD	n	F	P
	<i>Alopecurus bulbosus</i>	2290	566	4	3947	801	3	3.06
<i>Agrostis stolonifera</i>	2725	367	4	3023	588	4	0.19	0.682
<i>Bromus commutatus</i>	1318	99	2	479	24	4	141.20	< <b>0.001</b>
<i>Bellis perennis</i>	1668	168	3	989	42	4	20.74	<b>0.006</b>
<i>Bupleurum tenuissimum</i>	5143	1505	4	9152	1558	4	3.42	0.114
<i>Cynosurus cristatus</i>	3881	871	4	2247	103	4	3.47	0.112
<i>Carex divisa</i>	318	48	4	525	229	3	1.08	0.346
<i>Elymus repens</i>	6083	993	3	4410	627	4	2.26	0.193
<i>Hordeum marinum</i>	3740	949	3	3456	1024	2	0.04	0.856
<i>Hordeum secalinum</i>	2454	1072	3	713	22	3	2.63	0.180
<i>Juncus gerardii</i>	328	36	4	792	210	3	6.61	<b>0.050</b>
<i>Lolium perenne</i>	1209	87	4	548	27	3	39.62	<b>0.001</b>
<i>Leontodon taraxacoïdes</i>	2138	137	4	1681	306	3	2.27	0.192
<i>Plantago coronopus</i>	3639	352	3	3008	685	4	0.54	0.497
<i>Parapholis strigosa</i>	1351	392	3	1171	290	4	0.14	0.719
<i>Poa trivialis</i>	3192	873	3	2262	268	4	1.36	0.296
<i>Ranunculus sardous</i>	1183	34	4	650	84	4	34.39	<b>0.001</b>
<i>Trifolium resupinatum</i>	3811	NA	1	1201	283	3	21.32	<b>0.044</b>
<i>Trifolium squamosum</i>	1845	76	4	638	125	4	68.17	< <b>0.001</b>
<i>Trifolium subterraneum</i>	3649	1022	2	3414	594	3	0.05	0.842

nitrate et *Juncus gerardii* est la seule espèce à présenter une préférence significative pour l'ammonium (**Tableau II-3**). Lorsque les prétraitements sont considérés séparément on observe ainsi 4 espèces présentant une préférence significative pour le nitrate quelque soit le prétraitement (*Bromus commutatus*, *Lolium perenne*, *Ranunculus sardous* et *Trifolium squamosum*) et sept autres espèces qui présentent une préférence significative après un seul des deux prétraitements .

#### ***Relations entre les différents paramètres physiologiques mesurés :***

De l'analyse des liens entre les différents paramètres physiologiques, il ressort tout d'abord une relation positive et significative entre la teneur en azote total des tissus racinaires (RNC) et celle des tissus aériens (SNC) ( $R^2 = 0.23$ ,  $P < 0.001$  ; **Figure II-8**). Le même type de relation a été mis en évidence entre la RNC et la teneur en azote total de la plante entière (PNC;  $R^2 = 0.38$ ,  $P < 0.001$ ) et entre la SNC et la PNC ( $R^2 = 0.95$ ,  $P < 0.001$ ). Cette relation très marquée entre SNC et PNC était attendue étant donné la part prépondérante de la biomasse totale constituée par la biomasse aérienne (cf. **Figure II-4**).

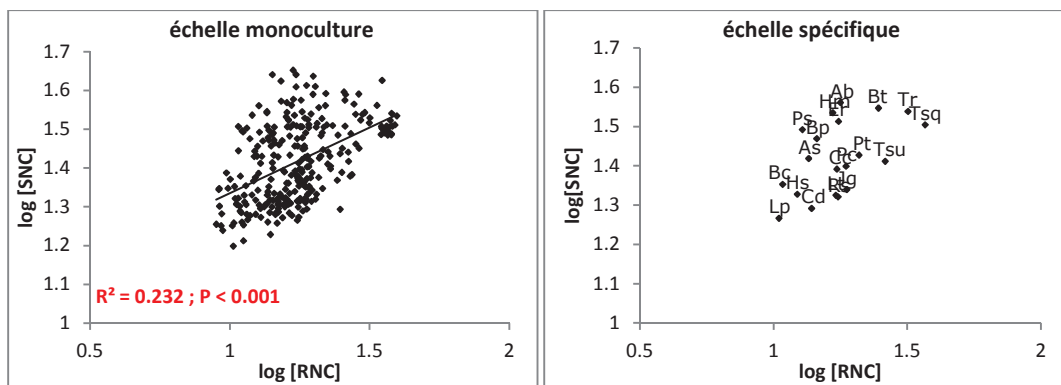
Il apparaît également que les vitesses d'absorption moyennes de l'azote nitrique et ammoniacal (moyennes calculées à l'échelle spécifique, tous prétraitements confondus) sont corrélées positivement ( $R^2 = 0.54$ ,  $P < 0.001$  ; **Figure II-9**).

Par ailleurs, il a été mis en évidence une relation positive et significative entre la RNC et les vitesses d'absorption de l'azote nitrique ( $NUR^{15}N-NO_3^-$  ;  $R^2 = 0.10$ ,  $P < 0.001$ ) ou ammoniacal ( $NUR^{15}N-NH_4^+$  ;  $R^2 = 0.07$ ,  $P = 0.001$ ; **Figure II-10**). Bien que significatif, le lien entre ces variables est très faible puisque les  $R^2$  nous indiquent que seulement 10% de la variabilité totale de  $NUR^{15}N-NO_3^-$  est expliquée par la RNC (7% pour  $NUR^{15}N-NH_4^+$ ). La relation positive entre SNC et  $NUR^{15}N-NO_3^-$  ( $R^2 = 0.29$ ,  $P < 0.001$  ) ou  $NUR^{15}N-NH_4^+$  ( $R^2 = 0.31$ ,  $P < 0.001$  ; **Figure II-11**) est quant à elle nettement plus marquée.

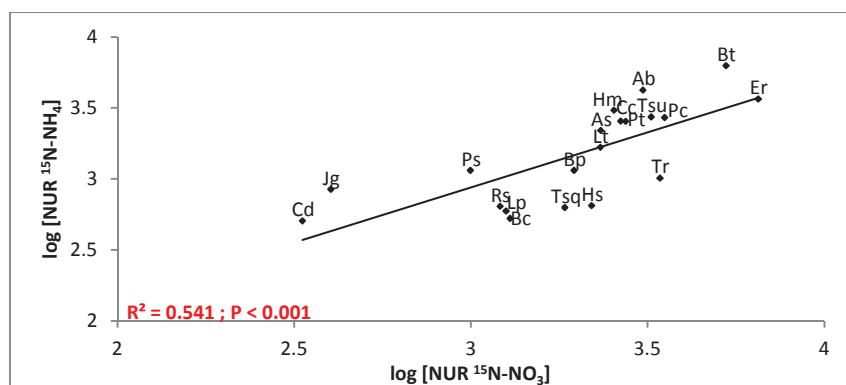
#### ***Relations entre stratégies/traits fonctionnel(le)s et paramètres physiologiques :***

En étudiant les liens entre les traits morphologiques aériens et racinaires d'une part et les vitesses d'absorption du  $^{15}N$  d'autre part, une seule relation significative est mise en évidence : La 90% Rooting Depth (c'est-à-dire la profondeur au dessus de laquelle se trouve 90% de la biomasse racinaire) apparaît comme corrélée positivement à la vitesse

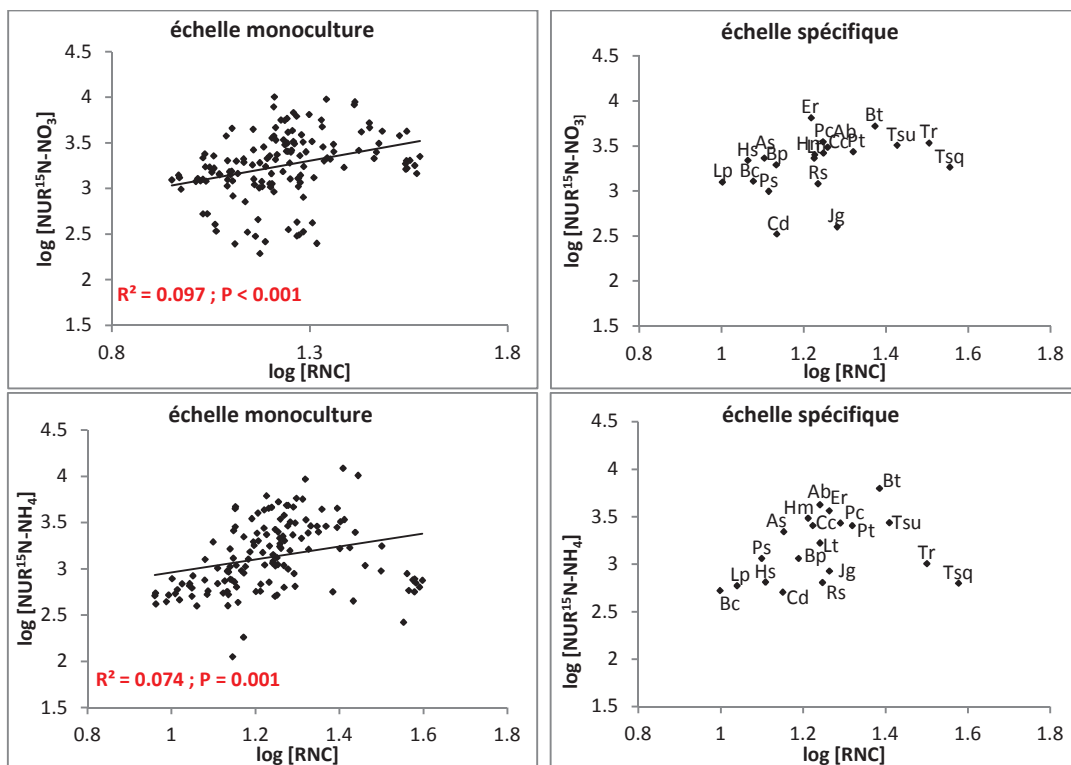




**Figure II-8 :** Relation entre la teneur en azote total des tissus racinaires (RNC) et des tissus aériens (SNC). Un trait continu indique que la régression est significative au seuil de 5%.



**Figure II-9 :** Relation entre la vitesse d'absorption du  $^{15}\text{N-NO}_3^-$  et du  $^{15}\text{N-NH}_4^+$ , échelle spécifique.



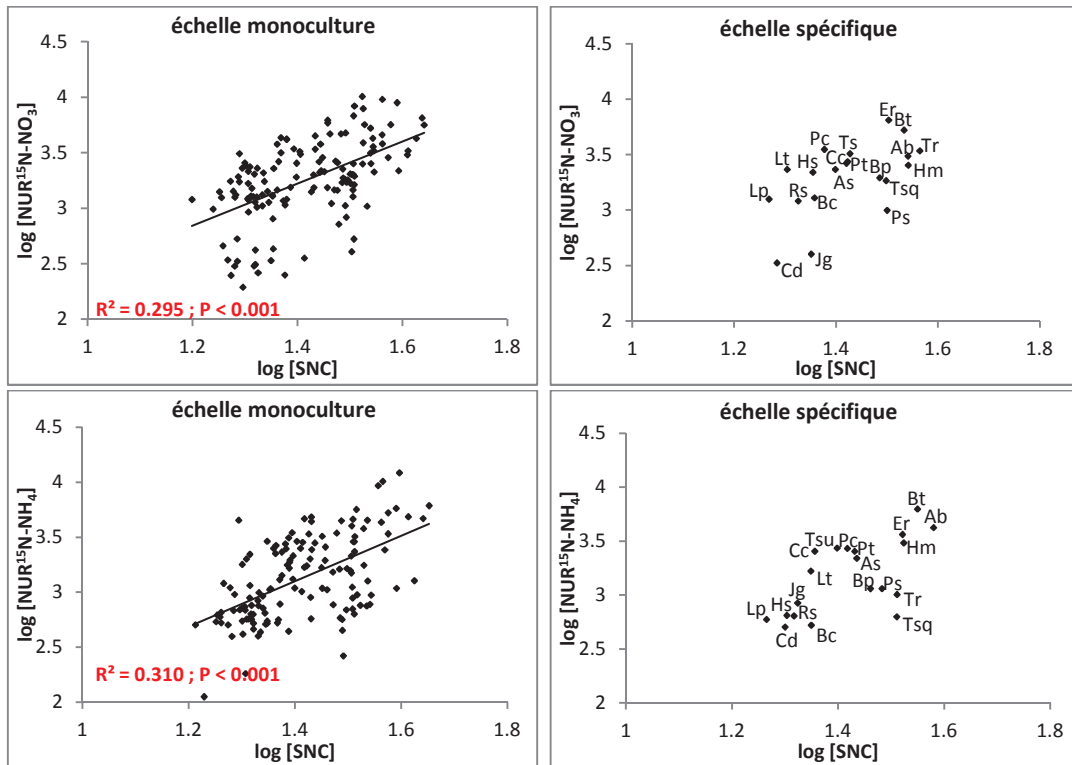
**Figure II-10 :** Relation entre la teneur en azote total des tissus racinaires (RNC) et la vitesse d'absorption du  $^{15}\text{N-NO}_3^-$  ou du  $^{15}\text{N-NH}_4^+$ . Un trait continu indique que la régression est significative au seuil de 5%.

d'absorption de l'azote nitrique ( $R^2 = 0.27$ ,  $P = 0.018$  ; **Figure II-12**). Aucune autre relation significative n'a été trouvée entre la vitesse d'absorption du  $^{15}\text{N}$  et les autres traits morphologiques étudiés (*i.e.* SLA, LDMC, Hrep, Diamètre racinaire moyen, Proportion de racines de diamètre inférieur à 0.1 mm, SRA et RTD).

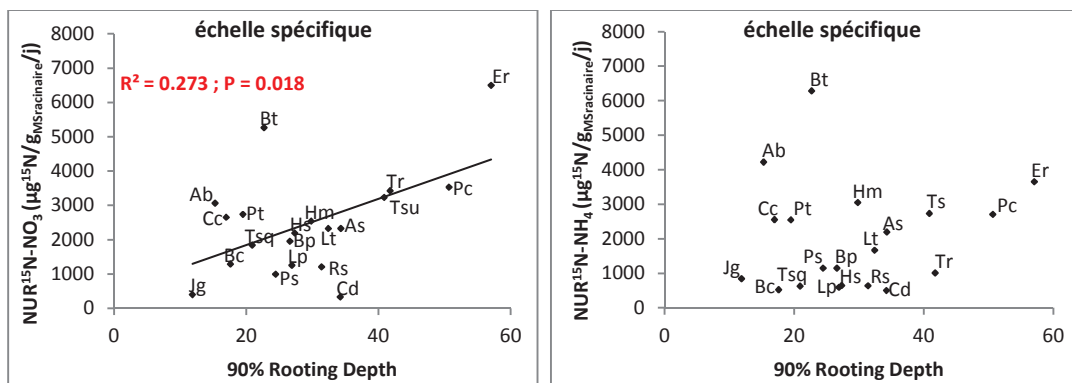
L'étude du lien entre "stratégies morphologiques" (*i.e.* stratégies déterminées à partir de la position des espèces sur l'axe 1 de l'ACP traits racinaires et sur l'axe 1 de l'ACP traits aériens, **Annexe II-3**) et vitesse d'absorption du  $^{15}\text{N}$  confirme cette absence de lien clair entre caractéristiques fonctionnelles et vitesse d'absorption (**Tableau II-4**). Par exemple, *Elymus repens* présente une stratégie racinaire conservative mais une capacité d'absorption du  $^{15}\text{N}$  parmi les plus élevées alors que *Carex divisa*, qui présente également une stratégie racinaire conservative, est l'espèce qui présente la capacité d'absorption la plus faible. Quant à *Agrostis stolonifera* et *Bromus commutatus*, espèces aux stratégies racinaires très exploitatives, elles présentent des capacités d'absorption du  $^{15}\text{N}$  deux à six fois inférieures à celles déterminées chez *Elymus repens*.

**Tableau II-4:** "Stratégies morphologiques" et vitesse d'absorption du  $^{15}\text{N-NO}_3^-$  ou du  $^{15}\text{N-NH}_4^+$ . Les espèces présentées sont les espèces pour lesquelles nous disposons à la fois des données  $^{15}\text{N}$ , traits aériens et traits racinaires.

Espèce	"Stratégie morphologique" racinaire	"Stratégie morphologique" aérienne	NUR $^{15}\text{N-NO}_3^-$ moyen	NUR $^{15}\text{N-NH}_4^+$ moyen
<i>Alopecurus bulbosus</i>	Exploitative +	Intermédiaire	3068	4225
<i>Agrostis stolonifera</i>	Exploitative +	Intermédiaire	2330	2197
<i>Bromus commutatus</i>	Exploitative +	Intermédiaire	1290	527
<i>Cynosurus cristatus</i>	Exploitative +	Intermédiaire	2654	2557
<i>Poa trivialis</i>	Exploitative +	Intermédiaire	2742	2548
<i>Ranunculus sardous</i>	Exploitative +	Intermédiaire	1209	642
<i>Trifolium resupinatum</i>	Exploitative	Exploitative +	3428	1013
<i>Parapholis strigosa</i>	Exploitative	Conservative	997	1151
<i>Trifolium squamosum</i>	Intermédiaire	Exploitative +	1844	630
<i>Trifolium subterraneum</i>	Intermédiaire	Exploitative +	3237	2734
<i>Lolium perenne</i>	Intermédiaire	Intermédiaire	1258	594
<i>Plantago coronopus</i>	Intermédiaire	Conservative +	3534	2710
<i>Hordeum marinum</i>	Conservative	Exploitative	2540	3052
<i>Hordeum secalinum</i>	Conservative	Exploitative	2195	649
<i>Bellis perennis</i>	Conservative	Conservative +	1958	1151
<i>Carex divisa</i>	Conservative +	Intermédiaire	334	507
<i>Elymus repens</i>	Conservative +	Intermédiaire	6503	3656
<i>Juncus gerardii</i>	Conservative +	Conservative	401	846



**Figure II-11** : Relation entre la teneur en azote total des tissus aériens (SNC) et la vitesse d'absorption du  $^{15}\text{N-NO}_3^-$  ou du  $^{15}\text{N-NH}_4^+$ . Un trait continu indique que la régression est significative au seuil de 5%.

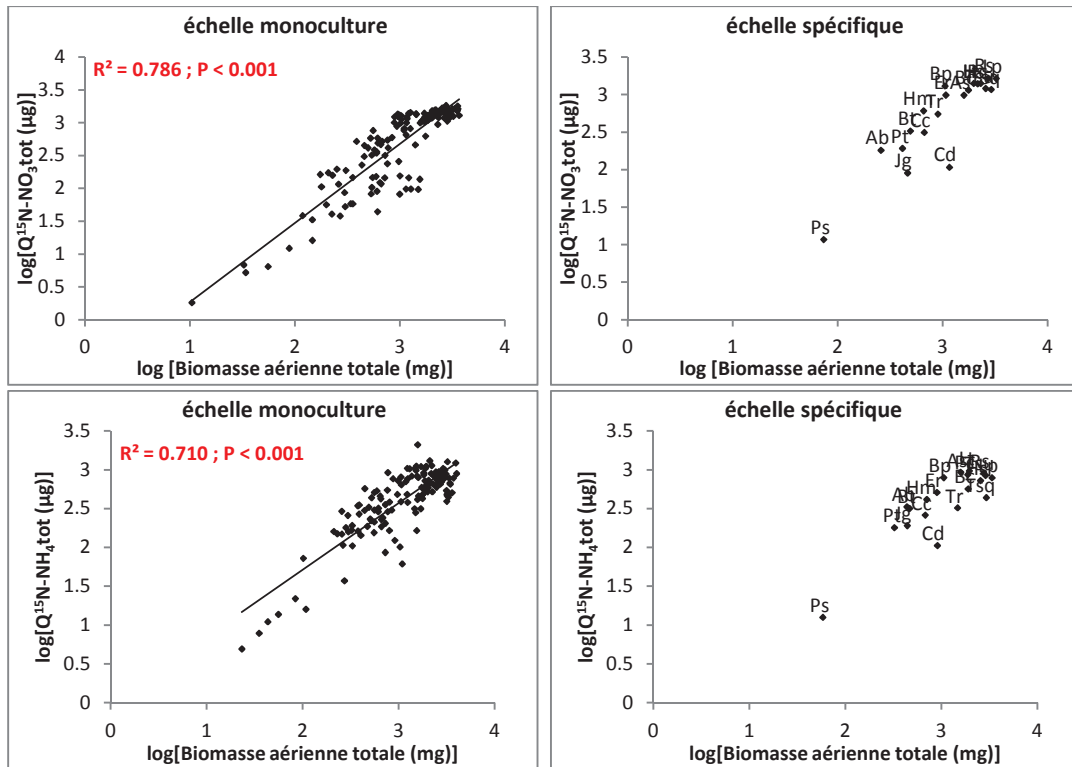


**Figure II-12** : Relation entre la "90% rooting depth" des espèces et la vitesse d'absorption du  $^{15}\text{N-NO}_3^-$  ou du  $^{15}\text{N-NH}_4^+$ . Un trait continu indique que la régression est significative au seuil de 5%.

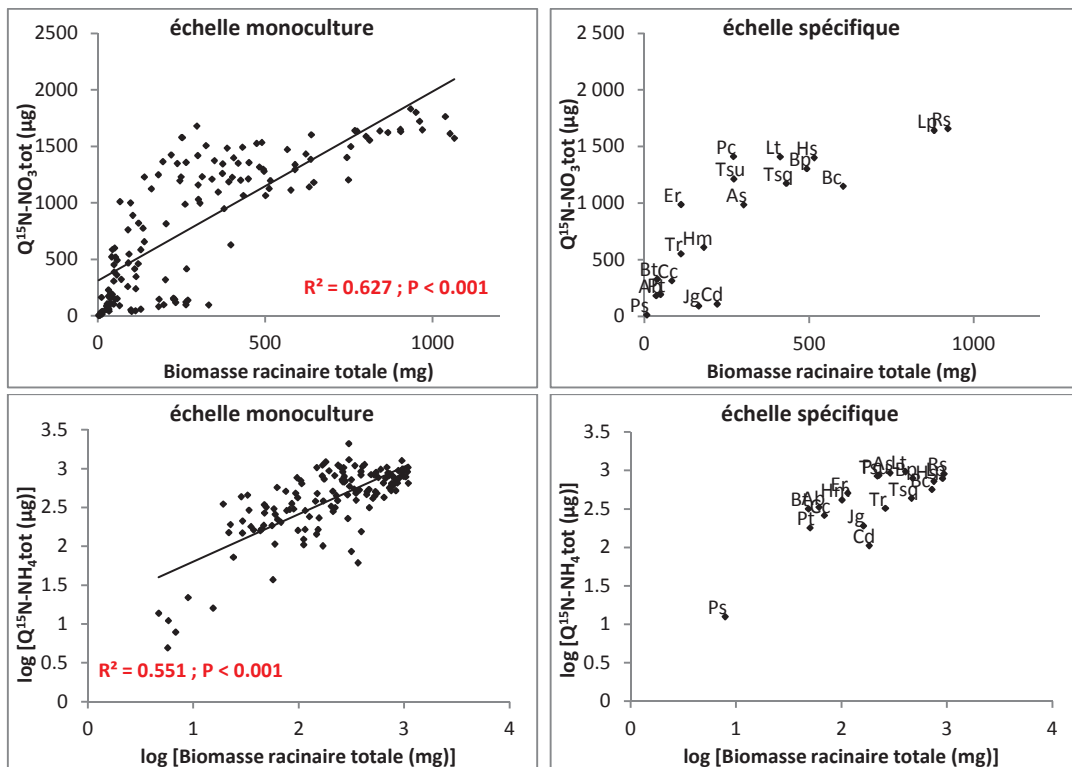
L'étude des liens entre la biomasse des différents compartiments végétaux et la capacité d'acquisition de l'azote a quant à elle permis de mettre en évidence plusieurs relations significatives. Tout d'abord, une relation positive et significative très marquée apparaît entre la biomasse aérienne totale et la quantité d'azote nitrique ou ammoniacal absorbée au cours de la phase de marquage ( $R^2 = 0.79$ ,  $P < 0.001$  pour  $^{15}\text{N-NO}_3^-$  et  $R^2 = 0.71$ ,  $P < 0.001$  pour  $^{15}\text{N-NH}_4^+$  ; **Figure II-13**). Il en est de même pour ce qui est du lien entre la biomasse racinaire totale et la quantité de  $^{15}\text{N}$  absorbée ( $R^2 = 0.63$ ,  $P < 0.001$  pour  $^{15}\text{N-NO}_3^-$  et  $R^2 = 0.55$ ,  $P < 0.001$  pour  $^{15}\text{N-NH}_4^+$  ; **Figure II-14**). Une relation quasi-identique est observée entre la surface racinaire estimée et la quantité totale de  $^{15}\text{N}$  absorbée ( $R^2 = 0.74$ ,  $P < 0.001$  pour  $^{15}\text{N-NO}_3^-$  et  $R^2 = 0.58$ ,  $P < 0.001$  pour  $^{15}\text{N-NH}_4^+$  ; **Figure II-15**). La similitude des relations obtenues lorsque sont considérées la biomasse racinaire et la surface racinaire estimée tient au fait que ces variables sont très fortement liées ( $R_{\text{Spearman}} = 0.94$ ,  $P < 0.001$ ).

Lorsque toutes les monocultures sont prise en considération, quelle que soit l'espèce, la relation entre leur biomasse racinaire et leur vitesse d'absorption de  $^{15}\text{N}$  est significativement négative (**Figure II-16**), que le  $^{15}\text{N}$  soit apporté sous forme  $^{15}\text{N-NO}_3^-$  ( $R^2 = 0.14$ ,  $P < 0.001$ ) ou sous forme  $^{15}\text{N-NH}_4^+$  ( $R^2 = 0.27$ ,  $P < 0.001$ ). L'étude du lien entre la surface racinaire et la vitesse d'absorption de  $^{15}\text{N}$  donne des résultats très similaires (données non présentées). L'analyse de la distribution des données indique par ailleurs que les vitesses d'absorption sont très variables lorsque les biomasses racinaires sont inférieures à 500mg, des espèces avec de très faibles biomasses racinaires peuvent présenter des vitesses d'absorption très faibles (e.g. *Juncus gerardii* et *Carex divisa*) ou bien extrêmement élevées (e.g. *Bupleurum tenuissimum* et *Elymus repens*). Au sein des monocultures ayant atteint des biomasses racinaires supérieures à 500mg, les vitesses d'absorption mesurées présentent en revanche une très faible variabilité et ne dépassent jamais 2000  $\mu\text{g}$  de  $^{15}\text{N}$  par jour et par gramme de biomasse racinaire (e.g. *Bromus commutatus*, *Lolium perenne*, *Ranunculus sardous*).

Bien qu'elle soit peu marquée, il existe également une relation négative et significative entre la biomasse aérienne et la vitesse d'absorption de l'azote nitrique ( $R^2 = 0.03$ ,  $P = 0.04$ ) ou ammoniacal ( $R^2 = 0.13$ ,  $P < 0.001$  ; **Figure II-17**). De nouveau, les vitesses d'absorption sont beaucoup plus variables au sein des monocultures présentant les plus faibles biomasses aériennes qu'au sein des monocultures présentant les biomasses aériennes les plus élevées.



**Figure II-13** : Relation entre la biomasse aérienne et la quantité de  $^{15}\text{N}$  absorbée sous forme  $\text{NO}_3^-$  ou  $\text{NH}_4^+$  au cours de la phase de marquage. Un trait continu indique que la régression est significative au seuil de 5%.



**Figure II-14** : Relation entre la biomasse racinaire et la quantité de  $^{15}\text{N}$  absorbée sous forme  $\text{NO}_3^-$  ou  $\text{NH}_4^+$  au cours de la phase de marquage. Un trait continu indique que la régression est significative au seuil de 5%.

Enfin, le rapport biomasse aérienne/biomasse racinaire est lié positivement à la vitesse d'absorption du  $^{15}\text{N-NO}_3^-$  ( $R^2 = 0.30$ ,  $P < 0.001$ ) et du  $^{15}\text{N-NH}_4^+$  ( $R^2 = 0.54$ ,  $P < 0.001$ ; **Figure II-18**), ce qui signifie que les espèces présentant le plus fort investissement, en terme de biomasse, dans le compartiment racinaire sont celles qui possèdent les plus faibles capacité d'absorption de l'azote.

### ***Caractérisation des liens entre les caractéristiques morphologiques et physiologiques des espèces étudiées et leur succès in natura :***

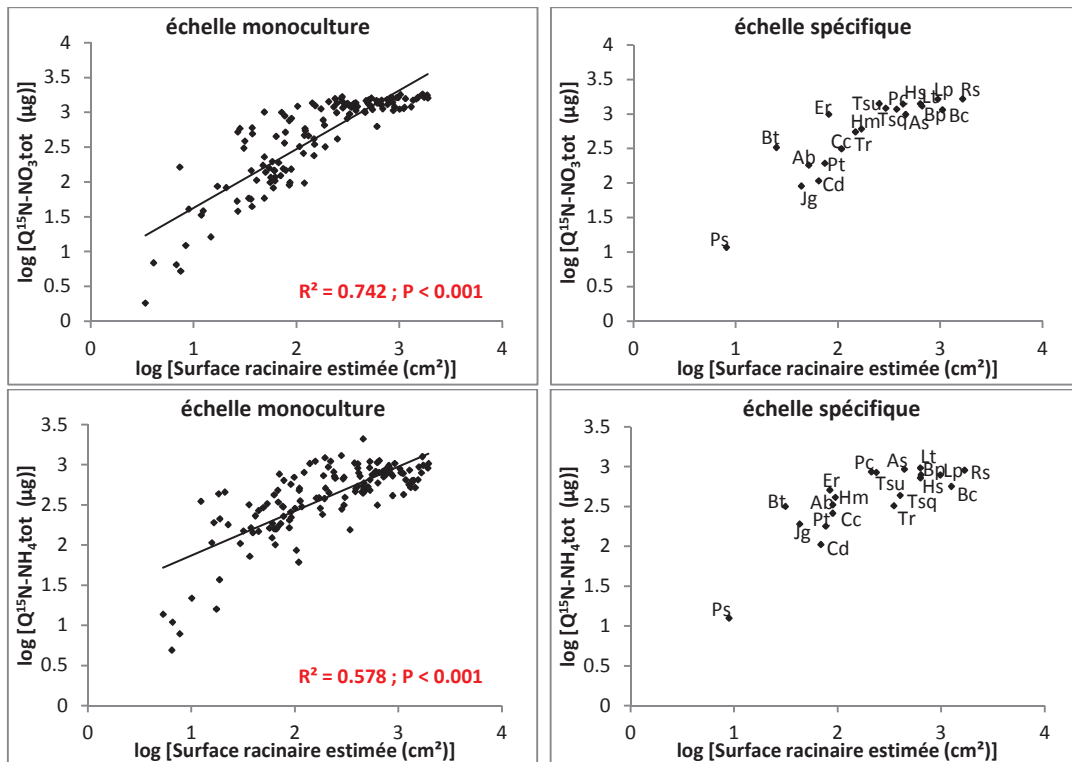
Aucune relation significative entre les vitesses d'absorption de l'azote et l'abondance moyenne ou maximale des espèces au sein des patchs qu'elles occupent *in natura* n'a été trouvée dans le cadre de cette étude. Le succès des espèces n'est également pas relié aux stratégies morphologiques aériennes. La position des espèces sur l'axe 1 de l'ACP "traits racinaires" apparaît en revanche comme étant lié positivement à leur abondance moyenne ( $R_{\text{Spearman}} = 0.61$ ,  $P = 0.009$ ) et maximale ( $R_{\text{Spearman}} = 0.48$ ,  $P = 0.053$ ). Les espèces présentant les stratégies morphologiques racinaires les plus "conservatives" apparaissent ainsi comme étant également les espèces réussissant le mieux au sein des patchs étudiés.

### **Discussion :**

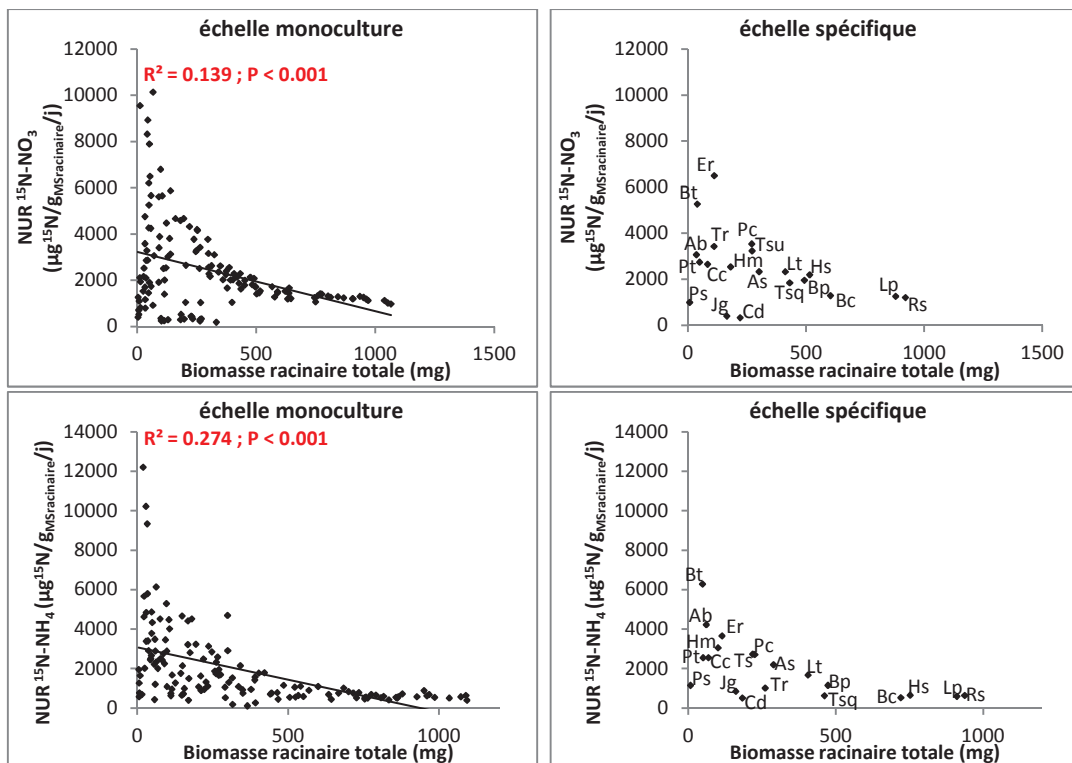
#### ***Source d'azote préférentielle : des contrastes entre espèces ? Une influence des conditions de culture ?***

La moitié des espèces étudiées présente une source préférentielle d'azote quel que soit le traitement azoté pratiqué (**Tableau II-1**). Dans 9 cas sur 10, la vitesse d'absorption du nitrate est supérieure à celle de l'ammonium, *Juncus gerardii* étant la seule espèce à présenter une préférence pour l'ammonium. Ces résultats sont similaires à ceux obtenus par [Kahmen et al. \(2006\)](#) qui montrent, en prairies semi-naturelles tempérées, qu'une majorité des espèces présente une préférence pour le nitrate. Les analyses conduites (résultats non présentés) indiquent également que le cycle de vie, l'appartenance aux mono- ou dicotylédones et le type biologique n'influent pas sur la forme d'azote préférée.

Les résultats obtenus nuancent cependant la généralité de cette préférence pour le nitrate puisque les 10 autres espèces utilisent les deux formes d'azote minéral indifféremment. Bien que des préférences existent, nos résultats témoignent d'une



**Figure II-15 :** Relation entre la surface racinaire estimée et la quantité de <sup>15</sup>N absorbée sous forme NO<sub>3</sub><sup>-</sup> ou NH<sub>4</sub><sup>+</sup> au cours de la phase de marquage. Un trait continu indique que la régression est significative au seuil de 5%.



**Figure II-16 :** Relation entre la biomasse racinaire et la vitesse d'absorption du <sup>15</sup>N-NO<sub>3</sub><sup>-</sup> et du <sup>15</sup>N-NH<sub>4</sub><sup>+</sup>. Un trait continu indique que la régression est significative au seuil de 5%.

polyvalence sur le plan de la nutrition azotée chez la majorité des espèces. Cette capacité peut être particulièrement utile pour assurer une alimentation en azote efficace et sécurisée dans des prairies inondables où des périodes aérobies et anaérobies alternent dans le sol. En effet, cette alternance va avoir une influence sur le ratio  $\text{NO}_3^-:\text{NH}_4^+$  rencontré dans la solution du sol. La nitrification étant un processus strictement aérobie, lorsque les sols sont saturés en eau l'ammonium est le produit final du processus de minéralisation de la matière organique et la proportion relative de cet ion va augmenter par rapport à celle du nitrate. En conditions anaérobies, la quantité de nitrate présente dans le sol peut par ailleurs diminuer en raison de la dénitrification opérée par certaines bactéries. Ces processus sont à l'origine d'une forte hétérogénéité spatiale et temporelle de la balance  $\text{NO}_3^-:\text{NH}_4^+$  (**Annexe II-1**). La polyvalence de la majorité des espèces étudiées pourrait donc s'avérer avantageuse pour leur croissance tout au long de la saison de végétation en leur permettant de puiser indifféremment différentes sources d'azote, particulièrement dans les patchs où est observée une inversion de la balance  $\text{NO}_3^-:\text{NH}_4^+$  au cours de la saison de végétation (*e.g.* patchs Mhaut 1 & 2, MhHm 2 et MhJ 2 présentés en **Annexe II-1**).

La polyvalence vis-à-vis de l'acquisition des deux formes d'azote minéral est donc largement partagée entre les espèces des prairies étudiées, y compris par celles présentant une préférence pour l'une des deux formes. Ces résultats ne plaident pas en faveur de l'existence de contrastes constituant un des mécanismes favorable à la coexistence des espèces via la réduction de l'intensité de la compétition pour l'azote comme suggéré par [Miller et al. \(2007\)](#) ou [Harrison et al. \(2007\)](#). La réponse à cette hypothèse nécessiterait de mesurer les capacités d'absorption et de déterminer la source d'azote minéral préférentiellement prélevée en situation d'interactions biotiques.

Les travaux menés par [Weigelt et al. \(2005\)](#) et [Harrison et al. \(2007\)](#) ont montré que les préférences mises en évidence en conditions semi-contrôlées doivent être considérées avec précautions car elles peuvent ne pas être observées sur le terrain. Ces auteurs attribuent les contrastes entre les résultats obtenus en monocultures cultivées en conditions contrôlées et les mesures effectuées *in natura* à la compétition pour la ressource azotée qui a lieu au sein des communautés végétales.

Les conditions de culture ayant précédé le marquage (*i.e.* prétraitement 75%  $\text{NO}_3^-$  - 25%  $\text{NH}_4^+$  ou 25%  $\text{NO}_3^-$  - 75%  $\text{NH}_4^+$ ) présentent un effet significatif sur la capacité des plantes à prélever le  $\text{NO}_3^-$  ou le  $\text{NH}_4^+$  chez seulement 4 espèces (*Agrostis stolonifera*, *Bellis perennis*, *Bupleurum tenuissimum* et *Cynosurus cristatus*) parmi les 20 espèces prairiales



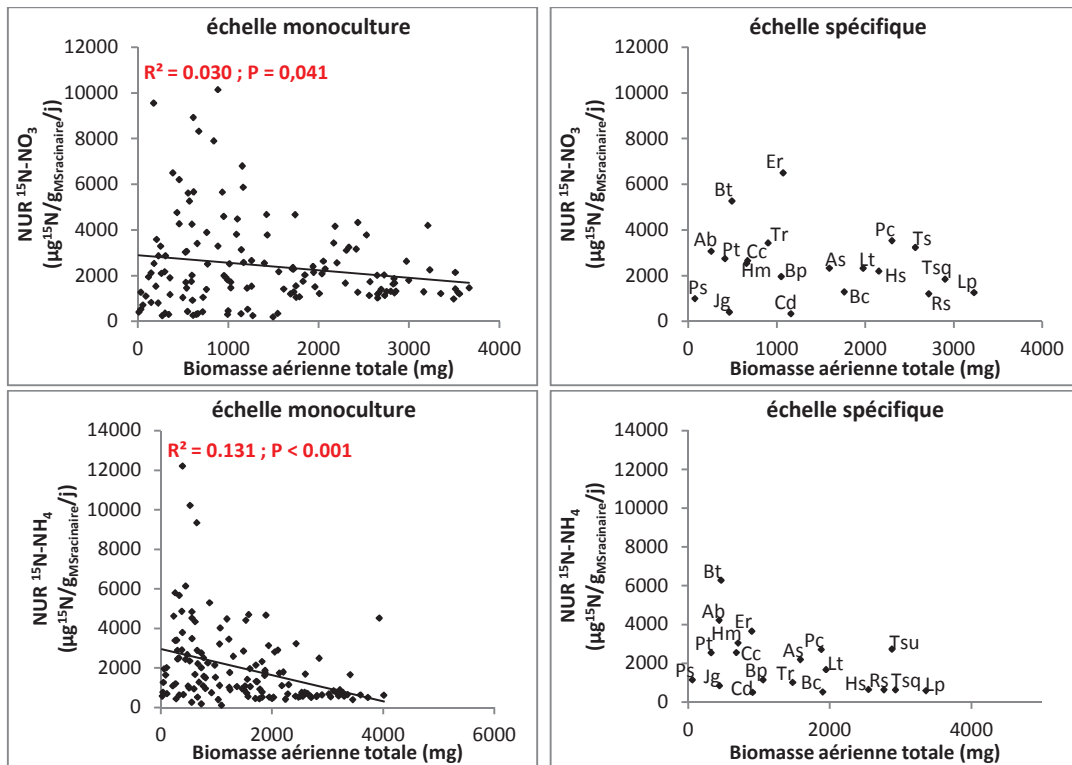


Figure II-17 : Relation entre la biomasse aérienne et la vitesse d'absorption du  $^{15}\text{N-NO}_3^-$  et du  $^{15}\text{N-NH}_4^+$ . Un trait continu indique que la régression est significative au seuil de 5%.

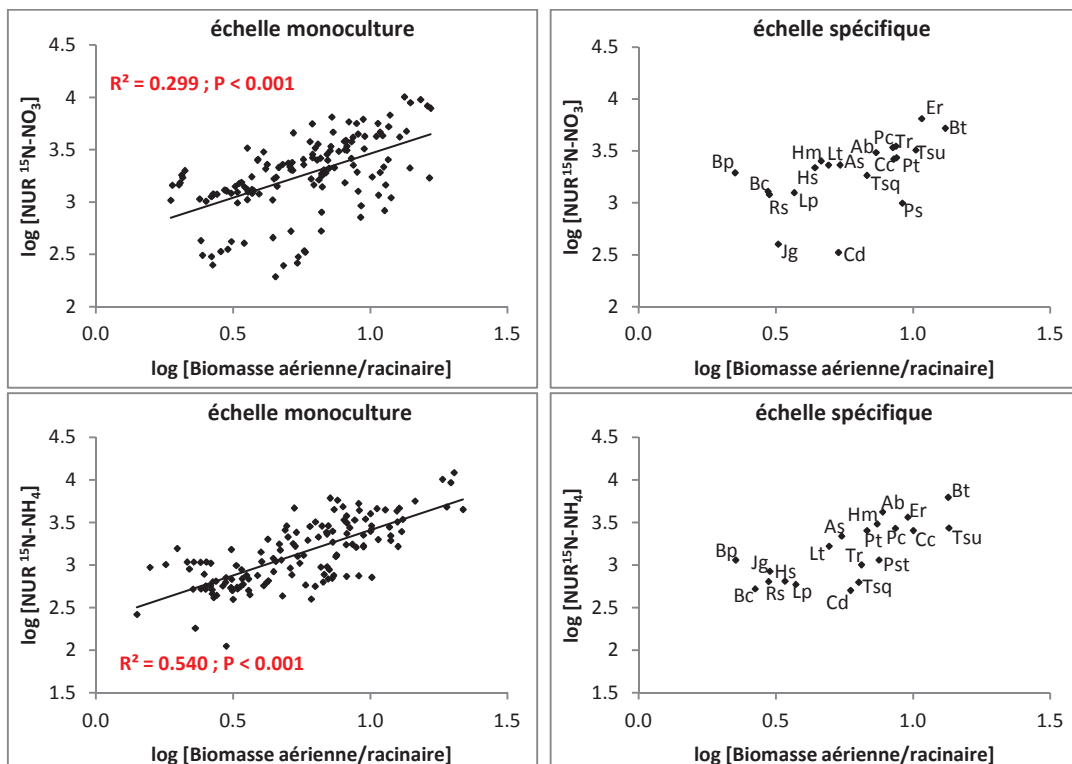


Figure II-18 : Relation entre le rapport biomasse aérienne/biomasse racinaire des espèces et la vitesse d'absorption du  $^{15}\text{N-NO}_3^-$  et du  $^{15}\text{N-NH}_4^+$ . Un trait continu indique que la régression est significative au seuil de 5%.

étudiées (**Figures II-6 et II-7**). Pour la plupart des espèces étudiées, la source préférentielle d'azote d'une espèce apparaît donc largement indépendante de la disponibilité relative des deux formes d'azote dans le milieu, ce qui avait déjà été montré *in natura* par [Miller et al. \(2007\)](#).

### ***Relations entre les paramètres physiologiques et liens avec les traits fonctionnels :***

L'étude des relations entre les différents paramètres physiologiques étudiés met en évidence une relation positive entre la teneur en azote total des tissus racinaires et celle des tissus aériens (**Figure II-8**), le faible degré de corrélation ( $R^2 \approx 0.2$ ) équivaut à celui observé par [Freschet et al. \(2010\)](#) lors d'une étude portant sur un échantillon représentatif de la flore subarctique. Ce résultat milite en faveur d'une "économie de l'azote" réglée à l'échelle de la plante entière. Il est par ailleurs remarquable que la gamme de teneur en azote total dans les tissus des 20 espèces prairiales étudiées soit aussi large que la gamme explorée par [Freschet et al. \(2010\)](#) chez 40 espèces aquatiques, ripariennes et terrestres représentant les principaux taxa et types biologiques rencontrés dans les écosystèmes subarctiques.

La relation positive observée entre les vitesses d'absorption du  $^{15}\text{N-NO}_3^-$  et du  $^{15}\text{N-NH}_4^+$  (**Figure II-9**) est plus surprenante. En effet, les travaux de [Kronzucker et al. \(1999\)](#) ou [Maire et al. \(2009\)](#) montrent au contraire un trade-off entre l'absorption de l'ammonium et du nitrate.

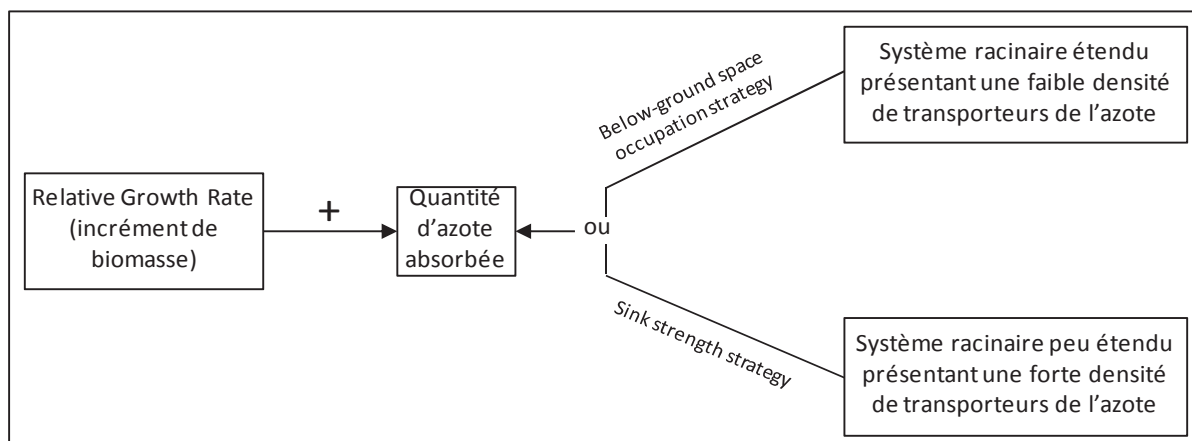
Nous avons également observé une relation positive entre la teneur en azote total des tissus aériens et la vitesse d'absorption de l'azote ammoniacal et nitrique. Ce résultat argumente donc un peu plus l'existence d'un lien entre la capacité d'absorption racinaire et la teneur en azote total des tissus aériens. Ce lien a en effet déjà été montré par [Poorter et al. \(1991\)](#) et [Maire et al. \(2009\)](#) via l'étude de la relation entre la capacité maximale d'absorption des racines (mesurée à partir de racines excisées prélevées sur le terrain) et la teneur en azote total des feuilles de différentes espèces prairiales. En se basant sur l'utilisation de modèles d'allocation optimale de la biomasse (Optimal biomass allocation models, [Osone & Tateno 2003](#)), [Osone et Tateno \(2005\)](#) ont montré que cette relation entre la vitesse d'absorption de l'azote et la teneur en azote total des tissus foliaires est causale. Etant donné qu'une grande partie de l'azote foliaire se situe au niveau de molécules impliquées dans la photosynthèse, ces auteurs proposent également que la teneur en azote total des feuilles puisse être liée positivement au taux de croissance à l'échelle de la plante entière. Ils suggèrent ainsi un lien entre la vitesse d'absorption de l'azote et le taux de croissance des végétaux.

La 90% Rooting Depth est corrélée positivement à la vitesse d'absorption du nitrate mais non corrélée à la vitesse d'absorption de l'ammonium. Ce résultat peut s'expliquer par le fait que l'ammonium, en raison de sa charge positive, est rapidement adsorbé sur les colloïdes du sol alors que le nitrate, chargé négativement, est beaucoup plus mobile et sujet au lessivage (Hofman & Van Cleemput 2004). Au cours de notre expérience il est donc possible que le nitrate ait été mieux réparti en profondeur que l'ammonium, les espèces capables de produire des racines plus profondes auraient ainsi eu un meilleur accès au nitrate que les espèces à l'enracinement plus superficiel.

L'absence de relation significative entre la vitesse d'absorption de l'azote nitrique ou ammoniacal et les autres traits morphologiques disponibles (*i.e.* SLA, LDMC, Hrep, Diamètre racinaire moyen, Proportion de racines de diamètre inférieur à 0.1 mm, SRA et RTD) comme entre la vitesse d'absorption et les "stratégies morphologiques" indique que la capacité d'absorption de l'azote n'est pas essentiellement liée aux caractéristiques morphologiques des espèces. Intuitivement, nous aurions pu nous attendre à ce que les espèces présentant les vitesses d'absorption les plus élevées soient celles qui présentent les Specific Root Area les plus élevées puisqu'elles présentent la plus grande surface d'échange avec le sol par unité de biomasse racinaire. Au contraire, bien qu'il apparaisse que les espèces présentant les plus grandes surfaces racinaires sont celles qui absorbent la plus grande quantité de  $^{15}\text{N}$  au cours de la phase de marquage (**Figure II-15**), nos résultats montrent que la biomasse et la surface racinaire totale sont corrélées négativement à la vitesse d'absorption. Nous montrons ainsi que des systèmes racinaires très étendus présentent une capacité d'absorption de l'azote par unité de biomasse très faible et qu'à l'inverse certains systèmes racinaires beaucoup moins vastes présentent une plus forte capacité d'absorption. Ces résultats supportent ainsi l'idée, proposée précédemment par Raynaud & Leadley (2004) et Maire et al. (2009), qu'il existe un trade-off entre une "below-ground space occupation strategy" (*i.e.* surface racinaire élevée mais faible investissement dans les transporteurs de l'azote par unité de surface racinaire) et une "sink strength strategy" (*i.e.* faible surface racinaire mais investissement important dans les transporteurs de l'azote).

L'étude des liens entre la biomasse des différents compartiments végétaux et l'acquisition du  $^{15}\text{N}$  a mis en évidence plusieurs relations significatives. D'une part, une relation positive et significative très marquée apparaît entre la biomasse totale des compartiments aériens ou racinaires et la quantité de  $^{15}\text{N}$  absorbée au cours de la phase de marquage (**Figures II-13 et II-14**). D'autre part, la vitesse d'absorption du  $^{15}\text{N}$  est corrélée positivement au rapport biomasse aérienne/biomasse racinaire : les espèces qui investissent

une plus grande proportion de leur biomasse dans les racines sont celles présentant les plus faibles activité d'absorption du  $^{15}\text{N}$  par unité de biomasse racinaire (**Figure II-18**). En admettant que les biomasses mesurées en fin d'expérience sont liées positivement au taux de croissance des espèces, la corrélation positive entre biomasse et quantité de  $^{15}\text{N}$  absorbée indique que l'acquisition de l'azote est pilotée par la croissance de la plante. Ce résultat est en accord avec les travaux de [Schenk \(1996\)](#) montrant une forte corrélation positive entre la quantité d'azote absorbée et taux de croissance des végétaux. Le lien positif entre le rapport biomasse aérienne/biomasse racinaire et la vitesse d'absorption soutient quant à lui l'hypothèse selon laquelle il existe un trade-off entre deux stratégies d'acquisition de l'azote : la mise en place d'un système racinaire très étendu mais peu "actif" (*i.e.* "below-ground space occupation strategy") d'une part, et la mise en place d'un système racinaire peu étendu mais très "actif" (*i.e.* "sink strength strategy") d'autre part. L'acquisition de la ressource azotée chez les espèces étudiées peut ainsi être schématisée comme suit (**Figure II-19**).



**Figure II-19** : Taux de croissance (RGR), quantité d'azote absorbée et stratégies d'acquisition mises en place.

***Liens entre les caractéristiques morphologiques et physiologiques des espèces étudiées et leur succès in natura :***

Cette étude montre que les capacités de prélèvement de l'azote déterminées en conditions semi-contrôlées n'ont pas d'effet significatif sur le succès des espèces au sein des assemblages rencontrés dans les prairies des Magnils-Reigniers, appréciée *via* la mesure de leur biomasse au cours de la saison 2010. Nos analyses ont en revanche permis de mettre en évidence un lien significatif entre le succès des espèces *in natura* et les stratégies racinaires des espèces définies à partir des traits morphologiques. Les espèces qui présentent des traits racinaires caractéristiques d'une stratégie "conservative" (*i.e.* diamètre racinaire moyen élevé, forte

densité des tissus racinaires et faible Specific Root Area) vont ainsi avoir tendance à dominer au sein des patchs où elles sont présentes. Au sein de ce système où la disponibilité de l'azote est limitée, les espèces présentant une stratégie de conservation de la ressource semblent donc avantagées.

La morphologie racinaire des espèces n'explique cependant que partiellement leur succès *in natura*. Une meilleure compréhension de ce succès nécessitera la prise en compte de nombreux facteurs tels que les interactions entre les végétaux (Tilman 1982 ; McKane et al. 2002 ; Craine et al. 2005), les variations spatiales et temporelles de la disponibilité en nutriments (McKane et al. 1990 ; Kahmen et al. 2006), la contribution de l'azote organique à la nutrition azotée des végétaux (Näsholm et al. 2009 ; Paungfoo-Lonhienne et al. 2012), ou encore le rôle joué par les champignons mycorhiziens (Smith & Read 1997 ; Selosse et al. 2006).

## Données complémentaires :

**Annexe II-1** : Evolution des stocks de nitrate et d'ammonium dans les prairies communales des Magnils-Reigniers. Valeurs mesurées en mai et août 2002.

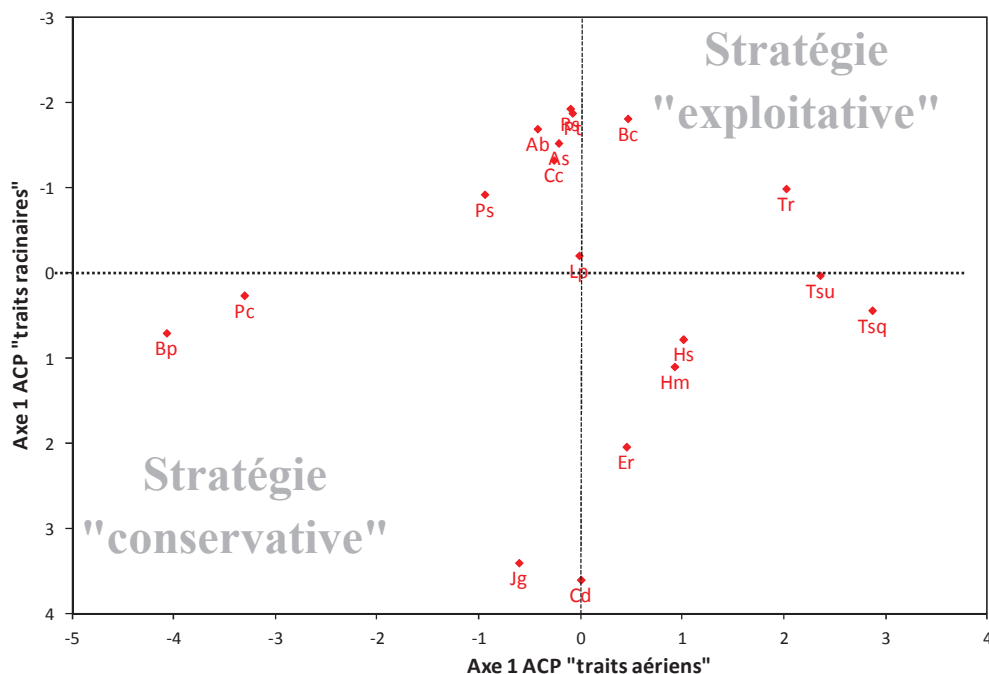
Dénomination des différents types de patches : Mhaut, mésophile haut ; Mbas, mésophile bas ; MhJ, méso-hygrophile à *Juncus gerardii* ; MhHm, méso-hygrophile à *Hordeum marinum* ; MhPc, méso-hygrophile à *Plantago coronopus*.

Patch	stocks 8 et 9 mai 2002 ( $\mu\text{g}\cdot\text{g}^{-1}\text{ sol sec}$ )				stocks 20 et 21 août 2002 ( $\mu\text{g}\cdot\text{g}^{-1}\text{ sol sec}$ )					
	NO <sub>3</sub> /NH <sub>4</sub> ratios		Moyenne N <sub>min</sub>	Moyenne NH <sub>4</sub>	Moyenne NO <sub>3</sub>	NO <sub>3</sub> /NH <sub>4</sub> ratios		Moyenne N <sub>min</sub>	Moyenne NH <sub>4</sub>	Moyenne NO <sub>3</sub>
Mbas1	% NO <sub>3</sub>	39	56.30	34.53	21.77	% NO <sub>3</sub>	38	48.82	30.31	18.51
	% NH <sub>4</sub>	61				% NH <sub>4</sub>	62			
Mbas2	% NO <sub>3</sub>	36	44.83	28.73	16.10	% NO <sub>3</sub>	39	51.27	31.17	20.10
	% NH <sub>4</sub>	64				% NH <sub>4</sub>	61			
Mhaut1&2	% NO <sub>3</sub>	38	56.98	35.06	21.92	% NO <sub>3</sub>	63	42.49	15.78	26.72
	% NH <sub>4</sub>	62				% NH <sub>4</sub>	37			
MhHm1	% NO <sub>3</sub>	20	53.00	42.16	10.85	% NO <sub>3</sub>	32	45.84	31.24	14.59
	% NH <sub>4</sub>	80				% NH <sub>4</sub>	68			
MhHm2	% NO <sub>3</sub>	34	71.81	47.70	24.11	% NO <sub>3</sub>	79	155.79	32.27	123.52
	% NH <sub>4</sub>	66				% NH <sub>4</sub>	21			
MhJ1	% NO <sub>3</sub>	31	89.00	61.84	27.16	% NO <sub>3</sub>	45	84.20	46.63	37.57
	% NH <sub>4</sub>	69				% NH <sub>4</sub>	55			
MhJ2	% NO <sub>3</sub>	45	79.48	43.58	35.90	% NO <sub>3</sub>	54	63.42	29.49	33.93
	% NH <sub>4</sub>	55				% NH <sub>4</sub>	46			
MhPc1	% NO <sub>3</sub>	21	49.55	39.16	10.38	% NO <sub>3</sub>	38	54.01	33.63	20.38
	% NH <sub>4</sub>	79				% NH <sub>4</sub>	62			
MhPc2	% NO <sub>3</sub>	10	58.24	52.26	5.98	% NO <sub>3</sub>	20	45.58	36.33	9.26
	% NH <sub>4</sub>	90				% NH <sub>4</sub>	80			

**Annexe II-2 : Relevés de végétation effectués au pic de biomasse, en mai 2010, dans 10 patchs des prairies communales des Magnils-Reigniers.**

Espèces	Abondance des espèces au sein des patchs (% biomasse totale)									
	Mbas 1	Mbas 2	Mhaut	Mhaut	MhHm1	MhHm2	MhJ1	MhJ2	MhPc1	MhPc2
<i>Alium sp</i>	0,5									
<i>Agrostis stolonifera</i>	9,0	4,4	22,9	25,1	0,4			2,6		
<i>Alopecurus bulbosus</i>		1,3		1,1	1,5	2,8	14,9	6,5	6,4	9,5
<i>Bellis perennis</i>							0,2			
<i>Bromus commutatus</i>	5,0	4,7	1,8	1,0	12,8			0,7	5,3	
<i>Carex divisa</i>	16,4	17,7	6,5	19,6	15,2					
<i>Cerastium glomeratum</i>			0,3							
<i>Cynosurus cristatus</i>	18,7	2,4	4,2	3,6				4,6		
<i>Elymus repens</i>	3,4	4,3	16,0	28,9						
<i>Geranium dissectum</i>				0,2						
<i>Hordeum marinum</i>					27,4	53,6	2,6	4,9	10,9	1,2
<i>Hordeum secalinum</i>	13,2	22,5	32,1	15,0			13,4	2,1		
<i>Juncus gerardii</i>					29,3	21,8	64,8	54,7	11,4	45,2
<i>Lolium perenne</i>	14,6	32,9	6,3	1,0	2,1		1,9	3,5		
<i>Plantago coronopus</i>									50,6	31,1
<i>Poa trivialis</i>	0,9	6,7	2,3	2,0						
<i>Parapholis strigosa</i>					3,7	21,7	2,1	6,8	5,4	12,1
<i>Ranunculus sardous</i>	2,5							0,2		
<i>Spergularia marina</i>										0,7
<i>Trifolium ornithopodioides</i>								0,3	0,2	0,1
<i>Trifolium resupinatum</i>					0,4			5,5		
<i>Trifolium squamosum</i>	3,4	1,9	1,5		7,3			7,4	9,7	
<i>Trifolium subterraneum</i>	8,9									
<i>Vulpia bromoides</i>	3,5	1,3	6,3	2,5				0,2		

**Annexe II-3:** Stratégies des espèces étudiées. Au sein de la gamme d'espèces étudiées, les espèces présentant une stratégie "exploitative" au niveau du compartiment aérien ont un score élevé sur l'axe 1 de l'ACP "traits aériens" et les espèces présentant une stratégie racinaire "exploitative" ont un score faible sur l'axe 1 de l'ACP "traits racinaires".



Vecteurs propres	Axe 1 ACP traits aériens
Specific Leaf Area	0.55
Leaf Dry Matter Content	0.22
Leaf Nitrogen Content	0.93
Leaf Carbon Concentration	0.76
Hauteur reproductive	0.19
C/N foliaire	-0.95

Vecteurs propres	Axe 1 ACP traits racinaires
Diamètre racinaire moyen	0.92
Specific Root Area	-0.94
% Racines Fines	-0.81
90% Rooting Depth	0.21
Root Tissue Density	0.63

**Légende:** Ab, *Alopecurus bulbosus*; As, *Agrostis stolonifera*; Bc, *Bromus commutatus*; Bp, *Bellis perennis*; Cc, *Cynosurus cristatus*; Cd, *Carex divisa*; Er, *Elymus repens*; Hm, *Hordeum marinum*; Hs, *Hordeum secalinum*; Jg, *Juncus gerardii*; Lp, *Lolium perenne*; Pc, *Plantago coronopus*; Ps, *Parapholis strigosa*; Pt, *Poa trivialis*; Rs, *Ranunculus sardous*; Tr, *Trifolium resupinatum*; Tsq, *Trifolium squamosum*; Tsu, *Trifolium subterraneum*.









## **CHAPITRE III**

**Comment la structure fonctionnelle des assemblages varie-t-elle le long de gradients environnementaux ?**



## CHAPITRE III : Comment la structure fonctionnelle des assemblages varie-t-elle le long de gradients environnementaux ?

### Introduction :

Les liens entre conditions environnementales et caractéristiques de la végétation ont constitué un sujet de travail dès les débuts de l'écologie moderne (Cowles 1899 ; Schimper 1903). La compréhension du rôle joué par les facteurs environnementaux dans l'assemblage des communautés végétales constitue toujours une question centrale dans le domaine de l'écologie des communautés végétales (*e.g.* Grime 2006 ; Wilson & Stubbs 2012). L'enjeu est à la fois d'ordre fondamental et appliqué puisqu'il s'agit de pouvoir identifier les clés du pilotage des systèmes écologiques et éventuellement les contrôler à des fins de services à la société.

Depuis une dizaine d'années, l'approche "traits fonctionnels" a permis de renouveler cette problématique. Elle permet à la fois d'être au plus près possible des fonctions et des services rendus tout en prenant en compte leurs déterminismes fondamentaux, c'est-à-dire la façon dont les plantes répondent aux "challenges écologiques" auxquels elles sont confrontés. Il s'agit donc d'un angle d'étude très intéressant et fructueux pour comprendre les patrons de structuration des communautés (McGill et al. 2006 ; Westoby & Wright 2006), qui permet de gagner en généralité par comparaison aux études basées sur l'identité des espèces.

Il est aujourd'hui admis que la mise en place des communautés végétales a lieu sous l'action d'une succession de filtres environnementaux. Ces filtres sélectionnent les espèces rencontrées dans un assemblage sur la base des caractéristiques fonctionnelles des plantes présentes dans le pool régional (Keddy 1992). Deux visions sont proposées quant au niveau de variabilité fonctionnelle attendu au sein des assemblages locaux :

(i) le principe appelé "habitat filtering" (Keddy 1992) est basé sur le fait qu'il existe chez les plantes un nombre limité de solutions physiologiques en réponse aux conditions environnementales (voir par exemple Meinzer 2003). En conséquence, certains auteurs suggèrent que l'action des filtres abiotiques rencontrés à l'échelle locale doit restreindre la gamme de valeurs de traits rencontrée chez les espèces en coexistence au sein d'un assemblage et donc conduire à une convergence des valeurs de traits (Weiher et al. 1998 ; Grime 2006 ; Cornwell et al. 2006).

(ii) étant donné que les espèces végétales présentent les mêmes besoins de base en eau, lumière et nutriments (Grubb 1977), il doit exister une différenciation de niche entre les

espèces permettant leur coexistence (Silvertown 2004). Sur la base du principe d'exclusion compétitive (Gause 1934 ; Hardin 1960), il est attendu que les espèces qui peuvent coexister occupent des niches distinctes : c'est le concept de "limiting similarity" selon lequel la probabilité de coexistence diminue avec l'augmentation de la similarité entre espèces (Hutchinson 1959 ; MacArthur & Levins 1967). Ainsi, il est attendu que la compétition pour les ressources, particulièrement forte à l'échelle locale, soit à l'origine d'une divergence des valeurs de traits chez les espèces en coexistence (i.e. au sein des assemblages locaux).

L'importance relative des différents filtres environnementaux (i.e. biotiques et abiotiques) sur la structure fonctionnelle des communautés végétales (i.e. valeurs moyennes et variabilité des traits) reste très discutée. En effet, il est largement reconnu que les différents filtres abiotiques et biotiques agissent simultanément au sein des communautés végétales (Keddy 1992 ; Cingolani et al. 2007) ; de même, il est reconnu que la structure fonctionnelle des assemblages résulte de l'action simultanée des forces de divergence et de convergence (Mouillot et al. 2007 ; Bernard-Verdier et al. 2012). Le premier objectif de ce travail, et plus généralement des travaux en cours dans ce champ de recherche, consiste donc à identifier quel est le patron dominant, entre convergence et divergence, au sein des assemblages. Le second objectif est de relier les patrons de structure fonctionnelle à des natures de filtres et d'en inférer les mécanismes sous-jacents dominants.

Des patrons de convergence sont attendus lorsque les filtres abiotiques jouent un rôle prépondérant et des patrons de divergence sont attendus si les filtres biotiques dominent (Mouillot et al. 2007 ; Schamp & Aarssen 2009). Ces prédictions sont cependant discutées et certains auteurs suggèrent qu'un fort degré de compétition interspécifique pourrait constituer un filtre fort conduisant à une convergence des traits au travers de mécanismes tels qu'une réduction des différences de fitness entre espèces (Chesson 2000) ou une convergence évolutive (Scheffer & van Nes 2006).

Dans le cadre de cette étude, l'interprétation des patrons de variabilité fonctionnelle mis en évidence à l'intérieur des assemblages sera éclairée par l'examen des variations de diversité fonctionnelle mais également de valeurs de traits moyennes (i.e. valeurs de traits agrégées) mesurées le long de gradients environnementaux explicites. De nombreuses études ont montré des liens forts entre les valeurs moyennes des traits fonctionnels et des gradients de fertilité, de stress ou de perturbation (e.g. Garnier et al. 2004 ; Cornwell & Ackerly 2009 ; Vandewalle et al. 2010 ; Sonnier et al. 2010). En ce qui concerne les patrons de diversité fonctionnelle, il est généralement attendu que les forces de convergence fonctionnelle dominent entre les

espèces des assemblages dans les milieux les plus contraignants (*i.e.* en présence de stress, de conditions climatiques défavorables) où les filtres abiotiques sont intenses (Weihner et al. 1998 ; Cornwell et al. 2006). Il est en revanche attendu que les forces de divergence dominent dans les milieux les plus productifs où la compétition serait la plus intense (MacArthur & Levins 1967 ; Wilson & Stubbs 2012).

Les patrons de variabilité intra-assemblages des traits sont susceptibles de varier en fonction du trait considéré puisqu'ils ne sont pas tous soumis aux mêmes types de filtres. Il est attendu que des filtres liés à la productivité entraînent une convergence des traits liés à l'acquisition des ressources, à la production de matière sèche ou encore à la défense face aux herbivores. Par contraste, il est attendu que des filtres liés aux perturbations conduisent à une divergence des traits liés à la phase de régénération (Grime 2006 ; Swenson & Enquist 2009).

Des travaux récents dédiés à l'étude des patrons de diversité fonctionnelle le long de gradients environnementaux ont ainsi permis de montrer que les patrons de variabilité observés dépendent à la fois des filtres environnementaux considérés et des traits étudiés (*e.g.* Cornwell & Ackerly 2009 ; Pakeman et al. 2011 ; Bernard-Verdier et al. 2012). Les résultats obtenus restent cependant contradictoires et n'ont pas permis la mise en évidence de patrons clairs de variabilité des traits en lien avec les différents types de gradients environnementaux.

Ce travail vise à expliciter, au sein des communautés végétales des prairies communales des Magnils-Reigniers, les liens entre la structure fonctionnelle des assemblages végétaux et leur position sur des gradients (i) de disponibilité des ressources, (ii) de stress et (iii) de perturbation. Ce modèle d'étude offre en effet l'opportunité d'examiner les effets respectifs d'un stress (*i.e.* la salinité du sol) et d'une perturbation (*i.e.* le pâturage) sur les patrons de structure fonctionnelle. La prise en compte de ce type de gradients complexe reste peu répandue dans la littérature alors même que c'est généralement une multitude de facteurs qui influence simultanément la mise en place des assemblages *in natura* (Keddy 1992 ; Cingolani et al. 2007).

Après une première étape visant à caractériser les différents gradients présents au sein de ce site d'étude, la position de 10 assemblages locaux sur ces gradients a été mise en relation avec leur structure fonctionnelle. Dix traits fonctionnels ont été considérés dans ce travail : 5 traits aériens (SLA, LDMC, LNC, LCC et Hrep) et 5 traits racinaires (Diamètre racinaire moyen, SRA, Proportion de racines fines, RTD et 90% Rooting Depth). Les valeurs de traits et les abondances spécifiques mesurées *in natura* ont permis de calculer, pour chaque trait, deux indices clés liés à la structure fonctionnelle : (i) la valeur de trait agrégée (CWM pour



"Community Weighted Mean Trait Value", Garnier et al. 2004) et (ii) l'indice de diversité fonctionnelle de Rao ( $FD_Q$ , Ricotta 2005 ; Lepš et al. 2006). Ces deux mesures sont aujourd'hui largement utilisées afin de décrire les principaux aspects de la structure fonctionnelle des assemblages (Ricotta & Moretti 2011). Les valeurs de trait agrégées renseignent sur les valeurs moyennes des différents traits et l'indice de diversité fonctionnelle de Rao permet de mesurer la dispersion des valeurs de traits au sein des assemblages.

Les valeurs de  $FD_Q$  obtenues ont par ailleurs été comparées aux valeurs de  $FD_Q$  obtenues à partir d'assemblages construits sur la base d'un modèle nul. Ce modèle nul permet d'intervertir aléatoirement les abondances des espèces tout en conservant intacte la liste des espèces observées et les valeurs de traits associées à ces espèces (Cingolani et al. 2007), et ce de façon répétée (9999 fois) au sein de chaque assemblage étudié. La comparaison des  $FD_Q$  observées avec les  $FD_Q$  issues du modèle nul permet de mettre en évidence d'éventuels patrons déterministes de distribution des valeurs de traits au sein des assemblages et d'étudier l'évolution de ces patrons le long des gradients environnementaux.

## **Matériel & méthodes :**

### ***Site d'étude :***

Cette étude a été menée au sein de prairies humides pâturées situées sur la commune des Magnils-Reigniers dans le Marais Poitevin (46°28'N, 1°13'W). Ce site d'étude présente une végétation et une gestion caractéristiques des communaux du Marais Poitevin (Amiaud et al. 1998). Le climat est de type thermo-atlantique, caractérisé par une faible amplitude thermique annuelle et un net déficit hydrique en été. Le sol présente une texture très argileuse et un caractère hydromorphique marqué, avec un pH compris entre 6.8 et 7.5 (Amiaud et al. 1998). Ces prairies humides ont été gagnées sur la mer grâce à des travaux de poldérisation qui se sont déroulés entre le VIII<sup>ème</sup> et le X<sup>ème</sup> siècle et sont depuis gérées en pâturage extensif plurispécifique (bovins, équins et parfois oies, Billaud 1984). Les communaux ont pour particularité de présenter un micro-relief (au sein du communal des Magnils-Reigniers il est très prononcé et le dénivelé atteint 70cm) qui est à l'origine d'un fonctionnement hydrique particulier ayant des conséquences sur la salinité des sols et donc sur les communautés végétales associées aux trois niveaux topographiques que l'on peut y distinguer : une communauté végétale mésophile sur les replats supérieurs (ou "belles") au sol moyennement salé, une communauté végétale méso-hygrophile sur les pentes intermédiaires au sol

fortement salé et une communauté hygrophile au niveau des dépressions inondables (ou "baisses") au sol non salé (Marion et al. 2010).

Au sein de ces prairies humides, les variations de disponibilité des ressources, de salinité du sol et d'intensité de pâturage sont à l'origine d'une mosaïque d'assemblages. Ces prairies sont considérées comme productives (Dumont et al. 2012) avec un pic de biomasse en mai-juin variant entre 2 et 9 t.ha<sup>-1</sup> selon l'assemblage considéré. Dans le cadre de ce travail, les 10 assemblages étudiés (**Tableau III-1**) appartiennent aux communautés mésophile et méso-hygrophile.

### ***Caractérisation du gradient de conditions édaphiques et du gradient de pâturage :***

Pour chacun des dix assemblages de végétation étudiés, trois paramètres édaphiques ont été mesurés : la quantité d'azote minéral disponible (Nmin), la teneur en eau de la couche supérieure du sol (H<sub>2</sub>O) et la conductivité électrique (Ecp) du sol (liste des assemblages et données disponibles dans le **Tableau III-1**). Ces trois paramètres ont été mesurés lors du pic de biomasse, en mai.

La quantité totale d'azote minéral ( $\mu\text{gN.g}^{-1}_{\text{sol sec}}$ ) a été mesurée en mai 2002 dans l'horizon de surface du sol (0-10 cm). L'azote minéral a été extrait à l'aide d'une solution de KCl et les teneurs en ammonium et nitrate ont été mesurées par spectrophotométrie (Rossignol et al. 2011a).

La teneur en eau (%) et la conductivité de l'horizon supérieur du sol (0-8 cm) ont été mesurées en mai 2010 : la teneur en eau du sol a été obtenue après passage à l'étuve à 105°C jusqu'à stabilisation de la masse ; la conductivité électrique ( $\text{mS.m}^{-1}$ ) a été mesurée *in situ* à l'aide d'une sonde W.E.T. (Delta-T Devices Ltd, Cambridge UK). Les mesures de conductivité permettent d'approcher la salinité du sol.

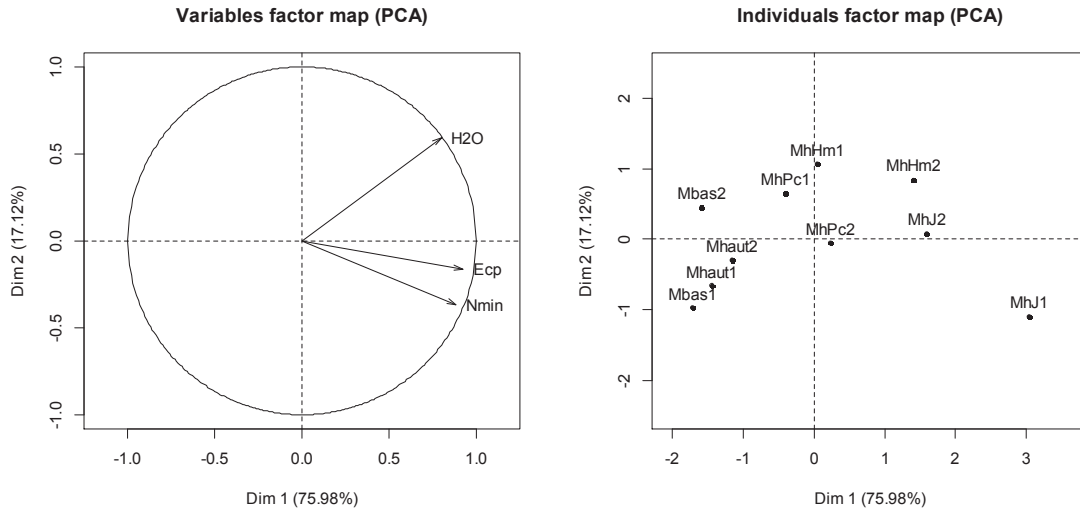
La teneur en eau de l'horizon supérieur du sol est un bon proxy de la teneur en eau sur l'ensemble du profil de sol car elle est très bien corrélée à la teneur en eau de carottages effectués jusqu'à 80 cm de profondeur ( $R^2 = 0.75$ ,  $P < 0.001$ , données non présentées).

**Tableau III-1 :** Paramètres environnementaux au niveau des 10 assemblages étudiés, données mois de mai excepté pour la biomasse consommée par les herbivores (suivi effectué pendant 10 semaines de la mi-avril à la fin juin 2002). Dénomination des différents types d'assemblages : Mhaut, mésophile haut ; Mbas, mésophile bas ; MhJ, méso-hygrophile à *Juncus gerardii* ; MhHm, méso-hygrophile à *Hordeum marinum* ; MhPc, méso-hygrophile à *Plantago coronopus*.

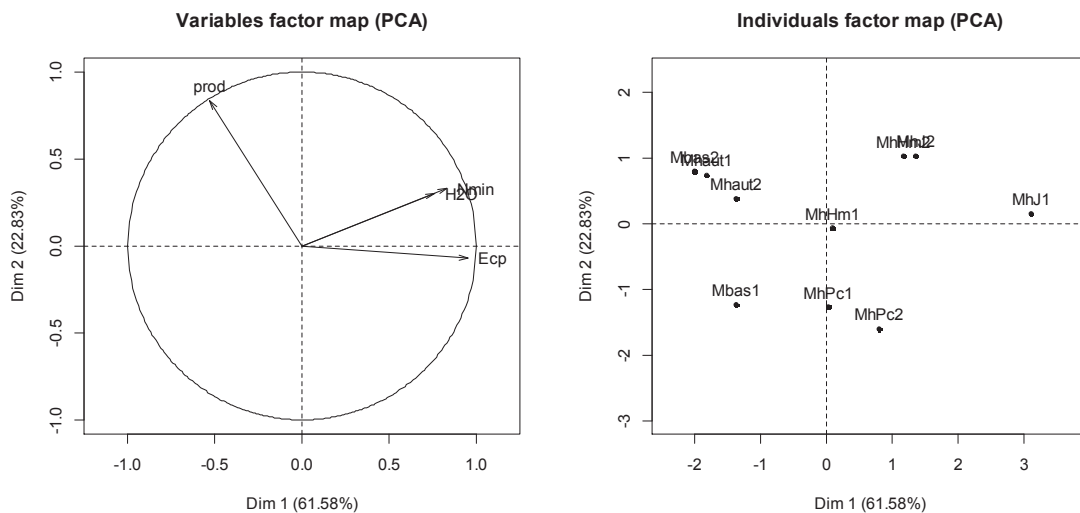
Patch	Teneur en azote minéral du sol (mg.g <sup>-1</sup> <sub>sol sec</sub> )	Teneur en eau du sol (%)	Conductivité électrique du sol (mS.m <sup>-1</sup> )	Consommation herbivores (g.m <sup>-2</sup> )	Biomasse au pic (g.m <sup>-2</sup> )
Mbas1	56.3	17.5	110	455	360
Mbas2	44.8	27.7	117	455	680
Mhaut1	57	21.1	133	625	658
Mhaut2	57	25	187	625	577
MhHm1	53	39.4	835	291	442
MhHm2	71.8	45.2	1048	291	508
MhJ1	89	37.3	2834	630	365
MhJ2	79.5	40.9	1195	630	504
MhPc1	49.6	33.9	892	203	295
MhPc2	58.2	31.6	1399	251	224

Les liens entre ces paramètres édaphiques ont été étudiés *via* une Analyse en Composantes Principales (ACP, Jolliffe 2002). Les trois variables édaphiques sont très bien corrélées au premier axe de l'ACP (Nmin : R = 0.89, P < 0.001 ; H2O : R = 0.80, P = 0.005 ; Ecp : R = 0.92, P < 0.001 ; **Figure III-1**), ce premier axe expliquant 75.98% de la variabilité totale. L'axe 1 a donc été choisi pour représenter le gradient édaphique, et les coordonnées des assemblages sur cet axe correspondent à leur position sur ce gradient. Plus les assemblages possèdent un score élevé sur cet axe, plus les quantités d'eau et d'azote dans le sol sont importantes et plus la salinité du sol est élevée.

Une seconde ACP a été réalisée afin d'étudier le lien entre les variables édaphiques et la production de biomasse (prod), approchée par une mesure de la biomasse en place au pic de biomasse en mai 2010. Cette analyse (**Figure III-2**) montre que la production de biomasse est très nettement corrélée à l'axe 2 (R = 0.84, P = 0.002) et varie de façon orthogonale à l'axe 1, donc avec la ressource en eau, en azote et la conductivité du sol (lien avec axe 1 : Nmin : R<sub>Pearson</sub> = 0.83, P = 0.003 ; H2O : R<sub>Pearson</sub> = 0.76, P = 0.011 ; Ecp : R<sub>Pearson</sub> = 0.95, P < 0.001). La production de biomasse constitue donc un second axe de différenciation entre les assemblages qui n'est lié à aucune des trois variables édaphiques étudiées. L'absence de



**Figure III-1 :** Résultats de l'ACP réalisée sur les paramètres édaphiques. La valeur propre de l'Axe 1 est de 2.3 et il explique 75.98% de la variation totale. La valeur propre de l'Axe 2 est de 0.5 et il explique 17.12% de la variation totale.



**Figure III-2 :** Résultats de l'ACP réalisée sur les paramètres édaphiques et la production de biomasse. La valeur propre de l'Axe 1 est de 2.5 et il explique 61.58% de la variation totale. La valeur propre de l'Axe 2 est de 0.9 et il explique 22.83% de la variation totale.

relation entre la biomasse produite et la position sur le gradient édaphique suggère que l'augmentation de la salinité du sol contrebalance l'effet positif de l'augmentation des ressources en azote minéral et eau.

Les données qui ont permis de caractériser le gradient de pâturage sont celles de [Rossignol et al. \(2011b\)](#). La quantité de biomasse prélevée par les herbivores durant la saison de pâturage au sein des différents types d'assemblages (**Tableau III-1**) a été déterminée grâce à la "moveable exclosure method" ([McNaughton et al. 1996](#)). Ce suivi de la quantité de biomasse prélevée par les herbivores a été effectué pendant 10 semaines (de la mi-avril à la fin juin 2002, une période débutant avec la mise en herbe des herbivores et incluant le pic de biomasse). Ce gradient de pâturage n'est pas lié au gradient édaphique ( $R_{\text{Pearson}} = -0.28$ , ns) ou au gradient de production de biomasse ( $R_{\text{Pearson}} = 0.54$ , ns) et est donc considéré comme indépendant.

### ***Structure fonctionnelle de la végétation au sein des assemblages :***

Les valeurs de traits agrégées (CWM) ont été calculées à l'échelle des assemblages locaux, pour chaque trait, à partir des valeurs de traits et des abondances relatives des espèces. La formule utilisée pour calculer ces indices est celle proposée par [Garnier et al. \(2004\)](#) :

$$CWM = \sum_{i=1}^n p_i \text{trait}_i$$

où  $n$  est le nombre d'espèces rencontrées dans l'assemblage,  $p_i$  l'abondance relative de l'espèce  $i$  et  $\text{trait}_i$  la valeur de trait de l'espèce  $i$ .

Les indices de diversité fonctionnelle de Rao ( $FD_Q$ ) ont été calculés, à l'échelle des assemblages locaux, à l'aide de la macro Excel développée par [Lepš et al. \(2006\)](#) selon la formule :

$$FD_Q = \sum_{i=1}^n \sum_{j=1}^n p_i p_j d_{ij}$$

où  $n$  est le nombre d'espèces rencontrées dans l'assemblage,  $p_i$  l'abondance relative de l'espèce  $i$ ,  $p_j$  l'abondance relative de l'espèce  $j$ , et  $d_{ij}$  correspond au niveau de "dissimilarité" fonctionnelle entre les espèces  $i$  et  $j$ . Cet indice reflète la probabilité que deux individus prélevés aléatoirement dans un assemblage présentent des valeurs de traits différentes, c'est à dire qu'ils soient fonctionnellement différents ([Lepš et al. 2006](#) ; [Ricotta et al. 2011](#)). Il a été calculé (i) indépendamment pour chacun des dix traits étudiés, (ii) en considérant l'ensemble

des traits aériens (FD<sub>Q</sub> aérien multi-traits) et (iii) en considérant l'ensemble des traits racinaires (FD<sub>Q</sub> racinaire multi-traits).

Les données concernant les valeurs de traits fonctionnels des espèces et l'abondance des espèces au sein des assemblages étudiés sont présentées en **Annexe III-1**.

Les corrélations entre les valeurs de CWM et FD<sub>Q</sub> et la position des assemblages sur les gradients environnementaux ont été examinées. Dans un second temps, les valeurs de FD<sub>Q</sub> calculées à partir des abondances spécifiques observées *in natura* ont été comparées aux valeurs obtenues à partir du modèle nul.

**Modèle nul :**

L'hypothèse nulle du modèle construit considère que les valeurs de traits n'influent pas sur l'abondance des espèces rencontrées au sein des assemblages. Ainsi, pour un assemblage donné, ce modèle intervertit aléatoirement les abondances des espèces tout en conservant intacte la liste des espèces observées et les valeurs de traits associées à ces espèces. Cette procédure élimine ainsi toute relation entre valeurs de traits et abondances tout en conservant la structure des assemblages en termes de richesse spécifique et d'équitabilité (Cingolani et al. 2007 ; Bernard-Verdier et al 2012). Ce modèle nul permet d'étudier les patrons de variabilité des valeurs de traits à l'intérieur des assemblages étudiés, il ne permet en revanche pas d'étudier les patrons d'assemblage entrant en jeu à plus grande échelle (*i.e.* les patrons entrant en jeu à l'échelle des prairies étudiés, à l'origine de la composition spécifique des assemblages étudiés).

Pour chaque trait (ou ensemble de traits pour les FD<sub>Q</sub> "multitraits") et pour chaque assemblage, la valeur de FD<sub>Q</sub> observée (FD<sub>Qobs</sub>) a été comparée à la distribution des 9999 valeurs de FD<sub>Qnull</sub> calculées après que les abondances aient été interverties 9999 fois à l'aide du modèle nul. Pour ce faire, une valeur d' "Effect Size" (ES) a été calculée à partir d'une probabilité *P* définie comme suit :

$$P = \frac{n(\text{FD}_{Q\text{null}} < \text{FD}_{Q\text{obs}}) + n\left(\frac{\text{FD}_{Q\text{null}} = \text{FD}_{Q\text{obs}}}{2}\right)}{10\ 000}$$

*P* correspond ainsi à la probabilité que la valeur de diversité fonctionnelle observée soit supérieure aux valeurs de diversité fonctionnelles obtenues grâce au modèle nul. Elle permet

d'obtenir une valeur d'Effect Size comprise entre -1 et 1, calculée comme suit (Kelt et al. 1995 ; Chase et al. 2011 ; Bernard Verdier et al. 2012) :

$$ES = (P - 0.5) \times 2$$

Une valeur d'ES positive indique que la valeur de diversité fonctionnelle observée est supérieure à ce qui était attendu selon le modèle nul : il y a divergence des valeurs de traits au-delà de ce qui était attendu au hasard. Plus cette valeur est proche de 1, plus la différence entre valeur observée et attendue est importante. Une valeur proche de zéro indique que la valeur observée est proche de la médiane de la distribution des valeurs obtenues *via* le modèle nul. Une valeur d'ES négative indique que la valeur de diversité fonctionnelle observée est inférieure à ce qui était attendu selon le modèle nul : il y a donc convergence des valeurs de traits. Le calcul de  $FD_{Q_{null}}$  étant particulier à chaque composition d'assemblage, il conclut éventuellement qu'un même niveau de  $FD_{Q_{obs}}$  est, dans un assemblage donné, le résultat d'une convergence des valeurs de traits, et dans un autre, le résultat d'une divergence.

Il faut noter que les valeurs de traits fonctionnels ne sont pas disponibles pour la totalité des espèces rencontrées au sein des assemblages. Les valeurs de traits aériens sont disponibles pour 22 des 24 espèces rencontrées lors du pic de biomasse en mai 2010 (**Annexe III-1**). Ces 22 espèces représentent au minimum 99% de la biomasse en place dans les assemblages étudiés (100% dans 8 cas sur 10), malgré l'absence de données chez 2 espèces les résultats obtenus en ce qui concerne les traits aériens peuvent donc être considérés comme très fiables. Les valeurs de trait racinaires sont disponibles pour 17 des 24 espèces (**Annexe III-1**). Ces dix-sept espèces représentent au minimum 85% de la biomasse en place dans les assemblages, et 94% en moyenne.

Afin d'évaluer la fiabilité des valeurs d'ES obtenues à partir des traits racinaires, les analyses portant sur les traits aériens ont été répétées en ne conservant que les 17 espèces pour lesquelles les données traits racinaires sont disponibles. Le lien entre les valeurs d'ES obtenues en considérant 17 et 22 espèces a été testé à l'aide du test de corrélation de Pearson. Les valeurs d'Effect Size obtenues en considérant 17 et 22 espèces étant nettement et fortement corrélées ( $R_{Pearson} = 0.79$ ,  $P < 0.001$ , données non présentées), les valeurs d'Effect Size obtenues en considérant les traits racinaires ont été incluses dans cette étude.

### ***Analyses statistiques :***

Les relations entre les différents paramètres calculés pour chaque trait à l'échelle de l'assemblage (i.e. CWM,  $FD_Q$  et ES) et la position des assemblages sur le gradient édaphique

ont été étudiées à l'aide de régressions linéaires simples. Lorsqu'une courbe semblait plus adaptée qu'une droite pour décrire la distribution des données, une régression polynomiale a été réalisée. Une ANOVA a ensuite été réalisée afin de tester si ce type de modèle apportait une amélioration significative par rapport au modèle linéaire. Si tel était le cas, les résultats de cette régression polynomiale sont présentés.

Afin de tester l'existence d'un patron de structuration présent dans l'ensemble des assemblages, sans tenir compte du gradient environnemental, les valeurs d'ES obtenues pour chacun des traits ont été soumises à un test des rangs signés de Wilcoxon (*i.e.* "Wilcoxon signed ranks test"). Ce test a permis de déterminer si les valeurs d'ES étaient globalement différentes de zéro et signalaient donc un patron général de convergence (valeurs d'ES négatives) ou de divergence des traits (valeurs d'ES positives).

L'ensemble de ces analyses ont été réalisées à l'aide du logiciel R 2.13.0 (R Development Core Team, 2011), et notamment à l'aide du package FactoMineR pour les ACP (Lê et al. 2008).

## Résultats :

### Structure fonctionnelle et gradients environnementaux : patrons observés sur les valeurs de traits agrégées :

#### *Variations des valeurs de CWM le long du gradient édaphique :*

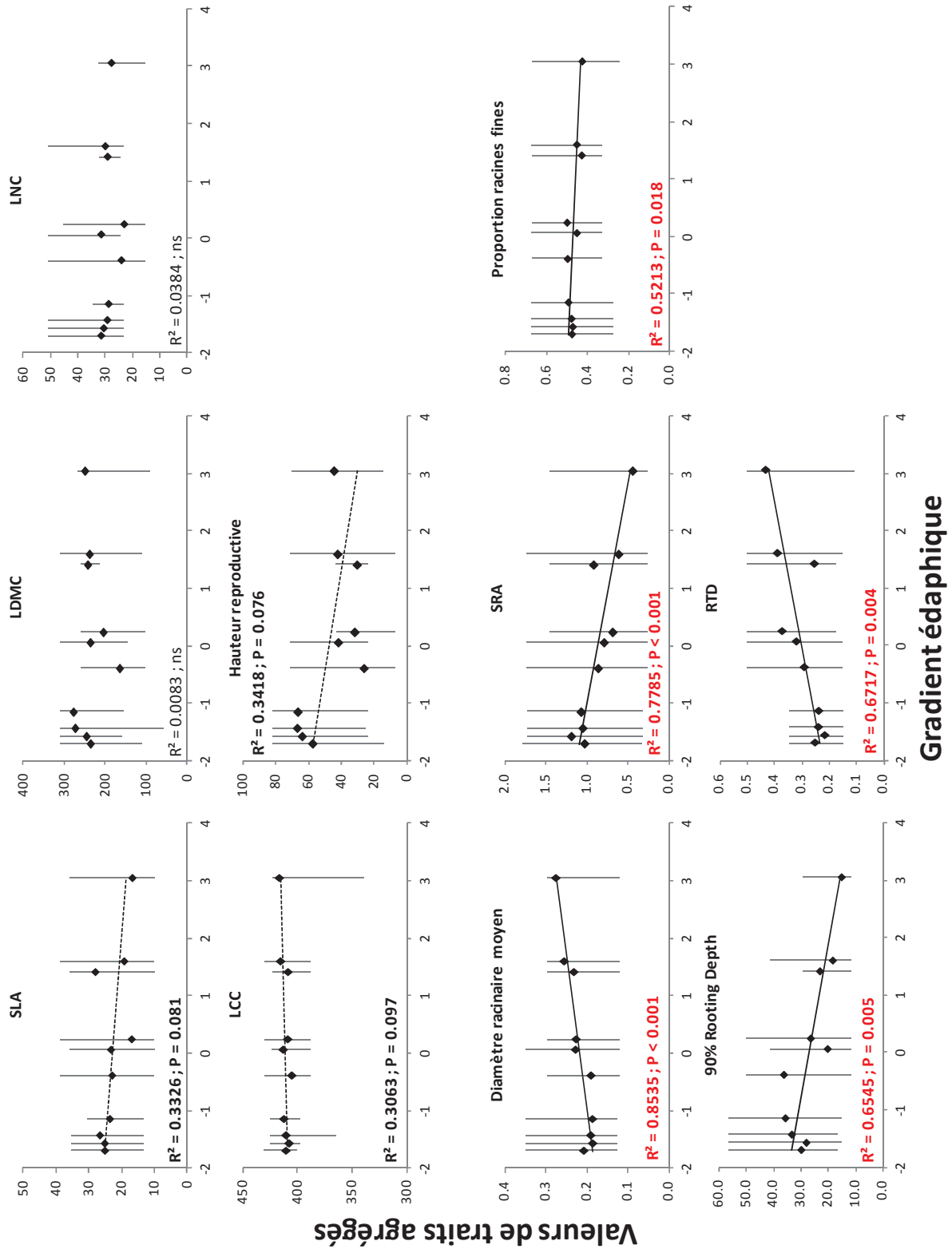
Une relation significative entre valeur de trait agrégée et position de l'assemblage sur le gradient édaphique a été mise en évidence pour cinq des dix traits étudiés (**Figure III-3**), tous les cinq relatifs aux racines.

Cette relation est positive et significative ( $P < 0.05$ ) pour deux traits : le diamètre racinaire moyen ( $R^2 = 0.85$ ,  $P < 0.001$ ) et la densité des tissus racinaires (RTD,  $R^2 = 0.67$ ,  $P = 0.004$ ). Une relation négative et significative avec le gradient édaphique est relevée pour trois traits : la surface spécifique racinaire (SRA,  $R^2 = 0.78$ ,  $P < 0.001$ ), la proportion de racines fines ( $R^2 = 0.52$ ,  $P = 0.018$ ) et la profondeur au dessus de laquelle se trouve 90% de la biomasse racinaire (90% Rooting Depth,  $R^2 = 0.65$ ,  $P = 0.005$ ).

Des valeurs de traits agrégées associées au compartiment aérien tendent à être reliées ( $P < 0.1$ ) à la position des assemblages sur le gradient édaphique. La surface spécifique foliaire (SLA,  $R^2 = 0.33$ ,  $P = 0.081$ ) et la hauteur reproductive ( $R^2 = 0.34$ ,  $P = 0.076$ ) tendent à



**Figure III-3 :** Relation ( $R^2$ ) entre les valeurs de traits agrégés des assemblages et leur position sur le gradient édaphique. Un trait continu indique que la régression est significative au seuil de 5%, un trait pointillé indique qu'elle est significative au seuil de 10%. Les traits verticaux représentent les gammes de valeurs de traits rencontrées au sein des assemblages.



varier négativement le long du gradient tandis que les valeurs agrégées de teneur en carbone des feuilles tendent à varier positivement (LCC,  $R^2 = 0.31$ ,  $P = 0.097$ ). Les valeurs agrégées de teneur en matière sèche des feuilles (LDMC) et de teneur en azote des feuilles (LNC) ne présentent pas de relation avec la position des assemblages sur le gradient édaphique.

Ainsi, au sein des assemblages où les sols présentent des teneurs en eau, azote minéral et sel élevées, les végétaux ont tendance à présenter un système racinaire plus grossier (*i.e.* densité et diamètre racinaire élevés, faible surface racinaire par unité de biomasse) qu'au sein des assemblages situés en position opposé sur le gradient édaphique. Sur le plan aérien, la variation des valeurs de traits agrégées n'est pas aussi nette. Avec l'augmentation des ressources et de la conductivité du sol, les végétaux tendent à présenter de plus faibles SLA et hauteurs reproductives ainsi qu'une teneur en carbone des feuilles plus élevée.

#### ***Variations des valeurs de CWM le long du gradient de pâturage :***

Les valeurs de traits agrégées sont corrélées significativement au gradient de pâturage pour quatre des dix traits étudiés (**Figure III-4**). Ces quatre traits sont des traits mesurés au niveau du compartiment aérien, trois d'entre eux sont corrélés positivement au gradient de pâturage : la teneur en matière sèche des feuilles (LDMC,  $R^2 = 0.59$ ,  $P = 0.009$ ), la teneur en carbone des feuilles (LCC,  $R^2 = 0.47$ ,  $P = 0.029$ ) et la hauteur reproductrice ( $R^2 = 0.50$ ,  $P = 0.022$ ). Les valeurs agrégées de teneur en azote des feuilles (LNC) sont quant à elles liées au gradient de pâturage par une relation polynomiale ( $R^2 = 0.64$ ,  $P = 0.029$ ).

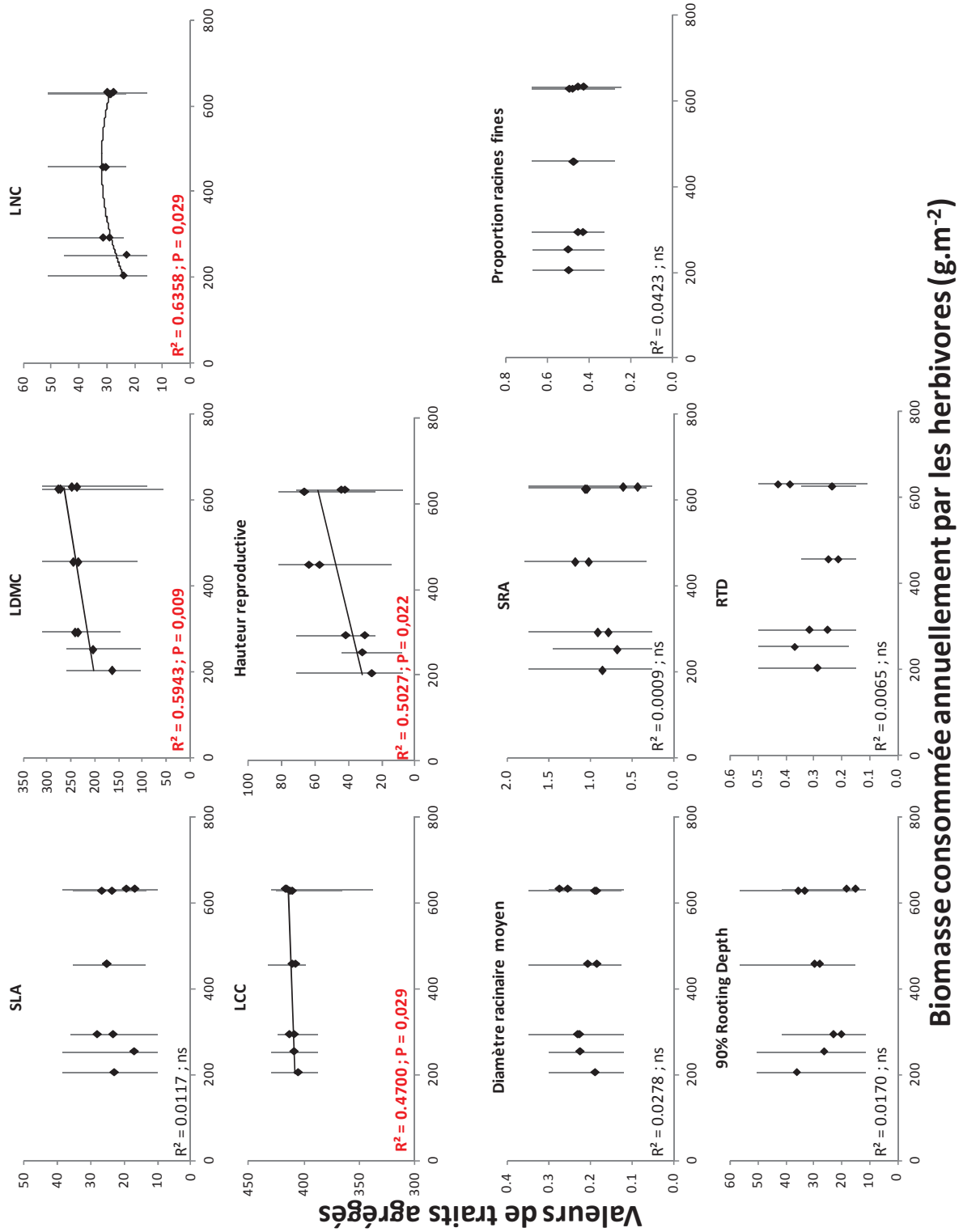
Au niveau du compartiment racinaire, aucune relation n'a été mise en évidence entre les valeurs de traits agrégées et la position des assemblages sur ce gradient.

Ainsi, au sein des assemblages prairiaux étudiées, plus la quantité de biomasse végétale consommée est élevée, plus les végétaux présents vont avoir tendance à présenter des teneurs foliaires en matière sèche et en carbone importantes ainsi qu'une hauteur reproductrice élevée.

#### **Structure fonctionnelle et gradients environnementaux : patrons observés sur les valeurs de $FD_Q$ et confrontation aux résultats du modèle nul.**

Les tests de Wilcoxon mettent en évidence un patron de divergence des valeurs de surface spécifique foliaire (SLA,  $W : FD_{Qobs} > FD_{Qnull}$ ,  $P = 0.004$ ) et de profondeur d'enracinement (90% Rooting Depth,  $W : FD_{Qobs} > FD_{Qnull}$ ,  $P = 0.027$ ) par rapport aux attendus du modèle nul

**Figure III-4 :** Relation ( $R^2$ ) entre les valeurs de traits agrégés des assemblages et leur position sur le gradient de pâturage. Un trait continu indique que la régression est significative au seuil de 5%. Les traits verticaux représentent les gammes de valeurs de traits rencontrées au sein des assemblages.



et ce pour l'ensemble des assemblages, quelle que soit leur position sur le gradient édaphique. Cette analyse confirme que les forces de divergence dominent le long du gradient édaphique pour des traits bien reliés à l'acquisition des ressources : SLA, 90% Rooting depth et SRA (la surface spécifique racinaire, sauf sur les positions les moins salées et moins fertiles) (**Figures III-5 et III-6**).

#### ***Variations des valeurs de $FD_Q$ le long du gradient édaphique :***

Le niveau de diversité fonctionnelle ( $FD_Q$ ) diminue le long du gradient édaphique pour cinq des dix traits étudiés dans le cadre de cette étude (**Figure III-7**). Cette relation est significative pour les valeurs de diamètre racinaire moyen ( $R^2 = 0.76$ ,  $P < 0.001$ ) et la proportion de racines fines ( $R^2 = 0.71$ ,  $P = 0.002$ ) tandis qu'il ne s'agit que d'une tendance pour la teneur en matière sèche des feuilles (LDMC,  $R^2 = 0.33$ ,  $P = 0.083$ ), la teneur en azote des feuilles (LNC,  $R^2 = 0.35$ ,  $P = 0.070$ ) et la profondeur d'enracinement (90% Rooting Depth,  $R^2 = 0.32$ ,  $P = 0.086$ ). Le niveau de diversité fonctionnelle racinaire multi-traits présente une relation négative et significative avec le gradient édaphique ( $R^2 = 0.59$ ,  $P = 0.010$ ).

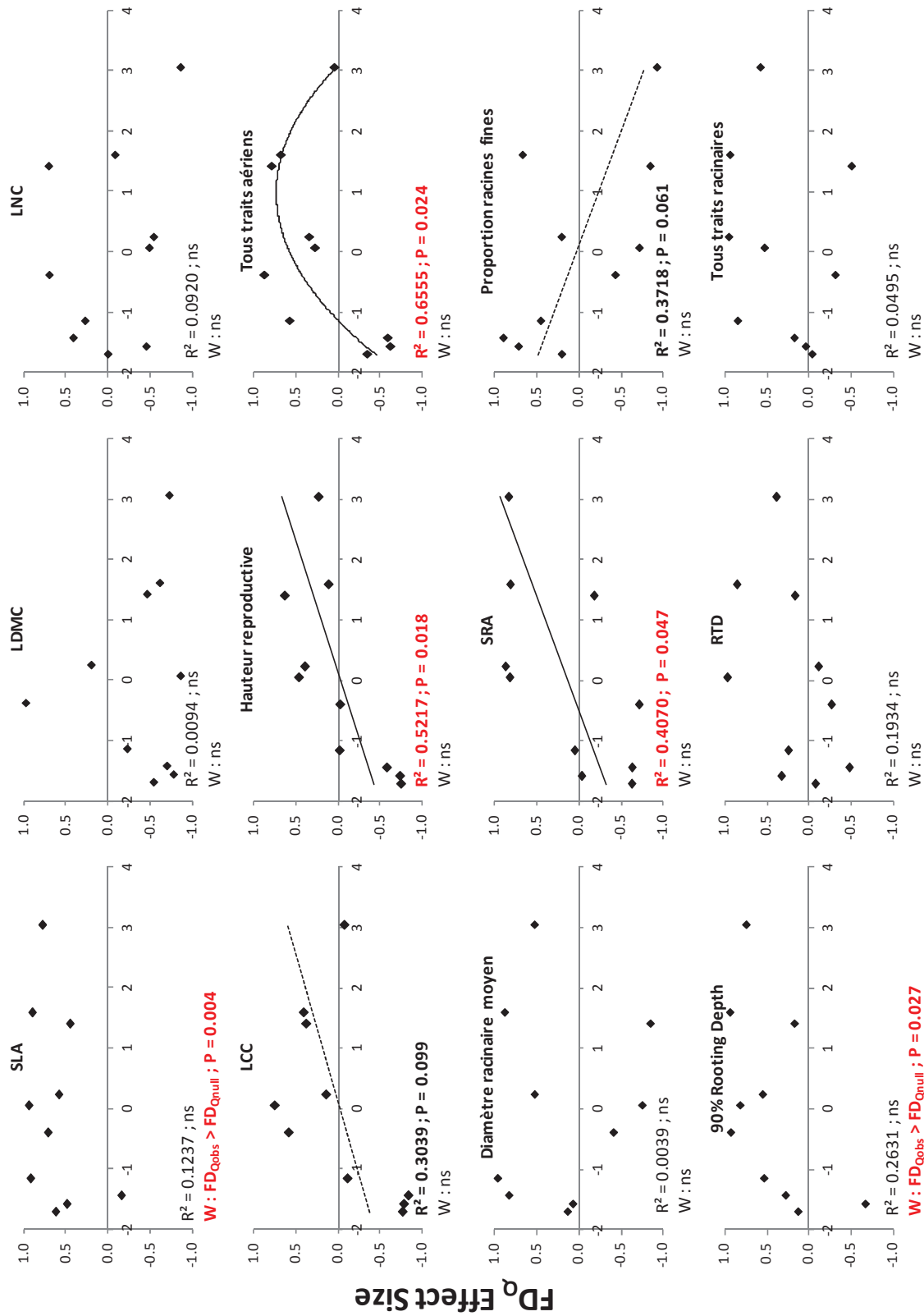
La diversité fonctionnelle de la teneur en carbone des feuilles (LCC) comme la diversité fonctionnelle aérienne multi-traits suivent un modèle polynomial le long de l'axe représentant le gradient édaphique (avec respectivement  $R^2 = 0.66$ ,  $P = 0.023$  et  $R^2 = 0.70$ ,  $P = 0.014$ , **Figure III-7**).

La diversité fonctionnelle est donc généralement plus faible à l'extrémité du gradient édaphique où les sols sont les plus riches en eau, azote minéral et les plus salés. Le niveau de  $FD_Q$  peut également être faible à l'extrémité opposée du gradient mais ce n'est pas général. C'est notamment le cas pour LCC, SLA et l'indice multi-traits aérien qui présentent une valeur maximale dans les situations intermédiaires de ce gradient édaphique, résultat qui contraste nettement avec les patrons observés au niveau du compartiment racinaire.

#### ***Convergence et divergence des valeurs de traits le long du gradient édaphique :***

Les valeurs d'Effect Size, qui permettent d'approcher l'ampleur de l'écart entre le niveau de  $FD_Q$  observé et les attendus du modèle nul, sont corrélées positivement au gradient édaphique pour trois des dix traits étudiés (**Figure III-5**) : la hauteur reproductive ( $R^2 = 0.52$ ,  $P = 0.018$ ), la surface spécifique racinaire (SRA,  $R^2 = 0.41$ ,  $P = 0.047$ ) et la teneur en carbone des feuilles (LCC,  $R^2 = 0.30$ ,  $P = 0.099$ ). Ceci signifie que le niveau de divergence de ces traits au sein

**Figure III-5 :** Relation ( $R^2$ ) entre les "Effect sizes" calculées en comparant  $FD_{Qobs}$  et  $FD_{Qnull}$  des assemblages et la position des assemblages sur le gradient édaphique. Un trait continu indique que la régression est significative au seuil de 5%, un trait pointillé indique qu'elle est significative au seuil de 10%. Les résultats des tests de Wilcoxon (W) sont également présentés.



**Gradient édaphique**

des assemblages augmente avec les teneurs en eau, en azote et en sel du sol. Pour un trait racinaire en revanche, la proportion de racines fines, les valeurs d'Effect Size sont au contraire liées négativement au gradient édaphique ( $R^2 = 0.37$ ,  $P = 0.061$ ) : les valeurs de ce trait tendent donc à être plus convergentes qu'attendu lorsque les teneurs du sol en eau, azote et sel sont élevées. Lorsque tous les traits aériens sont considérés simultanément, les valeurs d'Effect Size suivent une relation polynomiale le long du gradient édaphique ( $R^2 = 0.66$ ,  $P = 0.024$ ).

### ***Variations des valeurs de $FD_Q$ et convergence et divergence des valeurs de traits le long du gradient de pâturage :***

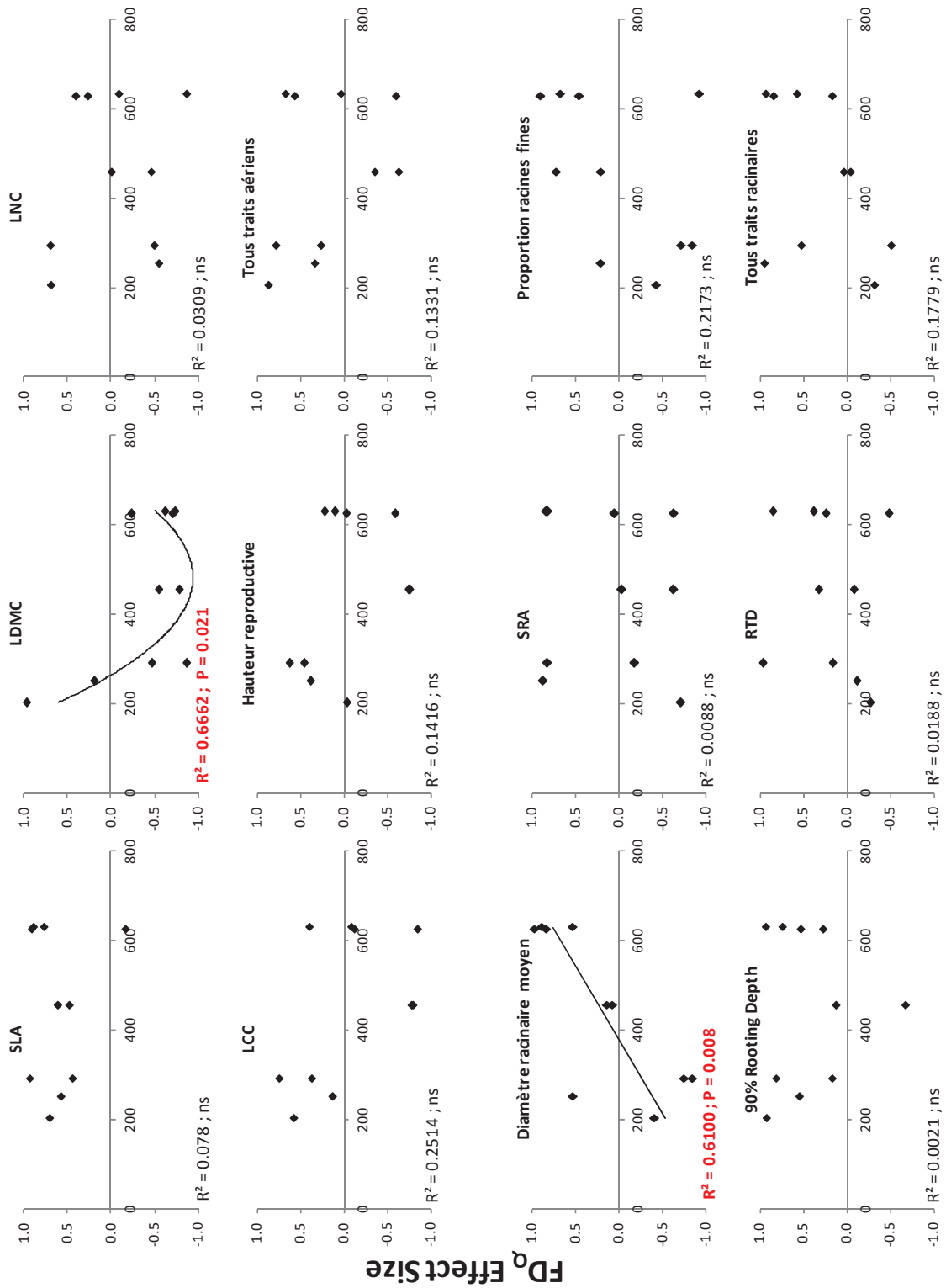
La diversité fonctionnelle des traits LCC, LNC et aérienne multi-traits est corrélée négativement à la position des assemblages sur le gradient de pâturage (**Figure III-8**). Les coefficients de corrélation sont significatifs pour la teneur en carbone des feuilles (LCC,  $R^2 = 0.61$ ,  $P = 0.007$ ) et en considérant l'ensemble des traits aériens ( $R^2 = 0.41$ ,  $P = 0.048$ ). Concernant la teneur en azote des feuilles (LNC), elle montre seulement une tendance ( $R^2 = 0.36$ ,  $P = 0.068$ ).

La teneur en carbone et en azote des tissus foliaires tend donc à devenir moins variable au sein des assemblages locaux lorsque l'intensité du pâturage augmente. Cette diminution de la variabilité est également mise en évidence lorsque tous les traits aériens étudiés sont considérés simultanément (*cf.*  $FD_Q$  tous traits aériens).

Seules les valeurs de certains traits aériens montrent des variations significatives de diversité fonctionnelle le long du gradient de pâturage (**Figure III-8**) tandis que la diversité fonctionnelle des traits racinaires ne montre aucun patron significatif. Une corrélation significative a cependant été mise en évidence entre les valeurs d'Effect Size et le gradient de pâturage pour un des traits racinaires étudiés. Ainsi, les valeurs Effect Size calculées pour le diamètre racinaire moyen sont liées positivement au gradient de pâturage ( $R^2 = 0.61$ ,  $P = 0.008$ , **Figure III-6**). Cela signifie que la divergence des valeurs de diamètre racinaire moyen au sein des assemblages est d'autant plus forte que l'assemblage est fortement pâturé.

En outre, une relation polynomiale significative a été mise en évidence entre la position des assemblages sur le gradient de pâturage et l'Effect Size calculé pour la teneur en matière sèche des feuilles (LDMC,  $R^2 = 0.67$ ,  $P = 0.021$ , **Figure III-6**). Cette relation signale une convergence maximale des valeurs de LDMC au sein des assemblages soumis à des pressions de pâturage intermédiaires.

**Figure III-6 :** Relation ( $R^2$ ) entre les "Effect sizes" calculées en comparant  $FD_{Q_{obs}}$  et  $FD_{Q_{null}}$  des assemblages et leur position sur le gradient de pâturage. Un trait continu indique que la régression est significative au seuil de 5%.



**Biomasse consommée annuellement par les herbivores (g.m<sup>-2</sup>)**

## Discussion :

### *Traits agrégés et gradients environnementaux :*

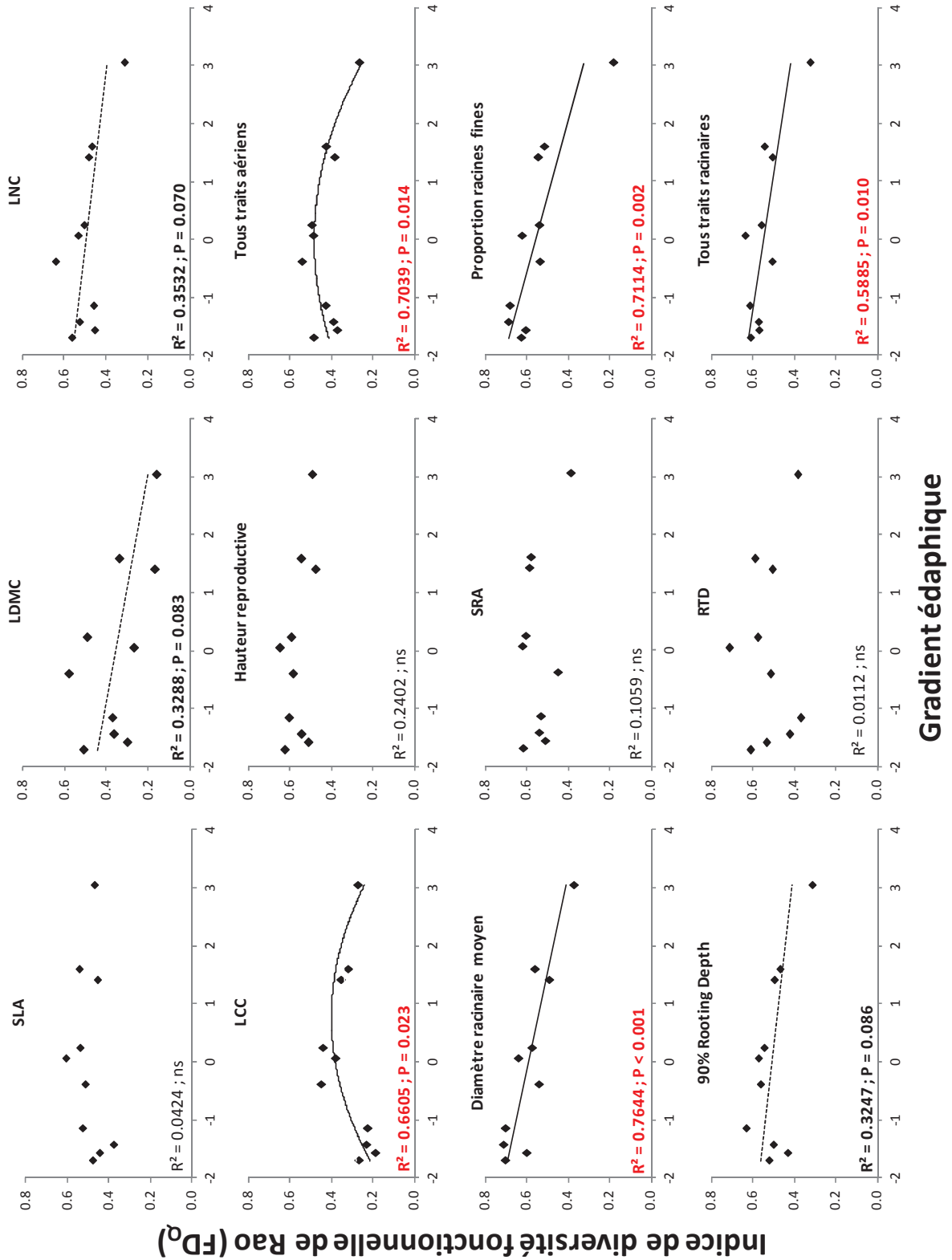
Les relations significatives trouvées entre la position des assemblages sur le gradient édaphique et leurs valeurs de traits agrégées concernent seulement les traits racinaires. L'influence de ce gradient sur les valeurs des traits aériens est plus ténue. D'une manière générale, les résultats indiquent que les espèces ont tendance à présenter une stratégie racinaire et aérienne plus conservatrice (*i.e.* densité et diamètre racinaire élevés, faible SRA et faible SLA) dans les assemblages où le sol est riche en eau, azote et sel. Ces résultats argumentent clairement en faveur d'une dominance de l'influence du stress salin le long du gradient édaphique pris en compte au travers de la gamme d'assemblages échantillonnés. En effet, les résultats obtenus sont à l'opposé des syndromes fonctionnels attendus le long d'un gradient de fertilité pour des communautés herbacées (Wright et al. 2004 ; Garnier et al. 2004 ; Vile et al. 2006 ; Bernard-Verdier et al. 2012).

La variation des valeurs de traits agrégées le long du gradient de pâturage doit permettre aux espèces de mieux résister à la pression des herbivores. Une telle résistance peut être obtenue au travers de deux stratégies distinctes (Briske et al. 1996 ; Diaz et al. 2007b) : (i) une stratégie d'évitement, liée à des traits permettant aux végétaux d'éviter ou de minimiser l'impact du pâturage et (ii) une stratégie de tolérance généralement associée à des traits permettant une forte croissance après défoliation (*i.e.* forts SLA et LNC, Diaz et al. 2007b).

Une stratégie d'évitement du pâturage peut être obtenue *via* une stature réduite ou bien une structure des tissus rendant les plantes moins appétentes ou palatables (Coughenour 1985 ; Milchunas et al. 1988). Les relations positives entre l'intensité du pâturage et la teneur en matière sèche (LDMC) ainsi que la teneur en carbone (LCC) des tissus foliaires peuvent donc être interprétées comme résultant d'un filtre exercé par l'action des herbivores sur les traits, dans le sens d'une stratégie d'évitement. Des valeurs élevées de ces traits sont en effet associées à une réduction de la palatabilité des végétaux (Elger & Willby 2003 ; Louault et al. 2005 ; Evju et al. 2009). L'augmentation parallèle de la hauteur reproductive pourrait être expliquée par son lien positif avec la LDMC, des densités supérieures en tissu de soutien étant nécessaires pour les plus hautes statures. Pour ces assemblages c'est cette stratégie d'évitement, qui minimise les pertes de biomasse par défoliation, qui semble la plus répandue. Néanmoins, la variation intra-assemblage des traits, notamment de la SLA, suggère que des stratégies de tolérance basées sur une croissance compensatrice après défoliation puissent être



**Figure III-7 :** Relation ( $R^2$ ) entre  $FD_Q$  des assemblages et leur position sur le gradient édaphique. Un trait continu indique que la régression est significative au seuil de 5%, un trait pointillé indique qu'elle est significative au seuil de 10%.



également présentes, comme montré expérimentalement par Benot et al. (2010) et Esmaeili et al. (2009) pour les espèces clonales de ces prairies.

### ***Des traits divergents ou convergents au sein des assemblages locaux ?***

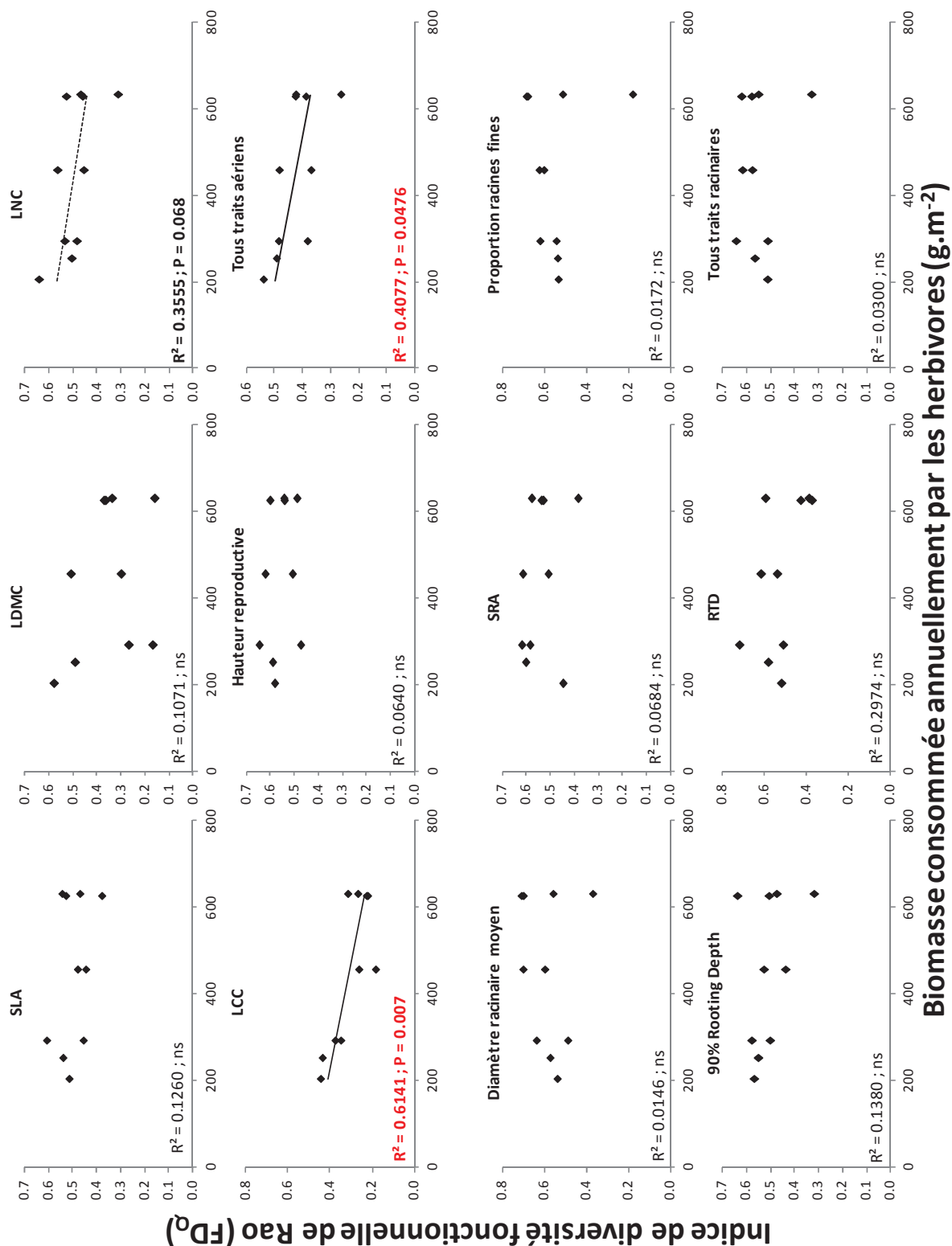
Deux traits liés à l'acquisition et la gestion des ressources montrent un fort niveau de divergence – au-delà des patrons attendus selon l'hypothèse nulle (*i.e.* les valeurs de traits n'influent pas sur l'abondance des espèces au sein des assemblages) – dans l'ensemble des communautés locales étudiés ici : la surface spécifique foliaire (SLA) et la profondeur d'enracinement (90% Rooting Depth). La SLA est liée à la capacité de croissance et à la vitesse de recyclage des éléments nutritifs dans la plante tandis que la profondeur d'enracinement est liée à la stratégie d'acquisition des ressources nutritives. Ce résultat plaide en faveur de l'intervention des interactions biotiques pour produire des divergences propres à générer des effets de complémentarité de niche ou d'évitement de la compétition. Un patron équivalent est obtenu pour le SRA sauf sur les points du gradient les moins salés et les moins fertiles. Dans ces cas là, les ressources en eau et N peuvent être suffisamment faibles pour limiter l'effet de la compétition par rapport aux autres forces de structuration des assemblages.

L'importance des facteurs biotiques dans ces prairies fertiles était attendue, le couvert végétal étant dense sur la plupart des points des gradients édaphiques et de pâturage. Par conséquent, et en accord avec les résultats de Marion (2010), les interactions biotiques négatives probablement intenses ont "façonné" certains traits végétaux dans le sens de la limitation de leur recouvrement de niche entre espèces au cours du temps (*cf.* "ghost of competition past", Connell 1980). Les forces biotiques source de divergence pourraient également être de nature positive (*i.e.* facilitation) : dans ce cas, les contrastes entre espèces sont maintenus *via* les avantages acquis par ces différenciations pour au moins l'une d'entre elles. Identifier l'existence d'interaction positive requiert des approches expérimentales dédiées. Des résultats préliminaires montrent que certaines des espèces étudiées (*e.g.* *Trifolium squamosum*, *Juncus gerardii*, *Elymus repens* et *Plantago coronopus*) interagissent de façon positive (Bonis et al. 2009).

### ***Diversité fonctionnelle et gradients environnementaux :***

Les résultats obtenus en comparant  $FD_{Q_{obs}}$  et  $FD_{Q_{null}}$  indiquent que des patrons de structuration fonctionnelle marqués peuvent être observés à chaque extrémité des gradients

**Figure III-8** : Relation ( $R^2$ ) entre  $FD_Q$  des assemblages et leur position sur le gradient de pâturage. Un trait continu indique que la régression est significative au seuil de 5%, un trait pointillé indique qu'elle est significative au seuil de 10%.



environnementaux étudiés et que ces patrons varient en fonction du trait et du gradient considéré (**Figures III-5 et III-6**). Ceci signifie que les valeurs de traits des espèces présentent un effet significatif sur leur abondance au sein des assemblages locaux.

Le type de relations trouvé entre la position des assemblages sur les gradients étudiés et le niveau de diversité fonctionnelle varie fortement selon les traits : ce résultat montre la nécessité d'une approche trait par trait pour explorer les réponses fonctionnelles le long de gradients. La seule prise en compte des traits "synthétiques", via des indices multi-traits, peut conduire à interpréter des patrons obscurcis par les variations non parallèles des traits qui les composent. Dans notre travail, aucune des relations observées pour un ou plusieurs trait n'a été retrouvée en considérant le niveau de  $FD_Q$  multi-traits. Pour l'essentiel, ces résultats sont en accord avec les études antérieures indiquant qu'il ne ressort pas de patron général de structuration au sein des communautés végétales et que la mise en évidence de patrons de divergence ou convergence fonctionnelle va dépendre du trait considéré et des conditions environnementales (Mason et al. 2011 ; Pakeman et al. 2011 ; Spasojevic & Suding 2012 ; Katabuchi et al. 2012 ; Bernard-Verdier et al. 2012).

La diversité fonctionnelle des traits racinaires ( $FD_Q$ ) a globalement tendance à diminuer le long du gradient édaphique. Les stratégies d'acquisition des ressources du sol tendent donc à converger avec l'augmentation de la salinité. Les espèces qui dominent sur les sols les plus salés auront ainsi tendance à présenter des racines épaisses et un enracinement plus superficiel. Cet enracinement superficiel pourrait être également lié au régime hydrique rencontré dans ces assemblages méso-hygrophiles puisque la ressource en eau et la conductivité co-varient *in situ*. Au niveau des assemblages méso-hygrophiles, la nappe d'eau souterraine affleure une grande partie de l'année et le sol est gorgé d'eau plusieurs mois consécutifs (Amiaud et al. 1998), les conditions anaérobies qui en résultent peuvent en effet exclure certaines espèces à l'enracinement profond (Wilson & Stubbs 2012).

Un patron de type "Humped-back", semblable au patron attendu en terme de richesse spécifique dans le cadre de l'hypothèse de perturbation intermédiaire (Grime 1973), a été trouvé pour  $FD_Q$ (teneur en carbone des feuilles) et  $FD_Q$ (multi-traits aérien) le long du gradient édaphique (**Figure III-7**). Ces résultats indiquent donc une dynamique de convergence des stratégies fonctionnelles dans les milieux les plus contraints (*i.e.* en présence de stress, de conditions climatiques défavorables) et une plus forte divergence des valeurs de traits pouvant être associée au principe de similarité limité dans les milieux les plus productifs et compétitifs (Weiher et al. 1998 ; Grime 2006 ; Wilson & Stubbs 2012). La convergence fonctionnelle observée aux deux extrémités du gradient édaphique serait ainsi liée aux conditions

défavorables qui y sont rencontrées (*i.e.* faible disponibilité des ressources à l'extrémité négative du gradient et forte salinité à son extrémité positive) et le niveau plus élevé de diversité fonctionnelle rencontré en position intermédiaire résulterait de la différenciation de niches entre espèces pilotée, *via* "the ghost of competition past" (Connell 1980), par l'intensité de compétition potentiellement très forte là où le sol est le plus fertile. Comme c'est également le cas pour les valeurs de traits agrégées, le gradient de pâturage présente un lien significatif avec la variabilité de certains traits aériens. Les caractéristiques fonctionnelles aériennes des espèces en coexistence ont tendance à converger lorsque l'intensité du pâturage augmente, comme le montre la relation négative observée entre le gradient de pâturage et la valeur de  $FD_Q$  obtenue en considérant l'ensemble des traits aériens étudiés. Sur ce gradient, comme le long du gradient édaphique, les résultats obtenus soutiennent l'hypothèse d'habitat filtering qui prédit une convergence vers les traits "optimaux" dans les conditions les plus contraintes.

La littérature s'intéressant à l'écologie des systèmes pâturés rapporte généralement que les interactions compétitives sont moins intenses dans les couverts fortement pâturés que dans les couverts peu voire non pâturés (Milchunas et al. 1988 ; Louault et al. 2005 ; Golodets et al. 2009). Ces hypothèses de bon sens sont essentiellement basées sur des observations relatives à la biomasse aérienne. Lorsque la force des interactions compétitives est intense tout au long du gradient de pâturage, comme dans les communautés mésophiles (Marion 2010), il s'opère probablement une bascule dans l'importance relative des interactions aériennes – dominantes dans les zones peu pâturées – et racinaires – dominantes dans zones fortement pâturées – (Wilson & Tilman 1991).

Bien que les gradients le long desquels les patrons de diversité fonctionnelle ont été explorés puissent apparaître complexes car composites, les résultats obtenus coïncident avec les attendus selon lesquels la diversité fonctionnelle doit être faible dans les zones de fort stress abiotique et augmenter dans zones où les interactions compétitives sont intenses (*e.g.* Weiher & Keddy 1995 ; Cornwell & Ackerly 2009), des résultats concordants avec ceux de Spasojevic & Suding (2012).

### ***Conclusion et remarques générales :***

Si les patrons de traits agrégés peuvent être maintenant interprétés en se référant à un cadre empirique et théorique solide, la situation est tout autre quant au patron de diversité fonctionnelle.

Il s'agit en effet typiquement d'un "front" de la science sur lequel un large panel d'enjeux sont débattus :

(i) Il existe un débat sur les méthodes d'analyse des données. Ainsi, le recours à un modèle nul et le calcul de l'Effect Size qui en résulte est remis en cause par certaines publications très récentes (de Bello 2012) alors même que ces approches sont incontournables dans la plupart des revues de haut niveau (e.g. Bernard-Verdier et al. 2012 ; Spasojevic & Suding 2012).

(ii) De même, les modalités de définition du pool spécifique local font débat. Pour de Bello et al. (2012), le pool d'espèces local doit inclure l'ensemble des espèces potentiellement présentes dans ce site : il s'agit donc de définir un pool spécifique limité par les filtres environnementaux et de dispersion qui inclut la "dark diversity" (*sensu* Pärtel et al. 2011 : "les espèces qui sont actuellement absentes du site mais qui appartiennent néanmoins au pool local").

(iii) Les métriques utilisées pour caractériser la divergence fonctionnelle entre espèces en coexistence sont également débattues. Ainsi, Yan et al. (2012) ont recours aux distances entre plus proches voisins sur l'axe des valeurs de traits fonctionnels plutôt qu'à la  $FD_Q$  pour approcher les patrons de structuration des assemblages ainsi que le poids des facteurs abiotiques et des interactions biotiques. Cette méthode doit permettre de distinguer le forçage de la structure fonctionnelle par les interactions biotiques tel qu'attendu dans le cadre des propositions de Scheffer & Van Nes (2006) et des hypothèses classiques de similarité limitée bien mieux que par les calculs d'indices de diversité fonctionnelle. Ceci constitue une perspective de continuation de ce travail puisque les données nécessaires sont disponibles.

(iv) Le débat porte également sur les attendus mêmes et les interprétations (Samuels & Drake 1997 ; Caruso et al. 2012). Caruso et al. (2012), grâce à une approche de simulation, concluent qu'il est impossible d'identifier les processus dominant les règles d'assemblage en considérant uniquement les patrons de convergence et divergence. Ils suggèrent que démêler l'effet des facteurs abiotiques et biotiques sur la structure fonctionnelle des communautés locales nécessite de connaître la largeur de la niche des espèces et de leur capacité de dispersion en intégrant des processus stochastiques et dans un contexte spatialement explicite.

## Données complémentaires :

**Annexe III-1 :** Disponibilité des valeurs de traits fonctionnels et abondance des espèces au sein des patches. Relevés de végétation effectués au pic de biomasse, en mai 2010, dans 10 patches des prairies communales des Magnils-Reigniers.

Espèces	Disponibilité données		Abondance des espèces au sein des patches (% biomasse totale)									
	Traits aériens	Traits racinaires	Mbas 1	Mbas 2	Mhaut 1	Mhaut 2	MhHm1	MhHm2	MhJ1	MhJ2	MhPc1	MhPc2
<i>Alium sp</i>			0.5									
<i>Agrostis stolonifera</i>	X	X	9.0	4.4	22.9	25.1	0.4				2.6	
<i>Alopecurus bulbosus</i>	X			1.3		1.1	1.5	2.8	14.9	6.5	6.4	9.5
<i>Bellis perennis</i>	X	X							0.2			
<i>Bromus commutatus</i>	X	X	5.0	4.7	1.8	1.0	12.8			0.7	5.3	
<i>Carex divisa</i>	X	X	16.4	17.7	6.5	19.6	15.2					
<i>Cerastium glomeratum</i>	X				0.3							
<i>Cynosurus cristatus</i>	X	X	18.7	2.4	4.2	3.6				4.6		
<i>Elymus repens</i>	X	X	3.4	4.3	16.0	28.9						
<i>Geranium dissectum</i>	X					0.2						
<i>Hordeum marinum</i>	X	X					27.4	53.6	2.6	4.9	10.9	1.2
<i>Hordeum secalinum</i>	X	X	13.2	22.5	32.1	15.0			13.4	2.1		
<i>Juncus gerardii</i>	X	X					29.3	21.8	64.8	54.7	11.4	45.2
<i>Lolium perenne</i>	X	X	14.6	32.9	6.3	1.0	2.1		1.9	3.5		
<i>Plantago coronopus</i>	X	X									50.6	31.1
<i>Poa trivialis</i>	X	X	0.9	6.7	2.3	2.0						
<i>Parapholis strigosa</i>	X	X					3.7	21.7	2.1	6.8	5.4	12.1
<i>Ranunculus sardous</i>	X	X	2.5							0.2		
<i>Spergularia marina</i>												0.7
<i>Trifolium ornithopodioides</i>	X									0.3	0.2	0.1
<i>Trifolium resupinatum</i>	X	X					0.4			5.5		
<i>Trifolium squamosum</i>	X	X	3.4	1.9	1.5		7.3			7.4	9.7	
<i>Trifolium subterraneum</i>	X	X	8.9									
<i>Vulpia bromoides</i>	X		3.5	1.3	6.3	2.5				0.2		







## **CHAPITRE IVa**

**Functional diversity in root and aboveground traits  
in a fertile grassland shows a detrimental effect on  
productivity.**



## **CHAPITRE IVa : Functional diversity in root and aboveground traits in a fertile grassland shows a detrimental effect on productivity.**

Pierre Chanteloup & Anne Bonis

*(Article accepté avec révisions mineures dans la revue Basic and Applied Ecology)*

### **Abstract:**

The impact of community functional structure of plant community on ecosystem processes has been suggested to be underlined by two main processes. On the one hand, the "biomass ratio hypothesis" proposed by Grime gives paramount importance to the trait values characterizing dominant species while, on the other hand, the "diversity hypothesis" proposed by Tilman suggests that trait dissimilarity among species (*i.e.* functional diversity) enhances ecosystem functioning. This study aimed to test the relevance of these two hypotheses considering biomass production as ecosystem process in wet grasslands. Ten contrasted plant assemblages were characterized by their community weighted mean traits values (CWM) and their functional diversity (FD<sub>Q</sub>) for five above-ground and four below-ground plant traits. Species richness and diversity were also determined as well as soil water content, nitrogen availability and grazing intensity.

We found that biomass production was not significantly related neither to the species richness and diversity nor to any of the resource and disturbance parameters considered. Conversely, the functional structure was found to explain a large part of biomass production variability. However, contrary to the "diversity hypothesis", the functional diversity calculated for single as for multiple traits, were all found negatively related to biomass production. We suggest that such a dilution effect of increasing FD<sub>Q</sub> on community performance is typical for fertile habitats where productive species dominate poorly-diversified assemblage.

The results obtained also supported the "biomass-ratio hypothesis" as biomass production was found well related to CWM traits values for five traits. These results highlight the importance of considering the influence of both dominant species' traits values and functional diversity for approaching ecosystem process. We suggest that using long term experimental design and considering habitats of varied productivity may shed much needed light on the diversity-processes debate.

**Key words:** Functional traits, community weighted mean, Rao's functional diversity index, biomass production, ANPP, biodiversity, biomass ratio hypothesis, diversity hypothesis.

## Introduction:

Study of the relationship between plant community diversity and ecosystem functioning has emerged as a central issue in ecology in the mid-1990s (Schulze & Mooney 1993; Naeem, Thompson, Lawler, Lawton, & Woodfin 1994; Tilman, Knops, Wedin, Reich, Ritchie, et al. 1997). It became particularly important with the increased demand by citizens and decision-makers about the impact of biodiversity loss (Millenium Ecosystem Assessment 2005). Dedicated research has generally shown that biodiversity has a positive effect on ecosystem processes, particularly on primary production (Hooper, Chapin, Ewel, Hector, Inchausti, et al. 2005; Balvanera, Pfisterer, Buchmann, He, Nakashizuka, et al. 2006). However, these results were mainly obtained by using experimental assemblages (*e.g.*, Naeem et al. 1994; Tilman et al. 1997; Hector, Schmid, Beierkuhnlein, Caldeira, Diemer, et al. 1999; Tilman, Reich, Knops, Wedin, Mielke, et al. 2001), a method that has been criticized because of the artificiality of the communities created (*e.g.*, Grime 1997; Huston, Aarssen, Austin, Cade, Fridley, et al. 2000; Lepš 2004; Thompson, Askew, Grime, & Willis 2005).

Beyond a species richness effect on the productivity of plant communities, Tilman et al. (1997) and Hector et al. (1999) showed that functional group richness (*i.e.*, number of groups based on physiological and/or morphological differences) plays a prominent role in biomass production. When biodiversity is only approached by species richness, the general rules for the relationship between biodiversity and ecosystem functioning will not be possible to discern. The study of functional traits (*sensu* Violle, Navas, Vile, Kazakou, Fortunel, et al. 2007: "any morphological, physiological or phenological feature measurable at the individual level, from the cell to the whole-organism level, without reference to the environment or any other level of organization") was shown to provide a more general understanding of the relationships between biodiversity and ecosystem properties (Díaz & Cabido 2001; Hooper et al. 2005; McGill, Enquist, Weiher, & Westoby 2006). In particular, the analysis of the identity, abundance and range of species traits (*i.e.*, the functional structure) were found to be the main driver of ecosystem processes (Lavorel & Garnier 2002; Díaz, Hodgson, Thompson, Cabido, Cornelissen, et al. 2004; de Bello, Lavorel, Díaz, Harrington, Cornelissen, et al. 2010).

Two main hypotheses have been proposed regarding the effect of functional structure on ecosystem processes. The "biomass ratio hypothesis" (Grime 1998) proposes that the effect of traits on ecosystem properties depends on the values of the species traits, in proportion to their relative abundance within the assemblages. According to this hypothesis, the functioning

of an ecosystem primarily depends on the values of the functional traits for the dominant species (Grime 1998). This hypothesis was globally confirmed by studies considering ecosystem processes such as productivity (Garnier, Cortez, Billès, Navas, Roumet, et al. 2004; Vile, Shipley, & Garnier 2006), the rate of litter decomposition (Garnier et al. 2004; Cortez, Garnier, Pérez-Harguindeguy, Debussche, & Gillon 2007), and nitrification rate (Laughlin 2011). Conversely, the "diversity hypothesis" derived from Tilman's (1997) seminal work proposes that the diversity of organisms and their functional traits within a community affects ecosystem processes. A high level of functional diversity would correspond to a high level of ecological niche differentiation between species, and enable complementarity in the use of the available resources as well as a reduction of negative biotic interactions, thereby improving the functioning of the system (Hooper 1998; Loreau 2000; Díaz et al. 2001). The "diversity hypothesis" is primarily supported by experimental studies manipulating the number of functional groups (e.g., Naeem et al. 1994; Tilman et al. 1997), while tests of this hypothesis that take functional diversity indices (Schleuter, Daufresne, Massol, & Argillier 2010) into account are still rare (however, see Jiang, Zhang, & Wang 2007; Mokany, Ash, & Roxburgh 2008; Schumacher, & Roscher 2009) and lead to mixed results. For example, Jiang et al. (2007) showed that the level of functional diversity (FD) has a very strong positive effect on ecosystem processes, whereas Mokany et al. (2008) reported predominantly negative relationships between FD and ecosystem processes in grasslands. Given that functional diversity as well as the trait values of the dominant species most likely influence ecosystem processes together (Mokany et al. 2008), the "biomass ratio hypothesis" and the "diversity hypothesis" are not mutually exclusive. It then becomes a matter of knowing which of these mechanisms has a dominating influence (Mouillot, Villéger, Scherer-Lorenzen, & Mason 2011) and this question has to be evaluated considering assemblages of species with various life cycles as well as various traits.

This work aims to investigate such question considering how and how much the two main components characterizing the functional structure impact biomass production in wet grazed grasslands. The study was carried out on 10 grassland plant patch types that differ by their specific and functional structure (Marion, Bonis, & Bouzillé 2010) and which occur repeatedly over the grasslands at the same locations over the years (Rossignol, Bonis, & Bouzillé 2006; Marion et al. 2010; Dumont, Rossignol, Loucougaray, Carrère, Chadoeuf, et al. 2012). Soil resources and grazing intensity vary from one patch type to another and their effects on primary production were considered as well as the functional structure and species richness. The functional structure of the 10 patch types was characterized by (i) their

community weighted mean trait values (CWM, Garnier et al. 2004) and (ii) their Rao's functional diversity index (FD<sub>Q</sub>, Ricotta 2005; Lepš, de Bello, Lavorel & Berman 2006; Ricotta & Moretti 2011). These two measures have been widely adopted for describing different aspects of community trait composition, with CWM specifying the weighted mean of a given functional trait, and FD<sub>Q</sub> quantifying the dispersion of the trait values (Ricotta et al. 2011). Five above-ground (specific leaf area, leaf dry matter content, leaf nitrogen concentration, leaf carbon concentration and reproductive height) and four below-ground traits (specific root area, proportion of fine roots, root tissue density and 90% rooting depth) were measured as they are involved in acquisition strategies and resource management by plants (Cornelissen, Lavorel, Garnier, Díaz, Buchmann, et al. 2003). Relationships between biomass production, the CWM trait values and the FD<sub>Q</sub> values were investigated for each trait, as advised by Lepš et al. (2006). We then tested if the functional structure-ecosystem process relationships are similar for the aerial and root compartments, as expected from Roumet, Urcelay and Díaz (2006). Close relationships between the CWM trait values and biomass production are expected under the "biomass ratio hypothesis". The slope of this relationship is expected to be positive for the traits positively related to the relative growth rate such as specific leaf area, leaf nitrogen concentration, reproductive height and specific root area (McKenna & Shipley 1999; Cornelissen et al. 2003), and negative for leaf dry matter content and root tissue density (Poorter, Remkes, & Lambers 1990; Cornelissen et al., 2003; Hummel, Vile, Violle, Devaux, Ricci, et al. 2007). The expected patterns for the three other traits are still unclear. The "diversity hypothesis" will be considered to be validated by positive and significant relationships between the FD<sub>Q</sub> values and biomass production.

## **Methods:**

### ***Study site***

This study was conducted on a grazed wet grassland situated in the Marais Poitevin on the French Atlantic coast (46°28'N, 1°13'W), which shows a vegetation and management which are representative of all commonly owned meadows in the Marais Poitevin (Amiaud, Bouzillé, Tournade, & Bonis 1998). The climate is a mild Atlantic type with marked water deficit in summer. The soil is characterized by a clayey texture and a markedly hydromorphic character, with its pH varying from 6.8 to 7.5 (Amiaud et al. 1998). These wet grasslands are characterized by a topographical gradient with a maximum amplitude of 70 cm, with three

plant communities dominated by grasses and sedges spread along: a mesophilous community on the upper flats, a hygrophilous community on the depressions, and a meso-hygrophilous community on the intermediate slopes (Marion et al. 2010). In this work, sampling has been spread over the mesophilous and the meso-hygrophilous communities.

This grassland is considered to be productive (Dumont et al. 2012), with a peak biomass in May-June varying from 200 to 900 g·m<sup>-2</sup> depending on the patch type. It is extensively grazed by cattle and horses from April to December every year.

### ***Harvest and measurements***

We selected 10 patch types within a 7 ha grassland area, four patch types located in the mesophilous community and six patch types located in the meso-hygrophilous community. There were selected in order to sample vegetation types showing large contrasts regarding species composition and functional structure. As the grassland was grazed, standing biomass was harvested in 4 m x 3 m fenced areas for each patch type. Harvests occurred at the beginning of the growing season (March 17<sup>th</sup>-18<sup>th</sup> 2010) and at the stand biomass peak (May 26<sup>th</sup>-28<sup>th</sup> 2010) with three randomly located 20 x 20 cm plots for each patch type. Plant biomass was sorted by species and dried (65°C for 48 h) in order to obtain the dry mass proportion of the species and the peak standing biomass in all the 30 studied plots (see **Appendix IVa-1** for vegetation data). The Annual Net Primary Productivity (ANPP) was calculated for all 10 patch types following Garnier et al. (2004):

$$\text{ANPP} = \frac{(\text{Standing Biomass in May}) - (\text{Standing Biomass in March})}{t_{\text{May}} - t_{\text{March}}}$$

where  $t_{\text{May}}$  and  $t_{\text{March}}$  are the harvest dates. As the ANPP was found to be strongly and linearly related to the peak standing crop ( $r^2 = 0.86$ ,  $P < 0.001$ ), the Peak Standing Biomass was considered to be a good proxy for plant biomass production and was used thereafter.

Based on species composition and biomass, the specific richness, Simpson's diversity index (Magurran 1988) and the proportion of perennials were calculated for each plot at the peak standing crop. Together, the soil water content (%) of the upper soil layer (0-8 cm) was determined at the peak by weighing the fresh and oven-dried soil (105°C until constant weight) for each plot, and soil electrical conductivity (mS m<sup>-1</sup>) was measured using a W.E.T. sensor (Delta-T Devices Ltd, Cambridge UK) in order to estimate soil salinity. The soil water content of the upper soil layer showed a close correlation to the content of soil cores taken to



**Table 1.** Pearson correlation matrix of the nine functional traits considered in this study.

	SLA	LDMC	Hrep	LNC	LCC	%Fine Roots	SRA	RTD
<b>LDMC</b>	-0.16							
<b>Hrep</b>	-0.17	0.76***						
<b>LNC</b>	0.51*	-0.09	-0,07					
<b>LCC</b>	0.40	0.34	0,15	0,69**				
<b>%Fine Roots</b>	0.31	0.20	0,07	-0,30	-0,39			
<b>SRA</b>	0.58*	-0.18	0.00	-0,29	-0,57*	0,61**		
<b>RTD</b>	-0.63**	0,24	-0,02	0,14	0,40	-0,02	-0,77***	
<b>90%RD</b>	0.01	-0,20	-0,06	0,18	0,19	-0,29	-0,16	-0,11

Functional traits : SLA, Specific Leaf Area; LDMC, Leaf Dry Matter Content; Hrep, Reproductive Height; LNC, Leaf Nitrogen Concentration; LCC, Leaf Carbon Concentration; %Fine roots, Proportion of root length with diameter < 0.1 mm; SRA, Specific Root Area; RTD, Root Tissue Density; 90%RD, Depth at which 90% of total root biomass is achieved.

\*\*\*  $P \leq 0.001$ ; \*\*  $P \leq 0.01$ ; \*  $P \leq 0.05$ ; †  $P \leq 0.10$ .

a depth of 80 cm ( $r^2 = 0.75$ ,  $P < 0.001$ ) and may thus be considered as a good proxy of water availability over the whole soil profile. The soil mineral nitrogen net content ( $\mu\text{g g}^{-1}$  dry soil) was determined for each patch type: soil inorganic N of the 0-10 cm horizon was extracted using a KCl solution and ammonium and nitrate content was measured by spectrophotometry (Rossignol, Bonis, & Bouzillé 2011a). The grazing intensity exerted on each patch type from April to June was determined as the percentage of available forage consumed relatively to the forage available. It was calculated with the "moveable enclosure method" (McNaughton, Milchunas, & Franck 1996) and measured by Rossignol, Bonis, & Bouzillé (2011b).

### ***Trait measurements***

We selected five above-ground traits and four below-ground traits in order to take into account as much as possible traits involved in the leaf economics spectrum (Wright, Reich, Westoby, Ackerly, Baruch, et al. 2004), plant size axis (Westoby, Falster, Moles, Vesk, & Wright 2002) as well as below-ground strategy (Roumet et al 2006). Results were presented for all traits in order to examine plant resource acquisition and use strategies despite some redundancy between traits have been found for 8 of the 36 possible pairwise correlations (see **Table IVa-1** for a correlation matrix).

Following Cornelissen et al. (2003), five above-ground traits were measured *in situ* in May 2006 for 22 species, comprising at least 90% of the peak standing biomass in the studied plots (**Appendix IVa-1**). Specific leaf area (SLA, leaf area per unit dry mass), leaf dry matter content (LDMC, leaf dry mass per unit fresh mass), plant height at the reproductive stage (Hrep), leaf nitrogen concentration (LNC) and leaf carbon concentration (LCC) were characterized in May during peak spring growth for a minimum of 20 individuals per species sampled all over the study site on ungrazed plants selected randomly outside fenced areas.

Root traits were studied for 17 species grown in monoculture in the experimental garden at the Beaulieu Campus of the University of Rennes (France), using three replicates per species. These 17 species yielded at least 80% of the peak standing biomass in the studied plots (**Appendix IVa-1**). The monocultures were grown in PVC tubes in an experimental design similar to that of Craine, Wedin, Chapin, & Reich (2002). Plantlets were obtained from the field and planted at various densities depending on the species (*i.e.*, 2 to 6 individuals per container) in order to obtain a high density of individuals in the containers. The containers, 16 cm in diameter and 70 cm high, were filled with clay-rich garden soil, which was as close as possible to the soil found in the field while still permitting root extraction. Containers filled with soil were saturated in water once to homogenize soil density with depth. Drainage was

ensured by holes made in the end of the tubes and a 2 cm-thick layer of gravel at the bottom of the tubes. The containers were buried and the plant species grown from April to December 2010 with a regular and frequent water supply. At the harvest, the tubes were cut into 10 cm sections, the roots were separated from the soil and washed before being scanned using a flat-bed scanner with a light transparency unit (Epson Perfection V700 Photo). The WinRhizo root analysis program (Regent Instruments, Québec, Canada) was used to obtain the root length, diameter, area and volume. The roots were then dried (65°C for 72h) and dry weighed. These measurements allowed us to calculate the proportion of root length with a diameter < 0.1 mm (%Fine roots, [Craine et al. 2002](#)), Specific Root Area (SRA, root surface area per unit dry mass, [Mokany & Ash 2008](#)), Root Tissue Density (RTD, root dry mass per root volume when turgid, [Craine et al. 2002](#)) and 90% Rooting Depth (90%RD, i.e. the depth at which 90% of the total root biomass is estimated using a logistic dose response curve, [Schenk & Jackson 2002](#)).

### ***Functional structure***

The Community Weighted Mean trait values for each trait were calculated for every plot studied (n=30) using the species trait values and species' relative abundances, following [Garnier et al. \(2004\)](#) with:

$$CWM = \sum_{i=1}^n p_i \text{trait}_i$$

where  $n$  is the number of species in the plot,  $p_i$  is the relative abundance of species  $i$ , and  $\text{trait}_i$  is the trait value of species  $i$ .

Rao's functional diversity index was calculated using the Excel-macro developed by [Lepš et al. \(2006\)](#) according to the equation:

$$FD_Q = \sum_{i=1}^n \sum_{j=1}^n p_i p_j d_{ij}$$

where  $n$  is the number of species in the plot,  $p_i$  is the relative abundance of species  $i$ ,  $p_j$  is the relative abundance of species  $j$ , and  $d_{ij}$  describes the functional dissimilarity between species  $i$  and  $j$ . This functional diversity measure can be interpreted as the average dissimilarity of two randomly chosen individuals of the studied plot ([Lepš et al. 2006](#); [Ricotta et al. 2011](#)). It was calculated for (i) each trait separately, (ii) all below-ground traits, (iii) all above-ground traits and (iv) all nine traits together. Among the variety of functional diversity indexes (review in [Schleuter et al. 2010](#)), Rao's functional diversity index was selected since it has been widely

used in ecological research for describing functional diversity (e.g. Lavorel, Grigulis, McIntyre, Garden, Williams et al. 2008; Ricotta et al. 2011; Roscher, Schumacher, Gubsch, Lipowsky, Weigelt et al. 2012). Linear correlation between CWM and  $FD_Q$  was only found for LDMC (**Appendix IVa-2**) while this trait however showed similar patterns with plant production to other traits.

### ***Statistical analysis***

We used linear mixed-models with patch type as a random effect to examine the effect on biomass production by the (i) abiotic factors, (ii) community weighted trait mean, (iii) functional diversity ( $FD_Q$ ) level and (iv) proportion of perennial species for each plot. Patch type was included as a random effect in the models to account for the fact that the 30 studied plots are nested in 10 patch types. As proposed by Díaz, Lavorel, de Bello, Quétier, Grigulis, et al. (2007a), we then estimated the best predictive multiple regression mixed-model for biomass production (*i.e.*, the model explaining the highest proportion of variation using the smallest number of explanatory variables). To do so, variable selection was conducted using backward and forward stepwise selection routines along with corrected Akaike Information Criterion (AICc), which is strongly recommended by Burnham and Anderson (2002) for small datasets, including only variables where  $p = 0.05$  or less in the first set of linear mixed-models. As there is currently little consensus on the most appropriate way to calculate  $r^2$  for these type of models, we used the correlation between observed and predicted values which provides an intuitive measure of the degree to which the best mixed-model explains the variation in biomass production (Wang, Fang, Sanders, White & Tang 2009).

All of the statistical analyses were performed using the R 2.13.0 software (R Development Core Team, 2011).

### **Results :**

There was a four-fold variation between the lowest ( $174 \text{ g.m}^{-2}$ ) and highest ( $795 \text{ g.m}^{-2}$ ) peak standing crop values in the range of plots considered. Specific structure,  $FD_Q$  and CWM values showed a large variation in the range of plant assemblages investigated (**Appendix IVa-3**). No significant relationship was found between biomass production and studied soil resources, grazing intensity or soil electrical conductivity (**Table IVa-2**). Simpson's diversity

**Table 2.** Effects of environmental variables, specific structure and functional structure on peak standing biomass. Results of linear mixed regressions. Traits applied for each index are given in brackets.

Variable	Slope	P-value
<i>Environmental variables</i>		
Soil water content (%)	-0.78	ns
Soil mineral nitrogen ( $\mu\text{g g}^{-1}$ dry soil)	-1.71	ns
Grazing intensity (%)	-388.76	ns
Soil electrical conductivity ( $\text{mS m}^{-1}$ )	-0.04	ns
<i>Specific structure</i>		
Species Richness	-8.03	ns
Simpson's diversity	-195.32	0.086
Proportion of perennial species (%)	198.11	0.053
<i>Functional structure: <math>FD_Q</math></i>		
$FD_Q$ (SLA)	-326.90	0.024
$FD_Q$ (LDMC)	-254.91	0.071
$FD_Q$ (Hrep)	-267.15	0.029
$FD_Q$ (LNC)	-152.85	ns
$FD_Q$ (LCC)	-558.11	0.005
$FD_Q$ (%Fine roots)	-174.04	ns
$FD_Q$ (SRA)	-158.76	ns
$FD_Q$ (RTD)	-264.41	0.047
$FD_Q$ (90%RD)	-262.95	0.053
$FD_Q$ (all aboveground traits)	-342.18	0.037
$FD_Q$ (all belowground traits)	-231.82	0.100
$FD_Q$ (all traits)	-275.97	0.073
<i>Functional structure: CWM</i>		
CWM (SLA)	12.71	0.053
CWM (LDMC)	1.68	0.032
CWM (Hrep)	6.56	0.002
CWM (LNC)	4.78	ns
CWM (LCC)	1.81	ns
CWM (%Fine roots)	236.24	ns
CWM (SRA)	228.65	0.086
CWM (RTD)	-1040.6	0.044
CWM (90%RD)	1.46	ns

$FD_Q$ , Rao's index of functional diversity. CWM, Community-weighted mean trait value. Notation follows table 1.

index and proportion of perennial species relationships with biomass production were marginally significant ( $p < 0.1$ ), no significant relationship was found between species richness and biomass production (**Table IVa-2**).

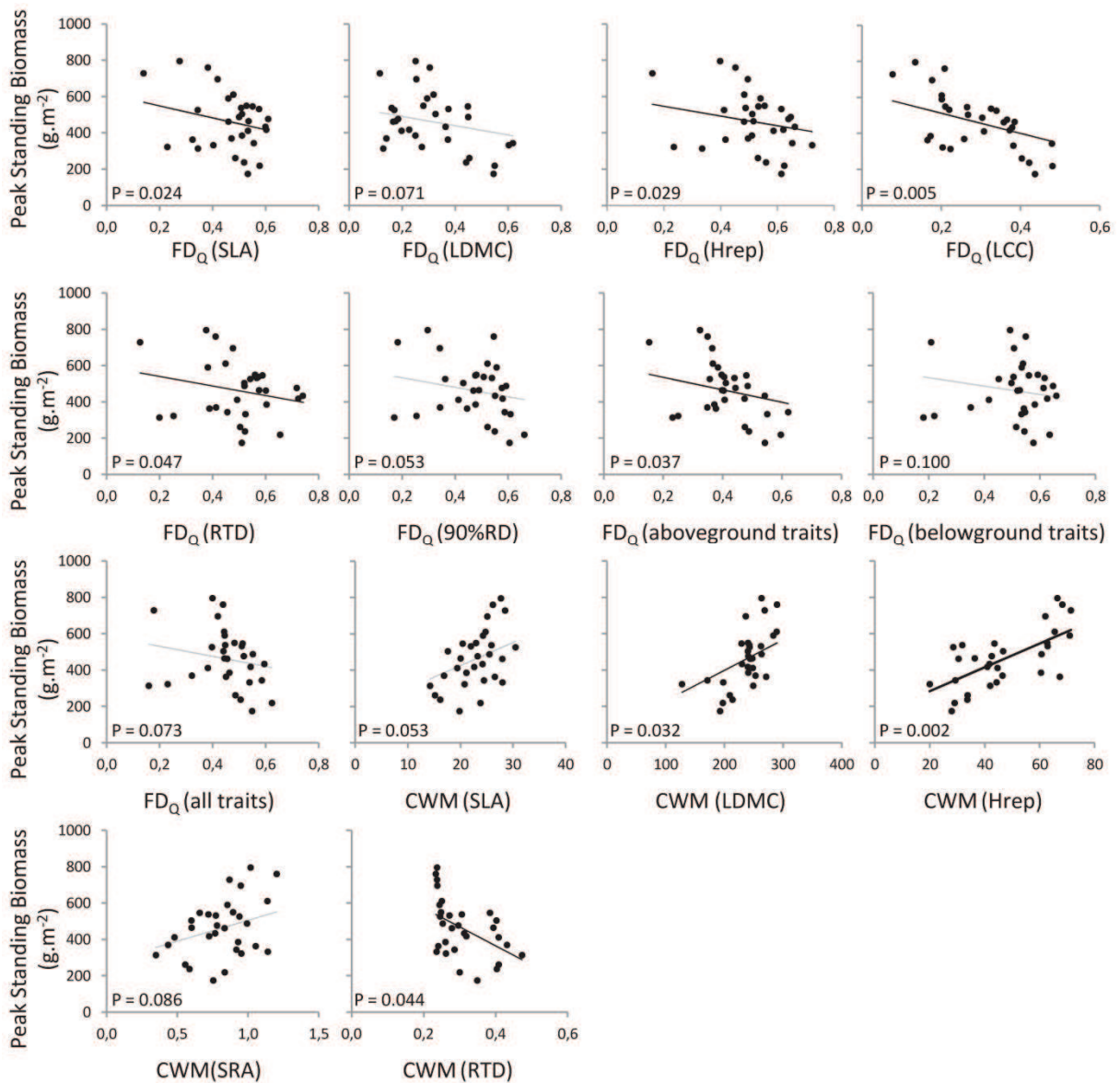
Negative relationships between Rao's index of functional diversity (i.e.,  $FD_Q$ ) and biomass production were found for all of the considered traits (**Table IVa-2**). These relationships were significant at the 5% level for four out of the nine studied traits: leaf carbon concentration ( $p = 0.005$ ), specific leaf area ( $p = 0.024$ ), reproductive height ( $p = 0.029$ ) and root tissue density ( $p = 0.047$ ). There were significant at the 10% level for two more traits: 90% rooting depth ( $p = 0.053$ ) and leaf dry matter content ( $p = 0.071$ ) (**Figure IVa-1**). Relationships between  $FD_Q$  values and production for leaf nitrogen concentration, % fine roots and specific root area, although not significant, were also negative. Lastly, multitrait  $FD_Q$  values were also negatively related to biomass production ( $p = 0.037$  when all aboveground traits were considered,  $p = 0.100$  when all aboveground traits were considered and  $p = 0.073$  for all traits together). The relationships observed between  $FD_Q$  and biomass were similar for the aerial and root traits and always showed a negative trend (**Table IVa-2**).

Biomass production was found positively related to the community weighted mean trait values for reproductive height ( $p = 0.002$ ), leaf dry matter content ( $p = 0.032$ ), specific leaf area ( $p = 0.053$ ) and specific root area ( $p = 0.086$ ) and negatively related to CWM for root tissue density ( $p = 0.044$ ) (**Figure IVa-1**). Conversely, the aggregated values of the assemblages for leaf nitrogen concentration, leaf carbon concentration, 90% rooting depth and %fine roots did not show a significant relationship with the biomass peak. Similar results were obtained while considering CWM trait values calculated considering only the two most dominant species of the studied plots (**Appendix IVa-4**). The CWM trait values were positively linked to biomass for traits positively correlated to the growth rate (i.e., SLA, Hrep and SRA). CWM trait values were negatively correlated with biomass for RTD, which was expected as this trait is considered to be negatively correlated to plant growth rate.

The best predictive mixed-model combining explanatory variables was found to include  $FD_Q$  and CWM values, with patch type as a random effect. Based on the AICc values, with a  $r^2$  of 0.55, this model was the best over all of the possible models, fixed effects can be written as follows:

$$\begin{aligned} \text{Biomass production} = & 479.34 - 354.78 FD_Q(\text{SLA}) + 6.41 FD_Q(\text{Hrep}) - 132.61 FD_Q(\text{LCC}) \\ & + 161.21 FD_Q(\text{RTD}) + 5.19 \text{CWM}(\text{Hrep}) - 463.17 \text{CWM}(\text{RTD}) \end{aligned}$$

**Figure 1:** Peak standing biomass as a function of Rao's index of functional diversity and Community weighted mean values. Black lines show significant linear mixed regressions at the 5% level; grey lines show significant regressions at the 10% level. Notation follows table 1.



## **Discussion:**

### ***Influence of environmental factors***

Abiotic factors typically explain a significant proportion of the variation of ecosystem processes such as biomass production (Vitousek & Howarth 1991; Loreau, Naeem, Inchausti, Bengtsson, Grime, et al. 2001). In particular, measures of soil nitrogen concentration often appear to be the most important predictor of above-ground biomass variability between plant communities (e.g., Díaz et al. 2007a; Mokany et al. 2008; Schumacher et al. 2009). Our results showing no significant effect of the soil mineral nitrogen content or the soil water content despite clear contrasts among plots were thus unexpected. In the type of fertile grasslands studied (Dumont et al. 2012), the functional structure thus appears to have a much greater effect on biomass production than soil water and nitrogen availability.

### ***Influence of species richness***

Contrary to many previous studies (review in Hooper et al. 2005), our study, as well as Mouillot et al. (2011), showed that biomass production was not significantly related to species richness. This result may be related to the absence of very low species richness in the range of situations investigated. Indeed, the positive effect of species richness on primary production showed previously vanished when the richness was around five species (Hooper et al. 2005) and thus appears restricted to a low range of richness. In the communities we studied, as in Mouillot et al. (2011), the minimum species richness was four species and the range investigated was thus probably missing very low species richness to monitor a positive relationship between species richness and productivity. Accordingly, our results argue in favor of the absence of a significant effect of species richness variation on plant production, beyond a minimal richness threshold.

### ***Influence of the functional structure***

Unlike species richness, the functional structure appears to be a significant driver for plant production. The results obtained here showed a significant negative relationship between production and  $FD_Q$  for most of the traits. CWM trait values were also found to be related to production for a majority of traits.



### *Study of the $FD_Q$ - biomass production relationship*

In this study, we found a strong relationship between the level of plant production for the assemblages and their  $FD_Q$  level, which was significant at the 5% level for four out of the nine studied traits (six out of nine at the 10% level). However, contrary to what was expected under the "diversity hypothesis" (Tilman 1997), biomass production was found negatively related to the  $FD_Q$  measures for these single traits, as well as to the  $FD_Q$  combining multiple traits. Mokany et al. (2008) also reported a negative relationship between the  $FD_Q$  and root biomass, total plant biomass and ANPP. We suggest that this type of negative relationship between primary production and FD is obtained when two conditions are met: (i) assemblages characterized by low FD are made up of species with a strong capacity for growth and resource acquisition; and (ii) the increase of the FD is accompanied by the integration of a wider range of functional strategies. These two conditions are indeed met in the studied wet fertile grasslands where resource levels select for productive and competitive species (Grime 2006), which then strongly dominate poorly diversified assemblages (Loucougaray, Bonis, & Bouzillé 2004; Amiaud, Touzard, Bonis, & Bouzillé 2008; Marion et al. 2010). When disturbances or stress occur, respectively due to grazing and local increase in soil conductivity (Loucougaray et al. 2004; Bonis, Bouzille, Amiaud, & Loucougaray 2005), the FD increase is accompanied by larger importance for species with traits related to their stress or disturbance tolerance (Marion et al. 2010; Díaz, Lavorel, McIntyre, Falczuk, Casanoves et al. 2007b). These stress and disturbance-related traits are less propitious for primary production than the exploitative traits dominating the low FD assemblages. The increase in FD, in such a fertile site, thus results in a "dilution" effect of the assemblage's growth capacity compared to poorly diversified assemblages. We suggest that this process explains the negative relationships observed in this study between  $FD_Q$  and production.

The results shown in **Figure IVa-1** also suggests that the relationship between FD and production might be negative only above an "optimal" threshold value and that its general shape, over the entire range of FD, should instead be bell-shaped. In the range of  $FD_Q$  values explored by this study, generally between 0.1 and 0.7 (**Appendix IVa-3**), the effects of niche complementarity associated with the "diversity hypothesis" could favor a production up to  $FD_Q$  values of approximately 0.4, beyond which the dilution effect may dominate. We suggest that such a bell-shaped pattern between FD and biomass production may be general in fertile habitats. This pattern may however remain rarely noticed because the range of FD investigated may be too small or certain part might be under-sampled. For example, Laughlin (2011) concluded that  $FD_Q$  has a positive effect on ecosystem processes by only considering a

FD<sub>Q</sub> range between 0 and 0.4 and Mokany et al. (2008) reached the same conclusion over a FD<sub>Q</sub> range extending only between 0 and 0.25. The limited number of studies recording a negative relationship between ecological processes and FD may also be linked to the scarcity of field studies. It is indeed likely that the species turnover and functional adjustments occurring in natural assemblages due to long term biotic interactions modulate the functional structure. The positive monotone FD-production relationships observed by Jiang et al. (2007) over a wide range of FD might then have been closely linked to the design used in which the productivity of experimental assemblages was measured only 2, 4 and 6 months after their establishment.

#### *Study of the CWM - biomass production relationship*

As proposed by the "biomass ratio hypothesis" (Grime 1998), CWM trait values were linked to biomass production for three out of the nine studied traits at the 5% level of significance (five out of nine at the 10% level).

Therefore, biomass production appeared to be strongly linked to the trait values of the dominant species as shown by Garnier et al. (2004) for above-ground traits and suggested by Roumet et al. (2006) for below-ground traits. The CWM trait values calculated by only considering the two most dominant species were also related to biomass production (**Appendix IVa-4**). These results support the view that the dominant species drive ecosystem processes (e.g., Cortez et al. 2007 for litter decomposition; Laughlin 2011 for nitrification), particularly primary production (Garnier et al. 2004; Mokany et al. 2008; Schumacher et al. 2009; Roscher et al. 2012). This relationship was expected for three out of the four studied traits for which the CWM values are positively correlated with the biomass production (SLA, Hrep and SRA), as they are good proxies for plant relative growth rate (Hunt & Cornelissen 1997; McKenna et al. 1999; Cornelissen et al. 2003). Regarding RTD, the negative correlation found between its CWM and biomass production was expected as this root trait is considered to be negatively correlated with the plant growth rate (Wahl & Ryser 2000; Hummel et al. 2007).

It is remarkable that the similarity in the relationship pattern between CWM and production holds true for both above-ground and below-ground traits, despite root traits were measured *ex situ*. These results are consistent with those of Wahl & Ryser (2000) and Hummel et al. (2007) who showed that, in herbaceous species, there is a close relationship between root traits and the overall functioning of the plant, approached via relative growth rate and maximum height.

### *A combined effect of $FD_Q$ and CWM on biomass production*

After a stepwise variable selection procedure, the best predictive model was found to include both CWM and  $FD_Q$  values. This result is consistent with those of [Schumacher et al. \(2009\)](#) and [Roscher et al. \(2012\)](#) showing that the inclusion of community weighted mean traits values, functional trait diversity and abiotic variables in a single model may enhance the ability to predict biomass production and other ecosystem processes in plant assemblages.

### **Conclusion:**

In the studied wet grassland, we found a negative relationship between biomass production and  $FD_Q$  for all traits measured. This result does not fit with [Tilman's "diversity hypothesis" \(1997\)](#) and suggests that, over a certain  $FD_Q$  threshold, a dilution effect could overwhelm the complementarity effect in such fertile habitats. On the other hand, the traits of dominant species appeared to be good predictors of biomass production, supporting [Grime's \(1998\) "biomass ratio hypothesis"](#). Our opinion is that the complementarity and dilution effects suggested in the relationship between ecosystem processes and functional diversity should be explored realistically by taking into account wide ranges of FD levels, a large range of site productivity and by considering communities that have been established for several years.

### **Acknowledgements**

PC was funded by a grant from French "Ministère de l'enseignement Supérieur et de la recherche". The authors are grateful to O. Jambon, M. Thomann, F. Clément and F. Jean for their help on the field and for the experimental root trait measurements and L. Parize, F. Nassur and T. Fontaine for their help in the root traits experiment set up. We would also like to thank C. Roumet, P. Laine, N. Montès and A. Gardarin for the discussions on the design and data analysis as well as V. Jung for helpful comments on an earlier version. The authors particularly thank the "Parc Interrégional du Marais Poitevin" and the "Mairie des Magnils-Reigniers" for allowing us to work in the commons and for technical support. S. Mullin corrected the English. We thank three anonymous reviewers for their fruitful comments and suggestions which helped to improve the manuscript. This work is a contribution to GDR 2574 "TRAITS".

**Supplementary material:**

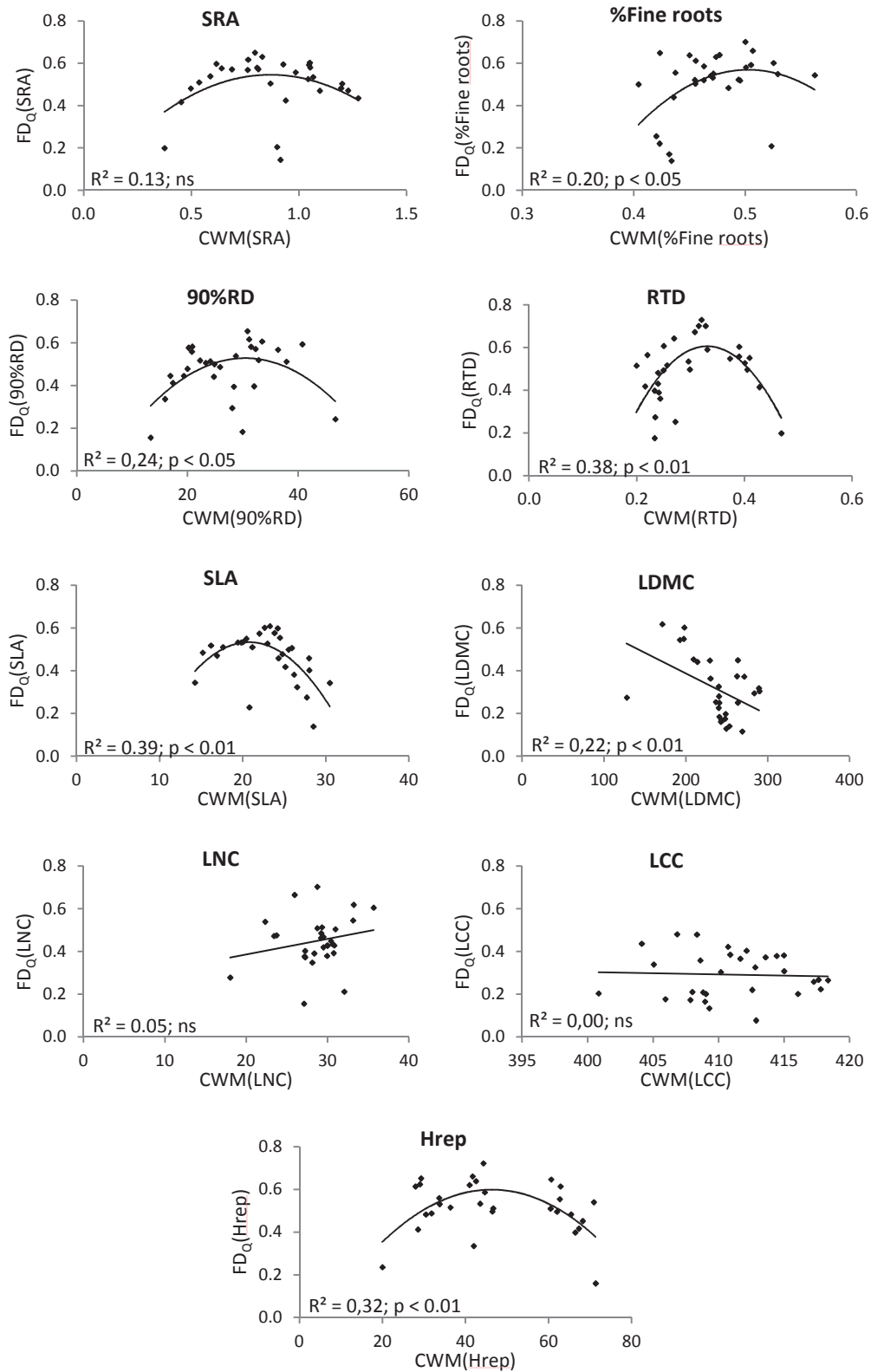
**Appendix IVa-1:** Patches' mean species abundances and measured above- and below-ground traits.

Species	Trait measurements		Mean and standard deviation of species abundance (%)									
	Aerial	Root	Patch 1	Patch 2	Patch 3	Patch 4	Patch 5	Patch 6	Patch 7	Patch 8	Patch 9	Patch 10
<i>Alium sp</i>	NA	NA	0.5 ±0.9									
<i>Agrostis stolonifera</i>	X	X	9.0 ±13.4	4.4 ±6.2	22.9 ±23.2	25.1 ±22.3	0.4 ±0.6			2.6 ±2.7		
<i>Alopecurus bulbosus</i>	X	NA		1.3 ±2.2		1.1 ±1.9	1.5 ±1.6	2.8 ±1.1	14.9 ±4.7	6.5 ±6.4	6.4 ±9.4	9.5 ±7.6
<i>Bellis perennis</i>	X	X							0.2 ±0.4			
<i>Bromus commutatus</i>	X	X	5.0 ±5.9	4.7 ±3.9	1.8 ±1.8	1.0 ±1.5	12.8 ±3.5			0.7 ±0.2	5.3 ±2.1	
<i>Carex divisa</i>	X	X	16.4 ±17.6	17.7 ±10.4	6.5 ±7.6	19.6 ±12.7	15.2 ±5.6					
<i>Cerastium glomeratum</i>	X	NA			0.3 ±0.5							
<i>Cynosurus cristatus</i>	X	X	18.7 ±6.5	2.4 ±2.4	4.2 ±4.6	3.6 ±2.3				4.6 ±4.7		
<i>Elymus repens</i>	X	X	3.4 ±3.4	4.3 ±4.4	16.0 ±8.6	28.9 ±12.5						
<i>Geranium dissectum</i>	X	NA				0.2 ±0.4						
<i>Hordeum marinum</i>	X	X										
<i>Hordeum secalinum</i>	X	X	13.2 ±20.2	22.5 ±23.5	32.1 ±43.3	15.0 ±13.4				27.4 ±5.3	53.6 ±2.7	2.6 ±2.1
<i>Juncus gerardii</i>	X	X										
<i>Leontodon taraxacoides</i>	NA	X										
<i>Lolium perenne</i>	X	X	14.6 ±2.3	32.9 ±16.7	6.3 ±2.4	1.0 ±0.9	2.1 ±3.6					
<i>Plantago coronopus</i>	X	X										
<i>Poa trivialis</i>	X	X	0.9 ±1.6	6.7 ±6.7	2.3 ±0.8	2.0 ±1.5						
<i>Parapholis strigosa</i>	X	X										
<i>Ranunculus sardous</i>	X	X	2.5 ±4.3									
<i>Spergularia marina</i>	NA	NA										
<i>Trifolium ornithopodioides</i>	X	NA										
<i>Trifolium resupinatum</i>	X	X										
<i>Trifolium squamosum</i>	X	X	3.4 ±6.0	1.9 ±1.7	1.5 ±2.5		0.4 ±0.3			0.3 ±0.5	0.2 ±0.3	0.1 ±0.1
<i>Trifolium subterraneum</i>	X	X	8.9 ±15.7				7.3 ±8.2					
<i>Vulpia bromoides</i>	X	NA	3.5 ±3.1	1.3 ±0.8	6.3 ±10.5	2.5 ±3.5						
Mean Total Biomass (g/m²)			360	680	658	577	442	508	365	504	295	224

Patches 1-4 are mesophilous patches, 5-10 are meso-hygrophilous patches.

Nomenclature follows des Abbayes, 1971 (des Abbayes, H., 1971. Flore et Végétation du Massif Armoricaïn. Presses universitaires de Bretagne, Saint-Brieuc).

**Appendix IVa-2:** Correlations between community weighted mean value (CWM) and Rao's functional diversity index (FD<sub>Q</sub>) for each studied trait.



Functional traits : SLA, Specific Leaf Area; LDMC, Leaf Dry Matter Content; Hrep, Reproductive Height; LNC, Leaf Nitrogen Concentration; LCC, Leaf Carbon Concentration; %Fine roots, Proportion of root length with diameter < 0.1 mm; SRA, Specific Root Area; RTD, Root Tissue Density; 90%RD, Depth at which 90% of total root biomass is achieved.

**Appendix IVa-3:** Variability of peak standing biomass, environmental variables, specific structure and functional structure in the 30 studied plots.

<b>Variable</b>	<b>mean</b>	<b>SD</b>	<b>min</b>	<b>max</b>
Peak Standing Biomass (g m <sup>-2</sup> )	461	159	174	795
Soil water content (%)	31.9	9.1	16.9	48.9
Soil mineral nitrogen net content (µg g <sup>-1</sup> dry soil)	61.8	12.6	44.8	79.5
Grazing intensity (%)	76.1	9.2	63.4	86.8
Soil electrical conductivity (mS m <sup>-1</sup> )	875	931	107	3499
Species richness	7.53	2.18	4	11
Simpson index of species diversity	0.667	0.142	0.289	0.858
Proportion of perennial species (%)	70.14	29.53	7.00	100.00
FD <sub>Q</sub> (SLA)	0.465	0.115	0.139	0.609
FD <sub>Q</sub> (LDMC)	0.315	0.145	0.116	0.618
FD <sub>Q</sub> (Hrep)	0.516	0.124	0.159	0.661
FD <sub>Q</sub> (LNC)	0.449	0.118	0.155	0.703
FD <sub>Q</sub> (LCC)	0.291	0.107	0.134	0.481
FD <sub>Q</sub> (%Fine roots)	0.506	0.152	0.140	0.701
FD <sub>Q</sub> (SRA)	0.505	0.125	0.144	0.651
FD <sub>Q</sub> (RTD)	0.495	0.144	0.175	0.729
FD <sub>Q</sub> (90% Rooting Depth)	0.474	0.127	0.156	0.655
FD <sub>Q</sub> (all aboveground traits)	0.414	0.103	0.152	0.620
FD <sub>Q</sub> (all belowground traits)	0.509	0.123	0.181	0.659
FD <sub>Q</sub> (all traits)	0.450	0.111	0.159	0.624
CWM (SLA, m <sup>2</sup> kg <sup>-1</sup> )	22.9	4.2	14.2	30.5
CWM (LDMC, mg g <sup>-1</sup> )	237.5	35.0	127.7	289.7
CWM (Hrep, cm)	47.1	15.6	20.0	71.3
CWM (LNC, mg g <sup>-1</sup> )	28.7	3.5	18.0	35.7
CWM (LCC, mg g <sup>-1</sup> )	411.0	4.3	400.8	418.3
CWM (%Fine roots)	47.1	3.8	40.4	56.2
CWM (SRA, cm <sup>2</sup> g <sup>-1</sup> )	0.865	0.241	0.376	1.276
CWM (RTD, g cm <sup>-3</sup> )	0.302	0.075	0.199	0.469
CWM (90% Rooting Depth, cm)	27.0	7.8	13.4	46.7

**Appendix IVa-4:** Effects of  $CWM_{dom}$  ( $CWM$  trait values calculated by only considering the two most dominant species) on peak standing biomass. Results of linear mixed regressions. Traits applied for each index are given in brackets.

Variable	Slope	P-value
$CWM_{dom}$ (SLA)	8.52	0.026
$CWM_{dom}$ (LDMC)	1.05	0.083
$CWM_{dom}$ (Hrep)	4.33	0.015
$CWM_{dom}$ (LNC)	6.84	ns
$CWM_{dom}$ (LCC)	0.54	ns
$CWM_{dom}$ (%Fine roots)	39.25	ns
$CWM_{dom}$ (SRA)	92.31	ns
$CWM_{dom}$ (RTD)	-663.88	0.075
$CWM_{dom}$ (90%RD)	-2.77	ns

*Functional traits : SLA, Specific Leaf Area; LDMC, Leaf Dry Matter Content; Hrep, Reproductive Height; LNC, Leaf Nitrogen Concentration; LCC, Leaf Carbon Concentration; %Fine roots, Proportion of root length with diameter < 0.1 mm; SRA, Specific Root Area; RTD, Root Tissue Density; 90%RD, Depth at which 90% of total root biomass is achieved.*







## **CHAPITRE IVb**

### **Structure fonctionnelle et digestibilité de la biomasse végétale en prairies humides.**



## CHAPITRE IVb : Structure fonctionnelle et digestibilité de la biomasse végétale en prairies humides.

### Introduction :

Comme l'ont montré les résultats présentés dans la première partie de ce chapitre, le fonctionnement des écosystèmes et les services qu'ils peuvent fournir sont liés à la structure fonctionnelle des communautés qui les composent (e.g. Diaz & Cabido 2001 ; Garnier et al. 2004 ; Diaz et al. 2004 ; de Bello et al. 2010; Lavorel et al. 2011).

Parallèlement à la quantité de fourrage produit, sa qualité est un facteur essentiel permettant de déterminer la valeur fourragère des prairies pâturées. En complément de l'étude du lien entre structure fonctionnelle des assemblages végétaux et production de biomasse, nous nous sommes donc intéressés aux relations entre la structure fonctionnelle et la digestibilité du fourrage au pic de biomasse – mesurée *in vitro* avec une méthode enzymatique (Aufrère 1982) – , un facteur essentiel permettant d'estimer la valeur nutritive des végétaux consommés par les herbivores (Bruinenberg et al. 2002).

A ce jour, la plupart des études portant sur le lien entre traits fonctionnels des végétaux et digestibilité *in vitro* ont été réalisées à l'échelle spécifique, notamment chez des espèces à fort intérêt agronomique. Duru (1997) et Duru et al. (2004) ont par exemple mis en évidence un lien positif entre la "specific leaf area" (SLA) des individus et leur digestibilité chez *Festuca rubra*, *Festuca arundinacea* et *Dactylis glomerata*. Ce lien positif entre SLA et digestibilité a également été mis en évidence par Al Haj Khaled et al. (2006) et Pontes et al. (2007) sur la base de l'étude de diverses graminées parmi lesquelles figurent 3 espèces qui sont également présentes dans notre site d'étude (i.e. *Elymus repens*, *Lolium perenne* et *Poa trivialis*). Ces travaux ont également permis de mettre en évidence un lien négatif entre la teneur en matière sèche des feuilles (LDMC) et digestibilité (Al Haj Khaled et al. 2006 ; Pontes et al. 2007) ainsi qu'un lien positif entre la digestibilité et la teneur en azote des feuilles (LNC, Pontes et al. 2007).

Les études portant sur le lien entre la structure fonctionnelle de communautés naturelles et la digestibilité de leur biomasse sont encore rares. Au sein de prairies permanentes soumises à différents régimes de pâturage et en l'absence de fertilisation, Louault et al. (2005) ont mis en évidence un lien négatif entre les valeurs de LDMC agrégées à l'échelle des communautés et la digestibilité *in vitro* de la biomasse végétale. Un résultat

similaire a été mis en évidence par [Ansquer et al. \(2009\)](#) dans le cadre d'une étude portant sur la production de fourrage dans des prairies pâturées. Cette étude a également permis de montrer un lien négatif entre la hauteur agrégée de la végétation et sa digestibilité.

Ce travail, mené dans les prairies communales des Magnils-Reigniers, s'est intéressé aux relations entre la digestibilité enzymatique du couvert végétal et (i) le niveau de productivité, (ii) la structure spécifique et fonctionnelle des assemblages végétaux (*i.e.* richesse spécifique, indice de diversité spécifique de Simpson, valeurs de traits agrégées et indice de diversité fonctionnelle de Rao) et (iii) les paramètres abiotiques que sont la teneur en azote minéral, en eau et la conductivité du sol.

Les assemblages étudiés sont les mêmes 10 assemblages (ou "patches") mésophiles et méso-hygrophiles présentés dans la première partie de ce chapitre. Les analyses ont ici été menées à l'échelle de l'assemblage et non à celle du "plot" comme précédemment. Les traits considérés sont au nombre de 11 : six traits mesurés au niveau du compartiment aérien des végétaux (Specific Leaf Area, Leaf Dry Matter Content, Hauteur reproductive, Leaf Nitrogen Concentration, Leaf Carbon Concentration et C/N<sub>foliaire</sub>) et cinq traits mesurés au niveau du compartiment racinaire (Diamètre racinaire moyen, Specific Root Area, proportion de racines de diamètre inférieur à 0.1 mm, 90% Rooting Depth et Densité des tissus racinaires).

Les objectifs de ce travail sont les suivants :

- (i) Analyser l'influence des facteurs abiotiques, de la structure spécifique et de la productivité des assemblages sur la digestibilité de la biomasse.
- (ii) Déterminer si les valeurs agrégées de certains traits permettent d'approcher la digestibilité du fourrage au sein des assemblages.
- (iii) Caractériser l'influence de la diversité fonctionnelle des divers traits étudiés sur la digestibilité.
- (iv) Identifier une combinaison d'indices (*i.e.* CWM et FD<sub>Q</sub>) et de traits permettant d'expliquer au mieux les variations de digestibilité au sein des assemblages étudiés.

Répondre à cet ensemble de questions pourrait permettre la mise au point d'outils de diagnostic et de gestion des prairies pâturées. Des travaux menés récemment en prairies alpines ont montré l'existence de compromis et de synergies entre les différents services rendus par ces écosystèmes ([Lavorel et al. 2011](#)). Au sein de notre site d'étude, connaître les relations entre production et valeur nutritive de la biomasse ainsi que les facteurs qui pilotent ces services permettra de disposer de critères et éléments pour faire des choix de gestion pouvant avoir des effets sur l'un ou l'autre des composants impliqués.

## Matériel & Méthode :

Les informations concernant (i) le site d'étude, (ii) la récolte des échantillons de végétation au sein des assemblages étudiés, (iii) la caractérisation des conditions abiotiques, (iv) la mesure des traits fonctionnels racinaires et aériens ainsi que (v) le calcul des indices liés à la structure spécifique et fonctionnelle des assemblages sont présentées dans la première partie de ce chapitre (**Chapitre IVa** - "Functional diversity in root and aboveground traits in a fertile grassland shows a detrimental effect on productivity.").

### *Obtention des données de digestibilité enzymatique :*

Les échantillons ayant fait l'objet d'une analyse de digestibilité ont été récoltés au pic de biomasse (27 et 28 mai 2010) au sein de 10 assemblages (ou "patches") de végétation qui diffèrent entre eux sur le plan de leur composition spécifique et de l'abondance relative des espèces (Marion et al. 2010). Les analyses de digestibilité de la matière sèche ont été effectuées *in vitro* selon la méthode enzymatique proposée par [Aufrière \(1982\)](#). Elles ont été réalisées sur l'intégralité de la biomasse végétale récoltée au sein de 2 plots (20 x 20 cm) de chacun des 10 assemblages étudiés. Ces mesures ont été effectuées par l'Institut en Santé Agro-Environnement d'Ille-et-Vilaine (Combourg, France).

### *Analyse des données :*

L'ensemble des paramètres abiotiques exploités dans le cadre de ce travail a été calculé en combinant les données récoltées dans les 2 plots ayant fait l'objet d'une analyse de digestibilité, et ce, pour chacun des 10 assemblages étudiés. Les analyses ont donc été menées à l'échelle des assemblages ( $n = 10$ ).

Les relations entre les différentes variables mesurées à l'échelle des assemblages (*i.e.* variables abiotiques, richesse spécifique, indice de diversité spécifique de Simpson, proportion d'espèces pérennes, productivité, CWM et  $FD_Q$ ) et la digestibilité enzymatique ont été étudiées à l'aide de régressions linéaires simples. La normalité de la distribution des résidus a été testée à l'aide du test de Shapiro-Wilk ([Shapiro & Wilk 1965](#)). Le modèle de régression linéaire multiple permettant d'expliquer au mieux la variabilité de la digestibilité (*i.e.* le modèle expliquant une part maximale de la variabilité de la digestibilité à partir d'un minimum de variables explicatives) a ensuite été sélectionné tel que l'ont proposé [Diaz et al.](#)

**Tableau VIb-2** : Effets des variables environnementales, de la structure spécifique et de la structure fonctionnelle sur la digestibilité. Résultats des régressions linéaires simples. Les traits étudiés sont indiqués entre parenthèses.

<b>Variable</b>	<b>Pente</b>	<b>R<sup>2</sup></b>	<b>P-value</b>
<i>Variables environnementales</i>			
Teneur en eau du sol (%)	0.090	0.07	ns
Teneur en azote minéral du sol ( $\mu\text{g}\cdot\text{g}^{-1}_{\text{dry soil}}$ )	-0.034	0.02	ns
Conductivité électrique du sol ( $\text{mS}\cdot\text{m}^{-1}$ )	0.001	0.04	ns
<i>Structure spécifique</i>			
Richesse spécifique	<b>-0.715</b>	<b>0.36</b>	<b>0.069</b>
Indice de diversité spécifique de Simpson	-13.92	0.27	ns
Proportion d'espèces pérennes (%)	<b>-0.073</b>	<b>0.55</b>	<b>0.014</b>
<i>Structure fonctionnelle : FD<sub>Q</sub></i>			
FD <sub>Q</sub> (SLA)	4.45	0.01	ns
FD <sub>Q</sub> (LDMC)	7.91	0.12	ns
FD <sub>Q</sub> (Hrep)	-6.12	0.01	ns
FD <sub>Q</sub> (LNC)	9.00	0.06	ns
FD <sub>Q</sub> (LCC)	<b>32.05</b>	<b>0.71</b>	<b>0.002</b>
FD <sub>Q</sub> (C/N)	18.45	0.21	ns
FD <sub>Q</sub> (Diam)	-10.67	0.15	ns
FD <sub>Q</sub> (Prop01)	-4.63	0.05	ns
FD <sub>Q</sub> (SRA)	-10.81	0.16	ns
FD <sub>Q</sub> (RTD)	-0.500	0.00	ns
FD <sub>Q</sub> (90%RD)	10.60	0.08	ns
FD <sub>Q</sub> (tous traits aériens)	23.83	0.22	ns
FD <sub>Q</sub> (tous traits racinaires)	-7.04	0.05	ns
FD <sub>Q</sub> (tous traits)	14.09	0.12	ns
<i>Structure fonctionnelle : CWM</i>			
CWM (SLA)	-0.231	0.11	ns
CWM (LDMC)	<b>-0.063</b>	<b>0.57</b>	<b>0.012</b>
CWM (Hrep)	<b>-0.154</b>	<b>0.61</b>	<b>0.007</b>
CWM (LNC)	<b>-0.747</b>	<b>0.63</b>	<b>0.006</b>
CWM (LCC)	-0.388	0.23	ns
CWM (C/N)	<b>1.05</b>	<b>0.68</b>	<b>0.003</b>
CWM (Diam)	-12.37	0.02	ns
CWM (Prop01)	23.52	0.08	ns
CWM (SRA)	-2.73	0.04	ns
CWM (RTD)	9.28	0.05	ns
CWM (90%RD)	0.061	0.03	ns

Légende : SLA, specific leaf area; LDMC, leaf dry matter content; Hrep, hauteur reproductive; LNC, leaf nitrogen concentration; LCC, leaf carbon concentration; C/N, ratio C/N foliaire; Diam, diamètre racinaire moyen; Prop01, proportion de racines de diamètre < 0.1 mm; SRA, specific root area; RTD, densité des tissus racinaires; 90%RD, profondeur à laquelle 90% de la biomasse racinaire totale est atteinte.

(2007a). Cette sélection s'est faite sur la base du critère d'information d'Akaike corrigé (Burnham & Anderson 2002) en suivant une procédure pas-à-pas et en prenant uniquement en compte les variables liées significativement à la digestibilité lors de la première série de régressions linéaires.

Toutes les analyses statistiques ont été réalisées à l'aide du logiciel R 2.13.0 (R Development Core Team, 2011).

## Résultats :

### Niveaux de digestibilité

La digestibilité enzymatique des assemblages étudiés varie entre 55.4 et 64.4 (Tableau VIb-1). Elle est un peu plus élevée en moyenne dans les assemblages méso-hygrophiles que dans ceux de la communauté mésophile.

**Tableau VIb-1** : Digestibilité enzymatique de la biomasse récoltée au sein des patchs étudiés.

Assemblage	Mbas1	Mbas2	Mhaut1	Mhaut2	MhHm1
Digestibilité enzymatique (%)	56.9	55.4	57.0	56.3	57.9

Assemblage	MhHm2	MhJ1	MhJ2	MhPc1	MhPc2
Digestibilité enzymatique (%)	60.1	56.3	57.1	63.1	64.4

**Dénomination des assemblages** : Mhaut, mésophile haut ; Mbas, mésophile bas ; MhJ, méso-hygrophile à *Juncus gerardii* ; MhHm, méso-hygrophile à *Hordeum marinum* ; MhPc, méso-hygrophile à *Plantago coronopus*.

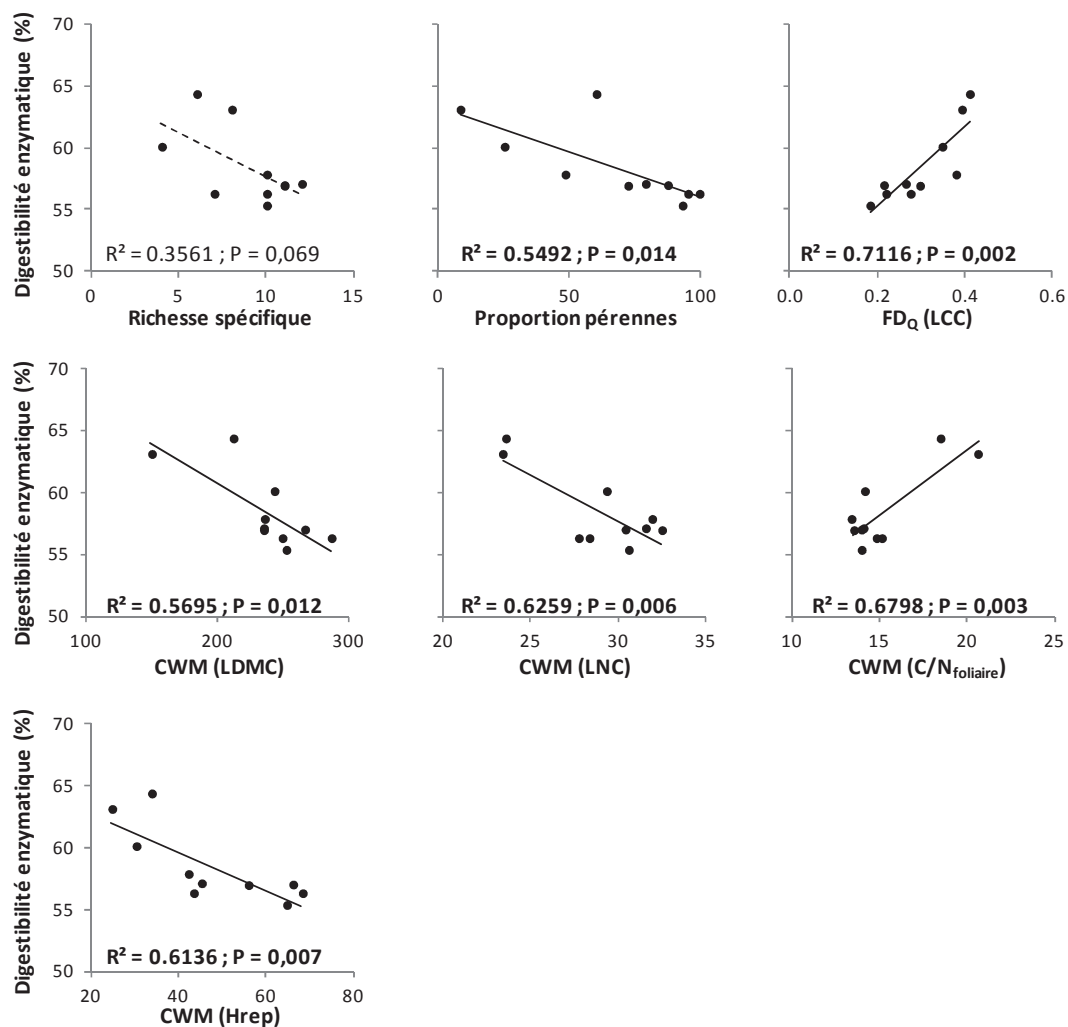
### Relations entre les variables environnementales et la digestibilité enzymatique :

Aucune relation significative n'a été mise en évidence entre la digestibilité enzymatique et les paramètres abiotiques pris en compte.

La structure spécifique des assemblages présente quelques effets significatifs : la digestibilité est liée négativement à la proportion d'espèces pérennes au sein des assemblages ( $R^2 = 0.55$ ,  $P = 0.014$ ) ainsi qu'à la richesse spécifique ( $R^2 = 0.36$ ,  $P = 0.069$ ) mais n'est pas liée à l'indice de diversité spécifique de Simpson (Tableau IVb-2 et Figure IVb-1).

Une seule relation significative a été mise en évidence entre la diversité fonctionnelle ( $FD_Q$ ) et la digestibilité :  $FD_Q(LCC)$  est liée positivement à la digestibilité enzymatique de la biomasse végétale ( $R^2 = 0.71$ ,  $P = 0.002$  ; Tableau IVb-2 et Figure IVb-1).





**Figure IVb-1 :** Relations significatives entre la digestibilité enzymatique et la structure spécifique et fonctionnelle des assemblages. Une ligne continue indique que la régression est significative au seuil de 5%. Une ligne en pointillés indique que la régression est significative au seuil de 10%.  
Légende : cf Tableau 1.

En revanche, la plupart des traits agrégés calculés à partir des traits aériens sont liés significativement à la digestibilité (**Tableau IVb-2**). Les analyses ont ainsi permis de mettre en évidence un lien négatif en ce qui concerne la teneur en matière sèche des feuilles (CWM(LDMC),  $R^2 = 0.57$ ,  $P = 0.012$ ), la hauteur reproductive (CWM(Hrep),  $R^2 = 0.61$ ,  $P = 0.007$ ) et la teneur en azote des feuilles (CWM(LNC),  $R^2 = 0.63$ ,  $P = 0.006$ ). La valeur agrégée du rapport C/N foliaire est quant à elle liée positivement à la digestibilité ( $R^2 = 0.68$ ,  $P = 0.003$ , **Figure IVb-1**). Aucune relation significative n'a été mise en évidence entre la digestibilité et les traits agrégés calculés pour les traits racinaires (**Tableau IVb-2**).

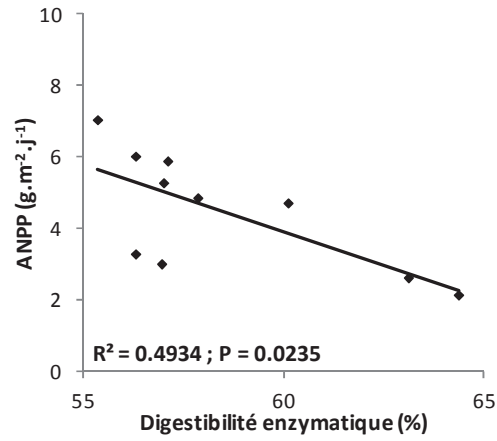
En ce qui concerne les relations entre la dimension quantitative (*i.e.* Productivité primaire nette) et qualitative (*i.e.* digestibilité) de la production primaire, elles sont significatives et négatives ( $R^2 = 0.49$ ,  $P = 0.023$ , **Figure IVb-2**)

La procédure de sélection pas à pas d'un modèle de régression linéaire multiple permettant d'expliquer au mieux la variabilité de la digestibilité a abouti à la sélection de deux variables seulement : (i)  $FD_Q(LCC)$ , liée positivement à la digestibilité et (ii) CWM(LNC), qui lui est liée négativement. Ce modèle permettant d'expliquer une très large part de la variabilité de la digestibilité enzymatique ( $R^2 = 0.89$ ,  $P < 0.001$ , **Figure IVb-3**) est le suivant:

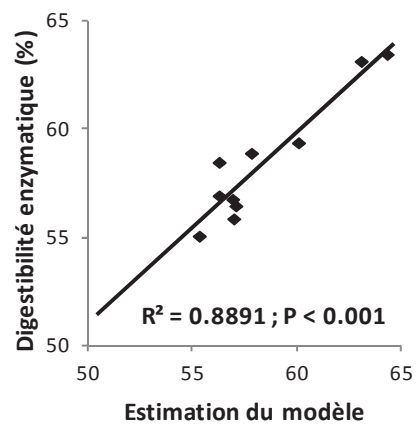
$$\text{Digestibilité enzymatique} = 64.990 + 22.622 \text{ } FD_Q(LCC) - 0.462 \text{ } CWM(LNC) \quad (\text{Eq.1})$$

### **Discussion :**

Une partie des relations mises en évidence entre valeurs de traits agrégées et digestibilité de la biomasse végétale sont en accord avec les résultats disponibles dans la littérature. Ainsi, la relation négative entre CWM(LDMC) et digestibilité avait déjà été mise en évidence à l'échelle spécifique (Al Haj Khaled et al. 2006 ; Pontes et al. 2007) comme à l'échelle des communautés (Louault et al. 2005 ; Ansquer et al. 2009). De la même manière, l'effet négatif de CWM(Hrep) sur la digestibilité avait déjà été mis en évidence par Ansquer et al. (2009) dans des prairies pâturées d'altitude et apparaît donc générale. Selon Pontes et al. (2007), l'influence négative de la teneur en matière sèche des feuilles (LDMC) sur la digestibilité est due au fait que les espèces caractérisées par de fortes LDMC présentent un fort investissement dans les molécules constitutives de la paroi cellulaire (*i.e.* lignine, hémicellulose et cellulose) et, proportionnellement, un faible investissement dans les éléments cytoplasmiques tels que les protéines (Van Arendonk & Poorter 1994 ; Garnier & Laurent 1994). Par ailleurs, au sein



**Figure IVb-2 :** Relation entre la productivité primaire nette (ANPP) et la digestibilité enzymatique



**Figure IVb-3 :** Relation entre les valeurs de digestibilité enzymatique mesurées et les estimations du modèle décrit par Eq. 1.

de notre site d'étude, l'effet négatif de CWM(Hrep) sur le niveau de digestibilité pourrait s'expliquer par la forte corrélation entre Hrep et LDMC mesurée chez les espèces composant les assemblages étudiés ( $R_{\text{Spearman}} = 0.73$ ,  $P < 0.001$ , cf Chapitre I).

En revanche, certains des résultats obtenus ne suivent pas ce qui est suggéré à l'échelle spécifique (Duru 1997 ; Duru et al. 2004 ; Al Haj Khaled et al. 2006 ; Pontes et al. 2007). Ainsi, les valeurs agrégées de SLA ne sont pas corrélées à la digestibilité au sein des communautés étudiées. De même, la relation négative mise en évidence entre la CWM(LNC) (valeur agrégée de la teneur en azote des limbes) et la digestibilité est en contradiction avec les résultats obtenus à l'échelle spécifique indiquant l'existence d'un lien positif entre la teneur en azote des feuilles et la digestibilité (Pontes et al. 2007). En ce qui concerne la relation positive entre CWM(C/N<sub>foliaire</sub>) et digestibilité, elle n'est pas mise en évidence dans la littérature.

La relation négative trouvée ici entre productivité (ANPP) et digestibilité (**Figure IVb-2**) a également été mise en évidence par Lavorel et al. (2011) pour diverses prairies alpines. Cette relation négative se retrouve dans leurs liens respectifs avec les valeurs agrégées de certains traits : la teneur en matière sèche des feuilles et la hauteur reproductive présentent une relation négative avec la digestibilité et positive avec la productivité (voir 1<sup>ère</sup> partie de ce chapitre).

Au sein des prairies humides étudiées, les variations de structure fonctionnelle apparaissent donc associées à des compromis entre services écosystémiques.

A notre connaissance le lien entre diversité fonctionnelle et digestibilité n'avait jamais été explicitement étudié avant ce travail. Bien que ce soit le seul indice de diversité fonctionnelle présentant un tel effet, la relation entre FD<sub>Q</sub>(LCC) et digestibilité est celle qui présente le plus fort coefficient de détermination des facteurs explicatifs "candidats", avec un R<sup>2</sup> très élevé ( $R^2 = 0.71$ , **Tableau IVb-1**). Cette relation positive soutient la "diversity hypothesis" (Tilman 1997) selon laquelle la diversité fonctionnelle et la complémentarité entre espèce qui lui est associée peut présenter un effet positif sur le fonctionnement des écosystèmes. Ce résultat contraste avec la relation négative mise en évidence entre la diversité fonctionnelle (notamment FD<sub>Q</sub>(LCC)) et le niveau de production de biomasse dans la première partie de ce chapitre. Comme c'était le cas pour CWM(LDMC) et CWM(Hrep), FD<sub>Q</sub>(LCC) présente une relation de sens opposé avec la production primaire nette et avec la digestibilité.

La relation significative mise en évidence entre la proportion d'espèces pérennes au sein des assemblages et la digestibilité enzymatique, pourrait s'expliquer par le lien étroit

entre la proportion de pérennes et les valeurs agrégées en terme de LDMC et de Hrep ( $R^2 = 0.61$ ,  $P = 0.008$  et  $R^2 = 0.70$ ,  $P = 0.003$  respectivement, données non présentées).

Comme pour la production de biomasse, le meilleur modèle permettant d'expliquer la variabilité de la digestibilité au sein des prairies étudiées est obtenu par la prise en compte simultanée des valeurs de traits agrégées et du niveau de diversité fonctionnelle (**Equation 1** et **Figure IVb-3**). Ces résultats sont en accord avec les conclusions de [Schumacher et al. \(2009\)](#), [Mouillot et al. \(2011\)](#) et [Roscher et al \(2012\)](#) qui affirment que l'étude de l'effet combiné de l'identité fonctionnelle (*i.e.* CWM) et de la divergence fonctionnelle (*i.e.*  $FD_Q$ ) doit permettre une meilleure appréhension du fonctionnement des écosystèmes et des services qui y sont associés.

La prise en compte des résultats obtenus dans les deux parties de ce chapitre indique que les variations de structure fonctionnelle participent à la mise en place de compromis entre différents services écosystémiques, ici la digestibilité et la productivité des assemblages, comme mis en évidence tout récemment par [Lavorel et al. \(2011\)](#).





## **DISCUSSION GÉNÉRALE**





## DISCUSSION GÉNÉRALE

### *Stratégies fonctionnelles aériennes et racinaires des espèces prairiales : quels liens avec l'acquisition de l'azote minéral et le succès de ces espèces in natura ?*

Les travaux menés dans le cadre de cette thèse ont permis de caractériser les stratégies aériennes et racinaires d'une vingtaine d'espèces qui constituent l'essentiel du couvert végétal des assemblages prairiaux étudiés. Des syndromes de traits qui peuvent être associés aux stratégies d'acquisition et d'utilisation des ressources des espèces ont été mis en évidence, aussi bien en ce qui concerne le compartiment racinaire que le compartiment aérien.

Concernant le compartiment racinaire, il a été possible de mettre en évidence des syndromes de traits associés aux stratégies des espèces. Les espèces les plus "exploitatives" sont caractérisées par des valeurs élevées de surface spécifique racinaire (SRA), associées à un diamètre racinaire réduit et à une faible densité des tissus racinaires. Ces espèces doivent présenter une forte capacité à acquérir les nutriments, une croissance rapide et un faible temps de résidence des nutriments dans les tissus. A l'opposé, les espèces les plus "conservatives" présentent des racines de diamètre plus important et de densité élevée dont la mise en place est plus coûteuse mais qui présentent probablement une durée de vie plus importante.

Sur le plan du compartiment aérien, une stratégie exploitative est caractérisée par une surface spécifique foliaire (SLA) importante, une teneur en azote des feuilles élevée et un rapport C/N foliaire faible. Les espèces conservatives présentent quant à elles des traits fonctionnels qui peuvent être associés à une croissance lente produisant des feuilles plus persistantes. Il apparaît par ailleurs que les espèces pérennes ont tendance à présenter des valeurs de traits aériens caractéristiques d'une stratégie plutôt conservative alors que les espèces annuelles présentent des valeurs de traits globalement caractéristiques d'une stratégie exploitative.

Les syndromes de traits racinaires et aériens mis en évidence dans ces communautés de prairies humides pâturées sont en accord avec les résultats disponibles dans la littérature, qui portent sur des végétaux rencontrés dans une large diversité de contextes environnementaux : à une échelle globale ou s'en approchant (Wright et al. 2004 ; Diaz et al. 2004), le long d'un gradient d'altitude en Argentine (Roumet et al. 2006) et dans des prairies naturelles tempérées

australiennes (Mokany & Ash 2008) notamment. Nos résultats obtenus à une échelle spatiale fine et en zone de marais, en aboutissant aux mêmes conclusions, argumentent en faveur de la généralité de telles relations entre certains traits fonctionnels et les stratégies d'acquisition et d'utilisation des ressources nutritives.

De même, le fait que les espèces herbacées pérennes tendent à présenter une stratégie conservatrice et les annuelles une stratégie exploitative sur le plan des traits aériens coïncide bien avec les résultats des études précédentes (Garnier & Laurent 1994 ; Garnier et al. 1997 ; Li et al. 2005). En revanche, la dichotomie entre espèces annuelles et pérennes qui était attendue en matière de stratégies racinaires d'après Craine et al. (2001) et Roumet et al. (2006) n'est pas vérifiée par notre jeu de données.

A l'échelle de la plante entière, des corrélations entre traits aériens et traits racinaires ont pu être mises en évidence. Le résultat le plus marquant est la corrélation entre la SLA et trois traits racinaires : la surface spécifique foliaire est liée positivement à la surface spécifique racinaire et négativement au diamètre racinaire moyen ainsi qu'à la densité des tissus racinaires. Ainsi la SLA, qui est considérée comme un excellent proxy de la stratégie des espèces (Lambers & Poorter 1992 ; Poorter & Garnier 1999 ; Poorter et al. 2009), est corrélée aux trois traits qui nous ont permis de caractériser les stratégies racinaires des espèces. Ces relations entre traits vont dans le sens d'un lien marqué entre stratégies racinaires et aériennes. Elles indiquent notamment que les espèces capables de développer une grande surface foliaire par unité de biomasse présentent également une importante surface d'échange racinaire par unité de biomasse. Cette symétrie entre les stratégies racinaire et aérienne n'est cependant pas retrouvée lorsque l'ensemble des traits impliqués dans les syndromes caractérisant les stratégies (voir plus haut) est pris en compte (**Figure I-6**). Ce résultat n'argumente pas en faveur de l'approche des stratégies fonctionnelles par un large panel de traits mais plutôt *via* un nombre réduit de traits choisis en fonction du processus étudié. Les résultats obtenus lors de l'analyse des données de diversité fonctionnelle (chapitres III et IV) vont dans le même sens : les relations intéressantes et interprétables sont plutôt obtenues lorsque le niveau de diversité fonctionnelle est étudié trait par trait ; *a contrario*, le calcul des indices de diversité multi-traits, aériens comme racinaires, conduit à des patrons difficilement interprétables. On peut suggérer que la réflexion et les données produites sur les traits fonctionnels et le fonctionnement des plantes sont probablement maintenant suffisamment avancées pour que le choix des traits puisse être effectué sur la base d'hypothèses de travail étayées. Le recours aux indices multi-traits apparaît donc, par comparaison, moins informatif et reste sans doute plus

approprié dans le cadre d'une démarche "en aveugle", de recherche de patrons, sans clé d'interprétation *a priori*.

La vitesse d'acquisition de l'azote (*i.e.* la quantité d'azote absorbée par unité de biomasse racinaire et par jour), mesurée pour les 20 espèces dont la morphologie racinaire a été étudiée, n'apparaît pas corrélée aux caractéristiques morphologiques des plantes ni à leurs stratégies de gestion des ressources (*i.e.* stratégie exploitative *vs.* conservative). Nos résultats montrent que des systèmes racinaires très étendus comme ceux de *Ranunculus sardous* ou *Bromus commutatus* – caractéristiques d'une stratégie exploitative – peuvent simultanément présenter une très faible capacité d'absorption de l'azote par unité de biomasse ; à l'inverse, les systèmes racinaires de taille beaucoup plus réduite d'espèces telles *Bupleurum tenuissimum* ou *Elymus repens* – caractéristiques d'une stratégie conservative – s'accompagnent d'une très forte capacité d'absorption. Ces résultats supportent l'hypothèse proposée par [Raynaud & Leadley \(2004\)](#) et [Maire et al. \(2009\)](#) selon laquelle, il doit exister un trade-off entre une composante morphologique – *i.e.* la surface racinaire – et une composante physiologique – *i.e.* le nombre de transporteurs de l'azote par unité de surface racinaire –. Il en résulte deux stratégies alternatives pouvant aboutir à des quantités totales d'azote absorbé équivalentes : (i) une "below-ground space occupation strategy" associant un système racinaire très étendu et un petit nombre de transporteurs par unité de surface et (ii) une "sink strength strategy" alliant une faible surface racinaire à un grand nombre de transporteurs par unité de biomasse.

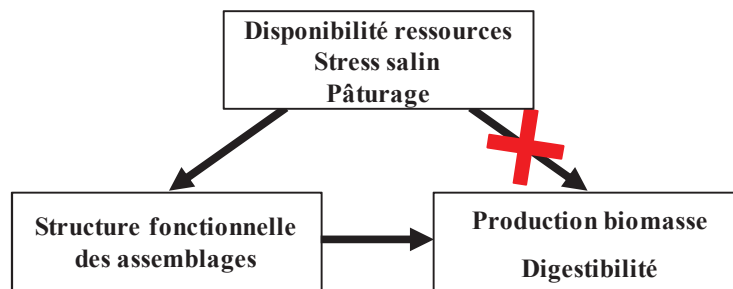
Les résultats obtenus montrent également que la vitesse d'acquisition (toujours calculée par unité de biomasse racinaire) de l'azote minéral par les plantes est liée positivement à la teneur en azote des parties aériennes. Nous avons également trouvé une relation positive entre la vitesse d'acquisition de l'azote et la proportion de biomasse investie dans l'appareil aérien par rapport au compartiment racinaire. Ces résultats vont dans le sens d'un pilotage de la capacité d'absorption racinaire par la teneur en azote des tissus aériens et par la biomasse aérienne, c'est-à-dire par la demande. Ils coïncident avec les résultats obtenus par [Poorter et al. \(1991\)](#) et [Maire et al. \(2009\)](#). Ainsi, à biomasse aérienne égale, une plante présentant une biomasse racinaire plus faible présenterait une capacité d'acquisition de l'azote par unité de biomasse plus élevée qu'une plante avec une forte biomasse racinaire. Ce résultat signale donc un effet de compensation entre l'investissement dans le compartiment racinaire et l'efficacité de l'acquisition de l'azote par ce même système racinaire.

Un des objectifs de ce travail était d'examiner dans quelle mesure le succès des espèces sur le terrain est lié à – et peut donc être prédit par – des valeurs de certains traits ou des syndromes de traits particuliers. Globalement, l'analyse conduite montre que l'abondance des espèces au sein des assemblages étudiés n'apparaît pas déterminée par leur capacité physiologique de prélèvement de l'azote ou par leur stratégie morphologique aérienne. Nous avons cependant montré que les espèces avec une stratégie racinaire de type "conservative" vont avoir tendance à dominer les patches de végétation où elles sont présentes. Ces espèces conservatives sur le plan racinaire ne sont pas présentes dans l'ensemble des situations échantillonnées : elles sont essentiellement répertoriées au sein des patches où interviennent de fortes contraintes abiotiques (stress salin notamment) et sont sans doute favorisées par leur stratégie d'économie des ressources dans ces prairies non fertilisées et présentant un net déficit hydrique en été. Une meilleure compréhension du succès relatif des différentes espèces *in natura* nécessiterait de prendre en compte d'autres facteurs tels que les interactions entre ces espèces, la réponse des espèces aux variations temporelles de la disponibilité des nutriments, ou encore le rôle joué par les champignons mycorhiziens dans l'accès aux ressources des différentes espèces et au sein des différents assemblages. L'importance des interactions biotiques a été explorée et mise en évidence dans la communauté mésophile au cours de la thèse de [Benoit Marion \(2010\)](#) et dans la communauté hygrophile au cours de la thèse d'[Amandine Merlin \(2011\)](#). Ces travaux pourront maintenant être repris en y incluant les traits racinaires et l'efficacité d'acquisition des ressources puisqu'une de leurs limitations majeures pour conclure portait sur l'acquisition des ressources et les traits racinaires.

Cette thèse proposait de considérer dans quelle mesure la différenciation de niche entre espèces pouvait contribuer à leur coexistence ou expliquer des succès différents entre espèces. Un des axes de différenciation possible est relatif à la forme d'azote minérale préférentiellement prélevée. De ce point de vue, les résultats obtenus au cours de cette thèse témoignent d'une polyvalence chez toutes les espèces. Cette caractéristique peut être particulièrement utile pour assurer une alimentation en azote efficace dans des prairies où le ratio azote ammoniacal/azote nitrique présente une très forte variabilité spatiale et temporelle ([Rossignol 2006](#)).

### *Assemblage des communautés végétales et fourniture de services écosystémiques :*

L'agro-écosystème constitué par les prairies du communal des Magnils-Reigniers est un système non fertilisé et soumis à des niveaux variables de stress édaphique et de pression de pâturage. Il est donc tout à fait remarquable qu'aucune relation significative n'ait été trouvée entre les paramètres environnementaux et les services écosystémiques (**Figure V-1**).



**Figure V-1** : Relations entre paramètres environnementaux, structure fonctionnelle des assemblages et services écosystémiques au sein de notre site d'étude.

L'effet des facteurs environnementaux sur les services écosystémiques ne transparaît en effet que de façon indirecte, au travers des effets de l'environnement sur la structure fonctionnelle des assemblages locaux (*i.e.* des valeurs de CWM et  $FD_Q$ ). En ce sens, nos résultats contrastent avec ceux rapportés dans diverses études qui montrent un lien marqué entre facteurs abiotiques et services rendus par les écosystèmes (Vitousek & Howarth 1991 ; Loreau et al. 2001 ; Diaz et al. 2007a ; Mokany et al. 2008 ; Schumacher et al. 2009). Nous avons envisagé que ce résultat différent de la littérature puisse s'expliquer par une gamme restreinte de contrastes environnementaux pris en compte : cette piste ne résiste pas à l'analyse puisque les gradients de ressources et de perturbation étudiés montrent une variabilité importante de la disponibilité en eau et azote au sein des différents assemblages étudiés (**Tableau III-1**), aussi forte que dans la plupart des autres études.

Il apparaît cependant que dans les prairies étudiées, le gradient de disponibilité des ressources est très fortement lié à un gradient de salinité du sol (Chapitre III). Ainsi, l'effet positif sur la production de biomasse attendu lorsque la disponibilité des ressources augmente est contrebalancé par l'augmentation parallèle du stress salin le long du gradient édaphique (**Figure III-1**). Il en découle une absence de corrélation entre les paramètres édaphiques et la productivité des assemblages.

L'analyse des relations entre les valeurs de traits agrégées et les gradients environnementaux a permis de mettre en lumière les stratégies des espèces en réponse au gradient édaphique et de

pression de pâturage rencontrés au sein des assemblages étudiés. Le long du gradient édaphique, nos résultats indiquent que les espèces rencontrées vont avoir tendance à présenter des stratégies fonctionnelles aériennes et racinaires plus conservatives (*i.e.* augmentation du diamètre et de la densité des racines, diminution des surfaces spécifiques foliaires et racinaires) lorsque la teneur du sol en eau, en azote et en sel augmente. Ce résultat tend à démontrer une influence prépondérante du stress salin relativement à celle de la disponibilité des ressources le long de ce gradient. Concernant l'influence du gradient de pâturage sur les valeurs de traits agrégées, elle est moins nette et concerne uniquement les traits aériens. Nos résultats indiquent que c'est une stratégie d'évitement qui semble la plus répandue au sein des assemblages étudiés, *via* une réduction de la palatabilité des végétaux, et non de tolérance au pâturage (voir [Briske et al. 1996](#) et [Diaz et al. 2007b](#)). Cette conclusion, basée sur l'analyse des valeurs de traits agrégées, ne doit pas occulter l'information contenue dans le niveau élevé de diversité fonctionnelle au sein des assemblages. Il est en effet probable que des stratégies de tolérance basées sur une croissance compensatrice après défoliation doivent être présentes chez certaines espèces, comme le montre notamment la variabilité intra-assemblage des valeurs de SLA. Une réponse de tolérance à la défoliation a en effet été montrée par [Benot et al. \(2009\)](#) ainsi qu'[Esmali et al. \(2009\)](#) pour les espèces clonales rencontrées dans ces prairies.

Le niveau de diversité fonctionnelle et ses interprétations en terme de convergence et divergence des valeurs de traits au sein des assemblages étudiés a été analysé en comparant les valeurs de diversité fonctionnelle ( $FD_Q$ ) observées et les sorties du modèle nul présenté dans le chapitre III. Les résultats obtenus signalent un effet significatif des valeurs de traits sur l'abondance des espèces au sein des assemblages locaux. Des patrons de structuration fonctionnelle marqués ont été mis en évidence à chaque extrémité des gradients environnementaux étudiés. Ces patrons de divergence ou convergence sont par ailleurs très variables en fonction du trait et du gradient considéré. Ces résultats confirment l'importance d'une approche trait par trait lorsqu'il s'agit d'étudier la réponse des assemblages aux conditions environnementales, en accord avec la littérature récente disponible à ce sujet ([Mason et al. 2011](#) ; [Pakeman et al. 2011](#) ; [Spasojevic & Suding 2012](#) ; [Katabuchi et al. 2012](#) ; [Bernard-Verdier et al. 2012](#)).

Deux traits présentent un patron de structuration fonctionnelle identique dans l'ensemble des assemblages étudiés. Tout au long des gradients explorés, la surface spécifique foliaire (SLA) et la profondeur d'enracinement (90% Rooting Depth) montrent un fort niveau

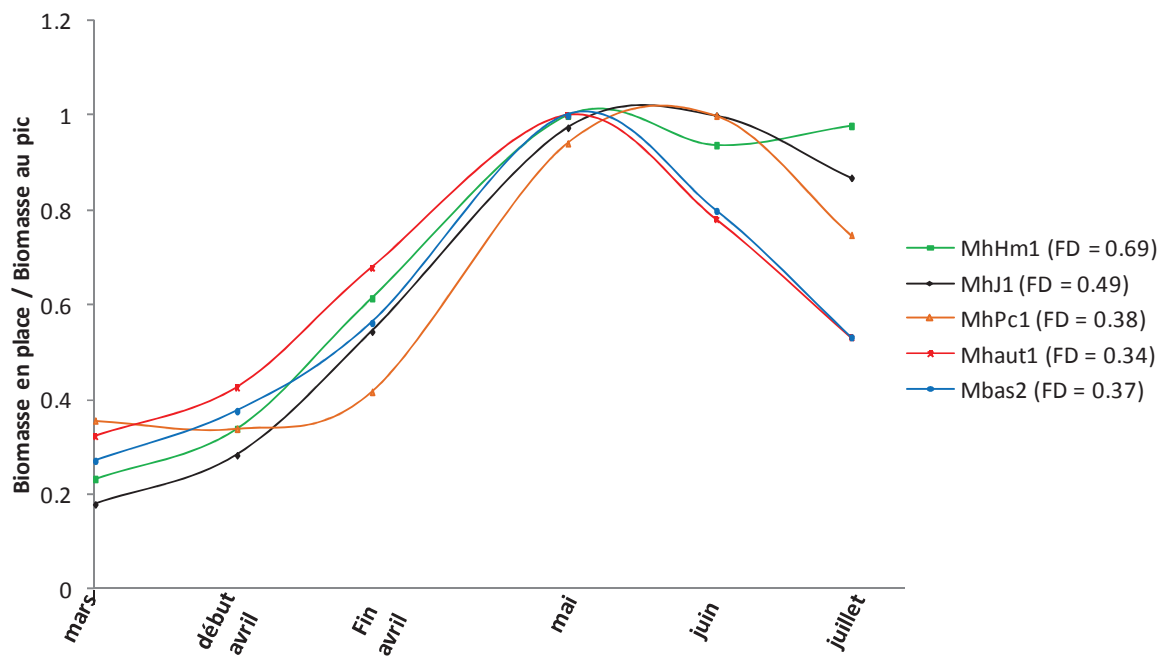
de variabilité intra-assemblage et les valeurs de ces traits sont sur-dispersées par rapport aux attendus du modèle nul. La sur-dispersion de ces traits, liée aux stratégies d'acquisition et d'utilisation des ressources, peut correspondre à la mise en place de stratégies contrastées d'exploitation des ressources de façon à limiter la compétition, et ce conformément au principe de similarité limitée (MacArthur & Levins 1967).

Nos résultats mettent également en évidence des processus d' "habitat filtering" (Keddy 1992) pour une diversité de traits et de situations environnementales. Ainsi, le niveau de diversité fonctionnelle mesuré pour les traits racinaires a globalement tendance à diminuer avec l'augmentation de la salinité du sol (**Figure III-7**). Nous observons donc une convergence des stratégies des espèces vers une stratégie plus conservative lorsque le stress salin augmente. Il apparaît également que les valeurs de LCC (teneur en carbone des feuilles) convergent aux deux extrémités du gradient édaphique : ce résultat indique une dynamique de convergence des valeurs de ce trait dans les milieux les plus contraints, que ce soit en terme de disponibilité des ressources ou en raison du stress salin. Un patron semblable est mis en évidence lorsque tous les traits aériens sont considérés simultanément (*cf*  $FD_Q$  multi-traits aérien, **Figure III-7**).

Les résultats les plus inattendus concernent le lien entre la structure et les services rendus par les assemblages. Tout d'abord, et contrairement à ce qu'ont montré la plupart des études sur le sujet (voir Balnavera et al. 2006 pour une synthèse), nous n'avons pas observé d'effet significatif de la richesse spécifique sur la productivité des assemblages. Comme proposé par Mouillot et al. (2011), ce résultat pourrait s'expliquer par le fait que la gamme de communautés étudiées n'inclut pas d'assemblages de très faible richesse spécifique (*i.e.* inférieure à 4). Assemblages qui "tirent" les relations positives entre richesse spécifique et productivité dans la plupart des études publiées. Il semble donc avéré qu'au-delà d'un seuil minimal (aux alentours de 5), l'effet de la richesse spécifique s'estompe. Ce résultat transparait déjà dans certains des premiers travaux à ce sujet (Tilman et al. 1997 ; Hopper et al. 2005) et peut s'expliquer par l'existence de redondances fonctionnelles au sein des assemblages plus diversifiés.

Sur le plan des liens entre les valeurs de traits agrégées (CWM) et les services rendus par les assemblages étudiés, les résultats que nous avons obtenus vont dans le sens de la "Biomass ratio hypothesis" (Grime 1998). Nous avons en effet observé des relations significatives entre les CWM des traits associés au taux de croissance et la production des

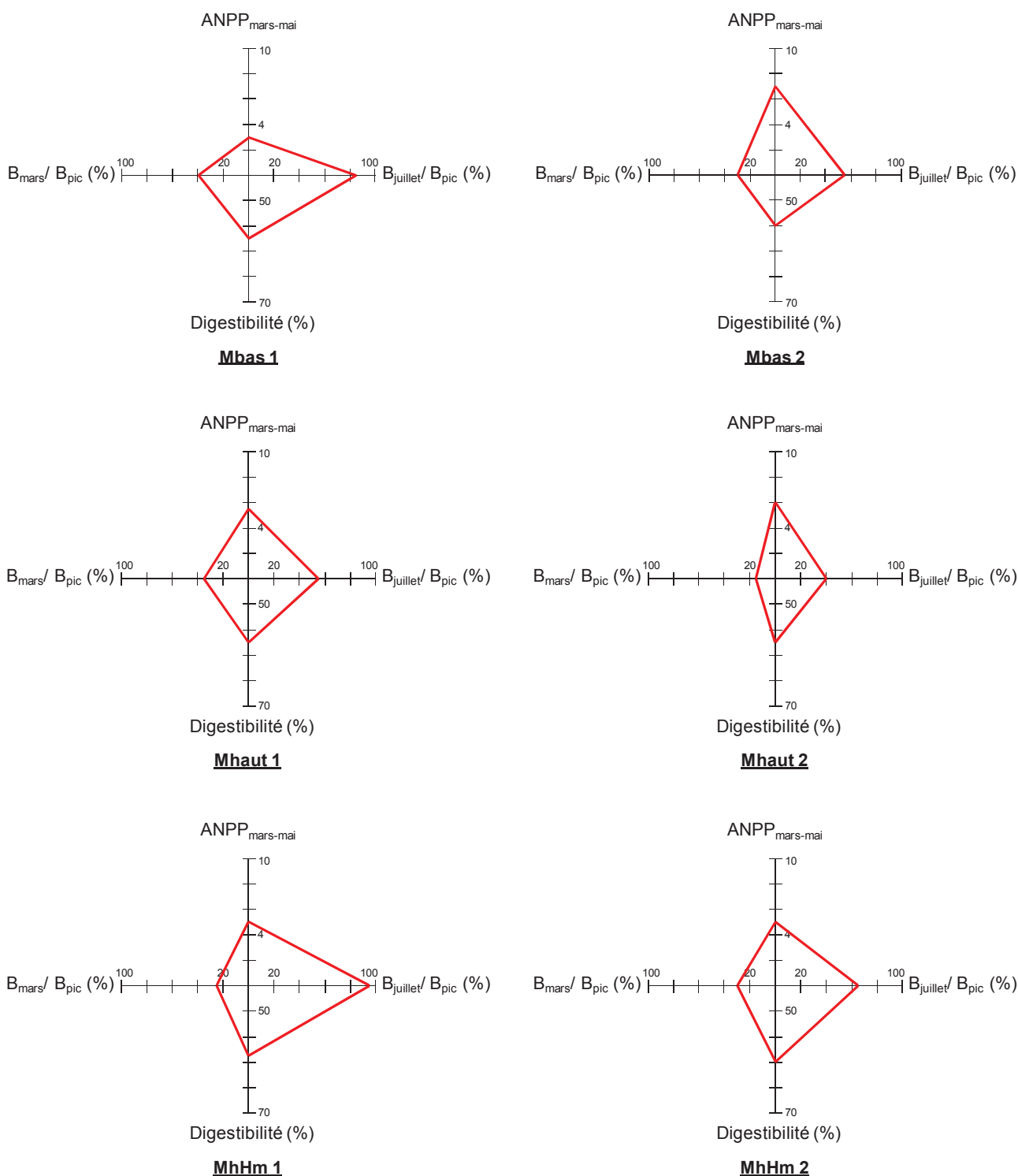




**Figure V-2 :** Evolution de la biomasse en place au sein de 5 assemblages durant la saison de végétation 2010. Lien avec la diversité fonctionnelle calculée à partir des relevés phénologiques effectués au pic de biomasse 2011 (FD).

assemblages : ceci montre l'importance du rôle joué par les valeurs de traits des espèces dominantes dans la production primaire et va dans le sens des résultats obtenus par Garnier et al. (2004), Mokany et al. (2008) et Schumacher & Roscher (2009). Les valeurs agrégées de surface spécifique foliaire, hauteur reproductive et surface spécifique racinaire sont ainsi liées positivement à la production de biomasse alors qu'une relation inverse est mise en évidence concernant la densité des tissus racinaires (**Tableau IVa-2** et **Figure IVa-1**). Seule la corrélation positive trouvée entre la valeur agrégée de la teneur en matière sèche des tissus foliaires (LDMC) et la production ne trouve pas d'explication dans la littérature, la teneur en matière sèche des feuilles étant généralement considérée comme corrélée négativement au taux de croissance des végétaux. Certaines des relations entre valeurs de traits agrégées et digestibilité enzymatique mises en évidence dans le chapitre IVb étaient également attendues, bien que très rarement mises en évidence au sein de communautés naturelles. La digestibilité enzymatique de la biomasse est ainsi apparue comme corrélée négativement aux valeurs agrégées de teneur en matière sèche des feuilles et de hauteur reproductive. Ces relations avaient été mises en évidence en prairies d'altitude par Ansquer et al. (2009) et pourraient donc avoir un caractère général en milieu prairial. La relation négative mise en évidence entre les valeurs agrégées de teneur en azote des feuilles et la digestibilité est beaucoup plus inattendue et va à l'encontre des résultats obtenus par Pontes et al. (2007) à l'échelle spécifique.

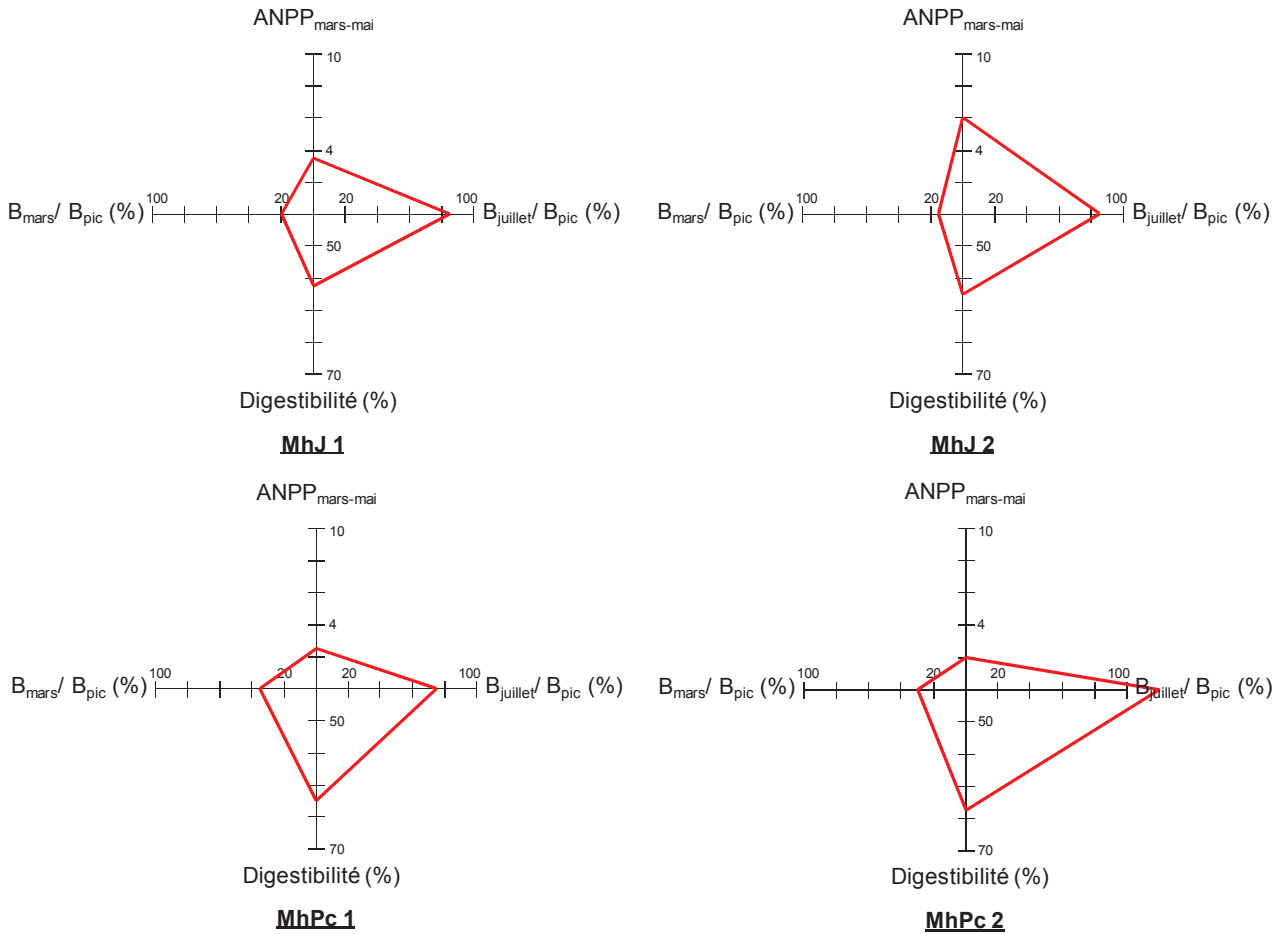
Les résultats portant sur le lien entre le niveau de diversité fonctionnelle ( $FD_Q$ ) et la production primaire des assemblages (**Tableau IVa-2** et **Figure IVa-1**) montrent une relation négative pour la majorité des traits étudiés. Des relations négatives et significatives ont été mises en évidence pour 4 des 9 traits étudiés : la surface spécifique foliaire, la hauteur reproductive, la teneur en carbone des feuilles et la densité des tissus racinaires. Un lien négatif ( $P \leq 0.1$ ) est par ailleurs montré pour deux traits supplémentaires : la teneur en matière sèche des feuilles et la profondeur d'enracinement négative. Cette relation négative apparaît également lorsque sont considérés les indices multi-traits aérien ( $P \leq 0.05$ ), racinaire ( $P = 0.1$ ) et tous traits confondus ( $P \leq 0.1$ ). A notre connaissance, une telle relation négative entre  $FD_Q$  et production a seulement été rapportée une fois dans la littérature (Mokany et al. 2008), et jamais de manière aussi générale (*i.e.* pour une telle diversité de traits aériens et racinaires). Cette relation négative entre le niveau de diversité fonctionnelle et la production primaire pourrait s'expliquer par une présence majoritaire d'espèces compétitives et productives dans les assemblages présentant les niveaux de  $FD_Q$  les plus faibles. Les assemblages plus



**Figure V-3** : Compromis observés entre les différentes composantes de l'offre fourragère dans les 10 assemblages locaux étudiés. ANPP<sub>mars-mai</sub>, Production primaire nette mesurée entre le mois de mars (*i.e.* la reprise de végétation) et le mois de mai (*i.e.* le pic de biomasse) ; B<sub>mars</sub>/B<sub>pic</sub>, rapport biomasse en place en mars/biomasse au pic ; B<sub>juillet</sub>/B<sub>pic</sub>, rapport biomasse en place en juillet/biomasse au pic.

diversifiés sur le plan fonctionnel comprendraient pour leur part une plus forte proportion d'espèces sélectionnées pour leur capacité de réponse aux stress et perturbations (Marion et al. 2010), espèces qui présentent une productivité plus faible que les espèces sélectionnées pour leur aptitude compétitive. Au sein des communautés étudiées, une augmentation du niveau de diversité fonctionnelle irait ainsi de paire avec une "dilution" de la capacité de croissance globale des assemblages. Les résultats obtenus laissent par ailleurs supposer que cet effet négatif de la  $FD_Q$  sur la production de biomasse pourrait seulement apparaître au-delà d'un certain seuil de  $FD_Q$  (situé aux alentours de 0.4 dans notre jeu de données). Ainsi, les relations positives entre  $FD_Q$  et services écosystémiques rapportées dans la littérature pourraient s'expliquer par les gammes de diversité fonctionnelle explorées, qui ne dépassent généralement pas ce seuil.

Ce résultat montrant un lien négatif entre le niveau de diversité fonctionnelle et la productivité des assemblages va bien sûr à l'encontre de l'hypothèse de complémentarité de Tilman (1997) selon laquelle un niveau élevé de diversité fonctionnelle est associé un niveau de différenciation de niche élevé. Dans ce schéma explicatif, la différenciation de niche permet une complémentarité interspécifique dans l'utilisation des ressources disponibles et améliore ainsi le fonctionnement du système (Loreau 2000 ; Diaz & Cabido 2001). L'effet négatif de la diversité fonctionnelle sur les services rendus n'apparaît cependant pas comme général dans ce travail. Nous avons en effet mis en évidence un effet positif de la diversité des valeurs de teneur en carbone des feuilles (**Tableau IVb-2** et **Figure IVb-1**) sur la digestibilité enzymatique du fourrage. Par ailleurs, l'étude du lien entre la variabilité phénologique intra-assemblages (**Annexe V-1**) et l'étalement de la production de biomasse indique que la diversité fonctionnelle calculée à partir de données phénologiques pourrait avoir un effet positif sur le maintien de l'offre fourragère au cours de la saison de pâturage (**Figure V-2**). L'étude de l'étalement de la production dans le temps a été permise par la réalisation de relevés de biomasse et de composition spécifique au sein des 10 assemblages étudiés tout au long du printemps et de l'été 2010 (*i.e.* le 17 mars, le 7 avril, le 27 avril, le 27 mai, le 17 juin et le 7 juillet 2010) selon le protocole présenté dans le matériel et méthode du Chapitre IV-a. Ces résultats sont à mettre en relation avec les résultats présentés par Ansquer et al. (2009) montrant un effet positif de la diversité fonctionnelle sur l'étalement de la production de biomasse au sein de communautés prairiales. L'analyse de ce jeu de données est encore à l'état d'ébauche mais, le jeu de données nécessaire étant maintenant acquis, l'étude de ces relations entre étalement de la production dans le temps et diversité fonctionnelle des assemblages sera menée très prochainement.



**Figure V-3 (suite et fin) :** Compromis observés entre les différentes composantes de l'offre fourragère dans les 10 assemblages locaux étudiés. ANPP<sub>mars-mai</sub>, Production primaire nette mesurée entre le mois de mars (*i.e.* la reprise de végétation) et le mois de mai (*i.e.* le pic de biomasse) ; B<sub>mars</sub>/B<sub>pic</sub>, rapport biomasse en place en mars/biomasse au pic ; B<sub>juillet</sub>/B<sub>pic</sub>, rapport biomasse en place en juillet/biomasse au pic.

Ces résultats argumentent en faveur de l'existence de compromis entre la fourniture de divers services écosystémiques, tels que mis en évidence par [Lavorel et al. \(2011\)](#) au sein de prairies alpines. De la même façon, dans les prairies humides étudiées, il existerait un compromis entre la production primaire des assemblages en début de saison de végétation (*i.e.* entre la reprise de végétation en mars et le pic de biomasse fin mai) d'une part, et la digestibilité de la biomasse ainsi que le maintien de la productivité après le pic de biomasse d'autre part. La **Figure V-3** illustre ces compromis dans les 10 assemblages locaux (ou patches) étudiés. La coexistence de ces différents patches, à l'échelle de l'hectare, dans les prairies des Magnils-Reigniers doit permettre des relais entre patches au cours de la saison de pâturage, tant sur le plan de la quantité de fourrage produit que sur le plan de la qualité de ce fourrage.

Notons que les modèles permettant de prédire au mieux la production ou la digestibilité sont obtenus en incorporant à la fois les valeurs de traits agrégées et les valeurs de diversité fonctionnelle mesurées au sein des assemblages. Ceci montre que la prise en compte simultanée de l'identité et de la divergence des traits fonctionnels des espèces présentes au sein des communautés doit permettre d'approcher au plus près le fonctionnement des écosystèmes et les services qui y sont associés, conclusion en accord avec plusieurs publications récentes ([Schumacher et al. 2009](#) ; [Mouillot et al. 2011](#); [Roscher et al 2012](#)). Concernant la digestibilité enzymatique, les estimations du modèle sont remarquablement précises et expliquent près de 90 % de la variabilité des valeurs mesurées. Ceci suggère que des outils de diagnostics de la valeur fourragère du couvert peuvent être construits sur la base de la structure de traits, et ce avec un haut niveau de fiabilité.

### ***Conclusion et perspectives :***

Une prise en compte simultanée des différentes composantes constituant l'offre fourragère (*i.e.* productivité, qualité du fourrage et étalement de la production dans le temps), à l'échelle du paysage, permettra certainement de cerner de manière plus précise tout l'intérêt agronomique de ce type de prairies humides gérées en pâturage extensif.

La diversité des couverts végétaux rencontrés dans ce type de prairies constitue probablement le point clé de leur intérêt agronomique. Qui plus est lorsqu'est pris en considération le fait que la diversité végétale associée à ces prairies améliore certainement les qualités sensorielles et nutritionnelles des produits issus de l'élevage des herbivores ([Martin et al., 2005](#)). Comme le montre la **Figure V-3**, les différents assemblages étudiés au cours de ce

travail de thèse peuvent être considérés comme une palette d'offres contrastées et potentiellement complémentaires pour fournir un fourrage de qualité tout au long d'une saison de pâturage qui s'étend d'avril à décembre. Il reste à croiser cette diversité d'offres avec les besoins des animaux et les itinéraires techniques des éleveurs pour évaluer la valeur ajoutée – ou soustraite – par la diversité de l'offre dans l'espace et le temps.

Une voie de réflexion prometteuse consiste à examiner dans quelle mesure l'hétérogénéité spatiale de ces prairies, composée de différentes combinaisons de patches de végétation, peut permettre d'optimiser la fourniture fourrage, tant sur le plan quantitatif que qualitatif. Un travail pourra à court terme porter sur la qualité du fourrage produit et l'étalement de cette production au cours de l'année (*i.e.* au travers de la diversité phénologique intra- et inter-patches) afin d'explorer les complémentarités éventuelles des patches au sein de ces prairies pour l'élevage du bétail. Un tel travail devra intégrer le rôle joué par les communautés hygrophiles, qui n'ont pas été étudiées au cours de ce travail de thèse. Ces communautés, confrontées plus tardivement au déficit hydrique estival que les communautés mésophile et méso-hygrophile, doivent en effet jouer un rôle majeur dans le maintien de la fourniture de fourrage au cours de l'été.

On ne peut qu'espérer que la mise en valeur de ce patrimoine agronomique et écologique, associée notamment au regain d'intérêt pour la race bovine maraîchine traditionnellement élevée au sein de ces prairies et à l'intérêt croissant des consommateurs pour les produits issus de pratiques durables, permettra le maintien des modalités d'élevages ancestrales associées aux communaux de la côte littorale atlantique française.

## **Données complémentaires :**

**Annexe V-1 :** Etude de la variabilité intra-assemblages (et interspécifique) de la phénologie des espèces des prairies humides du marais Poitevin

*(Ce travail de terrain a été conduit au printemps-été 2011 par Alexis Georgette, stagiaire de Master 1 GHBV, Université de Rennes I, encadré par Pierre Chanteloup et Anne Bonis.)*

L'objectif de ce travail était de caractériser la phénologie des principales espèces rencontrées dans le communal des Magnils-Reigniers et de les mettre en relations avec les performances agronomiques. Selon Al Haj Khaled (2005), la phénologie fait partie des trois grandes caractéristiques, avec la qualité et la quantité de biomasse, utile à l'étude des communautés prairiales à flore complexe. Manske (1980) décrit la phénologie comme étant l'un des critères principaux utilisés par les gestionnaires pour mettre en place leurs pratiques agronomiques (fauche, pâturage). Duru et al. (2010a) utilisent les critères phénologiques, couplés avec les traits foliaires, afin de créer une typologie et une méthode d'étude des services agronomiques des prairies semi-naturelles. L'approche choisie est un suivi phénologique de l'offre fourragère à une échelle fine basée sur l'effet de la complémentarité entre espèces (*i.e.* la diversité fonctionnelle) qui prend en compte les processus intra-assemblages (Duru et al. 2010b).

### ***Réalisation des relevés phénologiques :***

Le suivi phénologique a été réalisé dans les assemblages végétaux suivant : Méso-hygrophile à *Juncus gerardii* (MhJ1), Méso-hygrophile à *Hordeum marinum* (MhHm1), Méso-hygrophile à *Plantago coronopus* (MhPc1), Mésophile bas (Mbas2) et Mésophile haut (Mhaut1). Des exclos ont été mis en place au niveau de chacun de ces assemblages afin de soustraire la végétation au pâturage et de pouvoir observer l'intégralité du cycle végétal des espèces. Des relevés phénologiques ont été réalisés au niveau de 5 quadrats (20x20 cm) positionnés aléatoirement au sein de chacun des assemblages. Les relevés ont été effectués de manière hebdomadaire de début avril à fin juin.

L'échelle des stades phénologiques utilisée est présentée dans le **Tableau Va-1**. Cette échelle a été mise au point par Jeangros & Amaudruz (2005) et reprise par Duru et al. (2010a).



**Tableau Va- 1 :** Echelle des stades phénologiques utilisées au cours de cette étude. (D'après Jeangros & Amaudruz 2005 et Duru et al. 2010a).

Code	Monocotylédones	Dicotylédones
1	Tallage	Rosette (3 feuilles)
2	Montaison (50%) >10 cm	Bouton (50%)
3	Début d'épiaison (10%)	Montaison (50%)
4	Pleine épiaison (50%)	Début de floraison (10%)
5	Fin épiaison (90%)	Pleine floraison (50%)
6	Pleine floraison (50%)	Fin de floraison (flétrie)
7	Fructification (50%)	Fructification (50%)
8	Dispersion	Dispersion
9	Sénescence	Sénescence

***Analyse des résultats :***

Pour chacun des 5 types d'assemblages étudiés, une valeur d'indice de diversité fonctionnelle de Rao ( $FD_Q$ ) a été calculée à partir des relevés phénologiques effectués au pic de biomasse 2011 (*i.e.* le stade phénologique d'une espèce correspond à sa valeur de trait) et des abondances spécifiques relevées au sein de ces mêmes patchs au pic de biomasse 2010.

Le rapport biomasse en place/biomasse au pic a ensuite été calculé pour chacun des assemblages étudiés et pour les différents relevés de biomasse effectués en 2010. L'évolution de ces rapports a ensuite été étudiée à la lumière des valeurs de  $FD_Q$  "phénologiques" (**Figure V-2**).





## **RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES**



## RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

Al Haj Khaled, R. (2005). L'évaluation des caractéristiques agronomiques d'espèces prairiales par leurs traits de vie comme étape préalable au diagnostic des communautés à flore complexe. Thèse de Doctorat, Institut national polytechnique de Lorraine.

Al Haj Khaled, R., Duru, M., Decruyenaere, V., Jouany, C. & Cruz, P. (2006). Using leaf traits to rank native grasses according to their nutritive value. *Rangeland Ecology & Management*, 59, 648–654.

Amiaud, B., Bouzillé, J.-B., Tournade, F. & Bonis A. (1998). Spatial patterns of soil salinities in old embanked marshlands in western France. *Wetlands*, 18, 482–494.

Amiaud, B., Touzard, B., Bonis, A. & Bouzillé, J.-B. (2008). After grazing exclusion, is there any modification of strategy for two guerrilla species: *Elymus repens* (L.) Gould and *Agrostis stolonifera* (L.)? *Plant Ecology*, 197, 107–117.

Ansquer, P., Duru, M., Theau, J.P. & Cruz, P. (2009). Functional traits as indicators of fodder provision over a short time scale in species-rich grasslands. *Annals of Botany*, 103, 117–126.7.

Aufrère, J. (1982). Étude de la prévision de la digestibilité des fourrages par une méthode enzymatique. *Annales de Zootechnie*, 31, 111–130.

Balvanera, P., Pfisterer, A.B., Buchmann, N., He, J.-S., Nakashizuka, T., et al. (2006). Quantifying the evidence for biodiversity effects on ecosystem functioning and services. *Ecology letters*, 9, 1146–1156.

de Bello, F., Lavorel, S., Díaz, S., Harrington, R., Cornelissen, J.H.C., et al. (2010). Towards an assessment of multiple ecosystem processes and services via functional traits. *Biodiversity and Conservation*, 19, 2873–2893.

de Bello, F. (2011). The quest for trait divergence and convergence: are null-models the magic wand? *Global Ecology and Biogeography*, 21, 312–317.

de Bello, F., Price, J.N., Münkemüller, T., Liira, J., Zobel, M. et al. (2012). Functional species pool framework to test for biotic effects on community assembly. *Ecology*, 93, 2263–2273.

Benot, M.L., Mony, C., Puijalon, S., Esmaili M., van Alphen, J. et al. (2009). Responses of clonal architecture to experimental defoliation: a comparative study between ten grassland species. *Plant Ecology*, 201, 621–630.

- Bernard-Verdier, M., Navas, M.-L., Vellend, M., Violle, C., Fayolle, A. et al. (2012). Community assembly along a soil depth gradient: contrasting patterns of plant trait convergence and divergence in a Mediterranean rangeland. *Journal of Ecology*, *100*, 1422–1433.
- Billaud, J.-P. (1984). Marais Poitevin. – Rencontres de la terre et de l'eau. L'Harmattan, Paris, France.
- Bonis, A., Bouzille, J.-B., Amiaud, B. & Loucougaray, G. (2005). Plant community patterns in old embanked grasslands and the survival of halophytic flora. *Flora*, *200*, 74–87.
- Bonis, A., Chanteloup, P., Bittebière, A.K., Marion, B. & Bouzillé J.B. (2009). Functional structure along grazing gradient, any effect on biotic interactions? *I.A.V.S. symposium 2009*, Chania (Greece).
- Bouzillé, J.-B. (1992). Structure et dynamique des paysages, des communautés et des populations végétales des marais de l'ouest. Thèse d'état, Université Rennes 1.
- Briske, D.D. (1996). Strategies of plant survival in grazed systems: a functional interpretation. pp 33–67 in Hodgson, J. & Illius, A.W. *The ecology and management of grazing systems*. CAB International, Wallingford, UK..
- Bruinenberg, M. H., Valk, H., Korevaar, H. & Struik, P. C. (2002). Factors affecting digestibility of temperate forages from seminatural grasslands: a review. *Grass and Forage Science*, *57*, 292–301.
- Burnham, K.P. & Anderson, D.R. (2002). Model selection and multimodel inference: a practical information-theoretic approach, 2nd edition. Springer, New-York, USA..
- Caruso, T., Powell, J.R. & Rillig, M.C. (2012). Compositional Divergence and Convergence in Local Communities and Spatially Structured Landscapes. *PLoS ONE*, *7*, e35942.
- Chase, J.M., Kraft, N.J.B., Smith, K.G., Vellend, M. & Inouye, B.D. (2011). Using null models to disentangle variation in community dissimilarity from variation in  $\alpha$ -diversity. *Ecosphere*, *2*, art24.
- Chesson, P. (2000). Mechanisms of Maintenance of Species Diversity. *Annual Review of Ecological Systems*, *31*, 343–366.
- Cingolani, A.M., Cabido, M., Gurvich, D.E., Renison, D. & Diaz, S. (2007). Filtering processes in the assembly of plant communities: are species presence and abundance driven by the same traits? *Journal of Vegetation Science*, *18*, 911–920.

- Cornelissen, J.H., Lavorel, S., Garnier, E., Díaz, S., Buchmann, N., et al. (2003). A handbook of protocols for standardised and easy measurement of plant functional traits worldwide. *Australian Journal of Botany*, 51, 335–380.
- Conant, R.T. (2002). Grazer-dominated ecosystems. In *Encyclopedia of Life Sciences*. Macmillan Publishers Ltd, Nature Publishing Group, London, U.K.
- Connell, J.H. (1980). Diversity and the coevolution of competitors, or the ghost of competition past. *Oikos*, 35, 131–138.
- Cornwell, W.K., Schwilk, L.D.W. & Ackerly, D.D. (2006). A trait-based test for habitat filtering: convex hull volume. *Ecology*, 87, 1465–1471.
- Cornwell, W.K. & Ackerly, D.D. (2009). Community assembly and shifts in plant traits distributions across and environmental gradient in coastal California. *Ecological Monographs*, 79, 109–126.
- Cortez, J., Garnier, E., Pérez-Harguindeguy, N., Debussche, M. & Gillon, D. (2007). Plant traits, litter quality and decomposition in a Mediterranean old-field succession. *Plant and Soil*, 296, 19–34.
- Coughenour, M.B. (1985). Graminoid responses to grazing by large herbivores: adaptations, exaptations and interacting processes. *Annals of the Missouri Botanical Garden*, 72, 852–863.
- Cowles, H.C. (1899). The ecological relations of the vegetation of the sand dunes of Lake Michigan. *Botanical Gazette*, 27, 95–117.
- Craine, J.M., Froehle, J., Tilman, D.G., Wedin, D.A. & Chapin, III, F.S. (2001). The relationships among root and leaf traits of 76 grassland species and relative abundance along fertility and disturbance gradients. *Oikos*, 93, 274–285.
- Craine, J.M., Wedin, D.A., Chapin, F.S. & Reich, P.B. (2002). Relationship between the structure of root systems and resource use for 11 North American grassland plants. *Plant Ecology*, 165, 85–100.
- Craine, J. M., Fargione, J. & Sugita, S. (2005). Supply pre-emption, not concentration reduction, is the mechanism of competition for nutrients. *New Phytologist*, 166, 933–940.
- Crawley, M.J. (2007). *The R Book*. Wiley, Chichester, UK..
- Cruz, P., Jouany, C., Theau, J.P., Petibon, P., Lecloux, E. & Duru, M. (2006). L'utilisation de l'indice de nutrition azoté en prairies naturelles avec présence de légumineuses. *Fourrages*, 187, 369–376.



- Daily, G.C., Alexander, S., Ehrlich, P.R., Goulder, L., Lubchenco, J. et al. (1997). Ecosystem services: benefits supplied to human societies by natural ecosystems. *Issues in Ecology*, 2, 1–16.
- Díaz, S. & Cabido, M. (2001). Vive la différence : plant functional diversity matters to ecosystem processes. *Trends in Ecology & Evolution*, 16, 646–655.
- Díaz, S., Hodgson, J. G., Thompson, K., Cabido, M., Cornelissen, J. H. C., et al. (2004). The plant traits that drive ecosystems: Evidence from three continents. *Journal of Vegetation Science*, 15, 295–304.
- Díaz, S., Lavorel, S., de Bello, F., Quétier, F., Grigulis, K., et al. (2007a). 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.
- Díaz, S., Lavorel, S., McIntyre, S., Falczuk, V., Casanoves, F., et al. (2007b). Plant traits responses to grazing: a global synthesis. *Global Change Biology*, 13, 313–341.
- Duke, S.E. & Caldwell, M.M. (2001). Nitrogen acquisition from different spatial distributions by six Great Basin plant species. *Western North American Naturalist*, 61, 93–102.
- Dumont, B., Rossignol, N., Loucougaray, G., Carrère, P., Chadoeuf, J., et al. (2012). When does grazing generate stable vegetation patterns in temperate pastures? *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 153, 50–56.
- Duru, M. (1997). Digestibilité des espèces des communautés prairiales en fonction de la masse surfacique des limbes. *Fourrages*, 149, 55–67.
- Duru, M., Cruz, P. & Magda, D. (2004) *Using plant traits to compare sward structure and composition of grass species across environmental gradients*. *Applied Vegetation Science*, 7, 11–18.
- Duru, M., Cruz, P., Jouant, C. & Theau, J.P. (2010a). Herb'type<sup>®</sup> : un nouvel outil pour évaluer les services de production fournis par les prairies permanentes. *INRA Production Animale*, 23, 319–332.
- Duru, M., Cruz, P., Theau, J.-P., (2010b). Evaluer la souplesse d'utilisation des prairies permanentes par la caractérisation de la composition fonctionnelle de la végétation et la phénologie des espèces, *Fourrage*, 201, 3–10.
- Elger, A. & Willby, N.J. (2003). Leaf dry matter content as an integrative expression of plant palatability : the case of freshwater plants. *Functional Ecology*, 17, 58–65.

- Esmaeili, M. M., Bonis, A., Bouzillé, J.-B., Mony, C. & Benot, M.-L. (2009). Consequence of ramet defoliation on plant clonal propagation and biomass allocation: example of five rhizomatous grassland species. *Flora*, 204, 25–33.
- Evju, M., Austrheim, G., Halvorsen, R. & Mysterud, A. (2009). Grazing responses in herbs in relation to herbivore selectivity and traits in an alpine ecosystem. *Oecologia*, 161, 77–85.
- Farruggia, A., Théliier-Huché, L., Violleau, S., Lebrun, JM. & Besnard, A. (2000). L'analyse d'herbe : un outil pratique pour le pilotage de la fertilisation phosphatée et potassique des prairies permanentes et temporaires. *Fourrages*, 164, 447–459.
- Fischer, J., Lindenmayer, D.B. & Manning, A.D. (2006). Biodiversity, ecosystem function, and resilience: ten guiding principles for commodity production landscapes. *Frontiers in Ecology and the Environment*, 4, 80–86.
- Foley, J.A., DeFries, R., Asner, G.P., Barford, C., Bonan, G. et al. (2005). Global consequences of land use. *Science*, 309, 570–574.
- Freschet, G.T., Cornelissen, J.H.C., van Logtestijn, R.S.P., & Aerts, R. (2010). Evidence of the 'plant economics spectrum' in a subarctic flora. *Journal of Ecology*, 98, 362–373.
- Garnier, E. & Laurent, G. (1994). Leaf anatomy, specific mass and water-content in congeneric annual and perennial grass species. *New Phytologist*, 128, 725–736.
- Garnier, E., Cordonnier, P., Guillerm, J.-L. & Sonié, L. (1997). Specific Leaf Area and Leaf Nitrogen Concentration in Annual and Perennial Grass Species Growing in Mediterranean Old-Fields. *Oecologia*, 111, 490–498.
- Garnier, E., Shipley, B., Roumet, C. & Laurent, G. (2001). A standardized protocol for the determination of specific leaf area and leaf dry matter content. *Functional Ecology*, 15, 688–695.
- Garnier, E., Cortez, J., Billès, G., Navas, M., Roumet, C., et al. (2004). Plant functional markers capture ecosystem properties during secondary succession. *Ecology*, 85, 2630–2637.
- Gause, G.F. (1934). *The struggle for existence*. Williams and Wilkins, Baltimore, USA..
- Golodets, C., Sternber, M. & Kigel, J. (2009). A community-level test of the leaf-height-seed ecology scheme in relation to grazing conditions. *Journal of Vegetation Science*, 20, 392–402.
- Grime, J.P. (1973). Competitive exclusion in herbaceous vegetation. *Nature*, 242, 344–347.
- Grime, J.P. (1997). Biodiversity and Ecosystem Function: The Debate Deepens. *Science*, 277, 1260–1261.

- Grime, J.P., Thompson, K., Hunt, R., Hodgson, J.G., Cornelissen, J.H.C. et al. (1997). Integrated screening validates primary axes of specialization in plants. *Oikos*, 79, 259–281.
- Grime, J.P. (1998). Benefits of plant diversity to ecosystems: immediate, filter and founder effects. *Journal of Ecology*, 86, 891–899.
- Grime, J.P. (2006). Trait convergence and trait divergence in herbaceous plant communities: Mechanisms and consequences. *Journal of Vegetation Science*, 17, 255–260.
- Griffon, M. (2007). Pour des agricultures écologiquement intensives, Des territoires à haute valeur environnementale et de nouvelles politiques agricoles. Leçon inaugurale, Édition du Groupe ESA..
- Grubb, P.J. (1977). Maintenance of species-richness in plant communities – importance of regeneration niche. *Biological Reviews of the Cambridge Philosophical Society*, 52, 107–145.
- Güsewell, S., & Koerselman, W. (2002). Variation in nitrogen and phosphorus concentrations of wetland plants. *Perspectives in Ecology, Evolution and Systematics*, 5, 37–61.
- Hardin, G. (1960). The competitive exclusion principle. *Science*, 131, 1292–1297.
- 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.
- Hector, A., Schmid, B., Beierkuhnlein, C., Caldeira, M.C., Diemer, M., et al. (1999). Plant Diversity and Productivity Experiments in European Grasslands. *Science*, 286, 1123–1127.
- Hofman, G. & Van Cleemput, O. (2004). Soil and plant nitrogen. International fertilizer industry association (IFA), Paris, France.
- Holdaway, R. J., Richardson, S. J., Dickie, I. A., Peltzer, D. A. & Coomes, D. A. (2011). Species- and community-level patterns in fine root traits along a 120 000-year soil chronosequence in temperate rain forest. *Journal of Ecology*, 99, 954–963.
- Hooper, D.U. (1998). The role of complementarity and competition in ecosystem responses to variation in plant diversity. *Ecology*, 79, 704–719.
- Hooper, D.U., Chapin, F.S., Ewel, J.J., Hector, A., Inchausti, P., et al. (2005). Effects of biodiversity on ecosystem functioning: a consensus of current knowledge. *Ecological Monographs*, 75, 3–35.
- Hummel, I., Vile, D., Violle, C., Devaux, J., Ricci, B., et al. (2007). Relating root structure and anatomy to whole-plant functioning in 14 herbaceous Mediterranean species. *New Phytologist*, 173, 313–321.

- Hunt, R. & Cornelissen, J.H.C. (1997). Components of relative growth rate and their interrelations in 59 temperate plant species. *New Phytologist*, *135*, 395–417.
- Husson, F., Josse, J. & Lê, S. (2008). FactomineR: an R package for multivariate analysis. *Journal of Statistical Software*, *25*, 1–18.
- Huston, M. a., Aarssen, L.W., Austin, M.P., Cade, B.S., Fridley, J.D., et al. (2000). No Consistent Effect of Plant Diversity on Productivity. *Science*, *289*, 1255.
- Hutchinson, G. E. (1959). Homage to santa rosalia, or why are there so many kinds of animals? *The American Naturalist*, *93*, 145–159.
- Isselstein, J., Griffith, B.A., Prade, P. & Venerus, S. (2007). Effects of livestock breed and grazing intensity on biodiversity and production in grazing systems. 1. Nutritive value of herbage and livestock Performance. *Grass and Forage Science*, *62*, 145–158.
- Jan, B., Zhang, J., Liu, Y., Li, Z., Huang, X. et al. (2012). Trait assembly of woody plants in communities across sub-alpine gradients: Identifying the role of limiting similarity. *Journal of Vegetation Science*, *23*, 698–708.
- Jeangros, B. & Amaudruz, M. (2005). Dix ans d'observations sur la phénologie des prairies permanentes en Suisse romande. *Revue suisse Agriculture*, *37*, 201–209.
- Jiang, X.L., Zhang, W.G. & Wang, G. (2007). Effects of different components of diversity on productivity in artificial plant communities. *Ecological Research*, *22*, 629–634.
- Jolliffe, I.T. (2002). Principal component analysis. Springer, New York, USA..
- 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.
- Katabuchi, M., Kurokawa, H., Davies, S.J., Tan, S. & Nakashizuka, T. (2012). Soil resource availability shapes community trait structure in a species-rich dipterocarp forest. *Journal of Ecology*, *100*, 643–651.
- Keddy, P.A. (1992). Assembly and response rules – 2 goals for predictive community ecology. *Journal of Vegetation Science*, *3*, 157–164.
- Kelt, D.A., Taper, M.L. & Meserve, P.L. (1995). Assessing the impact of competition on community assembly: a case study using small mammals. *Ecology*, *76*, 1283–1296.
- 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.

- Kruskal, W.H. & Allen Wallis, W. (1952). Use of ranks in one-criterion analysis of variance. *Journal of the American Statistical Association*, 47, 583–621.
- Lambers, H. & Pooter, H. (1992). Inherent variation in growth-rate between higher-plants—A search for physiological causes and ecological consequences. *Advances in Ecological Research*, 23, 187–261.
- Lambers, H., Chapin, F.S. & Pons, T.L. (2008). *Plant Physiological ecology*. Springer, New York, USA..
- Lanta, V. & Lepš, J. (2006). Effect of functional group richness and species richness in manipulated productivity-diversity studies: a glasshouse pot experiment. *Acta Oecologica*, 29, 85–96.
- Laughlin, D.C. (2011). Nitrification is linked to dominant leaf traits rather than functional diversity. *Journal of Ecology*, 99, 1091–1099.
- 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., Diaz, S., Cornelissen, J.H.C., Garnier, E., Harrison, S.P., et al. (2007). Plant functional types: are we getting any closer to the Holy Grail? pp. 171–186 In: Canadell, J., Pitelka, L.F., Pataki, D. (eds). *Terrestrial Ecosystems in a Changing World*. Springer-Verlag.
- Lavorel, S., Grigulis, K., McIntyre, S., Garden, D., Williams, N., et al. (2008). Assessing functional diversity in the field—methodology matters! *Functional Ecology*, 22, 134–147.
- Lavorel, S., Grigulis, K., Lamarque, P., Colace, M.-P., Garden, D., et al. (2011). Using plant functional traits to understand the landscape distribution of multiple ecosystem services. *Journal of Ecology*, 99, 135–147.
- Lavorel, S. & Grigulis, K. (2012). How fundamental plant functional trait relationships scale-up to trade-offs and synergies in ecosystem services. *Journal of Ecology*, 100, 128–140.
- Lê, S., Josse, J. & Husson, F. (2008). FactoMineR: An R Package for Multivariate Analysis. *Journal of Statistical Software*, 25, 1–18.
- Lee, T.D., Tjoelker, M.G., Reich, P.B. & Russelle, M.P. (2003). Contrasting growth response of an N<sub>2</sub>-fixing and nonfixing forb to elevated CO<sub>2</sub>: dependence on soil N supply. *Plant and Soil*, 255, 475–486.
- Lepš, J. (2004). What do the biodiversity experiments tell us about consequences of plant species loss in the real world? *Basic and Applied Ecology*, 5, 529–534.

- Lepš, J., de Bello, F., Lavorel, S. & Berman, S. (2006). Quantifying and interpreting functional diversity of natural communities: practical considerations matter. *Preslia*, 78, 481–501.
- Li, Y., Douglas, A.J., Yongzhong, S.U., Jianyuan, C.I. & Tonghui, Z. (2005). Specific leaf area and leaf dry matter content of plants growing in sand dunes. *Botanical Bulletin of Academia Sinica*, 46, 127–134.
- Loreau, M. (2000). Biodiversity and ecosystem functioning: recent theoretical advances. *Oikos*, 91, 3–17.
- Loreau, M. & Hector, A. (2001). Partitioning selection and complementarity in biodiversity experiments. *Nature*, 412, 72–76.
- Loreau, M., Naeem, S., Inchausti, P., Bengtsson, J., Grime, J.P., et al. (2001). Biodiversity and ecosystem functioning: current knowledge and future challenges. *Science*, 294, 804–808.
- 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.
- Loucougaray, G. (2003). Régimes de pâturage et hétérogénéité de la structure et du fonctionnement de la végétation prairiale (Marais Poitevin).Thèse de doctorat, Université Rennes 1.
- Loucougaray, G., Bonis, A. & Bouzillé, J.-B. (2004). Effects of grazing by horses and/or cattle on the diversity of coastal grasslands in western France. *Biological Conservation*, 116, 59–71.
- MacArthur, R. & Levins, R. (1967). The limiting similarity, convergence, and divergence of coexisting species. *The American Naturalist*, 101, 377–385.
- Maire, V., Gross, N., Da Silveira Pontes, L., Picon-Cochard, C. & Soussana, J.-F. (2009). Trade-off between root nitrogen acquisition and shoot nitrogen utilization across 13 co-occurring pasture grass species. *Functional Ecology*, 23, 668–679.
- Magurran, A.E. (1988). Ecological diversity and its measurement. Princeton: Princeton University Press.
- Manske, L.L. (1980). Habitat, phenology, and growth of selected sandhills range plants. Ph.D. Thesis, North Dakota State University.
- Marion, B. (2010). Impact du pâturage sur la structure de la végétation : interactions biotiques, traits et conséquences fonctionnelles. Thèse de doctorat, Université Rennes 1.

- Marion, B., Bonis, A. & Bouzillé, J.-B. (2010). How much does grazing-induced heterogeneity impact plant diversity in wet grasslands? *Ecoscience*, *17*, 229–239.
- Martin, B., Verdier-Metz, I., Buchin, S., Hurtaud, C. & Coulon, J.B (2005). How do the nature of forages and pasture diversity influence the sensory quality of dairy livestock products? *Animal Science*, *81*, 205-212.
- Mason, N.W.H., Richardson, S.J., Peltzer, D.A., de Bello, F., Wardle, D.A. & Allen, R.B. (2012). Changes in coexistence mechanisms along a long-term soil chronosequence revealed by functional trait diversity. *Journal of Ecology*, *100*, 678–689.
- McGill, B.J., Enquist, B.J., Weiher, E., & Westoby, M. (2006). Rebuilding community ecology from functional traits. *Trends in Ecology & Evolution*, *21*, 178–185.
- McKane, R.B., Grigal, D.F. & Russelle, M.P. (1990). Spatiotemporal differences in N-15 uptake and the organization of an old-field plant community. *Ecology*, *71*, 1126–1132.
- McKane, R.B., Johnson, L.C., Shaer, G.R., Nadelhoffer, K.J., Rastetter, E.B., Fry, B., Giblin, A.E., Kielland, K., Kwiatowski, B.L., Laundre, J.A. et al. (2002). Resource-based niches provide a basis for plant species diversity and dominance in arctic tundra. *Nature*, *415*, 68–71.
- McKenna, M. & Shipley, B. (1999). Interacting determinants of interspecific relative growth: empirical patterns and a theoretical explanation. *Ecoscience*, *6*, 286–296.
- McNaughton, S.J., Milchunas, D.G. & Frank, D.A. (1996). How can net primary productivity be measured in grazing ecosystems? *Ecology*, *77*, 974–977.
- Meinzer, F.C. (2003). Functional convergence in plant responses to the environment. *Oecologia*, *134*, 1–11.
- de Mendiburu, F. (2010). *Agricolae: statistical procedures for agricultural research*. R package version 1.0-9. Available at <http://CRAN.R-project.org/package=agricolae>.
- Merlin, A. (2011). Importance des interactions biotiques et des contraintes environnementales dans la structuration des communautés végétales : le cas des marais atlantiques et des pelouses méditerranéennes. Thèse de doctorat, Université Rennes 1.
- Milchunas, D.G., Sala, O.E. & Lauenroth, W.K. (1988). A generalized model of effects of grazing by large herbivores on grassland community structure. *The American Naturalist*, *132*, 87–106.
- Millenium Ecosystem Assessment. (2005). *Ecosystems and human well-being: biodiversity synthesis*. Washington: World Resources Institute.

- Miller, A.J. & Cramer, M.D. (2004). Root nitrogen acquisition and assimilation. *Plant and Soil*, 274, 1–36.
- Miller, A.E., Bowman, W.D. & Suding, K.N. (2007). Plant uptake of inorganic and organic nitrogen: Neighbor identity matters. *Ecology*, 88, 1832–1840.
- Mokany, K. & Ash, J. (2008). Are traits measured on pot grown plants representative of those in natural communities? *Journal of Vegetation Science*, 19, 119–126.
- Mokany, K., Ash, J. & Roxburgh, S. (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., Dumay, O. & Tomasini, J.A. (2007). Limiting similarity, niche filtering and functional diversity in coastal lagoon fish communities. *Estuarine Coastal and Shelf Science*, 71, 443–456.
- Mouillot, D., Villéger, S., Scherer-Lorenzen, M. & Mason, N.W.H. (2011). Functional structure of biological communities predicts ecosystem multifunctionality. *PLoS ONE*, 6, e17476.
- Naeem, S., Thompson, L.J., Lawler, S.P., Lawton, J.H. & Woodfin, R.M. (1994). Declining biodiversity can alter the performance of ecosystems. *Nature*, 368, 734–737.
- Näsholm, T., Kielland, K. & Ganeteg, U. (2009). Uptake of organic nitrogen by plants. *New Phytologist*, 182, 31–48.
- Olde Venterink, H., Van der Vliet, R.E. & Wassen, M.J. (2001). Nutrient limitation along a productivity gradient in wet meadows. *Plant and Soil*, 234, 171–179.
- Oson, Y. & Tateno, M. (2003). Effects of stem fraction on the optimization of biomass allocation and maximum photosynthetic capacity. *Functional Ecology*, 17, 627–636.
- Oson, 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.
- Pakeman, R.J., Lennon, J.J.J. & Brooker, R.W. (2011). Trait assembly in plant assemblages and its modulation by productivity and disturbance. *Oecologia*, 44, 1–10.
- Pärtel, M., Szava-Kovats, R. & Zobel, M. (2011). Dark diversity: shedding light on absent species. *Trends in Ecology and Evolution*, 26, 124–128.



- Paungfoo-Lonhienne, C., Visser, J., Lonhienne, T.G.A. & Schmidt, S. (2012). Past, present and future of organic nutrients. *Plant and Soil*, 359, 1–18.
- 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.
- Poorter, H., Remkes, C. & Lambers, H. (1990). Carbon and nitrogen economy of 24 wild species differing in relative growth rate. *Plant Physiology*, 94, 621–627.
- 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.
- Poorter, H. & Garnier, E. (1999). Ecological significance of inherent variation in relative growth rate and its components. In Pugnaire, F.I. & Valladares, F. *Handbook of Functional Plant Ecology*. Marcel Dekker, New York, USA..
- Poorter, H., Niinemets, Ü., Poorter, L., Wright, I.J. & Villar, R. (2009). Causes and consequences of variation in leaf mass per area (LMA): a meta-analysis. *The New Phytologist*, 182, 565–588.
- R Development Core Team (2011). R: a Language and Environment for Statistical Computing. *R Foundation for Statistical Computing*, Vienna, Austria.
- Raunkiær, C. (1904). Om biologiske typer, med Hensyn til Planternes Tilpasning til at overle ugunstige Aarister. *Botanisk Tidsskrift*, 26.
- 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., Walters, M.B. & Ellsworth, D.S. (1997). From tropics to tundra: global convergence in plant functioning. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA*, 94, 13730–13734.
- Richardson, A.E., Barea, J.M., McNeill, A.M. & Prigent-Combaret, C. (2009). Acquisition of phosphorus and nitrogen in the rhizosphere and plant growth promotion by microorganisms. *Plant and Soil*, 321, 305–339.
- Ricotta, C. (2005). Through the jungle of biological diversity. *Acta Biotheoretica*, 53, 29–38.
- Ricotta, C. & Moretti, M. (2011). CWM and Rao's quadratic diversity: a unified framework for functional ecology. *Oecologia*, 167, 181–188.

- Roumet, C., Urcelay, C., & Díaz, S. (2006). Suites of root traits differ between annual and perennial species growing in the field. *New Phytologist*, *170*, 357–368.
- Roscher, C., Schumacher, J., Gubsch, M., Lipowsky, A., Weigelt, A., et al. (2012). Using plant functional traits to explain diversity–productivity relationships. *PLoS ONE*, *7*, e36760.
- Rossignol, N. (2006). Hétérogénéité de la végétation et du pâturage: conséquences fonctionnelles en prairie naturelle. Thèse de 3ème cycle, Université de Rennes 1, France.
- Rossignol, N., Bonis, A. & Bouzillé, J.-B. (2006). Consequence of grazing pattern and vegetation structure on the spatial variations of net N mineralisation in a wet grassland. *Applied Soil Ecology*, *31*, 62–72.
- Rossignol, N., Bonis, A. & Bouzillé, J.-B. (2011a). Grazing-induced vegetation patchiness controls net N mineralization rate in a semi-natural grassland. *Acta Oecologica*, *37*, 290–297.
- Rossignol, N., Bonis, A. & Bouzillé, J.-B. (2011b). Impact of selective grazing on plant production and quality through floristic contrasts and current-year defoliation in a wet grassland. *Plant Ecology*, *212*, 1589–1600.
- Roumet, C., Urcelay, C. & Díaz, S. (2006). Suites of root traits differ between annual and perennial species growing in the field. *New Phytologist*, *170*, 357–368.
- Samuels, C.L. & Drake, J.A. (1997). Divergent perspectives on community convergence. *Trends in Ecology and Evolution*, *12*, 427–432.
- Schamp, B.S. & Aarssen, L.W. (2009). The assembly of forest communities according to maximum species height along resource and disturbance gradients. *Oikos*, *118*, 564–572.
- Scheffer, M. & van Nes, E.H. (2006). Self-organized similarity, the evolutionary emergence of groups of similar species. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the U.S.A.*, *103*, 6230–6235.
- Schenk, M.K. (1996). Regulation of nitrogen uptake on the whole plant level. *Plant and Soil*, *181*, 131–137.
- Schenk, H.J. & Jackson, R.B. (2002). The global biogeography of roots. *Ecological Monographs*, *72*, 311–328.
- Schimper, A.F.W. (1903). Plant geography upon a physiological basis. Clarendon Press, Oxford, UK..
- Schleuter, D.S., Daufresne, M.D., Massol, F.M. & Argillier, C. (2010). A user's guide to functional diversity indices. *Ecological Monographs*, *80*, 469–484.

- Schulze, E.-D. & Mooney, H.A. (1993). *Biodiversity and Ecosystem function*. New-York: Springer.
- Schumacher, J. & Roscher, C. (2009). Differential effects of functional traits on aboveground biomass in semi-natural grasslands. *Oikos*, *118*, 1659–1668.
- Schwinnig, S. & Parsons, A.J. (1996). Analysis of the coexistence mechanisms for grasses and legumes in grazing systems. *Journal of Ecology*, *84*, 799–813.
- Selosse, M.A., Richard, F., He, X.H. & Simard, S.W. (2006). Mycorrhizal networks: des liaisons dangereuses? *Trends in Ecology and Evolution*, *21*, 621–628.
- Shapiro, S.S. & Wilk, M.B. (1965). An analysis of variance test for normality (complete samples). *Biometrika*, *52*, 591–611.
- Shipley, B. & Vu, T.-T. (2002). Dry matter content as a measure of dry matter concentration in plants and their parts. *New Phytologist*, *153*, 359–364.
- Silvertown, J. (2004). Plant coexistence and the niche. *Trends in Ecology and Evolution*, *19*, 605–611.
- Smith, S.E. & Read, D.J. (1997). *Mycorrhizal Symbiosis*, 2nd edn. Academic Press, London, UK..
- Sonnier, G., Shipley, B. & Navas, M.-L. (2010). Plant traits, species pools and the prediction of relative abundance in plant communities: a maximum entropy approach. *Journal of Vegetation Science*, *21*, 318–331.
- Sonnier, G., Shipley, B. & Navas, M.L. (2010). Quantifying relationships between traits and explicitly measured gradients of stress and disturbance in early successional plant communities. *Journal of Vegetation Science*, *21*, 1014–1024.
- Spasojevic, M. & Suding, K.N. (2012). Inferring community assembly mechanisms from functional diversity patterns: the importance of multiple assembly processes. *Journal of Ecology*, *100*, 652–661.
- Swenson, N.G. & Enquist, B.J. (2009). Opposing assembly mechanisms in a neotropical dry forest: implications for phylogenetic and functional community ecology. *Ecology*, *90*, 2161–2170.
- Thompson, K., Askew, A.P., Grime, J.P. & Willis, A.J. (2005). Biodiversity, ecosystem function and plant traits in mature and immature plant communities. *Functional Ecology*, *19*, 355–358.

- Tilman, D. (1982). Resource Competition and Community Structure. *Princeton University Press*, Princeton, New Jersey.
- Tilman, D. (1997). Distinguishing between the effects of species diversity and species composition. *Oikos*, *80*, 185.
- Tilman, D., Knops, J., Wedin, D., Reich, P., Ritchie, M., et al. (1997). The Influence of Functional Diversity and Composition on Ecosystem Processes. *Science*, *277*, 1300–1302.
- Tilman, D., Reich, P.B., Knops, J., Wedin, D., Mielke, T., et al. (2001). Diversity and productivity in a long-term grassland experiment. *Science*, *294*, 843–845.
- Tjolkter, M.G., Craine, J.M., Wedin, D., Reich, P.B., Tilman, D. (2005). Linking leaf and root trait syndromes among 39 grassland and savannah species. *New Phytologist*, *167*, 493–508.
- Tournade, F. (1993). Les prairies naturelles humides communales du Marais Poitevin. Organisation, fonctionnement et genèse d'un agro-écosystème. Thèse de doctorat, Ecole Nationale Supérieure d'Agronomie de Rennes.
- Van Arendonk, J.J.C.M. & Poorter, H. (1994). The chemical composition and anatomical structure of leaves of grass species differing in relative growth rate. *Plant, Cell and Environment*, *17*, 963–970.
- Van Duren, I.C. & Pegtel, D.M. (2000). Nutrient limitations in wet, drained and rewetted fen meadows: evaluation of methods and results. *Plant Soil*, *220*, 35–47.
- Van Wieren, S.E. (1998). Effects of large herbivores upon the animal community. In WalisDeVries, M.F., Baker, J.P. & Van Wieren, S.E., *Grazing and Conservation Management*. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht, The Netherlands.
- Vandewalle, M., de Bello, F., Berg, M.P., Bolger, T., Doledec, S. et al. (2010). Functional traits as indicators of biodiversity response to land use changes across ecosystems and organisms. *Biodiversity Conservation*, *19*, 2921–2947.
- Verhoeven, J.T.A., Koerselman, W. & Meuleman, A.F.M. (1996). Nitrogen- or phosphorus-limited growth in herbaceous, wet vegetation: relations with atmospheric inputs and management. *Trends in Ecology and Evolution*, *11*, 494–497.
- 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.
- Violle, C., Navas, M.-L., Vile, D., Kazakou, E., Fortunel, C., et al. (2007). Let the concept of trait be functional! *Oikos*, *116*, 882–892.

- Vitousek, P.M. & Howarth, R.W. (1991). Nitrogen limitation on land and in the sea : How can it occur? *Biogeochemistry*, *13*, 87–115.
- Wahl, S. & Ryser, P. (2000). Root tissue structure is linked to ecological strategies of grasses. *New Phytologist*, *148*, 459–471.
- Wang, X., Fang, J., Sanders, N.J., White, P.S. & Tang, Z. (2009). Relative importance of climate vs local factors in shaping the regional patterns of forest plant richness across northeast China. *Ecography*, *32*, 133–142.
- Weiher, E., Clarke, G.D.P. & Keddy, P.A. (1998). Community assembly rules, morphological dispersion, and the coexistence of plant species. *Oikos*, *81*, 309–322.
- Westoby, M., Falster, D.S., Moles, A.T., Vesk, P.A. & Wright, I.J. (2002). Plant ecological strategies: some leading dimensions of variation between species. *Annual Review of Ecology and Systematics*, *33*, 125–159.
- Westoby, M. & Wright, I.J. (2006). Land-plant ecology on the basis of functional traits. *Trends in Ecology and Evolution*, *21*, 261–268.
- Wilson, J.B. (2007). Trait-divergence assembly rules have been demonstrated : Limiting similarity lives! A reply to Grime. *Journal of Vegetation Science*, *18*, 451–452.
- Wilson, J.B. & Stubbs, W.J. (2012). Evidence for assembly rules : limiting similarity within a saltmarsh. *Journal of Ecology*, *100*, 210–221.
- Wilson, P.J., Thompson, K. & Hodgson, J.G. (1999). Specific leaf area and leaf dry matter content as alternative predictors of plant strategies. *New Phytologist*, *143*, 155–162.
- Wilson, S. D. & Tilman, D. (1991). Components of plant competition along an experimental gradient of nitrogen availability. *Ecology*, *73*, 1050–1065.
- Wright, I.J., Reich, P.B., Westoby, M., Ackerly, D.D., Baruch, Z., et al. (2004) The world-wide leaf economics spectrum. *Nature*, *428*, 821–827.
- Yan, B. , Zhang, J., Liu, Y., Li, Z., Huang, X. et al. (2012). Trait assembly of woody plants in communities across sub-alpine gradients: Identifying the role of limiting similarity. *Journal of Vegetation Science*, *23*, 698–708.





## VALORISATION

### *Communications orales (O) et poster (P):*

Chanteloup, P., Thomann, M., Jambon, O. & Bonis A. (2011). Functional complementarity in a wet grassland and its impact on ecosystem services. I.A.V.S. symposium 2011, Lyon (France). (O)

Bonis, A., Chanteloup, P., Bittebière, A.K., Marion, B. & Bouzillé J.B. (2010). Structure fonctionnelle et interactions biotiques le long d'un gradient de pâturage » Ecoveg 6, Rouen (France). (O)

Bonis, A., Chanteloup, P., Bittebière, A.K., Marion, B. & Bouzillé, J.B. (2009). Functional structure along grazing gradient, any effect on biotic interactions ? I.A.V.S. symposium 2009, Chania (Grèce). (O)

Chanteloup, P. (2009). Similarités et complémentarités au sein des communautés végétales: quelles conséquences sur les services rendus ? Journée des doctorants du C.A.R.E.N. 2009, Rennes. (P)

### *Publication :*

Les travaux présentés dans le Chapitre IVa ont été acceptés avec révisions mineures par la revue Basic and Applied Ecology. Anne Bonis est co-auteur de cet article intitulé " Functional diversity in root and aboveground traits in a fertile grassland shows a detrimental effect on productivity."

### *Collaborations :*

Les travaux présentés dans le Chapitre II font l'objet d'une collaboration avec Philippe Laîné de l'UMR 950 EVA (Université de Caen-Basse Normandie).

Les travaux présentés dans le Chapitre III font l'objet d'une collaboration avec Christian Damgaard du "Department of Bioscience - Terrestrial Ecology" de l'Université d'Aarhus au Danemark.

Une collaboration est en cours avec Rodolfo Gentili et ses collaborateurs de l'Université de Milan. Anne Bonis et moi avons pris en charge les analyses racinaires. Ce travail fait l'objet d'un projet de publication dans la revue Ecological Engineering sous le titre: "Contribution of herbaceous species roots to topsoil stabilization on quarry dump deposits".





VU :

**Le Directeur de Thèse**  
(Nom et Prénom)

VU :

**Le Responsable de l'École Doctorale**

**VU pour autorisation de soutenance**

**Rennes, le**

**Le Président de l'Université de Rennes 1**

**Guy CATHELINÉAU**

**VU après soutenance pour autorisation de publication :**

**Le Président de Jury,**  
(Nom et Prénom)

## RÉSUMÉ

Les prairies semi-naturelles constituent des espaces multifonctionnels susceptibles de rendre de nombreux services à la société. Ce sont en particulier des agro-écosystèmes favorables à l'expression d'une grande diversité floristique et faunistique permettant de concilier enjeux écologiques et agronomiques.

Ce travail de thèse vise à analyser (i) l'influence des facteurs environnementaux sur l'assemblage des communautés *in situ* et (ii) les relations entre la structure fonctionnelle des assemblages (*i.e.* valeurs de traits agrégées et diversité fonctionnelle) et leurs performances (*i.e.* production de biomasse et digestibilité de cette biomasse). Cette étude s'appuie sur des approches expérimentales et de terrain dans les prairies humides pâturées du Marais Poitevin.

Nos résultats montrent des réponses très différentes des traits aériens et racinaires étudiés aux gradients de stress et de perturbation rencontrés dans ces prairies. Ils ont également permis de mettre en évidence l'influence prépondérante des valeurs de traits agrégées sur la fourniture de services écosystémiques (*i.e.* productivité et digestibilité du fourrage), en accord avec la "Biomass ratio hypothesis" énoncée par Grime. L'influence du niveau de diversité fonctionnelle sur les services rendus par les assemblages varie selon le service considéré. Contrairement aux résultats attendus selon la "Diversity hypothesis" énoncée par Tilman, le niveau de diversité fonctionnelle est lié négativement à la productivité des assemblages. En revanche, un effet positif de la diversité fonctionnelle sur la digestibilité a été mis en évidence. Cette étude a par ailleurs permis de montrer un compromis entre la productivité des assemblages et la digestibilité de la biomasse produite dans ces prairies humides.

Ce travail suggère que des outils de diagnostics de la valeur fourragère du couvert peuvent être construits sur la base de la structure fonctionnelle des assemblages, et ce avec un haut niveau de fiabilité. Il met également en avant les bénéfices agronomiques associés à l'hétérogénéité des couverts végétaux rencontrés dans ces prairies.

**Mots-clés :** prairies humides ; structure fonctionnelle ; règles d'assemblage ; diversité fonctionnelle ; valeurs de traits agrégées ; traits racinaires ; services écosystémiques.

## ABSTRACT

Semi-natural grasslands form multifunctional areas susceptible to serve the society from many aspects. Indeed, they are agro-ecosystems that promote expression of a large floristic and faunistic diversity, which allows conciliating ecologic and agronomic issues.

This PhD work aims at analysing (i) influence of environmental factors on natural communities' assembly rules and (ii) the relationships between the functional structure of assemblages (*i.e.* community weighted mean trait values and functional diversity) and their performances (*i.e.* biomass production and its digestibility). This study is based on both experimental and field approaches in the Marais Poitevin wet grasslands.

Our results show that the studied aerial and root traits display a wide diversity of answers to stress gradients and disturbances encountered in these grasslands. Our results also highlighted the crucial influence of community weighted mean trait values on provision of ecosystem services (*i.e.* forage productivity and digestibility), in agreement with the Biomass ratio hypothesis set out by Grime. The influence of the functional diversity level on services provided by the assemblages differs depending on the service considered. Contrary to the results expected according to the Diversity hypothesis of Tilman, the functional diversity level is negatively correlated with the productivity of the assemblages. However, our study points to a positive feedback between functional diversity and digestibility. Furthermore, this study demonstrated the existence of trade-off between the productivity of assemblages and the digestibility of biomass produced in these wet grasslands.

This work suggests that highly reliable tools can be established, based on the functional structure of assemblages, to evaluate the feeding value of a vegetal cover. This work finally illustrates the agronomic benefits associated with heterogeneous vegetal covers encountered in these grasslands.

**Keywords :** wet grasslands ; functional structure ; assembly rules ; functional diversity ; community weighted mean ; root traits ; ecosystem services.