



N° d'ordre : 2368

**THESE**

présentée

pour obtenir

LE TITRE DE DOCTEUR DE L'INSTITUT NATIONAL POLYTECHNIQUE DE TOULOUSE

École doctorale : Sciences Ecologiques Vétérinaires Agronomiques et Bioingénieries

Spécialité : Fonctionnement des Ecosystèmes et Agrosystèmes

par **Pauline ANSQUER**

**Caractérisation agroécologique des végétations prairiales naturelles  
en réponse aux pratiques agricoles.  
Apports pour la construction d'outils de diagnostic**

Thèse effectuée sous la direction de Michel DURU et Pablo CRUZ  
- *INRA de Toulouse, UMR 1248 ARCHE "AgRosystèmes Cultivés et HERbagers"* -

Thèse soutenue le 11 Septembre 2006,  
devant le jury composé de :

Sandra LAVOREL - DR, CNRS, Université J. Fourier, Grenoble	Rapporteur
Carol MARRIOTT- Senior researcher, The Macaulay Institute, Aberdeen, GB	Rapporteur
François GASTAL – DR, INRA, Lusignan	Rapporteur
Marie-Laure NAVAS – Professeur, ENSA, Montpellier	Présidente
Anne FARRUGGIA –IR, INRA, Clermont-Ferrand-Theirx	Examinatrice
Michel DURU – DR, INRA, Toulouse	Directeur de thèse

# Sommaire

<i>Remerciements</i> .....	1
<b>Introduction générale</b> .....	<b>7</b>
<b><i>I. Contexte général</i></b> .....	<b>9</b>
1. Facteurs responsables de la structuration des communautés .....	10
2. Les pratiques sont source de diversité et... de complexité .....	12
3. La compréhension du fonctionnement des prairies : un point de rencontre entre écologie et agronomie .....	13
3.1. Le cas de l'agronomie et des outils de diagnostic.....	14
3.2. Le cas de l'écologie et de l'approche fonctionnelle.....	15
<b><i>II. Objectifs généraux de la thèse et questions posées</i></b> .....	<b>17</b>
<b><i>III. Choix méthodologiques</i></b> .....	<b>18</b>
1. Mobilisation de concepts issus de l'agronomie et de l'écologie.....	18
2. Dispositif d'étude : un réseau de 18 parcelles agricoles .....	18
3. Les graminées comme forme de croissance privilégiée.....	19
4. Des critères pour évaluer la pertinence des indicateurs testés .....	20
<b><i>IV. Organisation du manuscrit</i></b> .....	<b>20</b>
<b>Etat des connaissances relatives à la réponse des communautés aux facteurs écologiques</b> .....	<b>23</b>
<b><i>Introduction</i></b> .....	<b>25</b>
<b><i>I. Fonctionnement écologique des communautés</i></b> .....	<b>26</b>
1. Traits fonctionnels : aspects écophysologiques et « théoriques ».....	26
1.1. Traits « hard » et « soft ».....	26
1.2. Liens entre traits et fonctions : existence de « trade-off » fondamentaux.....	26
1.2.1. Traits relatifs à la phase végétative ou adulte (établie) .....	26
1.2.2. Traits relatifs à la phase de régénération (traits reproducteurs) .....	35
2. Syndromes de traits : existence de stratégies et lien avec les facteurs écologiques.....	36
2.1. Stratégies d'acquisition et de conservation des ressources en réponse aux facteurs fertilité et utilisation .....	36
2.2. Système de Grime : stratégies de la phase adulte (C-S-R) et stratégies de régénération .....	38
2.3. Système LHS (Leaf-Height-Seed) de Westoby .....	41
2.4. Stratégies de résistance à la perturbation (fauche, pâturage): tolérance et évitement .....	42
3. Variations des traits à l'échelle des communautés en fonction des facteurs étudiés : fertilité et utilisation .....	45
3.1. Effet de la nutrition minérale .....	45
3.2. Effet du pâturage .....	45
3.2.1. Variations des groupes pré-établis .....	45
3.2.2. Variations des traits .....	46
3.3. Effet de la fauche.....	48
3.4. Interaction perturbation-fertilité.....	48
<b><i>II. Aspects méthodologiques de l'approche fonctionnelle</i></b> .....	<b>49</b>
1. La question des gradients étudiés.....	50
1.1 . Caractérisation des facteurs.....	50

1.1.1. Fertilité .....	50
1.1.2. Utilisation .....	50
1.2. Amplitude de variation des gradients.....	51
1.3. Interactions potentielles entre facteurs : des gradients complexes.....	53
1.4. Etudes <i>in natura</i> versus expérimentations contrôlant les différents niveaux des facteurs : importance de l'échelle de temps .....	53
2. Caractérisation fonctionnelle de la végétation .....	54
2.1. Choix des traits (type, sensibilité, origine.....)	54
2.1.2. Type de traits considérés : traits reproducteurs vs traits végétatifs.....	55
2.1.3. Nombre de traits considérés .....	55
2.1.4. Traits mesurés in situ ou issus de bases de données .....	55
2.2. Le niveau d'étude (espèces, groupes, communautés) .....	56
2.2.1. Espèces .....	58
2.2.2. Groupes fonctionnels : groupes pré-établis ou déterminés in situ .....	58
2.2.3. Moyennes communautaires.....	61
<b>Présentation du dispositif d'étude, mesures réalisées et choix méthodologiques.....</b>	<b>63</b>
<b><i>I. Caractérisation du dispositif expérimental (environnement, fertilité, utilisation).....</i></b>	<b>66</b>
1. Organisation du dispositif .....	66
2. Variables liées au milieu physique (climat, topographie, sol...) .....	68
3. Variables relatives à la fertilité.....	68
3.1. Indices de nutrition N, P et K.....	69
3.2. Indice de fertilité globale (IFG) .....	73
4. Variables relatives à l'utilisation.....	74
<b><i>II. Conséquences pour le traitement des données.....</i></b>	<b>76</b>
1. Fertilité .....	76
2. Utilisation .....	76
3. Principaux niveaux d'analyse de données.....	77
<b><i>III. Caractérisation de la végétation et mesures effectuées.....</i></b>	<b>78</b>
1. Description botanique .....	78
2. Proportions relatives des différentes formes de croissance.....	78
3. Mesures de traits.....	80
4. Calcul des valeurs communautaires moyennes de traits .....	81
5. Mesures des caractéristiques agronomiques .....	81
<b>Chapitre I Diversité fonctionnelle intercommunautaire en réponse aux pratiques agricoles..83</b>	
<b><i>Introduction.....</i></b>	<b>85</b>
<b><i>Matériel et méthodes .....</i></b>	<b>86</b>
1. Dispositif utilisé .....	86
2. Traits mesurés et données mobilisées .....	87
3. Démarche d'analyse adoptée (méthodologie) .....	88
4. Analyses statistiques .....	91
<b><i>Résultats.....</i></b>	<b>93</b>
1. Réponse des espèces.....	93
1.1. Influence des formes de croissance sur les valeurs des traits.....	93
1.1.1. Traits quantitatifs (traits végétatifs, date de floraison et PMG) .....	93
1.1.2. Traits reproducteurs qualitatifs.....	95
1.2. Corrélations à l'échelle des espèces (étape 1) .....	96
1.2. Corrélations à l'échelle des espèces (étape 1) .....	97

1.2.1. Ensemble des espèces.....	97
1.2.2. Recherche de groupes émergents chez les graminées.....	99
1.3. Composition fonctionnelle (étape 2).....	101
1.3.1. Variations de composition botanique entre parcelles.....	101
1.3.2. Distribution des espèces et groupes émergents dans les parcelles.....	102
1.4. Relations entre la flore et descripteurs des pratiques agricoles (étape 3).....	104
1.4.1. Ensemble des espèces.....	104
1.4.2. Graminées.....	104
1.5. Evolution de la composition fonctionnelle en fonction des variables écologiques (étape 4).....	105
1.6. Résumé des résultats obtenus en 2004.....	108
2. Réponse des groupes fonctionnels pré-établis (typologie LDMC collection).....	108
2.1. Variations des groupes établis en collection sur le dispositif de 18 parcelles.....	108
2.2. Dominance des groupes établis en collection sur le dispositif de 18 parcelles...	109
3. Réponse des communautés (moyennes communautaires pondérées).....	110
3.1. Corrélations entre valeurs communautaires des graminées et des dicotylédones.....	110
3.1.1. Traits relatifs à la phase végétative.....	110
3.1.2. Traits relatifs à la phase reproductrice.....	112
3.2. Variations des valeurs communautaires des traits quantitatifs de graminées en fonction des facteurs écologiques.....	113
3.2.1. Corrélations entre traits et descripteurs des pratiques.....	113
3.2.2. Variations des traits entre modes d'utilisation en situation fertile.....	115
3.2.3. Variations des traits entre niveaux de fertilité au sein des pacages.....	116
3.3. Variations des traits qualitatifs à l'échelle de la communauté entière.....	117
3.3.1. Cycle de vie.....	117
3.3.2. Reproduction végétative (« clonalité »).....	117
3.3.3. Mode de pollinisation.....	117
3.3.4. Mode de dispersion des graines.....	119
4. Variations intraspécifiques.....	119
<b>Discussion.....</b>	<b>121</b>
1. Hypothèses concernant les différents mécanismes de réponse.....	121
1.1. Parcelles fertiles : importance de la compétition pour la lumière.....	122
1.2. Parcelles pacagées peu fertiles : avantages de la stratégie de conservation des ressources.....	124
1.3. Parcelles fauchées peu fertiles (PF et F) : des situations intermédiaires.....	126
2. Sources de variation des traits à l'échelle des communautés.....	126
3. Pertinence des différents traits à traduire la réponse des communautés.....	128
3.1. Traits végétatifs et reproducteurs.....	128
3.2. Qualités des traits.....	130
4. Complémentarité, intérêt et limites des différents niveaux de caractérisation de la végétation.....	131
4.1. Approches floristique et fonctionnelles.....	131
4.2. Groupes (émergents, fonctionnels) établis <i>in situ</i> vs groupes pré établis.....	132
4.3. Formes de croissance : représentativité des graminées.....	132
4.4. Espèces, groupes, moyennes communautaires.....	133
5. Conclusion : pertinence de l'approche fonctionnelle en situation agricole.....	135

<b>Chapitre II Variations de diversités spécifique et fonctionnelle intra-communautaires en réponse aux variations des pratiques.....</b>	<b>137</b>
<b><i>Introduction</i>.....</b>	<b>139</b>
<b><i>Matériel et méthodes</i> .....</b>	<b>141</b>
1. Indices de diversité spécifique .....	141
2. Diversité fonctionnelle .....	141
3. Distribution des valeurs de traits.....	144
4. Analyses statistiques .....	144
<b><i>Résultats</i>.....</b>	<b>145</b>
1. Diversité spécifique.....	145
1.1. Relations entre les différents indices de diversité spécifique.....	145
1.2. Variations de la diversité spécifique en fonction des facteurs écologiques .....	146
1.3. Diversité spécifique et formes de croissance .....	149
2. Diversité fonctionnelle .....	149
2.1. Relations entre les différents indices de diversité fonctionnelle.....	149
2.2. Relations entre indices de diversité fonctionnelle calculés sur différents traits..	150
2.3. Variations de la diversité fonctionnelle en fonction des facteurs écologiques ...	150
2.4. Influence des formes de croissance sur la diversité fonctionnelle .....	152
3. Relations entre la diversité spécifique et la diversité fonctionnelle.....	154
3.1. Communauté entière (= toutes les espèces présentes) .....	154
3.2. Communauté des graminées.....	154
<b><i>Discussion</i>.....</b>	<b>155</b>
1. Relations entre composantes de la diversité, diversités spécifique et fonctionnelle..	155
2. Facteur(s) structurant la diversité intracommunautaire.....	157
3. Influence des formes de croissance, représentativité des graminées .....	159
4. Intérêts et limites des indices de diversité fonctionnelle utilisés .....	159
<b>Chapitre III Variations des caractéristiques agronomiques en fonction des pratiques et de la composition fonctionnelle de la végétation.....</b>	<b>161</b>
<b><i>Introduction</i>.....</b>	<b>163</b>
1. Contexte de l'étude et problématique.....	163
2. Effets de la fertilité et de la nature des espèces sur les caractéristiques agronomiques : état de l'art.....	164
2.1. Croissance .....	165
2.2. Qualité de l'herbe .....	170
3. Relations entre caractéristiques agronomiques et traits fonctionnels : état de l'art ...	176
4. Hypothèses testées et questions posées.....	177
4.1. Hypothèses .....	177
4.2. Questions.....	178
<b><i>Matériel et Méthodes</i>.....</b>	<b>178</b>
1. Mesure des caractéristiques agronomiques .....	178
1.1. Caractéristiques relatives à la croissance .....	178
1.2. Caractéristiques relatives à la composition et à la qualité de la biomasse .....	183
2. Composition fonctionnelle .....	184
2.1. Traits communautaires moyens mesurés <i>in situ</i> .....	184
2.2. Types de graminées définis par la LDMC (typologie établie en collection) .....	184
3. Analyses statistiques .....	185

<b>Résultats</b> .....	<b>186</b>
1. Relations entre caractéristiques agronomiques .....	186
1.1. Comparaison entre communauté totale et graminées.....	186
1.2. Comparaison entre compartiments (feuilles, tiges, sénescents, net et brut) pour une même caractéristique.....	186
1.3. Comparaison entre différentes caractéristiques pour un même compartiment ...	187
2. Relations entre caractéristiques agronomiques et traits fonctionnels.....	187
2.1. Corrélations entre la croissance et les traits fonctionnels végétatifs.....	187
2.2. Corrélations entre la dynamique d'accumulation de biomasse et la phénologie	188
2.3. Corrélations entre composition et qualité de la biomasse et les traits fonctionnels	188
3. Relations entre caractéristiques agronomiques, fertilité et groupes fonctionnels pré-établis .....	190
3.1. Corrélations entre caractéristiques et types fonctionnels pré-établis (typologie LDMC).....	190
3.2. Variations des caractéristiques au sein des classes établies sur le type fonctionnel dominant.....	193
3.3. Variations des caractéristiques au sein de la classe 1 (type A dominant).....	193
3.4. Recherche d'indicateurs des variations des caractéristiques agronomiques .....	196
<b>Discussion</b> .....	<b>197</b>
1. Variations des caractéristiques associées à la croissance.....	197
2. Composition et qualité de la matière sèche.....	198
2.1. Proportion de matériel sénescents.....	198
2.2. Masse volumique.....	198
2.3. Rapport FT des graminées.....	198
2.4. Digestibilité .....	198
3. Traits d'effet.....	200
4. Analyse comparative des différents modes de caractérisation des communautés .....	200
4.1. Valeurs de traits communautaires <i>versus</i> types fonctionnels.....	201
4.2. Type fonctionnel dominant (classes de parcelles) <i>versus</i> variations d'un type ..	201
4.3. Relations entre indice de fertilité (IFG) et composition fonctionnelle (proportion type C).....	202
5. Représentativité de la communauté des graminées.....	202
<b>Chapitre IV Outils pour le diagnostic et la gestion des surfaces en herbe pérennes : pratiques et attentes des utilisateurs</b> .....	<b>203</b>
<b>Introduction</b> .....	<b>205</b>
<b>Matériel et méthodes</b> .....	<b>206</b>
1. Structure du questionnaire et type de questions posées .....	206
2. Principaux types d'outils concernés .....	207
2. Population visée et construction de l'échantillon.....	207
3. Traitement des réponses (codage et analyses statistiques).....	207
<b>Résultats</b> .....	<b>208</b>
1. Caractéristiques de la population des répondants .....	208
2. Fonctions et missions des répondants .....	208
2.1. Caractéristiques de l'activité .....	208
2.2. Types de surface et de production concernés.....	209
2.3. Enjeux des surfaces .....	210
3. Méthodes utilisées pour caractériser les surfaces en herbe pérennes.....	211

3.1. Méthodes de caractérisation du couvert (botanique, agronomique) .....	211
3.1.1. Description botanique de la végétation .....	211
3.1.2. Estimation des caractéristiques agronomiques.....	213
3.2. Méthodes de caractérisation des pratiques (fertilité et utilisation de l'herbe).....	213
3.2.1. Estimation de la fertilité .....	213
3.2.2. Caractérisation des pratiques agricoles .....	214
4. Analyse critique des outils de caractérisation des surfaces en herbe .....	214
4.1. Niveau de satisfaction .....	214
4.2. Principales qualités.....	215
4.3. Principales limites .....	216
5. Origine et rôle des méthodes.....	216
5.1. Origine des méthodes utilisées.....	216
5.2. Rôle du diagnostic dans l'activité et positionnement par rapport aux outils .....	217
6. Attentes relatives aux outils de caractérisation des surfaces en herbe .....	217
6.1. Expression d'un besoin par rapport aux outils .....	217
6.2. Qualités souhaitées pour les outils attendus .....	217
<b><i>Discussion</i></b> .....	<b>218</b>
1. Analyse critique de l'enquête réalisée : intérêt et limites.....	218
2. Les pratiques actuelles des conseillers et les perspectives en terme de construction d'outils.....	219
<b>Synthèse des résultats et perspectives</b> .....	<b>225</b>
<b><i>I. Synthèse des connaissances acquises sur le fonctionnement des communautés en réponse aux pratiques (composition botanique et fonctionnelle, caractéristiques agronomiques)</i></b> .....	<b>227</b>
1. Importance relative des facteurs étudiés (fertilité, utilisation).....	227
2. Principaux mécanismes identifiés .....	229
3. Traits de réponse et traits d'effet.....	230
4. Implications des patrons observées pour la gestion des parcelles.....	232
<b><i>II. Aspects méthodologiques pour l'étude des communautés : acquis et difficultés</i></b> .....	<b>234</b>
1. Caractérisation des gradients.....	234
2. Gamme de variation des facteurs écologiques et des traits.....	235
<b><i>III. Perspectives pour la mise en place des outils</i></b> : .....	<b>235</b>
1. Voies de simplification possibles .....	235
1.1. Pertinence de la forme de croissance « graminées » .....	235
1.2. Réduction du nombre d'espèces à mesurer .....	236
1.3. Utilisation de bases de données de traits .....	236
1.4. Trait isolé <i>versus</i> syndrome de traits.....	238
1.5. Utilisation de typologies d'espèces .....	238
1.6. Voies de simplification complémentaires .....	239
2. Validation des résultats dans d'autres contextes : une étape essentielle pour la généralisation .....	239
3. Besoins actuels des utilisateurs en terme d'outils et perspectives pour la construction .....	240
4. Intérêts de la modélisation.....	241
<b>Références bibliographiques</b> .....	<b>243</b>
<b>Listes des tableaux, figures, encadrés et schémas</b> .....	<b>263</b>
<b>Annexes</b> .....	<b>273</b>

Je dédie ce travail à mon grand-père maternel, parti bien avant de savoir que j'allais me lancer dans l'écologie et ce type d'aventure qu'est la thèse. Ayant fait partie de ceux qui m'ont éveillée à l'observation de la nature et des êtres vivants qui la peuplent, il aurait probablement aimé partager cette expérience dans les prairies...

*« L'herbe a ses élans, ses retombées, ses piétinements, ses arrêts, ses accélérations.  
L'expression de l'herbe n'est pas écrite une fois pour toutes.  
L'herbe progresse dans la lenteur de l'apparente ankylose végétale.  
En revanche, son écriture, variée à l'infini, est sans brouillon ni rature.  
A tel point que l'on peut dire que les herbes sont pareilles à des calligraphies »*

Denise Le Dantec  
Encyclopédie poétique et raisonnée des Herbes





## Remerciements

Ce manuscrit porte mon nom comme auteur ; il est bien évidemment le résultat d'un énorme travail d'équipe et n'aurait pas vu le jour sans l'aide scientifique et technique ainsi que le soutien moral de nombreuses personnes. J'espère n'oublier et ne froisser personne dans les pages qui vont suivre. Si l'aboutissement de ce travail est important - le manuscrit, la soutenance et les publications sont des étapes essentielles dans une thèse-, tout ce qui précède est aussi important. J'ai ainsi vécu cette expérience comme un véritable voyage initiatique. Comme dans tout voyage de ce type, il y a eu des moments de joie et des difficultés plus ou moins grandes à surmonter. J'ai ainsi appris à mieux me connaître, à découvrir le monde de la recherche et surtout ceux qui y travaillent. Merci donc à tous ceux qui m'ont permis d'arriver au bout de ce périple éprouvant et enrichissant à la fois, faisant de ce travail une aventure autant scientifique qu'humaine.

Merci tout d'abord à **Pablo Cruz** pour m'avoir offert l'opportunité de réaliser cette thèse et m'avoir intégrée à la tribu des « chasseurs de traits » (et nommée « Miss prairie » de l'équipe !). Cette thèse n'a pas été une période facile pour de multiples raisons ; j'espère cependant que ce travail répond aux attentes initiales. Un merci conjoint à Pablo Cruz et **Michel Duru** pour la confiance qu'ils ont témoignée vis-à-vis de mon travail et de ma gestion de ce projet de thèse dès le début, en acceptant que je prenne du temps pour dispenser des cours, en m'invitant à participer aux différentes réunions de recherche dans le cadre du GDR Utiliterres ou autre, en m'invitant à exprimer un avis critique sur leur travail, etc. Merci aussi pour m'avoir introduite, petite « écologue en herbe », au monde de l'Agronomie qui m'était pratiquement inconnu il y a trois ans et demi...Merci particulièrement à Michel pour sa disponibilité sur la dernière ligne droite (longue et rude !) et l'effet stimulant qu'il a pu avoir à mon égard. Merci aussi pour avoir su m'encourager quand il le fallait. Cette stimulation n'est pas sans lien avec son engouement passionné pour les questions scientifiques qu'il traite, sa capacité de travail hors norme et sa pugnacité face aux complexités des jeux de données... tout cela en faisant preuve d'une modestie qui « force » le respect ! Merci aussi pour sa capacité de synthèse et l'aide précieuse qu'il m'a apportée en m'aidant à faire émerger d'un « magma » de données les résultats les plus pertinents.

Merci aux membres du jury qui m'ont fait l'honneur de juger ce travail. Special thanks to **Carol Marriott** who accepted the challenge of reading and judging this (long) manuscript written in French ! Merci également à **François Gastal** et **Sandra Lavorel** qui, eux aussi, ont accepté la lourde tâche de rapporteur et su se rendre disponibles pour l'assumer pleinement. Merci à Sandra qui a su être à l'écoute des thésards du projet VISTA et qui m'a beaucoup apporté d'un point de vue scientifique. Un merci tout particulier à **Marie-Laure Navas** qui m'aura suivie depuis le début de cette thèse et qui a accepté de présider le jury. Enfin, merci à **Anne Farruggia** qui par ses différentes réflexions, toujours stimulantes, confirme l'intérêt de ce travail mené par l'équipe pour la gestion des prairies.

Merci à **Jean-Pierre Theau** pour tout ce qu'il a pu m'apprendre, de manière extrêmement claire et pédagogique, sur le fonctionnement des exploitations, des prairies d'un point de vue agronomique ou sur les besoins des animaux. De par sa position réellement à l'interface entre recherche et développement, ses apports ont été extrêmement importants dans la compréhension des enjeux et de la démarche de la construction d'outils. Merci aussi pour son savoir-faire sur le terrain, une aide très précieuse pour ce qui est des expérimentations *in situ*, toujours avec bonne humeur et humour. Merci encore pour sa patience infailible (« ô coquin de sort ! ») et sa disponibilité ; merci aussi pour m'avoir fait découvrir la région, m'avoir initiée à la fabrication de quelques spécialités culinaires, en famille, mais aussi pour l'écoute et les discussions plus personnelles que nous avons pu avoir... bref, plein de moments très riches dans cette thèse. Merci vraiment Jean-Pierre, car, sans ton soutien, ce travail n'aurait sans doute pas abouti...

Merci à **Eric Lecloux**, indispensable compagnon de terrain et de labo. sans qui toutes ces données n'auraient pas pu être acquises. Toujours curieux de tout apprendre et comprendre, de perfectionner les techniques et les protocoles, toujours sur le pont avant tout le monde (surtout moi !),

d'une énergie sans limite et d'une volonté sans faille. Merci pour toutes les discussions en route ou en triant l'herbe, qui m'ont aussi permis d'en connaître plus sur les moutons, l'élevage (ou tout autre chose !). Merci aussi à la regrettée Opium qui a partagé deux campagnes d'expérimentations à Ercé, avec une sagesse canine à toute épreuve.

Merci infiniment aux **éleveurs d'Ercé**, en particulier **Christian Carrère** et **Bernard Cau**, sans qui les expérimentations sur lesquelles reposent la quasi-totalité de cette thèse n'auraient pas pu se faire. Merci d'avoir accepté nos contraintes et laissé utiliser vos parcelles deux années de suite. Merci également à **Christian Micquel** et aux éleveurs de la Coopérative Jeune Montagne de Laguiole, **Francis Sabrié** et **Georges Micquel**, pour nous avoir permis de réaliser une expérimentation parallèle dans l'Aveyron. Merci à tous pour l'intérêt qu'ils ont porté à notre travail... et aux vaches pour avoir respecté nos exclos, alors que l'herbe qui poussait en abondance à l'intérieur les narguait! Merci aussi aux différents acteurs de la gestion des prairies (éleveurs et conseillers) que j'ai pu rencontrer lors des expérimentations, restitutions, réunions ou formations et qui m'ont permis de mieux appréhender les enjeux et le fonctionnement des exploitations...tout en étant toujours très ouverts à la discussion et prêts à partager leur expérience.

Un très grand merci à **Patrick Petitbon** et **Nathalie Seguin** pour avoir participé aux expérimentations sur le terrain, mais surtout pour avoir géré et analysé les centaines d'échantillons au laboratoire ; tout cela avec beaucoup de gentillesse et de disponibilité. Merci aussi à tous ceux qui nous ont aidé, dans la joie et la bonne humeur, pour les expérimentations notamment **Ponniah Tharmakulasingam**, **Benoît Gleizes**, **Paul Laurent**, **Donato Andueza**, **Julio** et **Dioneia Viegas**, **Enio Sosinski**, **Eric Kernéis**, **Olivier Théron**, **Nathalie** et **Pascal** de l'INRA de St Laurent de la Prée, **Nathalie Rousse**, **Camille** et **Amandine Theau**.

Merci aux membres de mon comité de thèse qui m'ont suivie pendant trois années : **Philippe Grieu**, **Blaise Touzard** et **Marie-Laure Navas**. Merci Philippe en particulier pour m'avoir offert l'opportunité de réaliser les enseignements à l'ENSAT, en me laissant toute liberté pour monter certains cours. Merci Blaise pour m'avoir aidée sur certains traitements statistiques des données, tout en essayant de me rassurer sur mes capacités ! Merci enfin à Marie-Laure qui a su être à l'écoute, accueillante, attentive et stimulante à des périodes cruciales de cette thèse. Merci vraiment pour m'avoir prodigué des conseils personnels et scientifiques.

Merci également à **Eric Garnier** qui a aussi su m'écouter et me conseiller sur de nombreux aspects. Merci pour sa patience face à mes innombrables questions, notamment sur la base de données VISTA, avec toujours beaucoup d'humour.

Merci à **Claire Jouany** qui m'a fourni quelques rudiments en sciences du sol et qui a toujours été à l'écoute ; merci à **Laurent Hazard** qui s'est penché à plusieurs reprises sur mon travail pour m'aider à y mettre un peu d'ordre, merci aussi pour les lectures partagées et les discussions personnelles. Merci aux nombreux autres chercheurs de l'UMR qui m'ont aidée à progresser dans mon travail, notamment **Danièle Magda**, **Eric Justes**, **Pierre-Louis Osty** et **Jacques-Eric Bergez**.

Merci à tous ceux avec qui j'ai pu échanger lors des réunions du GDR Utiliterres (**Frédérique Louault**, **Catherine Roumet**, **Stéphanie Gaucherand**, **Aurélien Thébault**...). Merci aussi à **Philippe Choler** pour m'avoir initiée à l'univers d'ADE4 et aux subtilités des analyses multivariées, avec une pédagogie sans égale (qualité vitale dans ce domaine ardu !).

Merci aux différents **membres du projet VISTA** qui ont suivi mes interventions en anglais, et dont les contributions m'ont permis de mieux situer mon sujet de thèse. Merci aussi aux **thésards du projet** pour avoir partagé avec moi leur expérience, en particulier **Fabien Quétier** et ma chère **Elena Kazakou**, avec qui les discussions ont été riches.

Merci à **Areski Zerourou**, **Denis Baudet** et **Nicole Bosc** pour m'avoir aidée face aux difficultés (subtilités ?) du monde informatique. Merci aussi aux secrétaires de l'unité, **Geneviève Santoro** et **Béatrice Vannier**, ainsi qu'à **Françoise Roux** et **Lucette Gabet** pour avoir été là quand il le fallait, pour faire face à des situations administratives souvent compliquées.

Merci également aux **participants à l'enquête « outils »** : ceux qui ont permis de compléter les listes de destinataires (notamment **ML Navas**, **Yves Rauzy**, **Jean Foucras**, **A. Farruggia**),

d'améliorer le questionnaire ou de diffuser l'information, en particulier **Violette Alléard**. Un immense merci également à tous ceux qui ont pris le temps d'y répondre. Merci aussi à **Hélène Cettolo**, sociologue, pour avoir traité statistiquement les réponses à cette enquête « outils ». Enfin, merci à **Olivier Théron** qui a participé à cette enquête en tant que conseiller agricole et qui m'a ensuite permis de mieux comprendre les réalités auxquelles ils sont confrontés.

Merci aux différents stagiaires (**Pauline Prévot, Loris Besnard, Jean-Michel Geniez et Pierre-Marie Le Henaff**) qui m'ont aidée lors des expérimentations pour acquérir les données et les traiter. Au-delà de l'aide non négligeable qu'ils ont fournie dans des conditions parfois difficiles, ils m'ont permis de m'exercer à l'encadrement et soumise à de multiples questions qui m'ont aidée à réfléchir sur plein d'aspects de ce sujet. Merci aussi aux autres stagiaires qui ont passé du temps au labo sur d'autres expérimentations/sujets (**Aude, Delphine, Emilien, Isabelle, Nicolas...**).

Merci aux **étudiants de l'ENSAT et de la classe préparatoire du Lycée Ozenne** qui m'ont donné la chance de me lancer dans l'enseignement, en acceptant de s'ouvrir au monde délicat de la reconnaissance botanique ou de s'initier à l'écologie (assis dans l'herbe pour mieux l'appréhender!). Une expérience riche en apprentissage pour ma part et qui me laissera de bons souvenirs et une profonde envie de développer la diffusion et le partage des connaissances scientifiques et naturalistes. Merci aussi à **Bruno Dagues**, directeur du CIES Midi-Pyrénées, qui m'a fait confiance pour monter et animer un projet d'atelier avec des doctorants moniteurs afin d'intervenir dans les lycées sur le thème de la recherche. Merci à ces doctorants d'avoir joué le jeu et d'avoir permis ainsi la concrétisation de ce projet, initié 2 ans auparavant au sein de SINTHèse.

Un immmmmmense merci à la **communauté des thésards, post- et pré-doctorants de l'INRA de Toulouse** qui m'ont accompagnée pendant toute ou partie de cette thèse. Merci donc à **Jane, Laure, Estelle, Matthieu, Pierre, Héloïse, Marie, Frédéric, Antoine, Ciprian, Vahid, Anne, Marie-Pierre, Maya et Myriam** qui ont accompagné mes rires, supporté mes « colères » et mes baisses de moral, en plus de ma lenteur (apparente)! Merci pour tous ces moments partagés au labo ou en dehors, qui permettaient d'évacuer le stress de la thèse ou de s'aider face aux difficultés communes, notamment d'un point de vue statistique, conceptuel ou personnel. Merci pour tous les services rendus au pied levé ! Un merci tout particulier à Estelle, Jane et Laure qui ont été de grandes confidentes, qui ont toujours su être là dans les moments difficiles pour me remettre sur le droit chemin, et qui sont donc pour beaucoup dans l'aboutissement de ce travail.

Merci aussi à tous ceux de **l'association des doctorants de l'INPT, SINTHèse**, qui m'ont fait confiance pendant plus de 3 ans. Vous m'avez ainsi permis de m'ouvrir aux autres thèmes de recherche (de l'électronique à la sociologie), de me rendre compte de ce qui se passait en bien ou en mal dans les différents labos de recherche et de me lancer dans divers « combats » pour les droits et devoirs des doctorants et en faveur de la recherche au sens large. Merci donc à **ma chère Caroline, Boris, Patrick, Philippe, Céline, Christelle, François, Marion, Ludovic, David, Laurence, Bertrand et encore Jane** qui a été celle qui m'a fait sauter le pas pour rejoindre cette bande de thésards, prêts à consacrer une bonne part de leur temps et énergie pour mieux faire (re)connaître le statut complexe de doctorant (« vieil étudiant ou jeune professionnel » ?!).

Merci aussi à **Jorge Cham**, que je ne connais pas personnellement mais qui par l'intermédiaire de ses « PhD comics » (Piled Higher and Deeper) m'a permis d'avoir de vrais fous rires salvateurs, tout en me rendant compte à quel point certaines conditions de vie et habitudes du doctorant, qu'elles soient positives ou négatives, ne connaissent pas de frontières ... ! Faire connaissance avec mon double Cecilia et découvrir le sens du mot « procrastination » ont été de grands moments !

Merci aussi à tous ceux qui m'ont offert quelques « soupapes » vitales, surtout sur la fin de cette thèse. Merci notamment à mes nouveaux compagnons de Planète Sciences, notamment **Béregère et Geoffrey**, ainsi que les élèves du collège Reynerie. Merci aussi à **mes professeurs de danse contemporaine et tous les cinéastes, écrivains, danseurs et musiciens** qui m'ont permis de m'évader régulièrement, pendant quelques heures, de mon quotidien « trop » scientifique...

Merci aussi à mes amis qui malgré la distance et le peu de temps que je leur ai consacré durant ces années de thèse ont été présents d'une façon ou d'une autre et m'ont aidée à aller jusqu'au bout. Merci notamment à **Céline, Mélanie, Akli** et enfin **Grégory** qui a toujours su me « dépanner » depuis mon DEA en prenant le temps de m'écouter...

Merci à tous ceux que je n'ai pas encore cités et qui ont croisé ma route ou partagé un bout de chemin avec moi et qui ont, d'une façon ou d'une autre, participé à ce travail.

Merci à **mes parents, ma sœur Camille et mes « beaux-parents »** d'avoir accepté mon peu de disponibilité et mon éloignement géographique. Merci à vous pour être venus me rendre visite régulièrement depuis cette chère et lointaine Bretagne, histoire de partager quelques balades ou bons petits plats, merci pour s'être préoccupés de mon moral et de ma santé ou encore pour m'avoir faire rire à distance !

Merci aussi à mes deux chats (et oui, je suis incorrigible !) qui m'ont accompagnée, avec patience et constance, surtout pendant ma longue période « d'isolement rédactionnel » à domicile ! Merci donc à **Bidibulle** (qui m'aura même suivie 3 semaines à Ercé, où on aurait pu faire une manip. plus poussée sur l'herbivorie féline !) et **Woody** pour m'avoir détendu les zygomatiques quand j'en avais besoin grâce à leurs attitudes inégalables !

Merci infiniment enfin à celui qui a partagé (subi ?) au plus près cette expérience, même si la distance nous a souvent « séparés »... Un de plus sans lequel cette thèse n'aurait pas abouti. Merci donc à toi, **Jaoua**, cher lutin des bois moussus, qui a été là pour écouter le fruit de mes dernières réflexions, mes doutes récurrents, et qui m'a même aidée dans mes expérimentations ; toi qui a su me calmer, me reconforter quand ça n'allait vraiment plus, mais aussi partager mes moments de joie et de rires. Toi qui a su me mijoter de bons petits plats pour me redonner des forces et m'offrir quelques parenthèses salutaires au cours de cette longue période, au cœur des Pyrénées ou ailleurs, et enfin qui a accepté ce « ménage à trois » un peu particulier avec cette « ogresse » de thèse et tous les désagréments que cela comporte, notamment le peu de temps disponible à deux. J'espère ne pas avoir épuisé ton capital « patience et écoute » !

Ce travail de thèse a été financé par la Communauté européenne dans le cadre du projet VISTA (EVK2-2001-000356, 2002-2005) :  
Vulnerability of Ecosystem Services to Land Use Change in Traditional  
Agricultural Landscapes

Ce travail a été permis grâce à l'accueil de l'UMR 1248 ARCHE  
« AgRosystèmes Cultivés et Herbagers » de l'INRA de Toulouse.

Que la Communauté européenne et l'INRA soient ici remerciés pour m'avoir  
fourni les moyens nécessaires à la réalisation de cette thèse.



# **Introduction générale**





## Introduction générale

### I. Contexte général

Les prairies naturelles représentent en France comme en Europe une surface importante ; ainsi, en 2003, elles représentaient en France les deux tiers des surfaces toujours en herbe (STH)<sup>1</sup> soit environ 6,7 millions d'hectares (Agreste, cf Huyghe *et al.* 2005). Ces surfaces revêtent une importance encore plus forte dans les zones dites « marginales » ou défavorisées telles que les zones de montagne où les contraintes du milieu (topographie notamment) rendent « obligatoires » l'utilisation de ce type de couvert (Marriott *et al.* 2004). Ces couverts sont également importants pour les agriculteurs investis dans une démarche d'agriculture durable (réduction des coûts de production, réduction des intrants, etc.) et/ou biologique. De plus, les prairies sont aujourd'hui considérées comme des **systèmes multifonctionnels**. En effet, au-delà de leur fonction agricole classique (cf production de ressources fourragères), les prairies ont également un rôle environnemental dans le sens où elles contribuent au maintien d'habitats ouverts et sont source d'une certaine biodiversité ; certaines espèces, végétales ou animales, étant inféodées aux prairies. Malgré ces différents avantages, la surface des prairies, comme de la plupart des surfaces pérennes herbacées, diminue fortement pour différentes raisons (baisse de 2 millions d'hectares pour les STH et de 1,4 pour les prairies entre 1990 et 2003 en France, source Agreste, cf Huyghe *et al.* 2005). Cette diminution résulte notamment de l'abandon des terres du fait de la déprise agricole. Des parcelles les moins mécanisables sont également abandonnées (difficulté d'accès, pentes fortes, etc.). Par ailleurs, certaines parcelles continuent d'être exploitées mais subissent une extensification et évoluent progressivement vers des communautés de petits ligneux voire, à terme, des forêts. Enfin, d'autres parcelles sont plus intensément utilisées (e.g. parcelles de fond de vallée, plus faciles à exploiter). Ces changements d'utilisation des terres peuvent modifier profondément les caractéristiques (composition, structure, diversité) et par conséquent le fonctionnement des prairies, que ce soit à l'échelle des parcelles ou plus largement des exploitations agricoles et du paysage. De nombreuses études et projets s'intéressent à ces changements et à leurs effets sur le fonctionnement des écosystèmes. C'est notamment le cas du projet européen VISTA<sup>2</sup> dans le cadre duquel cette thèse a été effectuée. Pour comprendre les effets de ces changements, il est nécessaire de s'intéresser au fonctionnement des végétations prairiales et notamment aux facteurs responsables de leur structuration.

---

<sup>1</sup> Par « surfaces toujours en herbe », nous entendons les prairies semées ayant évolué depuis vers une végétation « naturelle » (prairies de longue durée), les prairies naturelles, les estives et les parcours à dominante herbacée.

<sup>2</sup> Vulnerability of Ecosystem Services to Land Use Change in Traditional Agricultural Landscapes (2002-2005)

## 1. Facteurs responsables de la structuration des communautés<sup>3</sup>

Les différentes conditions abiotiques, notamment climatiques, représentent un premier niveau de « filtre écologique » et déterminent ainsi le pool d'espèces susceptibles de se maintenir dans une zone géographique plus ou moins large (Keddy 1992). Au niveau d'une zone plus restreinte (e.g. une exploitation agricole), ce sont le plus souvent les pratiques agricoles<sup>4</sup> qui sont considérées comme les facteurs déterminants de l'évolution des couverts prairiaux (Vivier 1990). La végétation est ainsi vue comme le « reflet et la synthèse de la combinaison milieu-pratiques » (Vivier 1990). Ce sont aussi en général les seuls **leviers d'action** dont disposent les agriculteurs. Comme nous allons le voir par la suite, **ces pratiques représentent donc un facteur essentiel dans la dynamique et le maintien des prairies**, ce qui rend cet écosystème dépendant de l'action de l'homme et des animaux (Huyghe *et al.* 2005). Ces pratiques peuvent être caractérisées de différentes manières. **Elles peuvent notamment être décrites en référence aux principaux facteurs écologiques décrits dans la littérature.**

Grime (1974) distingue deux principaux facteurs « externes » responsables de la structuration des communautés : le stress et la perturbation<sup>5</sup>.

Le **stress** correspond à tout facteur, souvent abiotique, qui limite la croissance de toute ou partie de la communauté (déficience en éléments minéraux, températures faibles, manque d'eau, de lumière...) (Grime 1977). Dans le cas des prairies naturelles, en dehors de la limitation potentielle par le climat, l'azote (N) et le phosphore (P) constituent les principaux éléments limitant la croissance des plantes (e.g. Tilman 1985, Koerselman and Meuleman 1996). **La disponibilité en éléments minéraux, induisant un niveau de stress plus ou moins fort, peut être modifiée par les pratiques.** La fertilisation est le moyen le plus direct pour agir sur le niveau de nutrition minérale de la prairie. Le prélèvement de biomasse par fauche ou pâturage, induisant une exportation de nutriments, peut contribuer à baisser la fertilité. Des « retours » sont par ailleurs possibles dans des situations de pâturage via les fèces des animaux.

**Fauche et pâturage sont principalement vus comme des perturbations.** Pour Grime (1974), la perturbation correspond à tout facteur engendrant une perte de biomasse pour la plante en causant sa destruction partielle ou totale. Pour Pickett et White (1985), la perturbation recouvre une notion plus large. Ils la définissent ainsi comme « tout événement temporel discret qui perturbe la structure de l'écosystème, de la communauté ou de la population et qui modifie la disponibilité des ressources et l'environnement physique ». **La notion de perturbation n'exclue pas le fait que celle-ci fasse partie intégrante du système et représente un des éléments essentiels à son équilibre, qui est donc bien un équilibre dynamique. Les écosystèmes pâturés et/ou fauchés sont dans ce cas de figure.** La perturbation peut être décrite par sa **nature** (dans notre cas, le mode d'utilisation) **et son**

<sup>3</sup> Les communautés sont ici définies comme des ensembles d'organismes, appartenant à différentes espèces, qui coexistent au sein d'un habitat et interagissent au travers de relations trophiques et de « voisinage ». Dans l'ensemble de ce manuscrit, les communautés correspondront uniquement aux communautés végétales.

<sup>4</sup> Les pratiques agricoles sont définies par les agronomes comme des « activités élémentaires, des manières de faire ou d'agir, réalisées dans une perspective de production » (Vivier 1990).

<sup>5</sup> Lorsque la perturbation consiste en un pâturage par des herbivores, ce facteur est assimilé à un facteur biotique.

**régime** i.e. son intensité, sa fréquence, sa date d'occurrence, etc. L'effet de la perturbation sur la végétation dépendra de la combinaison des différentes composantes de ce régime.

**Suivant leur intensité et leur type respectifs, stress et perturbation peuvent jouer sur un facteur biotique important : la compétition.** Ainsi, une compétition forte pour la lumière induite par une forte disponibilité en éléments minéraux peut être réduite par un prélèvement de biomasse par le pâturage qui « ouvre » le couvert et facilite donc l'accès à la lumière. Plusieurs définitions existent pour décrire le phénomène complexe qu'est la compétition. Grubb (1992) relève ainsi deux grands types de définitions, en partie complémentaires. La compétition peut être définie par le fait que les plantes voisines utilisent les mêmes ressources (lumière, eau, éléments minéraux, espace) (Grime 1974). La compétition est ici vue comme un mécanisme. D'autres définitions se concentrent plus sur l'issue de cette compétition i.e. l'effet négatif (en terme de croissance, de reproduction) qu'elle peut avoir sur l'espèce qui la subit. De nombreux auteurs se sont intéressés à la question et des nuances ont été apportées sur ce processus complexe. Goldberg (1990) a ainsi distingué la réponse à la compétition de son effet<sup>6</sup>. Welden and Slauson (1986) ont pour leur part introduit les notions d'intensité et d'importance de la compétition. L'intensité de la compétition est à relier directement aux processus de la compétition actuelle (réduction de paramètres physiologiques, de la croissance, de la fécondité...). L'intensité est ainsi définie comme le niveau de contrainte imposé par la compétition sur un organisme. L'importance se définit comme « le degré relatif par lequel la compétition contribue à la diminution générale du taux de croissance, du métabolisme, de la fécondité, de la survie ou du succès reproducteur d'un organisme par rapport à ses conditions optimales ». Cette notion fait donc plus référence aux « résultats » de la compétition passée (cf exclusion compétitive, différenciation des niches, etc). L'importance est relative : son influence sur la structuration des communautés dépend de la part relative des autres processus en jeu (stress abiotiques, perturbation...). Intensité et importance ne sont pas obligatoirement corrélées. La compétition interspécifique en situation naturelle, dans un contexte plurispécifique, est très délicate à caractériser puisqu'elle implique potentiellement de nombreux mécanismes et nécessite donc des approches complémentaires (expérimentations et observation de situations naturelles) (Tilman 1987a). De plus, la compétition peut avoir joué un rôle important à un moment et les espèces présentes ont pu différencier leur niche (grâce à la variabilité intraspécifique des traits) et donc coexister ; la compétition dans ce contexte est alors moindre aujourd'hui (Welden and Slauson 1986).

*Dans le cas particulier de notre étude, nous n'avons pas réalisé d'expérimentation permettant d'évaluer directement l'intensité ou l'importance de la compétition. Seules des hypothèses pourront donc être formulées en lien avec les différents résultats obtenus et la connaissance des deux facteurs que sont le stress et la perturbation, induits par les pratiques.*

---

<sup>6</sup> La réponse concerne la façon dont la plante est capable de se maintenir avec d'autres individus/espèces i.e. de croître et/ou se reproduire alors que les ressources sont peu disponibles. L'effet compétitif correspond à la capacité d'un individu à limiter la croissance/reproduction des plantes voisines via l'acquisition des ressources.

## 2. Les pratiques sont source de diversité et... de complexité

Ces différents facteurs et leurs interactions structurent donc les communautés prairiales. Les assemblages d'espèces au sein des communautés correspondront ainsi à des regroupements d'espèces présentant des préférences d'habitat proches (e.g. capacité à se maintenir en situation peu fertile). Cependant, selon le concept de différenciation des niches écologiques, les espèces doivent aussi se différencier suffisamment pour pouvoir coexister (Weiher *et al.* 1999). Les pratiques, suivant les contraintes qu'elles induisent, vont donc générer une diversité plus ou moins importante et ce à différents niveaux.

Les prairies naturelles se caractérisent notamment par une forte diversité intracommunautaire (ou intraparcellaire), animale comme végétale. **Les pratiques agissent sur cette diversité intracommunautaire** (ou intraparcellaire), en « créant » des conditions plus ou moins favorables à la coexistence des différentes espèces, notamment suivant le niveau de compétition (Tilman 1986b).

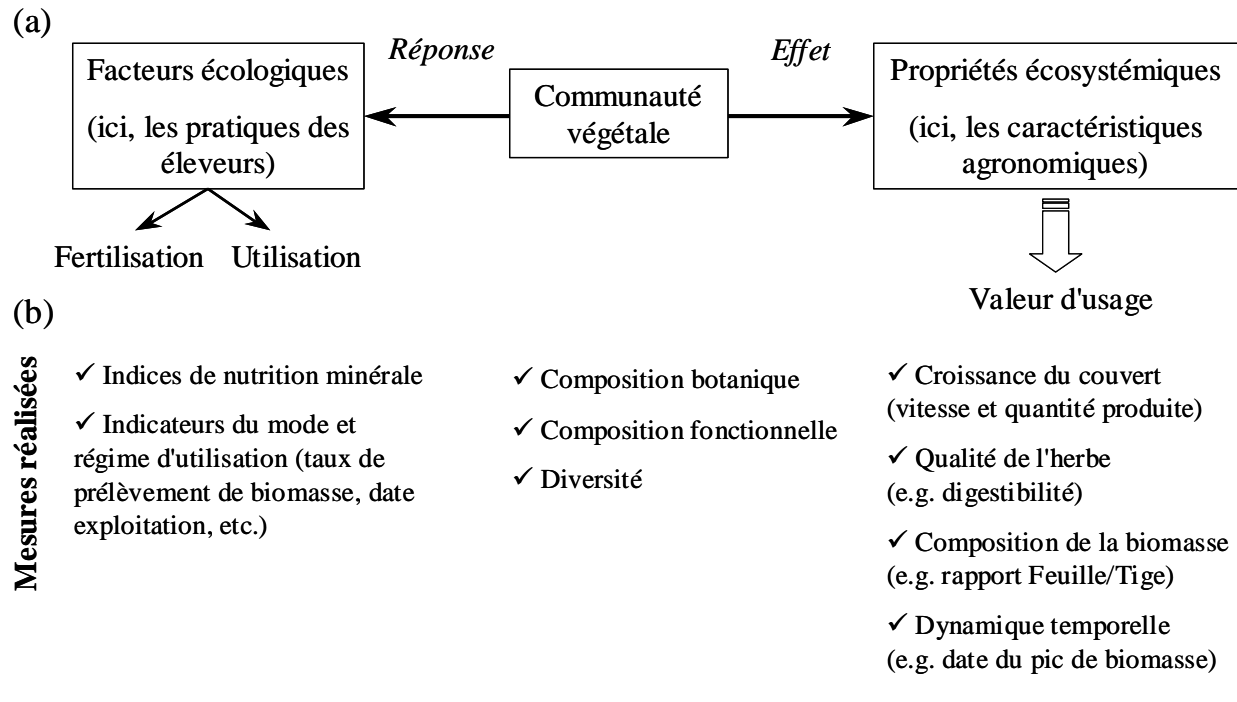
**Les pratiques génèrent également une diversité au niveau interparcellaire**, essentielle pour le fonctionnement de l'exploitation agricole. **Les différentes pratiques et les communautés végétales associées permettent, en effet, de remplir des fonctions différentes** (au sens agricole du terme, cf Fleury *et al.* 1995, Bellon *et al.* 1999). **Ces différentes fonctions impliquent des caractéristiques particulières du couvert qui sont rassemblées sous le terme de « valeur d'usage » (VU)**. Jeannin *et al.* (1991) définissent cette valeur d'usage comme l'ensemble des caractéristiques nécessaires pour remplir une fonction donnée. Cet usage, et par là même la valeur associée, peut être qualifié d'agricole ou d'environnemental suivant les fonctions considérées. Dans le premier cas (VU agricole), la fonction peut concerner l'alimentation du troupeau (e.g. production de foin, herbe disponible au pâturage en été) et les caractéristiques seront qualifiées d'agronomiques (e.g. quantité maximale de biomasse produite, souplesse d'exploitation) ; dans le second cas, l'expression « propriétés de l'écosystème » sera préférée (e.g. diversité spécifique intraparcellaire, décomposition de la matière organique). Ce découpage est quelque peu artificiel et des recouvrements sont possibles<sup>7</sup>.

**Les pratiques ont un effet, plus ou moins direct, sur la valeur d'usage, au travers de leurs effets sur les communautés (structure, composition, diversité)**. Ces liens sont résumés dans l'Encadré 1 ci-contre (partie a). Les propriétés de l'écosystème peuvent aussi avoir un effet en retour sur l'environnement biotique et abiotique (e.g. appauvrissement du milieu du fait d'une litière peu décomposable), effet non précisé sur le schéma.

---

<sup>7</sup> Bien que l'expression « propriétés écosystémiques » ait une acception plus large que « caractéristiques agronomiques », nous aurons tendance, dans ce travail, à l'utiliser comme synonyme.

**Encadré 1 : Relations entre facteurs écologiques et propriétés des communautés végétales via leur composition, structure et diversité (a).** La réponse correspond aux mécanismes permettant à la communauté végétale de s'adapter aux différents facteurs écologiques. L'effet concerne la manière dont les espèces, via leurs caractéristiques propres (traits), influencent les propriétés de l'écosystème (Lavorel et Garnier 2002). Les mesures réalisées dans le cadre de la thèse pour rendre compte des différents ensembles sont précisées en-dessous (b).



### 3. La compréhension du fonctionnement des prairies : un point de rencontre entre écologie et agronomie

Le lien entre pratiques et communauté végétale (cf Encadré 1, partie a) est particulièrement complexe à définir (Vivier 1990). Les niveaux de variations (intra- et inter-communautaires) et la diversité générée rendent difficile la compréhension de ce lien. De plus, les liens entre pratiques et valeur d'usage ne sont généralement pas directs. Les pratiques, i.e. les facteurs stress, perturbation et compétition, peuvent varier grandement entre communautés et avoir des effets complexes suivant leurs interactions. Par ailleurs, l'identification des effets respectifs de chaque facteur est d'autant plus délicate que fertilité et utilisation (i.e. perturbation) sont en général interdépendants dans les systèmes prairiaux (Vivier 1990). Or la compréhension du fonctionnement des communautés prairiales, et plus précisément la compréhension des effets des pratiques sur les différentes composantes de la végétation, est essentielle pour pouvoir gérer ces prairies et prédire les conséquences des changements de pratiques.

Afin d'approfondir ces liens entre pratiques et végétation, de nombreuses recherches en écologie ont été menées. Naturellement, la recherche et le développement agronomiques s'intéressent également de près à ces questions. **Dans les deux cas, le problème de la caractérisation de ces communautés complexes, préalable essentiel à l'analyse des relations pratiques-végétation, s'est posé.** Dans le domaine agronomique, et en particulier dans le monde du conseil agricole, cette difficulté se retrouve notamment au niveau des outils de diagnostic des prairies.

### 3.1. Le cas de l'agronomie et des outils de diagnostic

**Par outil, nous entendons à la fois le support matériel permettant d'effectuer des mesures, les procédures de recueil de ces informations ainsi que les règles d'interprétation de ces informations** (cf définition détaillée par Cerf and Meynard 2004). Le diagnostic s'appuie sur une évaluation des caractéristiques des prairies. Il repose souvent sur des **indicateurs** mesurés sur la végétation. Ce diagnostic est un préalable aux propositions de gestion. Pour être utile, il doit donc informer sur le fonctionnement de la végétation et, en particulier, sur l'effet des pratiques sur la valeur d'usage (Dorioz *et al.* 1991). Les propositions de gestion préconisées visent à trouver une adéquation, par un ajustement des pratiques, entre les prairies et les objectifs des agriculteurs<sup>8</sup>.

Dans les prairies semées mono- ou bi-spécifiques (e.g. mélange ray-grass- trèfle blanc), les espèces présentes correspondent en général à des variétés sélectionnées. De ce fait, certaines de leurs caractéristiques sont bien connues et des conseils de gestion sont disponibles (e.g. dates d'exploitation par rapport à la précocité phénologique et aux objectifs de production et/ou de qualité). **Ces informations sont difficilement transposables dans le cas des prairies naturelles du fait de l'absence de ces variétés sélectionnées. Par ailleurs, le nombre important d'espèces limite, de toutes façons, l'acquisition de ces connaissances. Plusieurs outils existent cependant, présentant plus ou moins de limites. Les méthodes basées sur des relevés botaniques sont souvent utilisées et cumulent plusieurs inconvénients. Elles posent notamment le problème de l'acquisition de compétences au niveau de la reconnaissance<sup>9</sup>, du temps nécessaire sur le terrain et du choix des espèces à prendre en considération** (relevé exhaustif *versus* espèces dominantes). Même avec un relevé complet et des connaissances sur l'écologie des espèces (e.g. l'utilisation d'espèces indicatrices ayant des préférences d'habitat différentes, Delpech 1993), l'interprétation des relevés reste difficile. La relation entre la seule composition floristique et les caractéristiques agronomiques est encore moins directe (Plantureux *et al.* 1992) et les outils mobilisant essentiellement cette approche ont donc un intérêt limité. Différentes approches ont donc été utilisées pour coupler ces relevés avec des critères plus informatifs de la réponse aux pratiques ou des caractéristiques agronomiques. C'est le cas de l'approche

---

<sup>8</sup> De tels outils peuvent aussi servir aux gestionnaires d'espaces naturels en terme de gestion de la « biodiversité » et de maintien d'habitats patrimoniaux même si des adaptations spécifiques seront probablement nécessaires dans ce cas du fait des différences d'objectifs.

<sup>9</sup> Les relevés botaniques effectués précocement dans la saison (e.g. au stade végétatif) pouvant s'avérer d'autant plus délicats que peu de clés de détermination existent à ce stade.

basée sur les indices spécifiques (relatifs notamment à la qualité fourragère des espèces) permettant de déterminer une « **valeur pastorale** »<sup>10</sup> (Daget and Poissonet 1971). Cependant, cette approche pose le **problème de la généralisation de l'outil**. Plusieurs espèces abondantes dans d'autres zones que le référentiel d'origine de la méthode (Margeride, Massif central) peuvent en effet être absentes de la liste initiale. Or, la méthode de calcul de l'indice spécifique est difficile à reproduire et il est donc difficile d'estimer les valeurs relatives à ces « nouvelles » espèces. De plus, cet indice spécifique correspond à une « note » globale invariante qui ne permet pas de distinguer les notions de qualité et de quantité, sans parler de tous les aspects de saisonnalité/temporalité, particulièrement importants étant donné les fortes variations au cours de l'année (en fonction notamment des stades phénologiques). **D'autres outils couplent une évaluation (simplifiée) de la composition botanique à des critères physiologiques** (port des plantes, structure du couvert) **et morphologiques** (e.g. largeur de feuilles). C'est le cas de la typologie établie par le GIS Alpes du Nord (Jeannin *et al.* 1991). Cette typologie se révèle nettement plus performante que les autres approches présentées ci-dessus puisqu'elle permet explicitement de faire le lien avec les pratiques et la valeur d'usage. Cependant, elle ne s'applique que dans le contexte particulier des Alpes.

### 3.2. Le cas de l'écologie et de l'approche fonctionnelle

Comme dans le cas du conseil en agronomie, l'analyse de la réponse des communautés aux pratiques sous l'angle unique de la composition botanique montre rapidement ses limites. Cette approche restreint notamment la comparaison entre études (méta-analyses) et par conséquent l'identification de patrons de réponse généraux (induits par des mécanismes similaires et récurrents). Les écologues ont ainsi cherché à **simplifier** la lecture de la végétation et à en approcher plus **facilement** le fonctionnement, tout en conservant une **approche généralisable**. Les prémices d'une telle approche sont anciens (cf Théophraste au 3<sup>ème</sup> siècle avant J.C., cité par Weiher *et al.* 1999) mais son développement s'est particulièrement accéléré depuis les années 1990 (voir aussi le travail sur les stratégies CSR de Grime 1974). **L'approche fonctionnelle repose sur l'utilisation de traits fonctionnels, i.e. de caractéristiques biologiques des espèces (morphologiques, physiologiques, phénologiques, démographiques, etc.). Ces traits étant reliés, directement ou non, aux différentes fonctions des plantes<sup>11</sup>, ils permettent d'identifier des groupes présentant un fonctionnement similaire. Un groupe fonctionnel, établi sur le partage de valeurs de traits communes (= attributs), peut en effet être considéré comme un ensemble d'espèces qui accomplissent une fonction similaire dans l'écosystème** (Gitay and Noble 1997). Ces espèces ne présentent pas forcément de liens phylogénétiques. Lavorel et Garnier (2002) apportent une nuance à la définition de ces groupes, distinguant d'une part **les groupes** (et les traits qui permettent de les définir) **de réponse**, d'autre part, les **groupes** (et traits) **d'effet** (cf Encadré 1, partie a). Les premiers concernent les espèces présentant une même réponse aux variations des facteurs écologiques. Les seconds, des espèces ayant un effet similaire sur les

<sup>10</sup> Cette valeur permet d'estimer un chargement animal adéquat.

<sup>11</sup> Ces aspects seront développés ultérieurement dans le chapitre « Etat des connaissances relatives à la réponse des communautés aux pratiques »

propriétés de l'écosystème (par rapport à la productivité primaire, aux flux biogéochimiques, etc.). **Ces traits permettent ainsi de réduire le nombre d'entités considérées** (passage des espèces aux groupes, Diaz *et al.* 1999b) **tout en intégrant des informations nouvelles à la liste d'espèces, de par le lien avec le fonctionnement écologique des plantes.** La généralisation est possible à partir du moment où les relations entre traits et fonctions sont retrouvées sur la majorité des plantes (Westoby 1998) et que l'on ne passe plus par une identification explicite des espèces botaniques (ce qui résout le problème des flores différentes ou mal connues, Diaz *et al.* 1999a).

Cette approche s'est révélée pertinente pour rendre compte de la réponse de la végétation sur des gradients (climatiques, d'utilisation...) importants (e.g. Diaz *et al.* 1992). Elle a été utilisée pour analyser les réponses des communautés à différentes perturbations (pâturage, feu...) ainsi que pour comprendre les effets de la composition fonctionnelle sur les propriétés des écosystèmes (productivité, résilience/stabilité, cycles biogéochimiques).

L'approche fonctionnelle semble également pouvoir apporter des solutions appropriées à une problématique agronomique. **Cependant, les études réalisées en écologie concernent souvent des échelles d'espace et de temps différentes de celles considérées en agronomie.** En effet, dans le contexte agronomique, le diagnostic se fait principalement à l'échelle de l'exploitation (souvent via des mesures parcellaires) i.e. sur un espace relativement réduit impliquant **des gradients de facteurs écologiques moins importants** (cf un seul type d'écosystème analysé, pas de gradients allant de situations subissant une pression de pâturage intense à des parcelles abandonnées, etc). Se pose donc la question d'une caractérisation de la végétation plus fine pour rendre compte de ces variations réduites. De plus, les propriétés agronomiques (production de biomasse, digestibilité, composition de la biomasse) varient énormément au cours de l'année (Plantureux *et al.* 1992). Les paramètres à prendre en compte pour les décrire doivent donc rendre compte de leur **dynamique à une échelle de temps infra-annuelle**. En écologie, les processus sont plutôt analysés à l'échelle de l'année entière (e.g. productivité primaire annuelle, Garnier *et al.* 2004) voire à plus long terme. **Dans un tel contexte, la pertinence de cette approche pour rendre compte du fonctionnement des prairies nécessite d'être testée.** Cette approche a déjà fait l'objet de travaux préliminaires dans un contexte agronomique *in situ* (e.g. Cruz *et al.* 2002, Louault *et al.* 2005) ainsi qu'en conditions contrôlées (Al Haj Khaled 2005). Ce travail de thèse se propose de tester cette approche de manière approfondie.



## **II. Objectifs généraux de la thèse et questions posées**

Ce travail se propose de poser les bases scientifiques indispensables à la construction d'outils de caractérisation des prairies. La question centrale de cette thèse est la suivante :

### **Quelle caractérisation de la végétation peut rendre compte de l'impact écologique et agronomique des pratiques agricoles sur les communautés prairiales ?**

Cette question peut être reformulée en deux autres questions relatives à deux objectifs complémentaires. La première se place, en effet, plutôt dans une optique fondamentale, visant à produire des connaissances qui pourront être mobilisées pour répondre à un objectif plus appliqué (deuxième optique).

- L'approche fonctionnelle permet-elle d'améliorer la compréhension du fonctionnement des écosystèmes prairiaux tempérés (réponse aux pratiques et répercussions sur les caractéristiques agronomiques) ?
- Comment cette approche peut-elle être mobilisée en vue de la construction d'outils de diagnostic (nécessaires pour la gestion de ces couverts) ?

### **Plusieurs questions intermédiaires peuvent être posées pour répondre à ces objectifs :**

- Les communautés prairiales se différencient-elles en terme de composition fonctionnelle et, si oui, sur la base de quels traits ?
- La diversité spécifique intracommunautaire varie-t-elle de la même manière que la diversité fonctionnelle aux variations des pratiques (fertilité et utilisation) ?
- Les mécanismes de réponse aux variations des deux principaux facteurs étudiés peuvent ils être identifiés par l'analyse fonctionnelle de la végétation ?
- Quel est l'apport de l'approche fonctionnelle dans la caractérisation agronomique des communautés?
- Quels sont des besoins exprimés par les utilisateurs des outils existants ? Quels enseignements en retirer pour la construction d'outils ?
- Quelles sont les différentes voies de simplification identifiées pour construire des outils de diagnostic qui restent informatifs, robustes et généralisables?

### III. Choix méthodologiques

#### 1. Mobilisation de concepts issus de l'agronomie et de l'écologie

Le premier choix de ce travail a été de mobiliser de nombreux concepts écologiques (approche fonctionnelle, diversité spécifique, stratégies, etc) pour caractériser des communautés dans un contexte agronomique. Cette thèse fait également appel à des notions propres à l'agronomie (indices de nutrition, fonction de parcelle, caractéristiques agronomiques en lien avec la production, la qualité de l'herbe, etc). **Ce travail se situe donc à l'interface de ces deux disciplines** et se propose de montrer leurs apports mutuels, que ce soit pour la compréhension du fonctionnement des prairies ou la construction d'outils de diagnostic.

#### 2. Dispositif d'étude : un réseau de 18 parcelles agricoles

Ce travail de thèse repose sur un dispositif constitué de 18 parcelles agricoles (**dispositif *in situ***) considérées en équilibre avec les pratiques des éleveurs qui les utilisent. Il s'agit donc d'un modèle de terrain et non pas d'un modèle « de laboratoire »<sup>12</sup> (*sensu* Hatchuell 2000). Ces parcelles, situées en moyenne montagne (Pyrénées ariégeoises), sont exploitées par des élevages de bovins allaitant. **Les parcelles se différencient en terme de fertilisation et d'utilisation.** Nous avons fait le choix de ne pas garder une entrée par les pratiques de fertilisation en tant que telles, mais plutôt de nous intéresser à la **fertilité (ou biodisponibilité en éléments minéraux)**. L'utilisation est définie, dans notre cas d'étude, par trois principales modalités correspondant à des combinaisons différentes de type d'utilisation (fauche et/ou pâturage) et de régime (date, fréquence de passage, proportion de biomasse prélevée).

Les différents traitements ainsi obtenus (i.e. combinaison fertilité x utilisation) permettent d'effectuer des **analyses statistiques diverses**. Cependant, étant en situation réelle d'exploitation (observation *versus* expérimentation pure), nous n'avons pas pu manipuler complètement les 2 principaux facteurs étudiés. Ceux-ci n'ont pas pu être complètement découplés et toutes les combinaisons n'ont pu être testées (pas de situation très peu fertile et sur-exploitée par exemple). La structure du dispositif a contraint le type d'analyses statistiques. **L'approche sous forme de gradients** s'est souvent révélée plus pertinente que celle par traitement et nous avons ainsi privilégié les **analyses corrélatives entre variables mesurées sur la végétation** (traits, caractéristiques agronomiques) et **descripteurs des facteurs écologiques**.

Les parcelles retenues sont représentatives de situations réelles d'exploitation (en terme de modalités mais pas forcément de surface). Nous n'avons cependant pas cherché à replacer les résultats dans le cadre du fonctionnement d'un système fourrager lors de l'analyse des résultats.

<sup>12</sup> Nous ne nous situons pas dans une situation commune de départ, différenciée expérimentalement par la suite.

Les principales mesures effectuées sont indiquées dans la partie (b) de l'Encadré 1. Ces mesures ont été réalisées à l'échelle de la parcelle<sup>13</sup> puisque c'est celle qui est communément utilisée par les conseillers agricoles pour réaliser leur diagnostic ; ces données étant souvent analysées ensuite à l'échelle de l'exploitation pour apporter des conseils de gestion cohérents (voir e.g. Hauwuy *et al.* 1991). Cette échelle parcellaire est aussi celle communément utilisée en écologie.

Ce dispositif permet de comparer, sur une période commune, des prairies soumises à des pratiques différentes. Il s'agit donc d'une **étude synchronique**, équivalente à des effets à long terme puisque les pratiques sont stables depuis de nombreuses années.

### 3. Les graminées comme forme de croissance privilégiée

Dans notre étude, nous avons privilégié la forme de croissance « graminées » pour différentes raisons :

- les prairies se caractérisent par une matrice de graminées (Touzard *et al.* 2002). Sur notre zone d'étude, les graminées sont ainsi présentes dans toutes les parcelles et ce en proportions non négligeables (minimum 40% de la biomasse totale)
- les graminées correspondent à une seule famille botanique (Poacées)<sup>14</sup> et sont relativement homogènes en terme de morphologie et de fonctionnement
- elles regroupent le plus grand nombre d'espèces différentes dans notre dispositif (24 au total), après les « autres dicotylédones » (40) ; ce qui permet de réaliser des mesures de traits sur un grand nombre de populations et autorise la détermination de groupes d'espèces (cf typologie établie en collection, Ansquer *et al.* 2004, Al Haj Khaled 2005)
- elles sont importantes d'un point de vue agronomique puisque souvent classées parmi les meilleures espèces fourragères.

Les données relatives aux graminées feront aussi souvent l'objet d'analyses séparées pour éviter certains biais méthodologiques (voir chapitre « Etat des connaissances »). Ces analyses seront en général plus approfondies que celles sur les autres formes de croissance. Ce travail ciblé a également été mené dans une optique de simplification de la communauté (réduction à une forme de croissance) et la pertinence des patrons observés sur cette communauté réduite sera donc évaluée pour chaque variable. Ceci sera réalisé au travers de comparaisons avec les valeurs obtenues sur la communauté entière (diversités spécifique et fonctionnelle intracommunautaires, caractéristiques agronomiques) ou sur d'autres formes de croissance (valeurs de traits communautaires).

---

<sup>13</sup> La parcelle peut, dans certains cas, correspondre à la parcelle dite « d'usage » i.e. la surface utilisée de manière homogène par l'agriculteur/éleveur (e.g. prés de fauche de fond de vallée). Dans d'autres cas (parcelles de plus grande taille et/ou hétérogènes), la « parcelle » peut en réalité correspondre à une station écologique (cf variations de fertilité au sein d'une parcelle d'usage). Dans ce cas de figure, il est en effet recommandé de réaliser le diagnostic agricole à cette échelle (Hubert and Pierre 2003).

<sup>14</sup> La seule autre forme de croissance correspondant à une seule famille botanique est celle des légumineuses (ou Fabacées), les rosettes comme les autres dicotylédones regroupent de nombreuses familles botaniques et présentent donc une grande hétérogénéité (voir e.g. Sternberg *et al.* 2000)

#### 4. Des critères pour évaluer la pertinence des indicateurs testés

Un des objectifs de ce travail est d'identifier des indicateurs pertinents permettant de caractériser la végétation, et plus particulièrement l'effet des pratiques sur les caractéristiques agronomiques. La pertinence de ces indicateurs, au-delà de leur capacité à traduire le lien pratiques-VU, peut être évaluée au travers de plusieurs critères. Dans notre cas, les principaux critères, dont la définition s'inspire des travaux de Meynard *et al.* (1997), sont les suivants :

- **la spécificité** *i.e. le fait qu'un indicateur varie par rapport à un facteur donné et non pas à par rapport à une multitude de facteurs.*
- **la sensibilité** *i.e. la capacité de l'indicateur à rendre compte des variations, mêmes faibles, des facteurs auxquels il répond.* Dans notre cas, l'indicateur devra être sensible aux variations des descripteurs des pratiques agricoles mais aussi à celles des caractéristiques agronomiques.
- **la robustesse** *i.e. la capacité de l'indicateur à conserver le classement des parcelles (ou traitements) d'une année sur l'autre* (dans notre cas, 2 années pourront être comparées pour le lien avec les descripteurs des pratiques). Le test de robustesse peut aussi être envisagé lors du passage de mesures effectuées sur la communauté entière à celles relatives à la seule communauté des graminées.
- **la facilité d'utilisation** *i.e. la capacité de l'indicateur à être utilisé facilement sur le terrain, à ne pas nécessiter d'apprentissage long, à ne pas mobiliser des compétences trop pointues pour interpréter les données obtenues.* Un indicateur facile d'utilisation présenterait des avantages évidents par rapport à une approche basée sur des relevés botaniques exhaustifs.

A différentes étapes de notre étude, nous évaluerons donc les indicateurs testés par rapport à ces différents critères. Faute de temps, nous n'avons pas pu tester le critère « **généricité** » ; qualité pourtant très importante dans notre travail puisque nous cherchons une approche transposable dans différents contextes, en particulier des d'autres zones pédo-climatiques. Des éléments de discussion relatifs à des expérimentations complémentaires permettront cependant d'éclairer cet aspect dans la discussion générale.

#### IV. Organisation du manuscrit

Avant de présenter les expérimentations réalisées dans le cadre de cette thèse, un premier chapitre permettra de présenter l'état de l'art sur la réponse des communautés aux variations des pratiques. Elle définira un cadre conceptuel par rapport auquel les résultats pourront être analysés et discutés<sup>15</sup>. Nous présenterons ensuite, dans un second chapitre, le dispositif expérimental et les choix méthodologiques réalisés au regard des variations des différents facteurs écologiques. Nous y mentionnerons également les différentes mesures

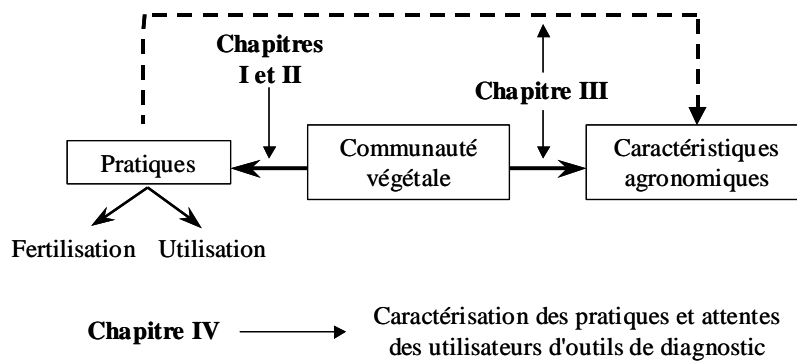
---

<sup>15</sup> Des analyses bibliographiques supplémentaires seront mobilisées en introduction de certains chapitres pour traiter d'aspects spécifiques (en particulier pour les caractéristiques agronomiques).

effectuées, en particulier les mesures de traits. Des informations plus spécifiques seront précisées en début de chaque chapitre de résultats.

Les différents chapitres de résultats, numérotés de I à IV, correspondent à différentes parties de la relation « pratiques – végétation - valeur d'usage » présentée précédemment. Leur position est précisée au niveau de l'Encadré 2 ci-dessous.

**Encadré 2 : Organisation des différents chapitres de résultats du manuscrit**



Dans les deux premiers chapitres de résultats (I et II), nous nous intéresserons à la réponse des communautés aux deux facteurs testés (fertilité et utilisation). L'analyse de cette réponse se fera à deux niveaux complémentaires: inter- et intra-communautaire. Nous nous attacherons, dans un premier temps (**chapitre I**), à analyser et comprendre les **différences fonctionnelles entre les communautés**, en fonction de leur position sur les gradients. Nous chercherons ensuite (**chapitre II**) à caractériser la végétation en terme de **diversité spécifique et fonctionnelle** (via des indices synthétiques) **au niveau intracommunautaire**. Nous analyserons ainsi les variations de ces deux types de diversité le long des gradients étudiés ainsi que les relations entre diversités spécifique et fonctionnelle. Nous analyserons ensuite (**chapitre III**) les **variations des caractéristiques agronomiques** (croissance, qualité et saisonnalité de la production), en réponse aux variations de fertilité et de composition fonctionnelle ; les expérimentations étant réalisées en situation non perturbée (exclus) jusqu'à la fin de premier cycle de croissance, la composition fonctionnelle permettra notamment de traduire les effets de l'utilisation passée sur le couvert. Enfin, **dans le chapitre IV**, nous présenterons les résultats d'une **enquête, réalisée à l'échelle nationale, auprès d'utilisateurs d'outils de diagnostic des surfaces en herbe pérennes**. Cette enquête permet de réaliser un état des lieux de leurs pratiques actuelles et des contraintes éventuelles rencontrées dans leur activité. Elle permet également de connaître leurs attentes éventuelles en terme d'outils de caractérisation des végétations prairiales.

L'ensemble de ces résultats seront synthétisés et discutés à l'issue de ces quatre chapitres de résultats. Cela nous permettra d'évaluer les apports de ce travail en terme de compréhension des mécanismes de réponse aux pratiques. Les applications possibles en terme d'outils, testées dans les différents chapitres, seront également analysées et mises en relation avec les attentes des utilisateurs potentiels. Les différentes voies de simplification possibles seront discutées et des résultats complémentaires seront présentés à cette occasion.



**Etat des connaissances relatives à la réponse des  
communautés aux facteurs écologiques**





## Etat des connaissances relatives à la réponse des communautés aux facteurs écologiques

### Introduction

Les conditions « environnementales » (biotiques et abiotiques) « filtrent » les espèces via leurs valeurs de traits (Keddy 1992) ; seules les espèces qui présentent les valeurs de traits leur permettant de s'établir, se reproduire et se maintenir seront conservées. Ces différents filtres peuvent agir de manière successive/hiéarchique (e.g. le climat constitue souvent le premier filtre, avant la perturbation). Les patrons observés dans les communautés (e.g. réponse le long d'un gradient) correspondent à l'expression des différents processus/mécanismes en jeu (Belyea and Lancaster 1999). Même lorsque le système est à l'équilibre, les contraintes environnementales (e.g. la disponibilité des ressources) agissent sur la communauté, notamment en influençant les interactions entre espèces (e.g. compétition) (Belyea and Lancaster 1999). L'approche fonctionnelle facilite l'interprétation du lien entre composition des communautés (notamment via les stratégies des différentes espèces présentes) et facteurs écologiques, via l'identification des mécanismes responsables de cette structuration (Grime 1977). L'analyse bibliographique qui suit a pour objectif de présenter les acquis de cette approche en ce qui concerne la compréhension des réponses des communautés. Nous présenterons également les questions méthodologiques qu'elle soulève.

**Cette analyse bibliographique est divisée en deux grandes parties. Dans la première, nous nous intéresserons à la signification écologique des traits fonctionnels et à leur pertinence dans l'étude de la réponse des communautés aux facteurs écologiques.** Nous nous attacherons plus particulièrement aux traits susceptibles d'être impliqués dans la réponse aux facteurs étudiés (fertilité et perturbation par la fauche ou le pâturage)<sup>16</sup>. Nous présenterons ainsi les corrélations voire les trade-offs (compromis biologiques ou évolutifs) qui existent entre différents traits à l'échelle des espèces; ces relations ayant servi de base au choix d'un nombre limité de traits potentiellement pertinents et faciles à mesurer dans notre étude. Nous détaillerons ensuite différents types de stratégies (type particulier de groupes fonctionnels) qui ont pu être identifiés en lien avec ces traits ; ces stratégies pourront être mobilisées ultérieurement lors de l'analyse ou de la discussion des résultats. Nous verrons ensuite quels traits se sont révélés discriminants à l'échelle des communautés et les patrons observés. Etant donné l'importante bibliographie relative au pâturage et la complexité de ce facteur par rapport à la fauche, nous détaillerons plus la réponse au pâturage<sup>17</sup>.

**Dans la seconde partie, nous nous attacherons plus aux aspects méthodologiques** propres à l'étude de la réponse des communautés aux facteurs écologiques. Nous nous intéresserons à la question des gradients considérés (taille, nature, interaction) puis à la démarche d'analyse

<sup>16</sup> Les traits dits d'effet peuvent être en partie confondus avec les traits de réponse. Nous les traiterons dans le chapitre III.

<sup>17</sup> Notre dispositif d'étude ne se résume pas à un gradient de pâturage mais tous les modes impliquent un pâturage (de printemps, d'été et/ou d'automne). Celui-ci peut potentiellement influencer tous les modes. Son importance relative dépendant des autres facteurs (fauche et fertilité).

de la réponse et aux différents niveaux concernés (espèces, groupes, communauté entière). Ces éléments bibliographiques nous permettront, d'une part, de justifier les choix réalisés dans le cadre de cette étude et, d'autre part, de pointer certains aspects qui seront discutés à l'issue de ce travail, en regard des résultats obtenus.

## I. Fonctionnement écologique des communautés

### 1. Traits fonctionnels : aspects écophysiologicals et « théoriques »

#### 1.1. Traits « hard » et « soft »

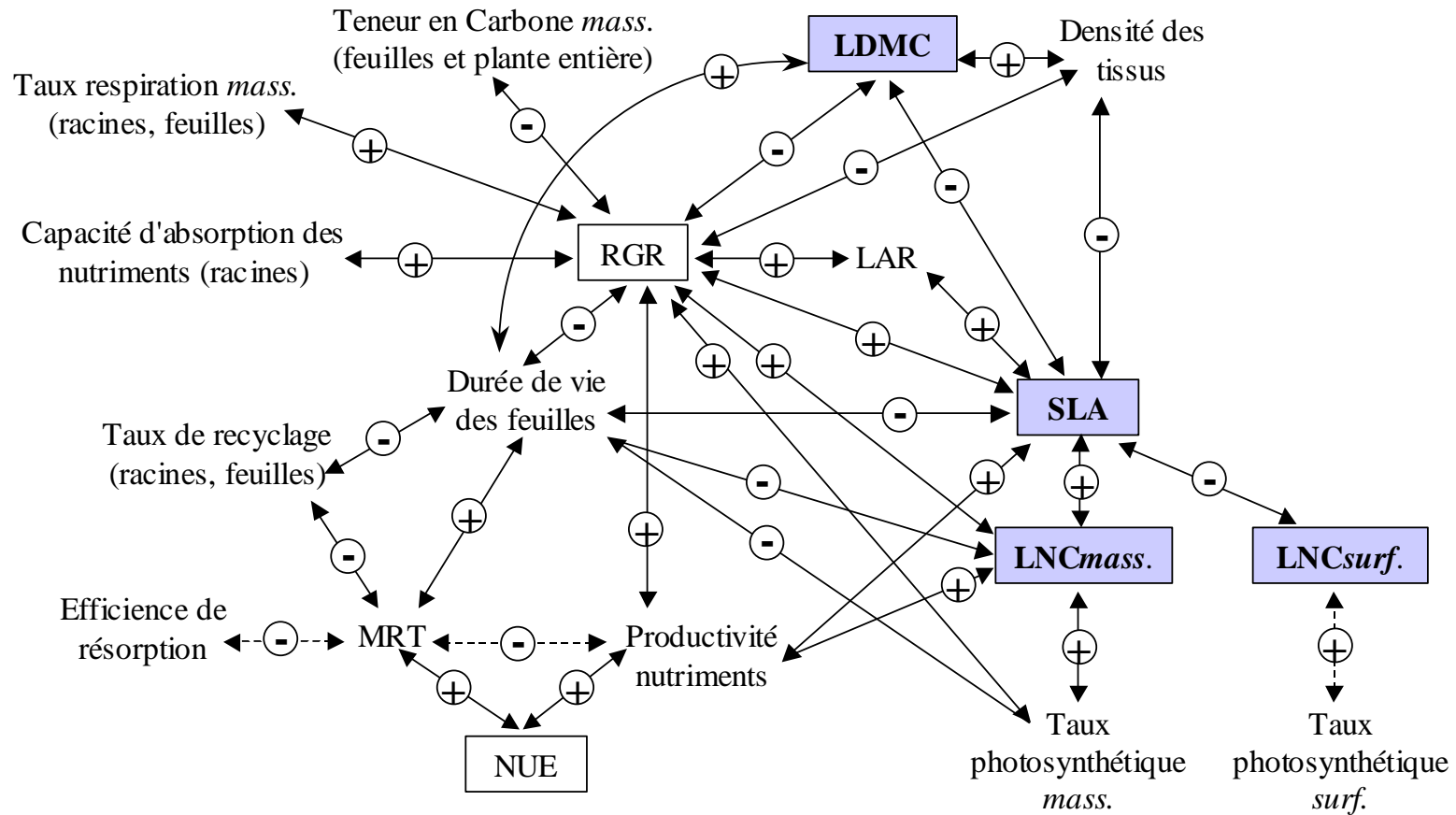
Les traits peuvent être regroupés en différents sous-ensembles : ceux qui sont difficiles à mesurer sur le terrain (traits dits « hard ») et ceux qui peuvent être mesurés relativement aisément (traits « easy » ou « soft », Weiher *et al.* 1999). Les premiers sont le plus souvent des traits physiologiques (relatifs au métabolisme et aux capacités photosynthétiques), très bien corrélés avec les fonctions des plantes du fait de lien mécanistes plus ou moins directs ; ces relations ayant été établies sur un grand nombre d'espèces, dans des conditions de croissance contrôlées optimales pour la croissance (chambres de culture), souvent au stade plantule, ou sur un plus petit nombre d'espèces en faisant varier différents facteurs. Les seconds ont un lien moins direct avec les fonctions (lien uniquement corrélatif en général) mais sont moins coûteux à mesurer ; leur corrélation avec les traits dits « hard » est relativement forte (cf cas du SLA et du RGR<sub>max</sub>, Weiher *et al.* 1999) et permet de les utiliser comme substituts dans le cadre des études de terrain. **Suivant les traits et les fonctions, différentes échelles peuvent être concernées : feuille (e.g. SLA, LLS), plante entière (e.g. RGR) ou communautés.**

#### 1.2. Liens entre traits et fonctions : existence de « trade-off » fondamentaux

Les plantes sont confrontées à trois principaux « défis » (Noble and Slatyer 1980) : la dispersion, l'établissement et la persistance dans une communauté. Les traits (ou attributs i.e. les valeurs de traits) permettant d'accomplir ces différentes fonctions peuvent différer suivant les conditions biotiques et abiotiques. Nous nous attacherons dans un premier temps aux traits relatifs à la phase dite établie i.e. adulte. Ces traits sont principalement impliqués dans la fonction de maintien au sein d'une communauté. Dans un second temps, nous nous intéresserons aux traits reproducteurs, reliés principalement aux fonctions de dispersion et d'établissement. Certains d'entre eux participent également à la persistance.

##### *1.2.1. Traits relatifs à la phase végétative ou adulte (établie)*

Les traits foliaires constituent des marqueurs puissants du fonctionnement global de la plante, ont été très largement étudiés et sont plus aisés à mesurer que les traits relatifs à la partie souterraine de la plante. Nous nous y intéresserons donc essentiellement.



**Figure 1 : Relations entre principaux traits ou variables intégratives impliqués dans la gestion des ressources.**

Les significations des abréviations sont précisées en annexe 1. Les signes + et - correspondent respectivement aux corrélations positives ou négatives entre les différentes caractéristiques représentées. Les flèches en pointillés signifient que la relation est faible ou non systématique. Les encadrés grisés indiquent les traits mesurés dans notre étude (tous n'apparaissent pas sur ce schéma).

D'après Chapin (1980), Berendse and Aerts (1987), Aerts (1990), Poorter and Remkes (1990), Poorter, Remkes and Lambers (1990), Lambers and Poorter (1992), Poorter and Bergkotte (1992), Reich, Walters and Ellsworth (1992), Reich (1993), Reich and Walters (1994), Garnier and Laurent (1994), Ryser and Lambers (1995), Shipley (1995), Ryser (1996), Grime *et al.* (1997), Reich, Walters and Ellsworth (1997), Garnier and Aronson (1998), Garnier *et al.* (1999), Eckstein, Karlsson and Weih (1999), Reich *et al.* (1999), Aerts and Chapin (2000), Ryser and Urbas (2000), Eckstein and Karlsson (2001), Wright and Westoby (2003), Wright *et al.* (2004), Wright *et al.* (2005), Al Haj Khaled (2005).

Afin de faciliter la lecture, un schéma synthétique (cf Figure 1) résumant les principales relations (liens directs ou uniquement corrélatifs) existant entre ces traits pourra être mobilisé. La signification des différentes abréviations utilisées dans le texte est précisée en annexe 1.

**Deux caractéristiques centrales dans le fonctionnement des plantes peuvent être identifiées : le taux relatif de croissance** (ou RGR pour Relative Growth Rate) **et l'efficacité d'utilisation des nutriments** (ou NUE pour Nutrient Use Efficiency). Ces deux entités peuvent être vues comme deux variables intégratives, représentant un complexe de traits reliés les uns aux autres (Poorter and Garnier 1999). Ainsi, ces variables et/ou leurs différentes composantes, permettent notamment de rendre compte de la façon dont les plantes gèrent (i.e. acquièrent, utilisent et conservent) les ressources. Elles se révèlent pertinentes pour comprendre la réponse à la fertilité voire aux perturbations puisque celles-ci, en supprimant toute ou partie de la biomasse, ont des conséquences sur la gestion des ressources. *Ces deux variables n'ont pas été mesurées dans notre étude. Les corrélations avec des traits « soft » que nous avons mesurés (SLA, LDMC, teneurs en éléments minéraux, hauteur) sont donc détaillées pour permettre de mobiliser ces concepts lors de l'analyse des résultats.*

➤ Taux de croissance relatif (RGR) et traits associés

La croissance correspond à l'équilibre entre gain de carbone par unité de surface de feuille (pour produire de la matière) et les pertes de carbone engendrées à l'échelle de la plante (cf respiration, etc) (Poorter and Garnier 1999). Elle concerne la plante entière, i.e. la partie aérienne et souterraine de la plante. Le RGR correspond à l'augmentation de biomasse par unité de masse déjà présente. Les espèces à RGR fort sont dites à croissance rapide, celles à RGR faible à croissance lente.

Bien que le RGR ne permette pas d'expliquer à lui seul la préférence d'habitat, **les espèces inféodées aux milieux pauvres** (en éléments minéraux) **se distinguent très nettement de celles de milieux riches sur la base de ce trait** (faible dans le premier cas, fort dans le second), **qu'elles soient cultivées en conditions limitantes** (Grime and Hunt 1975, Poorter and Remkes 1990) **ou non** (voir revue Lambers and Poorter 1992). Les espèces à fort RGR subissent en effet une diminution du taux de croissance plus importante que les espèces à croissance lente lorsqu'elles sont en situation peu fertile mais leur RGR reste toujours supérieur. **Un RGR faible sera donc souvent considéré comme synonyme d'une préférence d'habitat peu fertile (et vice-versa).**

Le  $RGR_{max}^{18}$  peut être décomposé en deux variables (Poorter and Remkes 1990, Lambers and Poorter 1992):

- le taux d'assimilation net<sup>19</sup> (défini comme le taux d'accroissement de biomasse totale par unité de surface de feuille)

<sup>18</sup> Le  $RGR_{max}$  est obtenu en conditions contrôlées, en laboratoire, sur des plantules. Le RGR évolue au cours du temps et en fonction des conditions environnementales (fertilité, lumière, pâturage, etc). Nous considérons que le classement des espèces sur la base du RGR serait donc « conservé » en conditions naturelles (i.e. lorsque l'on compare les espèces dans leur habitat naturel).

- le LAR (Leaf Area Ratio) i.e. la surface de feuilles produite par unité de biomasse à l'échelle de la plante entière. Celui-ci peut être, à son tour, décomposé en SLA<sup>20</sup> et LWR (Leaf Weight Ratio) i.e. la part relative de feuilles dans la biomasse totale<sup>21</sup>.

**Les variations de RGR résultent principalement de différences de LAR, notamment via celles du SLA** (voir synthèse de Poorter 1989, Poorter and Remkes 1990, Hunt and Cornelissen 1997, Poorter and Garnier 1999). Un LAR plus fort chez les espèces à RGR fort résulterait notamment d'une plus faible densité de tissus (Ryser and Lambers 1995). Du fait d'un LAR et SLA élevés (plus de surface pour un même poids), les espèces à croissance rapide fixent plus de carbone par unité de poids et en perdent moins en proportion par la respiration (même si le taux de respiration est élevé) que les espèces de milieu riche (Poorter and Remkes 1990). Ainsi, plus la plante investit dans les feuilles (en terme de surface), plus la croissance est rapide via un gain de carbone important (Poorter and Remkes 1990). **Le SLA traduit donc l'investissement dans la capture / interception de la lumière (par unité de masse de feuille)** (Poorter and Garnier 1999). En conditions optimales de croissance, la teneur massique en carbone (plante entière ou organes pris séparément) est plus faible chez les espèces à croissance rapide que lente, (Poorter and Bergkotte 1992). **La durée de vie des feuilles** (LLS pour Leaf Life Span), estimée entre l'apparition de la feuille et sa sénescence, correspond au temps pendant lequel une feuille est physiologiquement active. Elle détermine l'équilibre entre flux de croissance et flux de sénescence (Lemaire 1991). Elle est **négativement corrélée au RGR** ainsi qu'au LAR (Reich *et al.* 1992). **La teneur en matière sèche des feuilles (LDMC)<sup>22</sup> est corrélée négativement au RGR**, bien que la corrélation semble moins forte que pour le SLA (Cornelissen *et al.* 2003).

**Comme indiqué précédemment, le RGR est corrélé positivement avec le taux d'assimilation net** (exprimé par unité de masse de feuille) (Lambers and Poorter 1992, Reich *et al.* 1992). **Le taux de respiration des racines, des feuilles et des tiges ainsi que le taux de photosynthèse (par unité de masse)<sup>23</sup> sont aussi plus élevés chez les espèces à fort RGR** (Poorter *et al.* 1990, Poorter and Garnier 1999). En conditions de croissance potentielle, **les espèces à fort RGR présentent des concentrations en azote (total ou organique) plus importantes que les espèces à croissance lente** (Poorter *et al.* 1990). Cela résulte d'une plus grande biomasse de feuilles (Poorter and Remkes 1990) (organes les plus riches en azote) ainsi que d'une **concentration en azote des différents tissus plus élevée** en moyenne (Poorter *et al.* 1990, pour les feuilles, voir Wright and Westoby 2003). **Par ailleurs,**

<sup>19</sup> Le taux d'assimilation net dépend du taux photosynthétique et des taux de respiration des feuilles, tiges et racines

<sup>20</sup> Surface spécifique foliaire (SLA)= surface d'une face d'une feuille fraîche divisée par son poids sec

<sup>21</sup> Soit  $RGR_{max} = \text{Taux d'assimilation net} \times LAR$  avec  $LAR = SLA \times LWR$ . Notons cependant que l'augmentation de RGR du fait d'un poids de feuilles plus fort est valable pour les dicotylédones mais pas pour les graminées (voir Lambers and Poorter 1992). Poorter and Remkes (1990) observent par ailleurs une très légère corrélation entre LWR et RGR, cette relation ne doit donc pas être considérée comme robuste i.e. qu'un fort RGR n'est pas systématiquement lié à un poids relatif de feuilles fort (ou faible).

<sup>22</sup> LDMC = poids sec d'une feuille divisé par son poids saturé en eau i.e. (1 - contenu en eau de la feuille)

<sup>23</sup> Cependant le taux de photosynthèse n'est plus corrélé au RGR lorsqu'il est exprimé en unité de surface (Poorter *et al.* 1990, Lambers and Poorter 1992).

**l'assimilation du carbone (et donc l'activité photosynthétique) d'une feuille est proportionnelle à sa concentration en N (ou LNC)** (Chapin 1980, Reich *et al.* 1997, Reich *et al.* 1999). En effet, la majorité de l'azote organique des feuilles est présente dans les chloroplastes (cf enzymes du cycle de Calvin, thylakoïdes et pigments nécessaires à la fixation du CO<sub>2</sub>, Field and Mooney 1986, Evans 1989) i.e. dans les organites qui participent directement à la photosynthèse. **La forte concentration en N des feuilles (LNC) traduit donc une machinerie enzymatique importante** (Poorter and Garnier 1999). Bien que le taux photosynthétique dépende aussi de la concentration en phosphore, dans la plupart des cas, il est mieux corrélé à LNC qu'à LPC (Aerts and Chapin 2000). Précisons que les corrélations entre taux photosynthétique et teneur en azote des feuilles sont significatives lorsque ces variables sont exprimées par unité de poids mais disparaissent (Reich *et al.* 1992) ou sont très faibles (test sur 14 graminées, Garnier *et al.* 1999) lorsqu'on les ramène à des unités de surface. **Enfin, le taux de photosynthèse net est par ailleurs corrélé négativement avec la durée de vie des feuilles** (Reich 1993, Reich *et al.* 1999, Ryser and Urbas 2000). Cette corrélation négative résulte de la structure des tissus : un taux de photosynthèse élevé est associé à des feuilles peu épaisses (i.e. fort SLA, Reich *et al.* 1997, et faible LDMC, Garnier *et al.* 1999, Reich *et al.* 1999), riches en tissus assimilateurs (proportion du mésophylle par rapport au volume total) et en azote. **La durée de vie des feuilles présente ainsi des tendances inverses : elle est corrélée positivement avec la densité des tissus (Ryser 1996) et la LDMC (Ryser and Urbas 2000), négativement avec le SLA et le LNC (Reich 1993, Reich *et al.* 1999, Ryser and Urbas 2000).** La corrélation négative entre LDMC et SLA s'explique par le fait que ces deux variables sont aussi très corrélées à la densité des tissus (lorsque l'épaisseur des feuilles est sensiblement la même) (pour le SLA, Witkowski and Lamont 1991, SLA et LDMC, Garnier and Laurent 1994).

**Ces différentes relations peuvent être résumées via un spectre qualifié « d'économie des ressources »** (Wright *et al.* 2004) **dont le SLA et la durée de vie des feuilles représentent deux éléments essentiels** (voir Figure 2). En effet, les plantes investissent des nutriments pour construire de nouveaux tissus via la photosynthèse. Les assimilats produits (investis) servent à acquérir de nouveaux nutriments, à assurer leur métabolisme et construire de nouveaux tissus/organes (Wright *et al.* 2004). Comme nous l'avons vu, le SLA rend compte de l'investissement en matière sèche réalisé pour construire les surfaces photosynthétiques (vs les défenses ou les réserves) ; la durée de vie des feuilles représente la durée pendant laquelle le « retour sur investissement » sera effectif (e.g. croissance possible notamment sans renouveler les feuilles) (Wright *et al.* 2004). Ces notions peuvent être développées et complétées, à l'échelle de la plante entière, au travers de la notion d'efficacité d'utilisation des nutriments (NUE).

➤ Efficiences d'utilisation des nutriments (NUE) et traits associés

Le concept de NUE est en effet important à intégrer en complément de celui du RGR pour mieux comprendre la façon dont les plantes gèrent leurs ressources et en particulier les ressources minérales (Garnier and Aronson 1998). **L'efficacité d'utilisation des nutriments (NUE)<sup>24</sup> peut être définie comme la quantité de biomasse produite sur une période de temps donnée divisée par la quantité de nutriments perdue sur la même période de temps** (Garnier and Aronson 1998). Selon cette définition, une forte NUE résulte donc d'une production de biomasse forte et/ou de pertes réduites. **NUE peut être divisée en deux composantes** (Berendse and Aerts 1987): **la productivité de l'azote (N Prod.) et le taux de résidence moyen des nutriments (MRT pour Mean Residence Time)**. Une forte productivité de l'azote (i.e. un fort RGR par unité d'azote et de temps) est corrélée positivement avec le SLA, le LNC (Poorter and Remkes 1990, Grime et al 1997) et le RGR (Poorter *et al.* 1990). Par ailleurs, MRT correspond à plusieurs traits dont la durée de vie des feuilles (ou a contrario, le taux de recyclage des tissus), la concentration en nutriments également et l'efficacité de résorption<sup>25</sup> des tissus sénescents (Aerts 1990). La résorption permet de recycler, en moyenne, environ 50% des nutriments (N et P) des feuilles (Aerts 1996).

Selon Berendse and Aerts (1987) et Aerts (1990), MRT et N Prod. seraient, dans la plupart des cas, corrélés négativement. Cependant, cette relation ne se vérifie pas systématiquement (Garnier and Aronson 1998, Aerts and Chapin 2000), notamment suivant le niveau observé (intra ou interspécifique, la gamme de variation, niveau de fertilité, etc). Ainsi, il semble que lorsque la gamme de variation des traits est limitée, notamment en ce qui concerne la durée de vie des feuilles (cf niveau intraspécifique, Eckstein and Karlsson 2001), les relations sont plus délicates à voir. Ce peut être aussi le cas lorsque l'on se limite à des formes de croissance herbacées pour lesquelles les variations de DVF sont moins importantes que lorsque l'on intègre dans l'analyse des espèces à feuilles persistantes telles que des conifères. De plus, sur une expérimentation impliquant 6 graminées représentatives de différents habitats (de *Lolium perenne* à *Molinia caerulea*), (Vazquez de Aldana and Berendse 1997) montrent des relations différentes suivant le niveau de fertilité de référence : les espèces qui ont le plus faible NUE, en conditions de faible fertilité, ont le MRT le plus fort et la productivité de l'azote la plus faible. Par contre, en situation fertile, les espèces présentant le NUE le plus fort ont la plus forte productivité mais pas forcément le MRT le plus faible. Aerts (1990) souligne également que les espèces de milieu riche n'ont pas forcément un NUE plus faible que celles de milieux pauvres. **La sélection dans les milieux pauvres se ferait plus en faveur d'un MRT fort** (Aerts 1990). **Or, il ne semble cependant pas que les espèces de milieu pauvre soient plus efficaces que celles de milieu riche au niveau de la résorption** (Chapin 1980). Les espèces de milieu riche peuvent perdre plus de

<sup>24</sup> En général, cette efficacité concerne principalement l'azote.

<sup>25</sup> La résorption correspond à la mobilisation et au déplacement (transport) des nutriments des tissus sénescents vers les nouveaux tissus ou tissus existants (d'après Killingbeck 1986 in Garnier and Aronson 1998). Cette résorption permet donc d'augmenter le temps de résidence d'un nutriment à l'échelle de la plante entière (Wright and Westoby 2003).

nutriments en quantité<sup>26</sup> mais pas en proportion (cf fort LNC pour les feuilles vertes comme sénescents, Wright and Westoby 2003). **Il semble qu'un des principaux attributs permettant aux espèces de milieu pauvre d'atteindre un fort MRT soit leur faible taux de recyclage de leurs tissus** (ou forte LLS, Chapin 1980, Berendse and Aerts 1987, Reich *et al.* 1992, Ryser and Lambers 1995).

➤ En résumé : un trade-off central « acquisition versus conservation des ressources »

Le RGR distingue les espèces de milieux riches en nutriments de celles de milieux pauvres et permet de comprendre les raisons d'une dominance des espèces à croissance rapide dans les milieux fertiles. En effet, un fort RGR permet une occupation rapide de l'espace, ce qui peut conférer un avantage dans les situations de compétition intense ; une surface et une hauteur importantes permettant notamment de capter plus de lumière (Lambers and Poorter 1992). Cependant, le RGR ne permet pas, à lui seul, de rendre compte de l'adaptation aux conditions peu fertiles (ou stressantes de manière générale) (Grime and Hunt 1975, Lambers and Poorter 1992). Cette adaptation tient plus à la limitation des pertes des nutriments via une durée de vie des feuilles plus importante (cf ci-dessus). Ces différentes observations traduisent donc **l'existence, à l'échelle des feuilles comme de la plante entière, d'un trade-off physiologique entre acquisition et conservation des nutriments** (Berendse and Aerts 1987, Ryser 1996) **i.e. entre croissance et longévité** (Reich 1993). Ainsi, une espèce ne peut pas croître vite (grâce à une acquisition rapide) et conserver longtemps les nutriments (via notamment une durée de vie des feuilles élevée) (Ryser 1996).

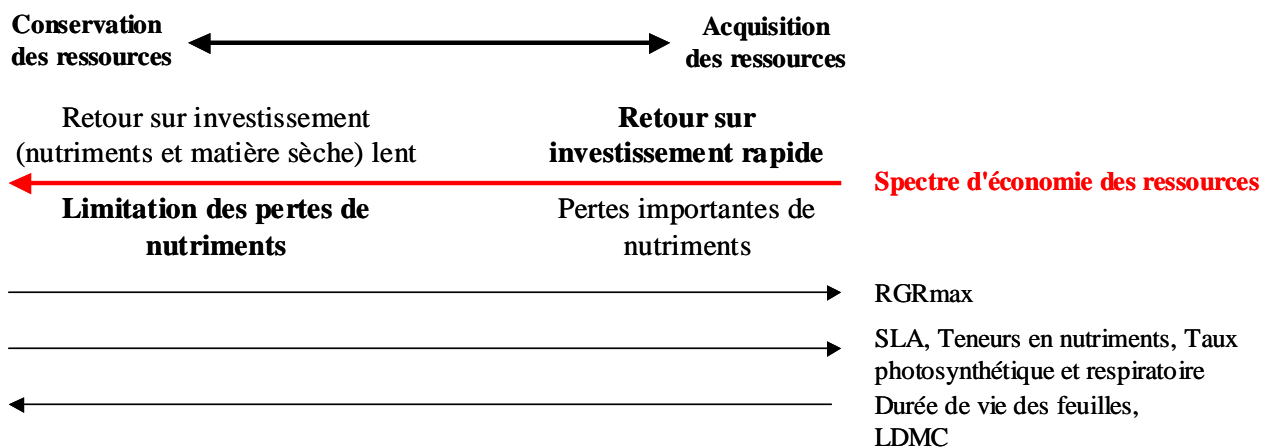
**Dans les milieux riches, les espèces croissant vite ont une capacité d'acquisition des ressources forte due à d'importantes surfaces d'absorption des ressources.** Les feuilles se retrouvent cependant rapidement à l'ombre du fait de la croissance du couvert et il est donc nécessaire d'en produire rapidement de nouvelles (recyclage rapide des organes d'où faible rétention des nutriments); un investissement dans des tissus plus denses, à durée de vie importante, serait alors trop « coûteux » (Poorter and Remkes 1990, Lambers and Poorter 1992). Le coût de construction d'une unité de matière sèche (estimé via la quantité de glucose nécessaire) est similaire pour les espèces à croissance lente et rapide (Poorter and Bergkotte 1992); cependant les feuilles coûtent plus que les racines ou les tiges (Poorter 1994). Le concept économique de « retour sur investissement », présenté précédemment, semble plus judicieux, et bien corrélé au RGR, à l'échelle de la plante entière (Poorter 1994). Ainsi, pour une même biomasse investie, une espèce à fort RGR est capable de « rembourser » plus rapidement son investissement en matière et surface (de feuille) du fait d'une plus grande part de surface foliaire par unité de biomasse, à l'échelle des feuilles ou de la plante entière (cf plus fort SLA et LAR, tissus moins denses). **A contrario, dans les milieux pauvres, les plantes ne présentent pas une croissance rapide et sont susceptibles de s'adapter en maintenant la biomasse existante, grâce à des durées de vie d'organes longues, plutôt**

<sup>26</sup> Le coût des nutriments à prélever dans le sol (l'autre voie étant celle de la résorption) serait moindre pour les espèces inféodées aux milieux riches, du fait de la forte disponibilité des nutriments dans ces milieux (Wright and Westoby 2003).



**qu'en remplaçant les tissus en place** (feuilles, racines) (Poorter and Garnier 1999). En effet, lorsque la ressource est limitante (ici les nutriments), la conservation de cette ressource peut être au moins aussi importante que sa capture (Lambers and Poorter 1992). Les espèces à durée de vie des feuilles courtes (cf associées à un fort RGR) sont donc rapidement désavantagées par leur recyclage rapide (Ryser 1996).

**Deux stratégies opposées peuvent donc être identifiées** (cf Figure 2) : la première correspondant à un investissement fort dans la capture des ressources minérales, la seconde à la conservation de ces ressources. De par les corrélations montrées précédemment, ces stratégies peuvent être identifiées par des traits foliaires tels que le SLA, la LDMC, la LLS ou les teneurs en éléments minéraux. Précisons enfin que la sélection, notamment dans les milieux pauvres, semble plus se faire sur l'une des deux composantes du NUE (productivité ou MRT, via de faibles concentrations en nutriments ou de fortes durées de vie des feuilles) que sur le NUE en tant que tel (Berendse and Aerts 1987, Garnier and Aronson 1998, Aerts and Chapin 2000). De même, elle ne s'exerce pas systématiquement sur le RGR mais plutôt sur ses composantes (SLA notamment) ou d'autres traits (Poorter and Garnier 1999).



**Figure 2 : Trade-off entre acquisition et conservation des ressources représenté au travers du « spectre d'économie des ressources »** (concept principalement développé au niveau des feuilles) (d'après notamment Chapin 1980 ; Poorter 1994 ; Grime *et al.* 1997 ; Wright *et al.* 2004). La représentation retenue est celle d'un continuum de variations plus que de groupes distincts représentant des associations de valeurs de traits. Cependant, cela ne signifie pas que tous les traits sont complètement redondants entre eux et des combinaisons particulières peuvent exister (e.g. effet du climat sur les combinaisons SLA - durée de vie des feuilles).

➤ Variations des traits « soft »**Variations intra- et inter-spécifiques**

**Le SLA est plus variable que la LDMC et le LNC au niveau interspécifique comme intraspécifique** (Garnier *et al.* 2001a, Roche *et al.* 2004). La durée de vie des feuilles varie peu au niveau intraspécifique (Eckstein *et al.* 1999). Le SLA, la LDMC, le LNCmass ou la durée de vie des feuilles varient au cours de l'année pour une espèce donnée mais le classement des espèces est conservé malgré tout au sein d'une saison (ou année) de mesure (Garnier *et al.* 2001a, Al Haj Khaled *et al.* 2005). Les variations de SLA au niveau interspécifique dépendent fortement du contenu en eau des feuilles (donc de la teneur en matière sèche) (Shipley 1995). Elles peuvent aussi être dues à des différences de composition chimique (cf composés secondaires pouvant modifier l'appétence des feuilles) et/ou morphologiques (pilosité, épines) (Lambers and Poorter 1992), i.e. des variations en lien avec un investissement dans les défenses.

**Les classements d'espèces sont plus stables pour les traits structuraux tels que le SLA et la LDMC que pour les traits liés à la composition chimique tels que le LNCmass** (Garnier *et al.* 2001a). Bien que les traits soient corrélés entre eux, les classifications obtenues avec l'un ou l'autre peuvent différer en partie (Garnier *et al.* 2001a, cas de la LDMC, LLS et SLA, Al Haj Khaled 2005). Les classements interspécifiques établis sur les teneurs des différents éléments minéraux (tout au moins N et P) sont souvent corrélés (Cornelissen *et al.* 2003).

Le SLA est un trait important dans le fonctionnement de la plante mais il présente plusieurs limites méthodologiques (e.g. difficulté de mesure sur certains types de feuilles). La LDMC doit aussi être utilisée avec précaution puisqu'elle est sensible aux « formes de croissance », ce qui peut limiter ou contraindre son utilisation suivant le contexte d'étude (cf cas des rosettes vs graminées, Cruz *et al.* 2002; cas des succulentes pour lesquelles un faible SLA est associé avec une faible LDMC, Vendramini *et al.* 2002). Les mesures de ces deux traits intègrent le poids ou la surface de la feuille complètement réhydratée ; les mesures peuvent différer fortement si elles ne sont pas réalisées dans les mêmes conditions de réhydratation (Garnier *et al.* 2001b) ; la qualité des données est donc fortement conditionnée par le respect de ce protocole.

**Mesures en conditions contrôlées versus mesures *in situ***

Poorter et Garnier (1999) ont étudié la relation entre mesures en laboratoire et mesures sur le terrain sur plusieurs jeux de données et plusieurs traits (e.g. SLA, densité des feuilles, LNCmass) : bien que les valeurs absolues de terrain diffèrent par rapport à celles obtenues en laboratoire, la relation est significative (un peu moins nettement cependant pour le LNCmass). **Il semble donc que, pour ces traits qui influent sur le RGR, le classement obtenu en conditions contrôlées soit maintenu *in situ*.** La plupart des relations entre traits ou variables intégratives (RGR, NUE) présentées ci-dessus ont été établies sur des jeux de données très importants intégrant différentes flores, différents continents, différents gradients. Cependant, si ces relations sont générales, elles ne sont pas pour autant « universelles » (Wright *et al.* 2005a) : certaines nuances peuvent exister suivant le contexte d'étude, lorsque l'on réduit la gamme de valeur observée (e.g. une seule forme de croissance, espèces herbacées) et/ou des

interactions particulières avec le climat (en particulier en situation aride, Wright *et al.* 2005b) ou l'histoire évolutive des perturbations. Il est donc possible que certaines relations ne soient pas retrouvées ou soient moins significatives suivant le contexte particulier de l'étude et les interprétations sur la base de l'existence de trade-offs généraux doivent être réalisées avec précaution (Lavorel and Garnier 2002). La relation LLS-SLA peut ainsi varier (en lien avec l'azote présent dans les feuilles) suivant le climat (notamment les précipitations, Wright *et al.* 2004).

### 1.2.2. Traits relatifs à la phase de régénération (traits reproducteurs)

Ces traits sont souvent utilisés pour étudier les réponses à la perturbation (Diaz and Cabido 1997). **Les traits relatifs aux graines permettent de caractériser la façon dont les plantes se dispersent.** La dispersion peut être spatiale (cf mode de dispersion, masse et forme de la graine) (Weiher *et al.* 1999). La masse de graines (souvent inversement corrélée au nombre de graines produites par plante) donne une indication de la distance de dispersion. Ainsi, les petites graines ont tendance à être dispersées loin de la plante-mère. Le mode de dispersion est également important puisqu'il favorisera plus ou moins l'installation dans des situations différentes de celles expérimentées par le pied-mère. Ainsi, les graines munies d'appendices pour la dispersion anémochore (e.g. pappus) ou exozoochore se dispersent sur des zones plus larges que les graines qui tombent directement au sol (barochorie).

La dispersion peut également être considérée dans le temps (cf banque de graines persistantes). Ainsi, les petites graines peuvent être plus facilement enfoncées dans le sol, surtout si en plus elles sont sphériques, ce qui leur procure une plus grande longévité dans la banque de graines (Thompson *et al.* 1993). Cette tendance n'est cependant pas retrouvée dans toutes les situations, notamment en Australie, probablement en lien avec le climat et le type de perturbations subies (cas du feu, Leishman and Westoby 1998).

**La masse des graines est aussi un trait important par rapport à la fonction d'établissement. Les grosses graines ont d'importantes ressources métaboliques stockées qui leur permettront de faire face aux « difficultés » environnementales** (cf herbivorie, disponibilité des ressources faible, voir revue de Westoby *et al.* 2002). Les graines pourront en effet être plus indépendantes du niveau de nutrition de la communauté, lors de l'établissement des plantules, si elles disposent de réserves importantes (e.g. Jurado and Westoby 1993). Par ailleurs, Jakobson et Eriksson (2000) montrent que le « succès » des plantules (recrutement) dans des situations peu perturbées (i.e. couvert dense) peut être lié positivement à la taille des graines.

**La persistance dans la communauté peut se faire également par des traits reproducteurs en particulier le recours à la reproduction végétative (aussi appelée « clonalité »).** Celle-ci correspond à la capacité qu'une plante a de produire, de manière végétative, de nouvelles unités (clone ou « ramet »). Elle permet notamment à la plante de s'étendre dans un plan horizontal (Cornelissen *et al.* 2003). Cela peut contribuer à l'aptitude compétitive et à la capacité à exploiter des patches riches en ressources (nutriments, eau, lumière) ainsi qu'à promouvoir le maintien après certaines perturbations (Cornelissen *et al.*

2003). La longueur des stolons ou des rhizomes ou le temps durant lequel le « clone » est rattaché à la plante-mère peuvent être des traits importants à mesurer mais nécessitent beaucoup de temps (Weiher *et al.* 1999). Dans la plupart des études, la reproduction végétative est donc uniquement évaluée en terme qualitatif (absence/présence) et le cas échéant, le type d'organe utilisé (stolon, rhizome, bulbe, talles des graminées cespiteuses, etc.) (Weiher *et al.* 1999). **Les traits liés à la reproduction végétative sont particulièrement importants dans les couverts dominés par des espèces pérennes** (Noble and Slatyer 1980). En effet, dans des végétations dominées par des pérennes capables de reproduction végétative, un faible taux de régénération par les graines peut suffire pour maintenir les populations, même si les opportunités d'établissement des plantules sont difficiles (e.g. couvert dense, Grime 1979).

**Le cycle de vie et la phénologie** peuvent permettre aux plantes de se maintenir notamment par leur capacité à éviter ou non les perturbations. Ainsi, un cycle de vie annuel (e.g. stratégie R de Grime, voir paragraphe 2.2.) ou une date de floraison en dehors de la période de pâturage (ou avant la fauche) peuvent permettre de se reproduire en conditions perturbées. Les espèces de milieu pauvre ont en général une phénologie plus tardive, en particulier la floraison puisqu'il leur faut, du fait de leur taux de croissance plus faible, plus de temps pour accumuler les réserves suffisantes pour investir dans la reproduction (Grime 1979).

## 2. Syndromes de traits : existence de stratégies et lien avec les facteurs écologiques

L'existence de corrélations entre traits et de trade-offs fait que toutes les combinaisons possibles de valeurs traits n'existent pas dans la nature<sup>27</sup> (Chapin 1980). Certaines combinaisons récurrentes peuvent donc être identifiées et permettent de limiter le nombre de traits mesurés, tout en facilitant l'interprétation (Diaz *et al.* 1998, Weiher *et al.* 1999) via l'identification des mécanismes impliqués. **Un tel ensemble de caractéristiques communes retrouvé chez un grand nombre d'espèces ou populations et qui confère des similitudes écologiques correspond à une stratégie** (Grime 1979). **Une stratégie regroupe les moyens qu'utilise une espèce pour se maintenir (via ses populations)** (Westoby 1998).

### 2.1. Stratégies d'acquisition et de conservation des ressources en réponse aux facteurs fertilité et utilisation

Le trade-off capture-conservation des ressources est apparu comme un élément central du fonctionnement des plantes. Ce trade-off et les deux stratégies extrêmes qui peuvent en découler (espèces à stratégie de capture et espèces à stratégie de conservation) peuvent être mobilisés pour rendre compte de la réponse à la fertilité (cf opposition espèces de milieu riche versus milieu pauvre) voire à l'utilisation. Ainsi, Cruz *et al.* (2002) ont distingué 4 principaux types de graminées prairiales (cf Tableau 1), sur la base de différents traits notamment des traits foliaires (SLA, LDMC et LLS). **Les types A et B, considérés comme des espèces à**

<sup>27</sup> Certaines valeurs de traits peuvent être associées parce que la sélection porte sur l'individu (« avatar ») et « retient » donc des combinaisons particulières, mêmes si tous les traits ne procurent pas un avantage direct dans la situation.

**stratégie de capture, doivent dominer dans les parcelles fertiles ; les types C et D (stratégie de conservation) dominant dans les parcelles moins fertiles.** Le taux de recyclage des nutriments, en particulier au niveau des feuilles (cf 1/LLS), est considéré comme un facteur important dans la réponse à la perturbation. Un faible taux permettrait de se maintenir en situation peu défoliée (i.e. peu fréquemment et/ou peu intensément). Ce taux distingue globalement les deux principales stratégies (taux inférieur pour la stratégie de conservation) ainsi que les deux types d'une même stratégie (B a un rythme plus lent que celui de A, idem pour D par rapport à C).

**Tableau 1 : Définition des 4 types fonctionnels de graminées prairiales en fonction de leur stratégie vis-à-vis de la fertilité (milieux riches ou pauvres) et de l'utilisation (intensité et rythme de défoliation) (d'après Cruz *et al.* 2002).**

Type de stratégie	Capture milieu riche	Conservation milieu pauvre
<b>Recyclage rapide des organes</b> (défoliation fréquente et rase)	Type <b>A</b>	Type <b>C</b>
<b>Recyclage lent</b> (défoliation peu fréquente et/ou partielle)	Type <b>B</b>	Type <b>D</b>

Par ailleurs, **vingt graminées prairiales ont pu être classées suivant ces 4 types sur la base de leur seule valeur de LDMC mesurée en conditions de croissance non limitantes**<sup>28</sup> (voir annexe 3, Al Haj Khaled 2005). Les proportions relatives de ces groupes au sein d'un réseau de 83 parcelles pyrénéennes varient significativement en fonction de la fertilité et du mode d'utilisation (e.g. Ansquer *et al.* 2004). Les caractéristiques agronomiques de ces groupes, mesurées à l'échelle de couverts monospécifiques, ont par ailleurs été analysées (Al Haj Khaled 2005). Ces groupes constituent également à des groupes d'effet.

Les trois autres ensembles de stratégies suivants intègrent également la notion de stress (fertilité) et/ou de perturbation (fauche et/ou pâturage) et intègrent, plus ou moins explicitement, le trade-off capture-conservation des ressources. Dans le cadre particulier de notre étude, ces stratégies ne seront pas explicitement intégrées dans les analyses de données. Ces stratégies sont donc plus considérées comme formant un cadre conceptuel et seront mobilisées lors de la discussion des résultats.

<sup>28</sup> Ce trait est également apparu comme le plus pertinent pour rendre compte des variations de caractéristiques agronomiques mesurées à l'échelle de couverts monospécifiques (bon trait d'effet).

## 2.2. Système de Grime : stratégies de la phase adulte (C-S-R) et stratégies de régénération

Les stratégies « primaires »<sup>29</sup> (e.g. système C-S-R) impliquent les principales activités/fonctions d'un organisme telles que capture des ressources, croissance et reproduction (Grime *et al.* 1988). **Au niveau de la phase adulte (ou établie), Grime (1974, 1977) définit trois axes de spécialisation en lien avec trois principaux facteurs écologiques (compétition, stress et perturbation) et trois stratégies extrêmes associées**<sup>30</sup> **aux combinaisons de stress et de perturbation**<sup>31</sup> (voir Figure 3 et les deux premières lignes du Tableau 2). La **stratégie C (« compétitrice »)** domine dans les situations très riches en ressources (notamment en éléments minéraux) peu ou pas perturbées et où règne une compétition intense, notamment pour la lumière. La **stratégie S (« stress-tolérante »)** domine dans les situations de faible disponibilité des ressources, peu ou pas perturbées. Enfin, la **stratégie R (« rudérale »)** se trouve dans les situations très perturbées et riches en ressources. Ces stratégies représentent des extrêmes et la plupart des espèces se situent comme des intermédiaires. Dans la réalité, les communautés peuvent abriter plusieurs stratégies (dans le temps ou l'espace) (Grime *et al.* 1988). Ce schéma de stratégies permet cependant de re-situer les trade-offs fondamentaux des plantes en lien avec les pressions environnementales (biotiques ou abiotiques et leur interaction potentielle). Les attributs (valeurs de traits) des trois stratégies sont présentées dans le Tableau 2. Les espèces les plus compétitives (C) sont capables de maximiser la capture des ressources (fort RGR, grande taille), que ce soit au niveau des nutriments ou de la lumière. En effet, un taux de croissance élevé permet un prélèvement des nutriments plus rapide par unité de poids de racines, du fait de la « demande » créée par la croissance des tissus (Chapin 1980, Lambers and Poorter 1992). Les espèces stress-tolérantes ont des valeurs de traits souvent opposées, notamment un faible RGR. Cependant, comme indiqué précédemment, c'est plus la limitation des pertes de nutriments (longue durée de vie des feuilles) qui leur procure un avantage dans les milieux peu fertiles (Grime 1977). Enfin, les espèces dites rudérales sont capables de pousser très rapidement sur une courte période et d'investir beaucoup d'assimilats dans la production de graines, capables de germer rapidement quand les conditions seront à nouveau favorables.

**Parallèlement aux 3 principales stratégies de Grime, cinq stratégies de régénération peuvent être identifiées :** reproduction végétative, régénération (sexuée ou non) au niveau des trouées (sol nu ou couvert moins dense), banque de graines persistante, graines (ou spores) à dispersion importante et banque de juvéniles persistants (Grime 1979, Grime *et al.* 1988). Ces stratégies peuvent recouper en partie les stratégies établies sur la phase « établie » (adulte). Le recours à la reproduction végétative semble notamment assez répandu dans les habitats relativement peu perturbés, i.e. pour les espèces appartenant aux stratégies C ou S ou la stratégie intermédiaire CS (Grime 1979); cela est lié notamment au fait

<sup>29</sup> Les stratégies secondaires sont des intermédiaires et/ou des combinaisons de stratégies primaires (e.g. espèces de type C-R ou combinant reproduction végétative et banque de juvéniles persistants).

<sup>30</sup> Vingt-sept traits (morphologiques, phénologiques, relatifs à l'allocation des ressources...) sont proposés pour identifier la capacité de tolérance au stress et à la perturbation ou de compétitivité (Grime *et al.* 1988).

<sup>31</sup> La situation de très fort stress et perturbation est considérée comme non viable, il n'existe donc pas de stratégie correspondante (Grime 1977).

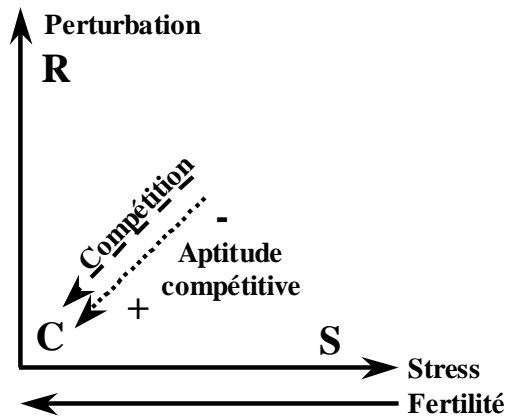
qu'en situation très perturbée le lien entre le clone et le pied-mère risque d'être rompu trop tôt et limite donc ce type de reproduction. Cependant, il semble que ce type de reproduction ne soit pas « utilisé » pour les mêmes raisons : pour les espèces C, la reproduction végétative permet de maintenir aisément le « monopole » de l'espace et donc des ressources alors qu'en situation peu fertile (stratégie S), cela limite le recours à la germination et l'établissement des plantules indépendantes du pied-mère, notamment en terme de nutrition, dans des conditions relativement difficiles (Grime 1979). Lorsque la perturbation intervient de manière régulière (e.g. toujours à la même période dans l'année), la reproduction végétative (ou la présence d'individus « juvéniles persistants ») semble être une des stratégies dominantes de régénération, notamment pour exploiter les trouées (Grime 1977). Notons enfin que différentes stratégies de régénération peuvent être rencontrées au sein de la même espèce et/ou communauté (Grime 1977)

**Tableau 2 : Attributs des trois stratégies extrêmes du schéma C-S-R de Grime (d'après Grime 1974, 1977; Grime *et al.* 1988) et l'intensité de stress et de perturbation qui leur sont associées.**

	Compétitrice (C)	Stress-tolérante (S)	Rudérale (R)
<b>Stress</b>	-	+	-
<b>Perturbation</b>	-	-	+
Taille (hauteur et expansion latérale)	Importante	Variable	Réduite
RGR	Fort	Faible	Fort
Durée de vie des feuilles	Plutôt faible	Forte	Faible
Cycle de vie	Pérenne	Pérenne	Annuel
Effort reproductif (prod. de graines)	Faible	Faible	Fort
Phénologie (floraison)	Floraison après pic de production ; fréquence annuelle en général	Pas de relation générale entre floraison et croissance ; floraison à fréquence variable	Floraison à la fin de la période favorable pour la croissance (« précoce ») ; floraisons fréquentes
Variabilité phénotypique <sup>32</sup>	Forte (modification appareil végétatif)	Faible	Forte (durée de la phase végétative)

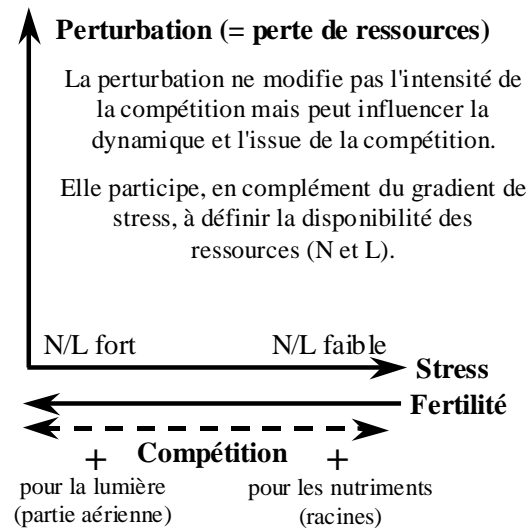
*Le système de stratégies de Grime implique une conception particulière de la compétition, souvent opposée à celle de Tilman. L'Encadré 3 et la Figure 3 présentent les différences entre les deux théories.*

<sup>32</sup> Une « plasticité » importante permet aux espèces à taux de croissance élevé de pouvoir s'adapter relativement vite aux modifications de leur environnement (biotique ou abiotique). Les espèces compétitives seraient ainsi capables de modifier rapidement leur système racinaire (forme et distribution) pour pouvoir échapper aux zones appauvries en nutriments suite à un prélèvement important pour la croissance (Grime *et al.* 1988).



#### Modèle de Grime

<b>Importance de la compétition</b>	<b>Varie</b> suivant le niveau de stress et de perturbation (maximale quand stress et perturbation faibles)
<b>Ressource pour laquelle la compétition s'exerce</b>	<b>Lumière et nutriments</b> (espace)
<b>Espace où s'exerce la compétition</b>	<b>Strates aérienne et souterraine</b> (plante entière)
<b>Hierarchie compétitive</b>	<b>Invariable</b> (une espèce compétitive le restera toujours; mais, suivant les conditions du milieu, cette aptitude ne lui permettra pas forcément d'être dominante)
<b>Traits reflétant l'aptitude compétitive</b>	<b>Forte capacité d'acquisition des ressources</b> (croissance rapide des feuilles, tiges et racines via un fort RGR)



#### Modèle de Tilman

<b>Importance de la compétition</b>	<b>Constante</b> le long du gradient de stress (modification de la ressource pour laquelle elle s'exerce)
<b>Ressource pour laquelle la compétition s'exerce</b>	<b>Lumière</b> lorsque fertilité élevée, <b>nutriments</b> lorsque fertilité faible
<b>Espace où s'exerce la compétition</b>	<b>Strate aérienne</b> pour la compétition pour la lumière, <b>strate souterraine</b> pour la compétition pour les nutriments
<b>Hierarchie compétitive</b>	<b>Variable</b> suivant la ressource limitante (une espèce peut se révéler faible compétitrice à l'une des extrémités du gradient et forte à l'autre extrémité)
<b>Traits reflétant l'aptitude compétitive</b>	<b>Capacité à supporter une faible disponibilité des ressources et développer leur acquisition</b> (allocation de biomasse feuilles/racines, réduction des pertes)

**Figure 3 : Comparaison des théories de Grime et Tilman concernant la compétition (importance relative, type de ressource pour laquelle elle s'exerce, notion d'aptitude compétitive) en fonction de gradients de stress et de perturbation (d'après Grime 1974, 1977 ; Tilman 1988 et Bullock 1996).** Ici, le gradient de stress correspond à un gradient de disponibilité des ressources minérales (fertilité), le niveau faible correspondant aux situations fertiles, le niveau fort aux moins fertiles. Pour Tilman, ce gradient peut être représenté par le rapport entre les nutriments (N) et la lumière (L). Le gradient de perturbation peut correspondre à un gradient d'intensité de pâturage ou de fauche. La représentation utilisée pour les stratégies de Grime n'est pas exacte puisque les deux axes Perturbation et Stress sont ici orthogonaux (alors qu'habituellement, du fait de l'absence d'une des 4 combinaisons de ces deux facteurs conduit à une représentation sous la forme d'un triangle équilatéral).



**Encadré 3 : Deux conceptions différentes de la compétition : les théories de Grime et Tilman**

Ces deux théories s'opposent depuis longtemps et certains auteurs ont cherché à les concilier (voir notamment l'analyse de Bullock 1996). **Pour Grime, la compétition peut exister en situation peu fertile mais son importance relative dans la structuration de ces communautés est faible** (Grime 1977). Seules les espèces de stratégie C sont considérées comme compétitives. Elles seront capables de prélever rapidement toutes les ressources sujettes à la compétition, au niveau des racines comme des feuilles (grâce aux traits précédemment présentés dans le Tableau 2, notamment un fort RGR). Elles sont en fait capables de présenter un fort « effet » compétitif (*sensu* Goldberg and Landa 1991). **Pour Tilman (1985, 1988, 1990), la compétition est importante dans toutes les situations mais ne s'exerce pas pour les mêmes ressources suivant le niveau de fertilité** (la disponibilité en nutriments est corrélée négativement à celle de la lumière selon la « resource ratio [nutrient : light] hypothesis », Tilman 1985). La compétition sera plus forte pour la ressource la moins disponible dans chaque situation i.e. la lumière dans les parcelles les plus riches en éléments minéraux, les nutriments pour les parcelles pauvres. Des espèces différentes pourront donc se révéler supérieures d'un point de vue de l'aptitude compétitive, suivant leur position sur le gradient. Cette aptitude est conférée par la capacité à se maintenir à une faible disponibilité de la ressource ( $R^*$ ). Le maintien passe par un équilibre entre capture, en lien avec le gradient de stress, et perte, via la perturbation, des ressources qu'elle aura acquises. L'espèce la plus compétitive sera celle qui remplira ces conditions au plus faible  $R^*$ . Il s'agit donc plus ici de montrer une « réponse » compétitive forte (*sensu* Goldberg and Landa 1991).

Bien que les deux auteurs ne s'accordent pas sur l'importance relative de la compétition voire sa nature, la notion de supériorité compétitive et les mécanismes principaux qui déterminent cette aptitude, ils reconnaissent tous les deux que les espèces dominantes des milieux peu fertiles (Stress-tolérantes pour Grime, espèces compétitrices pour les minéraux pour Tilman) seront celles capables de supporter de faibles niveaux de nutrition minérale grâce à une réduction des pertes de nutriments. Dans les situations fertiles peu ou pas perturbées, l'opposition est plus nette puisque les deux théories décrivent l'aptitude compétitive par des traits différents selon qu'ils la décrivent plus par des traits conférant un fort effet compétitif (fort RGR) ou une forte réponse (faible RGR). En réalité, les espèces dominantes des situations fertiles sont souvent les plus grandes et celles qui croissent le plus vite: ce ne sont donc pas celles qui sont amenées à supporter une faible disponibilité lumineuse mais elles sont capables de réduire la disponibilité (l'accès) de cette ressource pour les autres espèces.

2.3. Système LHS (Leaf-Height-Seed) de Westoby

**Westoby (1998) propose un schéma tridimensionnel, représentant les principaux trade-offs existant chez les plantes** et permettant de définir des stratégies. Ce schéma repose donc sur trois principaux axes relativement indépendants (et traits associés relatifs respectivement aux feuilles (L), à la partie aérienne de la plante (Hauteur) et aux graines (S)). Des correspondances avec les stratégies de Grime peuvent être trouvées. Westoby considère cependant, par son système en trois dimensions, que toutes les situations peuvent exister (cf système en deux dimensions de Grime). De plus, contrairement à Grime, Westoby regroupe dans un seul schéma les réponses de la phase établie et de régénération (la séparation se fait via différents axes). **L'axe formé par un trait foliaire, le SLA, correspond, selon Westoby, à l'axe Compétition-Stress opposant les espèces à croissance rapide (situation de compétition) et lente (situation de stress)**; ce qui semble en accord avec le trade-off acquisition-conservation précédemment présenté. Le SLA traduit aussi l'opposition entre investissement dans la croissance (SLA fort) versus l'investissement dans les défenses et réserves (SLA faible). Il peut donc aussi rendre compte de la réponse à la perturbation,

notamment au pâturage. D'après Westoby (1999), les plantes favorisées en situation de pâturage intensif et non sélectif<sup>33</sup> (résistantes) présenteraient un fort SLA. Cela s'explique par le fait qu'un faible SLA est associé à une forte durée de vie des feuilles et que les plantes présentant ces caractéristiques risquent de perdre des feuilles dans lesquelles elles auront plus investi que des espèces à fort SLA, d'où un désavantage en situation de pâturage intense (Westoby 1999). *Nous pouvons supposer que cette tendance peut aussi s'appliquer aux situations de fauche, étant donné que ce type de défoliation induit une perte de biomasse instantanée et importante.* Par ailleurs, ces espèces à faible SLA peuvent aussi présenter des tissus moins appétents (car plus denses, plus riches en composés secondaires, etc.) et donc être favorisées lorsque les animaux consomment de préférence les espèces plus appétentes, situation possible lorsque la pression de pâturage n'est pas très forte. **Le maintien de ces deux types opposés de plantes dépendrait donc de la pression exercée par les herbivores (Westoby 1999). La hauteur à maturité et la masse de graines correspondent aux deux autres axes et sont utilisées pour rendre compte de la réponse à la perturbation.** En effet, plus la durée entre deux perturbations est importante, plus la hauteur atteinte sera élevée. La perturbation est perçue comme un moyen de ré-initialiser la « course » pour la lumière et donc la quantité de carbone accumulée par chaque espèce (qu'elle investira dans la reproduction et/ou la croissance) (Westoby 1998). Par ailleurs, la masse de graines<sup>34</sup> est liée à l'opportunité de s'établir dans un couvert perturbé ou non (cf partie 1.2. sur les graines). Deux traits sont donc nécessaires pour rendre compte des différences liées aux deux phases de la vie d'une plante, végétative et reproductrice. Ce système de représentation, est considéré comme plus simple à utiliser que celui de Grime puisque les traits nécessaires pour positionner les espèces sont plus accessibles que ceux impliqués dans le système CSR<sup>35</sup>. Il semble cependant surtout destiné aux méta-analyses (permettant de comparer aisément les résultats) et moins aux études individuelles (Westoby 1998).

#### 2.4. Stratégies de résistance à la perturbation (fauche, pâturage): tolérance et évitement

La plupart des travaux, notamment ceux qui ont permis de définir les stratégies de résistance, concernent la réponse au pâturage. Des parallèles peuvent cependant être établis pour la fauche, lorsque l'on considère les effets de la défoliation. La fauche est en effet une perturbation plus simple que le pâturage dans le sens où elle consiste principalement en une défoliation homogène (pas de sélection possible). Certaines situations de pâturage intensives peuvent s'en rapprocher mais se rajouteront également les effets du piétinement et du dépôt de fèces. **Le pâturage est une perturbation complexe puisque présentant différentes modalités d'action** (Bullock and Marriott 2000). L'une d'entre elles concerne le prélèvement de biomasse. Ces prélèvements induisent une perte de biomasse et donc de nutriments. Face à cette difficulté, les plantes ont développé diverses stratégies. **Parmi les espèces qui parviennent à se maintenir en situation pâturées i.e. les espèces dites résistantes au pâturage**, (Briske 1986, Rosenthal and Kotanen 1994, Briske 1996) distinguent **deux principales catégories : la tolérance et l'évitement** (cf Figure 4). **L'évitement peut se faire dans le temps** (décalage phénologique par rapport à la

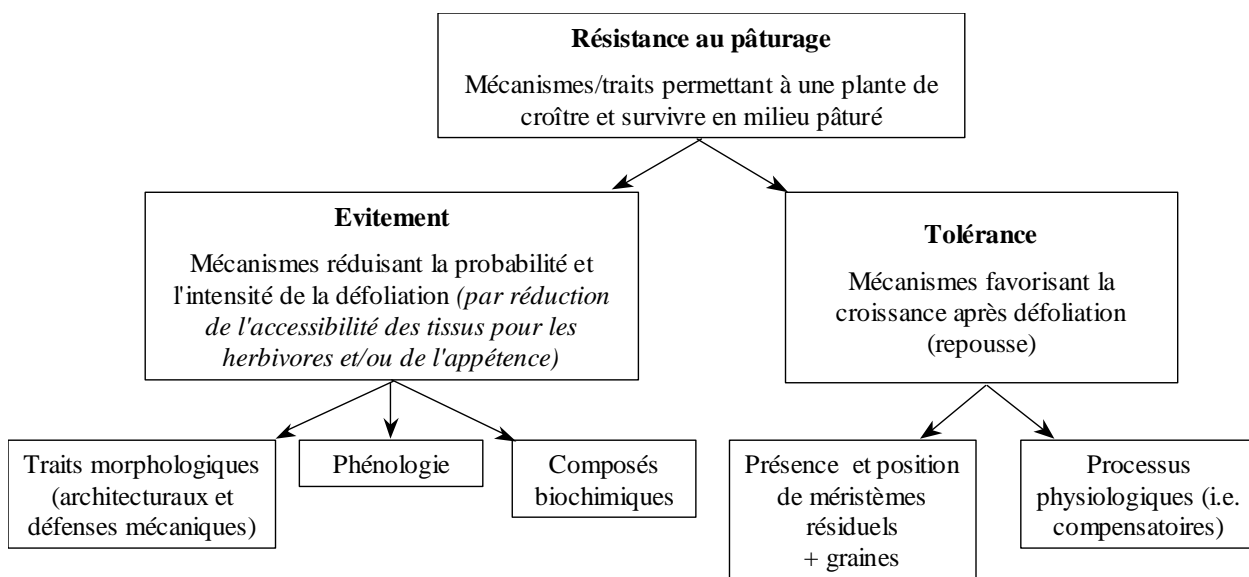
<sup>33</sup> La sélectivité des herbivores est définie comme le degré avec lequel les herbivores prélèvent la biomasse végétale en proportions différentes de l'abondance relative des espèces présentes dans la végétation

<sup>34</sup> = inverse du nombre de graines produit par unité de biomasse investie dans la reproduction

<sup>35</sup> Des « améliorations » ont cependant été réalisées depuis concernant l'attribution des stratégies pour des espèces qui n'étaient pas dans le schéma original de Grime (voir méthodologie impliquant la hauteur et l'extension latérale de la plante, le SLA, la LDMC, le poids sec moyen des feuilles et la période de floraison, Hodgson *et al.* 1999).

période de présence des animaux) **ou dans l'espace** (e.g. grâce à une petite taille et/ou des feuilles en rosette concentrées près du sol). **Les stratégies d'évitement peuvent aussi se traduire par des défenses** (faible appétence, toxicité, défenses mécaniques telles que poils denses, épines, piquants). **La tolérance consiste à supporter une défoliation, notamment en étant capable de repousser à la suite.** Ces plantes sont donc capables de reconstituer les pertes de biomasse (et de nutriments) occasionnées (par le prélèvement ou le piétinement). Cette tolérance est permise par la présence de méristèmes qui n'ont pas été atteints par la coupe (a priori les graminées sont avantagées puisque leurs glucides de réserves sont situés à la base des talles, Gillet *et al.* 1984, ainsi que leurs méristèmes, Briske and Hendrickson 1998). La tolérance peut aussi se faire par des mécanismes physiologiques « compensatoires ». McNaughton (1983) a proposé la notion de « croissance compensatoire » comme moyen de limiter les effets potentiellement négatifs du pâturage. De nombreux mécanismes sont possibles pour permettre une telle réponse, depuis des modifications internes (physiologiques ; e.g. processus hormonaux) jusqu'à des mécanismes externes et donc plus indirects liés à la modification de la structure du couvert (e.g. limitation de la sénescence ou augmentation de la photosynthèse du fait d'un accès à la lumière accru).

Dans le cas de la fauche, la hauteur de coupe étant homogène et faible, la stratégie d'évitement ne semble pouvoir se traduire que par un évitement phénologique (cycle reproducteur accompli avant la fauche). **La stratégie de tolérance, via une capacité de repousse importante, apparaît comme la stratégie principale dans les situations de fauche.**



**Figure 4 : Principales stratégies de résistance au pâturage (d'après Briske 1986, Rosenthal and Kotanen 1994, Briske 1996).**

Les deux grandes types de stratégies de résistance (Figure 4) peuvent être considérées comme représentant un trade-off: si l'évitement de la perturbation se traduit par un investissement dans des défenses (tissus denses, composés secondaires...) et/ou port prostré, cela risque de se faire au détriment de la croissance (RGR faible) et donc limiter la capacité de repousse (tolérance) (Briske 1999). **Des traits associés à l'une ou l'autre des stratégies (évitement ou tolérance) peuvent ainsi être corrélés avec des traits liés aux stratégies d'acquisition des ressources** (Coley *et al.* 1985).

En effet, la repousse suite à une défoliation peut être permise par un taux de croissance élevé, i.e. un trait caractéristique des espèces à stratégie de capture des ressources, dominantes dans les milieux riches (Briske 1996). Ces mécanismes de réponse au pâturage se trouvent confirmés dans de nombreuses études (e.g. Noy-Meir *et al.* 1989, Diaz *et al.* 1992) même si cette dichotomie, évitement et tolérance, est parfois considérée comme simpliste (Bullock *et al.* 2001). En effet, ces deux stratégies ne doivent pas être considérées systématiquement comme corrélées négativement (Rosenthal and Kotanen 1994). Ces deux mécanismes peuvent coexister chez des individus d'une même espèce voire au sein d'un même individu, l'un des mécanismes opérant au début du cycle de vie, l'autre à l'âge adulte (Diaz *et al.* 1992). La persistance en conditions pâturées peut être due à une réelle adaptation au pâturage (i.e. réelle résistance) ou à une grande variabilité morphologique intraspécifique suivant les différentes pressions exercées sur les différentes populations (Diaz *et al.* 1992).

**La tolérance dépend de facteurs intrinsèques** (voir Figure 4) **mais peut aussi être modulée par des facteurs extrinsèques telles que la disponibilité des ressources et/ou la compétition.** En effet, les espèces ayant subi une perte de biomasse (et donc de nutriments) devront être en mesure de les compenser pour se maintenir. Cela peut être difficile lorsque les nutriments sont peu disponibles. Dans le cas du pâturage, selon Briske (1996), lorsque la sélection est possible (i.e. biomasse disponible suffisamment importante), les herbivores vont *a priori* consommer en premier les espèces à stratégie de tolérance puis dans un second temps, suivant la pression de pâturage, les espèces présentant des mécanismes d'évitement. Cette sélection peut se faire de manière active si les animaux consomment de préférence les espèces les plus appétentes ; elle peut aussi se faire de manière passive i.e. en consommant prioritairement les espèces les plus hautes (cf défoliation verticale de haut en bas, Noy-Meir *et al.* 1989). Suivant le mode d'utilisation, la biomasse disponible au départ, la fertilité, les patrons de réponse (stratégies avantageées) peuvent donc différer.

**Le pâturage peut également agir en modifiant les interactions compétitives** i.e. notamment en modifiant la disponibilité de la ressource pour laquelle s'exerce la compétition (la lumière peut être moins limitante si la taille du couvert est réduite et qu'il s'y crée des trouées, Bullock 1996). Les espèces moins compétitives (notamment celles qui sont plus petites et/ou ont un plus faible RGR) pourront alors coexister avec des espèces plus compétitives qui les auraient exclues en situation non pâturée. Selon Briske et Hendrickson (1998), il peut être difficile de dissocier certains mécanismes de réelle tolérance à la défoliation du simple effet de modification de ces interactions compétitives sans expériences précises. **Enfin, le pâturage peut aussi agir en créant des trouées, colonisées par voie végétative ou par graines.** Les trouées peuvent en effet représenter un mécanisme très important d'établissement ou de maintien en situation pâturée (Bullock *et al.* 2001).

### 3. Variations des traits à l'échelle des communautés en fonction des facteurs étudiés : fertilité et utilisation

#### 3.1. Effet de la nutrition minérale

Dans la première partie de ce chapitre, nous nous sommes surtout intéressés aux traits permettant de distinguer les espèces inféodées aux milieux riches (fort RGR) de celles de milieux pauvres, cultivées en situations non limitantes. Le trade-off capture-conservation des ressources est apparu comme un élément essentiel. **Les études menées sur des communautés le long de gradients de fertilité, bien que moins nombreuses que les précédentes, confirment ces patrons.** Ainsi, Lavorel *et al.* (2004) montrent, dans deux sites des Alpes, une diminution de la LDMC et une augmentation du SLA lorsque la fertilité augmente. Gaucherand (2005) observe également, sur un de ces sites, une augmentation de la hauteur végétative, des teneurs en azote des limbes et une diminution du rapport C/N des limbes.

#### 3.2. Effet du pâturage

*A l'échelle des communautés, la réponse au pâturage a été beaucoup plus étudiée que celle de la fauche. Nous présenterons donc plus de résultats relatifs au pâturage (voir cependant paragraphe 3.3.), bien que nous n'ayons pas dans notre dispositif de réel gradient d'intensité de pâturage. L'analyse de ces résultats devrait notamment contribuer à évaluer, indirectement, l'intensité de perturbation des situations étudiées dans le cadre de la thèse.*

Souvent les gradients étudiés intègrent des situations pâturées (à différentes intensités) et des situations où le pâturage a disparu depuis plus ou moins longtemps. Dans la plupart des études analysant les réponses des plantes au sein des prairies le long de gradients d'intensité de perturbation, les types biologiques (*sensu* Raunkiaer), le cycle de vie (pérennes *vs* annuelles) ou les groupes taxonomiques ou formes de croissance (e.g. graminées *vs* dicotylédones) constituent le premier niveau de subdivision du jeu de données. Notons qu'il existe un certain recouvrement entre les différents « découpages » : ainsi les thérophytes sont toutes des annuelles et les autres types biologiques des pérennes. **Les variations d'abondance de ces groupes pré-définis permettent en général de distinguer des patrons « grossiers » largement retrouvés dans les différentes études** (e.g. Noy-Meir *et al.* 1989, Hadar *et al.* 1999, McIntyre and Lavorel 2001). Néanmoins, le groupe seul n'est pas toujours pertinent et doit être combiné avec un ou plusieurs trait(s). Ainsi, Sternberg *et al.* (2000) observent que les graminées de grande taille diminuent en proportion lorsque la pression de pâturage augmente au profit de légumineuses annuelles prostrées et d'autres dicotylédones, annuelles ou pérennes, peu appétentes. Des analyses des variations des traits plus fines sont donc souvent réalisées au sein de chaque sous-ensemble (Lavorel *et al.* 1997). Nous nous intéresserons ainsi dans un premier temps aux variations de ces groupes « grossiers » puis aux variations des autres « traits ». Les réponses au pâturage peuvent varier suivant les situations explorées. Il est donc important de raisonner en terme de mécanismes pour pouvoir comprendre les variations entre études (cf colonisation des trouées, évitement et tolérance des prélèvements).

##### *3.2.1. Variations des groupes pré-établis*

Une augmentation ou une diminution d'un groupe le long d'un gradient ne signifie pas forcément que ce groupe est le groupe dominant là où il a la proportion la plus forte. Ainsi, une des

différences importantes entre écosystèmes pâturés méditerranéens/arides et tempérés tient au fait qu'en général, les premiers sont dominés par des annuelles (e.g. 74% d'annuelles dans le dispositif israélien de Sternberg *et al.* 2000) alors que les seconds le sont par des pérennes (e.g. Bullock *et al.* 2001). Cela n'exclue cependant pas le fait que les annuelles puissent augmenter avec le pâturage dans le second cas (e.g. en Suède, Dupré and Diekmann 2001), même si elles ne sont jamais dominantes.

➤ Groupes botaniques

Plusieurs études observent une augmentation de la proportion des dicotylédones lorsque la pression de pâturage augmente (Bullock *et al.* 2001, Diaz *et al.* 2001, McIntyre and Lavorel 2001). Dupré et Diekmann (2001) constatent que seules les légumineuses (Fabacées) augmentent en situation pâturée alors que les autres dicotylédones ne montrent pas de réponse claire. Hadar *et al.* (1999) observent également plus de légumineuses lorsque la pression de pâturage augmente. La réponse positive de certaines dicotylédones, et parmi elles des légumineuses, résulterait notamment d'une **capacité à coloniser les trouées** et de leur petite taille (Dupré and Diekmann 2001).

➤ Cycle de vie (pérennes vs annuelles)

Globalement, l'augmentation de la pression de pâturage favorise les annuelles (Noy-Meir *et al.* 1989, McIntyre *et al.* 1995, Sternberg *et al.* 2000, Diaz *et al.* 2001, pâturage continu pour Dupré and Diekmann 2001, analyse multi-sites en Ecosse, Pakeman 2004). Dans le cas du pâturage continu, (Dupré and Diekmann 2001) expliquent la **réponse positive des annuelles par le fait qu'elles sont capables de limiter l'impact négatif et régulier du pâturage grâce à leur cycle de vie court**. L'avantage de la reproduction par graines, capables de s'établir dans les trouées, peut aussi être invoqué (Sternberg *et al.* 2000). Le cycle de vie annuel peut en effet être synonyme de reproduction exclusive par les graines.

➤ Types biologiques

Les types biologiques de Raunkiaer apparaissent également comme des critères pertinents pour distinguer des réponses au pâturage (McIntyre *et al.* 1995, Dupré et Diekmann 2001). McIntyre *et al.* (1995) montrent par exemple que les chamaephytes sont plus sensibles que les hémicryptophytes à l'augmentation de la pression de pâturage. **Ces « descripteurs synthétiques » sont corrélés avec des traits morphologiques, tels que l'architecture de la plante (port et/ou hauteur) et de régénération (cf position des méristèmes dormants) (Dupré et Diekmann 2001), ce qui explique leur pertinence pour traduire la réponse au pâturage.**

### 3.2.2. Variations des traits

**La réponse au pâturage se traduit le plus souvent par des traits liés à l'architecture des plantes (hauteur, port, extension latérale) voire à la reproduction (phénologie, taille de graines, reproduction végétative).** Ainsi, le pâturage favorise les espèces de petite taille (Noy-Meir *et al.* 1989, Diaz *et al.* 1992, Hadar *et al.* 1999, Diaz *et al.* 2001, Louault *et al.* 2002), dont la biomasse est concentrée près du sol (port prostré et/ou avec rosettes de feuilles basales)<sup>36</sup> (Noy-

<sup>36</sup> Un port érigé peut être également observé dans les situations de pâturage continu intense puisqu'il permet de limiter l'impact négatif du piétinement (Tremont 1994).

Meir *et al.* 1989, Diaz *et al.* 1992, Landsberg *et al.* 1999, Lavorel *et al.* 1999, Dupré and Diekmann 2001). Ces adaptations permettent de réduire la surface disponible aux herbivores. Comme présenté précédemment (cf Figure 4), ces stratégies correspondent donc souvent à des **stratégies d'évitement des prélèvements de biomasse**. Le port relativement prostré associé à une petite taille permet également d'augmenter la capture de la lumière dans le plan horizontal (Lavorel *et al.* 1998) ; ce qui est possible du fait des ouvertures créées dans le couvert par les animaux. Dans certaines situations étudiées, le **recours aux défenses** (pilosité, composés secondaires) est aussi observé (McIntyre *et al.* 1999). La faible appétence ne semble cependant pas souvent conférer d'avantage clair dans les différentes études. Grant *et al.* (1996) montrent que *Molinia caerulea*, connue pour être peu appétente, peut même être consommée en priorité. La consommation préférentielle de cette espèce s'expliquerait par sa grande taille. En général, lorsque la sélection a lieu, elle se fait donc plutôt de manière passive : les espèces les plus hautes sont les premières consommées ; ce qui induit un **gradient de « défoliation verticale différentielle »** (Noy-Meir *et al.* 1989). Cela contribue aussi à expliquer le maintien d'espèces de plus petite taille et donc moins consommées.

L'effet du pâturage peut conduire à des adaptations différentes suivant les modes d'action (en lien notamment avec le régime). Plusieurs stratégies différentes peuvent ainsi coexister : un fort pâturage peut également favoriser les **espèces à stratégie de tolérance** (Diaz *et al.* 2001, Louault *et al.* 2005) i.e. présentant un fort SLA et une faible LDMC, traduisant une **forte capacité de repousse**.

**Les traits relatifs à la « niche phénologique », en particulier la date de la floraison, sont pertinents en situation de pâturage**, notamment lorsqu'il est saisonnier (Trémont 1994, Hadar *et al.* 1999). **Une floraison précoce est souvent observée dans les sites pâturés** de manière continue ou non (Hadar *et al.* 1999, Louault *et al.* 2002, analyse multi-sites en Ecosse, Pakeman 2004, Peco *et al.* 2005). Comme cela a été présenté ci-dessus pour les annuelles, cette floraison précoce peut permettre de réduire l'impact négatif du pâturage (perte de biomasse rendant difficile l'investissement reproductif, prélèvement direct des structures reproductrices, etc.). Cet effet peut aussi être « contourné » par le recours à la reproduction végétative (e.g. Peco *et al.* 2005).

**Les graines sont généralement plus petites dans les sites pâturés** (Louault *et al.* 2002, Peco *et al.* 2005). Le mode de dispersion des graines varie suivant les situations, notamment en fonction des autres attributs avec lesquels il est associé (voir e.g. McIntyre *et al.* 1995, Louault *et al.* 2002, Peco *et al.* 2005). Même si les traits de régénération relatifs aux graines (forme, taille, modes de dispersion) varient significativement dans certaines études, ils n'apparaissent pas toujours comme les plus pertinents pour comprendre les réponses au pâturage (Diaz *et al.* 1992).

Précisons que toutes les caractéristiques présentées ne sont pas forcément associées et des combinaisons particulières peuvent exister suivant le régime de pâturage. Au-delà des tendances générales présentées ci-dessus, les patrons de variation des traits peuvent différer suivant les situations observées en lien avec l'importance relative des mécanismes en jeu. Quelques exemples illustreront cela lorsque nous nous intéresserons aux gammes de gradients explorées (partie II, paragraphe 1.3).

### 3.3. Effet de la fauche

La fauche étant un mode d'utilisation moins complexe que le pâturage, les réponses sont moins variables. **Les plantes doivent être capables de repousser suite à une défoliation rase (faible indice foliaire résiduel) et homogène.** Cette repousse peut se faire, comme pour le pâturage, par une mobilisation des réserves carbonées et azotées (Volenc *et al.* 1996) et la présence de méristèmes situés à la base de la plante. Les graminées sont avantagées dans ces situations<sup>37</sup> (Gillet *et al.* 1984, Briske and Hendrickson 1998). Le maintien suite à la coupe est aussi possible via la reproduction (graines ou reproduction végétative). **De manière générale, les espèces dominantes dans les prés de fauche sont souvent de grande taille, du fait de la forte compétition pour la lumière** (e.g. Smith *et al.* 1996a). Une date de fauche tardive (ou une fréquence faible) peut accentuer cette tendance puisque la compétition dure plus longtemps. **La date de fauche peut également avoir un impact sur la reproduction et par conséquent sur les traits associés.** En effet, une fauche précoce (par rapport au développement phénologique des espèces présentes) peut empêcher l'accomplissement du cycle reproducteur et éliminer ainsi les espèces incapables de reproduction végétative. Suivant leurs valeurs de traits, la fauche aura un impact plus ou moins négatif sur les différents groupes d'espèces. Smith *et al.* (2000) montrent ainsi qu'une fauche au 21 juillet permet aux dicotylédones de disperser leurs graines ; les graminées, plus tardives, se maintiennent par reproduction végétative. Une fauche plus précoce défavorise les dicotylédones au profit des graminées (Smith *et al.* 1996a). Une fauche tardive (septembre) peut aussi limiter la repousse et permettre aux graines qui germent à l'automne de s'établir dans un couvert plus ouvert (Smith *et al.* 1996b).

### 3.4. Interaction perturbation-fertilité

L'interaction entre facteurs est courante, notamment en situation agricole (e.g. gradient de fertilité couplé à un gradient d'intensité du pâturage, Vandvik and Birks 2002). Elle peut induire des patrons de variations différents de ceux observés sur des gradients impliquant, *a priori*, un seul facteur écologique (perturbation ou fertilité)<sup>38</sup>. **Les traits permettant de répondre aux variations de fertilité peuvent aussi rendre compte de la réponse à la perturbation** (e.g. pour le pâturage Pakeman 2004). Anderson et Briske (1995) montrent notamment que les espèces les plus « compétitives » (notamment à fort RGR), en situation fertile, ont peu ou pas recours aux mécanismes d'évitement du pâturage (petite taille, défenses). Les caractéristiques susceptibles de limiter l'impact du pâturage (tissus denses, composés secondaires, faible LNC, etc) peuvent en effet contribuer à une diminution du SLA et donc du RGR (Poorter and Garnier 1999). Par ailleurs, une fauche tardive (septembre) des prairies tempérées, tout comme un niveau de fertilité élevé, favorise les espèces de grande taille, capables de se maintenir en situation de forte compétition pour la lumière (Smith *et al.* 1996a).

*A contrario*, la capacité de tolérance du pâturage peut être réduite lorsque la fertilité est faible (Rosenthal and Kotanen 1994), du fait d'une difficulté à compenser les pertes engendrées par la défoliation (Briske 1996). La protection des tissus (défenses ou évitement) contre le pâturage peut par contre contribuer à limiter les pertes en nutriments acquis par la plante, ce qui constitue un

<sup>37</sup> Chez les graminées, ces réserves se situent principalement dans les gaines des feuilles adultes et dans la zone méristématique des feuilles en croissance

<sup>38</sup> En réalité, les deux varient probablement ensemble mais l'interaction n'est pas considérée explicitement et/ou l'on s'intéresse uniquement au facteur montrant une gamme de variation plus importante.



avantage en milieu pauvre. Dans une étude couplant deux niveaux de fertilité et deux niveaux de perturbation (absence de pâturage ou pâturage continu), (Fernandez-Ales *et al.* 1993) observent que les espèces de grande taille ne sont dominantes dans les parcelles pâturées que lorsqu'elles sont fertiles.

## II. Aspects méthodologiques de l'approche fonctionnelle

L'approche fonctionnelle pose de nombreuses questions méthodologiques, dont certaines ont fait l'objet de nombreuses recherches et publications depuis une quinzaine d'années, d'autres moins.

**La première question concerne le choix des traits à mesurer** (nature, type, nombre, origine, protocole de mesure, etc). Un important travail a été effectué à ce sujet ces dernières années afin de faciliter les comparaisons entre études. Il s'est notamment traduit par la définition d'une liste minimale de traits relativement faciles à mesurer (Weiher *et al.* 1999), sur la base des corrélations avec les fonctions des plantes (cf première partie du chapitre). Un protocole de mesure standardisé a également été défini pour un grand nombre de traits (Cornelissen *et al.* 2003). Les différentes études réalisées ont aussi permis de préciser les intérêts et limites des différents choix effectués.

**La deuxième question concerne les gradients étudiés** (nature, taille, interactions) et plus particulièrement leur rôle respectif dans la réponse des communautés, et ce à différentes échelles (depuis l'étude sur un site particulier jusqu'aux études portant sur différents continents, climats ou écosystèmes). Certains auteurs ont ainsi mis en évidence des patrons de réponse similaires à un même facteur (e.g. le pâturage) dans différentes situations ; d'autres ont par ailleurs insisté sur les raisons des différences observées entre études, en particulier les interactions possibles entre gradient de perturbation et le climat et/ou l'histoire évolutive de cette perturbation (e.g. Milchunas and Lauenroth 1993, Diaz *et al.* 1999a).

**Enfin, la troisième question concerne la démarche à adopter pour analyser la réponse de la végétation aux facteurs** (ou l'effet des traits sur les propriétés écosystémiques <sup>39</sup>). Plusieurs travaux conceptuels ont concerné les démarches nécessaires pour rendre compte de la réponse fonctionnelle des communautés (Lavorel *et al.* 1997). Certains se sont attachés à élaborer des systèmes de stratégies i.e. des groupes fonctionnels établis *a priori* (e.g. Grime 1979). D'autres se sont attachés à définir des méthodes statistiques pour identifier les groupes fonctionnels (de réponse) les plus pertinents (e.g. Pillar 1999) et la littérature regorge de mises en pratique diverses. Les travaux relatifs au lien entre approche fonctionnelle et processus écosystémiques sont moins abondants pour le moment (e.g. Garnier *et al.* 2004), à l'exception de tout ce qui concerne l'influence de la « diversité » (pas toujours considérée objectivement d'un point de vue fonctionnel) sur les processus écosystémiques. Le travail sur la réponse des communautés peut être mobilisé pour comprendre l'effet (voir notamment les moyennes communautaires).

L'analyse bibliographique qui suit se structure par rapport aux deux derniers points ; le premier étant abordé à différents niveaux.

<sup>39</sup> Nous emploierons ici l'expression « propriétés écosystémiques » au sens large (cf Encadré 1, introduction générale de la thèse) i.e. sont aussi comprises sous ce terme les caractéristiques agronomiques.

## 1. La question des gradients étudiés

### 1.1 . Caractérisation des facteurs

#### 1.1.1. Fertilité

Concernant la fertilité, différents modes de caractérisation existent mais la question semble malgré tout moins complexe à résoudre que celle de la perturbation (dans notre cas de l'utilisation de l'herbe). Globalement, trois modes de caractérisation de la fertilité peuvent être identifiés :

- analyses de sol (concentrations en éléments minéraux dans le sol),
- analyses de plantes (mesure via les indices de nutrition de la biodisponibilité des éléments minéraux pour les plantes (cf pour l'azote, Lemaire and Meynard 1997), voire des méthodes simplifiées telles que la concentration en azote de la couche supérieure du couvert « Nup » ; e.g. Farruggia *et al.* 2004)
- estimation en fonction des apports de fertilisants réalisés par l'agriculteur ou dans le cadre d'expérimentations (quantité d'éléments apportés par unité de surface, éventuellement complétée par des « bilans » intégrant les exportations de biomasse et les éventuelles restitutions animales lors du pâturage).

Les analyses de sol ne rendent pas forcément compte de ce qui est réellement disponible pour les plantes. Il n'existe ainsi pas de relation générale entre l'azote minéral du sol et l'azote présent dans les plantes (Farruggia *et al.* 2004). Le phosphore présent dans le sol peut également être « bloqué » (et donc non disponible pour les plantes) en situation acide et/ou humide. La fertilité estimée par les plantes semble donc être plus juste pour caractériser un gradient, en vue d'analyser la réponse des plantes à ce gradient. Le problème se pose ensuite de savoir quel élément minéral considérer (cf N, P, K...), étant donné que les variations des différents éléments ne sont pas forcément conjointes. La fertilité ayant un effet important sur la croissance, le terme « gradient de productivité » est souvent utilisé comme synonyme de gradient de fertilité (cf Al-Mufti *et al.* 1977). Cette expression doit être considérée avec précaution puisque la biomasse produite par les plantes ne dépend pas uniquement de la quantité d'éléments minéraux présents mais aussi des autres conditions abiotiques (eau, pH, ...) et du potentiel intrinsèque des espèces présentes (Keddy *et al.* 1997). Bien que cela n'est pas été testé au sein d'une même étude, on peut donc supposer que les relations entre traits et gradients de fertilité peuvent différer suivant le mode de caractérisation de la fertilité.

#### 1.1.2. Utilisation

La caractérisation de l'utilisation pose beaucoup plus de problèmes que celle de la fertilité. **Une perturbation est décrite par un ensemble de caractéristiques : nature, durée, distribution spatiale, fréquence (ou intervalle entre deux perturbations), intensité, etc.** (Pickett et White 1985). **Ces caractéristiques peuvent être réunies sous le terme de « régime ».** La complexité de la caractérisation d'une perturbation vient notamment de ces différentes caractéristiques de natures différentes. Il est relativement aisé d'ordonner des situations le long d'un gradient lorsque la caractéristique est une variable quantitative telle que le chargement animal (gradient d'intensité de pâturage). Cela devient plus délicat lorsque l'on compare des situations où plusieurs composantes du régime varient (e.g. fréquence et date de fauche). Cela est d'autant plus délicat que **l'importance relative de l'une ou l'autre des composantes (voire leur interaction) sur la végétation pourra**

**différer suivant la variable étudiée** (composition fonctionnelle, diversité spécifique intraparcellaire, production de biomasse, etc.) **en fonction des mécanismes en jeu** (Fernandez-Gimenez and Allen-Diaz 1999, Fuhlendorf *et al.* 2001). Même en définissant un mode d'expression standard pour chaque composante du régime, le problème de la pondération de chaque composante reste entier. Ainsi, il semble alors que certains traitements ne puissent être ordonnés les uns par rapport aux autres qu'*a posteriori*, au vu des mécanismes qui auront pu être identifiés dans les communautés étudiées. Enfin, la difficulté est encore accrue lorsque l'on compare des situations où la nature de la perturbation diffère en plus du régime (e.g. fauche et pâturage).

### 1.2. Amplitude de variation des gradients

Les patrons (de réponse à une perturbation par exemple) et les processus écologiques dépendent souvent de l'échelle d'analyse (spatiale, temporelle, etc.) (e.g. Briske *et al.* 2003). Suivant l'échelle retenue, les résultats peuvent différer. En effet, lorsque l'on réduit la gamme des situations observées (e.g. un même écosystème ou un gradient de perturbation réduit<sup>40</sup>), les organismes présents partagent en général des valeurs de traits relativement proches. Dans ce cas, les relations entre traits ou entre traits et facteurs écologiques risquent d'être plus faibles (moins significatives). Cela ne remet pas pour autant en question les relations obtenues sur des jeux de données plus larges (Reich 1993) mais peut poser problème lors de l'analyse des résultats ; on peut en effet se demander si les relations sont différentes dans le cas particulier d'étude parce que des mécanismes différents sont en jeu ou simplement parce que la gamme de variation explorée est réduite.

La gamme de variation du gradient peut être importante mais celle des traits réduite du fait de « filtres » (*sensu* Keddy 1992), en particulier le climat et l'histoire des perturbations (voir Encadré 4 pour plus de détails). Ces filtres ayant conduit à ne retenir que certaines combinaisons de traits ont été retenues dans le pool d'espèces présentes, en fonction du contexte local, la réponse aux facteurs écologiques testés pourra être limitée alors que les gradients étudiés sont équivalents (Diaz *et al.* 1998).

Au-delà de l'amplitude, les situations comparées peuvent aussi conditionner les réponses observées et les traits qui se révéleront pertinents. Suivant la partie du gradient observée, les mécanismes en jeu peuvent en effet différer. Ainsi, Noy-Meir *et al.* (1989) montrent que, pour une intensité de pâturage faible, la colonisation des trouées créées par les herbivores au sein de la matrice des dominantes est le mécanisme d'action principal (dimension horizontale de la perturbation). Dans le cas d'un pâturage fort, le fait que les espèces de petite taille soient favorisées par rapport aux plus grandes, consommées en priorité, traduit l'importance de la défoliation verticale différentielle. A une intensité moyenne, les mécanismes de réponse sont plus complexes du fait des interactions entre la diminution de la compétition et la défoliation verticale (mêmes patrons pour McIntyre *et al.* 1995).

<sup>40</sup> Un gradient de pâturage peut par exemple s'étendre depuis des situations d'arrêt récent du pâturage (pression nulle) jusqu'à un pâturage continu toute l'année avec une hauteur résiduelle faible (3-5 cm). Peu d'études étudient l'ensemble de cette gamme.

#### **Encadré 4 : Deux « filtres » susceptibles de modifier les réponses aux facteurs écologiques : le climat et l'histoire des perturbations**

Des différences de climat ou d'histoire des perturbations peuvent influencer les patrons de variation des traits le long des gradients. Analysant de nombreux sites différant par leur climat et l'histoire évolutive du pâturage, Milchunas et Lauenroth (1993) montrent notamment que les différences majeures (en terme de changement de composition d'espèces le long de gradients de pâturage) sont en premier lieu dues à des différences de productivité et d'histoire et, seulement dans un troisième temps, à l'intensité du pâturage. Au sein d'un site particulier d'étude, on s'attend bien sûr à ce que les différences liées aux variations du climat et de l'histoire évolutive soient réduites et que la perturbation (ou la fertilité) soit le principal facteur influençant la végétation. Ces aspects doivent cependant être gardés en mémoire lors des comparaisons avec les autres études, comme source potentielle de variation.

##### **1. Le climat**

Le climat peut induire des différences importantes au sein d'un même type d'écosystème. Ainsi, les prairies méditerranéennes sont des couverts dominés par des annuelles alors que ce sont souvent des pérennes qui dominent dans les écosystèmes tempérés. Or, les annuelles et les pérennes ne partagent pas forcément les mêmes valeurs de traits et cela peut avoir des répercussions lorsque ces traits sont impliqués dans la réponse à un facteur étudié (e.g. importance relative de traits reproducteurs pour le pâturage). Fernandez-Gimenez et Allen-Diaz (1999) montrent également qu'un même gradient de pâturage (ici représenté par la distance au point d'eau) n'a pas la même influence suivant les habitats observés (steppe désertique, steppe de montagne, ...). Ces auteurs interprètent ces différences par l'importance relative des facteurs abiotiques (en particulier la variabilité des précipitations) par rapport au pâturage dans la structure et composition des communautés (diversité spécifique et fonctionnelle) et la biomasse produite. Il peut également y avoir des interactions entre gradient de pâturage et année de mesure. Sternberg *et al.* (2000) observent sur des écosystèmes méditerranéens que les effets du pâturage sont plus importants lorsque l'année est plus « humide ». L'interaction entre la période des pluies et la production détermine le moment où le pâturage intervient. Suivant le stade phénologique durant lequel le pâturage intervient, la réponse diffère. Bello *et al.* (2005) observent par ailleurs que les traits traduisant la réponse au pâturage diffèrent suivant le climat (e.g. la hauteur apparaît comme un trait pertinent dans sites méditerranéens, diminuant lorsque la pression de pâturage augmente, sauf dans le cas des pelouses alpines). La réponse à la fertilité peut également varier suivant le climat (Wright *et al.* 2002, Wright *et al.* 2005b).

##### **2. L'histoire des perturbations**

Le pâturage a conduit au fur et à mesure à éliminer certains types (Hadar *et al.* 1999). Les écosystèmes méditerranéens témoignent en particulier de l'ancienneté de cette pression (e.g. plusieurs millénaires en Israël, Sternberg *et al.* 2000, McIntyre and Lavorel 2001). Sternberg *et al.* (2000) observent ainsi une réponse limitée de la végétation au pâturage (pas de changement de l'espèce dominante) malgré un important gradient. Les traits de réponse pertinents peuvent être les mêmes mais les valeurs des traits et les corrélations entre eux peuvent différer suivant l'histoire. C'est ce qu'observent Diaz *et al.* (2001) dans une étude comparant un site argentin pâturé depuis 400 ans et un site israélien soumis à une pression des herbivores importante depuis près de 7000 ans. Lavorel *et al.* (1999) observent des patrons de réponse différents dans les écosystèmes méditerranéens (ici au Portugal) car certaines espèces (et donc certaines combinaisons de traits) ont été éliminées du fait de l'agriculture intensive environnante.

### 1.3. Interactions potentielles entre facteurs : des gradients complexes

Dans de nombreuses études, les variations éventuelles de fertilité ne sont pas prises en compte le long des gradients de perturbation étudiés. Landsberg *et al.* (1999) reconnaissent les possibilités de variation conjointe (ou non) de la fertilité et de la pression de pâturage. Ces variations de fertilité peuvent être nettement plus réduites que celles du gradient de perturbation et n'expliquer donc que faiblement les variations de traits observées le long du gradient. Cependant, une fertilité faible ou forte en moyenne sur l'ensemble du gradient peut influencer les patrons observés, en imposant un premier niveau de « filtre » (cf partie précédente, paragraphe 3.4.). Nous avons vu précédemment que la réponse au pâturage ou à la fauche pouvaient impliquer les mêmes traits (en particulier des traits liés à la phase végétative) que la réponse à la fertilité. **Le recouvrement possible de différents facteurs écologiques, notamment perturbation et fertilité, voire leurs interactions peuvent donc complexifier l'interprétation des réponses.** Il semble donc important, même lorsque ce n'est pas le principal facteur étudié, de mesurer la fertilité dans les différentes modalités du gradient d'utilisation.

Par ailleurs, la plupart des gradients de perturbation impliquent un seul type de perturbation voire un seul facteur de variation du régime de cette perturbation (e.g. fréquence, intensité, date d'occurrence) (Lavorel *et al.* 2005). Ces analyses sont nécessaires pour distinguer plus nettement les effets respectifs des différentes perturbations voire des composantes du régime. Cependant, en situation naturelle, les perturbations sont généralement complexes (e.g. combinaison de la fauche et du pâturage dans notre cas d'étude) et la question de la réponse à ce type de perturbation reste posée (Lavorel *et al.* 2005).

### 1.4. Etudes *in natura* versus expérimentations contrôlant les différents niveaux des facteurs : importance de l'échelle de temps

Parmi les études s'intéressant à l'effet des pratiques sur les communautés végétales, deux grands types existent :

- (i) celles qui concernent des gradients *in natura* i.e. qui s'appuient sur un sous-ensemble de situations représentatives des différents niveaux des facteurs ;
- (ii) celles qui mobilisent des expérimentations permettant une manipulation plus aisée des facteurs ; en général, la situation d'origine est commune à tous les traitements, qui seront différenciés expérimentalement en variant le niveau des facteurs.

**Dans le premier cas, la végétation est souvent supposée à l'équilibre et équivaut à une expérimentation à long terme.** La difficulté réside essentiellement dans l'évaluation du niveau des facteurs étudiés et le fait de ne pas pouvoir agir directement dessus. Il est plus délicat d'affirmer que les différences entre traitements résultent uniquement de variations des facteurs étudiés et ces facteurs ne peuvent pas forcément être découplés. C'est notamment le cas dans notre étude où fertilité et utilisation sont en partie liés.

**Dans le second cas, la difficulté vient plus de la durée de l'expérimentation nécessaire pour obtenir des situations stables.** Suivant la situation originelle, les effets des traitements sur la végétation peuvent en effet être plus ou moins longs à se réaliser et les résultats obtenus au début de l'expérimentation pourront différer de ceux obtenus 15 ou 20 ans (voire plus) plus tard. Bullock et

al. (2001) et Smith *et al.* (1996b et 2000) observent ainsi des variations importantes au cours de l'expérimentation (12 ans d'expérimentation pour Bullock *et al.*, 4 et 8 ans pour Smith *et al.*). Or, peu d'études peuvent être menées sur de longues durées. La vitesse de réponse et de stabilisation dépend aussi des facteurs étudiés. La réponse à la fertilité est notamment beaucoup plus rapide lorsque l'on augmente la fertilité à partir d'une situation pauvre que lorsque l'on cherche à la diminuer (cf effet « tampon » d'une forte fertilité résiduelle, en particulier pour P, Janssens *et al.* 1998, Smith *et al.* 2000).

En ce qui concerne la perturbation, la réponse à un arrêt du pâturage est plus rapide que celle à une modification de l'intensité du pâturage (Bullock *et al.* 2001). De plus, suivant les variables analysées, la réponse de la végétation peut être aussi plus ou moins rapide. Ainsi, la composition botanique varie nettement moins vite à des variations d'utilisation que la structure (en particulier la hauteur du couvert) de la végétation (voir synthèse de Marriott *et al.* 2004).

## 2. Caractérisation fonctionnelle de la végétation

### 2.1. Choix des traits (type, sensibilité, origine...)

**Le choix des traits dépend des objectifs de l'étude, du facteur écologique étudié (cf partie I), de la flore présente, du type d'écosystème étudié** (McIntyre *et al.* 1999). On ne mesurera effectivement pas forcément les mêmes traits suivant que l'écosystème est dominé par des arbres ou des herbacées ; la reproduction végétative ou le cycle de vie ne seront pas pertinents sur des communautés d'annuelles. Diaz *et al.* (1999b) précisent également que, dans le cas de l'herbivorie, un même trait ne sera pas forcément pertinent pour distinguer les espèces sélectionnées ou non suivant le type d'herbivore considéré. Ainsi, la résistance des feuilles à la coupure (« toughness ») sera pertinente par rapport aux escargots, les défenses chimiques (et le SLA) pour les sauterelles alors que les bovins et les équins sélectionneront plus les espèces en fonction de leur forme de croissance que par rapport aux traits précédents. Enfin, les mêmes traits ne se révéleront pas forcément pertinents pour rendre compte de la réponse à un facteur suivant la forme de croissance considérée (e.g. McIntyre *et al.* 1999).

**Le choix dépendra aussi de la gamme de variation des facteurs explorée** (ou de l'importance des filtres environnementaux, cf Encadré 4) **et de la sensibilité des traits**. En effet, des traits globaux tels que ceux utilisés pour déterminer les types biologiques peuvent ne pas être pertinents lorsque la gamme de variation des facteurs écologiques est faible (Floret *et al.* 1990). Bullock *et al.* (2001) montrent ainsi les limites des types dans des prairies pâturées relativement fertiles représentatives des modes d'exploitations en Grande-Bretagne, dominées par un seul type biologique (hémicryptophytes).

Enfin, pour Diaz *et al.* (1992 et 1997), les traits mesurés doivent constituer des « aptations » (*sensu* Gould and Vbra 1982), c'est-à-dire qu'ils procurent un avantage actuellement pour la plante face à la pression de sélection exercée, même si leur fonction actuelle n'est pas forcément le résultat de cette force sélective (différence entre « adaptation » véritable et « exaptation »).

### 2.1.1. Traits continus, traits semi-quantitatifs (classes) et qualitatifs <sup>41</sup>

Beaucoup d'études ont recours à des traits semi-quantitatifs (regroupements par classe) ou qualitatifs (cycle de vie, type métabolique, type de reproduction végétative, mode de dispersion des graines...). Les traits quantitatifs (à variation continue) ne sont pas forcément retenus lors d'études visant à définir des groupes fonctionnels puisque les limites de ces groupes peuvent être plus délicates à déterminer du fait du continuum de variation. Cependant, ce continuum correspond souvent à une réalité pour de nombreux traits ou propriétés et les traits quantitatifs peuvent donc se révéler plus informatifs (Duarte *et al.* 1995, Weiher *et al.* 1999). Le choix de ces traits doit notamment être privilégié lorsque ces traits sont mis en relation avec les processus écosystémiques (cf traits d'effet, Lavorel and Garnier 2002).

### 2.1.2. Type de traits considérés : traits reproducteurs vs traits végétatifs

Un point important, souligné par Grime (1979) et confirmé dans de nombreux articles (e.g. Leishman and Westoby 1992) concerne la distinction entre les traits relatifs à la phase de régénération et ceux de la phase adulte. En effet, les plantes sont susceptibles d'adopter des stratégies différentes au cours de leur cycle de vie : leurs besoins et leurs fonctions physiologiques étant différents suivant les stades, elles ne répondent pas forcément de la même façon à la sélection à l'état juvénile ou mature (Grime 1979). Les traits végétatifs varient relativement indépendamment des traits relatifs à la reproduction (végétative ou sexuée) (Diaz and Cabido 1997; voir aussi paragraphes sur la réponse à la fertilité et à la perturbation, partie I). En d'autres termes, les stratégies basées sur les traits de la phase juvénile ne concordent pas avec celles relatives à la phase adulte (e.g. stratégies C-S-R et stratégies de régénération de Grime 1979, Shipley *et al.* 1989). Cela se retrouve dans le système de Westoby (LHS) qui mobilise des traits peu ou pas corrélés tels que la masse de graines et le SLA. Ces deux types de traits sont généralement à considérer de manière indépendante (Lavorel *et al.* 1997).

### 2.1.3. Nombre de traits considérés

Le nombre de traits retenu dans les études varie suivant les moyens alloués, le nombre d'espèces mesurées, l'origine des traits retenus (cf traits issus de bases de données ou mesurés sur le terrain). Il est préférable d'en utiliser le plus possible et de ne pas se limiter à un seul trait (même intégrateur) puisque plusieurs valeurs d'un même trait peuvent correspondre à des stratégies/comportements différentes, suivant les valeurs des autres traits auxquelles elles sont associées (e.g. les espèces rudérales comme les espèces compétitives (*sensu* Grime) présentent un fort RGR mais leur écologie est sensiblement différente) (Grime *et al.* 1988).

### 2.1.4. Traits mesurés in situ ou issus de bases de données

*Par base de données, nous entendons les flores (e.g. information sur les types biologiques, famille botanique, hauteur moyenne ou maximale, date de floraison, etc), les bases établies suite aux expérimentations en conditions de croissance contrôlées ou regroupant un grand nombre de*

<sup>41</sup> Dans le cas de traits semi-quantitatifs ou qualitatifs, le terme « attribut » est souvent utilisé pour représenter les différentes modalités de ces traits. Ce peut être aussi le cas pour les traits quantitatifs. Pour notre part, nous utiliserons surtout le terme « valeur ».

valeurs de traits mesurées dans différentes situations « réelles ». Suivant les cas, les « limites » ne seront pas forcément les mêmes.

Les bases de données peuvent être mobilisées pour différentes raisons :

- (i) lorsque le trait est considéré comme stable par rapport aux facteurs étudiés et donc représentatif de l'espèce (cf mode de dissémination des diaspores, mode de pollinisation, type métabolique) ;
- (ii) lorsque l'on cherche un « marqueur » (*sensu* Garnier *et al.* 2004) invariant, mesuré en situation contrôlée (e.g. RGRmax estimé dans des chambres de culture) ;
- (iii) lorsque le trait est coûteux (en terme de temps et de moyens) à mesurer sur le terrain (e.g. durée de vie des feuilles).

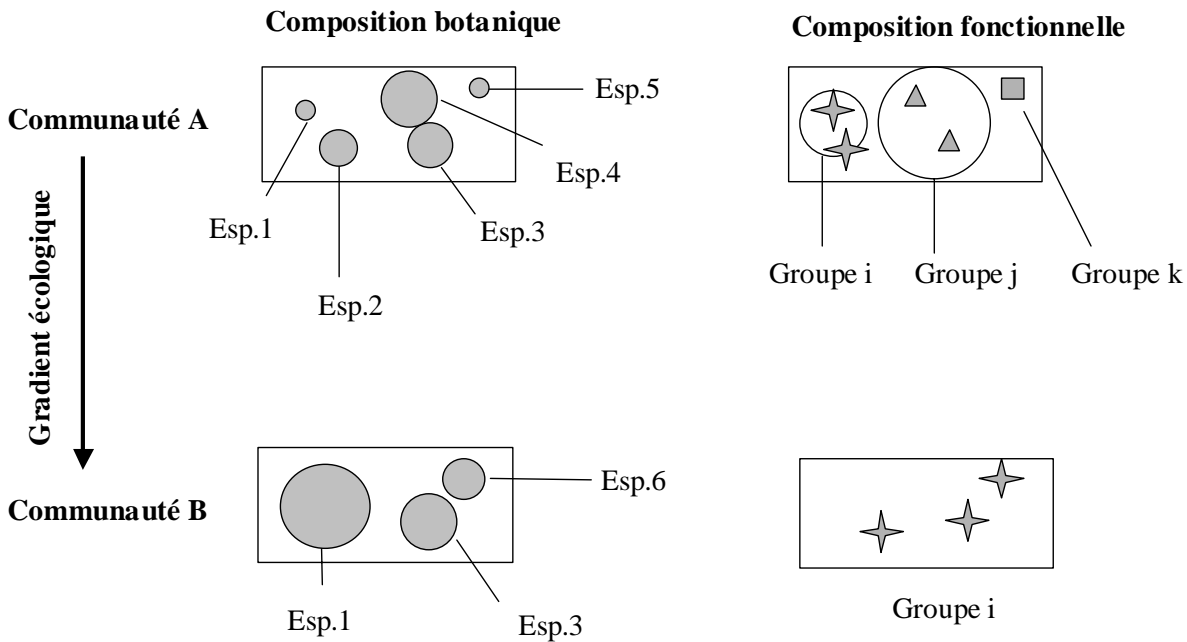
Pour les traits variables, il est important de se souvenir que les données ne sont pas toujours représentatives de la population échantillonnée (Diaz *et al.* 1999a). Les résultats peuvent donc différer en fonction de l'origine de la mesure et de la variabilité intrinsèque des traits étudiés.

La pertinence de ces traits non mesurés sur le terrain d'étude peut aussi dépendre de la taille du gradient étudié. En effet, les différences entre communautés pour les traits considérés comme stables ne pourront être détectées que si la composition botanique varie suffisamment entre ces communautés. Si les situations étudiées ne sont pas assez contrastées, ces différences peuvent être trop réduites pour être significatives.

## 2.2. Le niveau d'étude (espèces, groupes, communautés)

**Les différences fonctionnelles entre communautés, en réponse aux variations des facteurs écologiques, peuvent avoir plusieurs origines (voir Figure 5): variations de traits des espèces présentes (variabilité intraspécifique), modifications d'abondances relatives (Diaz *et al.* 1992) voire remplacement d'espèces, possédant des valeurs de traits différentes (Garnier *et al.* 2004).** Dans le cas des végétations considérées à l'équilibre par rapport aux pratiques, ces différentes sources de variation sont possibles, leur importance relative varie. Les communautés peuvent donc se différencier d'un point de vue de la composition botanique et/ou fonctionnelle (Figure 5). Les différences fonctionnelles sont bien sûr plus ténues lorsque les parcelles présentent de nombreuses espèces en commun et que les différences tiennent surtout aux variations de traits intraspécifiques et/ou d'abondances relatives (Diaz *et al.* 1999a). **Suivant le niveau d'entrée de la végétation (espèces, groupes, valeurs communautaires), ces différents types de variations pourront ou non être détectés.** Il peut être utile de prendre en compte ces différents niveaux pour identifier les mécanismes de réponse en jeu dans les communautés étudiées le long d'un gradient écologique voire pour comprendre les effets possibles sur les propriétés écosystémiques (en particulier dans le cas du rôle de la diversité fonctionnelle sur ces propriétés).





**Figure 5 : Variations de compositions botanique et fonctionnelle entre deux communautés (A et B) situées aux deux extrémités d'un gradient écologique.** Les numéros des espèces (1 à 6) indiquent des espèces différentes, leurs abondances étant proportionnelles à la taille des disques grisés. Les figurés (étoile, triangle ou carré), utilisés dans la partie droite du graphique, correspondent aux valeurs de traits (un seul trait ou un syndrome) des espèces de gauche. Dans la communauté A, les 5 espèces se répartissent en trois groupes fonctionnels, le groupe j étant plus abondant. Dans la communauté B, un seul groupe est présent (groupe i). Notons que l'espèce 3 a changé de groupe entre la communauté A et B (variabilité intraspécifique).

Pour rendre compte de la réponse des communautés (voire de l'effet sur les propriétés de l'écosystème) aux facteurs écologiques, l'analyse peut donc être menée à trois principaux niveaux :

- (i) « **espèce** » : en analysant les variations des traits des espèces (ou populations<sup>42</sup>) le long du gradient et en conservant l'information à cette échelle (i.e. sans déterminer de groupes d'espèces)
- (ii) « **groupe** » : en déterminant des « groupes fonctionnels » (*a priori* ou *a posteriori*) à partir des caractéristiques fonctionnelles des espèces puis en analysant leurs proportions relatives au sein de chaque communauté et/ou entre communautés
- (iii) « **communauté entière** » : en utilisant les valeurs de traits disponibles à l'échelle des espèces, pour calculer une valeur moyenne de trait à l'échelle de la communauté entière. Cette moyenne est appelée moyenne communautaire pondérée ou **trait agrégé**. Elle consiste à multiplier chaque valeur de trait spécifique par l'abondance relative de l'espèce qui la porte puis d'en faire la somme (voir Garnier *et al.* 2004).

Ces différents niveaux ne sont pas exclusifs et peuvent être mobilisés dans une même étude dans le sens où ils peuvent apporter des informations complémentaires.

<sup>42</sup> Une population correspond à une espèce dans une parcelle donnée.

### 2.2.1. Espèces

Etant donné le nombre important d'espèces et de traits considéré, les variations de traits des espèces en fonction des facteurs étudiés sont étudiées via des analyses multivariées. Ce niveau de lecture de la végétation permet de garder un lien fort avec la composition botanique puisque l'on conserve explicitement les informations sur les espèces. Dans le cas de traits quantitatifs mesurés *in situ*, des analyses peuvent aussi être menées sur les espèces présentes tout au long du gradient pour analyser la variabilité des traits à l'échelle intraspécifique (via les populations). Ces analyses sont relativement peu nombreuses, surtout dans le cas de gradients importants induisant des compositions botaniques très différentes entre les extrêmes du gradient (pas d'espèces communes). Garnier *et al.* (2004) observent dans le cas d'un gradient d'abandon que les tendances de variation intraspécifique ne sont pas cohérentes entre espèces (variation ou non suivant les cas, et si oui, pas forcément dans le même sens). C'est également ce qu'observent Diaz *et al.* (1992) dans le cas d'un gradient de pâturage. Pour Louault *et al.* (2002), les espèces communes aux trois niveaux de pression d'utilisation ne montrent pas de variabilité intraspécifique importante de leurs traits (traits foliaires, de graines et phénologie); par contre, leurs abondances relatives varient nettement. **Souvent la variation intraspécifique est considérée comme inférieure à la variation interspécifique** (Garnier *et al.* 2001a). Dans ce cas, les différences fonctionnelles entre communautés tiennent donc plus à des différences de composition botanique.

### 2.2.2. Groupes fonctionnels : groupes pré-établis ou déterminés *in situ*

L'entrée de départ est l'espèce (voire la population pour les mesures *in situ*). Les groupes pré-établis peuvent l'être sur des traits simples (cycle de vie pérenne ou annuel, mode de reproduction végétative, ...) ou représenter des stratégies plus complexes (stratégies de Grime, types biologiques de Raunkiaer, etc.). Ces groupes sont définis à partir de données issues de flores ou de base de données. Dans le cas de traits quantitatifs mesurés *in situ* dans différentes parcelles, suivant les données mobilisées et la variabilité intraspécifique, une même espèce peut se retrouver dans des groupes fonctionnels différents. Ainsi, suivant le traitement dans lequel elle est mesuré, *Holcus lanatus* se retrouve dans un groupe caractérisé par une grande taille et une LDMC moyenne ainsi que dans un groupe de petite taille à LDMC très faible (Louault *et al.* 2005). Les groupes fonctionnels sont déterminés de façon à maximiser la variance intergroupe par rapport à la variance intra-groupe mais cela ne signifie pas pour autant que cette dernière soit nulle. Le fait de ne pas considérer cette variance intragroupe a des conséquences minimales sur l'analyse des différences interparcelles. A l'échelle intraparcellaire, cela peut conduire à une sous-estimation importante de la diversité fonctionnelle (Mason *et al.* 2003).

**Il n'existe *a priori* pas de groupes fonctionnels universels** (McIntyre 1999). Les groupes fonctionnels sont très dépendants du choix des traits sélectionnés au départ, de l'objectif de l'étude, de la méthode statistique utilisée pour les déterminer (cf type de distances utilisées, niveau de découpage des groupes via un dendrogramme, etc.), du jeu de données (espèces considérées, sous-ensemble éventuels en fonction de la phylogénie...). *La détermination des groupes fonctionnels se base sur des mesures objectives mais que la typologie établie ne peut pas s'abstraire complètement d'une certaine subjectivité (en lien avec le choix des traits mesurés et/ou la méthode statistique utilisée pour délimiter les groupes)* (Friedel *et al.* 1988, Lavorel *et al.* 1997).

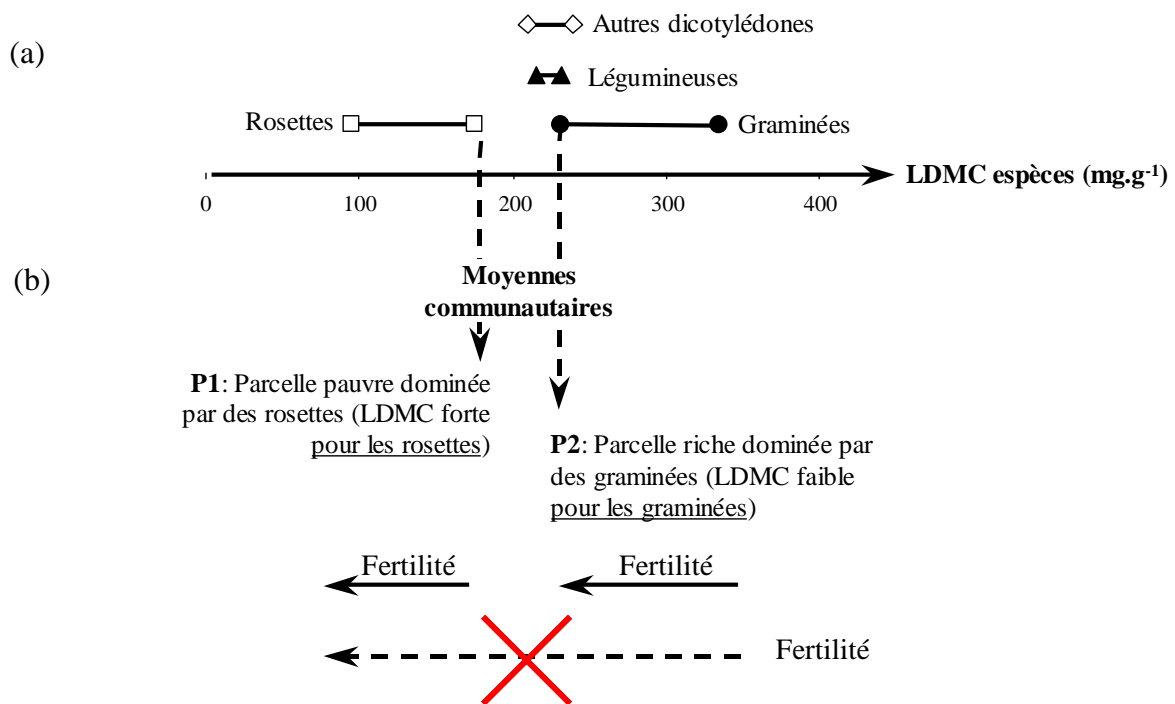
Bien que souvent pertinents et plus simples à manipuler, les groupes pré-établis (types biologiques, stratégies de Grime, formes de croissance, etc) peuvent cependant présenter des limites. En effet, ils correspondent en général à une combinaison de nombreux traits et il peut être délicat dans une étude particulière de distinguer les mécanismes en jeu. Parmi les études ayant comparé les réponses des groupes établis *a priori* (approche inductive) aux groupes déterminés à l'issue d'analyses multivariées (approche déductive), la seconde approche s'est souvent révélée plus pertinente (e.g. Lavorel *et al.* 1999) car permettant de distinguer plus précisément le(s) trait(s), au sein d'un syndrome, qui tradui(sen)t la réponse (McIntyre *et al.* 1995, Lavorel *et al.* 1999). Enfin, comme nous l'avons déjà mentionné, ce niveau de description par groupes tels que formes de croissance ou types biologiques trouve ses limites dans les situations où quasiment un seul type est représenté sur l'ensemble des situations étudiées (cf cas des hémicryptophytes, Bullock *et al.* 2001).

**Les groupes pré-établis peuvent aussi être utilisés pour subdiviser le jeu de données dans un premier temps et conduire des analyses plus fines sur chaque sous-ensemble ensuite** (e.g. Lavorel *et al.* 1997). Ces analyses sont conditionnées par le nombre d'espèces disponibles dans chaque groupe. **En général, ces analyses sont réalisées sur des groupes définis sur des bases phylogénétiques/taxonomiques.** C'est le cas en particulier des monocotylédones et des dicotylédones, groupes dont la divergence évolutive est ancienne (Bremer *et al.* 1998). Les patrons de réponse et les traits pertinents peuvent différer selon les groupes (Lavorel *et al.* 1999, McIntyre and Lavorel 2001). Ainsi, dans le cadre de la réponse au pâturage, la hauteur et la largeur (ou extension latérale) permettent de détecter des différences entre les graminées et les dicotylédones herbacées : les espèces tolérantes au pâturage sont basses, en touffes étroites pour les graminées alors que les dicotylédones herbacées sont plutôt étendues horizontalement et présentent de longues tiges (McIntyre and Lavorel 2001). Dans cette même étude, la structure de la « canopée » ne varie pas chez les graminées mais se révèle pertinente pour discriminer les dicotylédones vis-à-vis de leur tolérance au pâturage. Lavorel *et al.* (1999) montrent des patrons de réponse différents entre graminées et dicots en réponse au pâturage : les graminées favorisées par le pâturage sont de petite taille et à port compact (« rosette ») alors que les dicots sont aussi de petite taille mais n'ont pas les feuilles en rosettes.

Il peut aussi être intéressant d'analyser les réponses au sein d'un type biologique lorsque celui-ci est suffisamment bien représenté (e.g. au sein des hémicryptophytes, McIntyre *et al.* 1995), ceux-ci pouvant montrer des sensibilités différentes suivant la position et l'orientation des feuilles et la pression de pâturage.

Ces données systématiques et/ou phylogénétiques sont aussi essentielles à considérer lors de l'interprétation des corrélations entre traits et facteur écologique (distinction entre lien causal et simple corrélation): en effet, certains traits apparaissent corrélés à une résistance au pâturage parce qu'ils sont « phylogénétiquement » corrélés (via l'évolution) à d'autres traits ayant une véritable importance fonctionnelle dans cette réponse (Lavorel *et al.* 1997, Bullock *et al.* 2001). Les corrélations trait-réponse peuvent aussi ne pas être adaptatives car liées à des relations d'allométrie entre traits (Gould and Lewontin 1979). L'analyse des « syndromes d'attributs », c'est-à-dire des corrélations entre traits semble donc indispensable avant d'examiner les corrélations entre traits et réponse (Lavorel *et al.* 1999).

**Les formes de croissance** se distinguent au niveau taxonomique (cf graminées vs dicotylédones), métabolique (légumineuses) et morphologique (dicotylédones à rosettes de feuilles basales). Comme précédemment, il peut être nécessaire de réaliser l'analyse des réponses aux facteurs écologiques au sein de chaque forme séparément. En effet, à l'échelle des moyennes communautaires, les proportions différentes de formes de croissance peuvent conduire à des erreurs d'interprétation. C'est le cas pour la LDMC qui est en moyenne plus élevée chez les graminées que chez les rosettes (Cruz *et al.* 2002) et dont les gammes de variation ne se recouvrent pas (voir Figure 6a). Si l'on veut classer différentes parcelles sur la base de leur fertilité à partir de leur valeur de LDMC (augmentation du trait lorsque la fertilité diminue), et que ces parcelles présentent des proportions différentes de ces deux formes de croissance contrastées, le classement peut être inversé (voir Figure 6b). Ainsi, une parcelle dominée par des rosettes aura toujours une moyenne plus faible de LDMC, interprétée comme signe d'une fertilité élevée, qu'une parcelle dominée par des graminées, même plus fertile, qui aura toujours une LDMC plus forte.



**Figure 6 : Gammes de variation de la LDMC des espèces par formes de croissance (a) et risque de mauvais classement en terme de fertilité des communautés (b) dominées par l'une ou l'autre des deux formes de croissance les plus contrastées (d'après Cruz *et al.* 2002).** La corrélation négative LDMC-fertilité du milieu doit être considérée avec précaution lorsque l'on compare des communautés présentant des proportions différentes de graminées et rosettes. Le plus simple est de ne considérer que les moyennes calculées à partir d'une seule et même forme de croissance.

### 2.2.3. Moyennes communautaires

La réponse des communautés peut aussi être analysée via les valeurs moyennes communautaires<sup>43</sup>. Les moyennes des traits des espèces/populations sont le plus souvent pondérées par l'abondance de chaque population. Ce mode de calcul se base sur la « mass ratio theory » (voir synthèse de Grime 1998) selon laquelle chaque espèce contribue au fonctionnement de l'écosystème en proportion de sa contribution à la biomasse totale (i.e. de son abondance relative). En d'autres termes, le fonctionnement des écosystèmes est déterminé en grande partie par les valeurs de traits des espèces dominantes. Ce mode de calcul implique la prise en compte de l'abondance relative et de l'identité (via les traits quantitatifs) des espèces présentes (Garnier *et al.* 2004).

Fernandez-Gimenez et Allen-Diaz (1999) et Fuhlendorf *et al.* (2001) ont montré que les analyses menées que les valeurs communautaires moyennes ou via les proportions des groupes fonctionnels ne montrent pas forcément les mêmes patrons de variations le long d'un gradient. Ainsi, Fuhlendorf *et al.* (2001) observent que l'aire basale des plantes prises individuellement diminue lorsque la pression de pâturage alors qu'à l'échelle de la communauté ce trait ne montre aucune variation significative. Ce patron à l'échelle de la communauté s'explique par le fait que la proportion des plantes de taille moyenne, à aire basale plus importante, a tendance à diminuer le long de ce gradient d'intensité de pâturage, au profit d'espèces plus grande mais à plus petite aire basale. **Suivant que l'on observe les variations globales ou celles des groupes d'espèces ou des traits individuels, les patrons peuvent donc différer.** Dans l'exemple précédent, cela est aussi dû au fait que l'aire basale individuelle et la variation des deux groupes d'espèces sont dépendantes uniquement du pâturage alors que l'aire basale estimée à l'échelle de la communauté semble dépendre principalement de variations des précipitations interannuelles. Lors de l'analyse des moyennes communautaires, il est également important de garder à l'esprit que des valeurs identiques de traits peuvent résulter de variations différentes. Ainsi, une valeur de trait moyenne peut résulter de la dominance d'espèces ayant des valeurs moyennes pour le trait considéré comme de la codominance de groupes présentant des valeurs très contrastées (faibles et fortes) (Smith *et al.* 1996b). Le fait de prendre ou pas en compte ces différences (suivant le niveau d'analyse privilégié) peut n'avoir aucune conséquence (ou presque) lorsque l'on s'intéresse à l'effet des traits sur certaines propriétés de l'écosystème (en particulier la productivité primaire, Epstein *et al.* 2001). Cependant, lorsque l'on s'intéresse aux réponses des communautés, voire à leur structure et à leur composition (e.g. diversité intracommunautaire), il est important de connaître les avantages et les limites des différents niveaux d'analyse.

<sup>43</sup> la communauté peut ici être comprise comme l'ensemble des espèces présentes dans une parcelle au sens large ou considérée, dans un sens plus restrictif, comme un sous-ensemble que peut constituer l'ensemble des graminées présentes dans chaque parcelle



**Présentation du dispositif d'étude,  
mesures réalisées et choix méthodologiques**





## Présentation du dispositif d'étude, mesures réalisées et choix méthodologiques

**Deux principaux objectifs sont poursuivis dans ce chapitre. L'un tient à la description du dispositif expérimental utilisé** d'un point de vue physique (topographie, situation géographique, fertilité) ainsi que des pratiques. **Le deuxième objectif est d'identifier les descripteurs de l'environnement qui permettront de caractériser au mieux le dispositif étudié, à savoir le réseau de 18 parcelles (utilisé en 2003 et 2004).** Ces variables sont reliées principalement aux deux principaux facteurs étudiés, et *a fortiori* aux pratiques des éleveurs, c'est-à-dire biodisponibilité en éléments minéraux (souvent nommée fertilité souci de simplification) et l'utilisation de l'herbe via la fauche et/ou le pâturage. Les qualités recherchées pour ces variables sont d'être intégratives (i.e. rendant compte des variations de divers indices mesurés qui se rattachent à un même facteur), d'être informatives sur les « processus » en jeu (en particulier par rapport à l'utilisation), mais aussi, si possible, d'être indépendantes. Bien qu'il soit difficile de toujours découpler sur le terrain les variations de mode d'utilisation et de fertilité, il est souhaitable d'avoir des variables spécifiques de chaque facteur (et qui permettent donc de voir dans quels cas ces facteurs varient ensemble ou non). Si nous parvenons à identifier des variables présentant ces qualités, cela facilitera la compréhension biologique des réponses des communautés aux variations des facteurs étudiés. En ne faisant intervenir qu'un indice au lieu de deux ou trois, les analyses statistiques et l'interprétation des résultats seront également simplifiées. **Après avoir identifié ces descripteurs et décrits leurs variations au sein de notre dispositif, nous proposerons une méthodologie pour rendre compte des effets des deux principaux facteurs étudiés.**

Nous nous attacherons dans un premier temps à la caractérisation des facteurs environnementaux et à leurs variations au sein du dispositif. Nous étudierons ensuite les conséquences de ces variations en termes d'analyse de données. Nous conclurons, pour chaque type de descripteur sur le choix des variables à retenir, en précisant les avantages et les limites de leur utilisation dans notre contexte d'étude, suivant le type d'analyses mené.

**Enfin, ce chapitre a pour troisième objectif de présenter les principales mesures effectuées sur la végétation, notamment les mesures de traits.** Nous terminerons donc par une présentation succincte de la végétation et des mesures de traits effectuées. *Des compléments spécifiques aux données mobilisées dans chaque chapitre de résultats seront placés dans les sections Matériel et Méthodes correspondantes.*

### **Préambule : Analyses statistiques**

Les analyses de données univariées (analyses de variance, corrélations) ainsi que les régressions de type Stepwise ont été réalisées à l'aide du logiciel Statistix 7.0. Dans le cas des analyses de variance, la normalité et l'homoscédasticité (égalité des variances, test de Bartlett) ont été testées systématiquement. Lorsque l'une ou l'autre de ces conditions n'était pas respectée, même en transformant les données, l'anova n'a pas été réalisée. Elle a alors été remplacée par le test non paramétrique de Kruskal-Wallis pour les comparaisons multiples. Dans le cas de comparaisons deux à deux, un test post-hoc a été pratiqué (test dit de Least Significant Difference pour l'Anova, test de Dunn's pour Kruskal-Wallis). Les analyses de type Stepwise utilisées sont des régressions linéaires intégrant tous les facteurs potentiels au départ (« candidats ») et ne retenant, à chaque

étape, que ceux pour lesquels les corrélations avec la variable étudiée sont significatives (« backward elimination », seuil fixé à  $p < 0.1$ ).

Les analyses multivariées (chapitre I) ont été effectuées avec le logiciel ADE4 (<http://pbil.univ-lyon1.fr/ADE-4/ADE-4.html>, version 2001 ; Thioulouse *et al.* 1997).

## I. Caractérisation du dispositif expérimental (environnement, fertilité, utilisation)

### 1. Organisation du dispositif

Le dispositif d'étude est situé à Ercé, commune des Pyrénées ariégeoises (42.5°N; 1.17°E). Il comprend 18 parcelles (ou stations écologiques)<sup>44</sup>, situées entre 600 et 1000 mètres d'altitude (étages collinéen et montagnard). Il a été construit sur la base de **2 gradients** :

- **l'un lié au mode d'utilisation suivant 3 modalités** : FFP: parcelles de fond de vallée fauchées deux fois dans l'année et pâturées à l'automne ; PFP: parcelles pâturées au printemps, fauchées l'été et pâturées à l'automne ; PPP : parcelles uniquement pâturées
- **l'autre à la disponibilité, faible (-) ou forte (+), en éléments minéraux pour les plantes.** Ces deux niveaux étant retenus au sein de chaque mode d'utilisation, sur la base d'observations de la végétation (hauteur, densité, espèces présentes) et de mesures réalisées les années précédentes sur ces parcelles (indices de nutrition).

**Les 18 parcelles correspondent à 6 traitements, chaque traitement étant représenté par trois réplicats. Les traitements correspondant à la combinaison des deux principaux facteurs étudiés. Par convention, les trois modalités seront nommées respectivement F, PF et P en lien avec les interventions ayant lieu lors du premier cycle des plantes ; les deux niveaux de fertilité seront eux qualifiés de fertile (+) et peu fertile (-).**

Le choix des parcelles intégrées dans le dispositif d'Ercé s'est fait sur des critères de représentativité des pratiques de la zone d'étude ainsi que sur des critères de **stabilité** de ces pratiques. En effet, **les 3 modes retenus correspondent aux principaux usages de chaque exploitation d'élevage bovins allaitants de la zone géographique étudiée. Les trois modes sont intimement liés à la position topographique des parcelles** (altitude et accessibilité), **ce qui participe à la stabilité des pratiques dans le temps.**

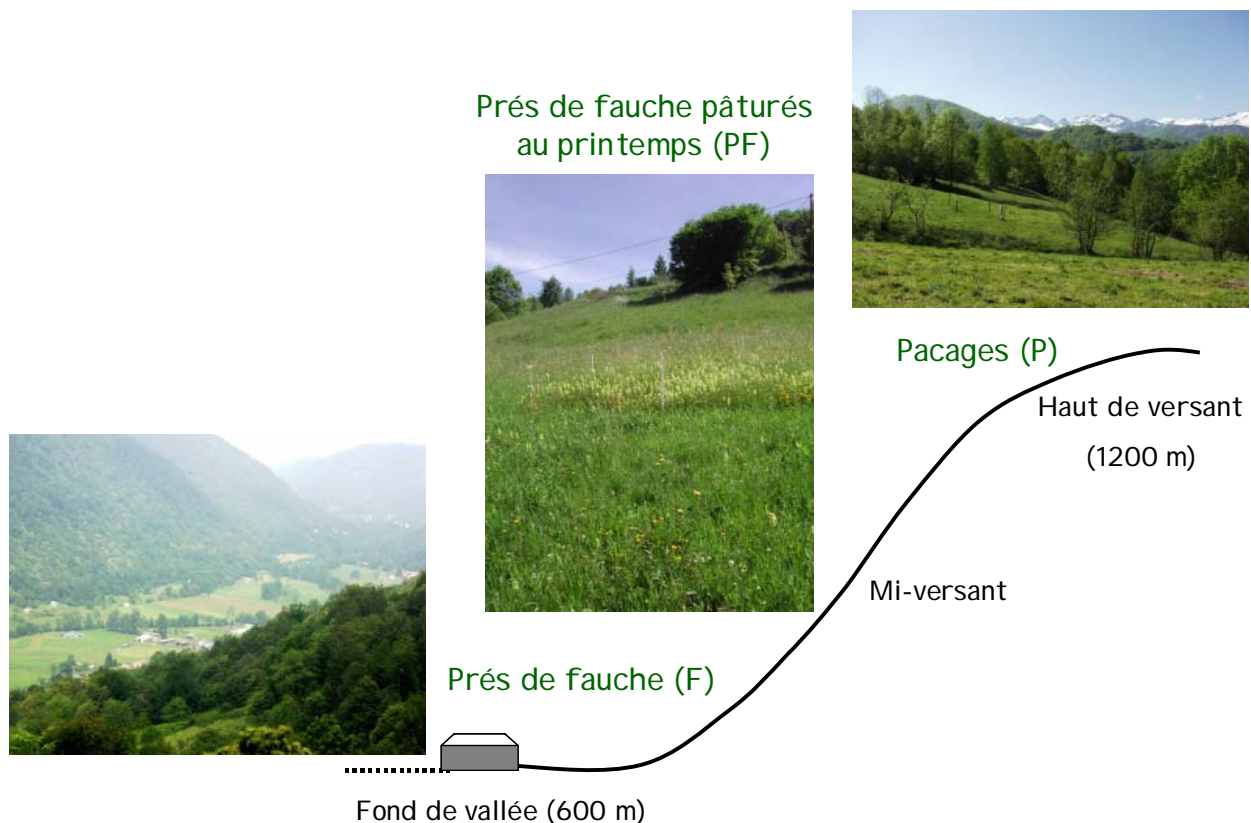
Ainsi, les prés de fauche sont des parcelles dont la pente est quasiment nulle, situées en fond de vallée (600m d'altitude, voir Figure 7), ce qui en rend l'accès et l'exploitation relativement aisés. C'est notamment pour ces raisons qu'elles sont les seules à recevoir de la fumure organique chaque année. Les parcelles PF, situées à mi-versant, sont les premières pâturées dans l'année puis fauchées par la suite. Leur pente est souvent plus prononcée que les prés de fauche du fond de vallée et elles reçoivent moins de restitution organique de la part de l'éleveur (une année sur deux pour celles qui sont encore fertilisées).

---

<sup>44</sup> Précisons que les 18 parcelles expérimentales ne correspondent pas forcément à 18 parcelles cadastrales. Ainsi, dans certains cas, une même parcelle cadastrale a été divisée en deux parcelles expérimentales (ou stations écologiques) du fait de différences importantes de végétation, confirmées par des analyses de fertilité. **Une parcelle expérimentale correspond à une zone homogène.** Dans ces parcelles subdivisées en deux, l'utilisation est sensiblement la même mais la fertilité peut varier. Dans le cas des prés de fauche pâturés (situés sur les versants), la topographie est probablement responsable de ces différences de fertilité (parcelles très en pente ou moins accessibles donc moins amendées).

**Tableau 3 : Dates moyennes d'exploitation (+/- ET) des différentes parcelles retenues sur le dispositif de 18 parcelles établies sur 4 années (1997 à 2000).** Pour chaque exploitation, les valeurs moyennes en dates calendaires sont représentées dans la colonne de gauche, les moyennes (+/- ET) en jours juliens dans la colonne de droite. Les traitements fertiles sont indiqués en grisé. En gras, sont indiquées les exploitations correspondant à des fauches ; en caractères droits et fins, les pâturages. La parcelle de Gironzas a subi quelques modifications depuis la période considérée puisqu'elle subit actuellement 3 pâturages au lieu de 2 ; le pâturage supplémentaire ayant souvent lieu entre les deux indiqués ci-dessous.

Traitement	Parcelle	exploitation 1		exploitation 2		exploitation 3	
F+	Angladure	<b>10/6</b>	<b>162 (+/-2.6)</b>	<b>24/8</b>	<b>237 (+/-6.8)</b>		
F+	Moulaque	<b>13/6</b>	<b>165.5 (+/-5.2)</b>	<b>15/8</b>	<b>228.5 (+/-13.7)</b>	12/11	317.5 (+/-7.8)
F+	Ajas F+	<b>20/6</b>	<b>172 (+/-8.5)</b>	<b>5/9</b>	<b>250 (+/-16.7)</b>	26/10	300 (+/-2.4)
F-	Le Carré	<b>8/6</b>	<b>160.5 (+/-5.9)</b>	<b>19/8</b>	<b>232 (+/-6.0)</b>		
F-	Campagne Bas	<b>10/6</b>	<b>162.5 (+/-8.5)</b>	<b>19/8</b>	<b>232 (+/-1.7)</b>		
F-	Ajas F-	<b>20/6</b>	<b>172 (+/-8.5)</b>	<b>5/9</b>	<b>250 (+/-16.7)</b>	26/10	300 (+/-2.4)
PF+	Camplong F+	21/4	112 (+/-6.3)	<b>22/7</b>	<b>204.5 (+/-11.7)</b>	29/10	304 (+/-8.5)
PF+	Coste Bas F+	9/4	100 (+/-20.3)	<b>27/6</b>	<b>180 (+/-29.9)</b>	16/10	290 (+/-50.7)
PF+	Rives Terrasse	23/4	115 (+/-2.9)	<b>25/7</b>	<b>207 (+/-17.3)</b>	2/11	307 (+/-4.1)
PF-	Camplong F-	21/4	112 (+/-6.3)	<b>22/7</b>	<b>204.5 (+/-11.7)</b>	29/10	304 (+/-8.5)
PF-	Coste Bas F-	9/4	100 (+/-20.3)	<b>27/6</b>	<b>180 (+/-29.9)</b>	16/10	290 (+/-50.7)
PF-	Routies	25/4	117 (+/-18.1)	<b>27/7</b>	<b>209 (+/-10.0)</b>	7/11	312.5 (+/-3.7)
P+	Gironzas F+	2/6	154.5 (+/-4.0)	27/9	272 (+/-4.8)		
P+	Peyche Petit F+	10/5	132 (+/-9.6)	22/7	204 (+/-39.9)	2/9	246.5 (+/-21.9)
P+	Lassus F+	8/5	129 (+/-3.7)	20/7	202 (+/-11.5)	20/10	294 (+/-5.9)
P-	Gironzas F-	2/6	154.5 (+/-4.0)	27/9	272 (+/-4.8)		
P-	Peyche Petit F-	10/5	132 (+/-9.6)	22/7	204 (+/-39.9)	2/9	246.5 (+/-21.9)
P-	Lassus F-	8/5	129 (+/-3.7)	20/7	202 (+/-11.5)	20/10	294 (+/-5.9)



**Figure 7 : Les trois principaux modes d'utilisation étudiés à Ercé et leur position dans la vallée.**

Enfin, les parcelles situées sur le haut des versants (900-1000 mètres d'altitude), anciennement fauchées à la main et pâturées, ne servent plus depuis plus de 10 ans qu'au pâturage, du fait des difficultés de mécanisation (accessibilité, pente). La stabilité de l'usage des parcelles retenues dans notre dispositif a par ailleurs été confirmée par des enquêtes réalisées sur plusieurs années auprès des éleveurs concernés par J.P. Theau (voir Tableau 3).

## 2. Variables liées au milieu physique (climat, topographie, sol...)

La somme annuelle des précipitations à Ercé (moyenne sur 5 ans) est égale à 1080 mm. La température moyenne est égale à 10°C. La roche mère est constituée par des alluvions dans le fond de vallée, par des schistes ou du granite sur les versants. Toutes les parcelles retenues sur les versants ont sensiblement la même exposition (adret ou soulane, Sud-Ouest).

Les sols des différentes parcelles étudiées (horizon 0-5 cm) ont été analysés après séchage à l'air et tamisage à 2 mm par le Laboratoire d'Analyses des Sols de l'INRA (Arras) à l'aide des protocoles standards (Afnor 1994). Les teneurs en éléments minéraux du sol et en matière organique, les proportions relatives d'argile, limons et sables, l'humidité relative ainsi que le pH du sol ont ainsi été mesurés.

Des analyses de variance ont été réalisées sur ces variables ainsi que sur l'altitude. Seule l'altitude et quelques variables liées à la fertilité des sols (teneurs en éléments minéraux) permettent de distinguer les traitements. Ainsi, le Phosphore Olsen<sup>45</sup> varie significativement en fonction des traitements et des modes d'utilisation ( $p < 0.01$ ). Il ne permet cependant pas de distinguer les 2 niveaux de fertilité, tous modes confondus. Le rapport C/N du sol discrimine en particulier les pacages, notamment les moins fertiles, des prés de fauche ( $p < 0.05$ ). L'activité biologique est donc significativement plus faible dans ces parcelles.

Bien que les proportions de sable et d'argile varient entre parcelles, il n'existe pas de différence significative entre traitements, que ce soit de manière globale ou en regroupant par mode ou niveau de fertilité. En moyenne, sur l'ensemble du dispositif, les sols sont donc constitués de 51% (+/- 11) de sable, 28% de limons et 21% (+/- 4.35) d'argile. Le pH moyen est de l'ordre de 6 et la teneur en matière organique de l'ordre de 12 % (+/- 3.4).

## 3. Variables relatives à la fertilité<sup>46</sup>

La concentration en nutriments (et particulièrement en azote) dans le sol fluctue beaucoup au cours de l'année (Chapin 1980). En général, la disponibilité des nutriments augmente nettement (« flush ») au printemps, parfois en automne-hiver. Il semble que dans les milieux peu fertiles, la plus grande part des nutriments soit absorbée lors de ces pics, en particulier à la fin de l'hiver ou au début de printemps (Chapin 1980). Pour des raisons pratiques, nous n'avons pas pu effectuer de mesures d'estimation de la fertilité tout au long de l'année. Nous nous sommes donc concentrés sur des mesures réalisées au moment du pic d'absorption de la plupart des plantes i.e. lorsque la croissance végétative a démarré (début de printemps). **La fertilité a été estimée par les indices de nutrition minérale (INN, INP et INK)**, mesurés dans chaque parcelle (3 échantillons mesurés par

<sup>45</sup> La fraction du P biodisponible a été déterminée par la méthode Olsen (Olsen *et al.* 1954).

<sup>46</sup> Les valeurs parcellaires des indices de nutrition pour les 2 années de mesure sont indiquées en Annexe 2.

parcelle<sup>47</sup>). Ces mesures ont été choisies parce qu'elles rendent compte non pas de la quantité d'éléments minéraux présents dans le sol mais de leur disponibilité pour les plantes<sup>48</sup>. Le principe de ces indices est détaillé dans l'Encadré 5.

Ces indices ne varient pas forcément de manière similaire au sein de notre dispositif. Il est donc difficile de classer les parcelles sur la base d'une « fertilité » au sens large. **Un indice de « fertilité globale » (IFG) a donc été calculé à partir de ces 3 indices initiaux.** Attention, cet indice doit être vu comme un indicateur des pratiques et du fonctionnement de la prairie et non pas servir pour réaliser un diagnostic précis en vue de conseils de fertilisation, comme cela peut-être fait à partir des indices de nutrition. Sur la base de travaux antérieurs réalisés par l'équipe, nous avons accordé deux fois plus de poids à l'azote qu'aux deux autres éléments dans le calcul de l'IFG; une même variation de l'INN ayant plus d'influence sur la croissance que celles de l'INP ou de l'INK (M. Duru, comm. pers.). La formule est donc la suivante :  $IFG = [(2 * INN) + INP + INK] / 4$ . Précisons que lorsque les indices étaient supérieurs à 100 (INP et INK), ils ont été « plafonnés » à 100 avant de calculer l'IFG.

### 3.1. Indices de nutrition N, P et K

Il n'existe pas de corrélation significative entre l'INN et la teneur en azote minéral du sol. Les relations sont, par contre, significatives entre l'INP et le phosphore présent dans le sol ( $p < 0.001$  ;  $r > 0.7$  suivant la variable considérée : P total ou P Olsen, INP plafonné ou non).

Une Anova à deux facteurs (à savoir traitement et année) réalisée sur les trois indices pris séparément a révélé qu'il existait un effet « année » pour N et K ( $p < 0.001$ ) (voir Figure 9), sans qu'il n'y ait d'interaction avec les traitements (effet « traitements » :  $p < 0.001$  au niveau des 3 indices). Cet effet est probablement dû à la fois à la sécheresse de 2003 qui a provoqué une forte mortalité, notamment des plantes (C. Jouany, comm. pers.). Une quantité de biomasse (et donc de nutriments) plus importante que les autres années a donc pu être restituée et permis la minéralisation d'une importante quantité d'azote (induisant des valeurs d'indices globalement plus élevées en 2004 qu'en 2003). Cela peut également résulter en partie de l'importante variabilité de la disponibilité en N au cours du temps et, a fortiori, entre deux années. L'absence d'interaction entre les deux facteurs signifie que le classement des traitements les uns par rapport aux autres est stable bien que les valeurs des INN et INK varient d'une année sur l'autre. **Compte tenu du décalage lié à l'année, susceptible de créer des artefacts au niveau des analyses si l'on regroupe les deux jeux de données, il est nécessaire d'analyser séparément les deux années. La comparaison des résultats ne peut se faire que dans un deuxième temps.**

Les modes d'utilisation (F, PF et P) se différencient par l'INP ( $p < 0.05$ , cf Figure 9 et Figure 10a). Les deux autres indices (INN et INK) ne montrent, en effet, aucune variation significative entre modes d'utilisation. Les prés de fauche du fond de vallée (F) sont caractérisés par une fertilité phosphatée très élevée par opposition aux pacages (P). Ce gradient de P s'explique par l'effet à long terme des pratiques (apports de fumure sur les parcelles du fond de vallée, restitutions des animaux au pâturage uniquement pour les autres...). L'enrichissement en P est plus important que celui en

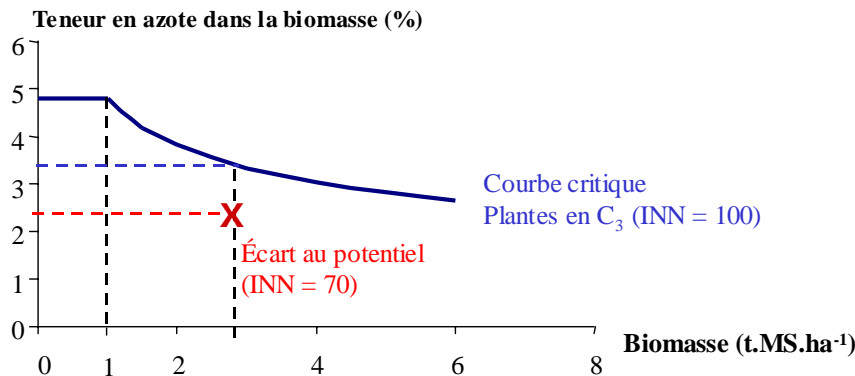
<sup>47</sup> En 2004, les indices ont également été mesurés à trois dates. Afin de disposer d'une mesure plus « juste », c'est la moyenne de ces dates qui a été utilisée.

<sup>48</sup> Les analyses de sol, réalisées parallèlement, permettent de comprendre si la faible bio-disponibilité d'un élément est liée à une faible quantité présente dans le sol ou à des conditions physiques rendant l'élément présent indisponible pour les plantes (cf blocage du phosphore en conditions d'humidité importante, etc).

azote, indépendamment du rapport N/P du fumier par exemple, car P est beaucoup moins mobile que N dans le sol (cf lessivage) et donc dans le temps.

#### Encadré 5 : Définition et calcul des Indices de nutrition

Les indices de nutrition (IN) permettent de définir l'état nutritionnel d'une prairie à partir des teneurs en éléments minéraux de la biomasse sur pied et de la quantité de cette biomasse dans le cas de l'INN. Pour chaque élément (N, P ou K), une courbe de référence (ou **courbe critique**) existe. Dans le cas de l'azote (cf Figure 8 ci-dessous pour le cas des plantes en C<sub>3</sub>), cette courbe critique, définie par Lemaire et Salette (1984), permet de mesurer l'INN. L'INN est calculé via le rapport entre la teneur en N mesurée et la teneur critique i.e. la concentration en N minimale permettant un taux de croissance maximal (cf formule ci-dessous). **Un indice de 100 correspond à un niveau de nutrition minérale du couvert non limitant pour la croissance.** Le couvert végétal est alors considéré comme étant à son potentiel de croissance. Une augmentation du niveau de nutrition au-dessus de 100 n'induit pas d'accroissement de biomasse supplémentaire (= « consommation de luxe »). En dessous, il y aura déficience. Ainsi, dans le cas d'un indice de 70 (cf graphique), la quantité d'azote disponible pour les plantes est limitante : la prairie ne peut « exprimer » que 70% de son potentiel de croissance.



**Figure 8 : Courbe critique et situation de déficience en azote pour un couvert végétal constitué de plantes en C<sub>3</sub>.** Cette courbe a été établie sur des peuplements monospécifiques et validée sur des couverts prairiaux plurispécifiques.

L'indice de nutrition azotée (INN) se calcule à l'aide de la formule suivante, établie par Lemaire et Gastal (1997):

$$\text{INN} = 100 * \%N_{\text{mesuré}} / \%N_{\text{critique}} = 100 * \%N_{\text{mesuré}} / (4,8 * \text{MS}^{-0,32})$$

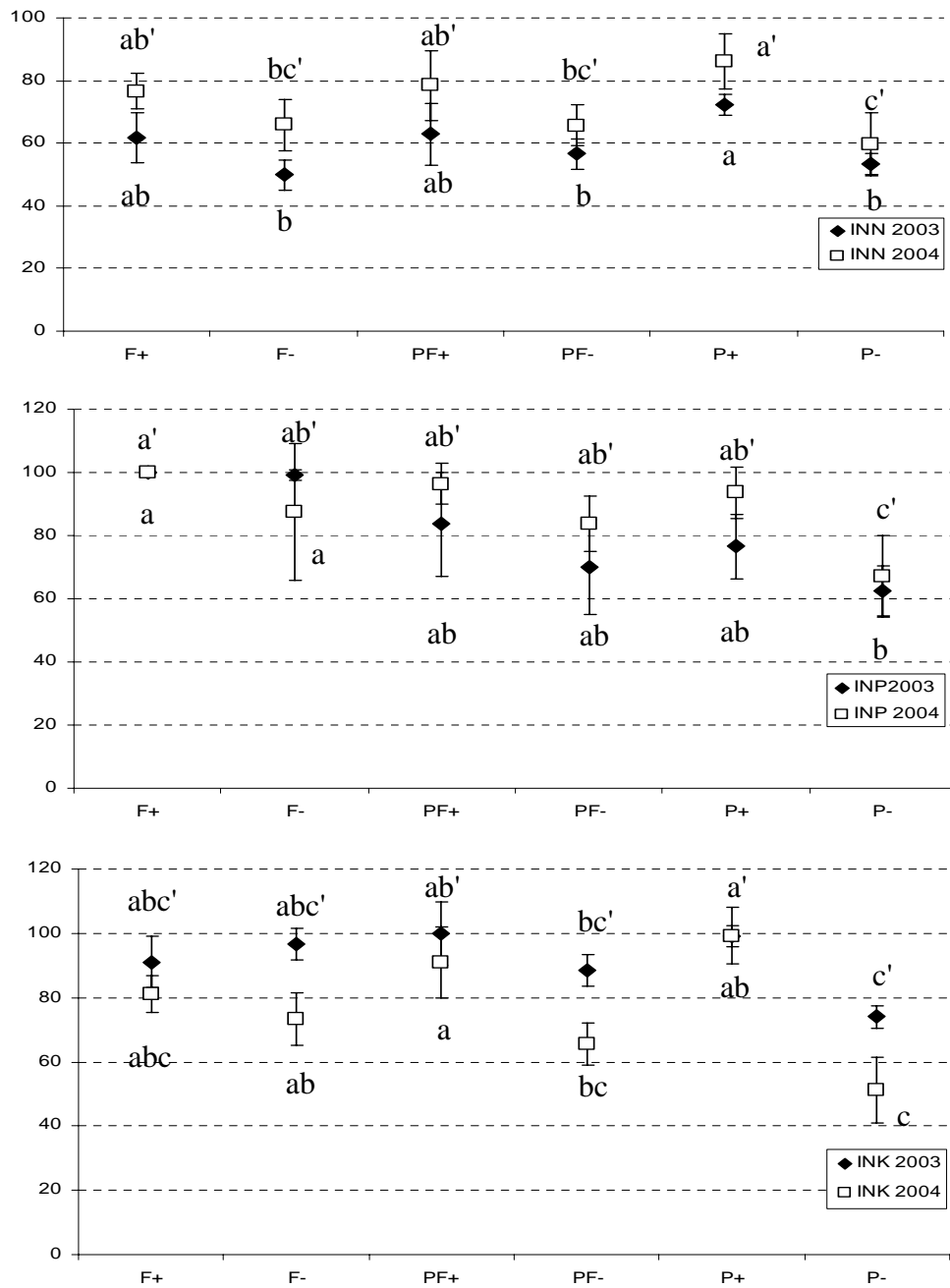
avec MS, la quantité de matière sèche aérienne (en t.ha<sup>-1</sup>) et %N, la teneur en azote de la biomasse et  $\%N_{\text{critique}} = (4,8 * \text{MS}^{-0,32})$ , la « teneur en azote critique » (Lemaire et Salette 1984)

Dans le cas du Phosphore et du Potassium, les courbes sont établies par rapport à la teneur en azote uniquement et la relation est linéaire. Les relations, établies par Duru et Théliier-Huché (1997), sont les suivantes :

$$\text{INP} = 100 * \%P_{\text{mesuré}} / (0,15 + 0,065 * \%N_{\text{mesuré}})$$

$$\text{INK} = 100 * \%K_{\text{mesuré}} / (1,6 + 0,525 * \%N_{\text{mesuré}})$$

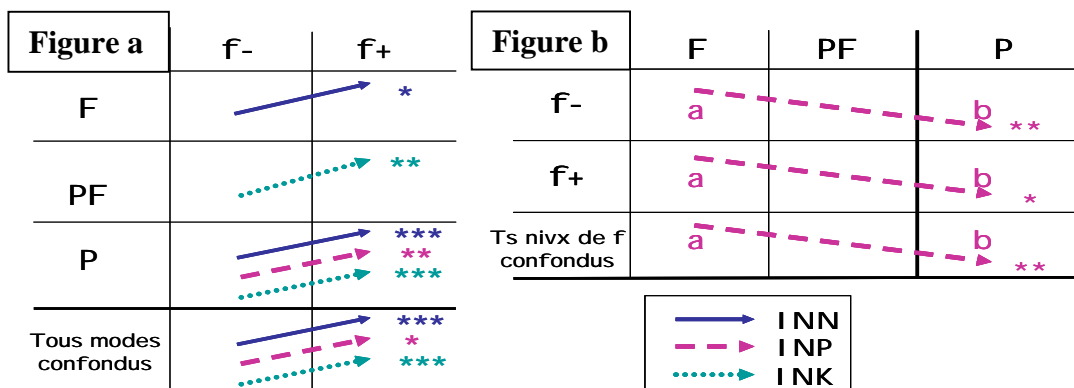
Les prélèvements de biomasse nécessaires à l'établissement des indices doivent être réalisés au stade végétatif, au-delà d'une tonne de MS.ha<sup>-1</sup> (cf figure), hors période de stress hydrique, et en excluant le matériel sénescé et les légumineuses de la biomasse totale (Cruz *et al.* 2006).



**Figure 9 : Variations des INN, INP et INK (moy. +/- ET) par traitement en 2003 et 2004 sur le dispositif d'Ercé.**  
 Les valeurs d'INP et d'INK ont été plafonnées à 100 pour le calcul de la moyenne.

De plus, l'INN des prés de fauche est peu élevé (<80 % du potentiel), comme dans presque tous les autres traitements du dispositif excepté les P+ en 2004. L'azote étant limitant pour la croissance dans ces parcelles, la demande en phosphore est donc très largement satisfaite du fait des apports réguliers de fumure, d'où les valeurs très élevées d'INP dans les prés de fauche.

Que ce soit pour un même mode d'utilisation ou tous modes confondus, les différences observées sur la végétation entre les deux niveaux de fertilité (- et +), lors de la mise en place du dispositif, sont confirmées par des différences de disponibilité en au moins un des éléments minéraux (Figure 10b). C'est au sein des pacages que les différences entre niveaux de fertilité sont les plus fortes pour les 3 éléments ( $p < 0.01$ ). Le comportement des animaux dans ces parcelles, influencé ou non par l'homme (cf présence de granges) est responsable en grande partie de cette différenciation. D'une manière générale, les pacages sont, sur la plus grande partie de leur surface, très pauvres pour les 3 éléments considérés (cf indices de l'ordre de 60% par rapport au potentiel dans les pacages peu fertiles) ; la faible fertilité pouvant de plus être accentuée par des phénomènes physiques (cf difficultés d'assimilation des éléments, en particulier du P, au niveau des zones de résurgence, etc). Les parcelles fertiles correspondent, elles, à des zones très localisées de ces pacages où le dépôt répété de fèces au cours du temps a conduit à un enrichissement important en N, P et K (probablement export de nutriments par le pâturage relativement faible en proportion des apports). En effet, ces zones sont situées sur des parties plus planes des parcelles, parfois à l'entrée d'anciennes granges, servant de reposoir au bétail. On retrouve les « patrons » observés dans des pâturages traditionnels avec dans la même parcelle des faciès « enrichis » correspondant aux zones de repos (et/ou de traite dans le cas d'élevages laitiers) et d'autres « appauvris » du fait d'un prélèvement avec moins de retours via les fèces (cf Costa *et al.*, 1990).

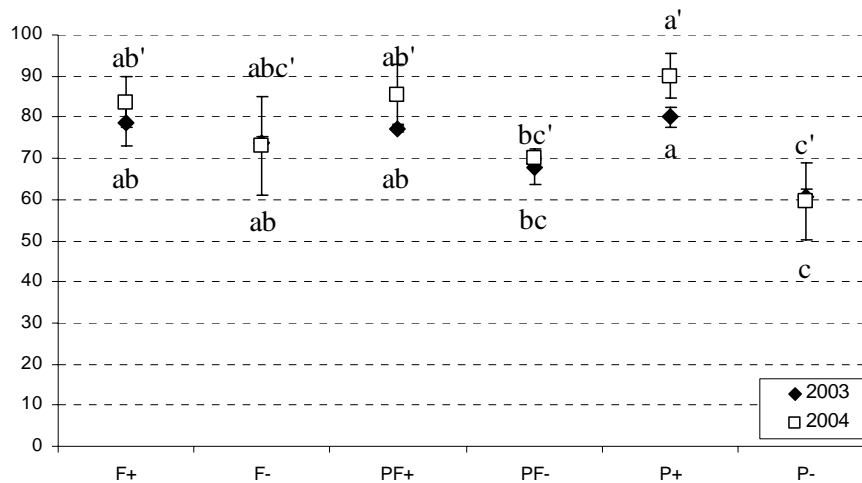


**Figure 10 : Variations des INN, INP et INK sur le dispositif d'Ercé entre niveaux de fertilité (a) et entre modes d'utilisation (b).** Seules les variations significatives et communes aux deux années sont indiquées. \* :  $p < 0.05$  ; \*\* :  $p < 0.01$  ; \*\*\* :  $p < 0.001$



### 3.2. Indice de fertilité globale (IFG)

L'indice de fertilité globale montre quasiment les mêmes variations d'une année sur l'autre (cf Figure 11). Il n'existe pas « d'effet année » significatif ni d'interaction entre l'année et le facteur testé. IFG distingue principalement les pacages les moins fertiles (60 +/- 6) aux pacages les plus fertiles (85 +/- 6.6). **Chaque année, les deux « niveaux de fertilité » définis *a priori* sont distingués** ( $p < 0.001$ ) **par cet indice**. Cette différence, observée sans tenir compte des modes d'utilisation, se retrouve au sein de chaque mode ( $p$  variant de 0.05 à 0.001 suivant les modes), sauf en 2004 au sein des prés de fauche de fond de vallée. Par contre, **il n'est globalement pas sensible au mode d'utilisation**<sup>49</sup>. Bien que corrélé fortement aux trois indices ( $p < 0.01$  ;  $r > 0.6$ ), il n'est donc pas sensible, comme c'est le cas de l'INP voire de l'INK, au mode d'utilisation.



**Figure 11 : Variations de l'indice de fertilité globale (IFG) en 2003 et 2004 (moyenne +/- ET).** Les différences significatives sont indiquées par des lettres différentes au sein de chaque année ( $p < 0.001$  pour 2003 ; ' pour 2004,  $p < 0.01$ ).

<sup>49</sup> Sauf en 2003 au sein des parcelles dites peu fertiles, où les pacages présentent un IFG un peu plus faible que les prés de fauche

#### 4. Variables relatives à l'utilisation

Le régime d'utilisation est un élément essentiel à connaître pour interpréter les réponses des communautés à la fauche et au pâturage. Nous avons donc cherché plusieurs variables (si possible quantitatives) capables de décrire ce régime. Les deux principales variables utilisées pour rendre compte de **l'utilisation de l'herbe** entre modes sont les suivantes:

- **le taux de prélèvement annuel**, correspondant à la quantité d'herbe prélevée à chaque utilisation (P ou F) ramenée à la biomasse disponible avant cette exploitation (mesures réalisées en 2004<sup>50</sup>). En réalité, la troisième utilisation des parcelles F et PF n'a pas été prise en compte ; celle-ci étant considérée comme ayant moins d'influence sur la principale phase de croissance de la végétation puisque située à l'automne et étant plus contraignante à évaluer (du fait de sa plus grande dispersion dans le temps).
- **la date moyenne de la première exploitation** dans l'année<sup>51</sup>, exprimée en jours juliens (ou en somme de température) et établie sur 4 années (1997 à 2000). Quelques variations existent entre années (aléas climatiques, etc), mais le classement reste sensiblement le même. Ainsi, en 2004, les dates de première exploitation sont très bien corrélées avec la moyenne des 4 années<sup>52</sup>.

**Il n'existe aucune différence significative pour ces 2 variables entre niveaux de fertilité**, que ce soit tous modes confondus ou par mode d'utilisation (sauf pour les pacages) (Figure 12). **Ces variables dépendent donc uniquement des modes d'utilisation**. Ainsi, la date de première utilisation discrimine les trois modes ( $p < 0.001$ ) : les parcelles de mi-versant sont les premières utilisées mi-avril pour le pâturage, ensuite les pacages plus en altitude (mi-mai) et enfin les prés de fauche de fond de vallée lors de la fauche (F) qui sont exploités le plus tardivement, i.e. vers la mi-juin. **Le taux de prélèvement classe les parcelles un peu différemment** ( $p < 0.05$  toutes parcelles confondues) : les pacages sont les moins « prélevés » par rapport à ce qu'ils sont capables de produire (de l'ordre de 50%). Cela s'explique sans doute par le fait que les bêtes qui pâturent ces parcelles sont peu nombreuses par rapport à la surface et donc par rapport à la biomasse disponible, tout en ne séjournant pas très longtemps dans chaque parcelle (3 passages de 15 jours environ sur toute l'année) : cela conduit donc, sur l'année, à un chargement relativement faible. Précisons malgré tout qu'il existe une certaine hétérogénéité du niveau de prélèvement au sein des pacages, pouvant être mise en relation notamment avec les objectifs que les éleveurs leur assignent (variation entre 20 et 70% suivant les parcelles, cf ET important sur Figure 12). Les prés de fauche pâturés de mi-versant se trouvent en position intermédiaire (environ 70%) du fait de la fauche d'été qui augmente sensiblement la part d'herbe prélevée sur l'année (cf données par exploitation dans le Tableau 4). Enfin, la production des prés de fauche du fond de vallée est utilisée à environ 80%. Les données disponibles dans le Tableau 5 permettent de décomposer le taux de prélèvement, notamment en termes de biomasses disponible et résiduelle<sup>53</sup>.

<sup>50</sup> La biomasse prélevée a été estimée par différence entre la biomasse disponible avant utilisation et la biomasse restante après l'utilisation en question. La hauteur minimale de prélèvement par la tondeuse à main équivaut celle de la barre de coupe lors de la fauche ou la hauteur de pâturage minimale (environ 5 cm). Trois échantillons (d'environ 0.3 m<sup>2</sup>) de biomasse ont été prélevés à chaque fois dans chaque parcelle en utilisant une tondeuse à main.

<sup>51</sup> Pâturage pour les prés de fauche pâturés et les pacages, fauche pour les prés de fauche de fond de vallée

<sup>52</sup> Corrélations sur dates en jours juliens (n=18 parcelles): Pearson :  $p < 0,001$  ;  $r = 0.9$  / Spearman :  $p < 0.001$  ;  $r = 0.8$

<sup>53</sup> Ces informations n'ont pas servi pour classer les parcelles mais elles seront remobilisées lors de l'interprétation de certains résultats (voir Chapitre I par exemple).

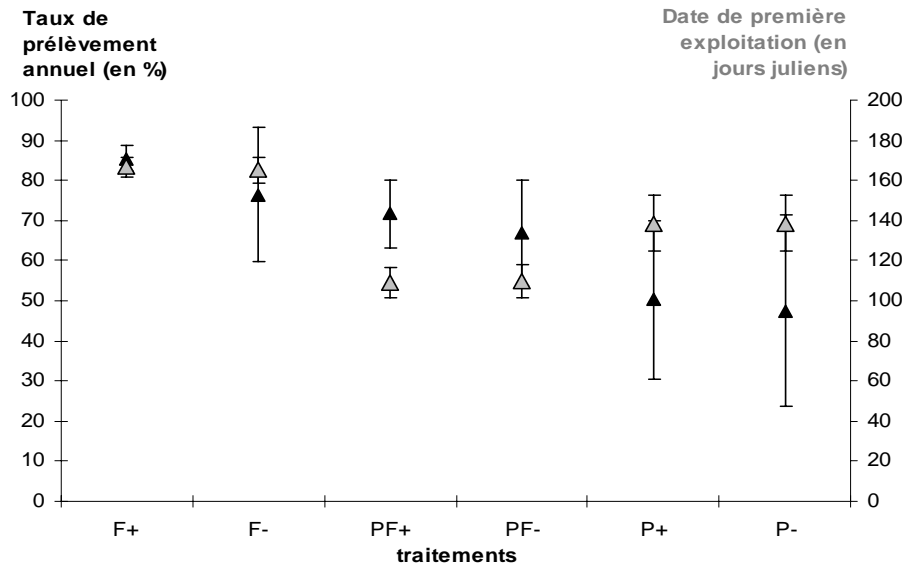


Figure 12 : Variations (moyennes +/- ET) du taux de prélèvement (triangles noirs) et de la date de première exploitation entre traitements (triangles gris). Le taux de prélèvement est mesuré en 2004, la date de première exploitation sur 4 années.

Tableau 4 : Taux de prélèvement (en %) pour chaque exploitation (moyennes +/- ET par traitement)<sup>54</sup>.

	1ère exploitation		2ème exploitation		3ème exploitation moyenne
	moyenne	ET	moyenne	ET	
F+	87.0	5.3	82.8	3.6	
F -	80.8	20.6	72.9	9.4	
PF+	48.2	12.8	78.1	9.1	
PF-	51.4	14.5	74.5	10.8	
P+	58.3	17.7	37.2	33.0	50.7
P-	47.3	18.5	38.4	34.5	77.7

Tableau 5 : Biomasses moyennes disponibles avant récolte, biomasses récoltées et biomasses résiduelles dans les 6 traitements du dispositif. Les données concernent la biomasse totale (verte + sénescence) et sont exprimées en t.ha<sup>-1</sup>. Les données sur l'année (biomasses disponibles et récoltées) sont également précisées.

Traitements	1ère exploitation			2ème exploitation			3ème exploitation			Année	
	Biomasse disponible	Biomasse récoltée	Biomasse résiduelle	Biomasse disponible	Biomasse récoltée	Biomasse résiduelle	Biomasse disponible	Biomasse récoltée	Biomasse résiduelle	Biomasse disponible	Biomasse récoltée
F+	6.30	5.47	0.84	2.27	1.86	0.41				7.81	6.71
F-	5.04	4.26	0.79	2.99	2.17	0.82				7.03	5.70
PF+	2.57	1.26	1.31	4.17	3.23	0.93				6.73	4.49
PF-	2.08	1.06	1.02	4.26	3.23	1.03				6.34	4.29
P+	3.08	1.86	1.22	3.99	1.65	2.33	3.72	2.20	2.13	9.55	4.25
P-	1.71	1.09	0.63	2.59	1.18	1.41	2.24	1.98	0.57	5.96	2.45

<sup>54</sup> Les valeurs parcellaires des taux de prélèvement et dates de première exploitation sont indiquées en Annexe 2.

## II. Conséquences pour le traitement des données

### 1. Fertilité

Etant donné l'indépendance entre IFG et modes d'utilisation (ce qui n'est pas le cas des indices de nutrition pris séparément), **il est préférable d'utiliser l'IFG dans les analyses statistiques** pour disposer d'un gradient de fertilité ne reproduisant pas un gradient lié au mode d'utilisation (cf cas de l'INP). Cela permet également de considérer un niveau de fertilité global et non pas la disponibilité d'un seul élément. L'utilisation des trois indices, dans le cadre de la discussion des résultats, pourra permettre de nuancer éventuellement les relations observées avec l'IFG ; en précisant notamment si la variation d'IFG est plus liée à un élément qu'à un autre. Ainsi dans les parcelles fertiles, l'IFG est sensiblement identique (pas de différence significative) mais les pacages sont malgré tout plus riches en azote. Il est possible que cela puisse avoir une répercussion sur certaines variables très sensibles à cet élément.

### 2. Utilisation

Suivant la variable retenue (taux de prélèvement ou date), le classement des traitements est quelque peu modifié. Ces deux variables permettent de caractériser le régime mais il semble difficile, a priori, de savoir laquelle sera la plus pertinente pour rendre compte de la réponse des communautés (via la composition botanique et fonctionnelle). **Lors d'analyses corrélatives (notamment pour le multivarié), il semble préférable de conserver ces deux descripteurs.**

La fréquence de coupe n'a pas été explicitement intégrée dans la description du régime puisque nous avons considéré que tous les traitements étaient soumis à trois exploitations par an. Il est cependant probable que ces interventions n'aient pas la même importance sur la structuration des communautés puisqu'elles n'ont pas lieu au même moment vis-à-vis de la croissance. Cet élément pourra être conservé et mis en relation ultérieurement (discussion) avec la phénologie des prairies étudiées.

*Contrairement à la fertilité qui a été mesurée chaque année, les variables descriptives de l'utilisation sont communes aux deux années de mesure (moyenne sur plusieurs années pour la date, taux de prélèvement mesuré en 2004 uniquement). Etant donné la plus grande stabilité du régime que de la fertilité, cela ne devrait pas induire de biais lors de l'analyse des données.*

### 3. Principaux niveaux d'analyse de données

Afin de pouvoir rendre compte des processus en jeu au sein de notre dispositif, il nous paraît important de pouvoir découpler l'effet des facteurs fertilité et utilisation autant que possible. Les traitements s'ordonnent selon un gradient de fertilité (intégrant les trois principaux éléments minéraux) et/ou un gradient d'utilisation. **Un premier niveau d'analyse consiste à tester, de manière corrélative (uni ou multivariée), l'importance de ces deux gradients (seuls ou en interaction) par rapport aux différentes variables étudiées dans cette thèse (traits, diversité, caractéristiques agronomiques).** Nous pourrions notamment tester l'importance du gradient de fertilité de manière indépendante. Des analyses corrélatives de type stepwise pourront être menées en ajoutant les descripteurs des pratiques que sont le taux de prélèvement ou la date d'exploitation. Ces variables d'utilisation ne rendent pas forcément compte de processus biologiques clairement définis. Elles sont utilisées comme moyens de classer les traitements/parcelles les un(e)s par rapport aux autres.

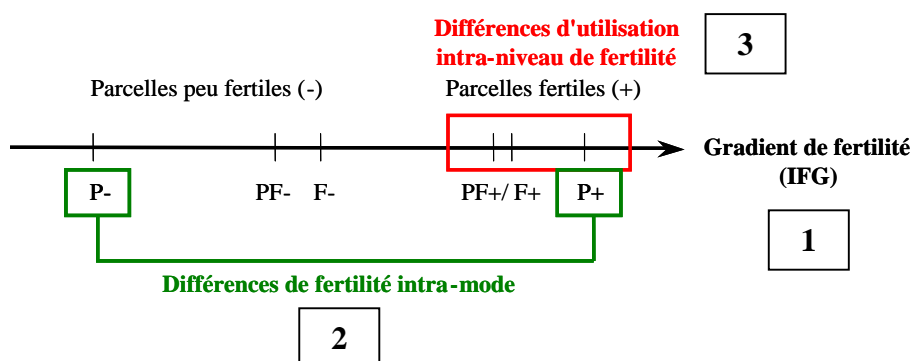
**Dans un deuxième temps, le gradient de fertilité peut-être testé au sein d'un même mode pour s'affranchir de l'effet mode** (en particulier au sein des pacages qui représentent les deux traitements les plus différenciés en terme de fertilité : 20 points d'IFG sur les moyennes en 2003, 30 en 2004).

Il existe un gradient de fertilité au sein des traitements peu fertiles. On peut donc supposer que si des variables varient au sein des parcelles peu fertiles, l'effet « utilisation » sera difficile à découpler d'un effet fertilité dans les parcelles peu fertiles. Nous éviterons donc les analyses statistiques sur ce sous-ensemble du fait de l'interaction entre les deux facteurs.

Nous pouvons supposer, au vu de l'absence de différences significatives de fertilité au sein des parcelles les plus fertiles que les différences potentielles entre ces parcelles résultent principalement de l'utilisation.

Trois principaux niveaux d'analyse peuvent donc être définis (voir schéma ci-dessous) :

1. sur l'ensemble du dispositif, pour tester l'effet du gradient de fertilité globale (corrélation entre IFG,  $n=18$ ). Les descripteurs de l'utilisation peuvent aussi être intégrés au niveau d'analyses multivariées pour rendre compte de l'effet des deux facteurs (interaction ou non).
2. au sein des pacages (P), pour tester l'effet fertilité en s'affranchissant du mode (anova ou corrélation avec IFG,  $n=6$  parcelles).
3. au sein des parcelles dites fertiles (+), pour tester l'effet mode d'utilisation en s'affranchissant de la fertilité (différences minimales si elles existent) (anova,  $n=9$  parcelles regroupées en trois voire deux modes)



### III. Caractérisation de la végétation et mesures effectuées

Dans chaque parcelle, des exclos d'environ 35m<sup>2</sup> ont été mis en place pour permettre l'accomplissement du cycle complet des plantes sans perturbation par le pâturage ou la fauche (cf établissement des courbes de biomasse, suivi des stades phénologiques des espèces, relevés botaniques, etc). Les exclos ont été déplacés entre 2003 et 2004 pour éviter les biais de mesure éventuels liés à l'absence d'exploitation l'année précédente.

#### 1. Description botanique

Des relevés botaniques ont été effectués chaque année dans chaque parcelle pour en établir la composition. Les relevés ont été réalisés au moment du pic de biomasse (floraison des espèces dominantes) en prélevant, dans les exclos, environ 12 poignées à la tondeuse à main. Les poignées ont ensuite été mélangées et un sous-échantillon a été trié en séparant chaque espèce. Chaque espèce a été séchée (48 heures à l'étuve, 60°C). Le poids sec de chaque espèce ramené à la biomasse totale du sous-échantillon permet ainsi de déterminer **l'abondance pondérale relative**.

Les pacages peu fertiles présentent une végétation de type « pelouse » alors que les autres traitements sont des véritables « prairies » au sens phytosociologique du terme. Ainsi, sur la base de la composition botanique, les 5 traitements autres que les pacages peu fertiles (P-) peuvent être rattachés à la classe des *Arrhenatheretea elatioris* Br. Blanquet (1949)<sup>55</sup> i.e. la classe des prairies mésophiles alors que les P- sont rattachés à la classe des *Nardetea strictae* Rivas Goday<sup>56</sup> i.e. des pelouses plutôt acidiphiles. Cependant, par commodité de langage et puisque ces dénominations ne contredisent pas le fait que la fertilité et/ou les modes d'utilisation ont une influence majeure sur ces végétations, nous n'emploierons dans ce document que le terme « prairies ».

#### 2. Proportions relatives des différentes formes de croissance<sup>57</sup>

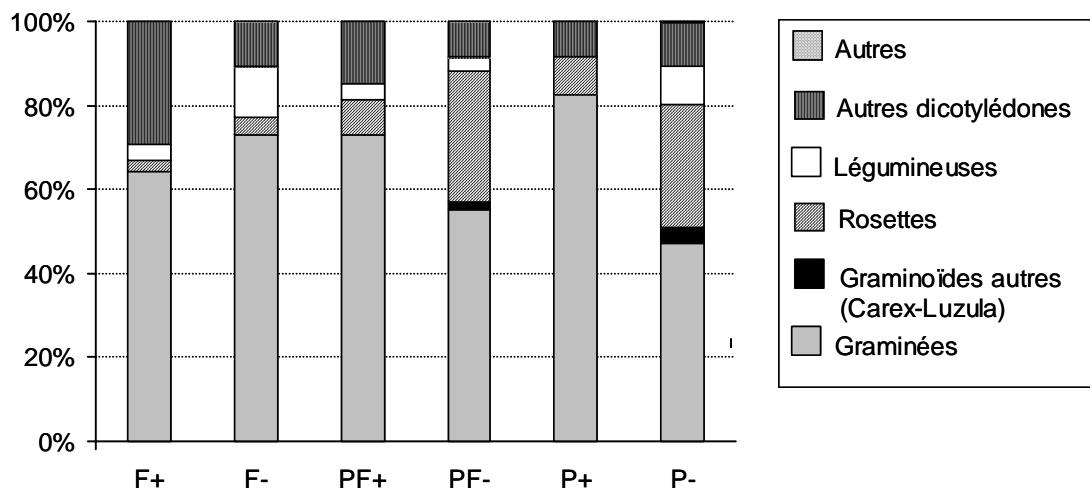
Comme observé par de nombreux auteurs sur les prairies tempérées (e.g. Tremont 1994, Dupré and Diekmann 2001), **la matrice est formée par des graminées** dont la proportion moyenne (voire l'identité) varie fortement entre les prés de fauche fertiles (84 % de la biomasse totale au moment du pic dans les F+) et les pacages peu fertiles (47 % dans les P-) (cf Figure 13 pour 2003). A l'échelle parcellaire, l'écart est encore plus fort (44% dans une PF-, 24% si l'on inclue une parcelle atypique telle qu'Angladure, envahie par la dicotylédone *Chaerophyllum aureum*, et jusqu'à 92% dans une P+). **De manière générale, ce sont les rosettes qui représentent la forme de croissance la plus distincte des graminées et qui augmentent le plus lorsque la part relative des graminées diminue**( $p < 0.001$  ;  $r = -0.8$ ). Ces résultats sont confirmés à l'échelle d'un réseau de parcelles plus important (83 parcelles, Ansquer *et al.* 2004). Les rosettes correspondent ici à la définition botanique i.e. des espèces à feuilles formant une rosette de feuilles basales (et peu ou pas de feuilles sur la tige florifère). La proportion relative de rosettes par rapport aux graminées (rapport R/G) a été calculée. Ce rapport RG est plus stable et plus informatif que la seule proportion de

<sup>55</sup> Deux alliances représentées au sein de cette classe : *Arrhenatherion elatioris* Koch 1926 (ordre des *Arrhenatheretalia elatioris* Tuxen 1931) et *Cynosurion* Tuxen 1947 (ordre des *Trifolio repentis-Phleetalia pratensis* Passarge 1969)

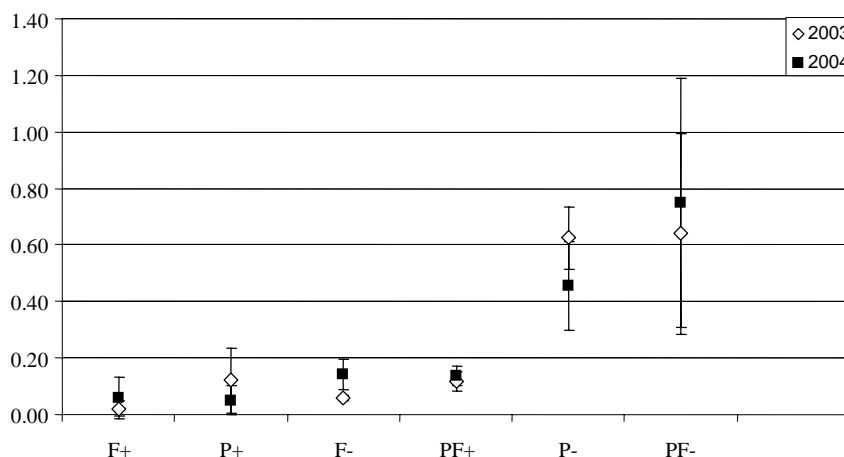
<sup>56</sup> alliance des *Violion caninae* Shwick (ordre des *Nardetalia strictae* Oberd ex Preisung )

<sup>57</sup> Les espèces présentes et leur répartition dans les différentes formes de croissance sont indiquées en annexe 3

chaque forme de croissance prise indépendamment. Il varie entre 0 à 1 environ (0.9 en 2003, 1.14 en 2004), i.e. de l'absence de rosettes à environ autant de rosettes que de graminées. **La fertilité globale est le facteur qui explique la plus grande part de variation de ce rapport au sein de notre dispositif** ainsi que la date de première exploitation ( $n=17$ <sup>58</sup> ; régression stepwise :  $R^2=0.79$  en 2003 ;  $R^2=0.54$  en 2004). Cependant, l'effet date d'exploitation ( $p<0.05$ ) est inférieur à l'effet fertilité ( $p<0.001$ ). Globalement, ce sont les prés de fauche fertiles qui ont le moins de rosettes suivis des pacages les plus fertiles. Viennent ensuite les prés de fauche peu fertiles, les parcelles pâturées fauchées les plus fertiles puis les parcelles pâturées (P et PF) les moins fertiles (cf Figure 14 et Figure 13).



**Figure 13 : Proportions relatives (%) moyennes des différentes formes de croissance par traitement en 2003.** Pour plus de détails sur l'affectation des espèces aux différentes formes de croissance, voir liste des espèces en annexe 4.



**Figure 14 : Rapports Rosettes/Graminées dans les 6 traitements sur les deux années d'étude (moyennes ± ET par année).** Angladure a été exclue de l'analyse ( $n=17$ ). Le classement diffère légèrement d'une année sur l'autre.

<sup>58</sup> La parcelle d'Angladure est exclue de cette analyse car les rosettes sont quasiment absentes de cette parcelle non pas du fait d'une très forte dominance des graminées mais d'une autre dicotylédones.

### 3. Mesures de traits

**Les traits mesurés ont été retenus par rapport à leur pertinence écologique (cf Etat des connaissances) mais aussi par leur simplicité de mesure puisque ce travail est mené en grande partie dans une optique de construction d'outil de terrain.** Concernant les mesures de traits réalisées directement dans les parcelles d'étude, nous nous sommes surtout concentrés sur les traits relatifs au maintien (en lien avec la phase adulte surtout) et moins aux traits relatifs à la dispersion et à l'établissement (Noble and Slatyer 1980). Pour cette raison, et parce que de nombreux traits mesurables sur la partie aérienne des plantes rendent compte du fonctionnement des plantes (e.g. trade-off acquisition-conservation), nous n'avons pas mesuré de traits relatifs à la partie souterraine des plantes. En effet, ces traits sont particulièrement longs et difficiles à mesurer surtout en situation naturelle où les systèmes racinaires des différentes espèces s'entremêlent. Les traits liés aux défenses des plantes telles que la pilosité, les épines ou piquants n'ont pas été explicitement inclus dans les analyses puisque très peu d'espèces présentent ce genre de caractère.

Deux grands groupes de traits ont été utilisés :

- (i) d'une part, **des traits relatifs à la phase végétative**, à savoir des **traits dits de structure** : teneur en matière sèche des limbes (LDMC)<sup>59</sup>, surface spécifique foliaire (SLA)<sup>60</sup>, hauteur végétative de la plante entière (non étirée) **et des traits de « composition »** : teneurs massiques et surfaciques en azote (LNC), phosphore (LPC) et carbone (LCC) des limbes<sup>61</sup>, rapport C/N des limbes
- (ii) d'autre part, **des traits relatifs à la phase reproductrice** : date de floraison<sup>62</sup>, recours à la reproduction végétative (ou clonalité), masse des graines (PMG<sup>63</sup>), mode de pollinisation et le mode de dispersion des diaspores employés.

Les traits végétatifs, la date de floraison (ainsi que celle d'épiaison pour les graminées, et la date de maturation des graines) et la masse de graines ont été mesurés dans toutes les parcelles à l'échelle des populations. Par convention, **une espèce dans une parcelle donnée est désignée sous le terme de « population »**. Les mesures ont été réalisées suivant un protocole standardisé (cf Cornelissen *et al.* 2003). Le nombre d'échantillons par population/espèce ainsi que les espèces présentes et mesurées sont précisés en annexe 5.

<sup>59</sup> La LDMC a été obtenue en effectuant le rapport du poids sec du dernier limbe adulte sur son poids frais. Le poids frais est mesuré sur le limbe saturé en eau (comme pour le SLA), i.e. après que l'individu prélevé soit resté dans l'eau pendant au minimum 6 heures au froid et à l'obscurité. Le poids sec est mesuré après passage à l'étuve (48 heures à 80°C).

<sup>60</sup> La surface foliaire a été déterminée via un planimètre (Licor). Pour augmenter la précision des mesures, lorsque la surface du dernier limbe adulte était inférieure à 2 cm<sup>2</sup>, plusieurs limbes prélevés sur différents individus ont été utilisés pour constituer un même échantillon. Pour la fétuque rouge, une correction de la surface foliaire a été effectuée, les feuilles étant délicates à étaler de par leur forme cylindrique. (Witkowski and Lamont 1991) ont proposé un facteur de correction de 1.27 pour les espèces présentant ce type de feuilles (« needle-shaped »). Ce coefficient a été modifié légèrement suite à des mesures effectuées sur la collection (facteur de correction=1.57, Al Haj Khaled 2005).

<sup>61</sup> La teneur en C (LCC) et N (LNC) des limbes séchés à 80°C (environ 48 h dans une étuve à ventilation forcée) et broyés (diamètre < 0.5 mm) a été déterminée à l'aide d'un analyseur CHN (LECO Corporation, USA). La teneur en P (LPC) a été déterminée sur la fraction broyée, après digestion acide, par colorimétrie (Murphy and Riley, 1962)

<sup>62</sup> La date de floraison (déterminée lorsque environ 10% de la population a atteint ce stade) est exprimée en somme de température pour pouvoir être mobilisée en 2003 (année de mesure) et en 2004.

<sup>63</sup> Le PMG correspond à la masse de mille graines (en g, ou à la masse d'une graine moyenne en mg) ; cette masse étant mesurée sur des graines dépourvues, dans la mesure du possible, de tout « accessoire » lié à la dispersion (e.g. pappus), après séchage à l'étuve (48h à 80°C).



Pour les autres traits reproducteurs (clonalité, le mode de pollinisation et le mode de dispersion des diaspores), les données sont issues de flores. Ces traits sont donc également à considérer à l'échelle spécifique uniquement. Cela est lié à la plus grande difficulté de mesure de ces traits, notamment d'un point de vue du temps passé (e.g. différences de phénologie interspécifiques importantes induisant un étalement de la période de mesure) ; par ailleurs, ces traits sont considérés comme plus stables que les précédents.

Les espèces ont aussi été classées en fonction de traits intégrateurs tels que les types biologiques (*sensu* Raunkiaer) et le cycle de vie (annuel, pérenne ou bisannuel). Les graminées ont par ailleurs été réparties en groupes fonctionnels établis sur la base de la LDMC en collection (Al Haj Khaled 2005, cf typologie définie dans le Tableau 1). La répartition des espèces dans les différents groupes est précisée en annexe 3.

Sur la base d'un consensus établi au sein du projet européen VISTA, **tous les traits ont été mesurés sur les espèces qui contribuent à au moins 80 % de la biomasse totale** de chaque parcelle étudiée au moment du pic de production (correspondant à la date de floraison des espèces dominantes). En 2003, 92 espèces étaient présentes sur l'ensemble du dispositif (voir annexe 4). 67 d'entre elles ont été mesurées pour l'ensemble des traits végétatifs, 60 pour la date de floraison, 57 pour la masse de graines (PMG). En 2004, 84 espèces étaient présentes, 51 ont été mesurées pour les traits végétatifs.

#### 4. Calcul des valeurs communautaires moyennes de traits

Les valeurs de traits des populations (ou des espèces suivant le niveau de précisions des mesures) sont pondérées par les abondances relatives au sein de chaque parcelle afin d'obtenir des valeurs de traits moyennes par parcelle (cf « mass ratio hypothesis », Grime 1998). Elles ont été calculées pour chaque communauté avec la formule suivante (voir aussi Garnier *et al.* 2004):

$$\Sigma [(Ab \text{ pop1} * \text{trait pop1}) + \dots + (Ab \text{ pop n} * \text{trait pop n})]$$

où « Ab pop n » est l'abondance pondérale de la population n dans la parcelle en question et « trait pop n » est la valeur d'un trait donné pour cette même population

Suivant les analyses, ces valeurs communautaires intégreront l'ensemble de la communauté (minimum 80% des espèces) ou un sous-ensemble de cette communauté (graminées, dicotylédones voire rosettes uniquement). Afin d'éviter les différences entre communautés dues à un total d'abondance considéré différent, les abondances des espèces prises en considération dans ce calcul pourront être « recalculées » de façon à ce que la somme des abondances de chaque parcelle soit égale à 100. Suivant les formes de croissance considérées (cf proportions relatives Figure 13), nous ne considérerons en réalité qu'une partie très faible de la communauté totale et les mesures devront donc être considérées avec précaution.

#### 5. Mesures des caractéristiques agronomiques

Les caractéristiques agronomiques ont été mesurées en 2003 (biomasse produite au moment du pic uniquement) et en 2004 (données plus complètes permettant d'établir des courbes de croissance). Le détail des mesures et des calculs est précisé dans le chapitre III, section Matériel et Méthodes.



## **Chapitre I**

### **Diversité fonctionnelle intercommunautaire en réponse aux pratiques agricoles**



## Chapitre I : Diversité fonctionnelle intercommunautaire en réponse aux pratiques agricoles

### Introduction

**Le but principal de ce chapitre est de comprendre la manière donc les communautés se structurent en réponse aux variations de fertilité (= stress) et d'utilisation (= perturbation). Cette analyse doit permettre d'identifier les traits et les modes de caractérisation de la végétation les plus pertinents pour rendre compte de la réponse des communautés aux pratiques. Ce travail est mené dans une optique à la fois fondamentale et appliquée (construction d'outils).** Nous nous concentrerons principalement sur les différences entre communautés ; les différences intraparcellaires étant analysées dans un chapitre indépendant (chapitre II). Nous serons cependant amenés, dans une certaine mesure, à observer les proportions des différents groupes fonctionnels au sein de chaque communauté.

**Un premier objectif est donc d'identifier les principaux mécanismes de réponse des plantes face aux variations des pratiques.** Les hypothèses que nous poserons à l'issue de ce travail concernant les mécanismes en jeu seront formulées à partir des différences de valeurs de traits observées entre communautés ; ces communautés différant sur la base d'un ou des deux facteur(s) testé(s) (fertilité et utilisation).

Dans de nombreuses études, le trade-off acquisition-conservation apparaît comme un élément essentiel dans la réponse des plantes à la fertilité. Dans le cadre particulier de notre dispositif, nous avons donc cherché à tester la pertinence des traits impliqués dans ce trade-off (en particulier les traits foliaires, tels que le SLA, la LDMC, les teneurs en éléments minéraux) ainsi que la hauteur.

Le deuxième facteur testé est l'utilisation au sens large. Elle peut être décrite de différentes manières suivant la (ou les) composante(s) du régime retenue(s) : mode, date d'exploitation, taux de prélèvement, etc. (cf chapitre présentation du dispositif). Nous avons vu précédemment que le pâturage, à lui seul, constituait un mode d'utilisation complexe (perte de biomasse par défoliation ou piétinement, création de trouées, modification des interactions compétitives, dépôts de fèces, etc). Suivant le régime (i.e. les combinaisons de ses différentes composantes), des résultats contrastés ont pu être observés, en fonction de l'importance relative des principaux mécanismes en jeu (e.g. défoliation différentielle verticale *vs* création de trouées ; Noy-Meir *et al.* 1989). Les traits morphologiques (e.g. hauteur, port de la plante voire le SLA) et les traits reproducteurs (floraison, reproduction végétative, masse de graine, mode de dispersion des graines) ressortent comme des traits importants pour rendre compte de ces mécanismes et de la réponse à la perturbation au sens large.

Les patrons de réponse obtenus dans notre dispositif seront analysés en regard des différentes théories sur les stratégies et mécanismes en jeu en réponse à la fertilité et/ou à la perturbation, notamment les approches de Grime, Westoby, Briske et Tilman (voir chapitre Etat des connaissances), ainsi que des résultats obtenus dans le cadre d'études « de terrain ».

**Un second objectif complémentaire au premier, puisqu'il participe à l'identification des mécanismes, concerne le niveau de caractérisation de la communauté.** En effet, les différences de valeurs de traits entre communautés peuvent résulter de variations à différents niveaux (variations de traits intra- et inter-spécifiques, variations d'abondances relatives des

différentes espèces ; voir Figure 5, chapitre Etat des connaissances). Il nous est donc apparu essentiel de confronter différents niveaux d'observation pour identifier plus précisément les différences fonctionnelles entre parcelles. **Le premier niveau est constitué par les espèces.** Nous chercherons à analyser leur répartition en fonction des facteurs fertilité et utilisation et, si possible, à identifier des groupes de réponse caractéristiques des différentes situations rencontrées. **La répartition de ces groupes établis *in situ* ainsi que celle de groupes de graminées pré-établis en collection (sur la base de la LDMC) constituera notre deuxième niveau de lecture. Nous nous intéresserons ensuite aux variations des valeurs de traits moyennes des communautés.** La question de la **variabilité intraspécifique** sera abordée de manière succincte au travers des variations de traits de quelques espèces présentes dans la quasi-totalité des parcelles. La comparaison des trois principaux niveaux (espèces, groupes, moyennes communautaires) nous permettra de déterminer leurs intérêts et limites pour rendre compte de la réponse des communautés. Cette analyse participe à la construction d'outils dans le sens où ces niveaux sont plus ou moins complexes à manipuler et interpréter. Ainsi, les variations des valeurs de traits communautaires semblent plus simples à analyser que celles de l'ensemble des espèces, l'utilisation de groupes pré-établis permet d'éviter les mesures de traits sur le terrain.

**A chaque niveau, nous intégrerons également la notion de forme de croissance**, en particulier celle des graminées et les dicotylédones à rosettes<sup>64</sup>, deux formes dont les proportions relatives varient souvent de manière opposée (voir chapitre présentation du dispositif et variations au sein d'un réseau de 83 parcelles, Ansquer *et al.* 2004) et dont les valeurs de traits, en particulier la LDMC, peuvent être très éloignées. Cela se traduira notamment par des analyses de traits séparées au sein de chaque sous-ensemble (notamment à l'échelle des valeurs communautaires moyennes). La comparaison entre résultats obtenus sur les graminées d'une part et la communauté entière ou les dicotylédones d'autre part permettra notamment de voir si les graminées répondent de la même manière (mêmes stratégies) que les autres formes de croissance aux variations des facteurs. En d'autres termes, est-ce que le comportement écologique de l'un de ces sous-ensembles, en particulier les graminées, est représentatif de ce qui se passe à l'échelle de la communauté entière ? Cette question est importante autant d'un point de vue de la compréhension du fonctionnement des communautés que de la construction d'outils (simplification de la caractérisation de la végétation).

## Matériel et méthodes

### 1. Dispositif utilisé

Le dispositif utilisé est celui d'Ercé (voir chapitre description du dispositif). Les variables descriptives des différents traitements (IFG pour la fertilité, taux de prélèvement et date de première exploitation pour l'utilisation) sont mobilisées dans les différentes analyses (multivariées ou régressions univariées). Certains traitements (combinaison niveaux de fertilité et utilisation) seront également comparés, selon les règles définies dans le chapitre précédent.

---

<sup>64</sup> Les rosettes sont ici définies en termes botaniques (i.e. plantes dont les feuilles forment une rosette basale au stade végétatif et dont la tige florifère est peu ou pas feuillée). Le choix de cette définition a été réalisé pour des raisons de simplicité d'utilisation sur le terrain (identification sur la base de critères visuels).

## 2. Traits mesurés et données mobilisées

Les traits mobilisés dans les analyses ont été retenus par rapport à leur pertinence écologique en terme de réponse aux facteurs écologiques étudiés mais aussi par rapport à leur simplicité de mesure puisque ce travail est mené en grande partie dans une optique de construction d'outils simples

Deux grands groupes de traits ont été utilisés :

- (i) d'une part, **des traits relatifs à la phase végétative**, à savoir des **traits dits de structure** : teneur en matière sèche des limbes (LDMC), surface spécifique foliaire (SLA), hauteur végétative de la plante entière **et des traits de « composition »** : teneurs massiques et surfaciques en azote (LNC), phosphore (LPC) et carbone (LCC) des limbes, rapport C/N des limbes
- (ii) d'autre part, **des traits relatifs à la phase reproductrice** : date de floraison, recours à la reproduction végétative (ou clonalité), masse des graines (PMG), mode de pollinisation et le mode de dispersion des diaspores employés.

Par convention, **une espèce dans une parcelle donnée est désignée sous le terme de « population »**. Pour chaque trait végétatif ainsi que la date de floraison, nous disposons d'une valeur moyenne par population. *Suivant les analyses de données réalisées, ces valeurs de traits seront considérées à l'échelle de la population ou de l'espèce (= moyenne des différentes populations mesurées). Ainsi, pour les analyses multivariées (entrée « espèce »), les valeurs de traits utilisées seront les moyennes spécifiques<sup>65</sup>. Pour le calcul des valeurs moyennes communautaires, nous intégrerons les valeurs populationnelles.*

Pour la masse des graines, les données ont été collectées à l'échelle de la population mais seule la valeur moyenne spécifique (calculée pour l'ensemble du dispositif) est utilisée. Pour les autres traits reproducteurs (clonalité, le mode de pollinisation et le mode de dispersion des diaspores), les données sont issues de flores. Ces traits sont donc également à considérer à l'échelle spécifique uniquement.

*Pour plus d'informations sur les mesures de traits, calculs de valeur communautaire et traitements considérés, voir chapitre précédent et annexes 4 et 5.*

**Afin d'analyser l'effet des formes de croissance sur les valeurs de traits et les corrélations entre eux, deux définitions des formes de croissance ont été retenues<sup>66</sup>** : la première sépare les graminoides (Graminées + Carex et Luzule), soit 24 espèces, des légumineuses (6 esp.) et des autres dicotylédones (37 esp.). La deuxième définition sépare les graminées (20 esp.)

---

<sup>65</sup> Dans le cas de l'analyse à plusieurs tableaux (en particulier la RLQ), le fait d'utiliser les valeurs des populations et non des espèces nécessite la construction d'une matrice floristique disjonctive, induisant des « biais » dans la réalisation de l'AFC (cf valeurs des premiers axes triviales). Il est difficile de trouver des analyses permettant d'intégrer le niveau « population » tout en conservant l'ensemble des variables.

<sup>66</sup> La répartition des espèces dans les différentes formes de croissance est précisée en annexe 3.

des autres graminoides (4) ainsi que les dicotylédones dites à rosette<sup>67</sup> (15), des légumineuses (6) et des autres dicotylédones (22).

La plupart des analyses (sauf pour les traits qualitatifs et le PMG) ont été menées sur les deux années d'expérimentation (2003 et 2004). En ce qui concerne les analyses multivariées, pour ne pas alourdir la présentation des résultats, seuls les résultats de 2003 seront présentés et analysés de manière détaillée. Les résultats de 2004 seront résumés et quelques illustrations complémentaires seront placées en annexe 7. Certaines variables mesurées en 2004 (traits végétatifs, date de floraison et proportions des groupes LDMC pré-établis) étant aussi mobilisées pour tester le lien avec les caractéristiques agronomiques (mesurées en 2004), nous serons amenés à préciser ces résultats.

### 3. Démarche d'analyse adoptée (méthodologie)

**Trois niveaux d'analyse différents vont être mobilisés successivement selon l'entité de référence: espèce, groupe<sup>68</sup> ou communauté.** A chaque niveau, nous analyserons les variations des traits directement en fonction des facteurs (analyses corrélatives) ou en faisant relation aux traitements définis par la combinaison de ces facteurs (analyses de variance) (cf chapitre présentation du dispositif).

Le schéma présenté dans l'Encadré 6 permet de situer la majorité des étapes qui ponctueront notre analyse (inspirée notamment de la méthode proposée par Lavorel *et al.* 1997, mise en pratique e.g. par McIntyre and Lavorel 2001). A chaque niveau d'analyse de la communauté (espèce, groupe, communauté), nous mobiliserons toutes ou seulement certaines de ces étapes.

Nous mobiliserons les 4 étapes successivement pour le premier niveau d'analyse considéré i.e. le niveau « espèces ». Des analyses statistiques, principalement multivariées, seront utilisées à chaque étape. Nous nous intéresserons ainsi, dans un premier temps (étape 1), aux corrélations entre traits sur l'ensemble des espèces (ainsi que par forme de croissance) et à la définition de « groupes émergents » (*sensu* Lavorel *et al.* 1997) sur le pool d'espèces présent dans les parcelles étudiées. En effet, il est indispensable de connaître les corrélations entre traits avant de voir comment ceux-ci répondent aux gradients (Friedel *et al.* 1988) puisque des combinaisons de traits particulières peuvent exister suivant le jeu d'espèces étudié. Ces corrélations varient notamment en fonction des pressions de sélection exercées au cours de l'évolution et/ou des contraintes phylogénétiques (Lavorel and McIntyre 1999). Cette analyse sera notamment réalisée en tenant compte des différentes formes de croissance ; le découpage retenu recouvrant en partie un découpage phylogénétique/taxonomique.

Dans un deuxième temps, nous verrons comment les espèces, caractérisées par leurs traits, et *a fortiori* les groupes émergents, se répartissent dans les parcelles en intégrant leurs abondances relatives, *sans intégrer explicitement les descripteurs des pratiques* (étape 2). Cela permettra de

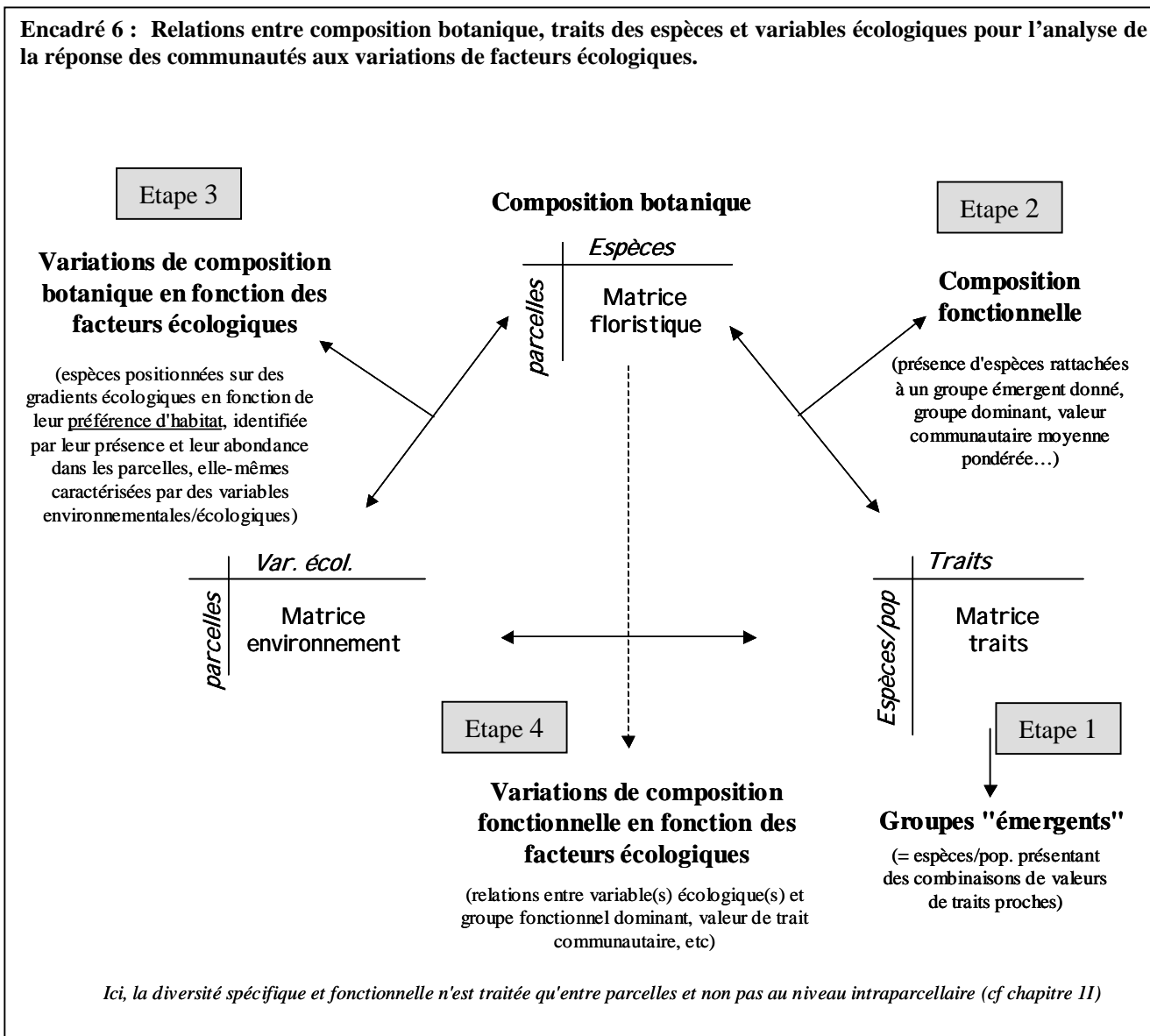
<sup>67</sup> Les dicotylédones à rosette sont les espèces qui ont une rosette de feuilles basale lors de la période végétative et une tige florifère peu ou pas feuillée lors du cycle reproducteur.

<sup>68</sup> Le niveau « espèce » signifie que nous aurons toujours accès à l'identité des espèces. Cela n'exclue pas la définition de groupes mais nous nous intéresserons au moins autant à la répartition des espèces dans ces groupes (et donc le long des gradients) qu'aux proportions relatives des groupes en question. Lorsque l'entrée est le groupe (cas des groupes pré-établis), les espèces appartenant à un même groupe sont considérées comme équivalentes d'un point de vue fonctionnel et l'identité précise n'est pas importante ; nous nous intéresserons alors uniquement aux variations d'abondance de ces groupes et non plus aux espèces qui les constituent.



tester les liens éventuels entre compositions botanique et fonctionnelle. Nous chercherons ensuite à voir également si la composition botanique (identité et abondance des espèces) varie en fonction des facteurs écologiques testés, *sans intégrer explicitement les valeurs de traits* (étape 3). Enfin, nous mettrons directement en relation les caractéristiques écologiques des espèces et les descripteurs des pratiques (étape 4), en déterminant des groupes (fonctionnels) de réponse caractérisant les différentes situations écologiques rencontrées. Si les groupes fonctionnels de réponse et les groupes émergents, i.e. si les syndromes d'attributs identifiés chez les espèces sont pertinents pour rendre compte de la réponse aux facteurs étudiés, les résultats des étapes 2 et 4 devraient être proches.

**Encadré 6 : Relations entre composition botanique, traits des espèces et variables écologiques pour l'analyse de la réponse des communautés aux variations de facteurs écologiques.**

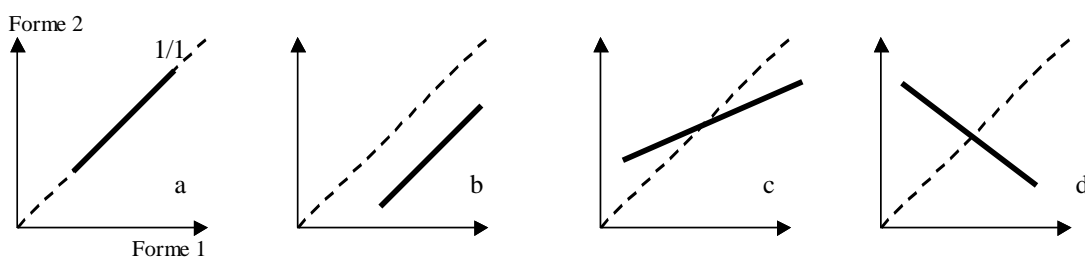


**NB :** Dans l'Encadré 6, les termes « variables écologiques » et « matrice environnementale » sont utilisés pour désigner l'ensemble des variables susceptibles d'influencer une réponse de la végétation. Ces termes sont communément utilisés dans les approches écologiques s'appuyant sur les analyses multivariées. Nous les utiliserons par commodité de langage. Il est cependant important de rappeler que, dans notre cas d'étude, il ne s'agit pas de variables descriptives du milieu au sens propre (nature du sol, pH, humidité, etc). Seules les descripteurs des pratiques des éleveurs sur ces parcelles ont été conservées i.e. le niveau de fertilité, le taux de prélèvement de la biomasse lors de la fauche et/ou du pâturage ainsi que la date de première exploitation.

Pour les deux autres niveaux (groupes pré-établis et valeurs communautaires), certaines étapes seront supprimées. **Les groupes pré-établis seront les 4 types de graminées définis en collection sur la base de la LDMC** (voir chapitre Etat des connaissances, partie I, 2.1. + annexe 3). Leur pertinence en tant que groupes de réponse *in situ* a été testée précédemment sur un réseau de 83 parcelles sur Ercé (voir Ansquer *et al.* 2004). Dans le cadre de notre dispositif de 18 parcelles, ils sont utilisés pour la comparaison avec les autres niveaux de caractérisation de la végétation. De plus, l'analyse de leurs répartition dans notre dispositif constitue un préalable nécessaire à l'analyse des caractéristiques agronomiques (chapitre III), pour laquelle ils seront également mobilisés. L'analyse de la réponse de groupes pré-établis, se limitera à l'étape 4 via leurs variations d'abondances en fonction des facteurs.

**Dans un troisième temps, nous analyserons les réponses des communautés dans leur ensemble en fonction des facteurs écologiques grâce aux valeurs de traits moyennes.** Ici aussi, cela se résumera à l'étape 4. En ce qui concerne les traits quantitatifs nous nous concentrerons principalement sur la communauté des graminées, afin d'éviter les interactions liées aux variations de proportions relatives des différentes formes de croissance. Dans le cas des traits qualitatifs, les analyses seront menées à l'échelle de la communauté entière puisque l'influence des formes de croissance sera plus facile à distinguer.

Dans une dernière partie, nous mettrons en relation les valeurs de traits « communautaires »<sup>69</sup> de différentes formes de croissance. **Nous comparerons ainsi les variations de traits calculés sur la communauté des graminées et celle des dicotylédones** (toutes ou simplement les rosettes) **afin de voir si ces formes de croissance montrent un comportement similaire** (« convergence écologique »). En d'autres termes, est-ce que la variation du trait le long d'un gradient (implicite) est similaire (sens de variation, ordre de grandeur, etc) pour chaque forme de croissance considérée ? Plusieurs cas de figure peuvent être envisagés. Le premier correspond à l'absence de relation significative entre les valeurs de trait calculées sur les deux formes de croissance. Dans le cas d'une corrélation significative, plusieurs patrons sont susceptibles de se présenter. Nous les avons représentés sur la Figure 15.



**Figure 15 : Cas de figure possibles dans le cas d'une corrélation significative entre valeurs « communautaires » d'un trait calculées sur deux formes de croissance différentes (1 et 2).** La droite en pointillés représente la bissectrice du premier cadran. La ligne en trait plein représente la relation entre les deux formes de croissance.

Les trois premiers représentent une corrélation positive entre les variations des deux formes de croissance considérées. Dans le premier cas (a), les valeurs des différentes parcelles s'ordonnent de

<sup>69</sup> Les valeurs communautaires considérées à ce niveau d'analyse sont calculées suivant le même mode qu'à l'échelle de la communauté entière ou des graminées (voir chapitre présentation du dispositif), en ne considérant à chaque fois que les espèces appartenant à une même forme de croissance (= « sous-communautés »).

la même façon et explorent une gamme de variation similaire. Ce cas correspond à une convergence forte dans le sens où un trait répond, chez chaque forme de croissance, de la même manière aux variations des facteurs écologiques (même sens de variation et différences de valeurs entre deux parcelles du même ordre de grandeur). Le second cas (b) correspond aussi à une certaine convergence à la différence près que l'une des deux formes de croissance (ici, la forme 1) présente, en moyenne, des valeurs de traits toujours supérieures à l'autre forme. Cela peut résulter d'une caractéristique intrinsèque à la forme de croissance considérée (i.e. toutes les espèces de la forme 1 ont des valeurs de traits plus élevées, quelles que soient les conditions environnementales considérées). Cela peut aussi signifier simplement, qu'au sein de chaque communauté, l'une des deux formes de croissance présente des valeurs plus faibles que l'autre. Le troisième cas (c) signifie que le trait ne présente pas exactement la même sensibilité au gradient au sein des deux formes de croissance et que l'une des formes présente alternativement des valeurs supérieures ou inférieures à l'autre forme. Il est possible que cela se produise lorsque les deux formes de croissance n'expérimentent pas réellement les mêmes conditions de croissance (e.g. dominantes et subordonnées). Enfin, le cas (d) est l'équivalent du cas (c) mais dans le cadre d'une corrélation négative i.e. que les valeurs de trait des deux formes de croissance évoluent de manière opposée.

Enfin, dans un ultime niveau d'analyse, nous nous intéresserons aux **variations intraspécifiques en fonction des facteurs écologiques testés**. Six espèces « ubiquistes » (prélevées dans au moins 13 parcelles sur 18) sont considérées à ce niveau: 3 graminées (*A. odoratum*, *D. glomerata*, *H. lanatus*), une rosette (*Plantago lanceolata*) et deux légumineuses (*Trifolium pratense* et *T. repens*). Pour chacune, un indice dit de « plasticité » défini par Cheplick (1991) a été calculé, pour les trois principaux traits végétatifs (hauteur, SLA et LDMC). Il consiste en un rapport entre la valeur du trait la plus faible et la plus forte observée. Plus ce ratio est proche de 1, plus la variabilité intraspécifique est importante. Dans notre cas, ce rapport a été mesuré pour les 6 espèces en considérant les deux valeurs (moyennes par traitement) les plus extrêmes au sein du dispositif. Nous avons également calculé ce rapport pour les parcelles P+ et P- i.e. les deux traitements les plus éloignés en terme de fertilité.

#### 4. Analyses statistiques

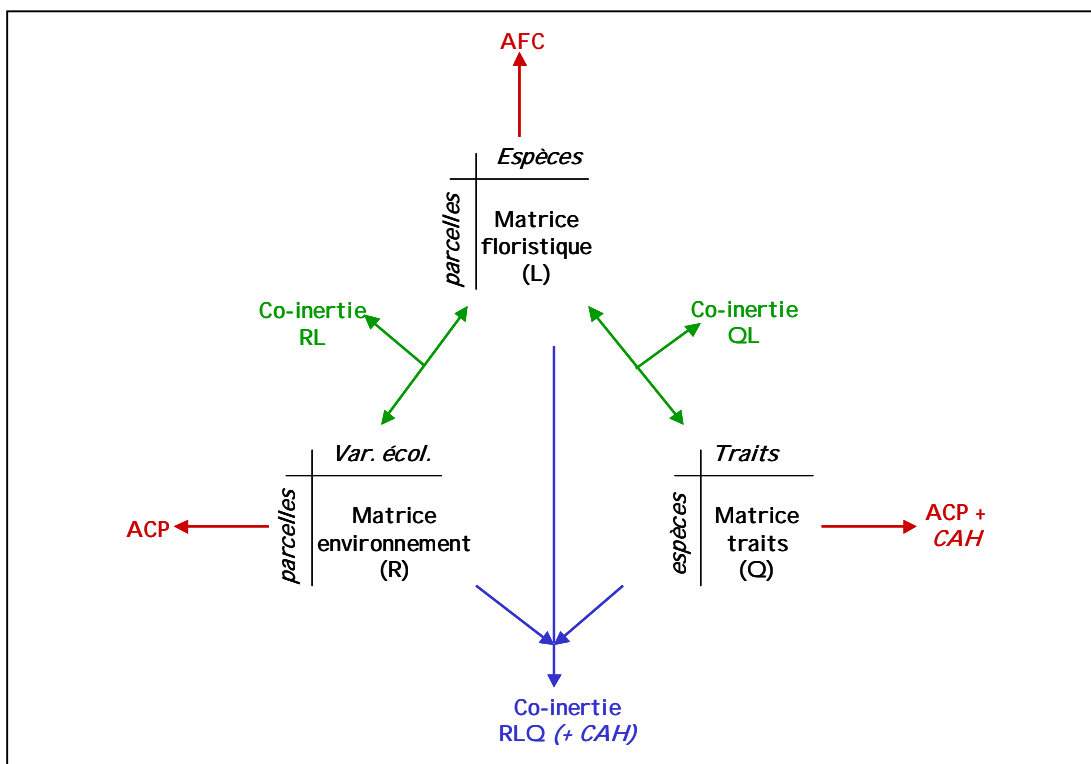
Plusieurs analyses de données multivariées ont été utilisées pour permettre de réaliser les différentes étapes présentées dans l'Encadré 6. Elles sont précisées sur le Schéma 1. Les analyses multivariées sont susceptibles de conduire à des résultats différents suivant les combinaisons des différentes variables intégrées. Nous ne retracerons pas tout le cheminement réalisé mais uniquement les analyses qui se sont montrées significatives sur l'ensemble de la démarche. Lorsque cela sera nécessaire, nous justifierons les raisons qui nous ont poussés à présenter tel résultat plutôt qu'un autre.

L'analyse de co-inertie<sup>70</sup> [esp x parcelles] x [esp x traits] permet, via des tests de permutations des lignes et des colonnes des différentes matrices impliquées (test de Monte-Carlo),

---

<sup>70</sup> Les analyses de co-inertie ont été préférées aux analyses canoniques des correspondances (CCA) sur la base des calculs impliqués. En effet, les CCA s'appuient sur des régressions linéaires pour expliquer la répartition des espèces, sur la base de variables dites explicatives que sont les variables écologiques ou les traits. Or, ce fonctionnement implique que le nombre de variables à expliquer soit très supérieur au nombre de variables explicatives à mobiliser, contrainte parfois délicate à tenir sur notre jeu de données.

de voir si la répartition des espèces dans les parcelles résulte du simple hasard (i.e. peut être obtenue de manière aléatoire) ou s'explique par les valeurs de traits des espèces présentes (lien significatif entre valeurs de traits et distribution des espèces). De même, dans le cas de la co-inertie [esp x parcelles] x [var. écol. x parcelles], nous testons si la distribution des espèces est dépendante des variations des descripteurs des pratiques agricoles. Enfin, une analyse de co-inertie à trois tableaux mise au point par Dolédec *et al.* (1996), est réalisée. Elle est nommée « analyse RLQ », en référence aux noms des matrices mobilisées : matrice R pour la matrice [parcelles x var. écol.], matrice L pour [esp x parcelles] et matrice Q pour [esp x traits] (voir Schéma 1). Elle permet de tester la corrélation, via la matrice [esp x parcelles], entre les traits des espèces et les variables du milieu. Les contributions des variables (descripteurs des pratiques ou traits suivant les analyses) à la construction des axes des analyses multivariées seront obtenues par la corrélation (test de Pearson) entre les valeurs prises par les « individus statistiques » (parcelles ou espèces) pour ces variables et leurs coordonnées sur les principaux axes des analyses (Barbaro *et al.* 2000).



**Schéma 1 : Analyses multivariées menées sur les 3 types de matrices pour l'analyse des traits de réponse.** Les analyses à 1 tableau sont indiquées en caractères rouges, celles à 2 tableaux en caractères verts et celle à 3 tableaux en caractères bleus. AFC : Analyse Factorielle des Correspondances, ACP : Analyse en Composantes Principales, CAH : Classification Ascendante Hiérarchique.

A différents niveaux (groupes émergents à l'issue de l'ACP [esp x traits], groupes fonctionnels à l'issue de la RLQ), des analyses de type CAH (Classification Ascendante Hiérarchique) seront réalisées à partir des coordonnées des espèces sur les axes principaux des analyses en question dans le but de délimiter d'éventuels groupes. Les traits les plus pertinents pour différencier chaque groupe d'espèces issu des CAH seront identifiés sur la base des valeurs-test maximales (Escoffier and Pagès 2002). La valeur-test se calcule de la façon suivante :  $[(\bar{x}_{\text{groupe } i} - \bar{x}) / \sigma_{\text{groupe } i}]$  où  $\bar{x}_{\text{groupe } i}$  est la moyenne du trait pour le groupe  $i$ ,  $\bar{x}$  est la moyenne du trait calculée sur l'ensemble des espèces et  $\sigma_{\text{groupe } i}$  est l'écart-type du groupe  $i$ . La valeur-test est d'autant plus forte que la

différence entre la moyenne du groupe en question et l'ensemble des espèces est importante ; elle l'est aussi d'autant plus que la variabilité intra-groupe du trait est réduite.

Des analyses de variances ou des régressions linéaires (corrélation de Pearson ou de type stepwise lorsque plusieurs facteurs sont intégrés) ont également été réalisées sur différentes données.

## Résultats

### 1. Réponse des espèces

#### 1.1. Influence des formes de croissance sur les valeurs des traits

##### *1.1.1. Traits quantitatifs (traits végétatifs, date de floraison et PMG)*

Le Tableau 6 permet de voir comment varient les différents traits quantitatifs étudiés en fonction des formes de croissance. Quatre traits (date de floraison, masse de graines, hauteur et SLA) ne montrent aucune variation liée aux formes de croissance retenues (définition 1). En affinant le découpage des formes de croissance (définition 2), on observe malgré tout une légère différence pour la date de floraison (légumineuses et rosettes ayant tendance à fleurir plus tard ;  $p < 0.1$ ). Cependant ces résultats doivent être considérés avec beaucoup de précaution puisque les différentes classes peuvent présenter une variance très forte (d'où la faible significativité) ; ainsi certaines rosettes peuvent fleurir vers 400-500 °C.jours (e.g. *Taraxacum officinale*, *Bellis perennis* et *Plantago lanceolata*) alors que d'autres seront beaucoup plus tardives (e.g. vers 1300°C.jours pour *Scabiosa columbaria*, *Knautia arvensis*, *Picris hieracioides*). En d'autres termes, certaines espèces sont plus précoces que les graminées au sein de ce groupe mais d'autres peuvent être plus tardives. Une différence significative plus nette entre graminées et rosettes est obtenue concernant la hauteur et le SLA; les premières présentant systématiquement des valeurs plus élevées que les secondes, qui ont un port plutôt prostré ( $p < 0.05$ ).

**Quatre traits (LNCmass, LCCmass, LNCsurf et C/N des limbes) séparent les légumineuses des graminées (N) ou des rosettes (LCCmass et C/N).** Ces traits peuvent en réalité se résumer à deux à savoir les teneurs en carbone et azote des limbes. Les légumineuses présentent ainsi des limbes plus riches en azote (4.5 % pour LNCmass) que les graminées (2.8 %). Leur limbes sont aussi plus riches en carbone (51.5% pour LCCmass) que ceux des rosettes (49.1%). Le rapport C/N des légumineuses est le plus faible (12 contre 21 pour les autres formes). Les teneurs en azote des limbes plus élevées sont à mettre en relation avec la capacité des légumineuses à accéder à une source supplémentaire d'azote via la fixation symbiotique de l'azote atmosphérique.

**Enfin, 7 traits séparent les graminées des dicotylédones** (autres que les légumineuses) (LDMC, StemDMC, LPCsurf et LPCmass, clonalité, modes de pollinisation et de dissémination des graines). Plus précisément, les graminées se distinguent des « dicotylédones autres » par les teneurs en phosphore des limbes inférieures (0.21% contre 0.3%) ainsi que par une teneur en matière sèche des tiges plus forte. **Les graminées se différencient d'autre part de l'ensemble des dicotylédones non légumineuses, et en particulier des rosettes, par la teneur en matière sèche des limbes (LDMC)** comme le montre la Figure 16. Nous voyons notamment sur ce graphique que les gammes de valeurs des graminées et rosettes ne se recouvrent pas.

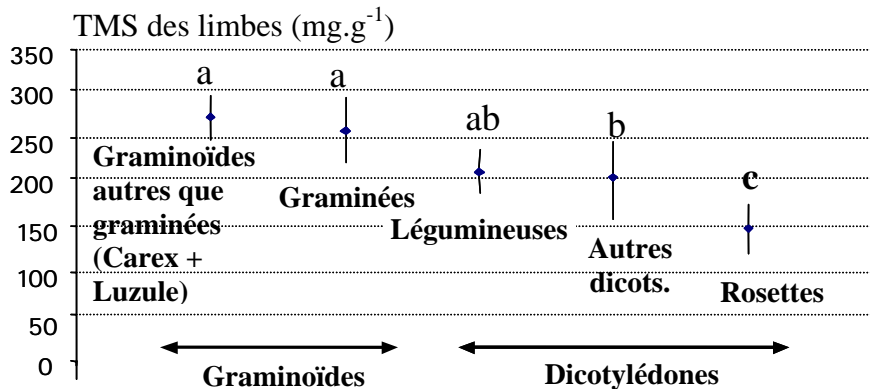
**Tableau 6: Résultats des tests de comparaison de moyenne pour tous les traits en fonction des formes de croissance (nombre d'espèces variable suivant les traits)**

**Définition 1** : G : Graminoïdes (graminées + Carex et Luzule) ; L : légumineuses ; D : Dicotylédones autres que légumineuses

**Définition 2** : G : Graminées ; L : légumineuses ; R : dicotylédones à rosette de feuilles basale; DA : dicots autres que L et R; CL : Carex et Luzule

En gras, les formes de croissance entre lesquelles il existe une différence significative. *ns*: non significatif ; (a) :  $p < 0.1$  ; \* :  $p < 0.05$  ; \*\* :  $p < 0.01$  ; \*\*\* :  $p < 0.001$

Traits	Définition 1	Définition 2
PMG	ns	ns
Floraison	ns	(a) <b>L+R:a; DA+G:ab; CL:b</b>
Hauteur végétative	ns	* <b>G:a; DA+L:ab; R+CL:b</b>
SLA	ns	* <b>L+G:a; DA:ab; R+CL:b</b>
LDMC	*** <b>G:a; L:ab; D:b</b>	*** <b>CL+G:a; L:ab; DA:b; R:c</b>
LPCsurf	*** <b>D:a; L:ab; G:b</b>	*** <b>DA:a; R+CL+L:ab; G:b</b>
LPCmass	* <b>D:a; L:ab; G:b</b>	** <b>DA:a; L+R:ab; G+CL:b</b>
Clonalité	*** <b>G:a; L:ab; D:b</b>	*** <b>CL+G:a; L:ab; DA:b; R:c</b>
Mode pollinisation	*** <b>D:a; L:ab; G:b</b>	*** <b>R+L+DA:a; G+CL:b</b>
Mode dissémination	** <b>G:a; L:ab; D:b</b>	** <b>CL:a; G+L+DA:ab; R:b</b>
Stem DMC	** <b>G:a; L:ab; D:b</b>	** <b>G:a; L+CL:ab; DA:b</b>
LNCsurf	** <b>L:a; D: ab; G:b</b>	* <b>L:a; DA+R+CL:ab; G:b</b>
LNCmass	*** <b>L:a; D: ab; G:b</b>	*** <b>L:a; DA:ab; G+R+CL:b</b>
LCCmass	* <b>L:a; G+D:b</b>	* <b>L:a; CL+DA+G:ab; R:b</b>
C/N limbes	** <b>G+D:a; L:b</b>	*** <b>CL+R:a; G+DA:ab; L:b</b>



**Figure 16: Gammes de variation de la teneur en matière sèche des limbes par forme de croissance (moyennes ± ET). Les lettres différentes indiquent des différences significatives (  $p < 0.001$ ).**

1.1.2. Traits reproducteurs qualitatifs

Le Tableau 7 présente le nombre d'espèces<sup>71</sup> appartenant à chaque modalité pour chaque trait qualitatif par forme de croissance (définition 2). **Le cycle de vie ne montre pas de variation significative en lien avec les formes de croissance.** Cela peut s'expliquer par le **fort déséquilibre en faveur des espèces pérennes** (71 espèces sur 80 dont 21 des 23 graminées présentes<sup>72</sup>) sur le dispositif<sup>73</sup>. Concernant le type biologique, les différences ne sont pas non plus significatives, ici aussi du fait d'un fort déséquilibre d'une des modalités. Ainsi, **la majorité des espèces sont des hémicryptophytes** alors que les groupes des thérophytes (équivalant aux annuelles) et géophytes sont sous-représentés (respectivement 8 et 1 espèces). **Le recours ou non à la reproduction végétative différencie nettement les formes de croissance.** En effet, toutes les graminées sont capables de reproduction clonale (sauf bien sûr les deux annuelles), les graminées étant cespiteuses et les autres graminées ayant plutôt recours à une reproduction clonale souterraine (rhizomes). **La majorité des dicotylédones (42 espèces sur 53) sont par contre incapables de reproduction clonale i.e. qu'elles n'ont recours qu'à la reproduction par graines alors que les graminées sont susceptibles d'utiliser la reproduction sexuée ou non.** Concernant le mode de pollinisation, les graminées sont principalement anémogames alors que les dicotylédones font plutôt « appel » aux insectes voire combinent pollinisation anémo- et entomo-game (mixte). **Les graines des graminées sont dispersées majoritairement par les animaux (exozoochorie : 14 espèces/ 23), elles peuvent aussi tomber directement au sol i.e. ne pas être assistées pour la dispersion (barochorie 8/ 23).** Les dicotylédones utilisent plusieurs modes de dispersion, principalement **la barochorie et l'exozoochorie pour les dicotylédones autres et les légumineuses. L'anémochorie (8 espèces) et la barochorie (6 espèces) sont les principaux modes représentés chez les rosettes.** La barochorie implique que les graines germeront probablement dans la même parcelle que le pied-mère, voire dans un périmètre encore plus restreint.

---

<sup>71</sup> En général, le nombre d'espèces considéré pour les traits qualitatifs (données disponibles de bases de données) est supérieur au nombre d'espèces mesuré pour les autres traits. Nous avons fait le choix de montrer les données les plus complètes. Les valeurs de traits communautaires intègrent les mêmes données.

<sup>72</sup> Seules *Bromus hordeaceus* voire *Lolium multiflorum* (s'il ne s'agit pas d'un hybride avec *L. perenne*) sont annuelles parmi les graminées.

<sup>73</sup> Il n'existe pas de syndrome d'attribut particulier associé au caractère annuel pour les autres traits reproducteurs sur le dispositif.

**Tableau 7 : Nombre d'espèces recensé dans chaque modalité pour les traits qualitatifs à Ercé (2003) (cycle de vie, type biologique, mode de dispersion des graines, mode de pollinisation et recours ou non à la reproduction végétative) et pour chaque forme de croissance.** En grisé, la modalité la plus représentée au sein de chaque forme de croissance.

**Cycle de vie**

	Annuel	Pérenne (et bisannuel)	<i>nb d'espèces par forme de croissance</i>
Graminées	2	21	23
Carex-Luzule	0	4	4
Rosettes	1	16	17
Légumineuses	0	8	8
Dicot autres	5	22	27
<i>nb d'esp par modalité</i>	8	71	80

**Type biologique**

	Therophyte	Hemicryptophyte	Geophyte	<i>nb d'espèces par forme de croissance</i>
Graminées	2	21	0	23
Carex-Luzule	0	3	1	3
Rosettes	1	16	0	17
Légumineuses	1	7	0	8
Dicot autres	4	24	0	27
<i>nb d'esp par modalité</i>	8	70	1	80

**Clonalité (possibilité de reproduction végétative)**

	Non clonal	Cespiteux	Clonal stolons	Clonal souterrain (rhizome, bulbe ou tubercule)	<i>nb d'espèces par forme de croissance</i>
Graminées	2	13	2	6	23
Carex-Luzule	0	0	1	3	4
Rosettes	12	0	2	0	17
Légumineuses	7	0	0	1	8
Dicot autres	23	0	3	5	27
<i>nb d'esp par modalité</i>	44	13	8	15	80

**Mode de dispersion des graines**

	Anémochore	Barochore (=non assisté)	Exozoochore	Myrmécochore (=fourmis)	Autre	<i>nb d'espèces par forme de croissance</i>
Graminées	0	8	14	1	0	23
Carex-Luzule	0	0	2	1	1	4
Rosettes	8	6	3	0	0	17
Légumineuses	0	6	2	0	0	8
Dicot autres	4	13	10	1	0	27
<i>nb d'esp par modalité</i>	12	33	31	3	1	80

**Mode de pollinisation**

	Anémogame	Autogame	Entomogame	Mixte	Apogame	<i>nb d'espèces par forme de croissance</i>
Graminées	20	1	0	2	0	23
Carex-Luzule	4	0	0	0	0	4
Rosettes	1	1	6	7	2	17
Légumineuses	0	0	6	2	0	8
Dicot autres	3	0	18	6	1	27
<i>nb d'esp par modalité</i>	28	2	30	17	3	80



## 1.2. Corrélations à l'échelle des espèces (étape 1)

### 1.2.1. Ensemble des espèces

Les analyses multivariées de type ACP sur la matrice [esp. x traits] permettent de voir les corrélations entre traits au sein de l'ensemble d'espèces mesurées sur le dispositif ainsi que ceux qui se révèlent les plus discriminants. Les analyses de type CAH (classification ascendante hiérarchique) peuvent également permettre d'identifier des assemblages d'espèces partageant les mêmes valeurs de traits, sans faire intervenir la distribution des espèces en fonction des traitements.

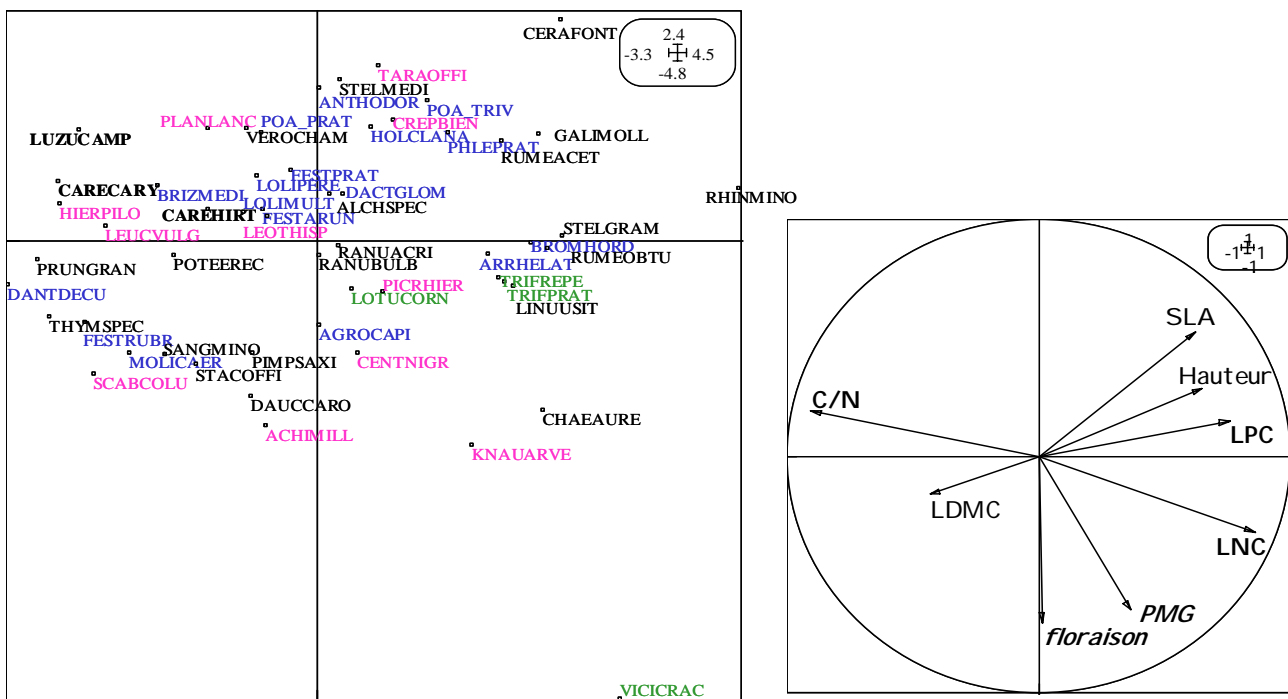
Certains traits n'ont pas été intégrés dans ces analyses pour différentes raisons :

- **certains traits présentent une très faible variabilité sur le jeu de données** (cf cycle de vie et type biologique) et sont donc peu discriminants pour séparer les différentes parcelles
- **la teneur en Matière sèche des tiges (stem DMC) n'est pas mesurable sur l'ensemble des espèces** (cf rosettes) ; de plus, lorsqu'elle est mesurée, elle est très redondante avec la LDMC
- **les traits « reproducteurs » qualitatifs (dispersion, pollinisation, clonalité) ne seront pas traités avec les traits « végétatifs »**. Les traits qualitatifs posent beaucoup de difficultés techniques de par le mélange avec des traits continus dans le cadre d'analyses multivariées (nécessité de couplages d'un nombre d'analyses encore plus important). De plus, le découpage en modalités (codées ensuite par 0 ou 1) peut conduire à donner plus de poids à un trait du fait d'un plus grand nombre de modalités (nécessité de repondérer ensuite). Ces traits seront donc utilisés plus pour compléter les résultats que directement inclus dans les analyses. De plus, nous avons voulu privilégier les traits mesurés sur le terrain. Par ailleurs, ces traits liés à la reproduction peuvent être délicats à interpréter lorsque l'on ne sait pas si les plantes peuvent réellement se reproduire par l'un ou l'autre des moyens voire connaître l'importance relative de l'un ou l'autre mode. Ces traits peuvent être mobilisés dans le cas d'analyses univariées où ils auront moins d'influence sur les autres traits.
- **les teneurs surfaciques (N et P) en éléments minéraux des limbes sont extrêmement corrélés avec les teneurs massiques** ( $p < 0.001$  ;  $r = 0.96$ ), que ce soit sur l'ensemble des espèces ou uniquement les graminées. Afin de limiter les redondances entre traits au niveau des analyses multivariées (risque de sur-pondération), nous n'avons donc retenu qu'un seul mode d'expression. Les teneurs massiques ont été préférées car elles se sont révélées plus pertinentes dans les analyses suivantes.

Une première analyse a ainsi été menée sur les 8 traits restant, à savoir 6 liés à la phase végétative (Hauteur, SLA, LDMC, LNCmass, LPCmass et C/N des limbes) et 2 liés à la phase reproductrice (Date de floraison et Masse de graines). 55 espèces ont été incluses dans cette analyse. **Les espèces s'ordonnent principalement en fonction des teneurs en éléments minéraux des limbes** (voir Tableau 8 et Figure 17). L'importance de cet axe est renforcée par les corrélations qui existent entre certains traits (cf Tableau 9), notamment LPC et C/N qui sont corrélés plus ou moins fortement avec les autres traits végétatifs. **La hauteur et les autres traits foliaires (SLA voire LDMC) sont également des éléments importants dans l'ordination des espèces. Ainsi, l'ensemble des traits végétatifs participent à la construction de l'axe 1 alors que les traits relatifs à la phase reproductrice (Poids des graines et date de floraison) interviennent**

essentiellement sur le deuxième axe. Cela se voit aussi au niveau du très faible nombre de corrélations significatives entre ces deux ensembles de traits (cf Tableau 9). Notons enfin que la LDMC n'apparaît pas comme un trait très discriminant lorsque l'on considère l'ensemble des espèces puisqu'elle les différencie principalement sur l'axe 3.

La répartition des différentes formes de croissance en fonction de leurs valeurs de traits (cf couleurs différentes Figure 17) ne traduit pas l'existence de groupes d'espèces contrastés équivalents aux formes de croissance identifiées. Cependant, afin d'éviter d'éventuels « artefacts » (corrélations particulières liées à des divergences phylogénétiques au sens large), **la recherche de groupes émergents a été réalisée par forme de croissance**. Cela implique de disposer de jeux de données spécifiques suffisants pour pouvoir mener ces analyses. Nous présentons ici les résultats relatifs aux graminées qui représentent le groupe le plus important (17 à 20 espèces suivant les traits considérés) appartenant à une même forme de croissance et famille botanique.



**Figure 17: Projection des espèces dans le plan 1-2 de l'ACP [esp x traits] et cercle de corrélation des traits réalisée sur 55 espèces, toutes formes de croissance confondues.**

Inertie Axe 1 : 40.6 % ; axe 2 : 18.2 % ; axe 3 : 12.5 %. Les 17 graminées sont indiquées en caractères bleus, les rosettes en rose, les légumineuses en vert, les autres dicotylédones en noir et les graminoides autres que les graminées en noir gras. Les traits contribuant le plus aux axes sont indiqués en gras (+ italique pour l'axe2).

**Tableau 8 : Corrélations (p et r de Pearson) entre traits et coordonnées des espèces sur les 3 premiers axes de l'ACP au sein des 55 espèces (toutes formes de croissance confondues). En gras, les corrélations les plus élevées pour chaque trait.** ns: non significatif ; a : p<0.1 ; \* : p<0.05 ; \*\* : p<0.01 ; \*\*\* : p<0.01

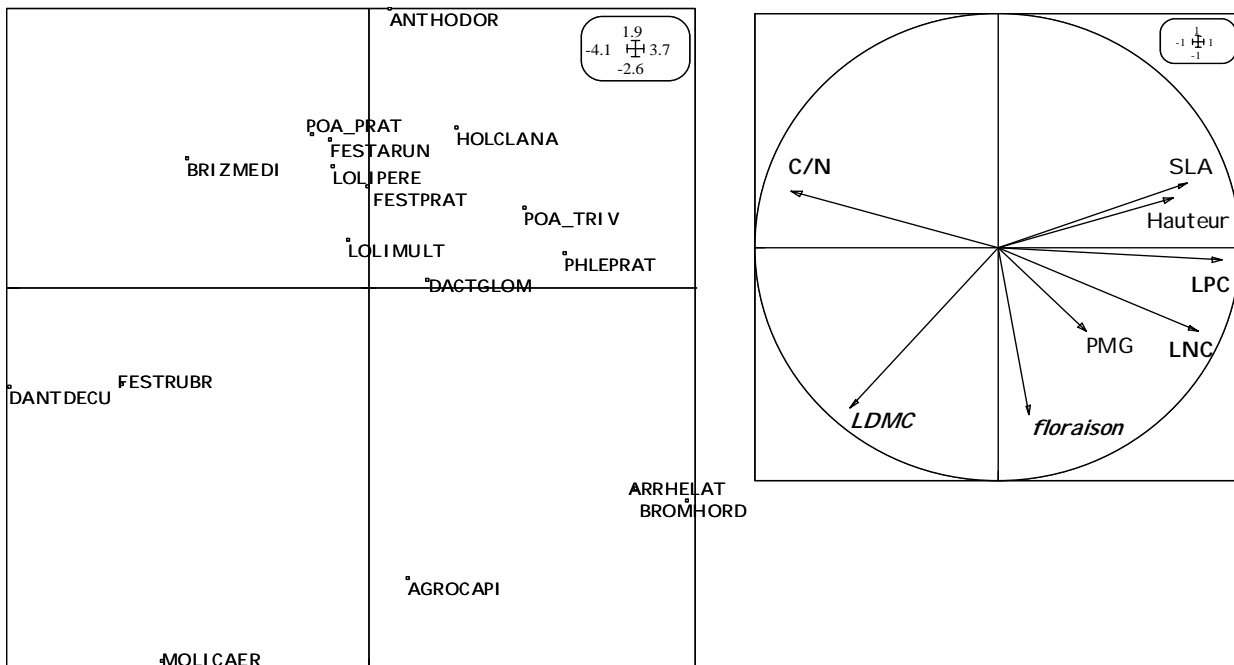
	Hauteur	SLA	LDMC	LNCmass	LPCmass	C/N	Floraison	PMG
Axe1	*** 0.65	*** 0.62	** -0.43	*** <b>0.86</b>	*** <b>0.75</b>	*** <b>-0.90</b>	ns	** 0.36
Axe2	* 0.28	*** 0.52	ns	* 0.32	ns	ns	*** <b>-0.70</b>	*** <b>-0.65</b>
Axe3	(a)	ns	*** <b>0.79</b>	ns	* -0.29	ns	* -0.30	(a)

**Tableau 9 : Corrélations (p et r de Pearson) entre traits au sein des 55 espèces (toutes formes de croissance confondues).** ns: non significatif ; a : p<0.1 ; \* : p<0.05 ; \*\* : p<0.01 ; \*\*\*: p<0.01

	Hauteur	SLA	LDMC	LNC	LPC	C/N	Floraison
SLA	*** <b>0.49</b>						
LDMC	ns	ns					
LNC	* <b>0.34</b>	** <b>0.38</b>	ns				
LPC	** <b>0.42</b>	** <b>0.43</b>	*** <b>-0.43</b>	*** <b>0.49</b>			
C/N	*** <b>0.45</b>	*** <b>-0.44</b>	* <b>0.27</b>	*** <b>-0.95</b>	*** <b>-0.55</b>		
Floraison	ns	ns	ns	ns	ns	ns	
PMG	ns	ns	ns	** <b>0.42</b>	ns	* <b>-0.32</b>	ns

1.2.2. Recherche de groupes émergents chez les graminées

La première analyse a été réalisée sur le même ensemble de 8 traits : Hauteur, SLA, LDMC, C/N, LNCmass, LPCmass, PMG et date de floraison. La Figure 18 présente les sorties graphiques de cette analyse. Les 3 principaux traits participant à la construction de l'axe 1 sont, comme sur l'ensemble des espèces, les traits relatifs aux teneurs en éléments minéraux (cf Tableau 10) et les corrélations entre traits sont sensiblement les mêmes (cf Tableau 11). La contribution relative des autres traits végétatifs (SLA et hauteur en particulier) est légèrement plus forte. L'axe 2 est principalement structuré par la LDMC et la date de floraison (qui ne sont pourtant pas corrélées entre elles, cf Tableau 11). Enfin, le poids de graines apparaît comme un trait peu discriminant au sein de cette forme de croissance puisqu'il n'intervient que sur le troisième axe. **Comme précédemment, les différences entre espèces se font plus en terme de traits végétatifs que de traits reproducteurs.**



**Figure 18: Projection des espèces et des traits dans le plan 1-2 de l'ACP réalisée avec 17 espèces de graminées.** Inertie Axe 1 : 48.9 % ; axe 2 : 17.8 % ; axe 3 : 14.1 %. Les traits contribuant le plus aux axes sont indiqués en gras (+italique pour l'axe2).

**Tableau 10 : Corrélations (p et r de Pearson) entre traits et coordonnées des espèces sur les 3 premiers axes de l'ACP au sein des 17 espèces de graminées.**

ns: non significatif ; a : p<0.1 ; \* : p<0.05 ; \*\* : p<0.01 ; \*\*\*: p<0.001.

	Hauteur	SLA	LDMC	LNC	LPC	C/N	Floraison	PMG
Axe1	*** 0.72	*** 0.78	* -0.60	***0.83	***0.92	*** -0.84	ns	** 0.36
Axe2	ns	ns	** -0.69	ns	ns	ns	** -0.72	ns
Axe3	(a)	ns	ns	ns	ns	ns	ns	*** 0.80

**Tableau 11 : Corrélations (p et r de Pearson) entre traits au sein des graminées (17 espèces).**

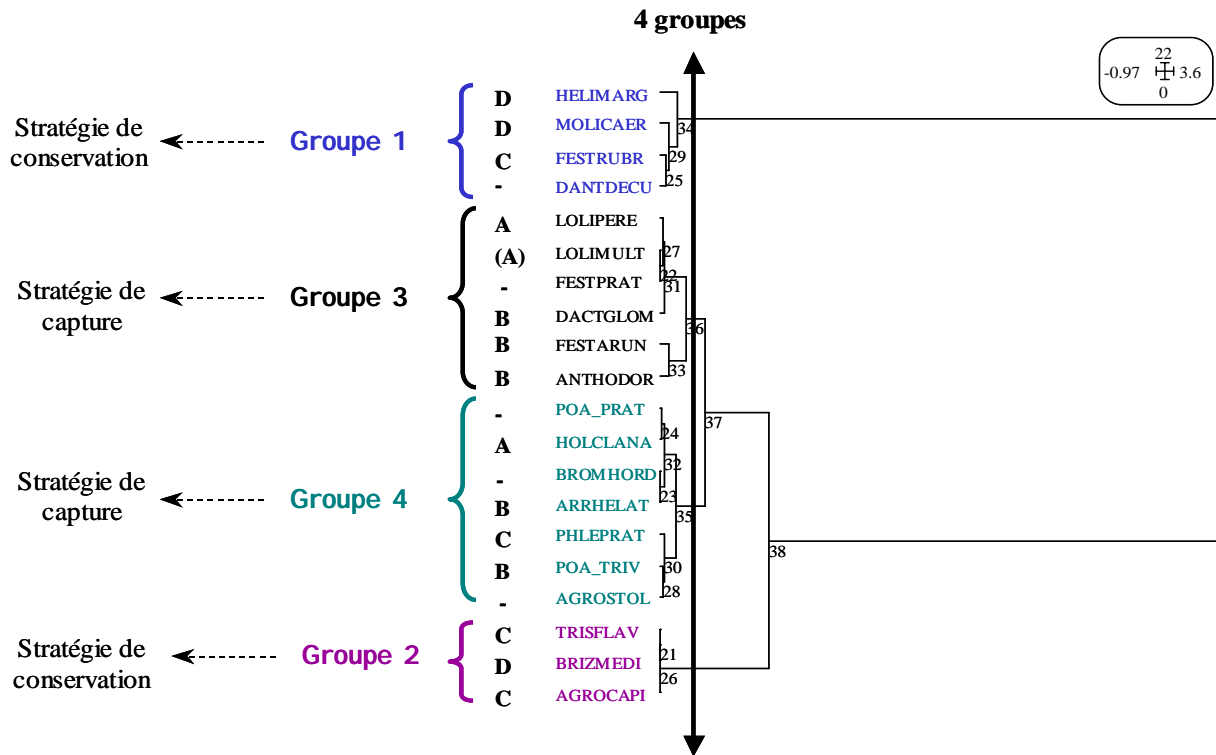
ns: non significatif ; a : p<0.1 ; \* : p<0.05 ; \*\* : p<0.01 ; \*\*\*: p<0.001

	Hauteur	SLA	LDMC	LNC	LPC	C/N	Floraison
SLA	(a)						
LDMC	* -0.59	* -0.6					
LNC	ns	* 0.5	ns				
LPC	** 0.69	*** 0.74	(a)	** 0.72			
C/N	ns	* -0.56	ns	*** -0.97	** -0.69		
Floraison	ns	ns	ns	ns	ns	ns	
PMG	(a)	ns	ns	ns	ns	ns	ns

Afin de définir un jeu minimum de traits rendant compte des stratégies des graminées étudiées, plusieurs combinaisons de traits ont été testées en limitant les traits trop redondants (e.g. C/N et LNC). Les groupes obtenus avec les différentes combinaisons ne diffèrent pas fondamentalement par la nature des espèces qui les composent. Ainsi, *Molinia caerulea*, *Danthonia decumbens* et *Festuca rubra* sont toujours très nettement isolées des autres. **Nous avons finalement retenu une typologie basée sur les trois traits végétatifs que sont la hauteur, le SLA et la LDMC.** Comme nous le verrons par la suite, cette typologie est aussi celle qui s'est révélée la plus pertinente (corrélation la plus forte) d'un point de vue de la répartition des espèces dans les parcelles (cf analyses de coinertie [esp x parcelles] x [esp x traits] à suivre). Vingt espèces<sup>74</sup> sont incluses dans cette analyse. La Figure 19 présente les 4 groupes établis à partir de ce jeu de données. Les correspondances entre ces groupes et les groupes pré-établis sur la base de la LDMC en collection sont indiqués pour information. Ces résultats seront discutés ultérieurement.

Le Tableau 12 permet de déterminer, via la valeur test maximale et la moyenne du groupe, le trait le plus pertinent pour différencier chaque groupe. Le groupe 1 se différencie principalement par une hauteur faible et une LDMC élevée (p<0.001). Les groupes 2 et 3 présentent des valeurs intermédiaires de SLA ; le premier se distingue par une taille faible alors que le second présente la LDMC la plus basse. Enfin, le groupe 4 se caractérise principalement par un très fort SLA (même hauteur moyenne par ailleurs que le groupe 3).

<sup>74</sup> Les 3 espèces « rajoutées » avaient été précédemment exclues des analyses, n'ayant pas été mesurées pour tous les traits (données PMG manquantes).



**Figure 19 : CAH réalisée à la suite d'une ACP 3 traits (Hauteur, SLA et LDMC) sur 20 espèces de graminées.** Les 4 groupes issus de la CAH sont indiqués par de couleurs différentes. Les correspondances (types et stratégies associées) entre cette typologie et la typologie obtenue sur la collection sont précisées sur la gauche du graphique. Inertie Axe 1 : 71.3 % ; axe 2 : 15.8 % ; axe 3 : 12.8 %. Corrélations (Pearson) entre traits et coordonnées des espèces sur les axes : *Axe 1* : LDMC \*\*\*,  $r = -0.86$  ; hauteur \*\*\*,  $r = 0.84$  ; SLA\*\*\*,  $r = 0.83$  ; *Axe 2* : SLA\*,  $r = -0.52$  ; *Axe 3* : LDMC\*,  $r = -0.49$

**Tableau 12: Valeurs tests ainsi que moyennes +/- ET) des 4 groupes issus de la CAH sur 20 graminées pour les 3 traits concernés.** En gras, le trait pour lequel la valeur test est maximale (en valeur absolue) au sein de chaque groupe voire pour un même trait. Les lettres différentes précisent les différences significatives entre groupes pour un trait donné ( $p < 0.001$ ).

	Hauteur	SLA	LDMC
Groupe 1	<b>-2.3</b> (11.1 ± 4.8) (b)	-2.1 (16.2 ± 4.7) (b')	<b>2.3</b> (314.7 ± 24.6) (a'')
Groupe 2	<b>-7.6</b> (15.3 ± 0.9) (ab)	-0.4 (25.1 ± 2.2) (ab')	0.5 (260.2 ± 5.6) (b'')
Groupe 3	0.8 (27.3 ± 6.2) (a)	-0.4 (24.9 ± 3.4) (b')	<b>-1.1</b> (234.8 ± 19.9) (b'')
Groupe 4	1.6 (27.3 ± 3.1) (a)	<b>2.2</b> (33.2 ± 3.2) (a')	-1.0 (243.4 ± 13.6) (b'')

### 1.3. Composition fonctionnelle (étape 2)

#### 1.3.1. Variations de composition botanique entre parcelles

Avant de présenter la façon dont les groupes d'espèces se répartissent dans les parcelles en fonction de leurs traits, les résultats de l'AFC menée sur la matrice [esp x parcelles] (ensemble des espèces présentes) sont présentés. Afin de mieux distinguer les variations de composition botanique entre parcelles, nous ne figurons ici que les résultats de l'AFC réalisée sans Angladure<sup>75</sup> (Figure

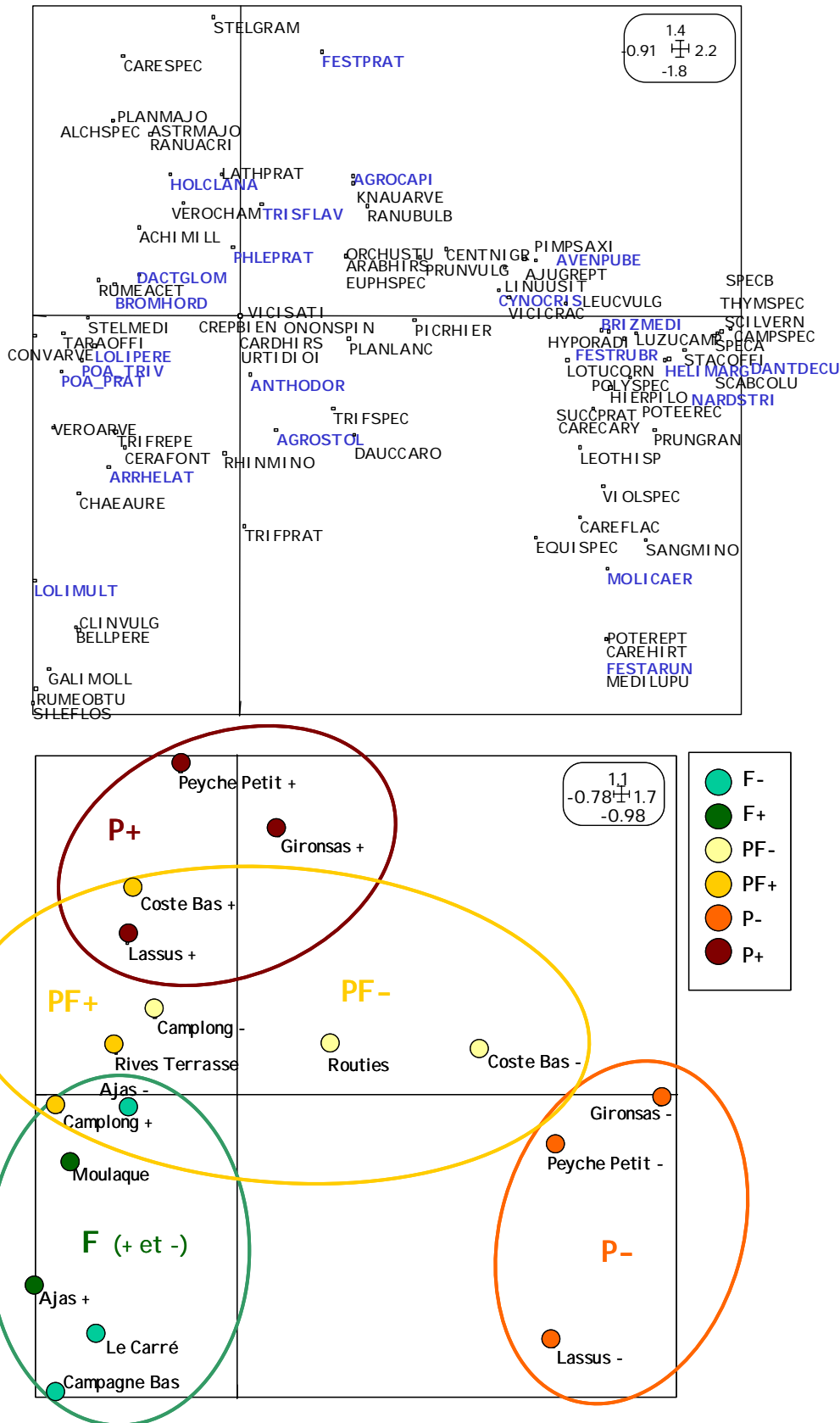
<sup>75</sup> L'analyse incluant toutes les parcelles montre une forte distorsion du nuage de points sur le plan 1-2 du fait d'une seule parcelle au caractère « atypique » (Angladure), pré de fauche fertile dominé très largement par le cerfeuil doré, *Chaerophyllum aureum* (66% de la biomasse totale au pic).

20). Cette parcelle sera réintégrée dans les analyses suivantes afin de voir si son caractère particulier d'un point de vue botanique se retrouve aussi au niveau fonctionnel. **Les différents traitements peuvent être à peu près bien identifiés sur la base de la composition floristique.** En effet, les prés de fauche F se situent principalement dans le coin en bas à gauche du plan de l'AFC, les prés de fauche pâturés (PF) plutôt dans la partie centrale du plan, avec un léger décalage des parcelles peu fertiles vers la droite. Enfin, les deux types de pacages se distinguent très nettement : les parcelles fertiles se situent en haut à gauche alors que les parcelles peu fertiles sont situées dans à l'autre extrémité de la diagonale. L'axe principal de l'AFC permet de distinguer, sur la base de la composition botanique, les trois modes d'utilisation au sein du sous-ensemble des parcelles moins fertiles. Les différences entre modes, au sein des parcelles fertiles, apparaissent surtout sur l'axe 2, dont l'inertie est par définition plus faible. **Les différences de composition botanique sont donc plus réduites au sein des parcelles fertiles que des moins fertiles.** L'analyse des relevés botaniques (notamment des fréquences relatives) révèle l'existence d'un fort continuum floristique au sein des parcelles les plus fertiles : **le pool d'espèces communes aux trois modes y est plus important que dans les parcelles moins fertiles. Les différences de composition botanique entre parcelles fertiles résultent plus de différences d'abondances que de différences d'espèces.** Dans les parcelles moins fertiles, les espèces présentes dans les pacages sont par contre assez différentes de celles des prés de fauche (présence d'espèces « spécialistes » dans les pacages peu fertiles (P)).

Enfin, nous pouvons noter que **les 23 espèces de graminées recensées sur le dispositif sont réparties de manière homogène au sein du nuage de points projeté.** Ainsi, quelles soient plutôt ubiquistes (cas du dactyle et de la houlque, respectivement présents dans 16 et 18 parcelles) ou très spécialisées (*Nardus stricta* par exemple), leur présence et/ou leur abondance traduit des préférences d'habitat différentes, détectables au sein d'un sous-ensemble de prairies.

### 1.3.2. Distribution des espèces et groupes émergents dans les parcelles

L'analyse de co-inertie présentée intègre les trois traits que sont la hauteur, la LDMC et le SLA, mesurés les 20 espèces de graminées ainsi que les abondances de ces espèces dans les 18 parcelles. La quasi totalité de l'inertie du premier axe des analyses séparées (AFC et ACP) est projetée sur l'axe principal de la co-inertie : celui-ci intègre en effet 92% de l'inertie de l'axe 1 de l'ACP des traits et 96% de l'AFC. La répartition des espèces, identifiées par leurs valeurs de traits moyennes, dans les 18 parcelles n'est pas due au hasard. **En effet, il existe un lien significatif entre la distribution des espèces et les valeurs des traits végétatifs** ( $p < 0.001$  sur 1000 permutations). Trois principales observations peuvent être faites à l'issue de cette analyse. D'une part, le plan 1-2 de l'analyse de co-inertie rassemble 98 % de l'inertie totale mais près de 80% sont concentrés sur l'axe 1. **Il semble donc que les parcelles (et les espèces qui les peuplent) s'ordonnent principalement selon un gradient unidimensionnel.** D'autre part, cet axe oppose nettement les pacages peu fertiles aux autres traitements (voir annexe 6). Ce traitement se révèle donc comme un des plus extrêmes en terme de composition fonctionnelle. Enfin, la parcelle Angladure, qualifiée d'atypique en terme de composition floristique, ne se distingue pas des autres parcelles du même traitement lorsque l'on se limite à la communauté des graminées et/ou que l'on intègre la composition fonctionnelle.



**Figure 20: Répartition des 89 espèces recensées sur le dispositif d'Ercé en 2003 sur le plan 1-2 de l'AFC [esp x parcelles].** Projection des espèces (en haut) et des 17 parcelles (Angladure absente) en dessous. Les graminées sont indiquées en caractères bleus. Les parcelles sont regroupées par rapport aux traitements ou aux modes d'utilisation. Inertie Axe 1 : 22.7 % ; axe 2 : 12.3 % ; axe 3 : 12.1 %

Afin de mieux comprendre les relations entre traits et parcelles, des variables descriptives des traitements sont intégrées explicitement via une analyse à trois tableaux (RLQ). Au préalable, les relations entre composition floristique et variables écologiques sont présentées.

### 1.4. Relations entre la flore et descripteurs des pratiques agricoles (étape 3)

#### 1.4.1. Ensemble des espèces

L'analyse de co-inertie couplant la matrice floristique (ensemble des espèces) à la matrice [parcelles x var. écol.] montre également un lien très fort entre la distribution des espèces dans le dispositif et les 3 variables écologiques mobilisées que sont l'IFG, le taux de prélèvement et la date de première exploitation ( $p < 0.001$  pour 1000 permutations). **L'identité et/ou l'abondance des espèces considérées (i.e. la composition botanique) varie donc en fonction des pratiques. L'axe 1 (cf Figure 21) traduit principalement des variations de fertilité (corrélation IFG-Axe 1 :  $p < 0.001$ ;  $r = 0.83$ ) et du taux de prélèvement ( $p < 0.001$  ;  $r = 0.74$ ).** Il rend compte d'environ 70% de la variance totale. Le gradient observé sur l'axe 2 est induit par la date de première exploitation ( $p < 0.01$ ;  $r = -0.69$ ).

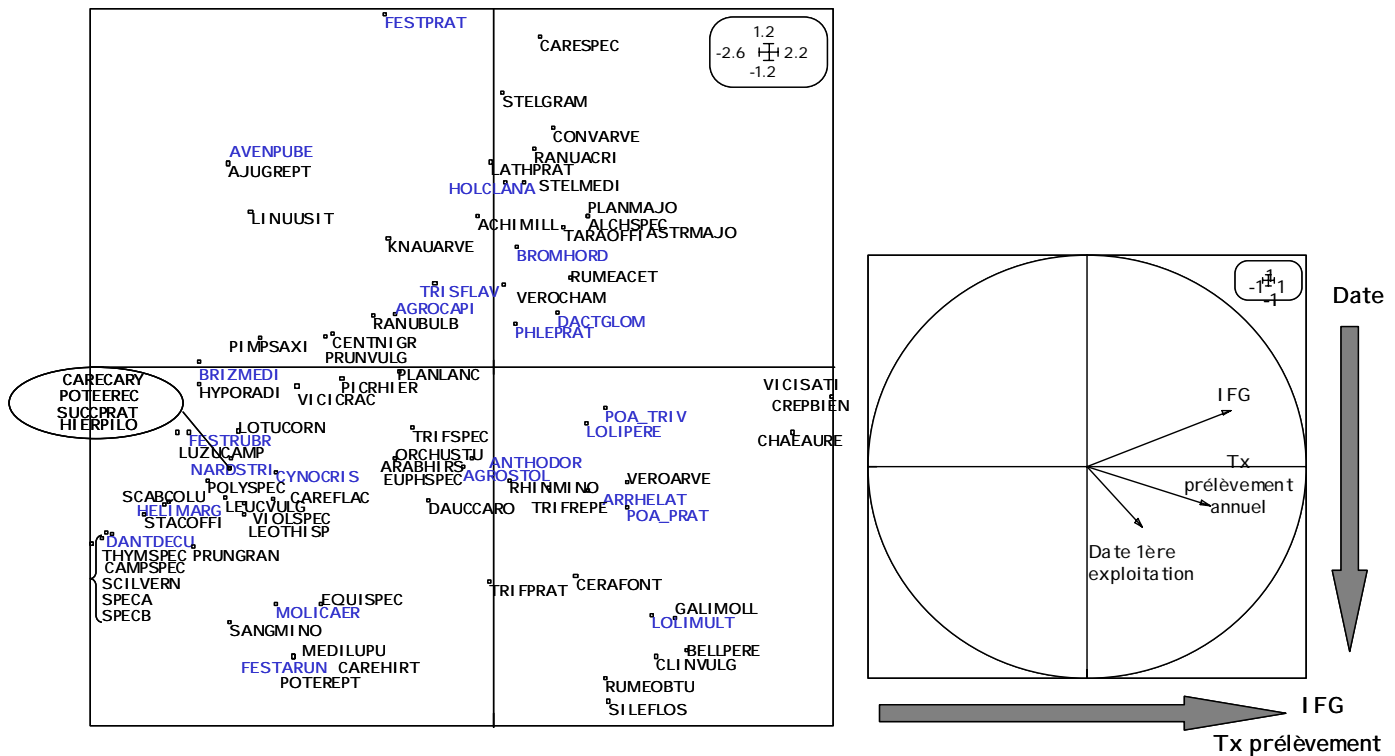


Figure 21 : Projection des 89 espèces et cercle de corrélation des variables écologiques dans le plan 1-2 de l'analyse de co-inertie [esp x parcelles] x [parcelles x var. écol.] réalisée sur les 18 parcelles.

Inertie Axe 1 : 70.5 % ; axe 2 : 16.1 % (86.6% de l'inertie dans le plan). Part de l'inertie de l'axe 1 de l'AFC projetée sur l'axe 1 de la co-inertie : 97.8% ; 98.9 pour l'ACP. Les graminées sont indiquées en caractères bleus.

#### 1.4.2. Graminées

La même analyse réalisée sur le sous-ensemble des 23 graminées présentes sur le dispositif est également très significative ( $p < 0.001$ ). Elle permet de visualiser plus nettement la position de ces espèces en fonction des gradients (Figure 22). La répartition des graminées au sein du dispositif étudié semble encore moins sensible au facteur « date d'exploitation » que l'ensemble des espèces ; ce facteur ne participe en effet qu'à la construction du troisième axe ( $r = -0.91$ ). **L'IFG et le taux**



de prélèvement rendent ainsi compte de 90% de l'inertie (cf plan 1-2). Cela confirme les résultats observés précédemment (coinertie espèces- traits) selon lesquels ce « gradient » de pratiques (décrit par la fertilité et le taux d'utilisation) induit bien un gradient floristique. Bien que la part de variance exprimée sur l'axe 2 soit faible, précisons que les deux descripteurs varient dans le même sens sur l'axe 1 mais de manière opposée sur le second axe ( $p < 0.05$  ;  $r = 0.56$  pour IFG et  $-0.49$  pour le taux de prélèvement). Ainsi, les milieux peu fertiles et à faible taux de prélèvement (pacages peu fertiles notamment) sont caractérisés par des espèces telles que *Danthonia decumbens*, *Helictotrichon marginatum*, *Festuca rubra*, *Briza media* ou encore *Nardus stricta* (espèces oligotrophes). A l'opposé du gradient, se trouvent les espèces plutôt inféodées aux parcelles fertiles et/ou fortement prélevées (prés de fauche). *Lolium multiflorum*, *L. perenne*, *Poa pratensis*, *Poa trivialis* et *Arrhenatherum elatius* se situent préférentiellement dans les prés de fauche. *Dactylis glomerata*, *Holcus lanatus*, *Phleum pratense*, *Bromus hordeaceus* sont plus abondantes dans les milieux riches pâturés (traitements P voire PF). *Festuca pratensis* et *Agrostis capillaris* caractérisent également les parcelles pâturées fertiles.

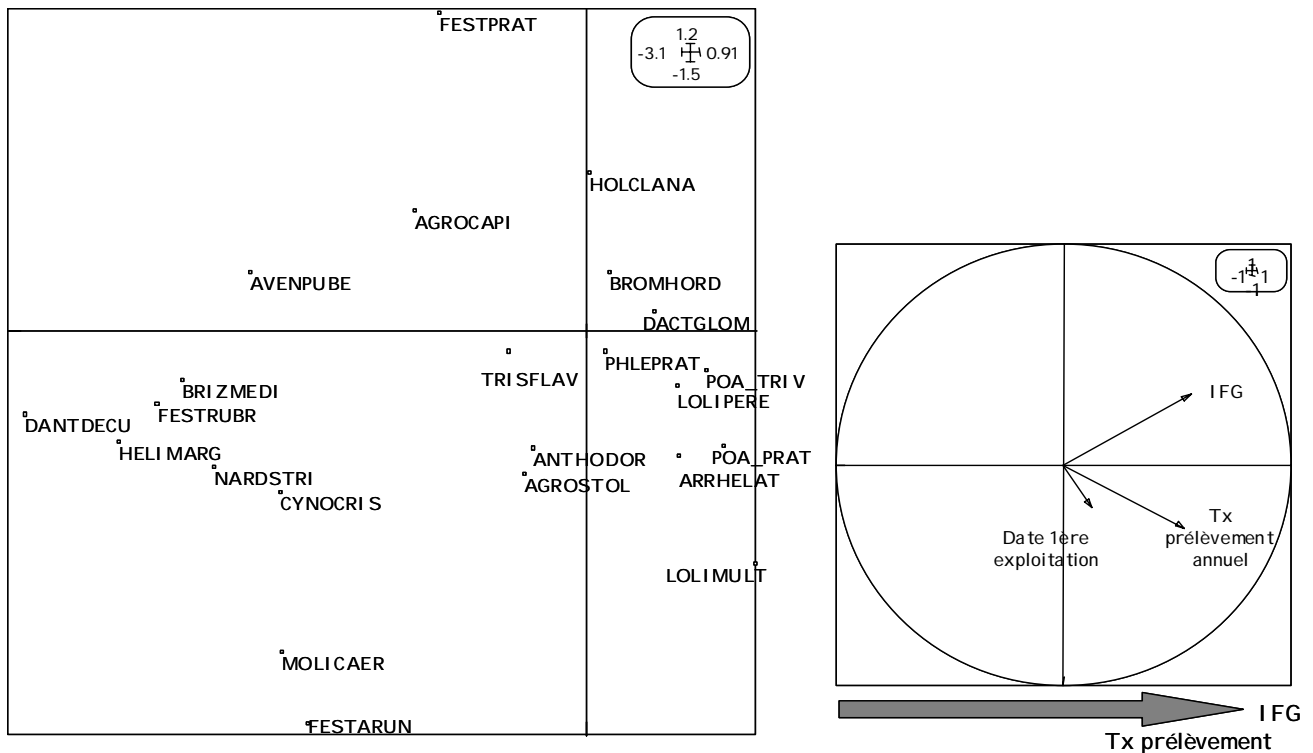


Figure 22 : Projection des 23 espèces de graminées et cercle de corrélation des variables écologiques dans le plan 1-2 de l'analyse de coinertie [esp x parcelles] x [parcelles x var. écol.] réalisée sur les 18 parcelles.

Inertie Axe 1 : 65.4 % ; axe 2 : 23.6 % (89,0 % de l'inertie dans le plan).

#### 1.5. Evolution de la composition fonctionnelle en fonction des variables écologiques (étape 4)

L'analyse RLQ n'est réalisée que sur le sous-ensemble des graminées (20 espèces). Le test de Monte-Carlo (10000 permutations) est significatif ( $p < 0.001$ ) ; ce qui signifie qu'il existe bien un lien très fort entre les valeurs de traits des graminées et les variables descriptives des pratiques. Les inerties des analyses séparées (ACP de R et Q, cf Schéma 1) sont bien conservées dans la RLQ (inertie de l'axe 1 de l'ACP de R projetée sur l'axe 1 de la RLQ : 92.2% ; 86.7 % pour l'ACP de Q).

Par ailleurs, la corrélation entre les coordonnées des espèces et parcelles sur le premier axe de l'AFC et celui de la RLQ (cf Barbaro *et al.* 2000) est très forte ( $p < 0.001$  ;  $r = 0.82$  et  $0.92$  respectivement pour les espèces et les parcelles). Cela confirme que l'ordination des parcelles sur la base de leur composition floristique est en grande partie conservée lorsque l'on intègre les valeurs de traits. **Etant donné que l'axe 1 concentre l'essentiel de la variance (96.8 % de l'inertie totale), les résultats ne seront analysés qu'en fonction de cet axe.** La Figure 23 illustre la répartition des espèces et des parcelles à l'issue de cette analyse, en fonction des traits et pratiques. Les trois traits participent fortement à la construction de l'axe 1 ( $p < 0.001$ ). La hauteur apparaît comme le trait le plus corrélé à cet axe ( $r = -0.89$ ), viennent ensuite la LDMC ( $r = 0.85$ ) et le SLA ( $r = -0.77$ ). L'IFG et le taux de prélèvement interviennent également dans cette construction ( $p < 0.001$  ;  $r = -0.89$  et  $-0.71$  respectivement) contrairement à la date de première exploitation qui n'apparaît pas comme un facteur discriminant.

Trois principaux groupes d'espèces peuvent être distingués à l'issue de cette analyse (i.e. en intégrant leurs valeurs de traits et leur position sur le gradient écologique). Les groupes 1' et 2' sont identiques aux groupes émergents 1 et 2 (cf Figure 19). Le groupe 3' rassemble les deux autres groupes émergents. **Les groupes fonctionnels définis ici sont donc proches des groupes émergents** (sur la base des seules valeurs de traits). Les variations de traits entre les deux sous-ensembles du groupe 3' (Figure 23) ne sont pas significatives statistiquement. Le continuum de valeurs au sein de ce groupe limite la délimitation de sous-ensembles présentant moins d'espèces, permettant de différencier des parcelles. Le groupe 2' présente des valeurs intermédiaires aux deux autres groupes (plus proches de l'un ou l'autre suivant les traits, cf Tableau 13). Le groupe 1', constitué d'espèces inféodées aux milieux pauvres et pâturés (cf Figure 23, position des 3 parcelles P-) présente une petite taille, une forte LDMC et un faible SLA. Le groupe 3', caractéristique des prairies fertiles et/ou fauchées, montre des valeurs opposées : taille importante, fort SLA et faible LDMC. L'analyse des proportions relatives des différents groupes dans les 18 parcelles montre que le groupe 3' est toujours très nettement dominant, sauf dans les trois pacages peu fertiles où c'est le groupe 1' qui domine (ou codomine ; résultats non présentés). **Comme dans le cas de l'analyse de la composition botanique, le mode d'utilisation a un rôle limité dans la différenciation des communautés lorsque la fertilité est élevée** (cf répartition des 9 parcelles en gras Figure 23). **Différentes utilisations peuvent donc se traduire par une certaine convergence fonctionnelle lorsque la fertilité est forte. Les différences fonctionnelles les plus importantes se situent entre les parcelles pâturées peu fertiles et les prés de fauche fertiles.**

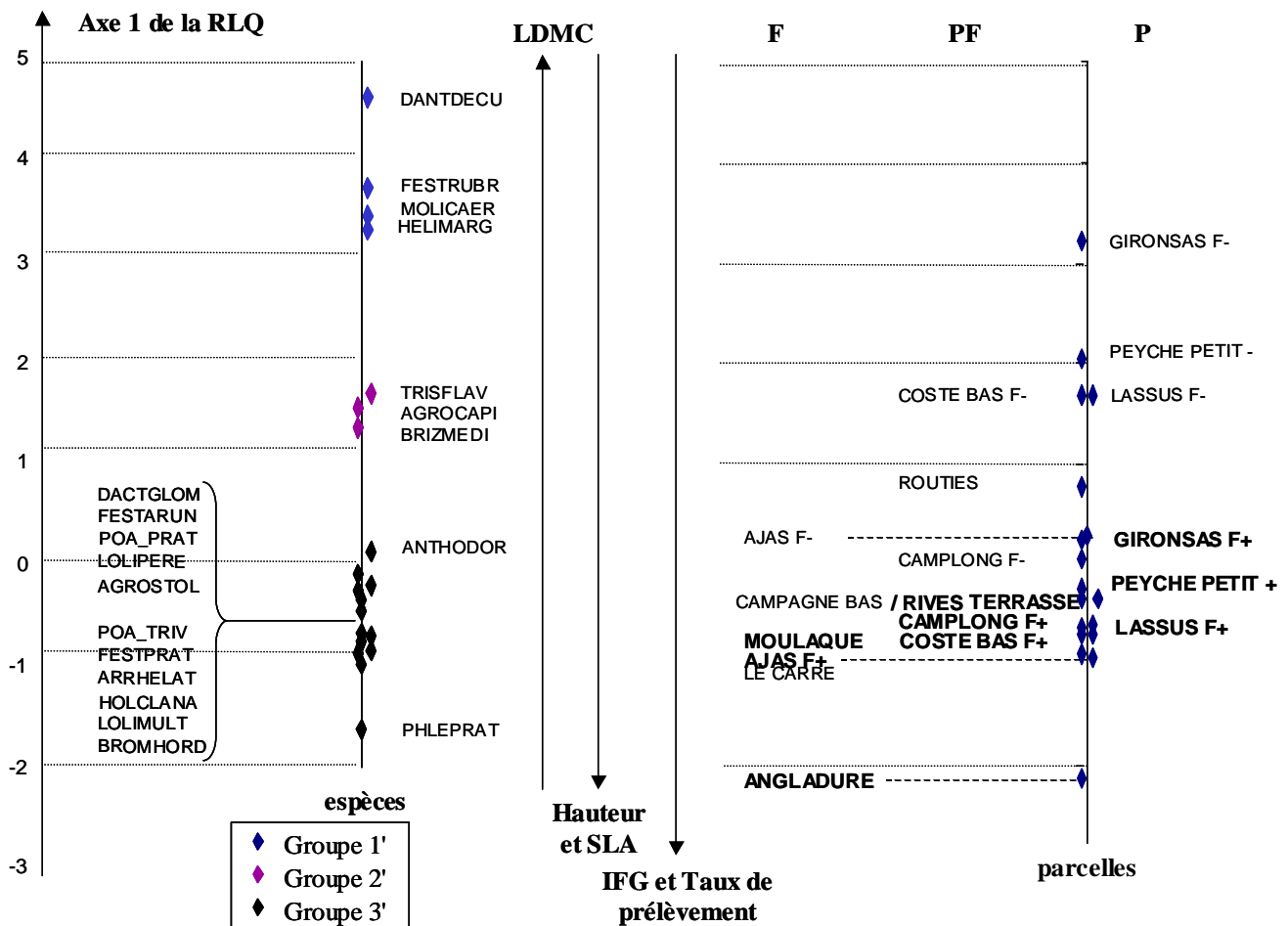


Figure 23 : Projection des 20 espèces de graminées et des 18 parcelles le long de l'axe 1 de la RLQ. Le sens de variation des trois traits végétaux et des descripteurs des pratiques contribuant à la construction de cet axe sont également indiqués par des flèches. Les trois principaux groupes d'espèces identifiés à l'issue d'une CAH sur les coordonnées des espèces sont précisés. Les parcelles fertiles (+) sont mentionnées en gras.

Tableau 13: Valeurs tests ainsi que moyennes +/- ET) des 3 groupes issus de la RLQ sur 20 graminées pour les 3 traits concernés. En gras, le trait pour lequel la valeur test est maximale (en valeur absolue) au sein de chaque groupe voire pour un même trait. Les lettres différentes précisent les différences significatives entre groupes pour un trait donné (p<0.001).

	Hauteur	SLA	LDMC
Groupe 1'	<b>-2.3</b> (11.1 ± 4.8) (b)	<b>-2.1</b> (16.2 ± 4.7) (b')	<b>2.3</b> (314.7 ± 24.6) (a'')
Groupe 2'	<b>-7.6</b> (15.3 ± 0.9) (b)	-0.4 (25.1 ± 2.2) (ab')	0.5 (260.2 ± 5.6) (b'')
Groupe 3'	<b>1.1</b> (27.3 ± 4.6) (a)	0.6 (29.4 ± 5.4) (a')	<b>-1.1</b> (239.4 ± 16.7) (b'')

### 1.6. Résumé des résultats obtenus en 2004

Concernant les variables descriptives des pratiques, seul l'IFG est modifié entre les deux années d'étude ; ce qui limite les variations possibles. Cela est renforcé par le fait que la végétation est considérée comme à l'équilibre avec les pratiques. Même si des variations existent puisque les mesures ont été réalisées à des endroits différents dans les parcelles, la composition floristique reste très dépendante des facteurs étudiés. **Les différences principales qui peuvent être notées concernent les typologies d'espèces** (groupes émergents et fonctionnels). Les trois traits végétatifs (hauteur, SLA et LDMC) apparaissent toujours comme des traits majeurs pour rendre compte de la répartition des espèces considérés au sein du dispositif mais le découpage des groupes ne se fait pas exactement de la même façon, probablement parce que l'importance relative des traits est légèrement modifiée (voir figures en annexe 7). La LDMC s'est ainsi révélée (surtout au niveau de la RLQ) plus discriminante que la hauteur en 2004, et le SLA nettement moins. Deux hypothèses en partie dépendantes peuvent être proposées pour expliquer ces différences. La première concerne le jeu de données considéré. Dix-neuf espèces de graminées ont été mesurées et incluses dans les analyses en 2004 dont 17 communes à 2003 (« disparition » de *M. caerulea*, *A. stolonifera* et *B. hordeaceus* ; mesure en 2004 de *Brachypodium pinnatum* et *Cynosurus cristatus*). La seconde hypothèse, probablement la plus importante, est relative à l'amplitude du gradient de fertilité. En effet, la gamme d'IFG de 2004 est plus importante en 2004 (45 points contre 25 entre parcelles extrêmes). Son effet est plus faible sur les groupes émergents que sur les groupes déterminés à l'issue de la RLQ puisqu'il n'est explicitement intégré que dans la seconde. Cependant, les espèces n'ont pas été mesurées en conditions non limitantes donc leurs traits moyens rendent aussi compte de la fertilité des parcelles où elles ont été prélevées. Cette hypothèse pourra être testée aux deux autres niveaux d'analyse qui suivent.

**Les résultats de 2004 renforcent le fait que les traits végétatifs restent pertinents pour rendre compte des stratégies de réponse des espèces (capture vs conservation). Ils montrent aussi que les typologies établies *in situ* peuvent varier suivant le jeu de données considéré (espèces prélevées, parcelles échantillonnées), au sein d'un même dispositif.**

## **2. Réponse des groupes fonctionnels pré-établis (typologie LDMC collection)**

### 2.1. Variations des groupes établis en collection sur le dispositif de 18 parcelles

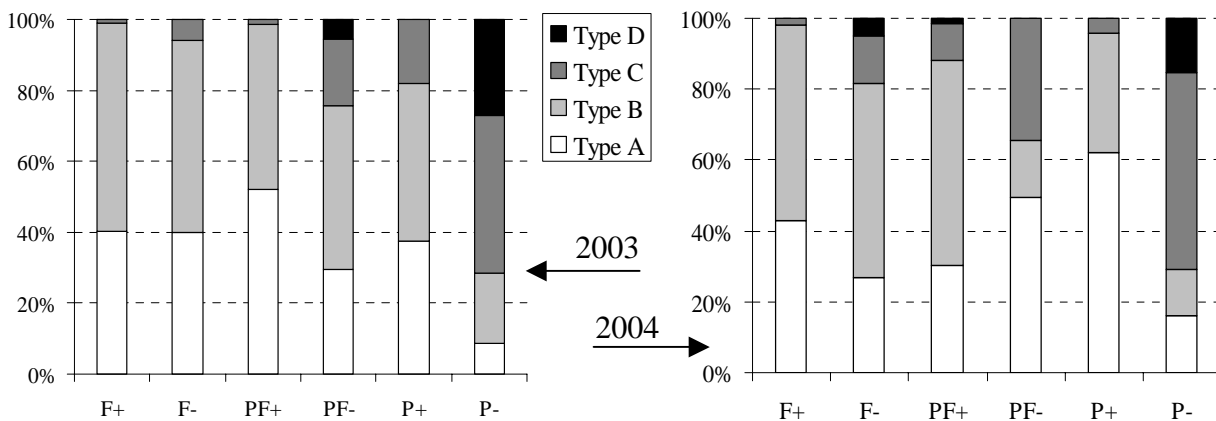
Les proportions relatives des types de graminées définis sur la collection d'Auzeville, en conditions contrôlées, ont été calculées sur les 18 parcelles d'Ercé en 2003 et 2004. Les analyses corrélatives avec les trois descripteurs des pratiques utilisés jusqu'à présent montrent que la date de première exploitation n'a aucun effet significatif sur les proportions relatives des différents types. Par contre, l'IFG et le taux de prélèvement ont un impact ; impact variable suivant le type observé.

Les analyses présentées (Tableau 14) ont donc été réalisées via des régressions de type « stepwise », intégrant uniquement ces deux variables. Les résultats sont stables d'une année sur l'autre (cf Tableau 14) malgré des variations de proportions des types à l'échelle des traitements. **Bien que les types aient été définis sur la base d'un seul et même trait, ils ne semblent pas répondre de la même façon aux facteurs.** Ainsi, les types A et D répondent essentiellement aux variations de fertilité (l'abondance du premier augmentant avec la fertilité contrairement au second). Le type B répond essentiellement au taux de prélèvement, favorisé dans les situations très

prélevées i.e. dans notre dispositif les prés de fauche (PF et P). Enfin, le type C est sensible aux deux facteurs : il est plus abondant dans les situations pâturées (peu prélevées) et/ou en situation peu fertile.

**Tableau 14 : Variations des 4 types définis en collection sur la base de la LDMC (régression stepwise) en fonction des deux descripteurs des pratiques en 2003 et 2004 sur le dispositif de 18 parcelles.** Le R<sup>2</sup> correspond au modèle intégrant le (ou les) facteur(s) de variation qui a(ont) montré une relation significative.  
ns: non significatif ; a : p<0.1 ; \* : p<0.05 ; \*\* : p<0.01 ; \*\*\* : p<0.001

	2003			2004		
	IFG	Taux de prélèvement	R <sup>2</sup>	IFG	Taux de prélèvement	R <sup>2</sup>
Type A	a	ns	0.20	*	ns	0.34
Type B	ns	**	0.54	ns	***	0.56
Type C	**	***	0.84	a	***	0.73
Type D	*	ns	0.32	**	ns	0.37



**Figure 24 : Proportions moyennes par traitement des 4 groupes de graminées définis sur la base de la LDMC en collection en 2003 (figure de gauche) et 2004 (figure de droite).** La somme des abondances des graminées considérée est ramenée à 100% pour pouvoir effectuer des comparaisons.

## 2.2. Dominance des groupes établis en collection sur le dispositif de 18 parcelles

Pour information, la composition des traitements est indiquée sur la Figure 24. Comme nous allons le voir par la suite, des variations peuvent exister au sein d'un traitement, notamment en terme de type dominant. Le classement des parcelles sur la base du (ou des) type(s) dominant(s) établi(s) en collection a été établi. Ce classement diffère légèrement entre les deux années d'étude. Nous pouvons cependant déterminer 3 principaux cas de figure (voir tableaux en annexe 8) :

- la classe 1 regroupe les parcelles pour lesquelles le type A représente au moins 50% de la biomasse (4 parcelles en 2003, 7 parcelles en 2004).
- la classe 2 où A et B représentent plus de 50% de la biomasse ; la proportion de B étant généralement supérieure ou égale à celle de A (10 parcelles en 2003, 7 en 2004).
- la classe 3 regroupe les parcelles pour lesquelles les types C et D<sup>76</sup> représentent au moins 50% de la biomasse (4 parcelles en 2003 et 2004).

<sup>76</sup> Les types C et D ont été regroupés parce que le type D est toujours présent en très petites proportions (inférieur à 10% dans 16 parcelles et absent de 12 d'entre elles) ; il n'est jamais présent là où il n'y a pas de C.

Précisons que les différences de répartition entre classes entre les deux années ne concernent que 5 parcelles, qui « passent » en général à la classe (n-1) l'année suivante.

Les parcelles dominées par le type A sont toutes très fertiles voire les plus fertiles du dispositif ( $p < 0.05$  ; IFG=78 en 2003, 84 en 2004). **Le mode d'utilisation n'a pas d'influence significative sur le type dominant lorsque la fertilité est élevée.** Les parcelles de la classe 3 (types C et D dominants) sont les moins fertiles du dispositif (IFG = 62 en 2003, 66 en 2004). Nous pouvons également remarquer que les parcelles de classe 3 sont en majorité des pacages (3 P- ainsi que Coste Bas- en 2003 ; 3 P- ainsi que Gironsas + en 2004). **La typologie LDMC établie en conditions de nutrition minérale non limitante permet donc de rendre compte de différences de composition fonctionnelle entre parcelles en situation naturelle.**

### 3. Réponse des communautés (moyennes communautaires pondérées)

Plusieurs niveaux d'analyse sont mobilisés à l'échelle des valeurs de traits communautaires. Le premier concerne la comparaison entre valeurs obtenues sur la communauté des graminées et celles des dicotylédones (toutes ou seulement les rosettes) afin de voir dans quelle mesure ces deux communautés présentent des comportements similaires. Cela permet également de voir si, au sein d'une même communauté, les graminées et les dicotylédones présentent des valeurs de traits similaires ou différentes. Ces analyses ne seront menées que sur les traits quantitatifs (végétatifs et reproducteurs). Afin de ne pas alourdir les résultats, seuls les résultats obtenus en 2003 seront présentés. Dans un deuxième temps, nous analyserons plus précisément les variations des valeurs de traits communautaires en fonction des descripteurs des traitements (i.e. IFG, taux de prélèvement et date d'exploitation) et/ou entre traitements. Les traits quantitatifs seront analysés sur la communauté des graminées uniquement (afin d'éviter un éventuel effet « forme de croissance »). Enfin, les traits qualitatifs seront analysés à l'échelle de la communauté entière (l'accès aux formes de croissance étant plus simple).

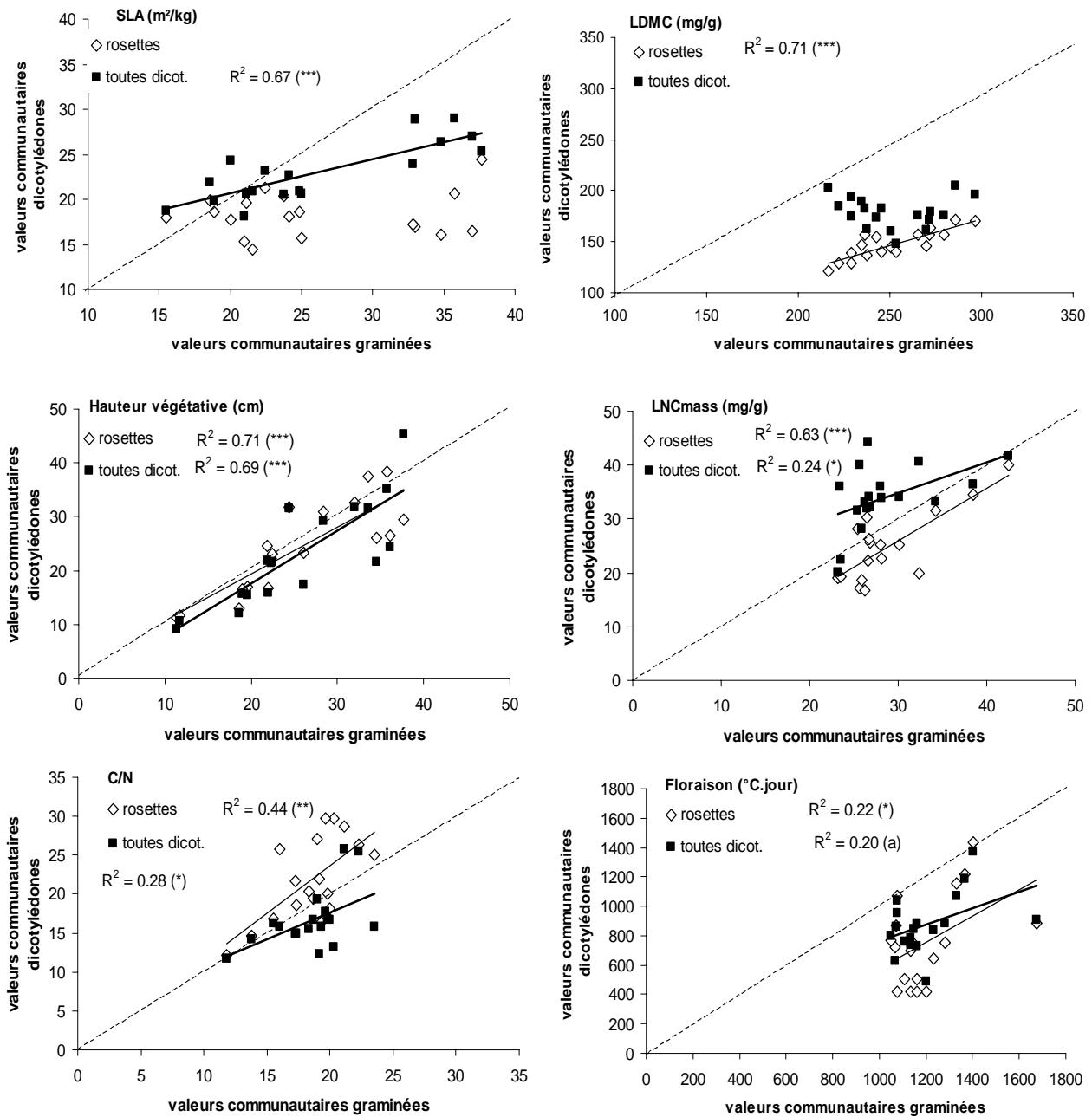
#### 3.1. Corrélations entre valeurs communautaires des graminées et des dicotylédones

La Figure 25 représente les valeurs communautaires des graminées et des dicotylédones (toutes dicotylédones confondues ou rosettes seules) pour cinq traits végétatifs ainsi que pour la date de floraison. Suivant la proportion relative des différentes formes de croissance dans les parcelles, le nombre d'espèces (et la somme de leur abondance) mesuré peut être très faible (e.g. cas des rosettes dans les prés de fauche). *La somme des abondances considérées pour chaque forme de croissance est précisée en annexe 9.*

##### *3.1.1. Traits relatifs à la phase végétative*

**Globalement, les valeurs de traits communautaires obtenues sur la communauté des graminées sont relativement bien corrélées à celles de l'ensemble des dicotylédones** (sauf pour la LDMC, LNCsurf et LPCsurf). La corrélation est en général plus forte (en particulier pour la LDMC) avec la communauté des rosettes (sauf pour le SLA où elle n'est plus significative et LPCmass :  $p < 0.1$ )<sup>77</sup>. Cela laisse supposer que toutes les dicotylédones n'ont pas le même comportement, suivant le trait considéré.

<sup>77</sup> Les corrélations de rang (Spearman) donnent sensiblement les mêmes résultats (non présentés).



**Figure 25 :** Corrélations entre valeurs communautaires pondérées des graminées et des dicotylédones (toutes dicotylédones confondues ou rosettes seules) pour cinq traits végétatifs (SLA, LDMC, hauteur, LNCmass et C/N) et la date de floraison. Les valeurs communautaires correspondent aux 18 parcelles échantillonnées en 2003. La droite en pointillés représente la bissectrice du cadran représenté. Les droites de régression linéaire sont figurées lorsque la corrélation (Pearson) entre graminées et dicotylédones est significative. Le coefficient de détermination ( $R^2$ ) est précisé le cas échéant pour le niveau concerné.

Dans le cas où les corrélations sont significatives, plusieurs cas de figure peuvent se présenter (cf cas théoriques Figure 15). Toutes les situations rencontrées témoignent d'une corrélation positive (cas *a* à *c* dans la Figure 15). **La hauteur, mesurée au stade végétatif, correspond à une situation presque parfaite de convergence.** En effet, les droites de régression linéaire sont quasiment confondues avec la droite de référence (pente=1 passant par l'origine). En d'autres termes, les valeurs communautaires des différentes formes de croissance s'ordonnent sensiblement de la même manière. Les parcelles présentant les graminées les plus hautes sont aussi celles qui présentent les dicotylédones (rosettes et autres) les plus hautes. Précisons que dans le cas des rosettes, la hauteur traduit aussi le port des feuilles (d'autant plus érigé que la hauteur est forte). **Les teneurs en éléments minéraux des limbes (LNCmass et C/N), bien qu'un peu plus éloignées de la droite de référence, se rapprochent aussi de ce comportement.** Les teneurs en azote ont tendance à être légèrement supérieures à celles des graminées pour la communauté entière des dicotylédones, inférieures pour celles des rosettes. Ce résultat s'explique probablement par les valeurs supérieures des légumineuses (cf Tableau 6).

**La relation entre LDMC des rosettes et des graminées correspond plutôt au cas de figure b.** Les parcelles d'ordonnent quasiment de la même façon pour les deux communautés mais les valeurs obtenues sur la communauté des rosettes sont toujours inférieures à celles de la communauté des graminées. En ce qui concerne la communauté de l'ensemble des dicotylédones, il n'y a pas de corrélation significative. Cela résulte probablement plus d'un effet lié aux différences de proportions relatives des « formes de croissance » au sein des dicotylédones que d'une différence de comportement des différentes formes étant donné les relations observées sur les rosettes.

**Concernant le SLA (toutes dicotylédones), nous nous trouvons dans le troisième cas de figure (c).** Dans les situations de SLA faible, les dicotylédones ont tendance à présenter des valeurs de traits supérieures aux graminées. C'est l'inverse dans les situations de SLA fort. Par ailleurs, les valeurs des dicotylédones présentent une amplitude de variation deux fois plus faible.

### 3.1.2. Traits relatifs à la phase reproductrice

**Concernant la floraison** (cf Figure 25), **les corrélations entre communautés sont significatives (et positives) mais plus faibles que pour les traits végétatifs** (classement de rang non significatif pour les rosettes, faible pour les dicots  $p < 0.1$ ). Dans les deux cas, les dicotylédones présentent des dates de floraison plus précoces que les graminées. Ces résultats communautaires laissent penser que, bien que certaines dicotylédones puissent être plus tardives que la plupart des graminées sur l'ensemble du dispositif (à l'échelle des espèces individuelles, cf Tableau 6), **au sein d'une même communauté, les dicotylédones ont tendance à fleurir plus tôt que les graminées.** **Concernant la masse de graines (PMG), il n'existe aucune corrélation significative** (que l'on inclue ou pas Angladure) entre valeurs obtenues sur les graminées ou les dicotylédones (ou rosettes). **Il ne semble donc pas y avoir de réponse commune aux facteurs testés en terme de masse de graines chez ces deux formes de croissance.** Les valeurs des dicotylédones et des rosettes ne sont pas non plus corrélées.



3.2. Variations des valeurs communautaires des traits quantitatifs de graminées en fonction des facteurs écologiques

Afin de considérer les variations des traits sans interaction avec les proportions relatives des formes de croissance, ces analyses ne sont réalisées que sur la communauté des graminées. Comme proposé en amont (chapitre présentation du dispositif), les analyses statistiques ont été réalisées à trois principaux niveaux :

1. valeurs parcellaires (régressions stepwise avec descripteurs des pratiques)
2. « modes d'utilisation » au sein des parcelles fertiles (analyses de variance)
3. « niveaux de fertilité » au sein d'un même mode d'utilisation, à savoir les pacages (analyses de variance).

Bien que le premier niveau d'analyse ne considère pas explicitement les traitements, les résultats seront présentés graphiquement à ce niveau. La Figure 26 représente les moyennes par traitements pour les traits liés à la phase végétative. L'analyse de la date de floraison et du poids de graines sera réalisée à la suite de celle des traits végétatifs.

3.2.1. *Corrélations entre traits et descripteurs des pratiques*

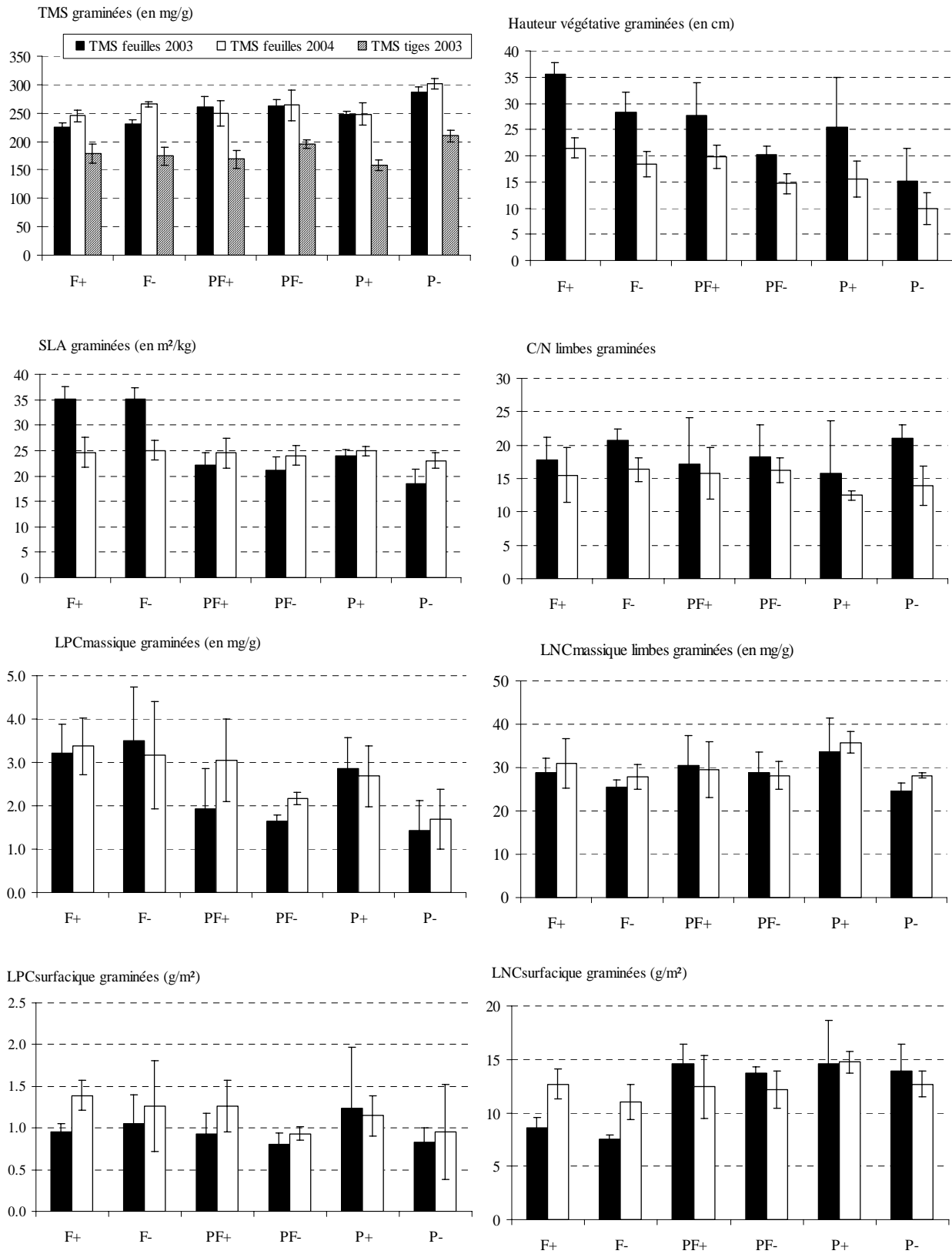
➤ Traits végétatifs

Le Tableau 15 synthétise les résultats des corrélations entre traits végétatifs (communauté des graminées) et descripteurs des pratiques.

**Tableau 15 : Variations des valeurs communautaires des graminées pour les traits relatifs à la phase végétative en fonction de la fertilité et de l'utilisation.** Les résultats (p et R<sup>2</sup>) correspondent au modèle n'intégrant que les facteurs pour lesquels une variation significative (p<0.1) est observée. Les signes (+) et (-) indiquent le sens de variation du trait lorsque la variable augmente. En grisé, les résultats communs aux deux années de mesure. ns: non significatif ; a : p<0.1 ; \* : p<0.05 ; \*\* : p<0.01 ; \*\*\*: p<0.01

		Hauteur	SLA	LDMC	LNC mass	LNC surf	LPC mass	LPC surf	C/N	Stem DMC
2003	IFG 2003	* (+)	* (+)	** (-)	ns	ns	ns	ns	a (-)	*** (-)
	Taux préél.	*** (+)	** (+)	* (-)	ns	** (-)	** (+)	ns	ns	ns
	Date	ns	*** (+)	** (-)	ns	** (-)	* (+)	ns	ns	ns
	R <sup>2</sup>	0.72	0.85	0.76		0.63	0.54		0.21	0.63
2004	IFG 2004	** (+)	a (+)	*** (-)	* (+)	a (+)	** (+)	* (+)	ns	X
	Taux préél.	** (+)	ns	ns	ns	* (-)	ns	ns	ns	
	Date	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	
	R <sup>2</sup>	0.71	0.16	0.63	0.28	0.30	0.49	0.33		

Les résultats peuvent varier d'une année sur l'autre, en particulier la sensibilité à l'un ou l'autre des facteurs testés. Nous nous attacherons principalement aux réponses semblables d'une année sur l'autre (cf zones grisées). **La hauteur végétative est la plus stable. Elle est sensible à la fertilité ainsi qu'à l'utilisation** (via le taux de prélèvement). **En effet, elle augmente avec la disponibilité des ressources minérales et/ou dans les situations fortement prélevées que sont les prés de fauche** (par opposition aux pacages). **Les variations de LDMC semblent en grande**

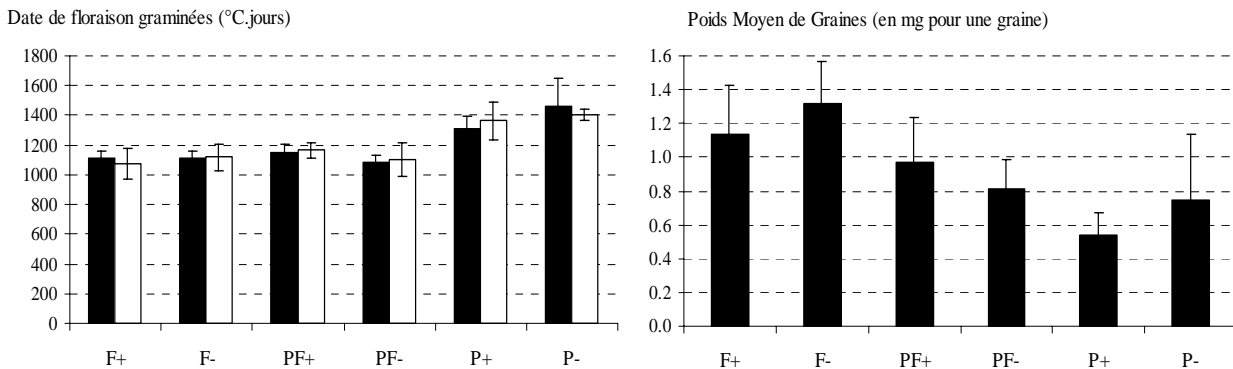


**Figure 26 : Valeurs communautaires moyennes (+/-ET) des traits végétatifs des graminées par traitement.** Les données relatives à 2003 sont figurées en noir, celles de 2004 en blanc. Pour la teneur en matière sèche, les données mesurées sur les tiges ont été représentées sur le même graphique que pour les limbes en hachuré (mesuré uniquement en 2003).

**partie dues aux variations de fertilité**, tout au moins en 2004. Tout comme la teneur en matière sèche des tiges, elle diminue lorsque la fertilité augmente. En 2003, la LDMC est aussi plus faible dans les parcelles fauchées i.e. exploitées tardivement (Figure 26) d'où une corrélation négative avec la date et le taux de prélèvement. **Le SLA est particulièrement sensible à l'utilisation en 2003 mais cette tendance disparaît en 2004. L'augmentation des valeurs du fait de la fertilité est faible.** Les traits relatifs aux teneurs en éléments minéraux sont encore moins stables d'une année sur l'autre et peu sensibles aux facteurs testés. De plus, les résultats diffèrent selon qu'on considère les valeurs massiques ou surfaciques. L'azote surfacique (LNCsurf) marque plus une réponse à l'utilisation qu'à la fertilité (surtout en 2003), en augmentant des prés de fauche vers les pacages. La teneur en N massique ne répond pas en 2003 mais augmente avec la fertilité en 2004 ( $p < 0.05$ ). Concernant le P, les tendances entre les deux types d'expression des teneurs sont cohérentes en 2004 uniquement.

➤ Date de floraison et masse de graines (PMG)

La Figure 27 indique les valeurs moyennes de deux traits à l'échelle des traitements. La date de floraison, exprimée en somme de températures, montre des variations très similaires d'une année sur l'autre, ce qui s'explique en partie par le fait que les mesures de 2003 ont été mobilisées en 2004. **A l'échelle du dispositif entier, la date de floraison répond principalement au facteur utilisation** (corrélation négative avec le taux de prélèvement,  $p < 0.1$  en 2003 pour les graminées ;  $p < 0.01$  en 2004). Globalement, les espèces des pacages fleurissent donc plus tardivement que celles des prés de fauche (parcelles fortement prélevées). **Le poids de graines des graminées ne réagit lui aussi qu'au taux d'utilisation** ( $p < 0.001$  ;  $R^2 = 0.53$ ) : plus le taux de prélèvement est important (prés de fauche de fond de vallée notamment), plus les graines sont lourdes.



**Figure 27 : Valeurs moyennes par traitement de traits reproducteurs quantitatifs (date de floraison et poids de graines) pour la communauté des graminées.** Les données relatives à 2003 sont figurées en noir, celles de 2004 en blanc. La date de floraison est calculée depuis le 1<sup>er</sup> février.

3.2.2. Variations des traits entre modes d'utilisation en situation fertile

L'analyse des variations de traits au sein des parcelles fertiles permet de tester leur sensibilité aux modes d'utilisation en limitant les variations dues à la fertilité. En 2004, aucune variation significative n'est observée (cf Tableau 16). En 2003, trois traits (le SLA, le LNCsurf et la LDMC) différencient les prés de fauche de fond de vallée (F) des deux autres modes. En outre, la LDMC classe les modes suivant leur ordre de première exploitation, les parcelles pâturées au

printemps ayant des tissus plus denses que les prairies fauchées tardivement. **Aucun des autres traits végétatifs ne permet de distinguer des différences entre les 3 modes au sein des parcelles fertiles.**

**Tableau 16 : Variations des valeurs communautaires des graminées pour les traits relatifs à la phase végétative en fonction de l'utilisation (au sein des parcelles fertiles).** Les modes présentant des valeurs différentes statistiquement sont précisés le cas échéant. En grisé, les résultats communs aux deux années de mesure. ns: non significatif ; a : p<0.1 ; \* : p<0.05 ; \*\* : p<0.01 ; \*\*\*: p<0.01

	Hauteur	SLA	LDMC	LNC mass	LNC surf	LPC mass	LPC surf	C/N	Stem DMC
2003	ns	*** (F>P+PF)	* (PF>P>F)	ns	* (F<PF+P)	ns	ns	ns	ns
2004	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	<del>ns</del>

La sensibilité de la date de floraison au mode d'utilisation est maintenue dans le sous-ensemble des parcelles fertiles puisque les pacages fleurissent en moyenne plus tard (1306 °C.jours ± 89 ; cf Figure 27) que les prés de fauche (pâturés ou non au printemps ; 1132 °C.jours ± 51 ; p<0.05). Les variations de PMG des graminées sont faibles au sein de ce sous-ensemble de parcelles (p<0.1). Les pacages se distinguent des prés de fauche par des graines moins lourdes.

### 3.2.3. Variations des traits entre niveaux de fertilité au sein des pacages

L'analyse des variations de traits au sein des pacages entre parcelles fertiles et moins fertiles permet de s'affranchir de différences d'utilisation. Les résultats diffèrent beaucoup d'une année à l'autre. Seule la teneur en matière sèche des tissus (limbes et tiges) montre des variations importantes : elle est ainsi plus élevée dans les situations peu fertiles (cf Tableau 17). En 2004, des différences significatives de hauteur, LNC mass et surf sont détectées. Les différences entre pacages + et - en 2004 sont probablement plus importantes en terme de LDMC que de SLA, ce qui permet d'expliquer en partie pourquoi la différence de LNCmass est plus marquée que celle de LNCsurf.

**Tableau 17 : Variations des valeurs communautaires des graminées pour les traits relatifs à la phase végétative en fonction de la fertilité (au sein des pacages).** Les signes (+) et (-) renvoient aux deux niveaux de fertilité au sein des pacages. En grisé, les résultats communs aux deux années de mesure. ns: non significatif ; a : p<0.1 ; \* : p<0.05 ; \*\* : p<0.01 ; \*\*\*: p<0.01

	Hauteur	SLA	LDMC	LNC mass	LNC surf	LPC mass	LPC surf	C/N	Stem DMC
2003	ns	* (+>-)	** (+<-)	ns	ns	* (+>-)	ns	a (+<-)	** (+<-)
2004	a (+>-)	ns	* (+<-)	** (+>-)	a (+>-)	ns	ns	ns	<del>ns</del>

Par ailleurs, la fertilité n'a pas d'effet significatif sur la floraison à l'échelle de la communauté au sein des pacages (les pacages peu fertiles ont tendance à fleurir plus tard mais la variance intra-traitement semble trop importante pour que ces différences soient significatives statistiquement). Le PMG n'est pas sensible aux différences de fertilité à l'échelle des graminées. La différence qui apparaît sur la Figure 27 ne tient qu'à une parcelle P- qui présente 17% de *M. coerulea*, espèce à graines relativement lourdes.

### 3.3. Variations des traits qualitatifs à l'échelle de la communauté entière

#### 3.3.1. Cycle de vie<sup>78</sup>

**La proportion de thérophytes ou annuelles est toujours très faible** (maximum 20% à l'échelle des parcelles). Cependant, il varie significativement en fonction des traitements et plus particulièrement en fonction de l'utilisation. **Ainsi, les pacages ne présentent quasiment aucune annuelle** (abondance moyenne = 0.01%). **Les prés de fauche, en particulier ceux qui ne sont pas pâturés au printemps (F), présentent plus d'annuelles** (4.0 % dans les PF et 9.1 % dans les F).

#### 3.3.2. Reproduction végétative (« clonalité »)

**Quel que soit le traitement, les espèces capables de reproduction végétative représentent au moins 50% de la biomasse<sup>79</sup> (jusqu'à 90% pour certaines parcelles)** (cf Figure 28). Il n'existe pas de différence significative liées aux traitements ou facteurs testés en terme de possibilité de recours ou non à la reproduction végétative. Cependant, les différents modes de reproduction végétative ne sont pas présents dans les mêmes proportions suivant les situations. Globalement, on observe plus d'espèces à reproduction végétative aérienne (cf stolons ou tallage chez les graminées cespiteuses) dans les situations fertiles ( $p < 0.05$  ; corrélation avec IFG ou anova sur les traitements). Par ailleurs, la proportion d'espèces à reproduction végétative souterraine (rhizome, bulbe ou tubercule) diminue quand le taux de prélèvement ( $p < 0.001$ ) et la fertilité ( $p < 0.05$ ) augmentent i.e. qu'il y a plus d'espèces de ce type dans les pacages peu fertiles.

#### 3.3.3. Mode de pollinisation

**Le mode de pollinisation dominant, quel que soit le traitement, est l'anémogamie** (cf Figure 28). Le mode de pollinisation est sensible aux différences de fertilité mais pas aux modes d'utilisation au sens large. Cependant, ces tendances sont faibles à l'échelle de l'ensemble du dispositif. Il n'existe pas de variation significative des modes de pollinisation entre modes d'utilisation au sein des parcelles fertiles. Au sein des pacages, l'effet fertilité « ressort ». Ainsi, les pacages fertiles présentent une proportion plus importante d'espèces ayant plus souvent recours à un mode de pollinisation anémogame ( $p < 0.01$ ) que les pacages peu fertiles. Ceux-ci se caractérisent notamment par une plus forte proportion des espèces à pollinisation mixte (insectes + vent) ( $p < 0.05$ ) ou uniquement par les insectes ( $p < 0.1$ ).

---

<sup>78</sup> La faible abondance des annuelles dans les valeurs communautaires est renforcée par le fait que les relevés botaniques ont été réalisés au moment où certaines de ces espèces avaient disparu des parcelles (e.g. *Cardamine hirsuta*), ayant accompli leur cycle au printemps (au moment des mesures de traits).

<sup>79</sup> Sauf Angladure qui, du fait de la dominance du cerfeuil qui ne présente pas de reproduction clonale, n'a que 25% d'espèces à reproduction végétative.

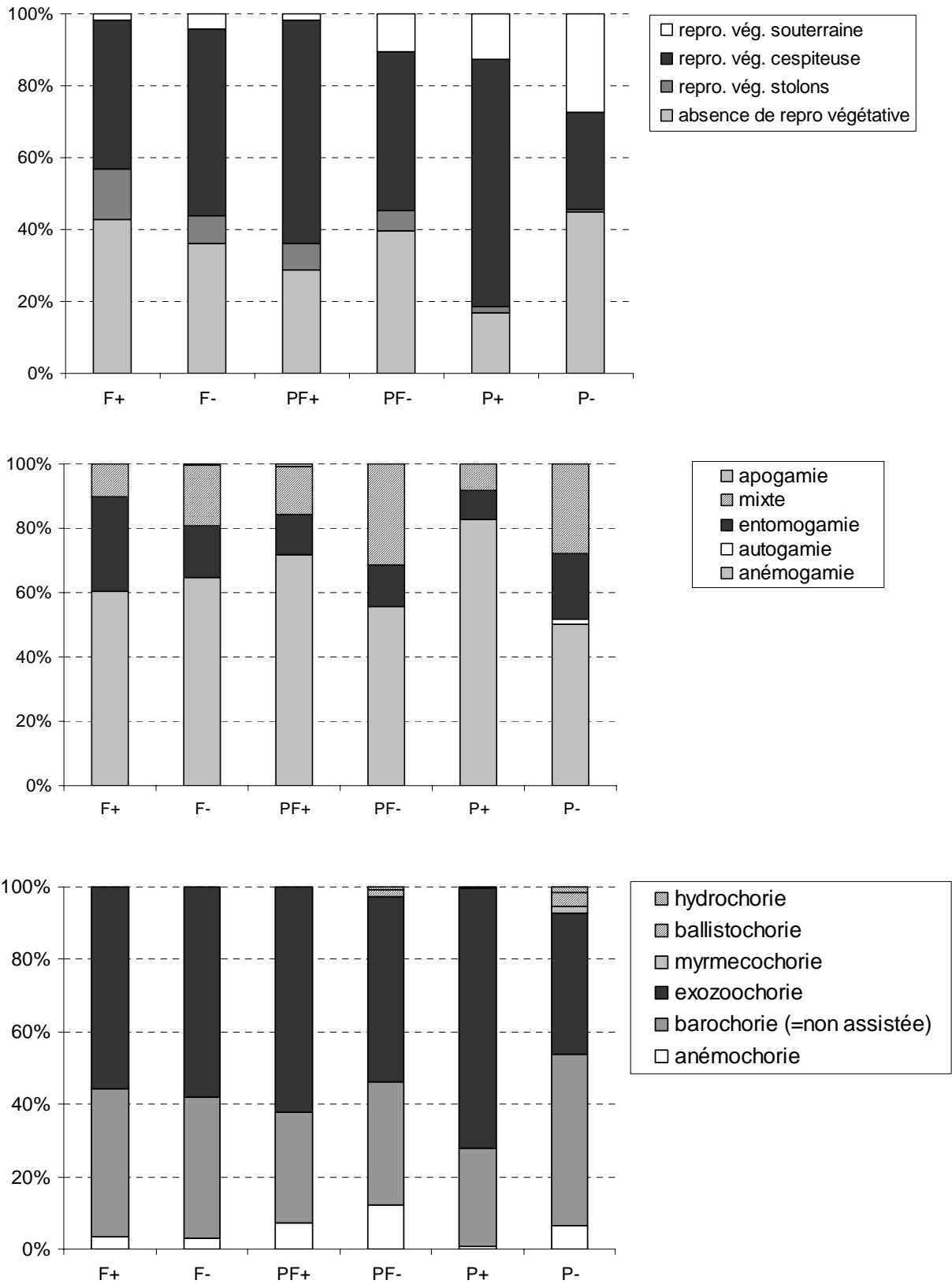


Figure 28 : Proportions relatives, par traitement, des différentes modalités de reproduction végétative, mode de pollinisation et mode de dispersion des graines pour l'ensemble de la communauté en 2003.

## 3.3.4. Mode de dispersion des graines

Les deux principales modalités de dispersion des graines dans nos parcelles sont la **barochorie (dispersion non assistée)** et l'**exozoochorie** (cf Figure 28). Le mode de dispersion des graines répond peu à nos gradients. On notera malgré tout une différence significative entre pacages fertiles et moins fertiles ( $p < 0.05$ ) : dans ces dernières, on observe plus d'espèces ayant une dispersion myrmécochore (du fait de la seule présence de *Luzula campestris*, *Ajuga reptans* et *Danthonia decumbens*). On observe également une proportion plus importante de dispersion par les animaux dans les parcelles fertiles. Enfin, la proportion d'espèces anémochores est plus forte dans les parcelles pâturées au printemps et fauchées (PF), que ce soit à l'échelle des 6 traitements ou au sein des parcelles fertiles ( $p < 0.05$ ).

## 4. Variations intraspécifiques

Six espèces prélevées dans au moins 13 parcelles sur 18 ont été analysées pour rendre compte de la variabilité intraspécifique au sein du dispositif. Parmi elles, 3 graminées (*A. odoratum*, *D. glomerata*, *H. lanatus*), une rosette (*Plantago lanceolata*) et deux légumineuses (*Trifolium pratense* et *T. repens*).

Toutes les espèces présentent des différences significatives entre traitements pour au moins un trait. Cependant, les six espèces ne présentent pas de variations similaires pour tous les traits (cf Tableau 18). Des différences significatives de hauteur entre traitements existent chez les trois dicotylédones étudiées, alors qu'elle sont faible ou nulles chez les graminées. Aucune espèce ne montre de variations significatives du LPCsurf. Concernant les autres traits, les résultats varient d'un trait à l'autre. L'analyse des valeurs par traitement (non présentée) montre que et, lorsque des différences significatives existent, elles ne se situent pas forcément entre les mêmes traitements d'une espèce à l'autre.

**Tableau 18 : Variations intraspécifiques des traits végétatifs entre traitements pour six espèces en 2003.** Le résultat du test de comparaison de moyenne incluant les 6 traitements est précisé pour chaque espèce et trait. Pour deux espèces, les tests ont été réalisés sur 5 traitements faute de données disponibles sur le sixième (une seule parcelle échantillonnée dans ce traitement).

ns: non significatif ; a :  $p < 0.1$  ; \* :  $p < 0.05$  ; \*\* :  $p < 0.01$  ; \*\*\* :  $p < 0.001$

Nombre de parcelles échantillonnées	Espèces	Hauteur	LDMC	SLA	LNC mass	LNC surf	LPC mass	LPC surf	C/N	Stem DMC
15	Antodo	(a)	(a)	(a)	ns	ns	(a)	ns	ns	*
17	Dacglo	(a)	(a)	***	(a)	***	ns	ns	(a)	ns
17	Hollan	ns	*	**	ns	*	*	ns	ns	(a)
18	Plalan	***	**	ns	(a)	**	ns	ns	(a)	<del>(a)</del>
13 (manque PF+)	Triptra	***	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns
13 (manque P-)	Trirep	***	ns	**	ns	ns	ns	ns	ns	(a)

Les dates de floraison varient chez les six espèces étudiées mais peu de différences sont significatives (seulement pour *H. lanatus*,  $p < 0.05$ ). Du fait d'un nombre moins important de données disponibles pour ce trait, nous ne pouvons approfondir ces résultats.

La variabilité intraspécifique a également été quantifiée pour trois traits végétatifs (hauteur, SLA et LDMC) au travers d'un indice simplifié consistant en un rapport de la valeur de trait minimale mesurée pour l'espèce sur le dispositif sur la valeur maximale (cf Cheplick 1991). Les différences de fertilité les plus importantes se situent entre les deux pacages (+ et -). Les indices calculés entre ces deux traitements devraient donc correspondre à l'écart le plus important mesuré sur le dispositif en réponse à la fertilité. **Ces indices ne sont pas les plus faibles observés i.e. ne représentent pas les situations les plus contrastées en terme de valeur de trait spécifique** (cf Tableau 19). Les différences de traits intraspécifiques les plus importantes sont obtenues en comparant des traitements appartenant à des modes différents (couplant ou non des différences de fertilité). Ceci est observé pour les cinq espèces pour lesquelles la comparaison est possible. Pour la hauteur, les deux traitements extrêmes sont les pacages peu fertiles et les prés de fauches fertiles. Pour la LDMC, ce sont F (min) et PF (max), au sein d'un même niveau de fertilité. Pour le SLA, il ne semble pas y avoir de tendance particulière mais les différences les plus fortes se situent toujours entre parcelles F et PF. **Pour toutes les espèces, le trait le plus variable est la hauteur, suivi du SLA et de la LDMC.** La houlque est une des espèces les plus « plastiques » en terme de SLA (avec *A. odoratum*) et de LDMC (avec *P. lanceolata*).

**Tableau 19 : Indices de variabilité phénotypique pour les trois principaux traits végétatifs pour les six espèces mesurées sur l'ensemble du dispositif.** L'indice correspond au rapport entre la valeur la plus faible et la plus forte (valeurs moyennes à l'échelle des traitements). Deux indices ont été calculés : entre les deux traitements pacagés (variations *a priori* dues à la différence de fertilité) ainsi qu'entre les deux traitements présentant les valeurs les plus éloignées du dispositif. En gras, les valeurs d'indice les plus faibles pour chaque espèce et trait (i.e. la plus grande différence).

Espèces	Traitements comparés	SLA	LDMC	Hauteur
<i>A. odoratum</i>	Entre P+ et P-	0.95	0.98	0.68
	Traitements extrêmes	<b>0.59</b>	<b>0.85</b>	<b>0.47</b>
<i>D. glomerata</i>	Entre P+ et P-	0.94	0.98	0.77
	Traitements extrêmes	<b>0.64</b>	<b>0.83</b>	<b>0.52</b>
<i>H. lanatus</i>	Entre P+ et P-	0.93	0.98	0.71
	Traitements extrêmes	<b>0.56</b>	<b>0.79</b>	<b>0.57</b>
<i>P. lanceolata</i>	Entre P+ et P-	0.95	0.88	0.73
	Traitements extrêmes	<b>0.88</b>	<b>0.76</b>	<b>0.47</b>
<i>T. pratense</i>	Entre P+ et P-	1.00	0.95	0.85
	Traitements extrêmes	<b>0.84</b>	<b>0.89</b>	<b>0.41</b>
<i>T. repens</i>	Entre P+ et P-			
	Traitements extrêmes	0.78	0.87	0.37



## Discussion

### 1. Hypothèses concernant les différents mécanismes de réponse

Les différentes parcelles étudiées s'ordonnent, sur la base de leur composition floristique et fonctionnelle, le long d'un gradient quasiment unidimensionnel. Ce gradient, induit par les pratiques, correspond à des variations de biodisponibilité des nutriments (traduite par l'IFG) et d'utilisation (via le taux de prélèvement). Ce taux de prélèvement ne traduit pas forcément directement les processus écologiques en jeu dans la réponse des communautés à l'utilisation mais il permet d'ordonner les parcelles de façon plus pertinente que la date de première exploitation par exemple. Cela se retrouve aussi au niveau des analyses sur les valeurs communautaires ou les proportions des types fonctionnels pré-établis. **Les traitements les plus contrastés d'un point de vue floristique et fonctionnel se différencient sur la base des deux facteurs étudiés.** Ainsi les prés de fauche fertiles sont très différents des pacages peu fertiles, et ce pour quasiment tous les traits étudiés et quelle que soit l'échelle d'analyse (espèces, groupes, communauté). L'existence d'un axe unidimensionnel fort ne signifie pas pour autant que les variations de fertilité et d'utilisation sont systématiquement dépendantes (corrélation très faible entre les deux facteurs). Il signifie que certaines combinaisons de ces deux facteurs peuvent induire des modes de réponse relativement similaires. Cette affirmation induit aussi un autre constat : la réponse à l'utilisation peut être modulée par le niveau de fertilité (cas des pacages notamment qui représentent le mode le plus contrasté en terme de fertilité).

**Le principal axe de variation de la composition fonctionnelle est défini par les traits relatifs à la phase végétative (établie).** Les traits les plus pertinents sont la hauteur, la LDMC et le SLA. Cet axe est aussi lié, à l'échelle des espèces, aux teneurs en éléments minéraux des limbes (cf corrélations obtenues sans intégrer la répartition des espèces dans les parcelles). **Cet ensemble de traits foliaires (ainsi que la hauteur) renvoie au trade-off central de gestion des ressources identifié par de nombreux auteurs** (e.g. spectre d'économie des ressources au niveau des feuilles, Wright *et al.* 2004). Ainsi, **à l'une des extrémités, se trouvent des espèces dites à stratégie de capture ou d'acquisition rapide des ressources** (cf Figure 19 avec groupes émergents 3 et 4, puis groupe fonctionnel 3' et correspondances avec les types A et B). Ces espèces se caractérisent par une grande taille, une faible densité de tissus (faible LDMC), un fort SLA traduisant un fort investissement de surface photosynthétique, voire des teneurs en éléments minéraux importantes. Ces attributs permettent d'avoir une croissance rapide et importante (corrélation avec un fort RGR, cf chapitre Etat des connaissances). Bien que la durée de vie des feuilles n'ait pas été mesurée sur le terrain d'étude, on peut supposer, de par les corrélations avec les traits foliaires mesurés (Reich 1993, Ryser and Urbas 2000, Al Haj Khaled 2005), que ces espèces présentent aussi une faible durée de vie des feuilles (ou un recyclage rapide des tissus) induisant des pertes en nutriments relativement importantes.

**A l'autre extrémité du gradient, se trouvent des espèces présentant des valeurs de traits opposées** (petite taille, forte LDMC, faible SLA). Elles correspondent à une **stratégie de conservation des ressources**, en particulier minérales, permise notamment par une gestion « économe » des nutriments acquis (e.g. recyclage des tissus lent).

**Bien qu'il existe un fort continuum entre les différentes communautés, deux grands ensembles de parcelles peuvent ainsi être distingués sur la base de la composition floristique et**

fonctionnelle ainsi que des facteurs écologiques. Un premier ensemble concerne les parcelles fertiles, appartenant aux trois modes d'utilisation étudiés, dominées par les espèces de capture des ressources; le second, plus large du fait d'une variation plus importante de la fertilité couplée aux modes d'utilisation, présente un gradient le long duquel la proportion d'espèces à stratégie de conservation augmente (des prés de fauche jusqu'aux pacages). Nous allons dans un premier temps analyser la réponse au sein des parcelles fertiles puis peu fertiles, en nous concentrant plus précisément sur les pacages pauvres.

### 1.1. Parcelles fertiles : importance de la compétition pour la lumière

**Il existe une certaine homogénéité de fonctionnement au sein de ces parcelles.** Les différences floristiques et fonctionnelles entre les trois modes d'utilisation considérés y sont en effet relativement faibles. Les graminées constituent la biomasse la plus importante (sauf dans le cas d'Angladure) et sont en grande partie communes aux différents modes. Les différences de composition botanique résultent donc surtout de différences d'abondances relatives. Les traits végétatifs des graminées distinguent difficilement ces modes (cf moyennes communautaires Tableau 16, type fonctionnel dominant déterminé *in situ* Figure 23 ou pré-établi Figure 24). Comme précisé précédemment, **les espèces dominantes sont des espèces à stratégie de capture.** Leurs caractéristiques se rapprochent aussi de ce fait de celles des espèces à stratégie « compétitive » définie par Grime (cf Tableau 2, chapitre état des connaissances). **La dominance de ces espèces témoigne d'un niveau de compétition élevé, notamment pour la lumière, en lien avec la forte disponibilité des ressources** (Tilman 1985). Ces espèces, à croissance rapide et port vertical sont en effet capables de capturer efficacement la lumière par une forte surface foliaire. Selon Grime (1977), elles dominent en situation de perturbation relativement faible (par rapport à la production permise par une disponibilité des nutriments importante). Bien que la quasi-totalité de la biomasse soit prélevée lors de la fauche, les prés de fauche (F) restent longtemps sans perturbation ; la première exploitation ayant lieu tard par rapport premier au cycle de croissance (vers la mi-juin).

Dans de nombreuses études, les espèces à stratégie d'évitement sont plus abondantes dans les situations très pâturées (Noy-Meir *et al.* 1989, Diaz *et al.* 1992, Hadar *et al.* 1999, Diaz *et al.* 2001, Louault *et al.* 2002). Les attributs des espèces dominantes dans les parcelles pâturées fertiles (P+) se rapprochent plus d'une stratégie de tolérance du pâturage que d'évitement (cf Figure 4, Briske 1996). Deux principales hypothèses peuvent être formulées pour expliquer ces résultats. D'une part, il est possible que la présence d'espèces à stratégie de tolérance témoigne d'une relativement faible pression de pâturage dans ces parcelles pacagées (en accord avec la théorie de Grime) et/ou une sélection préférentielle de ces espèces. **L'hypothèse d'un pâturage peu intense est envisageable** étant donné que 50% de la biomasse seulement est consommé à chaque pâturage (cf Tableau 4) et que la hauteur du couvert à la sortie des animaux est relativement hétérogène (observations de terrain). Cela contribue à laisser une biomasse résiduelle importante. En effet, la biomasse résiduelle après pâturage dans ces parcelles est d'environ 1 t.ha<sup>-1</sup> après le premier pâturage (1.22 en moyenne sur les P+ ; 0.92 sur l'ensemble des pacages)<sup>80</sup>. De telles valeurs permettent une vitesse de repousse maximale (Duru *et al.* 2002). Comme il se passe au moins un mois entre deux passages, une croissance importante est permise et la compétition pour la lumière peut donc être intense.

<sup>80</sup> Elle est par contre nettement supérieure après le deuxième passage (voir tableau 5).

La deuxième hypothèse, non exclusive, tient au fait que **la réponse des plantes au pâturage dans les parcelles P+ est fortement conditionnée par le niveau de fertilité élevé**. Quelques études ont montré de tels patrons (e.g. Anderson and Briske 1995). Les stratégies développées pour éviter le pâturage (petite taille, faible SLA) ne sont pas forcément compatibles avec une aptitude à la compétition (pour la lumière), impliquant un fort RGR. *A contrario*, les attributs associés aux stratégies de tolérance (notamment la capacité de repousse), que ce soit dans le cas du pâturage mais aussi de la fauche, sont souvent les mêmes que ceux conférant une acquisition rapide des ressources.

**Cependant, si les stratégies de capture dominant dans toutes les parcelles fertiles et que les différences fonctionnelles sont limitées entre les trois modes, quelques différences peuvent être notées. Les pacages présentent ainsi une proportion variable d'espèces à stratégie de conservation (type C défini par la LDMC), a priori moins compétitives. Ces espèces sont par ailleurs quasiment toujours absentes des parcelles fauchées (cf Figure 24).** Leur absence tient probablement à la fauche tardive qui permet à la compétition de s'exprimer fortement pendant une longue période. Le pâturage de printemps dans les PF doit être trop léger et précoce pour limiter la dominance des espèces de capture. Même si la compétition pour la lumière est élevée dans les pacages fertiles (cf ci-dessus), les trois pâturages successifs peuvent malgré tout réduire l'intensité de la compétition par rapport aux situations fauchées (Bullock and Marriott 2000). La présence des graminées de type C, moins compétitives, pourrait donc s'expliquer ainsi.

De plus, dans l'hypothèse d'un pâturage peu à moyennement intense, **une certaine sélection est possible** (corrélation négative entre sélectivité et intensité de la perturbation, Grime 1977). Même sans faire l'hypothèse d'une consommation des espèces les plus appétentes/digestibles (i.e. plutôt les types A et B, cf Al Haj Khaled 2005), il est tout à fait possible de penser qu'une sélection passive puisse opérer, visant en priorité les espèces les plus hautes (notion de défoliation différentielle verticale, Noy-Meir *et al.* 1989, Bullock 1996) ; les espèces à stratégie de capture (types A et B) étant les espèces les plus hautes. **Les interactions compétitives peuvent ainsi être en partie modifiées** : l'effet compétitif des espèces de capture sur les espèces de type conservation est réduit par la perte de biomasse probablement plus importante des premières et l'accès à la lumière facilité pour les secondes grâce aux « trouées » dans le couvert. Le pâturage peut alors permettre un nouveau départ pour la « course à la lumière » (Westoby 1998).

Précisons que le type C parvient même à dominer dans l'une des trois parcelles P+ (Gironsas +). Une hypothèse peut être proposée pour expliquer ce constat apparemment contradictoire avec ce qui vient d'être dit. Les espèces dominantes dans cette parcelle, *Agrostis capillaris* et *Festuca rubra*, appartiennent au type C mais présentent des caractéristiques propres, qui ne sont pas forcément communes à toutes les espèces de ce type. En effet, Barthram *et al.* (2002) montrent que *A. capillaris* et *F. rubra* sont beaucoup plus invasives (et résistantes à l'invasion) que *H. lanatus*, *L. perenne* et *P. trivialis* (les deux premières étant des types A, la troisième un type B). *A. capillaris* présente notamment une stratégie dite « phallanx », permettant de coloniser efficacement des couverts en formant de larges zones denses (« gazon ») contrairement à *H. lanatus* et *L. perenne* qui sont considérées comme peu mobiles. Dans leur expérimentation, ces deux dernières n'arrivent ainsi à envahir que les couverts « bas » i.e. maintenus à 3 cm et coupés tous les 15 jours, par opposition aux couverts plus hauts du fait d'une coupe par mois à 6 cm. Dans notre dispositif, nous nous situons plutôt dans le deuxième cas (voire pression moindre puisque la hauteur résiduelle peut être plus élevée). La dominance de ces deux espèces de type C dans cette parcelle est aussi

probablement liée au fait que ces espèces devaient être implantées dans cette parcelle (cf abondance forte dans les zones contiguës peu fertiles) et se sont donc maintenues en situation plus fertile ; ce traitement P+ correspondant à une zone, de taille relativement limitée, ayant une fonction de reposoir.

Par ailleurs, les traits reproducteurs permettent aussi de distinguer certaines différences de fonctionnement entre modes d'utilisation, visibles aussi au sein de ce sous-ensemble de parcelles fertiles. Comme dans toutes les autres parcelles, les espèces pérennes dominent très nettement. Cependant, **la proportion d'annuelles est plus élevée dans les parcelles fauchées (F et PF) que dans les parcelles uniquement pâturées** (dont elles sont quasiment absentes, cf Figure 28). Sternberg *et al.* (2000) expliquent le maintien d'annuelles (dans leur cas en situation de pâturage intense) par **l'opportunité que représentent les trouées créées par le pâturage pour ces espèces, qui trouvent ainsi des conditions favorables à l'établissement de plantules par rapport à un couvert dense**. Plusieurs hypothèses non exclusives, en lien avec la création de trouées, peuvent être proposées pour expliquer le patron observé sur notre dispositif. Dans les pacages, la pression de pâturage, en terme de biomasse prélevée et/ou de fréquence, n'est pas suffisamment forte pour permettre de créer suffisamment de trouées et/ou de les maintenir le temps que les plantules s'établissent<sup>81</sup>. Les caractéristiques des graines (poids, persistance dans la banque de graines) des annuelles par rapport aux pérennes du dispositif peuvent peut-être fournir des explications supplémentaires (e.g. petites graines ne permettant pas une croissance dans un couvert dense et/ou en conditions peu fertiles, cf Westoby *et al.* 2002). Cependant, le faible nombre de données disponibles ne permet pas d'approfondir cette hypothèse particulière. L'analyse du poids de graines montre cependant une légère différence entre pacages et prés de fauche fertiles, les seconds présentant des graines plus lourdes (cf Figure 27). Il est aussi possible que les annuelles ne parviennent pas à se reproduire en situations pâturée du fait des passages successifs des animaux pendant leur cycle. Enfin, la différence entre pacages et prés de fauche (PF et F) peut aussi se faire sur la date du dernier pâturage. En effet, **le dernier pâturage de l'année a lieu plus tôt dans les pacages** (il semble même que ces dates soient avancées, cf décalage entre 2004 et la moyenne sur 4 ans, chapitre présentation du dispositif + annexes 10 et 11) **que dans les autres modes. Or, certaines espèces trouvent les conditions favorables à leur germination à l'automne**. Jones and Hayes (1999) observent ainsi plus d'opportunités d'établissement des plantules dans les situations fauchées puis pâturées durant l'automne ou l'hiver (et moins d'opportunités lorsqu'il n'y a qu'un pâturage continu au printemps et automne). Marriott *et al.* (2003) observent également qu'une coupe en octobre offre plus de possibilités de germination à l'automne. Cette période coïncide également avec une période de moindre production de biomasse donc l'effet de la compétition peut être réduit.

### 1.2. Parcelles pacagées peu fertiles : avantages de la stratégie de conservation des ressources

**Les parcelles pâturées peu fertiles sont dominées par des graminées à stratégie de conservation des ressources, proches des espèces stress-tolérantes** définies par Grime (cf Figure 3). La proportion des autres formes de croissance est plus importante que dans les parcelles fertiles, en particulier celle des rosettes. Les valeurs de traits individuelles de ces formes de croissance n'ont

<sup>81</sup> Cela est probablement moins valable pour les pacages peu fertiles ; dans ces parcelles, la présence d'espèces pérennes ne présentant pas de reproduction végétative (la majorité des dicotylédones), dépendantes de la reproduction par graines et probablement des trouées, laisse penser que ces trouées existent et peuvent être exploitées par certaines espèces.

pas été étudiées finement mais on peut supposer également qu'elles présentent des traits caractéristiques des espèces de milieu pauvre (faible taux de croissance et limitation des pertes en nutriments). Les valeurs communautaires permettent notamment de voir qu'en terme de hauteur, de LDMC et teneurs en éléments minéraux (cf Figure 25), le classement des valeurs obtenus sur les graminées et les rosettes était bien conservé (même si les gammes explorées peuvent différer suivant les traits). Il semble donc que, les dicotylédones présentent des caractéristiques végétales similaires leur permettant de se maintenir en situation peu fertile par les mêmes mécanismes que les graminées.

Au niveau de la réponse au pâturage, **les rosettes doivent en tous les cas résister en l'évitant en partie grâce à leur feuilles concentrées près du sol** (Briske 1996 ; Diaz *et al.* 2001). **Elles doivent aussi profiter des trouées qui leur fournit la possibilité d'exploiter l'espace horizontalement** et capter ainsi plus de lumière (Lavorel *et al.* 1998) ; les rosettes ont en effet tendance à investir dans une surface basale importante par opposition aux graminées qui ont souvent un port plus érigé. Des mesures de projection des feuilles au sol ont été réalisées pour les dicotylédones mais pas pour les graminées du fait de la difficulté à délimiter les individus (e.g. espèces cespiteuses) ; nous ne pouvons donc pas développer ces aspects.

**En ce qui concerne les graminées, les traits permettant l'adaptation à des conditions de faible disponibilité des ressources doivent aussi conférer des avantages par rapport au pâturage**, tel qu'il existe dans notre dispositif. Plusieurs auteurs ont en effet montré l'avantage des espèces présentant une stratégie de conservation en situation de défoliation peu fertile (e.g. Vandvik and Birks 2002). La petite taille (associée à une faible croissance) peut permettre, dans une certaine mesure, de ne pas être pâturée en priorité et/ou de réduire la biomasse disponible pour les herbivores. Etant donné la proportion relative nettement plus importante des graminées de type C et D (conservation) par rapport aux types A et B (capture), l'avantage permis par la taille ne doit pas suffire pour se maintenir. La fertilité joue bien sûr un rôle important mais l'interaction avec le pâturage peut en renforcer l'impact. Les espèces à stratégie de conservation sont plus proches de leur optimum en situation peu fertile et peuvent acquérir plus de biomasse à l'échelle de l'année (Chapin 1980), du fait de tissus à longue durée de vie et de la capacité de certaines espèces à rester « vertes » toute l'année (cf cas de l'agrostide et de la fétuque, Schippers *et al.* 1999). De plus, **l'importance relative des pertes de biomasse et de nutriments** n'est pas identique chez ces deux principales stratégies. Ainsi, Thornton *et al.* (1994) observent que la part d'azote remobilisé pour la repousse via la résorption est plus importante en situation peu fertile et que cette part est plus forte chez les graminées à stratégie de conservation (e.g. *F. rubra*) que celle à stratégie de capture (e.g. *L. perenne* et *P. trivialis*). Berendse *et al.* (1992) montrent, par ailleurs, dans une expérimentation incluant *Arrhenatherum elatius* (stratégie de capture, type B) et *F. rubra*, que la fétuque domine *A. elatius* en situation peu fertile, et ce plus rapidement lorsque les plantes sont coupées. En effet, la coupe induit une perte d'azote plus importante pour *A. elatius* (57% de pertes contre 24% pour *F. rubra*) du fait d'un investissement fort en nutriments dans les parties aériennes. Ces pertes sont aussi plus fortes pour les espèces à stratégie de capture car elles sont plus grandes du fait d'une croissance plus rapide (Berendse *et al.* 1992). Or, en situation peu fertile, les pertes en nutriments sont plus difficiles à combler qu'en situation fertile et la repousse est limitée. Les espèces de type D sont généralement moins abondantes que les types C. Le pâturage est susceptible d'avoir un impact plus important sur ces espèces que sur les types C car leur investissement dans les tissus (cf plus forte LDMC et LLS) est plus important et leur croissance plus lente ; les pertes risquent d'être plus

importantes en proportion chez les types D. D'autres mécanismes complémentaires doivent aussi permettre d'expliquer la dominance des espèces à conservation.

**L'adaptation au pâturage passe aussi par des stratégies de régénération** (voir chapitre Etat des connaissances) **et des différences entre formes de croissance semblent exister.** Comme dans les autres parcelles du dispositif, la majorité des graminées sont capables de reproduction végétative. Cela ne signifie pas qu'elles ne peuvent pas utiliser la reproduction sexuée mais cela les rend moins dépendantes de la réalisation de la reproduction sexuée (cf difficulté à accomplir son cycle complet malgré les passages successifs des animaux). **De plus, la reproduction végétative, utile par ailleurs pour exploiter les trouées créées par les herbivores, peut également s'avérer avantageuse en situation peu fertile.** En effet, les clones sont moins dépendants des conditions de nutrition de la parcelle (tant qu'ils sont reliés au pied mère) que des plantules qui s'établissent à partir de graines (Grime 1979). Cependant cette stratégie n'est pas la seule puisque la majorité des dicotylédones présentes dans ces parcelles ne présentent pas de reproduction végétative et parviennent à se maintenir en proportions non négligeables.

### 1.3. Parcelles fauchées peu fertiles (PF et F) : des situations intermédiaires

Les parcelles « peu fertiles » fauchées (PF- et F-) présentent des caractéristiques intermédiaires entre celles des parcelles fertiles et les pacages peu fertiles. Les graminées dominantes sont plutôt des espèces à stratégies de capture (type B voire A). Les espèces de type B sont probablement moins compétitives que celles du type A (taux de croissance probablement plus faible du fait d'une LDMC inférieure). Le niveau de fertilité étant inférieur à celui des parcelles fertiles, la compétition est probablement moins forte et les deux types peuvent coexister. La compétition reste cependant élevée dans les parcelles non pâturées au printemps et le type C ne peut donc se maintenir. Sa proportion est plus élevée dans les parcelles PF-. Le pâturage de printemps permet probablement de réduire plus fortement l'intensité de la compétition lorsque la fertilité est inférieure (par rapport aux PF+). Les trouées sont probablement plus importantes de ce fait, comme en témoigne la plus forte proportion de rosettes dans ces parcelles PF- (cf Figure 13, chapitre présentation du dispositif).

## **2. Sources de variation des traits à l'échelle des communautés**

Les différents niveaux d'analyse utilisés dans l'étude de la réponse des communautés aux facteurs du milieu permettent de rendre compte des différentes sources de variations possibles de la composition fonctionnelle. Suivant les traits et les situations comparées, l'importance relative des différentes sources de variation peut être modifiée.

**L'analyse des variations intraspécifiques sur les 6 espèces les plus fréquentes sur le dispositif montre que la plupart des traits végétatifs sont susceptibles de varier au sein d'une espèce.**

Ces variations permettent probablement à ces espèces de s'adapter aux différentes conditions de fertilité et de perturbation. Cependant, toutes les espèces ne présentent pas forcément les mêmes patrons : ce ne sont pas forcément les mêmes traits qui varient, pas forcément les mêmes traitements qui sont distingués et l'amplitude de variation diffère (cf indices de Cheplick, Tableau 19). La hauteur et la LDMC présentent des variations relativement cohérentes entre espèces. Pour les trois graminées et le plantain, les différences de SLA et LDMC observées entre P+ et P- sont moins importantes que celles observées dans la collection de l'INRA d'Auzeville entre les deux niveaux contrastés de nutrition azotée (non limitant et INN=40, Al Haj Khaled *et al.* 2005). Ce résultat est

en partie attendu puisque notre gamme de fertilité est inférieure (entre 48 et 76 environ en 2003). Par contre, la variabilité entre les traitements les plus éloignés en terme de valeurs de traits est toujours supérieure ou égale à celles obtenues sur la collection. L'utilisation voire son interaction avec la fertilité est donc source de variation supplémentaire. La hauteur apparaît comme le trait le plus variable pour chaque espèce (cf indice de Cheplick) ; ce qui est cohérent avec le fait qu'il s'agit d'une mesure absolue alors que les autres traits considérés sont souvent des rapports. De plus, les contraintes physiologiques sont moins fortes sur ce trait et des différences de date de mesure peuvent facilement engendrer des variations. En effet, elle est mesurée au stade végétatif, stade qui correspond en réalité à une période relativement longue durant laquelle la croissance et donc la hauteur varie de manière importante. Le SLA est plus variable que la LDMC, ce qui rejoint les observations de (Garnier *et al.* 2001a). **Bien que les résultats de variabilité intraspécifiques ne puissent être étendus de fait à l'ensemble des espèces, nous pouvons supposer que cette source de variation peut expliquer des différences interparcellaires pour les traits végétatifs. Au niveau des parcelles fertiles (voire les prés de fauche peu fertiles F et PF) où le pool d'espèces commun est important, les variations à l'échelle communautaire doivent résulter en grande partie de différences intraspécifiques et/ou d'abondance des espèces présentes.** C'est ce qu'observent Diaz *et al.* 1992, Diaz *et al.* (1999a) sur des gradients d'intensité de pâturage (depuis l'abandon jusqu'à des pressions élevées) dans des prairies de montagne où les variations de composition botanique sont réduites. Précisons cependant que les variations de proportions des types fonctionnels pré-établis (ne rendant donc pas compte de la variabilité phénotypique dans le dispositif d'étude) se révèlent pertinentes pour distinguer les différents modes fertiles (e.g. variation de l'abondance du type C). Cela laisse penser que les variations relatives d'abondance, au moins à l'échelle des groupes fonctionnels de graminées, ont une importance relative supérieure à celle de la variabilité intraspécifique dans la différenciation fonctionnelle des parcelles.

**Même si les données concernant les traits reproducteurs quantitatifs (floraison et PMG) sont moins nombreuses, il semble que ces traits soient nettement moins variables au niveau intraspécifique.** La plupart des traits reproducteurs (plus encore, les modes de dispersion, pollinisation, le cycle de vie ou le type de végétation reproductive) sont en effet plus stables à l'échelle de l'espèce (Cornelissen *et al.* 2003) que les traits végétatifs. La variabilité peut se situer dans le fait de « réussir » ou non à se reproduire par la voie sexuée (suivant l'interaction avec la perturbation) et/ou l'importance relative d'un mode de reproduction (sexuée vs végétative) lorsque les deux sont possibles. La part relative des deux modes de reproduction n'a pas été testée et demanderait à être étudiée.

**La quasi-totalité des traits montre de fortes différences interspécifiques et cette source de variation est particulièrement importante** entre situations fertiles et pacages peu fertiles, qui présentent des espèces « spécialistes » inféodées aux milieux pauvres. Ces espèces présentent des différences intrinsèques et leur présence et/ou leur abondance influence fortement les variations de traits à l'échelle communautaire.

**Les différences de valeurs de traits communautaires peuvent aussi résulter de différences de proportions relatives des formes de croissance lorsque celles-ci présentent des gammes de variation de traits différentes** (e.g. LDMC entre graminées et rosettes, LNCmass et

C/N entre légumineuses et autres formes) **ou des attributs différents**. Ainsi, les différences interparcelles au niveau du mode de pollinisation dépendent directement des proportions relatives des différentes formes de croissance: les graminées ayant plus recours à la pollinisation anémogame que les autres formes dans notre dispositif, les parcelles dominées par les graminées présenteront majoritairement ce mode, sans que cela ait forcément une influence sur la façon dont les espèces et/ou la communauté répond(ent) aux facteurs étudiés. Ces variations probablement plus dues au fait que ces attributs sont associés à d'autres caractéristiques qui elles peuvent être « sélectionnées ». C'est aussi le cas pour le recours ou non à la reproduction végétative ; toutes les graminées du dispositif étant capables de se reproduire par cette voie alors que la majorité des dicotylédones (en nombre d'espèces ou abondance) ne présentent pas de reproduction clonale.

**Les variations induites par les formes de croissance peuvent aussi résulter de sensibilités différentes à un même facteur**, ou plutôt au fait que les espèces n'expérimentent pas forcément les mêmes conditions. Ainsi, l'absence de corrélation entre valeurs communautaires des graminées et des rosettes pour le SLA est peut-être liée à une position dans le couvert qui représente des conditions de croissance différentes, au sein de la même parcelle. Ainsi, les feuilles des rosettes peuvent atteindre une hauteur importante, notamment lorsqu'elles sont érigées (cf graphique de la hauteur, Figure 25). Cependant, la majorité des feuilles est située près du sol alors que pour les graminées elles sont distribuées verticalement et les plus hautes ont probablement plus accès à la lumière (en particulier en situation de forte compétition pour cette ressource). Le SLA est en lien direct avec l'investissement photosynthétique et se révèle très sensible à la disponibilité de la lumière (Poorter and Garnier 1999). Il est donc possible qu'un tel trait se révèle moins pertinent pour rendre compte des variations des facteurs testés lorsque l'on considère les espèces les plus basses.

Un trait peut être plus ou moins pertinent suivant les autres traits avec lesquels il est associé. En effet, la date de floraison n'a peut-être pas la même importance pour des espèces incapables de reproduction végétative (et donc dépendantes de la reproduction sexuée), telles que les dicotylédones étudiées, que pour les autres (e.g. graminées). La date de perturbation n'a probablement pas le même impact sur elles que sur les graminées, suivant le stade phénologique. Les dicotylédones dépendent fortement de l'accomplissement de leur cycle reproducteur avant la perturbation. Ainsi, dans les parcelles fauchées, la majorité des dicotylédones fleurit nettement plus tôt, i.e. avant la fauche, que les graminées (voir annexe 10). Précisons cependant que les dicotylédones pérennes sont moins dépendantes des conditions de l'année précédente que les annuelles (e.g. avancement d'une date d'exploitation en fonction des aléas climatiques, Grime *et al.* 1988).

### 3. Pertinence des différents traits à traduire la réponse des communautés

#### 3.1. Traits végétatifs et reproducteurs

**Au sein de notre dispositif, tout au moins sur la communauté des graminées, les traits végétatifs se sont révélés plus pertinents que les traits reproducteurs considérés pour distinguer les différents traitements. Cela ne signifie pas que la prise en compte des valeurs de traits reproducteurs n'est pas utile pour comprendre la façon dont les espèces se maintiennent dans les prairies étudiées : la reproduction végétative semble être un mode de régénération très efficace. Ce sont les différences de ces traits entre communautés qui ne semblent pas rendre**



**compte de stratégies de réponse claires aux variations des facteurs étudiés.** L'importance relative accordée aux traits végétatifs peut être en partie biaisée au niveau des analyses multivariées puisque seuls deux traits reproducteurs ont été intégrés (floraison et PMG) contre 6 pour les traits végétatifs. Cependant, les valeurs de traits communautaires ont été mesurées pour tous les traits et les variations sont limitées pour ces traits liés à la phase de régénération. Plusieurs hypothèses peuvent être proposées pour expliquer cette situation.

**Ce résultat dépend probablement de l'importance relative des deux gradients testés dans notre dispositif. Le gradient de fertilité est très important et conditionne fortement la réponse de communautés. Le mode d'utilisation ne semble intervenir que dans un deuxième temps dans la structuration. Or, les traits reproducteurs se révèlent souvent plus pertinents dans la réponse à la perturbation** (cf chapitre état des connaissances). Cela rejoint l'analyse de Balent et Duru (1984) sur d'autres prairies pyrénéennes. Ainsi, lorsque le gradient de stress est moins important que le gradient de perturbation, les traits de régénération peuvent se révéler plus pertinents que les traits de la phase établie (cf e.g. sur des pelouses calcicoles méso- à oligotrophes, présentant un très fort gradient de perturbation par le pâturage, Barbaro *et al.* 2000).

**De plus, l'interaction entre les deux facteurs conduit à des comportements similaires et renforcent donc l'importance de la réponse des traits végétatifs. Ainsi, les traits impliqués dans le trade-off acquisition-conservation des ressources, trade-off essentiel dans la réponse à la fertilité, sont aussi utiles pour répondre à la perturbation** (e.g. Smith *et al.* 1996a). En effet, les attributs associés à la forte disponibilité des ressources minérales permettent aussi de se maintenir en situation relativement peu perturbée (parcelles P+) ou en situation de fauche (tardive). Ces traitements représentent des situations où la compétition pour la lumière apparaît comme un facteur structurant essentiel (d'où la sélection par rapport à la hauteur qui « confère » l'effet compétitif (Dietz *et al.* 1998), le SLA et la LDMC) et où la capacité de repousse (permise par un fort taux de croissance) est nécessaire. *A contrario*, les attributs permettant le maintien en milieu pauvre confèrent aussi des avantages en situation pâturée.

Les traits de régénération sont en général plus stables que les traits végétatifs, notamment au niveau intraspécifique. Or les variations de composition floristique ont montré l'existence d'un fort continuum, basé sur le partage de nombreuses espèces communes dont les abondances varient. **Les variations des valeurs communautaires des traits reproducteurs sont donc limitées dans ces situations. De plus, la majorité des espèces (en terme d'abondance comme de nombre d'espèces) partagent une seule modalité pour chaque trait reproducteur. Ainsi, comme dans la plupart des prairies tempérées** (e.g. Bullock *et al.* 2001), **la majorité des espèces sont des herbacées hémicryptophytes pérennes.** De plus, la part la plus importante de la biomasse parcellaire est constituée de graminées capables de reproduction végétative. Il existe un ou deux modes principaux de pollinisation et de dispersion des graines. Les variations possibles entre communautés sont alors relativement fines et les gammes de variation de perturbation ne sont sans doute pas suffisantes pour induire des réponses nettes. C'est aussi ce qu'observent Bullock *et al.* (2001), dans des situations où l'utilisation des parcelles a conduit à filtrer certains types (cf cycle de vie, types biologiques). Cela poussent ces auteurs à préférer l'utilisation de traits quantitatifs et l'analyse de leur variation le long des gradients plutôt que des proportions de groupes (ce qui est le cas pour les traits reproducteurs que nous avons retenus).

**Les traits de régénération sont souvent utilisés pour rendre compte de la réponse à la perturbation** (Diaz and Cabido 1997), **notamment via le lien entre la phénologie et la date, durée et/ou fréquence de perturbation** (Marriott *et al.* 2003). L'impact du pâturage (voire de la fauche) peut avoir des conséquences plus néfastes lorsque la perturbation a lieu pendant la floraison que avant ou après (Rosenthal and Kotanen 1994). Dans notre cas, même en comparant les données phénologiques des espèces et les dates de perturbation, il est difficile de définir les stratégies utilisées (en particulier dans le cas du pâturage qui a lieu à trois moment du cycle). La pertinence limitée des traits reproducteurs dans notre dispositif tient peut-être également au fait qu'il aurait fallu estimer **l'importance relative de la reproduction sexuée et végétative lorsqu'elle existe. La réalisation ou non du cycle reproducteur sexué est susceptible de conditionner aussi le rôle joué par des traits associés aux graines.** Or, les traits reproducteurs ont été mesurés en exclos (floraison, graines) ou issus de flores (présence/absence). Ils ne permettent pas de connaître le « potentiel » des espèces dans les parcelles mais pas ce qui se passe réellement. Les observations de terrain nous ont notamment permis de voir que nettement plus de plantes fleurissaient dans les exclos (non pâturés pendant l'année de mesure) que dans le reste de la parcelle. Certaines dicotylédones parvenaient à fleurir dans la parcelle, notamment des dicotylédones refusées par les animaux (renoncules, rumex...). Il reste donc un part importante de travail sur ces traits reproducteurs et les stratégies utilisées par les plantes en situation d'exploitation agricole.

**Enfin, les stratégies de régénération sont souvent découplées des stratégies liées à la phase adulte** (Grime 1979). Il est donc attendu que les stratégies des deux phases ne concordent pas forcément en terme de réponse. Une même stratégie « phase adulte » (cf traits végétatifs) peut donner lieu à différentes stratégies de régénération (cf chapitre Etats des connaissances, stratégies de Grime).

### 3.2. Qualités des traits

Comme nous l'avons précisé dans l'introduction générale de la thèse, **la pertinence des traits peut aussi être évaluée en terme de spécificité, de sensibilité, de robustesse et de facilité d'utilisation.** Nous allons analyser les différents traits par rapport à ces 4 critères recherchés. Nous continuerons cette analyse sur les différents niveaux de lecture de la communauté étudiés (traits agrégés bien sûr mais aussi espèces et donc groupes déterminés *in situ*, proportion des types fonctionnels C, classes de parcelles établies sur la base du type fonctionnel dominant).

Bien que les **traits végétatifs étudiés** présentent des corrélations plus ou moins importantes entre eux (cf ACP traits et gradient formé par la hauteur, le SLA et la LDMC dans les analyses de coinertie), **ils ne présentent pas tous les mêmes caractéristiques.**

**Ainsi, la hauteur,** malgré sa très forte variabilité intraspécifique et temporelle **se montre très robuste** puisqu'elle parvient à discriminer les différents traitements de la même manière les deux années d'étude. **En terme de spécificité, elle répond principalement à la combinaison des deux facteurs** (peu ou pas de différences entre modes au sein des parcelles fertiles ou entre niveaux de fertilité dans les pacages mais gradient net depuis les F+ vers les P-); ce qui traduit une **bonne sensibilité aux variations des pratiques.** C'est probablement pour cette raison que la hauteur ressort comme premier facteur discriminant dans les analyses multivariées où le gradient de fertilité apparaît couplé au gradient d'utilisation. Par ailleurs, ce trait est un des plus faciles et rapides à mesurer sur le terrain.

La LDMC semble plus sensible aux variations de fertilité à l'échelle des moyennes communautaires. Cependant, les variations de proportions des types fonctionnels pré-établis sur la base de ce trait ne sont pas indépendantes de l'utilisation (notamment types B et C). Suivant le mode de caractérisation utilisé (valeur de trait communautaire ou groupes pré-établis), la spécificité de la LDMC peut donc différer (voir discussion partie 4.4).

**Dans notre situation d'étude, le SLA est spécifique de l'utilisation** (SLA plus élevé en situation de fauche) ; cependant ces résultats sont à considérer avec précaution car les variations ne sont pas cohérentes sur les deux années (**faible robustesse** dans notre étude). Précisons également que le SLA n'est pas non plus un trait facile d'utilisation étant donné les multiples contraintes de mesure.

Les **teneurs en éléments minéraux massiques** permettent de distinguer les espèces de graminées (contribution très forte à l'axe 1 de l'ACP [esp.x traits]) mais en se révèlent pas pertinentes pour rendre compte de leur distribution dans les parcelles du dispositif étudié (cf coinertie en 2003). Les teneurs surfaciques apparaissent moins pertinentes que les traits hauteur-SLA-LDMC dès l'ACP sur les graminées. Ce résultat est en accord avec les différentes études qui montrent que les teneurs surfaciques sont moins bien corrélées aux traits impliqués dans le trade-off acquisition-conservation (taux d'assimilation, RGR) que les teneurs massiques (Reich *et al.* 1992 ; Garnier *et al.* 1999 ; Wright *et al.* 2004). Les valeurs communautaires montrent des tendances différentes entre années et entre modes d'expression de ces teneurs ; ce qui en fait des traits peu robustes. Le LPC, surtout lorsqu'il est exprimé en teneur massique, varie surtout en fonction des modes d'utilisation, reflétant le gradient d'INP. Cela est en accord avec Aerts et Chapin (2000) qui précisent que les teneurs en Phosphore des limbes reflètent surtout la disponibilité en P du milieu. Les teneurs en azote des limbes semblent nettement plus sensibles aux différences de fertilité globale ; ce qui est relativement logique étant donné que l'IFG varie plus en fonction de l'INN. Les différences de résultats des différents traits entre les deux années peuvent aussi s'expliquer par le fait que le gradient de fertilité était plus important en 2004 et/ou que la fertilité était globalement plus forte en 2004. Cela ne devrait pas modifier le classement des parcelles d'un point de vue fonctionnel puisque les parcelles s'ordonnent de la même façon sur la base des indices de fertilité les deux années mais il est possible que cela induisent des nuances différentes en fonction de l'interaction avec l'utilisation.

#### **4. Complémentarité, intérêt et limites des différents niveaux de caractérisation de la végétation**

##### 4.1. Approches floristique et fonctionnelles

Le « découpage » des parcelles en deux voire trois sous-ensembles se retrouve aux différents niveaux d'étude : la composition floristique montre bien l'existence d'un ensemble de communautés fertiles, partageant un pool d'espèces communes, séparé des parcelles pâturées peu fertiles, présentant des espèces « nouvelles » plus spécialistes, par les deux autres traitements « peu fertiles » qui présentent des caractéristiques floristiques intermédiaires (Figure 20). Ces deux traitements, en particulier les prés de fauche de fond de vallée, présentent un plus fort recouvrement floristique avec le premier sous-ensemble. L'analyse RLQ sur les graminées renvoie une ordination similaire sur la base des traits des espèces et des variables descriptives des pratiques. Les trois classes définies à partir des proportions relatives des types fonctionnels de graminées pré-établis distinguent également les parcelles fertiles dominées par des types à stratégie de capture (en

particulier le type A), puis des parcelles moins fertiles fauchées toujours dominées par ces espèces de capture mais avec un glissement plus important en faveur des types B. Enfin, les pacages peu fertiles sont dominés par des espèces de type conservation (types C et D).

#### 4.2. Groupes (émergents, fonctionnels) établis *in situ* vs groupes pré établis

**Les groupes émergents de graminées recouvrent en grande partie les groupes fonctionnels de réponse** déterminés à l'issue de la RLQ. Ces résultats sont en accord avec d'autres études, qui montrent de plus que ce recouvrement est plus fort au niveau des graminées que des dicotylédones (Landsberg *et al.* 1999, Lavorel and McIntyre 1999, McIntyre and Lavorel 2001). Pour les graminées, on retrouve au niveau des groupes émergents comme des groupes fonctionnels de réponse les deux principales stratégies de gestion des ressources identifiées sur la collection sur la base de la LDMC (capture-conservation, cf Figure 19) ; les 4 types n'apparaissent cependant pas aussi nettement. Plusieurs raisons permettent d'expliquer et de nuancer le fait que les groupes établis *in situ* ne soient pas exactement les mêmes que ceux pré-établis. La première tient bien sûr au fait que les deux typologies ne se basent pas sur les mêmes mesures. Sur la collection, la typologie a été établie sur un seul trait (LDMC). De plus, le choix de ce trait (et par conséquent la pertinence de cette typologie) a également été motivé par sa capacité à rendre compte des variations interspécifiques des caractéristiques agronomiques (en conditions de couverts monospécifiques). Dans notre cas, nous nous sommes intéressés uniquement à la réponse aux variations des pratiques. Dans ce cas, la combinaison de trois traits végétatifs s'est avérée la plus pertinente, en particulier en 2003. D'autre part, même en ne considérant que la LDMC, le jeu de données (nombre et identité des espèces) n'est pas strictement le même dans les deux cas de figure. Il est donc délicat de comparer ces deux résultats. Cependant, nous pouvons noter que les groupes 1 et 2 (ou 1' et 2') rassemblent les types C et D i.e. des espèces dites à stratégie de conservation. Par ailleurs, les groupes 3 et 4 (ou 3') d'autre part correspondent aux types A et B, dits à stratégie de capture (à l'exception de *Phleum pratense*). Ainsi, que les espèces soient mesurées en conditions non limitantes ou en situation naturelle, cette distinction reste valable et pertinente à l'échelle spécifique. **De plus, la typologie LDMC établie en conditions de nutrition minérale non limitante permet de rendre compte de différences de composition fonctionnelle entre parcelles en situation naturelle et se montre plus stable entre années que les analyses multivariées** (cf différences de groupes établis entre 2003 et 2004). Elle se révèle plus pertinente que certains traits considérés séparément à l'échelle des moyennes communautaires. **La pertinence de la typologie LDMC est probablement due au fait qu'elle traduit des stratégies, correspondant à de véritables syndromes de traits qui ont une réelle signification écologique.**

#### 4.3. Formes de croissance : représentativité des graminées

Même si les analyses n'ont pas été systématiquement menées sur la communauté entière, il ressort que les formes de croissance ont leur importance. Leurs proportions varient en fonction des traitements et peuvent induire des variations des valeurs de traits communautaires puisque certains traits présentent des valeurs différentes entre formes de croissance. Nous nous sommes focalisés sur la forme de croissance des graminées afin d'analyser les variations des traits au niveau des communautés (que ce soit sur des moyennes communautaires ou des espèces au niveau du multivarié) sans que celles-ci soient « médiées » par des différences de proportions des formes de croissance. Cela a bien sûr été fait aussi pour éviter les erreurs d'interprétation au niveau des

valeurs moyennes communautaires pour des traits tels que la LDMC. Les analyses de corrélation entre valeurs communautaires des graminées et des dicotylédones (ou rosettes) montrent des comportements différents suivant les traits considérés. **Il ne semble donc pas possible d'affirmer que les valeurs de traits des graminées sont systématiquement représentatives de celle de la communauté dans son ensemble.**

Dans l'optique de construction d'outils, le fait que l'on puisse utiliser les graminées comme groupe représentatif implique que leur comportement (variation des traits en fonction des gradients) soit identique à celui des autres formes de croissance. Si les valeurs de traits varient de la même façon mais que les formes de croissance présentent un décalage de gamme de valeurs, cela pose problème si on veut une valeur absolue du trait à l'échelle de la communauté à des fins de gestion (e.g. date de floraison pour déterminer la date de fauche au moment du pic de production). Si l'on recherche plus un classement relatif des parcelles, on peut retenir une seule forme de croissance, même si les valeurs de traits de cette forme sont systématiquement inférieures ou supérieures à celles d'une autre forme, à condition que leurs variations convergent (cf cas b, Figure 15, cas de la LDMC). Dans ces cas de figure il est même conseillé de ne mesurer qu'une forme de croissance pour éviter des biais lors de l'interprétation (cf Figure 6, chapitre Etat des connaissances). Enfin, si le trait cumule plusieurs sources de variation (comportement différent entre formes de croissance, proportions différentes, décalages de valeurs), il semble préférable de ne pas l'utiliser pour le diagnostic.

#### 4.4. Espèces, groupes, moyennes communautaires

Les trois principaux niveaux de lecture conduisent globalement aux mêmes conclusions quant à l'importance des différents facteurs et aux traits discriminants. **Les différences se situent plus ensuite dans le niveau de détail que l'on souhaite obtenir (en lien avec l'objectif fondamental ou appliqué), la robustesse ou la facilité d'utilisation.** Les caractéristiques de ces différents niveaux sont résumées dans le Tableau 20.

**Tableau 20 : Evaluation des différents indicateurs ou modes de caractérisation de la végétation en fonction des 3 principales qualités recherchées : sensibilité, robustesse et facilité d'utilisation.** Ici, les qualités sont évaluées par rapport à la relation « indicateurs-descripteurs des pratiques ». Les signes + et – indiquent si l'indicateur utilisé présente ou non la qualité recherchée.

Qualités recherchées	Proportion des groupes fonctionnels <i>in situ</i>	Groupes pré-établis (typologie LDMC)		Traits agrégés
		Proportion de Type C	Classes de parcelles (type fonctionnel dominant)	1. Hauteur 2. LDMC 3. Floraison
<b>Spécificité</b> (fonction du facteur auquel "répond" l'indicateur)	Fertilité + Utilisation	Fertilité + Utilisation	Fertilité (+ Utilisation)	1. Fertilité + Utilisation 2. Fertilité 3. Utilisation
<b>Sensibilité</b> (aux variations des descripteurs des pratiques)	+	++	+	++
<b>Robustesse</b> (stabilité des classements entre années)	-	++	++	++
<b>Facilité d'utilisation</b>	-	+	++	-

L'approche « espèces » et les moyennes communautaires montrent une certaine homogénéité fonctionnelle au niveau du dispositif. Cela est dû au fait que les espèces dominantes sont quasiment les mêmes dans les parcelles fertiles et que les mécanismes d'action des différents types de perturbation ne doivent pas être suffisamment contrastés pour « contrebalancer » l'effet de la fertilité (via la compétition pour la lumière). Cependant, l'analyse de la proportion relative des groupes fonctionnels de graminées (LDMC collection) montre qu'il existe de légères différences de diversité intraparcellaire entre les traitements fertiles. Ainsi, le type A domine dans quasiment toutes les parcelles fertiles mais le type C est présent dans les pacages alors qu'il est quasiment absent dans les prés de fauche de fond de vallée. La perturbation créée par le pâturage ne suffit donc pas pour différencier nettement la végétation mais induit des variations ténues.

L'approche multivariée utilisée incluant les valeurs moyennes des espèces n'intègre pas explicitement la variabilité intraspécifique induite par les variations des facteurs écologiques considérés. Elle n'est prise en compte que dans le sens où la moyenne est calculée à partir de mesures effectuées dans des parcelles différentes (différence avec les mesures réalisées en conditions non limitantes). Comme nous l'avons dit précédemment, cela peut limiter les différences entre communautés présentant une composition floristique proche. Cependant, la variabilité intraspécifique peut aussi créer un « bruit de fond » lorsque toutes les espèces ne varient pas de manière similaire. La principale limite de ce niveau de lecture, outre le fait qu'il est coûteux en terme de mesures, réside plus dans la complexité de manipulation des analyses (i.e. difficulté d'utilisation) et la variabilité entre années suivant le jeu de données utilisé (espèces et parcelles échantillonnées). Ainsi, les groupes émergents ou fonctionnels déterminés sur les deux années de mesure ne sont pas identiques (faible robustesse). **L'approche « espèces » (ou groupes *in situ*) est donc intéressante pour la compréhension du fonctionnement (approche cognitive) mais pas appropriée à une optique appliquée.**

**La caractérisation par des proportions relatives des types fonctionnels déterminés sur la LDMC mesurée en collection se montre nettement plus robuste** et traduit les mêmes tendances (cf Tableau 20). **Elle implique un minimum de connaissances botaniques puisque il faut estimer les espèces de graminées présentes** (si possible, leurs abondances). Cependant, le relevé ne concerne pas toutes les espèces et limite donc le temps passé sur le terrain. Cette caractérisation est nettement plus simple à utiliser et interpréter que l'approche « espèces » : seulement 4 groupes fonctionnels dont les sensibilités aux facteurs écologiques sont relativement connues. De plus, les proportions des types, en particulier celles des types C et D sont très bien corrélées avec les valeurs de LDMC communautaires (cf Tableau 21). Le choix du diagnostic sur la base du type dominant (système de classes) ou d'un seul type (type C) est ensuite plus lié au degré de précision que l'on recherche. Le premier permettra de déterminer les grands groupes de parcelles en lien avec la fertilité et la compétition pour la lumière. Le second permettra de distinguer des différences plus fines, liées notamment à l'utilisation, au sein de ces sous-ensembles comme sur l'ensemble du dispositif. Précisons également que l'attribution d'une parcelle à une classe est plus facile et moins coûteuse en temps puisqu'il suffit de déterminer le type de graminées dominant (sans forcément préciser l'abondance).

**Tableau 21 : Corrélations de rang (Spearman) entre proportions des types fonctionnels déterminés en collection sur la base de la LDMC et les valeurs communautaires mesurées *in situ*.**ns: non significatif ; a :  $p < 0.1$  ; \* :  $p < 0.05$  ; \*\* :  $p < 0.01$  ; \*\*\* :  $p < 0.001$ 

	LDMC comm. 2003	LDMC comm. 2004
Proportions type A	ns	-0.44 (a)
Proportions type B	-0.58*	-0.48*
Proportions type C	0.66**	0.52*
Proportions type D	0.64**	0.74***

Enfin, les valeurs moyennes communautaires représentent un niveau de lecture très global qui demande à connaître les subtilités des variations des traits considérés pour éviter les erreurs de diagnostic (e.g. LDMC) ; ceci implique donc une faible facilité d'utilisation (mesures et interprétation). Nuancions malgré tout ce résultat pour la hauteur qui peut être mesurée nettement plus facilement que les autres traits. Par ailleurs, certains traits communautaires (hauteur en particulier) ont tendance à varier en fonction des deux facteurs, fertilité et utilisation. Il est alors difficile de pouvoir dissocier les effets de chaque facteur pour la gestion.

## 5. Conclusion : pertinence de l'approche fonctionnelle en situation agricole

L'approche fonctionnelle se révèle pertinente pour rendre compte de la réponse des plantes aux pratiques sur des parcelles agricoles où la gamme de situations étudiées est relativement réduite, tout au moins en terme d'utilisation. Des relations entre la flore, la composition fonctionnelle et les pratiques ont été établies. Les deux stratégies, capture et conservation, définies notamment par les traits de la phase végétative (traits foliaires et hauteur) se sont révélées particulièrement pertinentes dans la compréhension de la réponse aux gradients de fertilité, comme dans de nombreuses études. Elles semblent aussi pertinentes dans le cadre de la réponse à la perturbation dans notre cas d'étude, comme cela a aussi pu être démontré dans certaines situations (e.g. Vandvik and Birks 2002). Dans les parcelles fertiles, quel que soit le mode d'utilisation, les espèces à stratégie de capture dominant, du fait d'une sélection forte des attributs permettant de se maintenir en situation de compétition forte pour la lumière. Ces espèces dominant dans les pacages et les prés de fauche fertiles probablement grâce à une certaine tolérance (capacité de repousse, méristèmes situés au bas des talles) ; tolérance permise par des attributs associés à l'acquisition rapide des ressources. Les pacages fertiles présentent malgré tout une proportion non négligeable d'espèces présentant plutôt une stratégie d'évitement (plus petite taille, plus forte LDMC...), assimilable à une stratégie d'évitement. Cette coexistence semble s'expliquer par la modification des interactions compétitives permise par un pâturage peu intense et/ou peu sélectif. A l'opposé, les pacages peu fertiles sont dominés par des espèces à stratégie de conservation. Les gammes de variation des traits restent faibles puisque les espèces ne sont pas extrêmement différentes d'une parcelle à l'autre (sauf dans les pacages P-). Suivant les communautés comparées (position sur le gradient), les différences de valeurs de traits entre communautés semblent résulter plus de variations intraspécifique et/ou d'abondance relative entre espèces proches (au sein des parcelles fertiles) ; la part de variation attribuée aux différences interspécifiques (changement d'espèces et donc de valeurs de traits) est probablement plus important lorsque l'on intègre les pacages peu fertiles. Le continuum important de végétation, en lien avec le couplage des modes d'utilisation et de la fertilité, rend plus délicate l'identification de patrons de réponse nets. Ce continuum se retrouve

également au niveau des types fonctionnels (passage le long du gradient unidimensionnel de prairies dominées par les types A (+B), puis A+B+C, B+C et enfin C+D). Les typologies fonctionnelles de prairies doivent prendre en compte l'existence de ce continuum ; ce qui rejoint l'idée émise par Wright *et al.* (2004) qui proposent de s'intéresser plus au continuum de variation (e.g. spectre unique d'économie des feuilles) qu'au découpage en stratégies très distinctes. Les deux approches ne sont cependant pas exclusives (cf types fonctionnels LDMC).



## **Chapitre II**

### **Variations de diversités spécifique et fonctionnelle intra-communautaires en réponse aux variations des pratiques**



## Chapitre II : Variations de diversités spécifique et fonctionnelle intra-communautaires en réponse aux variations des pratiques

### Introduction

De nombreux travaux s'intéressent aux relations entre diversité biologique et fonctionnement de l'écosystème (productivité, résilience, etc). Une importante controverse a été alimentée par certains de ces travaux au sujet de la méthodologie employée pour étudier ces relations (e.g. pour le lien avec la productivité Hector *et al.* 1999, Huston *et al.* 2000)<sup>82</sup>. Ces travaux posent également le problème de l'emploi de termes génériques (biodiversité, propriétés de l'écosystème), pouvant désigner des réalités (et donc des processus) très différentes d'une étude à l'autre (pour la stabilité, voir la synthèse de Grimm and Wissel 1997). La comparaison entre études est ainsi extrêmement dépendante de la définition précise de ces termes. Certains auteurs ont insisté sur le fait que toutes les propriétés de l'écosystème (productivité, décomposition de la litière, stabilité, résilience...) ne sont pas forcément affectées de la même manière par une modification de la « biodiversité » ; toutes les espèces n'étant pas forcément équivalentes d'un point de vue fonctionnel (hypothèses d'idiosyncrasie, d'espèces « rivet », « clés de voûte »...).

Si l'ambiguïté sémantique est généralement vite levée en ce qui concerne le terme « propriété » de l'écosystème, elle l'est plus difficilement concernant le terme « biodiversité ». **Par convention, le terme « biodiversité » renvoie à trois principaux niveaux d'organisation : la diversité génétique, la diversité des espèces (taxonomique) et la diversité écologique (écosystèmes)**<sup>83</sup> (Noss 1990). Dans de nombreux articles, c'est à la notion de diversité spécifique qu'il est souvent fait référence, plus rarement à celle de diversité fonctionnelle<sup>84</sup>. **Il est aujourd'hui admis que l'impact de la biodiversité sur le fonctionnement de l'écosystème passe plus par la diversité fonctionnelle que par la diversité spécifique** (Tilman *et al.* 1997, Diaz and Cabido 2001, Petchey *et al.* 2004). La diversité spécifique peut cependant être utilisée comme substitut (indicateur) de la diversité fonctionnelle s'il existe un lien linéaire entre diversité spécifique et fonctionnelle (Diaz et Cabido 2001). Il est donc essentiel d'étudier ce lien. C'est l'objectif de ce chapitre. L'analyse de ce lien passe également par l'analyse des variations de ces deux types de diversité en fonction des facteurs écologiques, en se plaçant aux mêmes échelles d'analyse. En effet, les variations de diversité spécifique intra-communautaire le long de gradients écologiques ont fait l'objet de nombreuses études alors que l'approche fonctionnelle se situe plus souvent au niveau intercommunautaire. Ce sont plus les variations de moyennes communautaires, les différences de traits le long d'un gradient ou les différences entre groupes fonctionnels dominants qui sont étudiées que les variations de diversité fonctionnelle intra-communauté. L'analyse des relations entre diversité et facteurs écologiques contribue ainsi au deuxième objectif des études s'intéressant à la relation diversité-fonctionnement de l'écosystème, à savoir prédire l'évolution des écosystèmes face aux changements environnementaux (Bengtsson 1998).

**La diversité spécifique peut être évaluée par différents indices, décrivant chacun une dimension particulière de cette diversité** (cf richesse spécifique, équitabilité, indices plus

<sup>82</sup> La controverse concernait surtout les conditions de manipulation expérimentale de cette « biodiversité » (e.g. « sampling effect ») et les biais à éviter pour évaluer son impact réel (cf « overyielding »)

<sup>83</sup> Un quatrième niveau peut être distingué si l'on intègre l'échelle du paysage (Noss 1990)

<sup>84</sup> elle est souvent sous-entendue, implicitement, sous le terme diversité spécifique mais rarement caractérisée.

« synthétiques » de Shannon-Weaver ou de Simpson, etc). Le problème est encore plus délicat pour la diversité fonctionnelle, concept plus récent et plus complexe. Cette évaluation pose notamment la question de l'entité de référence (populations, groupes fonctionnels pré-définis, ...) et du choix des traits fonctionnels mobilisés ; ce choix étant dépendant du contexte et des objectifs de l'étude (McIntyre *et al.* 1999). Plusieurs études théoriques ont cherché à définir des indices de diversité fonctionnelle et tester leurs conditions de variation ; en particulier l'influence du nombre d'entités considérées ou la répartition des abondances (Walker *et al.* 1999, Petchey and Gaston 2002, Mason *et al.* 2003, Petchey *et al.* 2004, Mason *et al.* 2005). Ces approches divergent sur certains aspects (nombre de traits considérés, outils mathématiques mobilisés, etc). Ces approches théoriques récentes commencent à peine à être testées en conditions réelles. Les travaux présentés dans ce chapitre contribuent à ce test en mobilisant un dispositif de 18 parcelles agricoles. Dans ce cas d'étude, nous avons choisi un indice synthétique de diversité fonctionnelle (DF) (Mason *et al.* 2003), un indice de richesse fonctionnelle (RF) (Mason *et al.* 2005) et un indice de « régularité » de la distribution des valeurs de traits dans la communauté (FRO) (Mouillot *et al.* 2005). Ces indices ont été calculés pour des traits considérés comme importants par rapport au fonctionnement des parcelles étudiées, en terme de réponse (*sensu* Lavorel and Garnier 2002) des communautés aux gradients testés (hauteur, LDMC, SLA, voir chapitre I et Cruz *et al.* 2002). Bien que nous ne traitons pas le lien avec les propriétés écosystémiques dans ce chapitre, nous avons aussi mesuré ces indices sur des traits d'effet, notamment la date de floraison (e.g. lien entre phénologie et souplesse d'exploitation, Ansquer *et al.* 2004, Duru *et al.* 2006 (sous presse)). Ces résultats pourront contribuer à des travaux futurs sur ces aspects.

**La deuxième question met l'accent sur le lien entre ces deux types de diversité et leur dépendance (variations conjointes ou non).** Les valeurs de traits étant portées par des espèces, leur abondance relative au sein d'une communauté est susceptible d'avoir un impact sur la distribution des valeurs de traits au sein d'une communauté. On peut notamment s'attendre à des patrons de distribution de valeurs de traits dépendants de l'équitabilité spécifique lorsque celle-ci est faible i.e. que certaines espèces dominent très largement. On peut aussi s'attendre à ce que les parcelles les plus riches en espèces présentent potentiellement plus de valeurs de traits différentes. Par ailleurs, les traits ne répondent pas tous de la même façon aux variations des facteurs écologiques (cf chapitre I). Suivant les traits et les facteurs considérés, on peut donc s'attendre à des relations variables entre diversités spécifique et fonctionnelle.

**L'objectif de ce chapitre est de caractériser les diversités spécifique et fonctionnelle intra-communautaires en réponse aux variations de fertilité et d'utilisation et d'examiner les relations entre les différentes « mesures » de diversité** (composantes des indices de diversité, indices de diversité fonctionnelle et spécifique).

Quatre principales questions seront ainsi posées dans cette étude et structureront notre analyse:

- Comment les diversités spécifique et fonctionnelle répondent-elles aux variations de facteurs écologiques (ici fertilité et utilisation) ?
- Les variations de diversité fonctionnelle sont-elles liées à celles de diversité spécifique ?
- Peut-on parler « d'une » diversité fonctionnelle comme cela est possible pour la diversité spécifique?
- L'analyse des variations de diversité permet-elle d'identifier les facteurs structurant les communautés étudiées ?

Après avoir présenté les paramètres retenus dans cette étude pour évaluer les diversités spécifique et fonctionnelle et les raisons de ces choix, nous nous attacherons à décrire les variations des indices de diversité en réponse aux facteurs écologiques testés. Les mêmes analyses seront réalisées sur la diversité fonctionnelle. Certains traits étant sensibles aux variations des facteurs écologiques mais aussi aux formes de croissance (e.g. LDMC entre rosettes et graminées), il nous a semblé important de tester l'influence de la diversité des formes de croissance sur la diversité fonctionnelle. Une analyse comparative de deux niveaux de lecture (communauté entière ou graminées seules) sera notamment réalisée pour détailler cet aspect. Dans un second temps, nous mettrons en relation les variations de diversité fonctionnelle avec celles des composantes de la diversité spécifique. **Ces analyses permettront également de tester la pertinence des indices utilisés et les aspects méthodologiques (indices de diversité fonctionnelle, représentativité des graminées, influence des formes de croissance) seront discutés.**

## Matériel et méthodes

*Le dispositif est celui d'Ercé, composé de 18 parcelles réparties en 6 traitements couplant fertilité et utilisation (voir chapitre présentation du dispositif). Les données de traits et de composition botanique mobilisées correspondent aux deux années d'étude (2003 et 2004). Les relevés botaniques ont été réalisés sur une surface d'environ 35 m<sup>2</sup>.*

### 1. Indices de diversité spécifique

Trois variables, calculées au niveau de chaque parcelle, ont été mobilisées pour rendre compte de la diversité spécifique (Whittaker 1972). Les deux premières correspondent aux deux composantes de la diversité spécifique à proprement parler (Smith and Wilson 1996), c'est-à-dire :

- **la richesse spécifique (N)** est définie par le nombre total d'espèces présentes dans une parcelle
- **l'équitabilité** <sup>85</sup> (**E**) correspond au rapport:  $H / \ln N$  où H est l'indice de Shannon-Weaver (cf ci-dessous). E varie entre 0 et 1 (1 représentant la situation où toutes les espèces sont présentes dans des proportions équivalentes).
- **l'indice de Shannon-Weaver (H)**, un des indices les plus couramment utilisés, calculé via la formule suivante (Shannon 1949):

$$\sum_{i=1}^N w_i \times \ln w_i \text{ où } w_i \text{ est l'abondance relative de l'espèce } i \text{ dans une parcelle donnée.}$$

L'indice de Shannon fournit une mesure standardisée de la diversité spécifique. La diversité spécifique augmente lorsque la richesse spécifique et/ou l'équitabilité augmente. Bien que cet indice synthétique intègre plus d'informations que N et E, les deux composantes ont également été conservées afin de distinguer les différentes sources de variation de la diversité spécifique.

### 2. Diversité fonctionnelle

---

<sup>85</sup> Le terme équitabilité français renvoie au terme « evenness »

**La diversité fonctionnelle intracommunautaire permet d'évaluer le degré de différenciation des niches écologiques au sein d'une communauté** (Mason *et al.* 2005). **Cette diversité peut être évaluée de différentes manières.** L'une d'entre elles est la richesse fonctionnelle i.e. le **nombre de groupes fonctionnels** présents (Tilman 2001). On voit ici l'analogie avec la richesse spécifique comme estimateur de la diversité spécifique. Cependant, cette mesure n'a pas été retenue pour diverses raisons. Tout d'abord, elle est extrêmement dépendante de la façon dont ces groupes sont définis (traits retenus, méthodes statistiques employées pour définir ces groupes, etc) (e.g. Petchey and Gaston 2002). Ensuite, aucun poids n'est accordé à l'importance relative de chaque groupe (via l'abondance), ce qui remet en question la « mass ratio hypothesis » (Grime 1998) selon laquelle toutes les espèces n'ont pas la même influence sur le fonctionnement de l'écosystème, du fait des différences d'abondance. De plus, le fait de fonctionner sur la base de groupes suppose que la variation des traits intra-groupe est non seulement inférieure à la variation inter-groupe (ce qui n'est bien sûr pas remis en question ici) mais nulle (Mason *et al.* 2003) ; ce qui, par contre, est plus discutable. Enfin, en simplifiant les communautés sous forme de groupes, le nombre d'unités de « référence » est sensiblement réduit ; ce qui n'est pas le cas pour les espèces dans le cas de la diversité spécifique. Le faible nombre d'entités réduit l'amplitude de variation de la diversité fonctionnelle évaluée par cette méthode et donc sa capacité à discriminer différentes communautés.

**Nous avons donc préféré une mesure de diversité fonctionnelle basée non pas sur des groupes fonctionnels définis a priori mais plus sur la « variation des espèces au sein de l'espace des traits »** (Petchey and Gaston 2002). Trois indices basés sur ce principe ont pu être répertoriés (Walker *et al.* 1999, Petchey and Gaston 2002, Mason *et al.* 2003). Les méthodes de calculs diffèrent selon que les traits sont considérés séparément ou non, que l'abondance relative de chaque espèce est prise en compte ou non, etc. **Dans cette étude, nous avons retenu celui proposé par Mason *et al.* (2003) pour les raisons suivantes :**

- il intègre l'abondance relative des espèces et équivaut donc à une « variance pondérée » des traits dans chaque parcelle ; d'où une certaine analogie avec l'équitabilité spécifique
- il n'est pas forcément dépendant du nombre d'espèces puisque les espèces présentant exactement les mêmes valeurs de traits seront considérées comme une seule et même entité fonctionnelle
- il permet d'intégrer les traits quantitatifs i.e. à variations continues (il n'oblige donc pas à déterminer des classes plus ou moins arbitraires, avec le risque de perdre une partie de la variation)
- il est standardisé : l'unité ou la gamme de variation de chaque trait n'a a priori pas d'impact sur la mesure; les valeurs sont comprises entre 0 et 1

Cependant, **contrairement aux deux autres indices, il ne permet pas de mesurer une diversité fonctionnelle globale en associant différents traits**, si ce n'est en calculant la moyenne des indices de chaque trait pour chaque parcelle. Soulignons malgré tout que la prise en compte simultanée de plusieurs traits pose des problèmes, non clairement résolus par les autres approches, vis-à-vis du nombre de traits à prendre en compte, de leur pondération éventuelle, de leur éventuelle redondance, etc.

L'indice de diversité fonctionnelle (DF) se calcule à l'aide de la formule suivante :

$$DF = (2/\pi) \times \arctan 5V \text{ avec } V = \sum_{i=1}^{N'} w_i \times (\ln x_i - \overline{\ln x})^2 \text{ et } \overline{\ln x} = \sum_{i=1}^{N'} w_i \times \ln x_i \quad (86)$$

où  $x_i$  est la valeur du trait pour l'espèce  $i$ ,  $w_i$  son abondance relative et  $N'$  le nombre d'espèces. Attention, ici  $N'$  ne prend en compte que les espèces mesurées et non pas l'ensemble des espèces présentes  $N$  comme dans le cas de la richesse spécifique.

**En règle générale, pour un même nombre d'espèces et les mêmes valeurs de traits, la diversité fonctionnelle calculée par cet indice est plus forte si les valeurs extrêmes sont portées par des espèces présentes en proportions non négligeables (Mason *et al.* 2003).** Des valeurs moyennes portées par quelques espèces majoritaires conduit donc à une baisse de diversité fonctionnelle. **La diversité augmente également si la variation autour de la moyenne est importante.**

**Cet indice a été calculé pour quatre traits fonctionnels.** Le premier est relatif à la phase de régénération (date de floraison), les trois autres à la phase végétative. Il s'agit de la hauteur végétative de la plante, du SLA et de la LDMC<sup>87</sup>. Les valeurs de traits utilisées sont les valeurs moyennes des espèces dans chaque parcelle i.e. les valeurs des populations. La diversité fonctionnelle a été calculée sur l'ensemble des espèces mesurées (minimum 80% de la biomasse de chaque parcelle) ainsi que sur le sous-ensemble des graminées. Pour éviter tout biais mathématique, les abondances spécifiques ont toutes été recalculées pour que la somme des abondances des espèces mesurées soit égale à 100% dans toutes les parcelles.

**Par analogie avec la diversité spécifique, nous avons choisi de décomposer la diversité fonctionnelle en deux variables complémentaires** (comme proposé récemment par Mason *et al.* 2005). Ces deux composantes de la diversité fonctionnelle doivent, théoriquement, varier indépendamment l'une de l'autre.

**La première composante correspond à la richesse fonctionnelle (RF).** Cette richesse est définie comme « la proportion de l'espace fonctionnel occupé par une espèce dans une communauté donnée » (Mason *et al.* 2005). Cette mesure exprime l'amplitude de variation relative des valeurs de traits à l'échelle du dispositif (Mouillot *et al.* 2005), comme l'indique la formule suivante :

$$RF_{it} = \frac{SF_{it}}{R_t}$$

$RF_{it}$  représente la richesse fonctionnelle du trait  $t$  dans la communauté  $i$ .  $SF_{it}$  correspond à l'espace occupé par l'espèce dans la communauté (i.e. l'amplitude de variation du trait  $t$  dans cette communauté) et  $R_t$  l'amplitude de variation du trait maximale. Dans notre cas, cette amplitude est celle mesurée sur le dispositif entier (18 parcelles).

**La deuxième composante de la diversité fonctionnelle est l'équitabilité fonctionnelle.** L'indice de régularité fonctionnelle FRO permet d'estimer cette composante (Mouillot *et al.* 2005). Cet indice mesure rend compte de la régularité de la distribution des traits au sein de la communauté. Cette régularité dépend à la fois de « l'espace » entre les différentes espèces présentes (prises deux

<sup>86</sup>  $\overline{\ln x}$  équivaut à une moyenne logarithmique pondérée par l'abondance relative des espèces

<sup>87</sup> Pour plus d'informations sur le protocole de mesure des traits, se reporter au chapitre Présentation du dispositif.

à deux) en terme de valeurs de traits et d'abondance. Les formules suivantes permettent de comprendre les données intégrées dans le calcul de l'indice final FRO:

$EW_{i,i+1} = |C_{i+1} - C_i| / (A_{i+1} + A_i)$  avec  $C_i$  et  $A_i$  sont respectivement la valeur du trait et l'abondance relative de l'espèce  $i$ . Pour ce calcul, les espèces sont ordonnées par ordre croissant de valeurs de traits.

$PEW_{i,i+1} = EW_{i,i+1} / \sum_{i=1}^{N'-1} EW_{i,i+1}$  correspond à la différence relative de trait (pondérée par les abondances) entre les espèces  $i$  et  $i+1$ .

Enfin,  $FRO = \sum_{i=1}^{N'-1} \min(PEW_{i,i+1}, 1/(N'-1))$ ,  $N'$  étant le nombre d'espèces mesurées dans la communauté.

**Pour résumer, FRO est maximal dans une communauté donnée lorsque les valeurs de traits spécifiques sont réparties régulièrement dans la communauté et que chaque espèce est présente dans la même proportion (lien avec l'équitabilité spécifique) (Mouillot *et al.* 2005).** La régularité fonctionnelle dépend donc à la fois de la différence de valeurs de traits entre deux espèces mais aussi de leurs abondances respectives.

Comme pour la diversité fonctionnelle, ces indices (FR and FRO) seront calculés pour chacun des traits étudiés.

*Le nombre d'espèces mesurées ( $N'$ ) est significativement corrélé au nombre d'espèces présentes ( $N$ ) dans les parcelles ( $p < 0.001$ ;  $r = 0.87$ ); ceci permet de dire que notre échantillonnage, en terme de nombre d'espèces, est représentatif de la communauté. La somme des abondances des espèces mesurées varie entre 75% et 99% de la biomasse totale. Comme pour la communauté entière, des corrélations entre le nombre d'espèces de graminées présentes et le nombre d'espèces mesurées ainsi que sur les abondances ont été réalisées. La corrélation sur le nombre, bien que très significative ( $p < 0.01$ ), est plus faible que précédemment ( $r = 0.69$ ). Par contre, celle effectuée sur les abondances est très significative ( $p < 0.001$ ;  $r = 0.96$ ). Cela est probablement dû au fait que certaines graminées extrêmement minoritaires (abondances  $< 2\%$ ) n'ont pas été mesurées.*

### 3. Distribution des valeurs de traits

Dans un souci de représentation graphique de la diversité fonctionnelle des prairies étudiées ainsi que pour aider à interpréter (de manière qualitative) les différences de valeurs des différents indices, nous avons représenté toutes les valeurs de trait des espèces par parcelle en fonction de leur abondance. Seuls les graphiques relatifs à la LDMC seront présentés dans le corps de ce chapitre, ceux de la hauteur sont placés en annexe 12.

### 4. Analyses statistiques

Des tests de corrélations de Pearson ont été effectués à l'échelle parcellaire (18 parcelles) pour analyser les liens entre indices de diversité spécifique et fonctionnelle ainsi qu'avec les descripteurs des pratiques (IFG, taux et date de prélèvement). Des tests univariés (type anova)



seront également réalisés entre parcelles fertiles afin de tester l'effet utilisation (3 modes) ainsi qu'entre niveaux de fertilité (+ et -) au sein des pacages.

Deux années de mesure ont été utilisées. Nous nous appuierons en priorité sur les résultats communs aux deux années et préciserons dans un deuxième temps les variations éventuelles.

Afin de voir si le rapport des abondances relatives de rosettes et graminées (RG)<sup>88</sup> est en partie responsable des variations de diversité fonctionnelle (au-delà du lien qui peut exister entre les variations de ce rapport et les facteurs écologiques), des analyses de type « stepwise regression » faisant intervenir les facteurs IFG, taux, date et RG ont été réalisées sur les valeurs de diversité relatives à la communauté entière et aux graminées seules. Ces analyses permettent de voir aussi si les variations dues au rapport RG sont liées uniquement aux formes de croissance et/ou au fait que la diversité répond aux facteurs du milieu qui agissent également sur le rapport RG (lien indirect). Si la variation du rapport RG explique une partie de la variation de diversité sur la communauté entière mais que cette relation disparaît sur la communauté des graminées, cela signifie que l'influence des facteurs du milieu sur la diversité passe principalement par une variation des proportions de formes de croissance aux caractéristiques différentes (LDMC, hauteur...).

## Résultats

### 1. Diversité spécifique

#### 1.1. Relations entre les différents indices de diversité spécifique

**Les variations de diversité spécifique (mesurée par l'indice de Shannon) résultent à la fois de variations de richesse spécifique (N) et d'équitabilité (E).** Ces deux indices sont ainsi fortement corrélés positivement avec l'indice de Shannon (H) (cf Tableau 22). Les variations de diversité spécifique semblent plus liées à des variations d'équitabilité que de richesse spécifique en 2003 alors qu'en 2004 les deux composantes semblent jouer un rôle équivalent. **Par ailleurs, il n'existe aucun lien statistique significatif entre les variations du nombre d'espèces présentes (N) et celles des proportions relatives (E).**

**Les résultats obtenus sur la communauté des graminées sont très comparables à ceux obtenus sur la communauté entière**, à ceci près que la relation entre N et H y est plus faible en 2003 (cf Tableau 22). Enfin, les corrélations entre indices calculés sur la communauté totale et sur les graminées sont très significatives en 2003 ( $p < 0.001$ ) :  $r = 0.92$  pour l'équitabilité et  $r = 0.87$  pour H et la richesse spécifique. Elles le sont un peu moins en 2004 :  $r = 0.67$  ;  $p < 0.01$  pour la richesse spécifique et  $r = 0.53$  ;  $p < 0.05$  pour Shannon.

---

<sup>88</sup> Pour plus d'information sur cet indice et ses variations, voir chapitre Présentation du dispositif

**Tableau 22 : Corrélations (p, r Pearson) entre les 3 indices de diversité spécifique calculés en 2003 et 2004, à l'échelle de la parcelle, à deux niveaux : celui de la communauté entière (= toutes espèces) et celui de la communauté des graminées.**

N= Richesse spécifique ; E= Equitabilité ; \*: p<0.05 ; \*\* : p<0.01 ; \*\*\* : p<0.001 ; ns : corrélation non significative

		Toutes espèces		Graminées	
		N	E	N	E
2003	E	ns		E	ns
	Shannon	*** 0.73	*** 0.88	Shannon	* 0.56      *** 0.82
2004	E	ns		E	ns
	Shannon	*** 0.83	*** 0.85	Shannon	*** 0.80      *** 0.87

### 1.2. Variations de la diversité spécifique en fonction des facteurs écologiques

Les résultats relatifs à la communauté sont présentés dans un premier temps. L'effet des formes de croissance (notamment via les résultats sur les graminées) sera présenté ensuite.

La prise en compte des descripteurs de l'utilisation (taux de prélèvement et date) n'améliore la relation entre indices et facteurs (i.e. la part de variation expliquée par les facteurs via le R<sup>2</sup>) que pour N et E calculés sur la communauté entière en 2004 (corrélation IFG et date pour N, R<sup>2</sup>=0.82 ; corrélation avec IFG et taux pour E, R<sup>2</sup>= 0.64). Cependant, même dans ces cas-là, l'IFG reste le facteur principal de variation. Aussi, seules les variations en fonction de l'IFG sont présentées dans le Tableau 23.

**Les variations de richesse spécifique sont essentiellement dues à des variations du niveau de fertilité global (IFG)** (p<0.001 ; R<sup>2</sup> compris entre 0.72 et 0.83; cf Tableau 23). **Le nombre d'espèces moyen par parcelle diminue ainsi sensiblement lorsque la fertilité augmente.** Cet effet « fertilité » se retrouve au sein des pacages entre les deux niveaux de fertilité (cf Tableau 23). Il n'existe aucune différence significative de richesse spécifique entre différents modes d'utilisation lorsque la fertilité est forte. A l'échelle du dispositif, le nombre total d'espèces présentes oppose donc les traitements fertiles (17 ± 1.3 dans les prés de fauche fertiles) aux peu fertiles (pacages P- avec 37 espèces ± 1.7 ; voir Figure 29). Le nombre total d'espèces présentes sur le dispositif est de 92 en 2003 et de 84 en 2004. Le nombre d'espèces présentes dans chaque parcelle représente donc dans notre dispositif entre 15 et 45 % du pool total d'espèces.

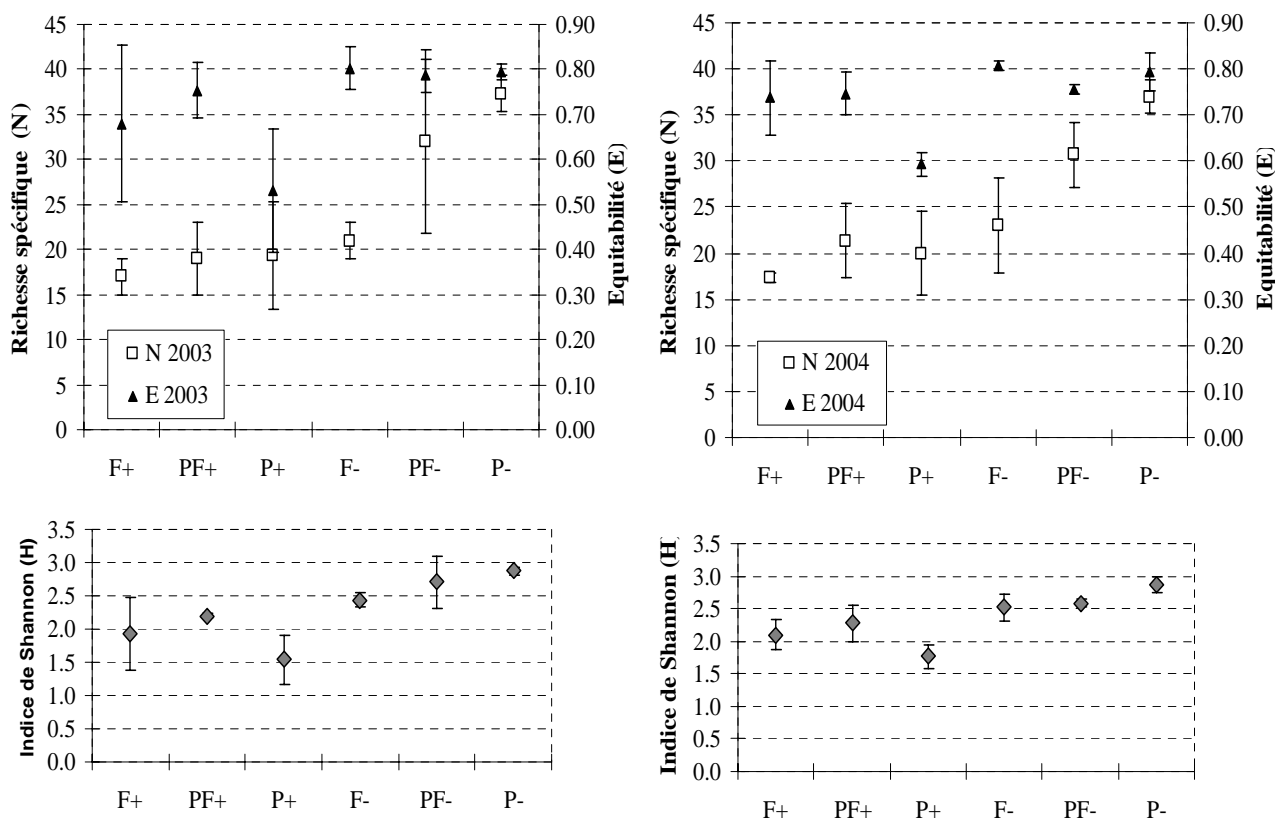
**A l'échelle de la communauté entière, l'indice d'équitabilité (E), d'autant plus élevé que les abondances sont équivalentes, varie également en fonction de la fertilité,** bien que la part de variance expliquée par ce facteur soit plus réduite (p<0.01 ; R<sup>2</sup>=0.36 ; cf Tableau 23). Cet effet est retrouvé au sein des pacages. Les parcelles dites fertiles présentent une distribution des abondances très déséquilibrée (cf Figure 29 et Figure 30 ; E=0.56 ± 0.09 sur les deux années). Cela s'explique par la très forte dominance de une à quatre espèces, notamment des graminées, représentant à elles seules au moins 60% minimum de la biomasse totale. Ainsi, *Holcus lanatus* constitue 60% de la biomasse totale d'un des trois pacages fertiles, *Dactylis glomerata* 75% dans un autre en 2003. *A contrario*, il faut 5 à 7 espèces en moyenne et au minimum dans les P- pour représenter une telle proportion. Les pacages peu fertiles sont ainsi parmi les parcelles qui ont l'équilibre des abondances le plus élevé (0.79 ± 0.03).

Enfin, **l'indice de Shannon**, qui intègre à la fois la richesse spécifique et l'équitabilité, **varie lui aussi très fortement en fonction de la fertilité** (p<0.001) : les variations d'IFG expliquent plus de 70% de la variance. Cela se retrouve également au niveau des pacages. Au sein des parcelles

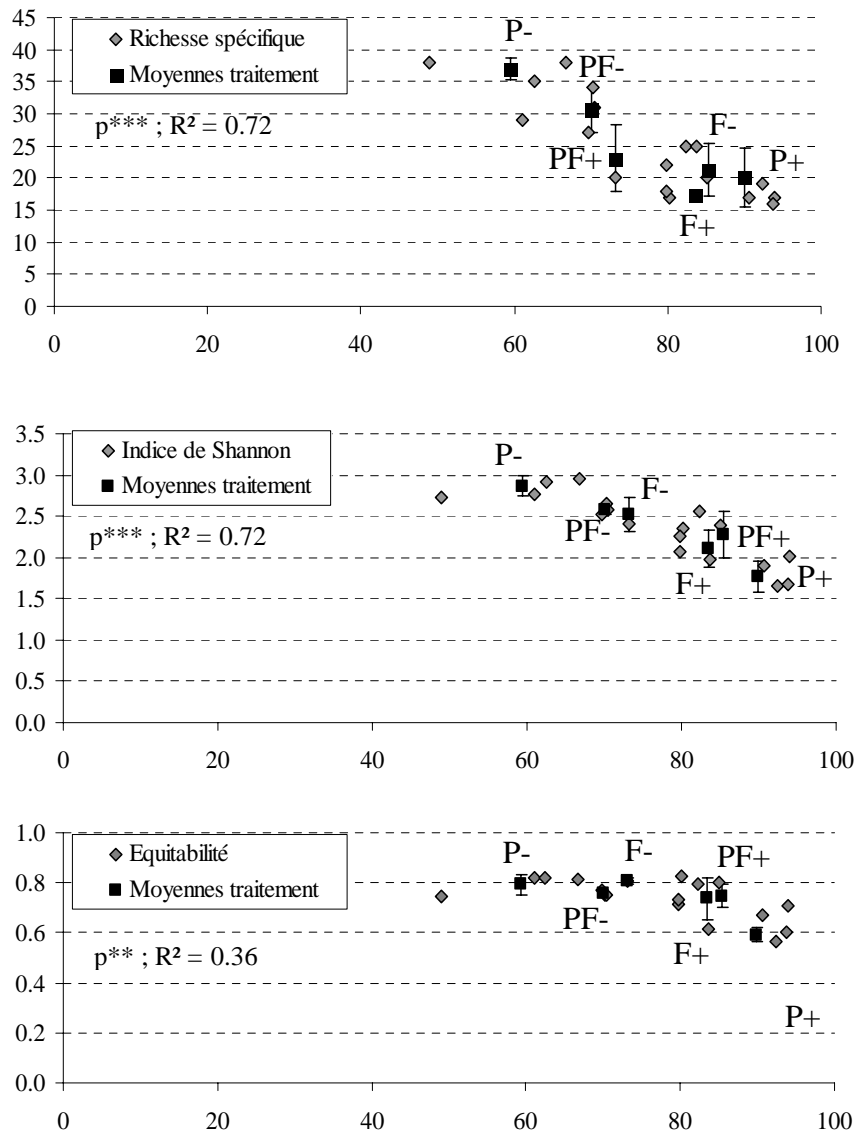
dités fertiles (+), peu de variations existent entre modes (sauf en 2004 sur la communauté entière, cf Tableau 23).

**Tableau 23 : Variations de diversité spécifique (indice de Shannon, N et E) à l'échelle de la communauté entière ou de celle des graminées en fonction des variations de fertilité (variations d'IFG sur l'ensemble du dispositif ou entre deux niveaux de fertilité au sein des pacages) ou d'utilisation (entre modes d'utilisation au sein des parcelles fertiles).** Les résultats présentés dans la première ligne de chaque année de mesure correspondent au test de corrélation de Pearson (p, r, n=18) dans le cas des variations d'IFG. Les deux lignes suivantes (« fertilité » et « utilisation ») correspondent aux résultats d'analyses de variance sur des sous-ensembles de parcelles. Les moyennes des traitements considérés sont indiquées lorsque le test est significatif (+/- ou F+/PF+/P+ suivant le test). Les cases en gris indiquent les résultats stables entre les deux années.  
p: (a): p<0.1; \*: p<0.05; \*\*: p<0.01; \*\*\*: p<0.001.

	Communauté entière			Communauté des graminées		
	Shannon (H)	Richesse spécifique (N)	Equitabilité (E)	Shannon (H)	Richesse spécifique (N)	Equitabilité (E)
IFG 2003	*** -0.88	*** -0.91	** -0.61	** -0.61	*** -0.76	ns
2003 Fertilité (intra P)	** 1.54 /2.87	** (19 /37)	* 0.53 /0.80	* 1.01 /1.79	(a) 7 /11	(a) 0.55 /0.75
	Utilisation (intra +)	ns	ns	ns	ns	ns
IFG 2004	*** -0.85	*** -0.85	** -0.60	(a) -0.41	** -0.67	ns
2004 Fertilité (intra P)	** 1.77 /2.87	** (20 /37)	** 0.59 /0.79	ns	* 6 /9	ns
	Utilisation (intra +)	(a) 2.1/2.28/1.77	ns	* 0.74/0.74/0.59	ns	ns



**Figure 29 : Variations des indices de diversité spécifique (Richesse spécifique N, Equitabilité E et indice de Shannon H) à l'échelle des traitements en 2003 (graphiques de gauche) et 2004 (graphiques de droite).** Les moyennes (± ET) représentées sont celles calculées sur la communauté entière.



**Figure 30 : Variations des indices de diversité spécifique (Richesse, Indice de Shannon et équitabilité) à l'échelle de la communauté entière le long du gradient de fertilité en 2004.** Les valeurs de p et  $R^2$  sont issues du test de corrélation de Pearson intégrant les valeurs des indices (n=18 parcelles, symboles gris) et les valeurs d'indice de fertilité (IFG). Les moyennes ( $\pm$  ET) correspondant aux 6 traitements sont indiquées pour information.

### 1.3. Diversité spécifique et formes de croissance

#### 1.3.1. Résultats obtenus sur la communauté des graminées

**Les indices de diversité spécifique calculés sur la seule communauté des graminées répondent en général moins nettement (voire pas) aux variations des facteurs écologiques étudiés que la communauté entière** (cf Tableau 23). Cela concerne surtout l'équitabilité et l'indice de Shannon, les variations de richesse spécifique étant mieux conservées. Lorsque les variations sont significatives, le sens de variation reste cependant semblable.

#### 1.3.2. Corrélation entre diversité de la communauté entière et rapport Rosettes/Graminées (RG)

La richesse spécifique et l'indice de Shannon sont corrélés positivement avec le rapport RG ( $p < 0.01$  et  $r = 0.9$  et  $0.7$  sans Angladure respectivement en 2003 ;  $p < 0.05$  et  $r = 0.5$  en 2004). L'équitabilité est indifférente aux variations de proportions de ces formes de croissance. **Cependant, la relation entre le rapport RG et l'indice de Shannon ou la richesse spécifique résulte essentiellement du lien entre le rapport RG et l'indice de fertilité** (voir chapitre Présentation du dispositif) ; indice auquel la diversité spécifique est également très sensible (cf corrélation non significative avec RG dans le cadre d'une régression pas à pas incluant RG et IFG, sauf en 2003 pour N).

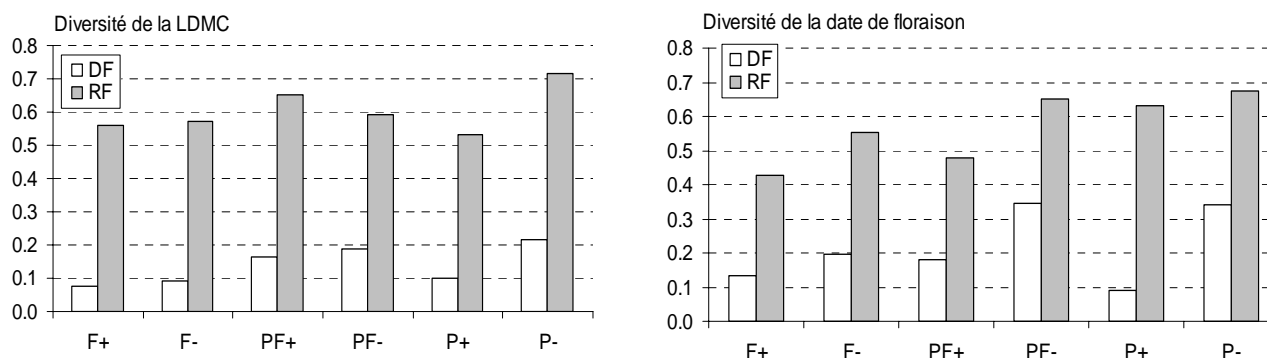
## **2. Diversité fonctionnelle**

### 2.1. Relations entre les différents indices de diversité fonctionnelle

**Quelle que soit l'année, la communauté observée (entière ou graminées) ou le trait, l'indice de régularité fonctionnelle (FRO) n'est jamais corrélé à la richesse fonctionnelle (FR) ni à la diversité fonctionnelle (DF).** Comme le montre le Tableau 24, les relations entre DF et RF existent dans certains cas. Ces relations varient d'une année à l'autre, suivant les parcelles retenues au sein du dispositif. **Si l'on s'en tient aux résultats communs aux deux années, il apparaît que seules la LDMC et la date de floraison présentent des résultats stables entre les deux années de mesure au sein de chaque communauté (toutes espèces ou graminées seules).** Ainsi la richesse et la diversité de la LDMC sont corrélées positivement alors qu'il n'existe aucun lien entre ces deux variables pour la date de floraison mesurée sur la communauté entière. La Figure 31 permet de visualiser le découplage possible des variations de diversité et richesse fonctionnelles: ainsi dans le cas de la floraison, le traitement présentant la plus faible DF (P+) a pourtant une des gammes de valeurs explorées (RF) les plus élevées. La tendance observée pour la LDMC est nettement renforcée sur la communauté des graminées ( $p < 0.001$ ) puisque les variations d'amplitude explorée expliquent entre 66 et 80% de la variance de la diversité fonctionnelle de ce trait suivant les années. Contrairement à ce qui est observé sur la communauté entière, la diversité de la date de floraison des graminées dépend de l'amplitude de variation de ce trait ( $p < 0.01$  ;  $R^2 = 0.4$  environ). **Chez les graminées, pour ces deux traits, une plus grande diversité fonctionnelle résulte en grande partie d'une plus grande gamme de valeurs explorée.**

**Tableau 24 : Corrélations (p, r) entre diversité fonctionnelle (DF) et richesse fonctionnelle (RF) mesurées sur la communauté entière ou celle des graminées.** Les cases en gris indiquent les résultats stables entre les deux années. p (test de Pearson): (a): p<0.1; \*: p<0.05; \*\*: p<0.01; \*\*\*: p<0.001.

	DF communauté entière				DF communauté des graminées			
	LDMC	SLA	Hauteur	Floraison	LDMC	SLA	Hauteur	Floraison
RF 2003	** 0.71	ns	ns	ns	*** 0.89	** 0.63	(a) 0.47	** 0.66
RF 2004	* 0.50	* 0.53	* 0.57	ns	*** 0.81	ns	** 0.87	** 0.60



**Figure 31 : Variations de la diversité (DF) et richesse (RF) fonctionnelles de la LDMC et de la floraison par traitement au niveau de la communauté entière (données 2003, 17 parcelles considérées pour la floraison).**

### 2.2. Relations entre indices de diversité fonctionnelle calculés sur différents traits

Concernant la diversité fonctionnelle DF, entre les deux années, les seuls résultats stables obtenus sur la communauté entière sont la corrélation significative entre DF hauteur et floraison d'une part (p<0.05 ; r >0.5), entre DF hauteur et LDMC d'autre part (p<0.01 ; r >0.65). Par ailleurs, il n'existe pas de corrélation significative entre la diversité fonctionnelle calculée pour le SLA et celle de la LDMC ou de la hauteur.

Concernant la richesse fonctionnelle et la régularité (FRO), globalement aucune relation significative n'est observée entre traits quelle que soit la communauté. La seule corrélation concerne FRO hauteur et LDMC sur la communauté entière (p<0.001 ; r = 0.7 en 2003 ; p<0.05 ; r = 0.5 en 2004) i.e. qu'une faible régularité des valeurs de hauteur est généralement associée à une faible régularité des valeurs de LDMC.

**Les patrons de diversité fonctionnelle ne se recoupent donc pas complètement suivant les traits retenus.**

### 2.3. Variations de la diversité fonctionnelle en fonction des facteurs écologiques

**Les réponses de la diversité fonctionnelle en fonction des indices du milieu testés (IFG, taux de prélèvement et date d'exploitation) sont variables suivant les années et les traits considérés (cf Tableau 25). Globalement, lorsqu'il y a une variation significative, l'IFG est le principal facteur de variation (sauf pour la hauteur en 2003).** Les relations sont en général plus faibles sur la communauté des graminées. La LDMC et la date de floraison montrent une certaine cohérence entre années au sein d'une communauté donnée. La diversité de ces deux traits diminue significativement lorsque la fertilité du milieu augmente. Pour le SLA et la hauteur, les résultats diffèrent d'une année sur l'autre. Cependant, quel que soit le trait, les variations sont cohérentes au sein d'une même année (mêmes facteurs de variation DF sur la communauté des graminées ou communauté entière).

**Tableau 25 : Variations de diversité fonctionnelle (DF) à l'échelle de la communauté entière ou de celle des graminées en fonction des variations de fertilité (IFG) et d'utilisation (taux de prélèvement et date d'exploitation).** Les résultats présentés correspondent aux tests de régression "stepwise" intégrant simultanément les trois descripteurs des facteurs (IFG, taux et date). Le R<sup>2</sup> correspond au modèle intégrant tous les facteurs pour lesquels la corrélation est significative. (p, n=18 plots sauf pour la floraison en 2003 où n=17). Les cases en grisé indiquent les résultats stables entre les deux années.

p : (a): p<0.1; \*: p<0.05; \*\*: p<0.01; \*\*\*: p<0.001.

		DF communauté entière				DF communauté des graminées			
		LDMC	SLA	Hauteur	Floraison	LDMC	SLA	Hauteur	Floraison
2003	IFG	**	**		**	*	**		(a)
	Taux			*					
	Date			*				**	
	R <sup>2</sup>	0.41	0.49	0.52	0.58	0.28	0.45	0.40	0.18
2004	IFG	*	(a)	***	***	(a)		**	(a)
	Taux				*				
	Date								
	R <sup>2</sup>	0.33	0.17	0.61	0.55	0.19	ns	0.46	0.21

**La richesse fonctionnelle (résultats non présentés) montre peu de tendances nettes entre années ou communautés en ce qui concerne la réponse aux trois facteurs testés. Les seuls résultats stables entre années concernent la LDMC et la floraison sur la communauté entière. La gamme de valeurs de traits explorée par parcelle (RF) pour la LDMC augmente significativement lorsque la fertilité diminue (p<0.01 et R<sup>2</sup> = 0.31 en 2003 ; p<0.05 et R<sup>2</sup> = 0.51 en 2004). La gamme de floraison varie en fonction du taux de prélèvement (p<0.05 et R<sup>2</sup> = 0.3 en 2003 et 2004); les variations intraparcellaires étant plus faibles dans les parcelles les plus prélevées i.e. généralement les parcelles fauchées. Pour les autres traits et/ou communautés, les résultats varient ou ne montrent aucune variation significative en fonction des facteurs testés (cas du SLA, de la hauteur et de la floraison pour les graminées pour les deux années d'étude).**

**Tableau 26 : Variations de diversité fonctionnelle (DF) à l'échelle de la communauté entière ou de celle des graminées en fonction des variations d'utilisation (au sein des parcelles fertiles) ou de fertilité (au sein des parcelles pâturées).** Les moyennes des traitements considérés sont indiquées lorsque le test est significatif (+/- ou F+/PF+/P+ suivant le test). Les cases en grisé indiquent les résultats stables entre les deux années.

p : (a): p<0.1; \*: p<0.05; \*\*: p<0.01; \*\*\*: p<0.001.

		DF communauté entière				DF communauté des graminées			
		LDMC	SLA	Hauteur	Floraison	LDMC	SLA	Hauteur	Floraison
2003	Fertilité (intra P)	ns	*	ns	*	* 0.01/0.07	*	ns	ns
	Utilisation (intra +)	ns	(a)	ns	ns	ns	ns	ns	ns
2004	Fertilité (intra P)	(a)	ns	*	*	ns	ns	*	ns
	Utilisation (intra +)	ns	ns	ns	ns	* 0.005/0.002 /0.013	ns	ns	ns

Les variations de DF observées sur des sous-ensembles de parcelles (différences de fertilité intra pacages et d'utilisation au sein des parcelles fertiles, cf Tableau 26) sont également variables entre années mais en accord avec les tendances observées sur l'ensemble du dispositif (Tableau 25). Les résultats stables concernent **l'absence de variation de la diversité fonctionnelle entre modes d'utilisation au sein des parcelles fertiles** pour la majorité des traits (sauf pour le SLA communauté entière en 2003 et LDMC graminées 2004). **D'autre part, lorsque le test est significatif, la diversité fonctionnelle est plus forte dans les pacages peu fertiles que fertiles.**

#### 2.4. Influence des formes de croissance sur la diversité fonctionnelle

D'après les régressions pas à pas incluant le rapport RG et les descripteurs des pratiques (IFG, taux et date) menées sur la communauté entière (DF et RF), seule la diversité fonctionnelle calculée sur la LDMC est influencée par la proportion relative des deux formes de croissance considérées ( $p < 0.01$  avec RG en 2003). Les différences entre les deux communautés sont visibles sur la Figure 32. L'absence de lien avec RF signifie que la coexistence des rosettes et des graminées dans une même parcelle n'est pas responsable à elle seule d'une variation significative de la gamme de valeur explorée. **La gamme de valeurs de LDMC explorée par les graminées est malgré tout toujours inférieure à celle de la communauté entière** (en moyenne 90 et 114  $\text{mg.g}^{-1}$  de différence entre les deux communautés respectivement en 2003 et 2004). **L'effet des formes de croissance sur les variations intraparcellaires de diversité de la LDMC passe donc plus par des différences de distribution des valeurs en fonction des abondances** (la différence de gamme de valeurs explorée influence la diversité uniquement lorsque cela interagit avec les abondances relatives). Ainsi, les parcelles présentant des graminées et des rosettes en proportions non négligeables ont une distribution des valeurs de traits plutôt bimodale (cf parcelles PF- et P- en 2003, Figure 33). La distribution au sein de chaque forme de croissance semble similaire mais le décalage de valeurs explorée par chaque forme induit deux modes plus ou moins distincts (ou des proportions équivalentes pour une large gamme de valeurs de LDMC). Lorsque la proportion de graminées est plus importante par rapport aux rosettes (peu ou pas de rosettes), la relation s'apparente plutôt à une distribution unimodale (les différences d'abondance entre espèces sont alors plus marquées et conduisent donc à une diminution de la diversité). Il peut y avoir d'autres dicotylédones dans ces parcelles mais leur distribution de valeurs de traits en fonction de l'abondance se confond avec celle des graminées (e.g. parcelles F+ et F-, Figure 33).

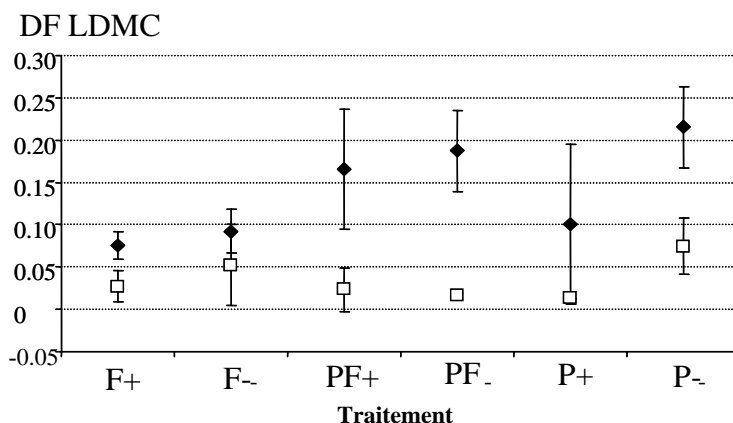
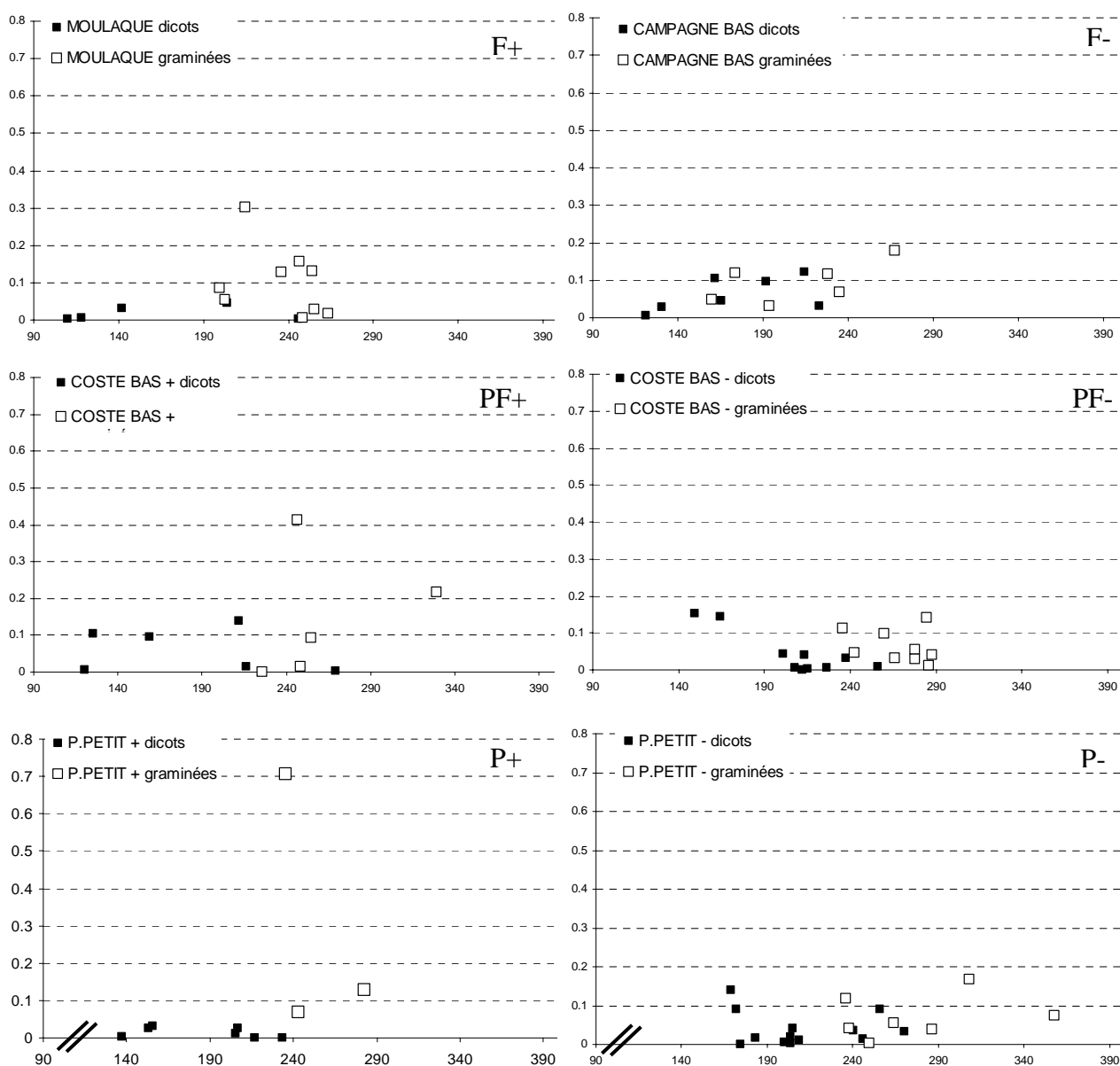


Figure 32 : Variations des indices de diversité fonctionnelle (DF) pour la LDMC en fonction des traitements (moyennes  $\pm$  ET) en 2003. Les valeurs relatives à la communauté entière sont représentés en losange noirs, ceux relatifs à la communauté des graminées en carrés blancs.



Pour la hauteur, le SLA et la floraison, les graminées explorent sensiblement la même amplitude de valeurs sur l'ensemble du dispositif que la communauté entière voire un peu moins (25% de moins au maximum). Contrairement à la LDMC, la variation de RF ou de DF n'est pas dépendante pour ces traits de la proportion relative des formes de croissance puisque, le décalage entre formes dans les gammes de valeurs est léger lorsqu'il existe et les distributions se confondent (résultats présentés en annexe 12 pour la hauteur). L'augmentation de la fertilité conduit ici à un décalage de la hauteur vers de plus grandes tailles sans modifier nettement l'allure des distributions.



**Figure 33: Distribution (abondances relatives) des valeurs de LDMC spécifiques (en  $\text{mg}\cdot\text{g}^{-1}$ ) en 2003 dans chaque traitement.** Les traitements sont ordonnés de haut en bas en fonction du gradient d'utilisation dans l'ordre suivant : près de fauche (F), près de fauche pâturés (PF) et pacages (P). La colonne de gauche correspond aux traitements les plus fertiles, celle de droite aux moins fertiles. Chaque carré représente une espèce (ou population). Les graminées (et autres graminéoides tels que Carex et Luzules) sont représentées en blanc, les autres espèces en noir. Une seule parcelle est représentée par traitement. La somme des abondances de chaque parcelle est égale à 1. L'origine de l'axe des abscisses n'est pas égale à 0.

### 3. Relations entre la diversité spécifique et la diversité fonctionnelle

#### 3.1. Communauté entière (= toutes les espèces présentes)

Globalement, les parcelles les plus diversifiées spécifiquement le sont aussi d'un point de vue fonctionnel, tout au moins pour la LDMC et la floraison (cf Tableau 27a). De plus, la date de floraison montre un lien stable et significatif entre le nombre d'espèces présentes et l'amplitude de variation du trait par parcelle. Par contre, pour la hauteur et le SLA, il n'existe aucune relation significative de ce type. Le nombre d'espèces présent dans une parcelle ne conditionne donc pas forcément la gamme de valeurs explorée pour tous les traits. Par contre, la richesse spécifique est toujours corrélée positivement avec la diversité fonctionnelle (cf Tableau 27b), et ce quel que soit le trait considéré (un peu plus faiblement cependant pour le SLA en 2004). Cela signifie donc que plus il y a d'espèces différentes, d'un point de vue botanique, dans une parcelle, plus il y a des valeurs de traits différentes (indépendamment de la gamme de valeurs explorée). Enfin, l'équitabilité spécifique n'est jamais corrélée à l'indice de régularité fonctionnelle (résultats non présentés).

**Tableau 27 : Corrélations (p, r Pearson) entre indices de diversité spécifique (indice de Shannon et richesse spécifique N) et diversité fonctionnelle (DF et richesse fonctionnelle RF) sur la communauté entière.** En 2003, les résultats relatifs à la floraison sont identiques pour n = 17 ou 18 parcelles (cf prise en compte ou non de la contribution de *M. caerulea*). p: (a): p<0.1; \*: p<0.05; \*\*: p<0.01; \*\*\*: p<0.001.

(a)	Diversité fonctionnelle (DF)						Richesse fonctionnelle (RF)			
	LDMC	SLA	Hauteur	Floraison	LDMC		SLA	Hauteur	Floraison	
2003	Shannon	** 0.64	** 0.59	(a) 0.44	** 0.62	N	(a) 0.46	ns	ns	*** 0.76
2004	Shannon	* 0.58	ns	*** 0.80	** 0.30	N	*** 0.72	ns	ns	* 0.56

(b)	Diversité fonctionnelle (DF)				
	LDMC	SLA	Hauteur	Floraison	
2003	N	** 0.65	** 0.67	* 0.49	*** 0.75
2004	N	** 0.64	(a) 0.42	*** 0.75	* 0.52

#### 3.2. Communauté des graminées

Aucune des relations entre diversités fonctionnelle (DF) et spécifique (Shannon) sur la communauté des graminées n'est significative (sauf pour la date de floraison en 2004, p<0.05 ; r=0.5).

## Discussion

*Préambule : Il est difficile de comparer les résultats obtenus dans cette étude avec d'autres études pour deux principales raisons. La première tient à la surface sur laquelle est mesurée la diversité spécifique. En effet, la valeur absolue de la diversité spécifique est extrêmement dépendante de l'échelle d'analyse (e.g. Waide et al. 1999). Plusieurs études utilisent comme référence 1m<sup>2</sup>. Dans notre dispositif, nous avons retenu une échelle plus large (environ 35 m<sup>2</sup>) afin de rendre compte de la diversité de la parcelle. Les comparaisons ne peuvent donc se faire que sur les tendances de variation le long de gradient. La deuxième difficulté concerne la diversité fonctionnelle : il n'existe pas, à notre connaissance, de publication relative à l'utilisation des indices de diversité fonctionnelle mesurés dans notre travail, sur des cas d'études non théoriques.*

### 1. Relations entre composantes de la diversité, diversités spécifique et fonctionnelle

**La richesse et l'équitabilité spécifiques sont deux variables représentant des dimensions complémentaires de la diversité.** A elles deux, elles rendent compte de la quasi-totalité de la variance de la diversité spécifique mesurée par l'indice de Shannon ( $R^2 \geq 0.99$  quelle que soit l'année ou le type de communauté ; résultats non présentés). Ces deux composantes varient indépendamment l'une de l'autre sur le dispositif expérimental. Cela n'exclue pas cependant que, dans certaines situations, la richesse et l'équitabilité soient toutes les deux faibles (e.g. pacages fertiles) ou fortes (e.g. pacages peu fertiles) (cf Figure 29). Les prés de fauche de fond de vallée peu fertiles représentent par contre une situation où la richesse spécifique est relativement faible (par rapport à l'ensemble du dispositif) mais l'équitabilité est parmi les plus élevées (cf Figure 29). **Les variations de diversité spécifique au sens large (H, N et E) sont dans l'ensemble très stables** entre années ou communautés (corrélations entre indices, variations des indices pris individuellement).

**Concernant la diversité fonctionnelle, les deux indices utilisés, richesse (RF) et régularité (FRO), varient eux aussi de manière indépendante mais leur relation respective avec l'indice global de diversité DF est différente. Ainsi, FRO ne montre aucune corrélation significative avec DF, quel que soit le trait ou le type de communauté considéré (graminées ou toutes espèces). La diversité fonctionnelle est plus ou moins bien corrélée avec la richesse fonctionnelle suivant les traits ou type de communauté considérés.** Ainsi, richesse et diversité fonctionnelle de la LDMC sont très bien corrélées (RF explique entre 25 et 80% de la variance de DF suivant l'année ou le type de communauté, cf Tableau 24). *A contrario*, l'amplitude de variation intracommunautaire de la date de floraison n'explique aucunement les variations de diversité fonctionnelle de ce trait lorsque toutes les espèces sont considérées. A l'échelle des graminées, elle rend compte d'environ 40% de la variabilité de la diversité. Une importante amplitude de variation (RF) d'un trait peut augmenter la diversité fonctionnelle d'une parcelle à condition que les valeurs de traits soient réparties de manière équilibrée. Ainsi, pour une même richesse, si les valeurs de traits moyennes sont portées par la majorité des espèces (en terme d'abondance), la diversité sera plus faible que dans la situation où les valeurs extrêmes de trait sont bien représentées (Mason *et al.* 2003). Bien que nous ne puissions l'illustrer via l'indice FRO, différents cas de figure ont pu être identifiés et ont permis de comprendre les relations observées (cf analyses des distributions des valeurs en fonction des abondances des espèces qui les portent). Ainsi, dans les pacages fertiles

(P+), la gamme de floraison est importante puisqu'elle représente environ les deux tiers de ce qui est observé sur le dispositif entier (soit environ 1200°C.jours). Cependant, la répartition de ces valeurs est extrêmement déséquilibrée du fait d'une très forte dominance d'espèces qui fleurissent à des dates moyennes à tardives par rapport au reste de la communauté (cf Figure 31). Ce type de comportement participe à l'absence de corrélation entre RF et DF à l'échelle de la communauté entière. Sur la communauté des graminées, la relation RF-DF est par contre significative puisque dans ces mêmes parcelles P+, les espèces qui dominaient très largement sont des graminées (DF faible) et que la floraison des différentes graminées est nettement plus groupée que celle de l'ensemble des espèces (600°C.jours) d'où une RF plus faible.

Nous voyons donc ici qu'il n'existe pas de relation générale entre composantes de la diversité et indice FD.

**Par ailleurs, les indices de DF calculés sur différents traits sont peu ou pas corrélés entre eux.**

Au sein d'une communauté, l'amplitude de variation des différents traits comme leur distribution sur les différentes espèces ne suivent donc pas forcément les mêmes patrons. Sur la base de nos mesures, **il semble donc difficile de parler « d'une » diversité fonctionnelle comme l'on peut parler d'une diversité spécifique.**

**Nous pouvons aussi remarquer que les tendances de variations de diversité spécifique sont plus stables entre années et communautés que celles de diversité fonctionnelle.** C'est aussi ce qu'observent Mayfield *et al.* (2006) dans un tout autre cadre d'étude et en utilisant d'autres indices de diversité. La LDMC et la date de floraison apparaissent comme les traits les plus stables, notamment entre années. Cette stabilité est probablement liée à la variabilité intrinsèque de ces traits plus faible que celle du SLA et de la hauteur (cf résultats et discussion chapitre I). Différents auteurs ont en effet montré que le SLA était plus variable que la LDMC (e.g. Garnier *et al.* 2001a). La hauteur est également plus variable du fait de son mode d'expression (valeur absolue) et de sa période de mesure (stade végétatif), des différences de d'architecture des différentes espèces poussant dans une même communauté, etc.

Du fait de la variabilité de la diversité fonctionnelle, les relations entre diversités spécifique et fonctionnelle varient suivant le trait par lequel est estimée la diversité, l'année ou le type de communauté. Cependant, de manière générale, sur la communauté entière, l'indice DF est bien corrélé (positivement) à l'indice de Shannon et encore plus nettement avec la richesse spécifique, bien que le lien entre richesse spécifique et fonctionnelle varie fortement suivant les traits (cf Tableau 27). **En d'autres termes, les communautés présentant le plus d'espèces et/ou les abondances les plus équilibrées ont tendance à être les plus diversifiées d'un point de vue fonctionnel. La diversité spécifique peut donc être utilisée comme un indicateur relativement « grossier » de la diversité fonctionnelle au sein de nos communautés.** Ce résultat peut être lié au fait qu'un plus grand nombre d'espèces offre potentiellement plus de valeurs de traits différentes, même si l'amplitude de variation ne change pas (corrélation significative entre DF et N mais pas systématiquement avec RF, cf Tableau 27). D'autre part, une plus faible équitabilité spécifique risque d'induire une diversité fonctionnelle plus faible. En effet, même si les valeurs de traits sont très différentes au sein de la communauté, la forte dominance induit généralement une distribution avec un mode très marqué ce qui réduit la valeur de DF (e.g. cas de la floraison dans les P+).

Ces relations entre diversité spécifique et fonctionnelle observées sur notre dispositif résultent aussi probablement de la sensibilité des différents indices à un facteur écologique commun, structurant fortement ces communautés.

## 2. Facteur(s) structurant la diversité intracommunautaire

**Le gradient de fertilité ressort comme le principal voire le seul facteur de variation de la diversité qu'elle soit spécifique ou fonctionnelle ; son influence étant plus ou moins forte suivant les traits considérés.** Les différents indices spécifiques diminuent tous fortement lorsque la fertilité augmente, ce qui est en accord avec les analyses de nombreux auteurs (e.g. Grime 1979, Tilman 1986b, Smith *et al.* 1996a, Schwab *et al.* 2002).

**La faible diversité spécifique voire fonctionnelle dans les situations fertiles s'explique probablement par l'importance relative et l'intensité de la compétition** (*sensu* Welden and Slauson 1986). Dans les situations riches en éléments minéraux, la ressource limitante est la lumière (Tilman 1987b, Wilson and Tilman 1991a). Si les espèces sont limitées par la même ressource, il y a risque d'exclusion compétitive (donc diminution du nombre d'espèces présentes) lorsque les espèces présentent la même niche écologique (Tilman 1986a). La coexistence est possible si certaines dimensions de cette niche diffèrent ; cette différenciation peut se traduire par des valeurs de traits différentes. Dans les milieux fertiles du dispositif, le nombre d'espèces est relativement faible (19 espèces en moyenne). On peut supposer que leur niche diffère peu. La richesse fonctionnelle de la LDMC y est notamment plus faible (e.g. Figure 31). La lumière a une distribution verticale et est donc plus facile à monopoliser que les nutriments. Pour Keddy *et al.* (1997) et Schippers *et al.* (1999), la distribution « directionnelle » de la lumière induit une compétition asymétrique<sup>89</sup> et cette asymétrie augmente avec la fertilité. La plante qui intercepte le plus de lumière (i.e. celle qui pousse le plus vite/haut et qui a une surface photosynthétique importante) limite en effet l'accès à la lumière pour les espèces plus petites. Cela lui permet d'augmenter sa croissance alors que les autres sont d'autant plus inhibées (Keddy and Shipley 1989). Dans notre dispositif, les espèces les plus abondantes des parcelles fertiles, tout au moins les graminées, ont ainsi tendance à être les plus hautes (cf graphiques de la hauteur en annexe 12). Cette asymétrie se retrouve nettement au niveau de la distribution des abondances dans notre dispositif, induisant une équitabilité faible (déséquilibre des abondances très marqués en particulier dans les pacages P+, cf Figure 29). Ces résultats sont en accord avec ceux de nombreux auteurs (e.g. Wilson and Tilman 1991b). Cependant, dans la plupart des parcelles fertiles, si les espèces les plus petites et/ou à croissance plus faible (plus forte LDMC ou faible SLA) sont exclues ou très nettement minoritaires, plusieurs espèces arrivent tout de même à se maintenir. Selon Goldberg et Werner (1983) et Keddy et Shipley (1989), il est possible que des espèces présentant des valeurs de traits similaires coexistent car, du fait de leurs ressemblances, la compétition interspécifique n'est pas beaucoup plus forte que la compétition intraspécifique.

**Il peut paraître étonnant que l'utilisation n'induisse pas de différences de diversité intraparcellaire (spécifique ou fonctionnelle) au sein du sous-ensemble de parcelles fertiles** (cf

---

<sup>89</sup> L'asymétrie correspond, pour un mélange de deux espèces, à la situation où une espèce donnée montre une croissance plus forte en situation de compétition qu'en monoculture et que l'autre espèce qui pousse en mélange avec cette espèce subit une diminution de production par rapport à la monoculture (Keddy and Shipley 1989). Cela signifie également que l(es) espèce(s) dominante(s) a(ont) plus d'effet sur les subordonnées que les autres espèces présentes n'en ont sur elle(s).

Tableau 23 et Tableau 26). En effet, la plupart des études montrent que le pâturage, contrairement à la fauche qui est une défoliation très homogène, permet de créer une certaine hétérogénéité spatiale et temporelle. En effet, le piétinement et le prélèvement des animaux peuvent notamment former des trouées dans le couvert (Bullock and Marriott 2000). Le pâturage réduirait ainsi l'intensité de la compétition et/ou permettrait la coexistence d'espèces présentant des niches différentes ; par exemple des espèces ayant des aptitudes de compétition pour la lumière différentes. Les perturbations permettent également à de nouvelles espèces (e.g. provenant de la banque de graines) de s'installer dans une matrice (notamment dans le cas de graminées pérennes) existante au niveau de trouées où les conditions d'établissement sont plus favorables, sans pour autant éliminer les espèces présentes dans cette matrice (Lavorel *et al.* 1998). Cela peut aussi jouer sur la diversité fonctionnelle si ces espèces présentent des valeurs de traits différentes de celles de la « matrice ». Or, les pacages fertiles ne présentent pas une diversité spécifique (ni fonctionnelle) supérieure à celles des prés de fauche. **L'absence de différences significatives de diversité spécifique et fonctionnelle entre ces trois modes laisse penser que les mécanismes structurant ces différentes communautés fertiles sont proches et que la compétition pour la lumière reste forte, même en situation pâturée.** Comme nous l'avons expliqué dans le chapitre précédent, la fréquence de pâturage et biomasse prélevée dans les pacages sont relativement faibles au regard du potentiel de croissance permis par une forte disponibilité des ressources minérales. Les ouvertures dans le couvert ne doivent être que de très courte durée et ne permettent donc pas la coexistence d'un grand nombre d'espèces.

**Si la fertilité apparaît comme un facteur important de variation de la diversité intracommunauté, cela ne signifie pas que l'utilisation n'a aucun impact.** En effet, son effet potentiel peut être réduit au sein de notre dispositif par l'absence de situations où la pression de pâturage est suffisamment forte pour créer des situations aussi contrastées qu'entre niveaux de fertilité. En comparant les deux traitements pacagés (P+ et P-), on voit en effet à quel point la fertilité peut moduler l'effet d'une utilisation considérée comme similaire (même fréquence de pâturage et même période dans l'année, même proportion de biomasse prélevée). Cela limite la possibilité de voir ressortir un effet « utilisation » sur le dispositif.

Contrairement au sous-ensemble de parcelles fertiles, il est difficile, au sein des situations moins fertiles, de savoir si la disponibilité des ressources est réellement le seul facteur de variation car l'utilisation varie conjointement avec la fertilité. Il est également plus difficile de savoir si la coexistence de nombreuses espèces est permise par une compétition plus faible (Grime 1979) ou si la compétition reste importante (et intense) et s'exerce pour d'autres ressources (ressources minérales, Tilman 1985 ; cf Figure 3 chapitre Etats des connaissances)<sup>90</sup>. Gaucherand (2005) montre sur un gradient de fertilité que l'importance de la compétition augmente avec la fertilité alors que l'intensité reste stable. L'importance de cette compétition n'est cependant pas nulle dans les situations peu fertiles. Dans la situation où la compétition est encore susceptible de jouer un rôle en risquant d'éliminer certaines espèces, le pâturage a probablement un effet positif vis-à-vis de la diversité spécifique comme fonctionnelle. Dans les parcelles moins fertiles, les différences d'équitabilité sont minimales ( $0.79 \pm 0.03$ ) contrairement aux différences de richesse spécifique (allant de 19 espèces dans les prés de fauche à 37 dans les pacages). Les différences de diversité

<sup>90</sup> D'autres mécanismes que la compétition, non abordés ici, peuvent jouer sur la coexistence spécifique (e.g. facilitation).

spécifique entre ces traitements résultent donc essentiellement de variations du nombre d'espèces. En situation fauchée, même moins fertile, la perturbation arrive relativement tard (après la floraison de la plupart des espèces) et est homogène. Ceci induit une diversité spécifique comme fonctionnelle inférieure à celle des situations pâturées. Dans les pacages peu fertiles, en plus de l'hétérogénéité créée par la défoliation et le piétinement, le dépôt de fèces contribue probablement également à créer des niches favorisant la coexistence d'espèces présentant des valeurs de traits différentes. En effet, les observations de terrain montrent des « taches » de fertilité à l'endroit de bouses ou de pissats où poussent des espèces de plus grande taille, souvent inféodées aux milieux riches. La petite taille de ces taches limite leur expansion à l'échelle de la communauté et participe probablement à augmenter la diversité. Les rosettes sont aussi plus présentes dans les parcelles moins fertiles et/ou pâturées (cf Figure 13, chapitre présentation du dispositif).

### 3. Influence des formes de croissance, représentativité des graminées

La diversité de la LDMC est sensible aux variations de proportion relative des formes de croissance présentant des gammes de valeurs distinctes pour ce trait (rosettes et graminées). Cette diversité résulte plus d'une distribution équilibrée des valeurs de LDMC que d'une gamme de valeurs de LDMC explorée plus importante. La proportion de rosettes (RG) est corrélée significativement à la richesse spécifique : cela signifie que lorsque il y a plus de rosettes (cf RG plus fort), il y a aussi plus d'espèces en général. Le lien entre la proportion des différentes formes de croissance et les composantes de la diversité spécifique tient surtout au fait que les conditions qui favorisent les rosettes sont aussi celles qui permettent la coexistence de nombreuses espèces en général (faible fertilité et/ou pâturage).

Les corrélations entre indices de diversité spécifiques calculés sur la communauté entière et sur celle des graminées sont élevées. Les corrélations sont moins nettes au niveau de la diversité fonctionnelle. Cela peut s'expliquer en partie par des différences de distribution (cas de la LDMC ci-dessus). Cependant, les variations des indices de diversité fonctionnelle comme spécifique mesurés sur la communauté des graminées sont généralement moins nettes que dans le cas de la communauté entière. **Les différences de sensibilité des indices aux variations des facteurs écologiques entre communauté entière et communauté des graminées doivent donc principalement résulter de la taille réduite de cette communauté.** De plus, les graminées représentent une forme de croissance relativement homogène ; ce qui réduit la possibilité la gamme de variation des traits par rapport à la communauté entière. En effet, les indices calculés à l'échelle de la communauté entière explorent en général une gamme de valeurs plus importante et permettent donc de détecter plus facilement des variations liées aux facteurs écologiques.

### 4. Intérêts et limites des indices de diversité fonctionnelle utilisés

L'indice DF proposé par Mason *et al.* (2003) présente plusieurs avantages (e.g. simplicité de calcul) mais, considéré seul, il ne permet pas de savoir quel(s) facteur(s) influence(nt) les variations de l'indice (variation de la gamme de valeurs explorée, distribution des abondances, ...). Comme conseillé par ses auteurs, et par analogie avec la diversité spécifique, il est donc essentiel de « décomposer » cette variable, sous forme de richesse et d'équitabilité (ici la régularité). Cela est d'autant plus nécessaire que, suivant les traits considérés, les relations entre l'indice DF et la

richesse fonctionnelle différent. L'absence de variation de l'indice de régularité fonctionnelle dans notre étude et son absence de corrélation avec l'indice DF restent inexplicables.

Dans une optique de compréhension des facteurs de variation, il semble essentiel d'analyser plus finement les patrons de répartition des valeurs de traits dans la communauté (en passant notamment par les valeurs spécifiques). La variabilité des indices de diversité fonctionnelle serait peut-être réduite si l'on considérait plusieurs traits ensemble, dans un même indice. Cela serait aussi probablement plus juste en termes biologiques (prise en compte de syndromes) et faciliterait peut-être l'interprétation des patrons. Cependant, comme nous l'avons expliqué précédemment, la prise en compte de différents traits pose de nombreux problèmes méthodologiques qui restent encore à résoudre. Il serait également intéressant d'analyser de plus près les aspects de « redondance fonctionnelle » et leurs conséquences sur le fonctionnement de l'écosystème, en terme de réponse et d'effet. L'analyse de cette redondance eut notamment se faire en lien avec la position hiérarchique des espèces dans les communautés (espèces dominantes et subordonnées ; Walker *et al.* 1999). Le lien entre diversité fonctionnelle et propriétés des écosystèmes, en particulier entre diversité et souplesse d'exploitation, reste à étudier.



## **Chapitre III**

### **Variations des caractéristiques agronomiques en fonction des pratiques et de la composition fonctionnelle de la végétation**



## Chapitre III : Variations des caractéristiques agronomiques en fonction des pratiques et de la composition fonctionnelle de la végétation

### Introduction

#### 1. Contexte de l'étude et problématique

Afin d'organiser leurs pratiques sur l'ensemble de leur exploitation chaque année (ordonnancement des parcelles, temps de séjour des animaux par parcelle pour le pâturage, dates de fauche...), les éleveurs ont besoin de connaître les caractéristiques agronomiques de leurs prairies (rythmes de production de l'herbe, pics de production de biomasse, qualité de l'herbe, souplesse d'exploitation...). Ces caractéristiques permettent de déterminer une valeur d'usage (dans le cadre de la fonction d'alimentation du troupeau) pour chaque prairie ou groupe de prairies (Jeannin *et al.* 1991). La connaissance de la valeur d'usage actuelle des parcelles doit pouvoir servir de base au diagnostic permettant d'adapter les fonctions et les usages des parcelles aux besoins des éleveurs. A la différence de la plupart des propriétés des écosystèmes étudiées en écologie, les caractéristiques agronomiques prises en compte dans la détermination de la valeur d'usage agricole d'une prairie doivent être considérées à des échelles de temps inférieures à l'année. En effet, dans les élevages de montagne étudiés (bovins allaitants), l'éleveur est amené à exploiter plusieurs fois par an chaque prairie. Il a donc besoin de connaître l'impact de ses pratiques (fertilisation et utilisation) sur la différentes caractéristiques et notamment sur la dynamique de production de biomasse.

**De nombreuses études ont montré l'importance de la nutrition minérale sur la production de biomasse maximale voire sur la productivité** (e.g. Langer 1959, Lemaire *et al.* 1986, Tilman and Wedin 1991, Duru *et al.* 2000). Ces études se sont surtout concentrées sur la nutrition azotée puisque l'azote est considéré comme la principale ressource limitant la croissance dans la plupart des écosystèmes naturels (e.g. Berendse and Aerts 1987, Lemaire and Gastal 1997, Parfitt *et al.* 2005). **Concernant la qualité de l'herbe, et plus précisément la digestibilité de la matière organique, l'effet de la fertilité est par contre souvent très faible et variable** ; il varie suivant les études et les prairies observées (monocultures observées sur des gradients de fertilité ou communautés plurispécifiques en conditions naturelles) (exemple de non réponse chez Chestnutt *et al.* 1977, voir synthèse de Hacker and Minson 1981, Buxton and Mertens 1995, diminution de la digestibilité chez le dactyle lorsque la nutrition azotée augmente pour Duru *et al.* 2000).

**La majorité des travaux sur les caractéristiques agronomiques concerne des couverts monospécifiques de graminées, souvent issues de la sélection** (*Lolium perenne*, *Dactylis glomerata*, *Festuca arundinacea* ou encore *Phleum pratense*), ou des légumineuses (*Medicago sativa* principalement), voire des mélanges graminée-légumineuse (concernant la valeur nutritive, voir Hacker and Minson 1981, Duru *et al.* 2004). **Dans des situations « naturelles », la fertilité peut agir en modifiant indirectement ces caractéristiques. En effet, la fertilité peut favoriser ou non la présence d'espèces inféodées aux milieux riches ou pauvres dont les caractéristiques intrinsèques, notamment le taux de croissance, peuvent différer** (Grime and Hunt 1975, Duru and Calvière 1996). Cependant, l'influence relative de la fertilité et de la composition botanique (ou plutôt fonctionnelle) n'est pas clairement établie pour toutes les caractéristiques agronomiques. Cela est dû notamment au fait que la fertilité peut fluctuer au cours d'une même année sans que cela se

traduise forcément par des changements de composition botanique mesurables/interprétables en terme de production de biomasse (Duru and Calvière 1996). Par ailleurs, pour un même niveau de fertilité, des différences de mode d'utilisation peuvent conduire à des différences au sein du couvert (composition, structure). De plus, la composition botanique de la prairie varie peu au cours du temps alors que les caractéristiques agronomiques fluctuent énormément, notamment lors du premier cycle de croissance (Plantureux *et al.* 1992). Enfin, il n'est pas envisageable d'étudier toutes les espèces botaniques présentes dans les prairies (Duru 1997b) afin de distinguer les effets respectifs du milieu et de la composition botanique. D'où l'intérêt d'avoir recours aux traits fonctionnels et de comprendre les relations entre ces traits voire les stratégies des espèces/groupes fonctionnels et les caractéristiques agronomiques, pour pouvoir généraliser ensuite les résultats obtenus. L'approche fonctionnelle a été mobilisée pour définir une typologie des prairies reliant pratiques, fonctions et valeurs d'usage (Ansquer *et al.* 2004) via la proportion relative de types fonctionnels de graminées définis sur la base de la teneur en matière sèche des limbes (LDMC).

**L'objectif de ce chapitre est d'approfondir les liens entre pratiques, composition fonctionnelle (et non plus botanique) de la végétation et caractéristiques agronomiques afin de déterminer quels sont les éléments à prendre en considération pour rendre compte le mieux possible de ces caractéristiques. Cette analyse doit permettre, d'une part, une meilleure compréhension des facteurs de variation des caractéristiques agronomiques étudiées. D'autre part, elle contribue à la recherche d'indicateurs du fonctionnement agronomique de la prairie.**

Afin de comparer les parcelles sur une même base, nous avons mesuré les caractéristiques agronomiques en situation de « non-perturbation » (mise en défens). Nous ne pouvons donc pas tester l'effet direct de la fauche ou du pâturage sur ces caractéristiques comme cela est fait dans de nombreuses études. Cependant, le mode d'utilisation, comme la fertilité, influence la composition fonctionnelle des prairies. Bien que la végétation n'ait pas subi de perturbation pendant notre expérimentation, sa composition fonctionnelle est considérée comme inchangée (effet « mémoire » du fait de l'équilibre avec les pratiques). Nous mesurerons donc l'effet de l'utilisation sur les caractéristiques de manière indirecte, via la composition fonctionnelle de la végétation.

Avant de présenter nos résultats, un état de l'art concernant les effets de la fertilité et des caractéristiques intrinsèques des espèces est présenté.

## **2. Effets de la fertilité et de la nature des espèces sur les caractéristiques agronomiques : état de l'art**

Nous nous intéresserons dans un premier temps aux caractéristiques relatives à la croissance du couvert (production, taux d'accumulation de la biomasse, dates de démarrage et de pic de production). Dans un second temps, les caractéristiques relatives à la qualité et ses composantes (composition de la biomasse en terme d'organes ou de matériel sénescé) seront abordées. Le climat (via la température, le rayonnement incident, la photopériode et la disponibilité en eau) peuvent jouer un rôle essentiel dans la dynamique des caractéristiques étudiées. Cependant, les différences entre prairies étudiées au sein de notre dispositif sont censées être réduites à ce niveau au regard notamment des différences de fertilité, d'utilisation, de composition botanique. Leurs effets seront donc mentionnés à part via deux encadrés, précisant également les règles générales de fonctionnement du couvert (Encadré 7 et Encadré 8). Seules les interactions potentielles avec les autres facteurs seront mentionnées dans le corps du texte.

## 2.1. Croissance

Par « production », nous entendons la quantité de matière sèche aérienne<sup>91</sup> produite par unité de surface et par « taux de croissance/d'accumulation » ou « productivité », la vitesse de production de cette biomasse, qui est alors exprimée en fonction du temps. Plus que la production aérienne primaire, c'est la biomasse récoltable sur pied qui est importante dans un contexte agronomique. Elle correspond donc à la biomasse produite moins la biomasse sénescence tombée au sol (Lemaire 1991). Le « ceiling yield » correspond à la biomasse maximale accumulée sur pied.

### 2.1.1. Croissance du couvert au cours du temps et composition de la biomasse (cf Encadré 7)

La biomasse produite à une date donnée est d'autant plus forte que le départ en végétation est précoce (Duru and Calvière 1993). Lors du premier cycle de croissance, la biomasse augmente principalement du fait de l'augmentation de la biomasse de tiges (Duru *et al.* 2000). Le matériel structural (en particulier les tiges) évolue plus rapidement que les tissus métaboliques (feuilles). La cinétique d'accumulation de la biomasse dépend aussi du niveau de nutrition et de la nature des espèces présentes (Duru and Calvière 1993, Duru *et al.* 1994).

### 2.1.2. Nutrition minérale

Les différences de croissance liées à des niveaux de fertilité différents s'expriment en général dès le départ en végétation (Duru and Calvière 1993). **La disponibilité de l'azote influence le PARabsorbé<sup>92</sup> et le RUE<sup>93</sup> (Bélangier *et al.* 1992). Lors de la première phase de croissance (cf Encadré 7), i.e. avant l'interception complète du rayonnement, une meilleure nutrition minérale favorise ainsi un développement de la surface foliaire plus rapide** et améliore l'efficacité de conversion du rayonnement en biomasse (via une meilleure efficacité photosynthétique et/ou une augmentation de l'allocation de carbone aux parties aériennes) (Bélangier *et al.* 1992). Selon Lemaire *et al.* (1986), l'effet de l'azote sur la répartition des assimilats (entre parties aérienne et souterraine) ou sur l'efficacité de la photosynthèse semble nettement moindre que l'effet sur l'efficacité d'interception lors du premier cycle (printemps) (différent dans le cas des repousses estivales). L'Indice foliaire (IF)<sup>94</sup> se met effectivement d'autant plus vite en place qu'il y a de l'azote (cas de couverts de fétuque élevée au printemps, Lemaire *et al.* 1986). La nutrition minérale peut donc influencer la durée de la première phase de croissance. **La fermeture du couvert (IF=3-4) plus tardive est ainsi observée chez plusieurs espèces de graminées de stratégies différentes dans des conditions de déficience en azote** (cf Tableau 28)(Al Haj Khaled 2005). **Un démarrage de la croissance plus tardif est également observé dans les prairies plurispécifiques peu fertiles** (Duru *et al.* 1993, Duru *et al.* 1994).

<sup>91</sup> Le fait de ne considérer que la biomasse aérienne peut être critiqué d'un point de vue écologique puisque l'on ne s'intéresse alors qu'à un aspect du fonctionnement de la plante/du couvert. La justification de ce choix se trouve dans la préoccupation agronomique puisque seule cette biomasse est récoltée/récoltable.

<sup>92</sup> PAR : Photosynthetically active radiation soit le rayonnement utile à la photosynthèse

<sup>93</sup> RUE : Radiation Use Efficiency soit l'efficacité de conversion du rayonnement intercepté en biomasse aérienne (mesuré par la pente de la partie linéaire de la courbe de croissance de la biomasse aérienne en fonction du rayonnement intercepté).

<sup>94</sup> L'IF ou Indice Foliaire correspond à la surface de feuilles ramenée à la surface de sol correspondante occupée par la végétation.

### Encadré 7 : Croissance de l'herbe au cours du premier cycle

Ici « croissance » est pris sous le sens de gain de poids (via la croissance d'organes existants, présents au départ sous forme de méristèmes) et de développement (apparition de nouveaux organes tels que les organes reproducteurs) (Gillet *et al.* 1984). Les références concernent essentiellement des couverts de graminées mais le fonctionnement général est peut différent pour les autres formes de croissance (à l'exception du tallage).

#### Induction de la croissance

Le début de la croissance printanière correspond à un changement d'affectation des assimilats (Parsons and Robson 1980) et se situe environ vers mi-janvier-début février. Il coïncide avec la transition du stade végétatif vers stade reproducteur (visible à partir de la différenciation des entre-nœuds). Le stade « stries blanches » puis « double-rides » ont ainsi été observés début février par différents auteurs sur les principales graminées fourragères (Gillet 1980, cas du dactyle par Duru 1987, cas du ray grass anglais par Küng-Benoit 1991). De plus, les températures du mois de février apparaissent comme déterminantes pour la date de floraison selon Fitter *et al.* (1995), ce qui montre bien que cette période représente un passage important par rapport au développement phénologique. L'induction du cycle reproducteur est liée à la photopériode mais le développement phénologique dépend ensuite principalement, au cours du printemps, de la température (à condition qu'il n'y ait pas de déficit hydrique), en particulier au moment de la floraison (Gillet 1980).

*Pour des raisons de simplicité (mais aussi parce que la température est corrélée relativement bien à l'intensité lumineuse pendant le premier cycle et influe sur la vitesse des processus biologiques), la croissance peut être aussi exprimée en fonction du temps et en particulier du « temps thermique ».*

Trois ensembles de mécanismes permettent alors au couvert de croître (Lemaire *et al.* 1986):

- interception de la lumière incidente (en lien avec l'IF),
- conversion de l'énergie lumineuse en énergie chimique (évaluée via l'efficacité métabolique)
- répartition/d'allocation des assimilats élaborés par la photosynthèse entre les différentes parties de la plante.

Ces processus se succèdent dans le temps (cf Figure 34). Lors du premier cycle de végétation (printemps), la croissance peut ainsi être décomposée en trois phases (Lemaire 1991, Lemaire *et al.* 1999):

#### I. Première phase : mise en place des capteurs photosynthétiques

L'indice foliaire étant faible, **l'interception de la lumière est limitante pour la croissance. La mise en place progressive des capteurs photosynthétiques que sont les feuilles se fait par une augmentation de la surface photosynthétique totale.** Celle-ci est permise par un rythme d'apparition des feuilles plus rapide et une vitesse d'élongation des feuilles plus forte que pendant l'hiver du fait de températures plus élevées, et une poursuite du tallage (nombre de talles et densité). Le rythme d'apparition des feuilles influence le tallage puisque chaque nouvelle feuille est normalement accompagnée d'une nouvelle talle (Lemaire 1991). **La biomasse augmente de manière exponentielle** grâce à cette croissance foliaire et cette croissance dépend principalement de la température (Küng-Benoit 1991). La part de rayonnement incident utile à la photosynthèse (PAR) interceptée par le couvert dépend de l'efficacité d'interception, dépendante elle-même de l'IF et de la structure du couvert.

#### II. Deuxième phase : croissance linéaire

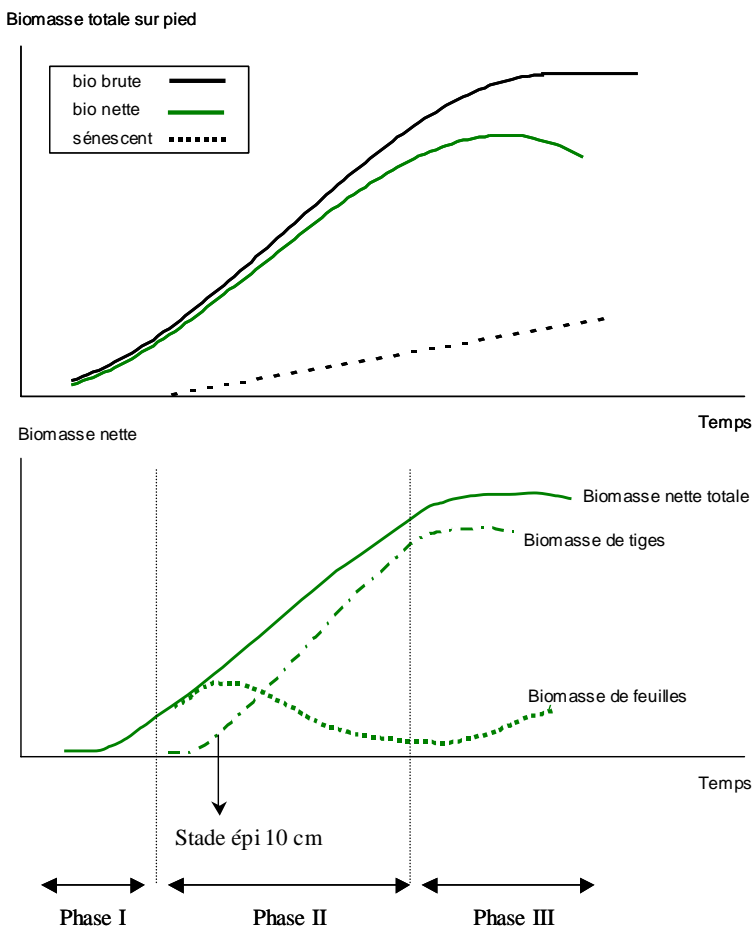
Le début de la seconde phase correspond au « **départ en végétation** ». Il est atteint lorsque le couvert est dit « fermé » i.e. capable d'intercepter presque tout le rayonnement incident. Ce stade est atteint lorsque l'indice foliaire est de l'ordre de 3 et permet d'intercepter environ 80% du rayonnement (Lemaire *et al.* 1985). Il correspond à une biomasse sur pied d'environ  $1,5 \text{ t.ha}^{-1}$ . Le tallage ralentit voire s'arrête quand le couvert se ferme (Simon and Lemaire 1987). Si le couvert est dense et ne laisse que peu pénétrer la lumière, de nombreuses talles, en particulier les plus jeunes, risquent de mourir du fait d'une compétition pour la lumière trop intense (Gillet 1980, Warndorff *et al.* 1987). En conditions de nutrition hydrique et minérale non limitantes, **cette deuxième phase correspond à une croissance linéaire, via l'élongation des organes, dépendant essentiellement du rayonnement incident** (Gosse *et al.* 1986). Lors de cette phase de croissance, le bilan entre croissance et sénescence foliaire reste positif car la sénescence affecte des feuilles de plus petite taille (puisque émises à température plus faible) que celles qui sont en cours d'élaboration (Lemaire 1991). De plus, les tiges florifères ont une durée de vie supérieure aux feuilles et contribuent donc à maintenir la production récoltable à un niveau proche de la production primaire (Lemaire 1991).

**III. Troisième phase : ralentissement de la croissance**

**Le taux d'accumulation diminue en lien avec l'accumulation du matériel sénescent.** La courbe de croissance subit un amortissement puis un plateau. La quantité maximale d'herbe est produite lorsque le taux de sénescence devient égal au taux de croissance net (Magda *et al.* 2003).

Développement phénologique

Lors du premier cycle de végétation, la croissance dépend beaucoup de la croissance relative des différents organes que sont les feuilles et les tiges. La première phase, i.e. la phase « végétative », dépend principalement de l'accumulation de feuilles. Plus la surface est importante, plus la photosynthèse nette augmente et plus la plante pourra investir rapidement (« rembourser son investissement») ses assimilats dans l'élongation des organes et la formation de nouveaux organes, en particulier les organes reproducteurs. Ensuite, pendant la phase reproductrice à proprement parler, les patrons de croissance du couvert dépendent en grande partie du taux de croissance et de la période de croissance des tiges. Une talle reproductrice cesse d'émettre des feuilles pour donner naissance à une inflorescence, croit jusqu'à ce que la tige ait atteint sa taille définitive puis meurt suite à la production de graines (Gillet 1980). Le pic de croissance correspond donc à la période de floraison des espèces dominantes. Une talle végétative a par contre une croissance indéfinie ce qui permet une nouvelle « vague » de croissance de feuilles, à l'échelle du couvert, après la floraison (Figure 34), une fois que la lumière pénètre à nouveau suffisamment le couvert (Gillet 1980).



**Figure 34 : Accumulation de biomasse sèche au cours du temps lors du premier cycle de végétation (printemps), dans les différents compartiments (d'après Gillet 1980).** Le premier graphique se rapporte à la biomasse totale (verte + sénescent), le second uniquement à la biomasse verte (feuilles + tiges). Les trois principales phases de croissance décrites dans le texte sont délimitées en bas.

L'effet positif de l'azote sur le développement de la surface foliaire peut résulter d'un tallage plus important. La fertilité et en particulier la nutrition phosphopotassique favorisent également l'élongation des feuilles du dactyle (Duru 1987).

**Lors de la seconde phase de la croissance, une fertilité plus élevée favorise le RUE** (Bélangier *et al.* 1992). L'expérience de Schippers et Olff (2000) sur 6 espèces dont 3 graminées et 2 rosettes montre qu'**une plus grande fraction de la biomasse est allouée à la partie aérienne (par rapport à la biomasse souterraine) en conditions fertiles** (idem pour van der Werf *et al.* 1993). L'influence d'une augmentation de la photosynthèse du couvert sur l'accumulation de biomasse du fait de l'apport d'azote semble moins forte que l'effet sur l'IF ou de l'allocation (cas de *F. arundinacea*, Gastal and Bélangier 1993).

**L'effet de l'azote peut être négatif sur le tallage lors de la deuxième phase de croissance** si l'éclairement est insuffisant. En effet, du fait de l'auto-ombrage (Warndorff *et al.* 1987) suite à la fermeture du couvert et ce d'autant plus que ce couvert est dense et/ou haut comme dans les parcelles fertiles, la formation de nouvelles talles végétatives est inhibée (Simon and Lemaire 1987) et la mortalité des plus jeunes augmentée (Gillet 1980). L'effet de l'azote n'est alors positif que lorsque l'on maintient un accès à la lumière suffisant, par exemple par une coupe (Gillet 1980). La fermeture du couvert étant plus tardives dans les parcelles moins fertiles, on peut supposer que les conditions favorables persistent plus longtemps et donc que le tallage se poursuit plus tard (Duru 1989). **Par ailleurs, les talles reproductrices sont favorisées en conditions de nutrition minérale non limitantes** (Langer 1959, Duru 1989). En effet, les talles reproductrices ont un taux de croissance supérieur aux talles végétatives et sont donc plus compétitives pour la lumière. De plus, l'accumulation de biomasse en fonction du rayonnement est inférieure chez les talles végétatives. **L'apport d'azote conduit ainsi à un taux de croissance et une production plus forte** sur des couverts monospécifiques (cas de la fétuque élevée, Lemaire *et al.* 1986)). Duru et Calvière (1996) observent, par ailleurs, qu'une réduction de la fertilité azotée (40 points d'INN), dans des prairies naturelles pyrénéennes, conduit à une réduction substantielle de la vitesse de croissance (environ 50%). L'effet de la disponibilité du phosphore est moindre.

#### ➤ Proportion de tiges et de feuilles

La proportion de tiges dans la biomasse ne dépend pas uniquement de celle de talles reproductrices, puisque la longueur relative des tiges ou leur poids par unité de longueur peuvent varier en fonction de l'environnement (Duru *et al.* 2000). Ainsi, Duru *et al.* (2004) ont montré qu'en conditions naturelles de croissance, *F. rubra* (espèce de milieu pauvre) et *D. glomerata* (espèce de milieu riche) se distinguent sur la proportion de tiges mais pas sur celle de talles reproductrices. **Cependant, une meilleure nutrition minérale favorise en général une plus forte proportion de tiges**, du fait d'une augmentation du nombre de talles atteignant le stade double-rides (Duru *et al.* 2000). De plus, la biomasse de feuilles (et le rapport FT) diminue d'autant plus vite que le niveau de nutrition est élevé (Duru 2003, Al Haj Khaled 2005). **A une date donnée, les prairies fertiles présentent ainsi un rapport FT plus faible** (Duru and Gibon 1998) ; c'est également ce qui est observé sur des peuplements de luzerne par Lemaire *et al.* (1985) et sur 5 espèces de graminées par Tilman and Wedin (1991). L'augmentation de la fertilité a plus d'impact sur l'accumulation de biomasse de tiges et de matériel sénescant que sur la biomasse de feuilles (Calvière and Duru 1999). La date du pic de biomasse de feuilles est cependant influencée (plus précoce) dans les situations plus riches en éléments minéraux, notamment en phosphore (Calvière and Duru 1999).



**Tableau 28 : Variations des caractéristiques agronomiques de graminées prairiales cultivées en conditions de croissance optimales (non limitantes) en fonction des stratégies de gestion des ressources (d’après Al Haj Khaled 2005).** Les résultats obtenus en conditions de nutrition azotée limitante sont également indiqués, ainsi que les variations observées entre les deux niveaux d’azote testés pour l’ensemble des graminées étudiées. Les différences ont été testées entre les types A+B (stratégie de capture) et les types C+D (stratégie de conservation des ressources).

*ns* : pas de différence significative entre les deux stratégies ; + et – indiquent si la valeur est supérieure ou inférieure à l’autre groupe. Pour les conditions limitantes, idem signifie que les tendances observées sont les mêmes qu’en conditions non limitantes. Enfin, un effet « + » dans la dernière colonne signifie que la variable augmente lorsque la disponibilité en N diminue. Pour les dates (épi 10 cm, floraison, démarrage de croissance), le signe « + » représente un retard (date plus tardive).

(1) Les deux stratégies sont affectées par une diminution de l’azote disponible mais l’efficacité de conversion de la stratégie de capture diminue beaucoup plus que celle de la stratégie de conservation  
 (2) La différence entre stratégies de capture et de conservation en conditions de nutrition non limitantes est de l’ordre de 150°C.jours. La date de fermeture du couvert n’a pas pu être mesurée en conditions de nutrition limitantes.

Trait ou caractéristique agronomique mesuré(e)	Conditions de croissance non limitantes en N		Conditions de nutrition limitantes en N		Effet de la diminution de la fertilité sur l’ensemble des graminées
	Espèces à stratégie de capture	Espèces à stratégie de conservation	Espèces à stratégie de capture	Espèces à stratégie de conservation	
Stade épi à 10 cm	630	< <b>988</b>	783	< <b>1107</b>	+
Date de floraison	1136	< <b>1565</b>	1183	< <b>1636</b>	ns
Digestibilité feuilles	<b>81</b>	> 74	<b>81</b>	> 73	ns
% fibres feuilles	46	< <b>51</b>	45	< <b>50</b>	ns
% hémicellulose feuilles	19.6	< <b>22.2</b>	19.1	< <b>21.8</b>	ns
% N feuilles	2.7	<b>ns</b> 2.6	2.1	<b>ns</b> 1.8	-
Digestibilité tiges	<b>75</b>	> 64	<b>76</b>	> 66	ns
% fibres tiges	49	< <b>55</b>	47	< <b>53</b>	ns
% hémicellulose tiges	18.7	< <b>21.1</b>	18.3	<b>ns</b> 21.0	ns
Taux de croissance	+	> -			-
Efficience de conversion	1.70	<b>ns</b> 1.26	0.56	<b>ns</b> 0.64	- (1)
Fermeture du couvert (IF 4)	-	< +			

### 2.1.3. Nature des espèces

**Les espèces de milieux riches présentent souvent un fort taux de croissance relatif** (Poorter *et al.* 1990, Berendse *et al.* 1992, van der Werf *et al.* 1993) **et produisent plus de biomasse, même à fertilité égale** (Schippers and Olf 2000). En conditions de croissance non limitantes, les différences d'efficacité de conversion du rayonnement sont faibles entre espèces (Lemaire 1991). Ces différences s'accroissent par contre lorsque la nutrition est limitée. Sur les graminées prairiales cultivées en collection, des tendances inverses ont été observées (cf Tableau 28) : ainsi, des différences d'efficacité de conversion existent entre espèces de milieu riche (espèces dites de capture, types A et B) et espèces de milieu pauvre (espèces dites de conservation, types C et D) en conditions fertiles. Par contre, ces différences sont réduites en conditions de nutrition limitante puisque les premières sont plus affectées que les secondes. **L'avantage des espèces de milieu riche par rapport à la croissance est probablement permis par une plus grande part d'assimilats affectés aux tiges ou gaines, au moins dans les stades précoces** (Ryser and Lambers 1995), **tout en ayant une surface photosynthétique importante via un fort SLA**. Les espèces de milieu peu fertiles étant censées présenter un rapport biomasse souterraine/aérienne élevé (Chapin 1980). Cependant, on ne sait pas précisément si cet rapport est dû à une longévité importante des tissus ou à une allocation de biomasse préférentielle vers les racines (Craine *et al.* 2002).

Le pic de biomasse étant atteint au moment de la floraison, **des décalages phénologiques entre espèces appartenant à différentes prairies peuvent influencer la dynamique de la croissance**. Ainsi, lorsque les espèces dominantes sont plus précoces, le pic de production et donc l'arrêt de la croissance seront également plus précoces (Duru *et al.* 1994).

En situation fertile, on s'attend donc :

- à un démarrage de la végétation plus précoce
- à une biomasse aérienne plus importante au pic de production, du fait notamment d'une plus grande proportion de tissus reproducteurs (rapport FT plus faible)
- à un taux de croissance plus élevé (plus de talles reproductives et de tiges)

En situation naturelle, ces effets devraient être accentués du fait de la présence d'espèces à stratégie de capture, à croissance plus rapide.

## 2.2. Qualité de l'herbe

La qualité d'un fourrage est complexe à mesurer parce qu'elle dépend de nombreuses variables. Elle est définie par son ingestion/consommation (cf appétibilité, accessibilité, etc) et sa valeur nutritive (Buxton and Mertens 1995, Sollenberger and Cherney 1995). Cette dernière varie en fonction de sa composition chimique, de la nature des produits métabolisés au sein du rumen de l'herbivore et de la digestibilité de la matière organique (DMO)<sup>95</sup> (Sollenberger and Cherney 1995). C'est à cette dernière variable que nous nous référerons principalement, puisque c'est l'une

<sup>95</sup> Par digestibilité, on entend la différence entre la quantité de matière sèche consommée et la quantité excrétée dans les fèces des animaux (Hacker and Minson 1981). Elle peut être évaluée par différentes méthodes (méthodes *in vivo* via des animaux fistulés, *in vitro* par la digestion enzymatique, méthodes chimiques ou encore physiques (NIRS)) (Demarquilly and Jarrige 1981).

des plus simples et des plus synthétiques à la fois, même si elle ne renseigne bien sûr par sur tous les aspects de la qualité de l'herbe. **La digestibilité de la MO dépend surtout de la proportion relative des constituants peu ou pas digestibles présents dans les parois cellulaires, en particulier de la lignine** (Demarquilly and Jarrige 1971). Plusieurs facteurs influencent la proportion de lignine à l'échelle de la plante entière, notamment au cours du temps. Il est donc important de connaître les facteurs susceptibles d'augmenter directement ou non la part de tissus lignifiés et donc de conduire à une diminution de la digestibilité. Nous savons d'une part que la digestibilité des différents tissus varie, en fonction de leurs caractéristiques physiques et chimiques (Hacker and Minson 1981), du fait du rôle que jouent ces tissus (soutien, assimilation, transport, protection). **La proportion relative de ces tissus au sein d'une plante est donc un paramètre important à considérer.** Les tissus de soutien sont plus riches en lignine que les tissus métaboliques. Les tiges<sup>96</sup> sont ainsi souvent moins digestibles, sauf au tout début de la croissance où elles sont équivalentes (Terry and Tilley 1964), que les feuilles, (notamment de par leur plus forte proportion de parois, Deinum 1984, Jarrige *et al.* 1995). Toutes choses égales par ailleurs, plus le rapport FT est faible, plus les concentrations en lignine sont donc élevées et risquent donc de diminuer la digestibilité (Scehovic 1981). **La proportion de feuilles et de tiges** (via le rapport FT notamment) **varie en fonction du développement phénologique de la plante et des conditions environnementales.** En effet, nous avons vu précédemment que la nutrition minérale pouvait agir sur le rapport FT à un(e) stade/ date donné(e). **Le rapport FT donc une variable clé à prendre en considération pour comprendre les variations de digestibilité** (Marten 1985).

Au-delà du rôle des tissus qui conditionne une partie des caractéristiques physico-chimiques, **la digestibilité d'un même organe (notamment les feuilles) peut varier considérablement d'une espèce/population (voire d'une variété) à une autre** (Demarquilly and Jarrige 1981), **du fait de caractéristiques intrinsèques, éventuellement influencées par la variation des facteurs du milieu, en particulier la nutrition minérale.**

**Enfin, la digestibilité des tissus/organes diminuent au cours du temps, en particulier en fonction de « l'âge<sup>97</sup> » de l'herbe** (Terry and Tilley 1964, Buxton and Mertens 1995). **L'âge joue principalement sur la lignification des tissus. La proportion de matériel sénescant, comme résultante du vieillissement de l'herbe, est donc également à considérer.** Enfin, les différents tissus/organes n'évoluent pas tous à la même vitesse.

**En résumé, la variation de la digestibilité au cours de la croissance de l'herbe et du premier cycle en particulier, peut être interprétée en terme de proportions relatives des différents compartiments/organes i.e. de composition de la biomasse (matériel sénescant, rapport FT, proportion de tissus de soutien/métaboliques...) ainsi que de leur digestibilité propre et de leur évolution dans le temps** (Terry and Tilley 1964, Duru 1997b).

Ces différents facteurs vont donc être analysés séparément par la suite. Nous nous intéresserons dans un premier temps aux différences de proportions des tissus dans la biomasse et leur conséquences en terme de digestibilité, leur évolution temporelle. Enfin, nous essaierons de voir les effets possibles des facteurs du milieu testés dans notre dispositif sur la composition de la biomasse,

---

<sup>96</sup> Dans la plupart des articles comme dans nos expérimentations, le terme « tiges » renvoie, chez les graminées, aux véritables tiges qui sont constitutives de l'appareil reproducteur (inflorescences) ainsi qu'aux gaines. Les feuilles correspondent alors uniquement aux limbes.

<sup>97</sup> L'âge correspond au temps de pousse depuis le démarrage de végétation ou depuis la dernière coupe

sa digestibilité propre et son évolution ainsi que l'effet des stratégies d'espèces, en fonction de leur préférence d'habitat.

*La question de la température, considérée souvent comme l'un des principaux facteurs de variation de la digestibilité (Deinum et al. 1968, Buxton and Mertens 1995)- car elle accélère et intensifie la lignification des parois cellulaires- ne sera traitée que dans l'Encadré 8 puisque les différences supposées liées à la température entre parcelles de notre dispositif sont jugées réduites.*

2.2.1. *Evolution de la digestibilité du couvert au cours du temps/cycle de croissance*

➤ Composition de la biomasse

La digestibilité des tiges est généralement plus faible que celle des feuilles, du fait de leur teneur en glucides structuraux et lignine plus forte (Scehovic 1981) ; leur structure impliquant une plus forte proportion de parois (Deinum 1984, Jarrige *et al.* 1995). **Le rapport FT et son évolution sont principalement liés au développement phénologique de la plante** ; ainsi au stade végétatif, la proportion de tiges sera faible et augmentera d'autant plus que l'appareil reproducteur se développera. Même si elle ne rend pas complètement compte de la biomasse relative de tiges, **la proportion de talles reproductrices peut aussi avoir un effet sur la digestibilité du couvert**; (Buxton and Marten 1989) ont ainsi montré que la digestibilité d'un couvert pur de graminées était d'autant plus faible que la proportion de talles reproductives était élevée. Duru *et al.* (2000) ont observé que plus la tige du dactyle est longue, plus sa digestibilité est faible.

Les tissus sénescents sont plus lignifiés que les tissus jeunes, donc moins digestibles. **Pour une date donnée, plus la biomasse est forte, plus la biomasse sénescente est importante** (Duru *et al.* 1994). Cela peut notamment s'expliquer par l'effet d'auto-ombrage, conduisant à une mortalité plus importante des talles les plus petites/jeunes (Warndorff *et al.* 1987). Le taux d'accumulation du matériel sénescant dépend également de la durée de vie des organes, en particulier des feuilles, ainsi que de la phénologie des espèces (Magda *et al.* 2003). En effet, la proportion de feuilles sénescentes ne fait qu'augmenter au-delà de l'arrêt de l'émission de nouvelles feuilles, i.e. après l'épiaison.

➤ Evolution de la digestibilité des compartiments au cours du temps

**La digestibilité des différents organes diminue au cours du temps.** Cela résulte notamment de l'augmentation de la part de parois cellulaires dans les tissus (Wilson 1994). **La digestibilité des tiges diminue plus vite que celles des feuilles** (Deinum 1984), **la vitesse de diminution de celle des gaines étant intermédiaire** (Terry and Tilley 1964). Cela augmente donc encore plus les différences de digestibilité entre feuilles et tiges au cours du temps. La diminution plus rapide de la DMO des tiges s'explique par le fait que les modifications des caractéristiques des tissus sont nettement plus importantes au sein des tiges, du fait de la lignification et de l'augmentation de leur longueur au cours du temps ; en effet, plus les tiges sont longues, plus leur digestibilité est faible (Warndorff *et al.* 1987, Duru *et al.* 2000).

Le fait que la proportion de tissus métaboliques *versus* tissus structuraux diminue lorsque la biomasse totale augmente est un effet ontogénique (Lemaire and Gastal 1997).

La décroissance de la digestibilité au cours du temps est d'autant plus rapide que la proportion de talles reproductrices est élevée (Buxton and Marten 1989).

### Encadré 8 : Qualité et digestibilité de l'herbe

La qualité d'un fourrage est complexe à mesurer parce qu'elle dépend de nombreuses variables. Ainsi la qualité d'un fourrage est définie par sa valeur nutritive et de son ingestion/consommation (cf appétibilité, accessibilité, etc) (Buxton and Mertens 1995, Sollenberger and Cherney 1995). La valeur nutritive d'un fourrage dépend de sa composition chimique, de la digestibilité de la matière organique et de la nature des produits métabolisés au sein de l'herbivore (Sollenberger and Cherney 1995). La digestibilité de la matière organique et le contenu en protéines brutes font partie des variables les plus employées dans la pratique pour rendre compte de la qualité puisqu'elles permettent d'évaluer relativement simplement la valeur énergétique du fourrage (Demarquilly and Jarrige 1971, Duru 2003). La digestibilité d'un fourrage peut être estimée à partir de sa composition chimique notamment la proportion de constituants digestibles et non-digestibles (Demarquilly and Jarrige 1981). La teneur en constituants cytoplasmiques non digestibles étant peu variable, c'est la teneur en parois non digestibles qui détermine principalement la teneur en matière organique non digestible du fourrage (Demarquilly and Jarrige 1981, Buxton and Mertens 1995). **La digestibilité de la MO dépend donc surtout de la proportion relative des constituants peu ou pas digestibles présents dans les parois cellulaires que sont les glucides structuraux ou polysaccharides (cellulose, hémicellulose...) et la lignine** (Demarquilly and Jarrige 1971).

#### Effet de la température sur la digestibilité des tissus :

**La température est le principal facteur environnemental influençant la digestibilité** (Deinum *et al.* 1968), (Buxton and Mertens 1995). **L'augmentation de la température conduit souvent à une plus faible digestibilité des tissus du fait** d'une diminution de la quantité de glucides solubles<sup>98</sup> et **d'une augmentation des fibres** (Deinum *et al.* 1968). **Celle-ci se fait notamment via une augmentation de la concentration en lignine** (Wilson *et al.* 1991). **Cela résulte plus d'une lignification plus rapide des parois cellulaires** (Deinum 1984) que d'une augmentation de la proportion des cellules qui se lignifient (Wilson *et al.* 1991). La diminution de la digestibilité au cours du temps due à la température est moins marquée sur les feuilles que sur les tiges/gaines (Dirven and Deinum 1977). En effet, la lignification augmente plus vite dans les tiges (Scehovic 1981).

#### Maturation des tissus

La lignification des feuilles et tiges est rapide pendant le développement des tissus jusqu'à leur taille adulte puis se ralentit jusqu'à la sénescence (Dirven and Deinum 1977).

#### Développement phénologique

La digestibilité de la plante entière diminue lentement chez les graminées jusqu'au début de l'épiaison puis plus rapidement (Minson *et al.* 1960), *du fait de l'élongation des tiges* (Terry and Tilley 1964). Cela résulte d'une diminution du rapport FT, de la différence de vitesse de digestibilité de ces organes (Terry and Tilley 1964) et d'une augmentation de la proportion de matériel sénescant (Marten 1985). Chez les graminées, l'augmentation la plus importante de tissus lignifiés a lieu lorsque l'inflorescence a atteint sa taille définitive/maximale, d'où la diminution importante de digestibilité de ces tissus avant la floraison (Terry and Tilley 1964).

#### Autres facteurs de variation potentielle

L'intensité lumineuse peut aussi avoir un effet sur la digestibilité mais il est relativement faible (Deinum 1984).

La digestibilité d'un fourrage varie également selon le « numéro » du cycle d'une plante et, pour un stade ou un âge donné, selon le mode de récolte et de conservation (Demarquilly and Jarrige 1981). Dans notre étude, ces facteurs ne sont pas pris en compte puisque nous nous concentrons sur le premier cycle de croissance et les prélèvements et traitements de l'herbe pour nos mesures sont toutes effectuées dans les mêmes conditions.

NB : Il existe un gradient en terme de composition chimique et de digestibilité au sein des feuilles d'un même individu (entre la pointe et son insertion) mais aussi au sein d'une même plante entre le haut de la plante et sa base (Dirven and Deinum 1977). La digestibilité et la teneur en protéines brutes sont plus élevées dans les parties hautes ; la base est surtout riche en fibres.

<sup>98</sup> Les glucides solubles non structuraux étant des produits de la photosynthèse, servant de substances de réserve (polysaccharides tels que les fructosanes et l'amidon), de transport et de substrat pour la respiration (monosaccharides principalement) (Scehovic 1981). Ils s'opposent aux glucides structuraux (polysaccharides) tels que la cellulose et l'hémicellulose.

**Au cours du premier cycle de croissance, la digestibilité des graminées dépend donc presque exclusivement de leur stade phénologique** (Demarquilly and Jarrige 1981). La digestibilité de la plante entière diminue lentement chez les graminées jusqu'au début de l'épiaison puis plus rapidement (Minson *et al.* 1960), du fait de l'élongation des tiges (Terry and Tilley 1964).

### 2.2.2. Nutrition minérale

**Une meilleure disponibilité en éléments minéraux, en particulier en azote, peut influencer directement la digestibilité propre d'un tissu donné**, en particulier les feuilles, indépendamment de l'espèce considérée. La digestibilité des tiges de dactyle est ainsi supérieure dans les parcelles fertiles (Duru *et al.* 2000). La fertilité azotée peut notamment favoriser une augmentation du contenu en « protéines brutes ». Deinum (1984) rapporte que pour *L. perenne*, l'azote semble avoir un effet positif sur la concentration en protéines mais que ce n'est pas le cas pour toutes les graminées. De plus, l'effet de la fertilisation azotée sur les fibres est variable suivant l'âge de l'herbe (Deinum *et al.* 1968). Précisons que, sur les graminées prairiales cultivées en à deux niveaux de nutrition azotée, les teneurs de ces différents constituants et la digestibilité ne sont pas significativement différentes à l'échelle d'un même organe (Al Haj Khaled 2005).

**La nutrition minérale peut également avoir des effets indirects sur la digestibilité en influençant la quantité de matériel sénescant** (Duru *et al.* 1994) et la composition morphologique du couvert (rapport FT principalement) (Duru 1989). Nous avons vu précédemment l'effet de la fertilité sur la proportion de tiges. **La fertilité peut aussi influencer la vitesse de diminution de la digestibilité**. Ainsi, du fait d'une durée de vie des feuilles plus longues et de gaines plus courtes, la digestibilité de peuplements de dactyle diminue moins vite au cours du temps en situations moins fertiles (Duru 2003). La fertilité ne semble par contre pas influencer la vitesse d'évolution du rapport FT (Calvière and Duru 1999).

**La disponibilité des nutriments peut enfin intervenir en modifiant la composition botanique en favorisant ou non la présence d'espèces aux caractéristiques intrinsèques différentes** (voir paragraphe suivant).

La nutrition minérale peut agir sur la digestibilité à différents niveaux, directement ou non (qualité d'un organe, proportion de tiges, de matériel sénescant, cinétique...). Suivant l'importance relative de ces différents effets, les conséquences à l'échelle du couvert peuvent être variables d'où l'absence de tendance uniforme dans la bibliographie. Ainsi, **suivant la date de la mesure**, l'effet négatif d'un rapport FT élevé en situation fertile pourra être plus ou moins « compensé » par des tissus plus digestibles en moyenne que dans des parcelles moins fertiles...

### 2.2.3. Nature des espèces

**L'effet espèce peut se manifester par des différences de rapport FT (en lien avec la phénologie de chaque espèce/groupe d'espèce), de qualité intrinsèque des tissus** (Minson *et al.* 1960, Demarquilly and Jarrige 1971) **voire de quantité de matériel sénescant accumulé** (Hacker and Minson 1981). Il est cependant délicat de déterminer des règles générales concernant l'effet des espèces, via la composition botanique/fonctionnelle, sur la digestibilité du couvert. La première

difficulté vient aussi de la façon de caractériser cette composition. Daccord (1991) observe peu d'effet de la composition botanique sur la composition chimique des foinés récoltés voire sur la digestibilité. La composition renvoie ici à la proportion des différentes formes de croissance et/ou des espèces de graminées présentes (cf prairies grasses à *A. elatius* vs nardaies par exemple). Afin de distinguer les effets potentiels des « espèces », nous analyserons d'abord les formes de croissance puis les stratégies d'espèces vis-à-vis de la gestion des ressources minérales (opposant globalement les espèces de milieu riche aux espèces de milieu pauvre).

➤ Forme de croissance (graminées, légumineuses, autres dicotylédones)

Les dicotylédones sont généralement plus digestibles que les graminées (Hacker and Minson 1981, Duru 1997b). A la différence des feuilles de légumineuses (si l'on exclue le pétiole), celles des graminées jouent un rôle de soutien en plus du rôle métabolique. Les limbes des légumineuses présentent ainsi des parois plus fines, ce qui les rend plus digestibles.

La digestibilité des dicotylédones autres que les légumineuses varie peu alors que celle des graminées diminue fortement au cours du temps (Buxton and Mertens 1995, Duru 1997b). L'évolution différente au cours du temps entre graminées et autres dicotylédones résulte de différences de dates à laquelle les feuilles de ces formes de croissance tombent (Hacker and Minson 1981) ainsi que de différences de gradients de concentration de lignine et parois cellulaires des feuilles en fonction de leur niveau d'insertion chez les graminées (Duru 1997b).

Il ne semble par contre pas y avoir de différence dans la vitesse d'évolution du rapport FT entre dicotylédones et graminées (Calvière and Duru 1999).

➤ Espèces de milieu riche vs espèces de milieu pauvre (stratégie de capture vs conservation des ressources minérales)

**Les espèces dominantes en milieu riche ont des tiges plus longues que les autres au moment de la floraison (Grime *et al.* 1988) donc potentiellement un rapport FT plus faible à ce stade.** Ces espèces ont tendance à allouer plus d'assimilats à leurs tiges que les espèces de milieu pauvre (Ryser and Lambers 1995). Cela leur permet d'atteindre une grande taille et favorise la compétitivité pour la lumière puisqu'elle permet aux espèces en question de placer leurs feuilles au niveau de la strate supérieure donc d'intercepter le maximum de lumière (Elberse and Berendse 1993). Cette allocation préférentielle vers les tissus de soutien, moins digestibles que les tissus métaboliques, peut donc conduire à une digestibilité plus faible à l'échelle de la plante.

**De plus, quel que soit le niveau de nutrition minérale, les tissus des espèces inféodées aux milieux pauvres en éléments minéraux sont plus riches en composants des parois (lignine, cellulose et hémicellulose)** (van Arendonk and Poorter 1994, Al Haj Khaled 2005). Ceci les rend moins digestibles que les espèces dites de milieu riche, présentant par ailleurs des teneurs en azote organique et en minéraux plus fortes.

**Enfin, les graminées de milieu pauvre ont une fraction de feuilles mortes plus faible que celles de milieu riche** (Schippers and Olf 2000).

**Comme dans le cas de l'effet de la nutrition sur un couvert monospécifique, on peut donc s'attendre à ce que les différentes caractéristiques des espèces « tamponnent » les variations de digestibilité à l'échelle de l'ensemble du couvert, suivant les proportions relatives des formes de croissance, des stratégies, le stade phénologique de référence, etc.** Ainsi, (Duru 1994) observe que des prairies pauvres dominées par la fétuque rouge (espèce à stratégie de conservation) présentent une digestibilité plus faible que les autres au début de la croissance mais que cette digestibilité diminue moins vite au cours du temps du fait d'un rapport FT plus élevé et d'une plus faible quantité de matériel sénescant. Au moment de la floraison, la digestibilité globale de ces parcelles est alors plus élevée que celles non déficientes en éléments minéraux.

### 3. Relations entre caractéristiques agronomiques et traits fonctionnels : état de l'art

La plupart des études visant à tester les relations entre traits fonctionnels et propriétés des écosystèmes se sont faites dans le domaine de l'écologie. Les propriétés considérées étant principalement la décomposition/décomposabilité de la litière, les cycles biogéochimiques ou la productivité primaire annuelle. L'utilisation de traits fonctionnels dans un contexte agronomique étant relativement récente, peu de références bibliographiques existent à ce sujet.

Lavorel et Garnier (2002) ont montré que, suivant les gradients et les propriétés écosystémiques étudiées, les traits de réponse pouvaient se révéler pertinents en tant que traits d'effet lorsque les mêmes mécanismes sont impliqués. Ainsi, les traits de réponse aux gradients de disponibilité des ressources et ceux permettant de rendre compte de la productivité primaire des écosystèmes se recouvrent fortement puisqu'ils impliquent le trade-off « acquisition-conservation », au niveau duquel le RGR, la SLA, la LLS et la LDMC apparaissent comme des traits centraux. Ce recouvrement est également pressenti pour la relation entre pâturage et digestibilité/appétence (Lavorel and Garnier 2002). Le SLA, considéré comme un bon trait de réponse au pâturage, est aussi considéré comme un bon indicateur de l'appétence/digestibilité des limbes (corrélation négative) (Duru 1997a, Westoby 1999, Al Haj Khaled 2005). Les espèces à fort SLA (ou fort RGR) présentent en effet moins d'hémicellulose et de lignine (par unité de masse de feuille) i.e. moins de composants des parois cellulaires que les espèces à faible SLA (Poorter and Bergkotte 1992, van Arendonk and Poorter 1994, Al Haj Khaled 2005). Chez les graminées, la LDMC est positivement corrélée à la teneur en fibres et négativement à la digestibilité des couverts monospécifiques (Ansquer *et al.* 2004, Al Haj Khaled 2005). Cependant, la teneur en matière sèche des tissus des plantes varie entre formes de croissance (cf graminées *versus* rosettes) mais également au sein d'une même forme de croissance (e.g. au sein des graminées, Cruz *et al.* 2002, Ansquer *et al.* 2004, Al Haj Khaled 2005), en lien avec leur stratégie de gestion des ressources minérales. Le lien entre teneur en matière sèche des tissus et digestibilité d'un couvert plurispécifique nécessite donc d'être testé en situation naturelle.

La phénologie est un élément essentiel à prendre en considération dans la compréhension de l'accumulation de biomasse et l'évolution de la digestibilité au cours du temps. Nous avons d'ailleurs montré précédemment l'importance des variations du rapport FT, conséquence directe du développement phénologique. Cependant, le rapport FT est difficile à estimer en prairie naturelle. La recherche de traits corrélés à cette variable serait donc utile.



#### 4. Hypothèses testées et questions posées

Le mode d'utilisation et la fertilité influencent la composition botanique et fonctionnelle des parcelles étudiées (chapitre I). Nous faisons l'hypothèse que les effets potentiels des pratiques sur les caractéristiques agronomiques de couverts plurispécifiques, observés sur des monocultures, peuvent être renforcés ou au contraire atténués en situation naturelle, suivant la nature des espèces présentes et les caractéristiques considérées. **L'objectif est donc de tester la part relative de ces facteurs, en particulier de la fertilité et de la composition fonctionnelle, sur les variations des caractéristiques agronomiques considérées.**

*Quel que soit le mode d'utilisation, les mesures ont été réalisées sur des végétations mises en défens (i.e. non perturbées) et ce jusqu'à l'accomplissement du premier cycle de croissance. Cette situation reflète l'utilisation habituelle des prés de fauche mais pas des prairies pâturées au printemps. Au sein de nos expérimentations, les effets du mode d'utilisation sur les caractéristiques agronomiques résulteront donc de l'effet « composition fonctionnelle » (via les caractéristiques morphologiques, phénologiques, etc. des espèces présentes), en lien avec les exploitations des années précédentes (« effet mémoire »), et non pas de l'effet direct de la défoliation. Ces mesures nous permettent de comparer le fonctionnement agronomique « potentiel » des parcelles, en fonction du niveau de nutrition moyen des parcelles et de leur composition fonctionnelle.*

##### 4.1. Hypothèses

**La nutrition minérale, en particulier la nutrition azotée, a un fort impact sur les caractéristiques liées à la croissance (quantité produite au pic, taux de croissance) mais plus faible sur la digestibilité du couvert.** En effet, en milieu naturel, une fertilité élevée devrait conduire à une augmentation de la production et de la productivité des prairies ; à la fois de par la plus forte disponibilité des éléments minéraux permettant une croissance plus importante mais aussi en favorisant des espèces inféodées à ces habitats fertiles et présentant un taux de croissance et une capacité d'accumulation de la biomasse intrinsèques élevés. Les effets observés à l'échelle de couverts monospécifiques devraient se conjuguer à ceux « permis » par la composition fonctionnelle des prairies. **L'effet de la fertilité sur les dates de pic de biomasse est probablement plus faible car celles-ci dépendent principalement de la phénologie.** Concernant la digestibilité, les effets « fertilité » et « nature des espèces » peuvent conduire à des effets contraires suivant les combinaisons de ces « facteurs » et les stades phénologiques observés.

Les traits foliaires (SLA et LDMC) ainsi que la phénologie sont corrélés à certaines caractéristiques agronomiques, en particulier au sein de monocultures. **Nous faisons l'hypothèse que les variations de ces traits à l'échelle de la communauté peuvent rendre compte des variations de caractéristiques agronomiques. De plus, les traits varient avec les facteurs du milieu et devraient permettre d'établir le lien entre pratiques et caractéristiques agronomiques. Une caractérisation fonctionnelle des prairies peut dans ce cas être utilisée pour évaluer la valeur d'usage des communautés.**

## 4.2. Questions

Trois questions principales sont posées dans cette partie :

- Est-ce que la caractérisation fonctionnelle permet de rendre compte des variations de ces caractéristiques agronomiques ?
- Quelle caractérisation des communautés adopter pour rendre compte des variations des caractéristiques agronomiques observées ?
- Les caractéristiques mesurées sur la communauté des graminées sont-elles corrélées avec celles mesurées sur la communauté entière?

Dans un premier temps, nous analyserons les relations entre les différentes caractéristiques agronomiques étudiées, ainsi qu'entre les différents compartiments d'une même caractéristique (communauté entière *vs* graminées, feuilles *vs* tiges, biomasse nette *vs* biomasse sénescente...). Ces analyses nous permettront notamment de voir si les caractéristiques mesurées sur les graminées sont similaires à celle de la communauté entière. Nous nous intéresserons ensuite aux variations des caractéristiques observées en fonction des valeurs de traits communautaires. **Les corrélations identifiées pourront résulter de liens « de cause à effet » entre traits et caractéristiques tout comme de simples corrélations, permettant d'identifier des traits pouvant servir d'indicateurs** (traits d'effet *sensu* Lavorel and Garnier 2002). Ces indicateurs seront évalués au regard des critères présentés précédemment (cf Introduction générale, III.4.). Nous intégrerons ensuite simultanément les variations de fertilité et de composition fonctionnelle (via les proportions de types fonctionnels établis en conditions contrôlées via la LDMC) pour rendre compte de leurs effets relatifs sur les caractéristiques agronomiques. Nous verrons à ce niveau si la prise en compte de l'un et/ou l'autre des deux « facteurs » permet de définir des sous-ensembles pertinents de parcelles présentant des caractéristiques agronomiques similaires.

## Matériel et Méthodes

### 1. Mesure des caractéristiques agronomiques

#### 1.1. Caractéristiques relatives à la croissance

Dans chaque parcelle étudiée, un exclos (environ 36 m<sup>2</sup>) a été mis en place pour étudier, sans aucune perturbation, la végétation pendant le premier cycle de croissance (printemps et été). Les mesures ont été réalisées en 2003 (environ 3 dates autour du maximum de biomasse) pour évaluer le pic de biomasse, en 2004 (environ 10 dates de prélèvement depuis le 24 février jusqu'au 20 juillet) pour évaluer les cinétiques de croissance et de composition morphologique tout au long du premier cycle et la digestibilité au pic. Seules les données obtenues en 2004 sont analysées ici, car elles sont plus complètes (prise en compte de plus de caractéristiques et mesure de la dynamique temporelle). La biomasse a été prélevée à l'aide d'une tondeuse à main sur la surface délimitée par un cadre (environ 0.3 m<sup>2</sup>) ; le cadre ayant été glissé en essayant de perturber au minimum le couvert environnant (i.e. sans coucher les tiges ni les feuilles). Trois échantillons ont été prélevés dans chaque exclos à chaque date de prélèvement (voir blocs sur la Figure 35). Les données récoltées nous permettent d'établir des cinétiques de croissance pour différents compartiments de la biomasse (voir Figure 36). **Les compartiments correspondent aux formes de croissance (graminées, légumineuses, etc) ainsi qu'à des compartiments liés à la nature de la**

**biomasse (feuilles et tiges des graminées ou biomasse sénescence sur la communauté entière).** Les fractions 1 et 2 sont des sous-échantillons représentatifs de l'échantillon total (prélevés après homogénéisation de la biomasse de chaque échantillon). Les feuilles des graminées correspondent en réalité aux limbes alors que les tiges correspondent aux tiges florifères ainsi qu'aux gaines des feuilles.

Par convention, on parlera de croissance nette totale pour désigner l'accumulation de la biomasse verte de la communauté entière. Lorsque l'on intégrera la biomasse sénescence, nous parlerons de croissance brute totale. La croissance nette est aussi analysée à l'échelle des graminées. La biomasse verte de tiges et de feuilles (et donc le rapport FT) concerne uniquement les graminées.

**Les biomasses des différents compartiments ont toutes été exprimées en tonnes/ha. Le temps est exprimé en somme de température i.e. en degré.jour (°C.jour)<sup>99</sup>.** L'expression en fonction de la somme de température a été préférée à celle en jours juliens pour intégrer l'effet des différences de conditions climatiques, en particulier de la température, sur la croissance<sup>100</sup> (et non pas considérer tous les jours comme équivalents du point de vue de la croissance). Elle a aussi été utilisée pour pouvoir mettre en relation les caractéristiques agronomiques et les stades phénologiques (floraison et épiaison). Ces données ont été acquises en 2003. L'expression en temps thermique permettait donc l'utilisation de ces données en 2004. Le calcul des sommes de température a été réalisé à partir des données météorologiques obtenues en 2004 sur la station dite de Goulos (située à 600 mètres d'altitude à Ercé). La correction liée au gradient altitudinal (- 0.6 °C.jour tous les 100 mètres supplémentaires par rapport à l'altitude de la station de référence) n'a pas été pratiquée ; en d'autres termes les calculs ont été réalisés comme si toutes les parcelles étaient situées à 600 mètres d'altitude. En effet, les dates de floraison pondérées relatives à la communauté des graminées ont été calculées en tenant compte ou non de cette correction. Elles ont ensuite été comparées aux dates faisant intervenir des données de la collection d'Auzeville (Al Haj Khaled, 2005). Les valeurs de terrain exprimées en somme de température « non corrigée » sont très corrélées avec celles calculées via la collection ( $p < 0.001$  ;  $r = 0.9$ ), contrairement aux données « corrigées » par l'altitude qui ne montrent aucune corrélation significative.

---

<sup>99</sup> Du fait de son lien avec le rythme de développement voire la croissance, la somme de température ou « temps thermique » permet, par exemple, de classer les plantes selon leur rythme de floraison, la longueur de leur cycle ou d'estimer la maturité d'une récolte (Bonhomme 2000). Dans notre cas, les seuils de température moyenne journalière ( $= (\min + \max) / 2$ ) retenus sont 0°C et 18°C (Cros *et al.* 2003). En deçà et au-delà de ces seuils respectivement, la croissance est considérée comme nulle pour les espèces présentes dans les prairies étudiées. L'initialisation des sommes de températures est fixée au 1<sup>er</sup> février (Fitter *et al.* 1995).

<sup>100</sup> L'accumulation de matière sèche peut être exprimée en fonction du rayonnement intercepté (Gosse *et al.* 1986). Dans notre situation, nous ne disposons pas de mesures du rayonnement intercepté. Etant donné la corrélation entre températures et rayonnement au printemps et le fait que l'indice foliaire est dépendant de la température (Lemaire 1985 in Duru et Calvière 1993), nous avons exprimé l'accumulation de matière en fonction des températures. Par ailleurs la corrélation entre rayonnement incident et température moyenne journaliers sur la période de croissance étudiée (1<sup>er</sup> février – 30 juillet) est forte en 2003 et 2004 ( $p < 0.001$ ,  $r = 0.7$ ).

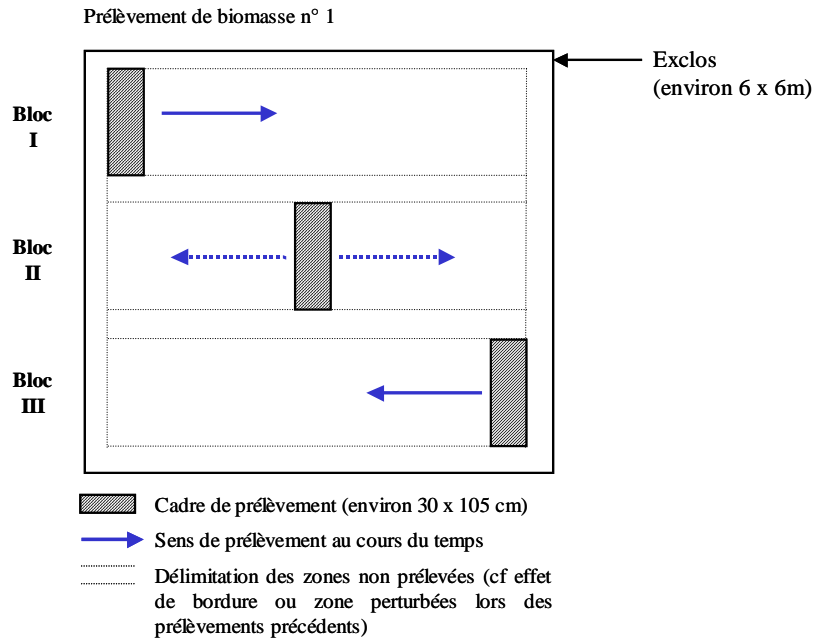


Figure 35 : Organisation des prélèvements de biomasse réalisés à chaque date dans chaque parcelle.

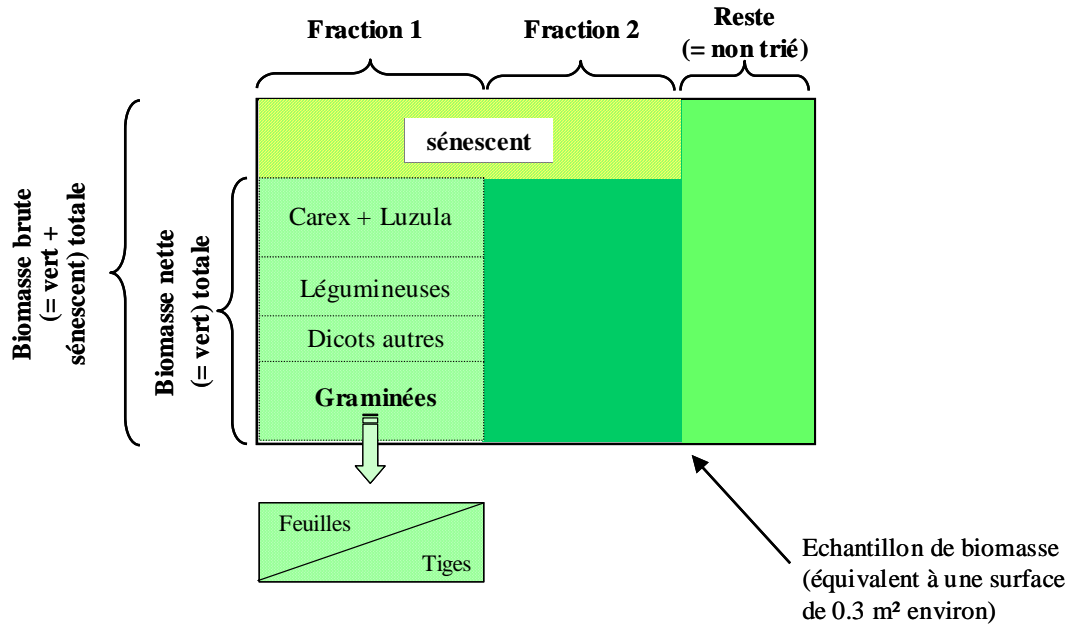


Figure 36 : Sous-échantillonnage de biomasse et différents compartiments triés sur chaque échantillon de biomasse (= bloc)

La variabilité entre répétitions au sein d'une même parcelle a été attribuée en majeure partie à la variabilité inhérente à l'expérimentation<sup>101</sup>. Cette variabilité a donc été considérée comme un bruit de fond, sans signification biologique propre. **Les données servant à l'établissement des courbes de biomasse, quel que soit le compartiment considéré, sont donc les valeurs moyennes par parcelle (= moyenne de trois répétitions).** Les différents paramètres analysés par la suite (taux de croissance, date du pic de biomasse, quantité maximale atteinte, etc) découlent des courbes de croissance établies sur la période de mesure. **Afin de disposer de données plus complètes<sup>102</sup>, une courbe d'ajustement « optimale » a été recherchée pour chaque parcelle et chaque compartiment analysé.** Le choix de la forme de l'équation a été basé sur le résultat de tests réalisés sous le logiciel S+ (probabilité que le modèle testé et les coefficients de l'équation soient statistiquement différents de zéro). La forme de l'équation retenue pour chaque compartiment est celle qui convenait à la majorité des parcelles. Ainsi<sup>103</sup>, pour la croissance brute totale (= vert + sénescence), la croissance nette totale (= biomasse verte seule), l'accumulation de biomasse verte de graminées et celle de la biomasse de tiges de graminées, l'équation retenue est un polynôme du troisième degré du type  $y = ax^3 + bx^2 + c$ . Pour l'accumulation de matériel sénescence, il s'agit d'un modèle linéaire  $y = ax + b$ . Pour la biomasse de feuilles de graminées, il n'a pas été possible d'identifier un modèle commun satisfaisant. Les mesures auraient dû commencer plus tôt pour acquérir plus de valeurs avant le pic de biomasse de feuilles et donc disposer de suffisamment de points pour estimer correctement les courbes. Le pic de biomasse correspond donc à la valeur mesurée la plus élevée (et en cas d'incertitude, à la valeur la plus précoce).

➤ Détermination des paramètres de croissance à partir des courbes ajustées

Plusieurs variables relatives à la croissance ont été déterminées à partir des courbes de biomasse ainsi établies (cf Figure 37) :

- **La date de fermeture du couvert** est appelée x minimum sur la figure. Cette date correspond généralement à un indice foliaire de 3-4 (Lemaire *et al.* 1985). Dans notre cas, **nous avons retenu la date correspondant à un indice foliaire de 4**<sup>104</sup> pour que les parcelles aient atteint une biomasse d'au moins 1.5 tonne.ha<sup>-1</sup>. A partir de cette date, le couvert intercepte presque tout le rayonnement incident; l'efficacité d'interception du rayonnement est alors proche de son maximum (1). Au-delà de ce stade, l'analyse des différents paramètres de croissance entre différentes communautés peut donc être réalisée

<sup>101</sup> Malgré une recherche de standardisation maximale, de nombreuses sources de variation ont pu être générées lors du prélèvement surtout lorsque la biomasse était très importante et donc difficile à prélever, du sous-échantillonnage, du tri sans oublier « l'effet expérimentateur » lié au fait que de nombreuses personnes différentes ont dû être mobilisées sur cette expérimentation.

<sup>102</sup> Cela permet en effet d'accéder à des valeurs situées entre les points réellement mesurés sur le terrain (= interpolation).

<sup>103</sup> Pour la biomasse totale, modèle « valable » avec un risque maximum de 1 %, coefficients significativement différents de 0 dans tous les cas avec  $p < 0.05$  (sauf pour deux parcelles P-). Idem pour la biomasse verte (1 seule parcelle pour coefficient « ns »). Pour la biomasse verte de graminées, modèle « valable » avec un risque maximum de 5 % (sauf pour une parcelle F- où  $p=0.1$  et une parcelle PF- où  $p>0.1$ ). Pour la biomasse de tiges, modèle « valable » avec un risque maximum de 5 % (sauf pour une parcelle PF- et une P- où  $p=0.1$ ). Pour la biomasse sénescence, modèle « valable » avec un risque maximum de 5 % (sauf pour deux parcelles P-,  $p=0.1$ ).

<sup>104</sup> L'Indice foliaire (IF) a été estimé à partir des valeurs de biomasse de feuilles et du SLA mesurés sur la communauté entière.

sans qu'il n'y ait de biais du fait d'éventuelles différences de rayonnement intercepté (effet morphogénétique). Les différences observées entre parcelles résulteront uniquement de différences de conversion du rayonnement (cf RUE) i.e. uniquement d'effets métaboliques/trophiques.

- **La date du pic de biomasse** est la valeur de  $x$  pour laquelle la dérivée  $y'$  de l'équation de la courbe ajustée s'annule (cf  $x$  maximum sur la figure).
- **La biomasse maximale produite** est obtenue par la formule  $y_{max} = ax_{max}^3 + bx_{max}^2 + c$
- **Le taux de croissance** correspond à la pente de la partie linéaire de la courbe. Or, cette pente est égale à  $y'$  au niveau du point d'inflexion. L'abscisse de ce point est obtenue lorsque la dérivée seconde  $y''$  s'annule<sup>105</sup>.

*Pour caractériser la biomasse sénescence, seul le taux d'accumulation est mesuré. Il est obtenu directement par la pente de la droite de régression.*

*Pour la biomasse de feuilles de graminées, seule la date du pic est analysée.*

NB : lorsque le modèle général retenu ne correspondait pas aux données mesurées (cf coefficient non différent de zéro par exemple) pour une parcelle, les données la concernant n'ont pas été prises en compte dans les analyses. Ainsi Coste Bas – (PF-) a été éliminée pour les données concernant les graminées. Peyche Petit – (P-) a été éliminée pour tous les compartiments.

*Nous pouvons ainsi distinguer deux grands types de variables en ce qui concerne la production de biomasse:*

- *celles directement liées à la **quantité de biomasse produite** (quantités nettes et brutes produites au pic)*
- *celles qui rendent compte de la « **saisonnalité** » ou **dynamique de la croissance** (taux de croissance ou d'accumulation de la biomasse, date du pic de biomasse, date de démarrage de la croissance linéaire via l'IF4, vitesse d'évolution du rapport feuille/tige, etc)*

---

<sup>105</sup> Plusieurs méthodes de calcul du taux de croissance ont été testées : calcul à partir du rapport  $(y_{max} - y_{min}) / (x_{max} - x_{min})$  sur les points ajustés ( $y_{min} = 1.5 \text{ t.ha}^{-1}$ ), pente de la régression linéaire réalisée sur les points mesurés. Les valeurs obtenues par la méthode de la dérivée seconde sont globalement significativement supérieures ( $p < 0.01$ ) à la première méthode citée (points ajustés) puisque celle-ci se base sur une partie plus large que la partie strictement linéaire (voir Figure 37). Le classement des parcelles est cependant identique ( $r = 0.999$  ;  $p < 0.001$ ). Les valeurs obtenues par la régression linéaire sur les données mesurées sont intermédiaires. Le choix final de la méthode de calcul a été basé sur le fait de préférer les données ajustées aux mesurées (voir raisons dans le texte) et de pouvoir accéder le mieux possible à la pente de la partie linéaire de la courbe, deux conditions remplies par la méthode de la dérivée seconde.

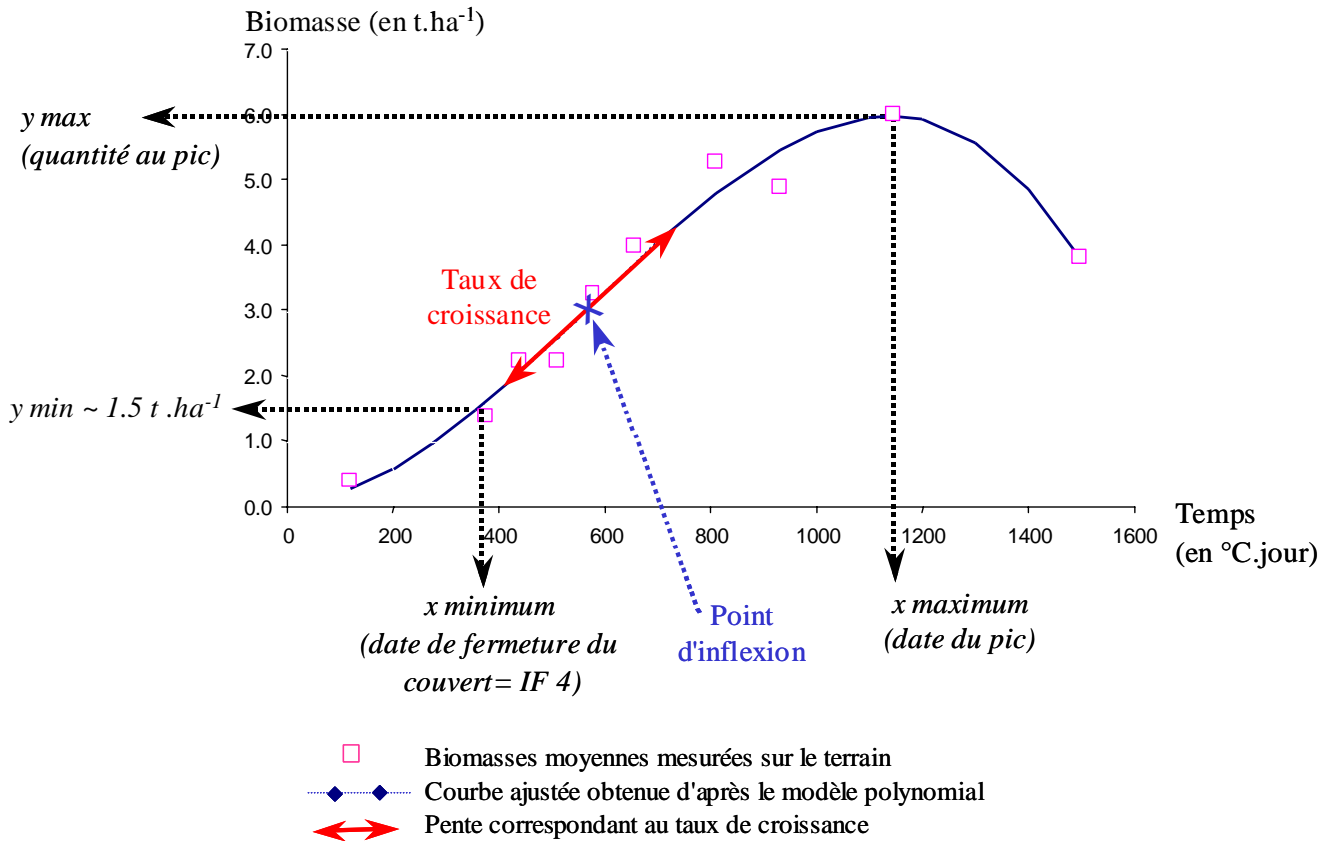


Figure 37 : Evolution de la biomasse au cours du temps (ici modèle basé sur la biomasse verte d'un pré de fauche fertile en fonction du temps thermique) et détermination (des paramètres de croissance analysés).

### 1.2. Caractéristiques relatives à la composition et à la qualité de la biomasse

L'évolution du **rapport feuille/tige (rapport FT) chez les graminées** est analysée. En effet, suivant la valeur de ce rapport, la composition de la biomasse et donc sa qualité est susceptible de changer. Ce rapport est exprimé en fonction de la biomasse totale verte accumulée, sur la base du modèle puissance (Lemaire *et al.* 1985). Afin de faciliter l'analyse de cette évolution, notamment pour pouvoir comparer les pentes, ces courbes ont été linéarisées (transformation des valeurs en logarithme). Le rapport FT est également exprimé en fonction du temps (pente) sans rechercher de transformation ni de modèle particulier. Le rapport FT a également été estimé au moment du pic de biomasse.

La qualité globale a été évaluée par des mesures de **digestibilité de la matière organique**. La méthode retenue est celle du NIRS (Near Infra-Red Spectrometry), permettant de déterminer une valeur de digestibilité d'un échantillon via le spectre qu'il émet dans l'infrarouge. Les analyses ont été réalisées à l'INRA de Clermont-Ferrand. Sur le dispositif d'Ercé 2004, les échantillons correspondant au point de biomasse mesuré le plus proche du pic estimé<sup>106</sup> par les courbes d'ajustement ont été analysés pour chaque parcelle (soit 18 x 3 répétitions). Les compartiments

<sup>106</sup> L'écart éventuel entre la date retenue pour les mesures de digestibilité et la date estimée pour le pic de biomasse nette est au maximum d'une semaine. La plupart des parcelles ont été mesurées un peu après le pic (sauf les pacages fertiles) ; la digestibilité diminuant au cours du temps, on peut donc supposer que la digestibilité totale mesurée est quelque peu sous-estimée. Précisons cependant que le pic de biomasse de feuilles de graminées est antérieur à celui de la biomasse totale donc l'écart peut s'avérer plus important pour les feuilles.

analysés sont la biomasse verte totale, les feuilles et les tiges des graminées. Les valeurs relatives à la biomasse verte totale de deux parcelles sont absentes. Les tests impliquant ce compartiment ont donc été réalisés sur 16 parcelles.

La digestibilité de la biomasse verte de graminées a également été estimée *a posteriori* à partir de deux types de données : d'une part, le rapport FT des graminées (mesuré à la date du prélèvement de biomasse pour estimer la digestibilité totale) ; d'autre part, les valeurs de digestibilité des deux types d'organes des graminées, feuilles et des tiges<sup>107</sup>.

Une dernière caractéristique agronomique, **la masse volumique du couvert**, a été estimée à partir des prélèvements de biomasse. C'est une caractéristique importante dans le cas du pâturage puisqu'en lien avec la capacité d'ingestion des animaux. Dans notre cas, elle a été estimée par le rapport entre la biomasse verte totale et la hauteur moyenne du couvert (moyenne communautaire) mesurée à peu près à la même date, i.e. **au cours du stade végétatif** i.e. bien avant le stade épiaison des graminées. Elle est exprimée en  $\text{g.m}^{-3}$ .

*Nous pouvons ici aussi distinguer deux grands types de variables:*

- celles donnant une mesure « directe » de la **qualité** de biomasse produite (digestibilité)
- celles qui rendent compte de la **composition de la biomasse** (quantité de biomasse sénescence, rapport feuille/tige, masse volumique)

## 2. Composition fonctionnelle

### 2.1. Traits communautaires moyens mesurés *in situ*

Des traits végétatifs relatifs à la plante entière ou aux feuilles, mesurés en 2004 suivant le même protocole qu'en 2003 (voir chapitre Présentation du dispositif), ont été mobilisés. Ces traits sont la hauteur végétative, le SLA, la LDMC, les teneurs en éléments minéraux des limbes massiques (LNC, LPC et C/N). Les données utilisées sont les valeurs communautaires (toutes espèces ou graminées uniquement) pondérées par l'abondance des espèces.

Les valeurs communautaires de traits phénologiques (date de floraison et date d'épiaison pour les graminées<sup>108</sup>) ont été obtenues à partir de suivis de phénologie réalisés en 2003 (exprimées en somme de température pour pouvoir être utilisées sur différences années) et des abondances des espèces en 2004 (pour plus de détails, voir chapitre Présentation du dispositif).

### 2.2. Types de graminées définis par la LDMC (typologie établie en collection)

Les types fonctionnels définis sur la base de la LDMC en conditions de croissance non limitantes sont également utilisés.

La typologie basée sur la LDMC<sup>109</sup> est ici utilisée sous deux formes différentes:

- (i) la première consiste à mettre en relation les proportions d'un type avec une caractéristique agronomique pour voir si les variations de proportion, reflétant des

<sup>107</sup> Digestibilité graminées = (dig. Feuilles\* rapport FT) + (dig. Tiges \* (1- rapport FT))

<sup>108</sup> Pour information : les dates d'épiaison sont très fortement corrélées avec les dates de floraison des graminées (données *in situ*) :  $p < 0.001$ ,  $r = 0.9$  ;  $n = 18$

<sup>109</sup> Pour plus de détails sur les proportions relatives des types et les caractéristiques des classes établies sur la base du type dominant, voir section 2 des résultats du chapitre I.



variations de composition fonctionnelle (via la LDMC), influencent cette caractéristique, éventuellement sur un sous-ensemble de parcelles (analyses corrélatives).

- (ii) la seconde consiste à voir s'il existe des différences significatives au niveau des caractéristiques agronomiques entre les différentes classes 1 à 3 (anova). Ces classes, définies que la base du type dominant (type A pour la classe 1, AB pour la classe 2 et C pour la classe 3) intègrent des variations de fertilité et de composition fonctionnelle. Ce niveau d'analyse est utilisé pour voir s'il représente des classes de caractéristiques agronomiques similaires.

Dans notre dispositif, les proportions des différents types varient avec les facteurs du milieu (fertilité et utilisation ; cf chapitre I). Des analyses corrélatives à deux facteurs (régression « stepwise ») ont donc été réalisées afin de distinguer les effets de la composition fonctionnelle liés à la fertilité de ceux liés à l'utilisation (arrière-effets). Les deux facteurs sont l'IFG (pour rendre compte des variations de la fertilité) et la proportion du type C. Le type C a été retenu car il présente les variations de proportions les plus importantes au sein du dispositif (varie entre 0 et 80% de la biomasse des graminées suivant les parcelles). De plus, contrairement au type A qui n'est sensible qu'à la fertilité, il varie aussi en fonction du mode d'utilisation.

### **3. Analyses statistiques**

Des analyses de corrélation entre deux variables (Pearson) (sur 18 parcelles ont été réalisées sur les valeurs parcellaires (n=18 voire moins suivant les données disponibles) des caractéristiques agronomiques et des traits (moyennes pondérées). Des régressions linéaires (« backward stepwise regression », voir chapitre Présentation du dispositif) entre caractéristiques agronomiques d'une part et IFG et proportion du type C d'autre part ont également été mobilisées. Ces analyses seront réalisées sur les 18 parcelles du dispositif ainsi qu'au sein de la classe 1 (type A dominant) pour voir si des nuances ténues de proportions du type C (variations entre 0 et 25 % de la biomasse des graminées) ou de l'IFG (variations comprises entre 80 et 96) peuvent induire des variations de caractéristiques agronomiques. Des analyses de variance seront également réalisées sur les caractéristiques agronomiques entre les trois classes de type dominant.

## Résultats

### 1. Relations entre caractéristiques agronomiques

#### 1.1. Comparaison entre communauté totale et graminées

Alors que la proportion de graminées varie beaucoup d'une parcelle à l'autre (entre 20 et 90% de la biomasse totale en moyenne), **les caractéristiques relatives à la croissance (quantité produite, date du pic, taux de croissance) obtenues sur la communauté des graminées sont corrélées positivement à celles de la communauté entière** ( $p < 0.001$  ;  $r = 0.96$  pour la date ;  $r = 0.77$  pour la quantité produite au pic et  $r = 0.82$  pour le taux de croissance net). Les écarts de valeurs entre la communauté totale et celle des graminées s'expliquent principalement par la proportion de graminées dans la biomasse au pic<sup>110</sup>. Ainsi, les écarts entre la communauté totale et la communauté des graminées pour le taux de croissance et la quantité produite au pic sont d'autant plus faibles que la proportion de graminées dans la biomasse est importante ( $p < 0.001$  ;  $r = -0.9$ ). Concernant la date du pic, la relation est moins robuste ( $p = 0.05$  ;  $r = -0.5$ ). En ce qui concerne la digestibilité, il n'existe pas de corrélation entre les deux communautés.

#### 1.2. Comparaison entre compartiments (feuilles, tiges, sénescents, net et brut) pour une même caractéristique

##### *1.2.1. Compartiments verts et sénescents*

**Les caractéristiques relatives à la biomasse brute mesurées sur la communauté entière sont très fortement corrélées avec celles de la biomasse nette** ( $p < 0.001$  ;  $r \geq 0.94$  pour le taux d'accumulation, la quantité produite au pic et la date du pic ;  $n=17$ ). Le taux d'accumulation du sénescents est également plus fort lorsque le taux de croissance est élevé ( $p < 0.001$  ;  $r = 0.76$  pour la croissance nette ;  $r = 0.98$  pour la croissance brute ;  $n=17$ ). La proportion de matériel sénescents au pic n'est cependant pas plus élevée dans les parcelles accumulant plus de biomasse (pourcentage moyen égal à  $21.2 \% \pm 6.3$ ).

##### *1.2.2. Feuilles, tiges et biomasse verte de graminées*

Le pic de biomasse verte (feuilles + tiges) de graminées arrive en moyenne deux fois plus tard que celui des feuilles (rapport date pic feuilles/pic graminées =  $0.56 \pm 0.2$ ). **La corrélation entre date du pic de feuilles et date du pic de biomasse verte totale (ou date du pic de tiges) est relativement faible** ( $p < 0.05$  et  $r = 0.57$  ;  $n=15$ ). **La date du pic de tiges est par contre synchronisée avec celle de la biomasse verte des graminées et la corrélation est donc forte entre ces deux dates** ( $p < 0.001$  et  $r = 0.89$  ;  $n=16$ ). **En ce qui concerne le taux de croissance, la relation est encore plus forte** ( $p < 0.001$  et  $r = 0.98$  ;  $n=16$ ). On peut donc dire que l'accumulation de biomasse verte résulte principalement de l'accumulation des tiges.

La digestibilité de la biomasse de graminées est corrélée faiblement à celle des tiges ( $p < 0.05$  et  $r = 0.50$  ;  $n=17$ ) mais pas à celle des feuilles (cf Figure 38). **La digestibilité des tiges est par ailleurs systématiquement inférieure à celle des feuilles** (cf Figure 43). Ces deux composantes sont corrélées positivement ( $p < 0.001$  ;  $r = 0.72$  et  $n=18$ ).

<sup>110</sup> La proportion de graminées dans la biomasse verte totale a été calculée à partir des courbes d'ajustement du compartiment des graminées, en prenant comme référence la date (ajustée) du pic de biomasse nette totale. Elle est très bien corrélée à la proportion obtenue lors de la détermination de la composition botanique (sur la biomasse brute) ainsi qu'à la moyenne annuelle calculée à partir des mesures réalisées sur le terrain ( $p < 0.001$  ;  $r = 0.9$ ).

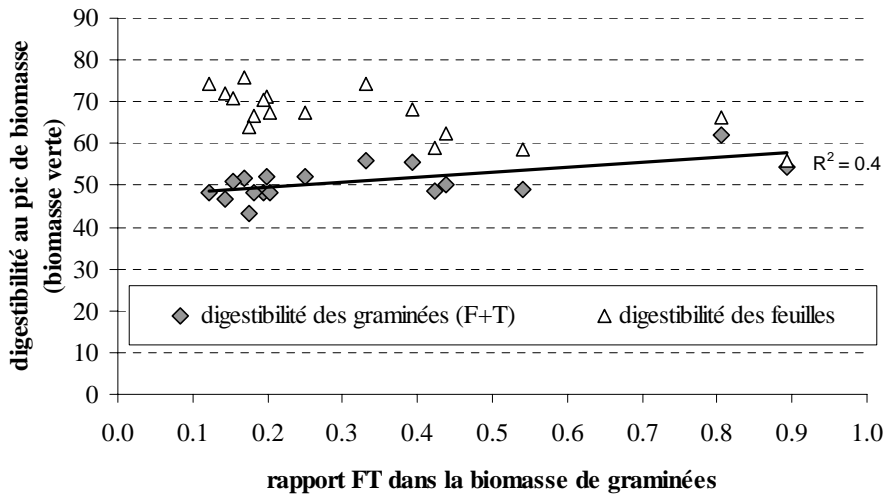


Figure 38 : Relation entre le rapport feuilles/tiges dans la biomasse verte de graminées et la digestibilité des graminées (losanges gris). La digestibilité des feuilles (triangles vides) est représentée pour information.

### 1.3. Comparaison entre différentes caractéristiques pour un même compartiment

De manière générale, les parcelles qui atteignent le plus tôt leur pic de biomasse verte totale (communauté entière) sont également celles qui présentent le plus fort taux de croissance ( $p < 0.01$  ;  $r = -0.69$ ) et la plus forte biomasse au pic ( $p < 0.05$  ;  $r = -0.57$ ). Le lien entre quantité atteinte au pic et taux de croissance est plus robuste ( $p < 0.001$  ;  $r = 0.96$ ). Sur la communauté des graminées, ces relations sont plus faibles (sauf pour le lien quantité au pic et taux de croissance). D'autre part, les parcelles qui atteignent un IF de 4 (fermeture du couvert) le plus tôt sont aussi celles qui atteignent le pic de biomasse nette (ou brute) le plus précocement ( $p < 0.001$  ;  $r = 0.83$  ;  $n = 17$ ). Cette relation est plus faible, et négative, lorsque l'on considère le taux de croissance ( $p < 0.05$  ;  $r = -0.59$ ). Enfin, les parcelles présentant le rapport FT le plus faible sont celles qui ont généralement le taux de croissance et la quantité de biomasse produite au pic les plus élevés ( $p < 0.05$  et  $r = -0.54$  pour le taux ;  $p < 0.01$  et  $r = -0.73$  pour la quantité ;  $n = 15$ ).

La digestibilité de la biomasse totale n'est pas corrélée au rapport feuilles/tiges des graminées mais la digestibilité des graminées est corrélée positivement à ce rapport ( $p < 0.01$  ;  $r = 0.63$  ;  $n = 17$  ; cf Figure 38) : de manière très générale, plus il y a de feuilles, plus la digestibilité est élevée.

Il existe un lien faible entre le rapport FT des graminées et la masse volumique, au stade végétatif (communauté totale) ( $p < 0.05$  ;  $r = 0.57$ ). Cette corrélation est renforcée ( $p < 0.001$  ;  $r = 0.73$ ) lorsque l'on considère le rapport FT au pic de biomasse (la masse volumique étant toujours considérée au stade végétatif). Une plus forte proportion de feuilles dans la biomasse est donc associée à une plus forte masse volumique dans notre dispositif.

## 2. Relations entre caractéristiques agronomiques et traits fonctionnels

### 2.1. Corrélations entre la croissance et les traits fonctionnels végétatifs

Les analyses réalisées sur la communauté entière montrent une **corrélation négative faible** entre la LDMC des feuilles et la quantité maximale verte produite au pic ( $p < 0.1$  ;  $r = -0.48$ ). La relation avec le taux de croissance est légèrement plus forte ( $p < 0.05$  ;  $r = -0.54$ ). La relation est identique sur la communauté des graminées pour la quantité au pic (après extrapolation de la biomasse de graminées à la communauté totale pour éliminer le biais lié aux différences de

proportions de graminées). Par contre, le lien entre la LDMC et le taux de croissance n'est plus significatif chez les graminées.

La date du pic de biomasse est corrélée négativement avec la hauteur ( $p < 0.001$  ;  $r = -0.75$  pour la communauté entière et  $r = -0.87$  pour celle des graminées) ainsi qu'avec la LDMC, uniquement dans le cas des graminées ( $p < 0.05$  et  $r = -0.54$ ).

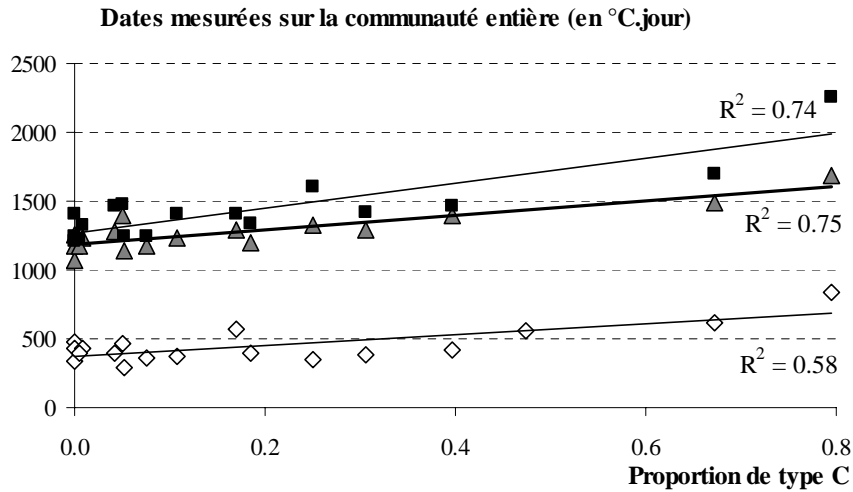
**La quantité de biomasse au pic et le taux de croissance (communauté entière) sont corrélés significativement avec la hauteur végétative** ( $p < 0.01$  et  $r = 0.73$  pour la quantité au pic ;  $p < 0.001$  et  $r = 0.81$  pour le taux de croissance) **ainsi qu'avec la teneur en phosphore massique des limbes** ( $p < 0.05$  et  $r = 0.59$  pour la quantité au pic ;  $p < 0.01$  et  $r = 0.69$  pour le taux de croissance). **Les corrélations sont très faibles ou nulles avec le SLA, la teneur en azote ou le rapport C/N des limbes.**

### 2.2. Corrélations entre la dynamique d'accumulation de biomasse et la phénologie

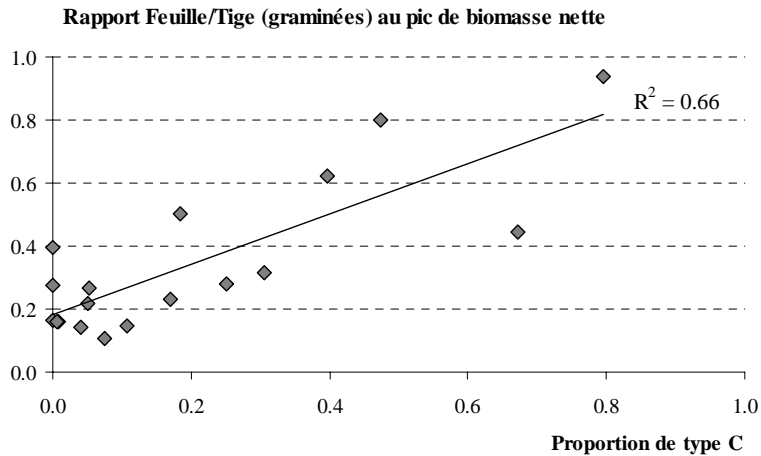
**La date de floraison de l'ensemble de la communauté entière est corrélée positivement à la date du pic de biomasse nette totale** ( $p < 0.05$  ;  $r = 0.58$  ;  $n=17$ ) **ainsi qu'à celle de la biomasse brute totale** ( $p < 0.01$  ;  $r = 0.62$  ;  $n=17$ ). Ce lien est plus fort lorsque l'on considère uniquement la communauté des graminées ( $p < 0.001$  ;  $r = 0.78$  pour la biomasse nette ;  $n=16$ ). De plus, la floraison des graminées est corrélée à la date du pic de la communauté entière ( $p < 0.01$  ;  $r = 0.7$  ;  $n=17$ ). D'autre part, **la date du pic de feuilles de graminées est corrélée positivement à la date d'épiaison des graminées** ( $p < 0.001$  ;  $r = 0.77$  ;  $n=16$ ).

### 2.3. Corrélations entre composition et qualité de la biomasse et les traits fonctionnels

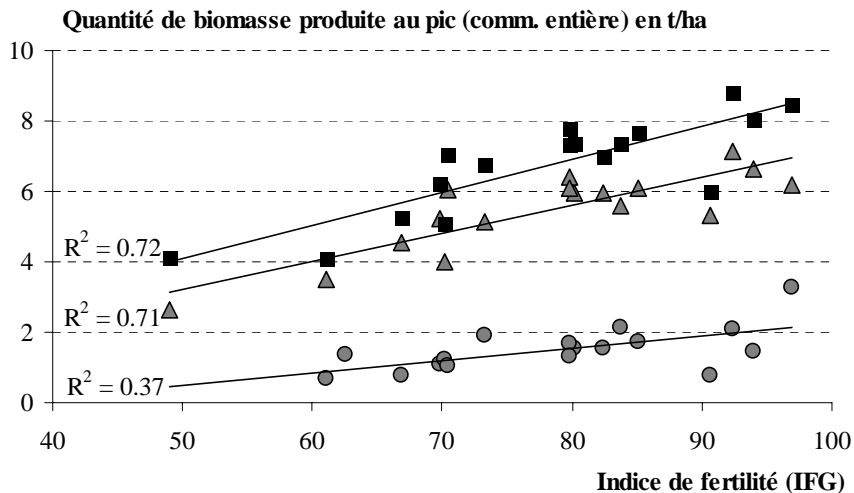
**La digestibilité** des feuilles de graminées, comme celle des tiges, **est corrélée négativement à la LDMC des graminées** ( $p < 0.001$  ;  $r = -0.7$ ) : plus les tissus sont denses, plus leur digestibilité est faible. Cette relation n'est par contre plus valable lorsque l'on considère la digestibilité de la biomasse totale de graminées (feuilles+ tiges). **La hauteur est également très fortement corrélée à la digestibilité, positivement lorsque l'on considère les organes séparément** ( $p < 0.001$  et  $r = 0.78$  pour les feuilles ;  $p < 0.05$  et  $r = 0.57$  pour les tiges) **et négativement lorsque l'on considère la biomasse totale** ( $p < 0.05$  ;  $r = -0.53$ ). Il n'existe pas de lien entre SLA et digestibilité, même en ne considérant que la digestibilité des feuilles et le SLA de graminées. La digestibilité des feuilles est également corrélée positivement à la teneur en Phosphore massique des limbes ( $p < 0.01$  ;  $r = 0.60$ ). **Les autres teneurs en éléments minéraux (LNC et C/N) ne sont pas corrélées à la digestibilité, que ce soit au niveau des feuilles ou de la biomasse totale.**



**Figure 39 :** Variations des dates de fermeture du couvert et du pic de biomasse (exprimées en °C.jour) en fonction de la proportion du type C. En carrés noirs, la date du pic de biomasse brute sur la communauté entière, en triangles gris, la date du pic de biomasse verte, en losanges blancs la date de fermeture du couvert (IF 4). Les droites et coefficients de régression linéaire sont précisés pour chaque compartiment.



**Figure 40 :** Variations du rapport FT des graminées au moment du pic de biomasse verte des graminées en fonction de la proportion du type C (n= 18 parcelles). La droite et le coefficient de régression linéaire sont précisés.



**Figure 41 :** Variations des quantités de biomasse produites sur la communauté entière au moment du pic de biomasse brute (en t.ha<sup>-1</sup>) en fonction des variations de fertilité (IFG). La biomasse verte est indiquée par des triangles gris, la biomasse sénescente par des ronds gris et la biomasse totale (brute) par des carrés noirs. Les droites et coefficients de régression linéaire sont précisés pour chaque compartiment. Dix-sept parcelles sont représentées.

**Le rapport FT au pic de biomasse verte des graminées est corrélé négativement avec la hauteur et la teneur en phosphore des limbes et positivement avec la LDMC** ( $p < 0.01$  ;  $r = -0.76, -0.63$  et  $0.62$  respectivement). Les parcelles présentant le rapport feuilles/tiges le plus fort au moment du pic de production sont donc celles dont le couvert est le plus haut (au stade végétatif), le plus riche en P et dont les feuilles présentent une faible teneur en matière sèche. **La masse volumique montrent les mêmes relations** (sens de variation et degré de corrélation) **que le rapport FT** i.e. une corrélation significative avec la hauteur, la LDMC et la teneur en P des limbes. Notons que la relation avec la LDMC n'est valable que lorsque l'on utilise la valeur communautaire des graminées (la masse volumique étant elle mesurée au niveau de la communauté entière).

### **3. Relations entre caractéristiques agronomiques, fertilité et groupes fonctionnels pré-établis**

#### 3.1. Corrélations entre caractéristiques et types fonctionnels pré-établis (typologie LDMC)

Les résultats des corrélations entre d'une part les caractéristiques agronomiques et d'autre part la fertilité (via l'IFG) et la composition fonctionnelle de communautés (via la proportion du type C de graminées) sont présentés dans le Tableau 29. Des figures représentent les variations des caractéristiques en fonction de l'un ou l'autre des facteurs (voir références indiquées à la suite de la liste des caractéristiques).

**Trois groupes de caractéristiques** peuvent être distingués sur la base de ces résultats :

**(i) celles qui ne sont sensibles qu'aux variations de fertilité**

i.e. la quantité de biomasse (nette et brute) produite au pic (cf Figure 41), le taux de croissance des graminées (cf Figure 42) ainsi que la digestibilité des tiges (cf Figure 43).

**(ii) celles qui ne sont sensibles qu'aux variations de composition fonctionnelle (ce qui traduit dans notre cas une sensibilité au mode d'utilisation)**

i.e. le taux d'accumulation du sénescence, la date de fermeture du couvert (IF= 4 ; cf Figure 39), les dates de pic de biomasse (qu'il s'agisse de la biomasse totale ou de la biomasse de feuilles ; cf Figure 39), ainsi que le rapport FT des graminées au moment du pic (cf Figure 40) et la masse volumique au stade végétatif.

**(iii) celles qui sont variant en fonction de la fertilité et de la composition fonctionnelle**

i.e. le taux de croissance net de la communauté entière et la digestibilité des feuilles.

Notons cependant que, dans cette troisième catégorie, l'influence de la fertilité est plus forte que celle de la composition fonctionnelle sur le taux de croissance alors que c'est le contraire pour la digestibilité.

Quelques variables ne montrent aucune variation significative en lien avec les deux facteurs testés, ce sont la proportion de sénescence au pic de biomasse, la vitesse de décroissance du rapport FT et la digestibilité de la biomasse totale (feuilles + tiges). A propos du sénescence, notons que la quantité (valeur absolue) du matériel sénescence varie significativement avec l'IFG comme la quantité de biomasse nette et brute (cf Figure 41).

**Tableau 29 : Parts relatives de la fertilité globale (IFG) et de la nature des espèces (via la proportion du type C) dans les variations des caractéristiques agronomiques**  
 Les résultats correspondent au meilleur modèle de régression linéaire (après procédure de « stepwise regression » faisant intervenir la fertilité et la proportion du type C. Les caractéristiques agronomiques relatives aux graminées sont indiquées en italique. La dernière colonne présente le R<sup>2</sup> obtenu lorsque l'on exclue de l'analyse les données de Gironzas –, parcelle de loin la plus pauvre en éléments minéraux et présentant la plus forte proportion de type C (0.8). Lorsque le résultat obtenu sur ce jeu de données diffère aussi en terme de significativité, cela est précisé entre parenthèses. Lorsque les données relatives à la parcelle de Gironzas – manquent, une seule valeur apparaît. L'effet le plus significatif est précisé en grisé. \* : p<0.05 ; \*\* : p<0.01 ; \*\*\* : p<0.001 ; ns: corrélation non significative.

Catégorie de car. agro.	Caractéristique agronomique	Nb parcelles	IFG	Type C	R <sup>2</sup> (toutes parcelles)	R <sup>2</sup> sans Gironzas -
Vitesse d'accumulation de la biomasse	Taux de croissance nette totale	17	***	*	0.80	0.72
	Taux d'accumulation du sénescents	17	ns	**		0.44
	<i>Taux de croissance nette graminées</i>	16	** (*)	ns	0.41	0.29
Quantité de biomasse accumulée	Biomasse nette totale au pic	17	***	ns	0.73	0.59
	Biomasse brute totale au pic	17	***	ns	0.72	0.64
Saisonnalité de la croissance	Date pic bio. nette totale	17	ns	***	0.75	0.57
	Date pic bio. brute totale	17	ns	***	0.74	0.56
	<i>Date pic bio. nette graminées</i>	16	ns	***	0.82	0.68
	<i>Date pic feuilles vertes graminées</i>	16	ns	***		0.40
	Fermeture du couvert (IF=4)	18	ns	*** (*)	0.58	0.33
Composition de la biomasse	% sénescents au pic (bio. totale)	17	ns	ns		
	Masse volumique (stade végétatif)	18	ns	**	0.44	0.42
	<i>Rapport FT graminées au pic</i>	18	ns	*** (**)	0.66	0.49
	<i>Rapport FT /temps (décroissance)</i>	14	ns	ns		
Qualité de la biomasse au pic de production	<i>Digestibilité graminées au pic</i>	17	ns	ns		
	<i>Digestibilité feuilles (gram.) au pic</i>	18	* (**)	***	0.79	0.80
	<i>Digestibilité tiges (gram.) au pic</i>	18	*	ns (*)	0.42	0.58

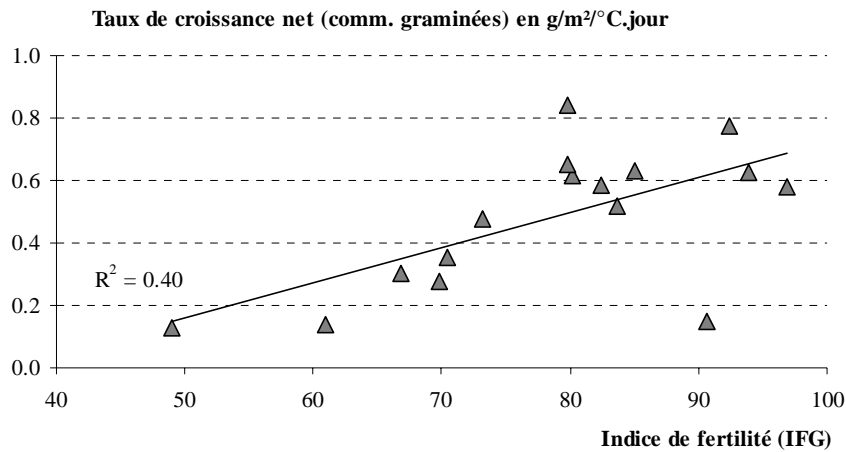


Figure 42 : Variations du taux de croissance nette des graminées (n=16 parcelles) en fonction des variations de fertilité (IFG). La droite et le coefficient de régression linéaire sont précisés.

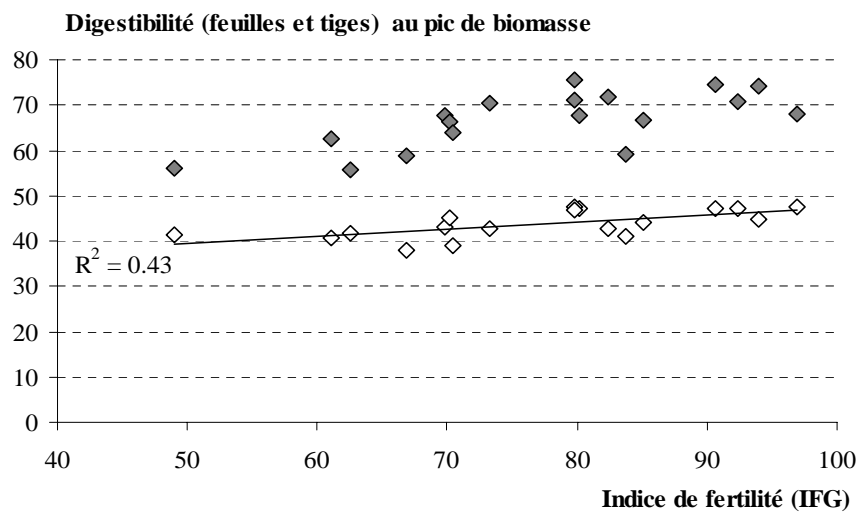


Figure 43 : Variations de la digestibilité des feuilles (losanges gris) et tiges de graminées (losanges blancs) au moment du pic de biomasse en fonction des variations de fertilité (IFG). n= 18 parcelles. La droite et le coefficient de régression linéaire sont précisés pour la digestibilité des tiges. La digestibilité des feuilles variant aussi en fonction du type C, la corrélation avec l'IFG n'a pas été précisée.

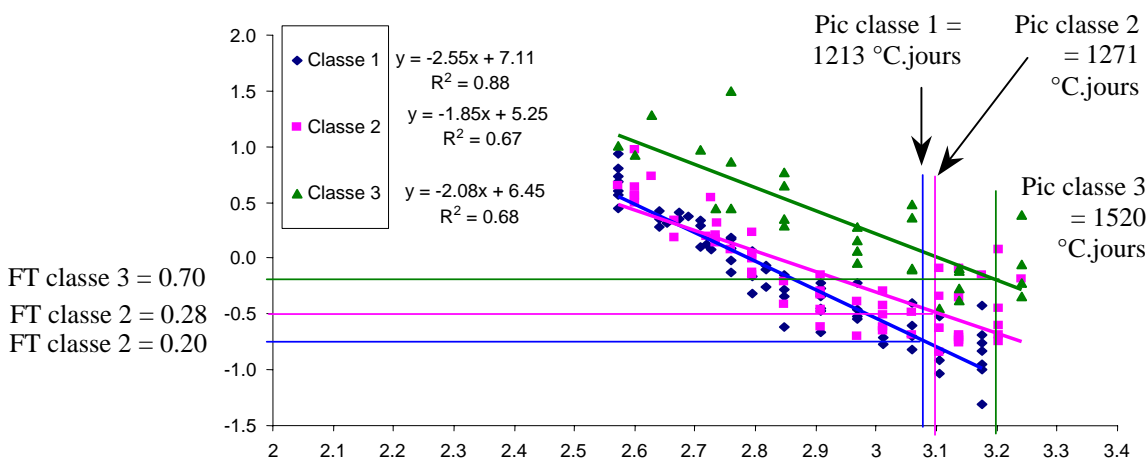


Figure 44 : Evolution du rapport FT des graminées au cours du temps (expression en logarithme) au sein des 3 classes établies sur les types fonctionnels dominants. Les équations relatives à chaque classe correspondent aux régressions linéaires établies sur l'ensemble des données moyennes mesurées dans les parcelles correspondant à ces classes (classes 1 et 2 : 7 parcelles ; classe 3 : 4 parcelles). Les traits verticaux représentent la date du pic de biomasse verte des graminées dans chaque classe (cf couleur respective), les traits horizontaux, les rapports FT au moment du pic.



3.2. Variations des caractéristiques au sein des classes établies sur le type fonctionnel dominant

Le Tableau 30 présente les valeurs moyennes des différentes caractéristiques agronomiques dans chaque classe ainsi que les différences significatives entre classes. La Figure 44 et la Figure 47 représentent respectivement l'évolution du rapport FT au cours du temps et les courbes de biomasses moyennes ajustées pour chaque classe, en faisant apparaître l'ensemble des parcelles. Les Figure 45 et Figure 46 permettent de visualiser, sur une même figure, l'allure des courbes (ajustées) de croissance de chaque classe ainsi que les variables de qualité de la biomasse. Les résultats concordent avec ce qui a été observé précédemment (cf Tableau 29) dans le sens où toutes les variables qui montraient des variations en fonction de la fertilité et/ou de la composition fonctionnelle varient entre classes.

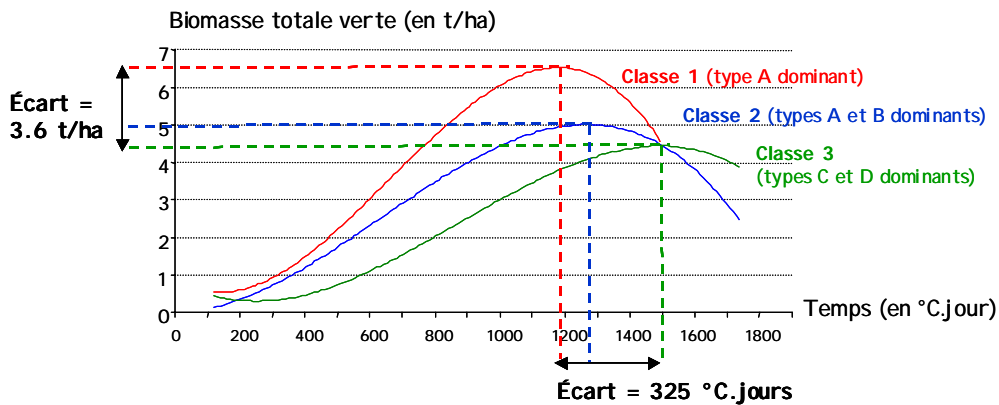


Figure 45 : Courbes de croissance ajustées pour la biomasse verte totale (en t.ha<sup>-1</sup>) pour les 3 classes de parcelles étudiées.

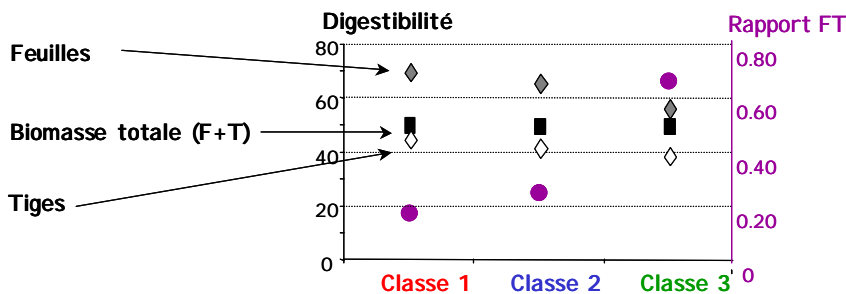


Figure 46 : Digestibilité moyenne des différents compartiments de la biomasse de graminées et rapport Feuille/Tige pour les 3 classes étudiées au moment du pic. Les feuilles sont représentées en losanges gris, les tiges en losanges blancs et la biomasse totale en carrés noirs.

3.3. Variations des caractéristiques au sein de la classe 1 (type A dominant)

Des analyses complémentaires ont été réalisées au sein de la classe 1 pour voir si les variations de proportions du type C au sein de cette classe (voire de fertilité) pouvaient induire des nuances au niveau des caractéristiques agronomiques. **Cinq caractéristiques varient au sein de cette classe en fonction de l'un des facteurs testés. Quatre varient en fonction du type C. Il s'agit de la part de sénéscent au moment du pic de biomasse brute (communauté entière ;  $p < 0.01$  et  $r = 0.82$ ) et des dates de pic de production de biomasse (date du pic de biomasse nette et brute de la communauté entière ainsi que la date du pic de biomasse nette de graminées ;  $p < 0.05$  et  $r = 0.6$  pour les deux premières,  $p < 0.01$  et  $r = 0.86$  pour la troisième). Enfin, la quantité de biomasse totale nette au pic varie en fonction de la fertilité ( $p < 0.05$  et  $r = 0.67$ ).**

**Tableau 30 : Variations des caractéristiques agronomiques entre classes déterminées sur la dominance des types de graminées (établis sur la base de la LDMC).** Les caractéristiques agronomiques relatives aux graminées sont indiquées en italique. Le « sens de variation » est considéré de la classe 1 vers la classe 3. Les classes statistiquement différentes sont indiquées par des lettres différentes ; en grisé, les valeurs les plus élevées pour chaque caractéristique. \* : p<0.05 ; \*\* : p<0.01 ; \*\*\* : p<0.001 ; ns: corrélation non significative.

Catégorie de car. agro.	Caractéristique agronomique	Nb parcelles	p	Classe 1	Classe 2	Classe 3	Sens de variation
Vitesse d'accumulation de la biomasse	Taux de croissance nette totale	17	**	8. 10 <sup>-3</sup> t.ha <sup>-1</sup> .°Cjour <sup>-1</sup> (a)	6.0. 10 <sup>-3</sup> (ab)	4.4. 10 <sup>-3</sup> (b)	-
	Taux d'accumulation du sénescent	17	**	1.5. 10 <sup>-3</sup> t.ha <sup>-1</sup> .°Cjour <sup>-1</sup> (a)	1.1. 10 <sup>-3</sup> (ab)	0.5. 10 <sup>-3</sup> (b)	-
	<i>Taux de croissance nette graminées</i>	16	**	6.7. 10 <sup>-3</sup> t.ha <sup>-1</sup> .°Cjour <sup>-1</sup> (a)	3.4. 10 <sup>-3</sup> (b)	3.2. 10 <sup>-3</sup> (b)	-
	<i>Taux de croissance nette tiges</i>	16	**	6.5. 10 <sup>-3</sup> t.ha <sup>-1</sup> .°Cjour <sup>-1</sup> (a)	3.3. 10 <sup>-3</sup> (b)	2.2. 10 <sup>-3</sup> (b)	-
Quantité de biomasse accumulée	Biomasse nette totale au pic	17	**	6.3 t.ha <sup>-1</sup> (a)	5.0 (ab)	4.2 (b)	-
	Biomasse brute totale au pic	17	*	7.8 t.ha <sup>-1</sup> (a)	6.1 (b)	5.6 (b)	-
Saisonnalité de la croissance	Date pic bio. nette totale	17	***	1198 °C .jour (a)	1262 (ab)	1523 (b)	+
	Date pic bio. brute totale	17	*	1342 °C .jour (a)	1372 (ab)	1805 (b)	+
	Date de fermeture du couvert (IF=4)	18	**	359 °C .jour (a)	450 (ab)	607 (b)	+
	<i>Date pic bio. nette graminées</i>	16	**	1213 °C .jour (a)	1271 (a)	1520 (b)	+
	<i>Date pic feuilles vertes graminées</i>	16	**	596 °C .jour (a)	674 (a)	1001 (b)	+
Composition de la biomasse	% sénescent au pic (bio. totale)	17	ns	23.2	19.5	20.8	
	Masse volumique (stade végétatif)	18	*	1280 g.m <sup>-3</sup> (a)	1250 (ab)	1890 (b)	+
	<i>Rapport FT graminées au pic</i>	18	**	0.20 (a)	0.28 (ab)	0.70 (b)	+
	<i>Rapport FT /temps (décroissance)</i>	14	ns	- 2.6 (log t.ha <sup>-1</sup> /log °Cjour)	- 2.2	- 2.2	
Qualité de la biomasse au pic de production	<i>Digestibilité graminées au pic</i>	17	ns	51	51	51	
	<i>Digestibilité feuilles (gram.) au pic</i>	18	***	71 (a)	67 (a)	57 (b)	-
	<i>Digestibilité tiges (gram.) au pic</i>	18	**	46 (a)	43 (ab)	40.5 (b)	-

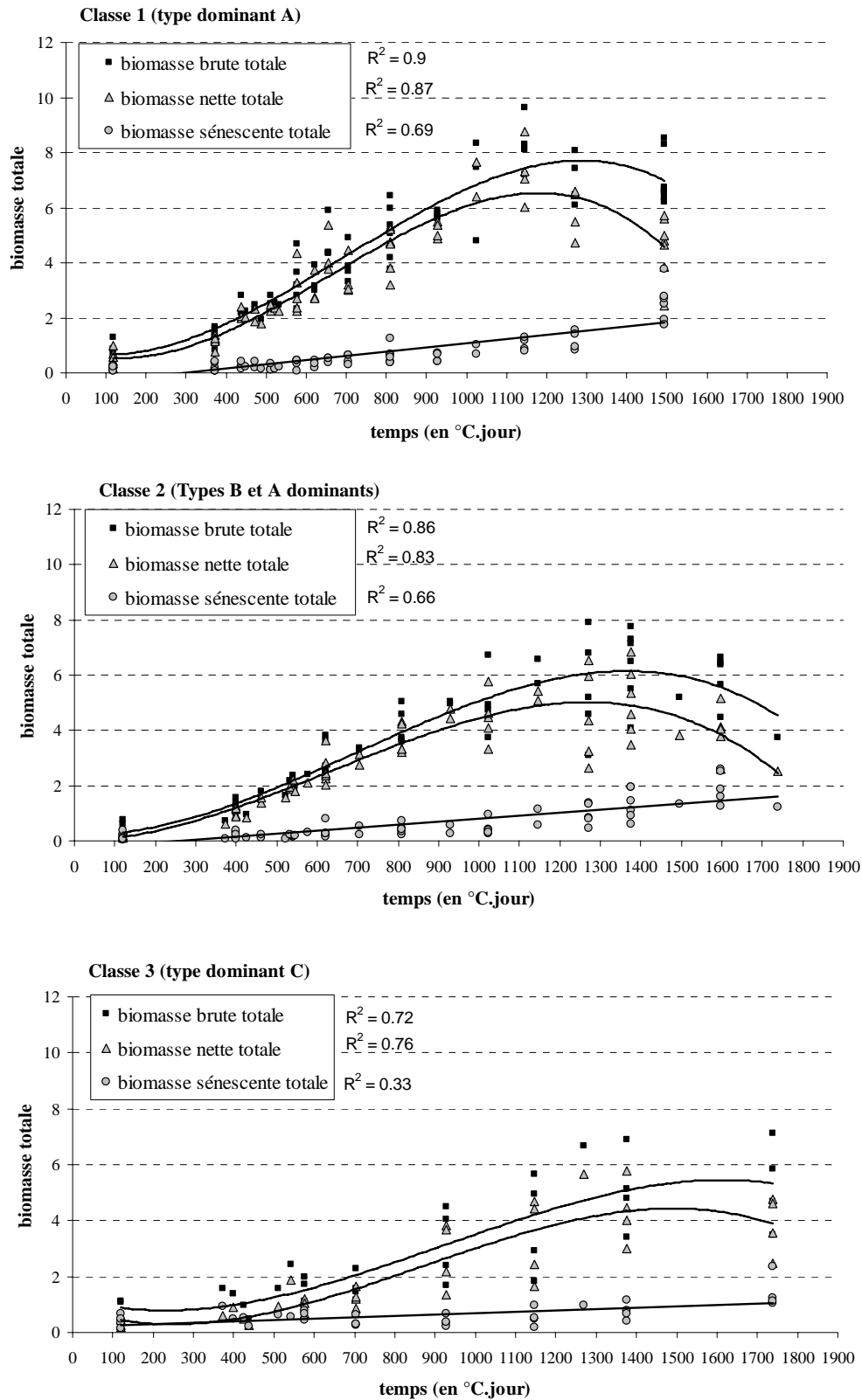


Figure 47 : Courbes d'accumulation de biomasse (nette, sénescente et brute, en t/ha) en fonction du temps (en °C.jours) à l'échelle de la communauté entière pour les trois classes de parcelles établies sur le type fonctionnel de graminée dominant. Les courbes correspondent aux ajustements réalisés en intégrant l'ensemble des valeurs des différentes parcelles de chaque classe. Le coefficient de détermination de chaque courbe est précisé par compartiment. La biomasse brute est représentée par des carrés noirs, la biomasse verte par des triangles gris et la biomasse sénescente par des ronds gris.

Seules les variations de date du pic de biomasse verte se retrouvent au niveau des traitements (trois modes) et ces différences sont faibles ( $p < 0.1$  ; probablement du fait d'une forte variabilité de la proportion de type C au sein de chaque traitement). Les pacages (qui présentent en moyenne plus de type C que les prés de fauche) parviennent ainsi au pic à 1281 et 1332 °C.jours respectivement pour la communauté entière et celle des graminées alors que les prés de fauche de fond de vallée l'atteignent vers 1103 et 1124 °C.jours. Les modes ne se différencient pas pour les autres caractéristiques.

### 3.4. Recherche d'indicateurs des variations des caractéristiques agronomiques

Comme nous l'avons vu précédemment (chapitre I), les proportions de type C et les valeurs de traits sont sensibles à la fertilité et à l'utilisation. Les analyses présentées dans le Tableau 31 ne permettent donc pas de savoir quel facteur (fertilité ou utilisation via la composition fonctionnelle) influe sur les différentes caractéristiques agronomiques. **Elles ont uniquement pour objectif de déterminer quel indicateur est le plus pertinent, seul ou combiné avec un autre indicateur, pour classer les parcelles en fonction des caractéristiques agronomiques donc de la valeur d'usage.** Il ressort de ces analyses que **la prise en compte de la fertilité seule (via l'IFG) suffit à classer les parcelles pour les caractéristiques de production** (taux de croissance net graminées ou biomasse maximale produite). En association avec la proportion de type C, elle peut également permettre de classer les parcelles par rapport au taux de croissance net communauté entière ou à la date du pic de biomasse nette de graminées. **Pour les autres caractéristiques, en particulier celles liées à la composition de la biomasse et la saisonnalité de la croissance (date des pic de production des feuilles ou de la biomasse totale, date de fermeture du couvert), la hauteur végétative des graminées et la proportion du type C sont les variables les plus pertinentes.** Elles rendent ainsi compte de 50 à 80 % de la variance de ces caractéristiques.

**Tableau 31 : Corrélations entre caractéristiques agronomiques et indicateurs sur l'ensemble du dispositif.** Seules les corrélations significatives ( $p < 0.05$ ) sont indiquées. Les nombres présentés correspondent au coefficient  $R^2$ , obtenu à la suite de régressions linéaires ou « stepwise ». Les cases grisées indiquent le (ou les) meilleur(s) indicateur(s) pour chaque caractéristique agronomique.

Hauteur et LDMC agrégées correspondent à la communauté des graminées. Les caractéristiques agronomiques sont, par contre, mesurées à l'échelle de la communauté entière (caractères droits) ou des graminées (caractères italiques).

Famille	Caractéristique agronomique	IFG seul	% type C	Hauteur agrégée	LDMC agrégée	IFG + % type C
Vitesse d'accumulation de la biomasse	Taux de croissance net total	0.7	0.6	0.65	0.45	0.8
	<i>Taux de croissance net graminées</i>	0.4	0.3	0.4		
Quantité de biomasse (pic)	Biomasse nette totale maximale	0.7	0.4	0.5	0.4	
	IF 4	0.3	0.6	0.6	0.3	
Saisonnalité de la croissance	Date pic bio nette/brute totale		0.75	0.7	0.4	
	<i>Date pic bio nette graminées</i>		0.8	0.7	0.3	0.8
	<i>Date pic feuilles graminées</i>		0.5	0.4	0.2	
Composition de la biomasse	Masse volumique	0.2		0.6	0.4	
	<i>Rapport FT au pic (graminées)</i>	0.45	0.65	0.65	0.45	
Qualité (au pic)	<i>Digestibilité feuilles graminées</i>	0.3	0.7	0.6	0.5	

## Discussion

### 1. Variations des caractéristiques associées à la croissance

**La plupart des hypothèses posées en introduction sont vérifiées dans notre dispositif. La quantité d'herbe maximale produite dépend ainsi principalement de la fertilité** (cf synthèse, Schéma 2); les parcelles les plus fertiles étant les plus productives. Dans ces parcelles, la nutrition minérale est considérée comme non limitante ou satisfaisante (voir valeurs des indices, chapitre Présentation du dispositif). Les plus productives du dispositif sont les pacages fertiles.

**Quel que soit le compartiment observé** (biomasses brute ou nette, totale ou des graminées, tiges), **le taux de croissance varie essentiellement en fonction de la fertilité** ; il peut aussi être sensible aux différences de proportions des différents types fonctionnels. Les prairies riches en éléments minéraux, dominées par des espèces à stratégies de capture de grande taille et à faible LDMC (cf prairies dominées par le type A) croissent plus rapidement que les parcelles moins fertiles, dominées par des espèces à stratégies de conservation telles que les espèces de type C. Les résultats obtenus en collection montre un ralentissement important de la croissance lorsque la fertilité azotée diminue, quelle que soit la stratégie d'acquisition des ressources (Al Haj Khaled 2005). La différence de taux d'accumulation de la biomasse entre stratégies, en conditions de croissance non limitantes, a également été observée mais elle reste moindre que celle liée à la nutrition. Au sein de notre dispositif, l'effet « type » est accentué puisque les stratégies de conservation sont surtout abondantes dans les situations de nutrition limitante.

La cinétique d'accumulation de la matière sénescence totale est sensible aux types mais elle est aussi dépendante de celle de la biomasse totale. Ce résultat est probablement à relier à l'effet d'auto-ombrage, d'autant plus fort que la compétition est forte (situation fertile) et qui augmente le taux de sénescence des tissus (Warndorff *et al.* 1987).

La vitesse de décroissance du rapport FT ne montre pas de corrélation avec les facteurs testés sur l'ensemble du dispositif mais elle est légèrement plus élevée dans la classe 1, i.e. dans les parcelles fertiles. Les mêmes tendances ont été observées sur la collection (Al Haj Khaled 2005).

**Les différents repères temporels mesurés (date de fermeture du couvert, date du pic de feuilles, date du pic de biomasse de tiges ou biomasse totale) sont tous très fortement dépendants de la composition fonctionnelle. La date du pic de biomasse totale est liée à la phénologie et notamment à la date de floraison.** En effet, tout au moins pour les graminées, la croissance est terminée lorsque la floraison a lieu, les dernières feuilles produites précédemment comme les tiges subissent un processus inéluctable de sénescence. La biomasse ne peut donc que diminuer au-delà de ce stade. Différents travaux ont montré que la date de la floraison varie suivant les types fonctionnels mais pas en fonction de la fertilité (Ansquer *et al.* soumis, Al Haj Khaled 2005); les types C ont notamment une phénologie plus tardive que celle des types A (cf Tableau 28). Ces tendances sont confirmées sur notre dispositif et permettent d'expliquer l'absence de sensibilité de la date du pic de biomasse à la fertilité sur notre dispositif. La date du pic de biomasse de feuilles est corrélée à l'épiaison, le pic se situant en général avant l'épiaison voire presque au même moment. Cela peut probablement s'expliquer par le fait que l'émission de feuilles s'arrête généralement chez les graminées au moment de la montaison/épiaison et que la biomasse de feuilles ne peut donc plus augmenter au-delà. Le fait que les différentes dates étudiées soient toutes corrélées à la composition fonctionnelle, à la phénologie et soient corrélées entre elles, laisse penser

que les différents stades phénologiques sont corrélés entre eux et que le classement des parcelles à différents moments du cycle de croissance est conservé. La corrélation entre stades phénologiques a été observée également sur la collection (Al Haj Khaled 2005).

## 2. Composition et qualité de la matière sèche

### 2.1. Proportion de matériel sénescé

La part de sénescé dans la biomasse totale ne varie pas avec les facteurs du milieu ni avec les proportions des types fonctionnels sur l'ensemble du dispositif.

### 2.2. Masse volumique

**La masse volumique, mesurée au stade végétatif, dépend essentiellement dans notre dispositif du type fonctionnel.** Cela confirme les résultats de Duru *et al.* (2004) qui observent, au stade végétatif, que la masse volumique des espèces de milieu pauvre telle que *Festuca rubra* (type C) est plus forte, quelles que soient les conditions de croissance, que celle d'espèces inféodées habituellement aux milieux riches telles que *Dactylis glomerata* (type B). La masse volumique est d'autant plus forte que la hauteur du couvert est réduite, et que la proportion de feuilles et la LDMC sont élevées. On peut supposer que le pâturage en situation peu fertile a favorisé le maintien des espèces de type conservation qui présentent ces caractéristiques et que son action (non testée ici puisque mesures réalisées en exclos) doit aussi accentuer le tallage et donc la densité du couvert.

### 2.3. Rapport FT des graminées

**Le rapport FT des graminées au pic de biomasse évolue en fonction de la fertilité du milieu et de la proportion des différents types fonctionnels.** Les parcelles présentant des espèces à stratégie de conservation ont ainsi plus de feuilles au pic dans la biomasse totale que les espèces de milieu riche. Là où la compétition est la plus forte (i.e. dans les parcelles fertiles et/ou fauchées), seules les espèces capables d'atteindre une grande taille peuvent se maintenir. Cette taille élevée peut être atteinte en investissant préférentiellement dans les tissus de soutien, ce qui est permis par une croissance des tiges importante (cf allocation des assimilats aux tiges chez *D. glomerata* et *B. pinnatum*, Ryser and Lambers 1995) ; ce qui conduit à une biomasse relative de feuilles plus faible. C'est ce que nous observons sur le dispositif : d'une part, un lien fort entre quantité de tiges et biomasse totale au pic ; d'autre part, un lien entre hauteur et rapport FT.

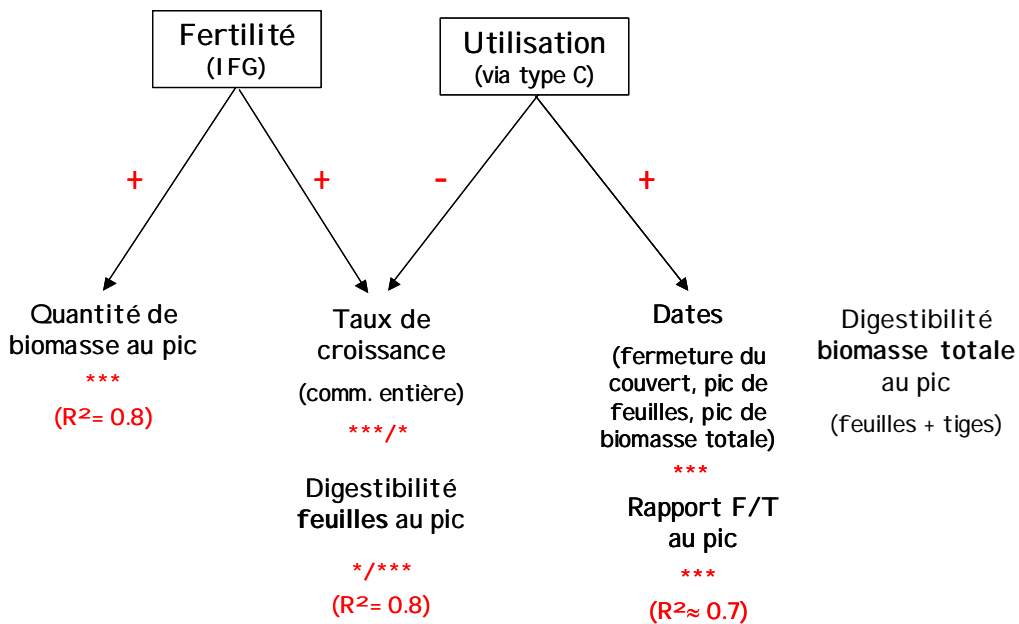
### 2.4. Digestibilité

**Les variations de la digestibilité des feuilles de graminées** (bien que faibles dans notre dispositif, probablement du fait de la mesure uniquement au moment du pic) **résultent principalement des différences de proportion des types fonctionnels et de nutrition minérale.** La relation est cependant contraire à celle observée sur la proportion de feuilles. En conditions de croissance équivalentes, les espèces à stratégie de conservation présentent des tissus plus denses (i.e. une LDMC élevée) et moins digestibles (plus forte proportion de fibres notamment, cf Tableau 28, Al Haj Khaled 2005), que les espèces à stratégie de capture. De plus, quel que soit le type fonctionnel, la LDMC et la digestibilité augmentent lorsque la fertilité diminue ; au sein de notre dispositif, les écarts de LDMC entre types doivent être encore plus accentués que ceux observés en

conditions de croissance non limitantes. Bien que très corrélée à celles des feuilles, la digestibilité des tiges dépend plus de la fertilité que des types fonctionnels.

Malgré les variations similaires des deux compartiments cités précédemment, la digestibilité des graminées dans leur ensemble (feuilles + tiges), comme celle de la biomasse totale, ne montre aucune sensibilité aux facteurs du milieu ou aux types fonctionnels. Comme nous l'avons vu précédemment, la digestibilité des feuilles de graminées est supérieure à celle des tiges. Or, les parcelles présentant les feuilles les plus digestibles sont aussi celles qui ont le plus faible rapport feuilles/tiges (ou la plus faible proportion de feuilles). Les deux paramètres observés (digestibilité des organes et rapport feuille/tiges) évoluant globalement en sens inverse, les variations éventuelles à l'échelle de la biomasse totale sont « tamponnées » et conduisent à une homogénéisation des valeurs à l'échelle du dispositif. Ces résultats expliquent pourquoi les variations de digestibilité à l'échelle de la plante entière sont généralement faibles lorsque la fertilité varie.

**Rappelons que les caractéristiques agronomiques ont été mesurées en situation d'exclusion de la perturbation.** Ces conditions sont proches de celles expérimentées par les prés de fauche habituellement puisque la fauche a généralement lieu au moment du pic de croissance. *A contrario*, les pacages sont exploités à des stades nettement plus précoces. Les valeurs des caractéristiques agronomiques sont donc différentes dans les conditions habituelles d'exploitation. En particulier, le rapport FT est nettement plus faible dans les pacages au moment où les animaux pâturent (stade feuillu). On peut donc s'attendre à une digestibilité du couvert plus élevée.



**Schéma 2 : Synthèse de l'influence de la fertilité (évaluée par l'IFG) et de l'utilisation (via la composition fonctionnelle) sur les principales caractéristiques agronomiques.** Les signes + et – indiquent respectivement une relation positive ou négative entre l'indicateur utilisé et la caractéristique agronomique. La digestibilité de la biomasse totale au pic n'est pas corrélée à ces deux facteurs du fait de l'influence contraire de la proportion de type C sur le rapport FT et la digestibilité des organes au pic.

Les seuils de probabilité et les R<sup>2</sup> correspondent aux résultats des régressions pas à pas. Lorsqu'il y a deux seuils, le premier correspond à la corrélation avec l'indice IFG, le second avec la proportion de type C. \* : p<0.05 ; \*\* : p<0.01 ; \*\*\* : p<0.001 ; ns: corrélation non significative.

### 3. Traits d'effet

**Les corrélations entre traits communautaires pondérés et caractéristiques agronomiques sont relativement limitées.** Garnier *et al.* (2004) observent également, en situation de gradient d'abandon, que les valeurs de traits foliaires communautaires ne sont pas bien corrélées avec la biomasse annuelle maximale produite ou la productivité annuelle, à l'échelle du couvert. Dans notre dispositif, **seuls trois traits végétatifs montrent des variations significatives avec les différentes caractéristiques. Ainsi, la hauteur végétative, la LDMC, le LPCmassique apparaissent comme des traits d'effet.** Les corrélations entre LDMC et digestibilité peuvent s'expliquer par le fait que la LDMC est corrélée aux teneurs en fibres et autres composantes ayant une influence sur la digestibilité des tissus (e.g. Al Haj Khaled 2005). Le lien des trois traits avec le taux de croissance, la quantité de biomasse produite au pic s'explique probablement par les liens qui unissent ces traits au RGR (cf chapitre Etat des connaissances). Ces traits peuvent se révéler corrélés à différentes caractéristiques étudiées, sensibles à la fertilité et/ou à la composition fonctionnelle, parce qu'ils varient aussi en fonction de la fertilité et/ou des stratégies de capture-conservation (cf chapitre I et Etat des connaissances). Le fait que des traits impliqués dans le trade-off capture-conservation soient aussi reliés aux caractéristiques agronomiques de production de biomasse le long des gradients a déjà été observé par certains auteurs (e.g. Lavorel *et al.* 2005).

La corrélation entre LPC et des caractéristiques dont les variations sont corrélées aux types fonctionnels et donc indirectement à l'utilisation peut s'expliquer en partie par le fait que notre gradient d'utilisation est confondu avec un gradient de disponibilité en phosphore. Le SLA n'apparaît pas comme un trait d'effet pertinent, ce qui confirme en partie les résultats observés en collection sur des monocultures (Al Haj Khaled 2005). Cependant, sa faiblesse sur notre jeu de données peut aussi s'expliquer par la très faible variation de ce trait à l'échelle du dispositif en 2004.

Notons enfin un résultat important en ce qui concerne les traits reproducteurs: **la phénologie se révèle particulièrement bien corrélée aux caractéristiques agronomiques liées à la dynamique de croissance.** En effet, la date de floraison est très corrélée aux dates de pic de biomasse nette et brute. L'observation du développement phénologique ou l'utilisation de bases de données (dates de floraison notamment) peut être envisagée pour organiser les parcelles par rapport à l'accumulation de la biomasse (Ansquer *et al.* soumis). Ces indicateurs peuvent être utiles pour planifier l'exploitation des différentes parcelles d'une exploitation.

### 4. Analyse comparative des différents modes de caractérisation des communautés

L'évaluation et la comparaison des indicateurs (proportion de type C, classes établies sur le type fonctionnel dominant, IFG ou traits agrégés) ne peut se faire exactement sur la même base que pour les indicateurs de la réponse des communautés aux pratiques. En effet, la **robustesse** (par rapport à la stabilité dans le temps) ne peut être testée puisque nous ne disposons que d'une année de mesure. D'autre part, la **facilité d'utilisation** a, de son côté, déjà été évoquée dans le chapitre I (cf sections 3 et 4 de la discussion). Ajoutons que la mesure de l'IFG comme indicateur peut se faire relativement simplement, même si certaines consignes doivent être respectées (calage par rapport à la phénologie notamment). Des protocoles précis existent pour les mesures des indices de nutrition (cf Encadré 5) et l'on peut supposer que la mesure de l'INN donnerait des résultats assez proches de ceux de l'IFG, tout au moins dans notre cas d'étude. La **spécificité** a été analysée dans



les paragraphes précédents, le Tableau 31 et synthétisée en partie dans le Schéma 2. Les paragraphes qui suivent permettent de revenir sur cette notion et sur celle de sensibilité en comparant différents indicateurs deux à deux.

#### 4.1. Valeurs de traits communautaires versus types fonctionnels

Les types fonctionnels définis sur la base de la LDMC se révèlent particulièrement pertinents sur notre dispositif pour rendre compte des variations de plusieurs caractéristiques agronomiques, notamment toutes celles liées à la saisonnalité de la production et la digestibilité des feuilles. Cela confirme les résultats obtenus sur des monocultures (Al Haj Khaled 2005).

Le passage par les types fonctionnels, en particulier par les variations de proportion du type C, associée à l'utilisation de l'IFG, permet, contrairement aux valeurs de traits communautaires de LDMC, de dissocier les effets liés à la fertilité de ceux induits par l'utilisation (cf arrières effets sur la composition fonctionnelle).

L'utilisation de traits agrégés tels que la floraison ou la hauteur montrent une plus grande pertinence que la LDMC agrégée et peuvent parfois se révéler aussi intéressants que la typologie fonctionnelle pour classer les parcelles (cf cas de la hauteur vis-à-vis de la vitesse d'accumulation ou de la composition de la biomasse, Tableau 31).

#### 4.2. Type fonctionnel dominant (classes de parcelles) versus variations d'un type

Les trois grands sous-ensembles de parcelles établis sur la base du (ou des) type(s) dominant(s) présentent des valeurs différentes pour quasiment toutes les caractéristiques agronomiques différentes. Cette différence de sensibilité entre classes de type dominant et variations d'un seul type tient au fait que les classes intègrent à la fois des variations de fertilité et de composition fonctionnelle (cf chapitre I). Suivant l'objectif (e.g. représenter des ensembles agronomiquement homogènes ou chercher à dissocier les effets respectifs de la fertilité et de l'utilisation sur la valeur d'usage), les deux modes de représentation ne seront pas forcément redondants. De plus, nous pouvons remarquer que, **même au sein d'une classe relativement homogène, des variations fines de proportions du type C (entre 0 et 25%) suffisent à créer des décalages de dates de production relativement importants**. Ces décalages peuvent être extrêmement utiles à connaître pour organiser l'ordre dans lequel les différentes parcelles seront exploitées et permettre de remplir au mieux les fonctions assignées aux parcelles (Ansquer *et al.* soumis). Les variations d'un type présentant plusieurs espèces capables de se maintenir dans une relativement large gamme de situations peuvent donc être utiles à considérer, même au sein d'une même classe de type dominant. Cela confirme le fait que les dominantes ont une forte influence sur le fonctionnement des écosystèmes (Grime 1998), du fait d'une plus forte abondance ; cela montre également que les subordonnés peuvent jouer un rôle non négligeable suivant le paramètre observé. Il est important de noter également que la représentation sous forme de classe de type dominant peut être trompeuse pour certains critères. Ainsi, Gironsas + dominée très largement par le type C (près de 70% des graminées) est de ce fait associée aux pacages peu fertiles également dominés par des espèces à stratégie de conservation. Cependant, si les pics de production sont relativement synchrones entre ces différentes communautés, la quantité produite et le taux de croissance diffèrent sensiblement du fait de la différence importante de fertilité entre Gironsas + (P+ présentant un IFG de 84) et les trois parcelles P- (IFG moyen de 58).

#### 4.3. Relations entre indice de fertilité (IFG) et composition fonctionnelle (proportion type C)

La caractérisation fonctionnelle n'apporte pas d'informations supplémentaires par rapport à une mesure de fertilité concernant la quantité de biomasse produite au pic. Cependant, comme la composition fonctionnelle peut aussi rendre compte de variations de fertilité (type dominant ou proportions d'un type sensible à la fertilité comme les types A et C), une caractérisation de ce type peut permettre d'estimer, tout au moins de classer les parcelles, en fonction de leurs différentes caractéristiques agronomiques (cf Tableau 31). Dans le cas de la phénologie, cette caractérisation s'impose puisque la fertilité n'a que peu d'influence sur cette caractéristique.

### 5. Représentativité de la communauté des graminées

Les corrélations (sur les valeurs parcellaires) entre communauté entière et graminées seules, pour différentes caractéristiques, sont fortes ; et ce, malgré les différences de proportion des graminées dans la biomasse totale. Dans certains cas, les valeurs obtenues sur la communauté entière sont mêmes quasiment identiques à celles des graminées (cf date de pic de biomasse dans certaines parcelles). Bien que nos données ne permettent pas de comparer directement la communauté des graminées à celle des dicotylédones mais uniquement à la communauté entière, **ces résultats laissent supposer qu'il existe une convergence de fonctionnement agronomique entre la communauté végétale des graminées et celle des dicotylédones, en terme de quantité de biomasse produite et de sa dynamique** (cf phénologie notamment). Au niveau de la digestibilité et du rapport FT, il ne nous est toutefois pas possible d'avancer une conclusion à ce sujet sur la base de nos résultats. Hacker et Minson (1981) montrent que l'évolution au cours du temps du rapport FT n'est pas similaire chez les graminées et les dicotylédones (cf rythme de perte des feuilles). De même, la digestibilité des dicotylédones autres que les légumineuses varie peu alors que celle des graminées diminue fortement au cours du temps (Buxton and Mertens 1995, Duru 1997b). Il est donc possible que les valeurs obtenues sur les graminées reflètent à un moment donné celles des dicotylédones mais que cela ne reste pas valable tout au long du cycle de croissance.

## **Chapitre IV**

### **Outils pour le diagnostic et la gestion des surfaces en herbe pérennes : pratiques et attentes des utilisateurs**



## Chapitre IV : Outils pour le diagnostic et la gestion des surfaces en herbe pérennes<sup>111</sup> : pratiques et attentes des utilisateurs

### Introduction

En parallèle du travail de recherche sur la construction d'outils adaptés aux prairies basés sur l'approche fonctionnelle de la végétation (Cruz *et al.* 2002, Anquer *et al.* 2004), nous avons réalisé un état des lieux des pratiques et attentes des utilisateurs des outils existants. Ce travail avait pour objectif de connaître les modalités d'utilisation des outils actuels, leurs éventuelles limites et vérifier l'existence d'une demande en la matière. Une enquête a ainsi été réalisée à l'échelle nationale début 2004. L'objectif de ce chapitre est d'en présenter les principaux résultats et d'en retirer des perspectives pour la construction de tels outils. Les questions auxquelles nous tâcherons de répondre à travers l'analyse des résultats de cette enquête sont les suivantes :

- Peut-on identifier des paramètres (contraintes, conditions d'exercice...) liés à l'activité des professionnels interrogés qui conditionnent leurs pratiques et notamment le choix des méthodes de diagnostic ?
- Les professionnels interrogés expriment-ils un besoin en matière d'outils et si oui, en quoi consiste ce besoin (objectifs des outils, qualités recherchées, etc) ?
- Quels enseignement retirer de cette analyse pour la construction de « nouveaux » outils ?

Avant de rentrer dans le détail de ce travail, quelques précisions relatives au cadre dans lequel cette enquête a été réalisée doivent être apportées. Les questions posées permettent de renseigner surtout une des dimensions communément admises des outils (voir définition de Cerf and Meynard 2004) à savoir l'outil en tant que « support matériel » ; ce que nous appellerons plus largement ici « méthode » puisque tous les outils mobilisés n'impliquent pas forcément un support matériel (e.g. estimation visuelle empirique), si ce n'est la feuille de papier où est notée l'information recueillie. Bien que l'ensemble des dimensions des outils influent certainement sur le choix, l'usage et l'appréciation des utilisateurs, nous ne serons pas en mesure d'analyser explicitement les procédures de recueil des informations ou les règles d'interprétation des données des différents outils. De plus, nous nous sommes essentiellement concentrés sur les outils dits de terrain, impliquant des indicateurs ou des mesures des états de végétation ou des pratiques. Nous avons donc exclu de ce travail les outils impliquant des modèles permettant notamment de simuler des évolutions des caractéristiques de la végétation en fonction des pratiques agricoles, des conditions climatiques, etc<sup>112</sup>. En outre, nous avons ciblé notre analyse principalement sur les usages individuels des outils, alors que la dimension collective (réseau de pairs notamment) peut se révéler extrêmement importante (voir e.g. Duru *et al.* 2005). A l'origine de cette enquête, nous nous posions la question de la diversité des pratiques au sein de la population des utilisateurs des outils de caractérisation des surfaces en herbe pérennes. Cependant, les contraintes liées à la construction de notre échantillon de destinataires et les réponses effectives nous ont plutôt conduit à analyser les

<sup>111</sup> Par « surfaces en herbe pérennes », nous entendons les prairies semées ayant évolué depuis vers une végétation « naturelle » ( prairies de longue durée), les prairies naturelles, les estives et les parcours à dominante herbacée.

<sup>112</sup> Il est cependant possible que certaines informations recueillies par des outils de terrain soient ensuite intégrées dans de tels modèles...

pratiques d'un sous-ensemble relativement homogène de cette population. Nous reviendrons ultérieurement sur cet aspect en cours de chapitre.

Après avoir présenté brièvement le questionnaire (voir texte du questionnaire en annexe 14) et la démarche d'analyse adoptée, nous caractériserons l'échantillon des professionnels qui ont répondu à cette enquête. Nous chercherons ensuite à savoir quelles sont les principales méthodes utilisées par ces professionnels pour caractériser les surfaces en herbe pérennes et porter un diagnostic. Nous nous intéresserons ensuite à l'évaluation qu'ils font des méthodes qu'ils utilisent le plus fréquemment avant de présenter plus précisément leurs attentes en matière d'outils. Ces résultats seront analysés en s'appuyant sur des études concernant le métier de conseiller, ou plus largement celui « d'agent de développement », et la construction d'outils.

## Matériel et méthodes

### 1. Structure du questionnaire et type de questions posées

Le questionnaire<sup>113</sup> (voir annexes 13 et 14 pour le texte et la lettre d'accompagnement) est structuré en trois parties correspondant, dans l'ordre :

- à l'activité (fonction et missions) des professionnels en lien avec les surfaces en herbe pérennes
- aux méthodes les plus utilisées pour caractériser ce type de milieu
- aux critiques vis-à-vis de ces méthodes ainsi qu'aux attentes dans ce domaine

Le questionnaire est constitué de 3 grands types de questions :

- des questions socio-démographiques permettant dans un premier temps de caractériser l'échantillon (âge, organisme d'appartenance, niveau d'étude...)
- des questions dites de fait relatives aux pratiques (e.g. temps consacré aux surfaces en herbe pérennes)
- des questions dites d'opinion où l'on demande aux individus enquêtés d'exprimer un avis (e.g. sur les qualités et limites des outils qu'ils utilisent)

Etant donné le nombre élevé de questions (28 au total) et la lourdeur de traitement des réponses que cela implique, la plupart sont des questions « fermées » i.e. impliquant des réponses prédéfinies (via des cases à cocher). Dans de nombreux cas cependant, la possibilité de réponse multiple a été offerte ainsi que le fait de préciser les réponses (via des lignes en pointillés ou des cases ouvertes pour indiquer des chiffres). Seule la dernière question est véritablement une question ouverte<sup>114</sup>. Le choix de cette forme de question finale a été réalisé pour permettre une expression libre, à l'issue d'un processus de réflexion induit par les questions précédentes.

---

<sup>113</sup> Ce questionnaire a été construit par l'équipe Orphée après une réunion réunissant quelques professionnels et chercheurs travaillant sur la problématique de construction d'outils adaptés aux prairies. Il a ensuite été soumis à la critique de chercheurs rompus au travail d'enquête pour qu'ils jugent de sa pertinence d'un point de vue formel, notamment en ce qui concerne les éventuels refus de répondre et le traitement à venir des réponses. Enfin, ce questionnaire a été testé, avant envoi à grande échelle, sur quelques professionnels pour qu'ils évaluent le temps nécessaire pour y répondre ainsi que sa pertinence.

<sup>114</sup> Intitulé de la question 28 : « Quels sont vos besoins en matière d'outil /de méthodes d'évaluation de la végétation des surfaces en herbe pérennes (objectifs recherchés, qualités requises, etc) ? »

## 2. Principaux types d'outils concernés

Les outils de caractérisation des surfaces en herbe pérennes concernés par cette enquête ont été regroupés dans un premier temps en fonction du type de description qu'ils engendrent. Par type de description, nous entendons la dimension sur laquelle porte la méthode i.e. ce sur quoi elle doit informer. Cinq grands types ont ainsi été proposés, les deux premiers correspondant plus aux caractéristiques du couvert (état), les autres étant liés aux facteurs influençant la végétation (fertilité, pratiques, facteurs climatiques, etc) :

- la description de la végétation d'un point de vue floristique,
- l'estimation des caractéristiques agronomiques (quantité et qualité de la biomasse),
- l'estimation de la fertilité<sup>115</sup>,
- la caractérisation des pratiques agricoles (fauche, pâturage, écobuage, etc)
- l'évaluation d'autres facteurs pouvant influencer la végétation (facteurs climatiques, pédologiques, topographiques, etc).

## 2. Population visée et construction de l'échantillon

Cette enquête a été adressée à des acteurs français du développement, que leur action soit de nature agronomique et/ou environnementale. Ce sont des conseillers travaillant au sein des chambres d'agriculture, des instituts départementaux d'élevage (EDE), du Réseau Agriculture Durable, des agents pastoralistes, des enseignants d'établissements agricoles, des gestionnaires de réserves ou parcs naturel(le)s, des chercheurs collaborant avec le monde du développement. La liste de destinataires a été constituée sur la base de différentes listes élémentaires (liste de diffusion de colloques orientés sur la production fourragère au niveau national AFPP ou européen EGF<sup>116</sup>, contact fournis par les pairs, etc), complétée et mise à jour. Pour ce faire, par exemple, chaque chambre d'agriculture départementale a été jointe par téléphone pour obtenir les coordonnées d'au moins une personne par département susceptible de répondre ou diffuser le questionnaire à ses pairs. Le questionnaire a ainsi été envoyé par voie postale fin janvier 2004 à près d'un millier de personnes, réparties sur l'ensemble du territoire (+ envoi complémentaire par mail et appel lancé via la revue Fourrages).

## 3. Traitement des réponses (codage et analyses statistiques)

Cent trois questionnaires exploitables ont été analysés soit un taux de réponse d'environ 10%, ce qui correspond au taux moyen pour les enquêtes postales (F. Purseigle, comm. pers.). Cependant, ce nombre n'est pas très important en valeur absolue, en particulier d'un point de vue statistique. Certaines analyses n'ont donc pas pu être réalisées et/ou se sont montrées systématiquement non significatives, sans que nous puissions être certains de la fiabilité de ces résultats.

Un important travail de recodage des réponses a été effectué dans un premier temps, en particulier pour les questions semi-ouvertes (cf dans le cas de réponse « autre », les données ont pu être scindées en diverses catégories plus précises ou conservées sous le terme « autre » du fait de la

<sup>115</sup> La fertilité est placée au niveau des facteurs influençant la végétation et plus précisément au niveau des pratiques. Bien que la fertilité puisse être relativement indépendante des actions de fertilisation actuelles (e.g. fertilité résiduelle, interaction avec les autres facteurs du milieu), elle est souvent en lien étroit avec les pratiques (le mode d'utilisation pouvant générer des variations importantes pour un même apport de fertilisants).

<sup>116</sup> AFPP : Association Française pour la Production Fourragère ; EGF : European Grassland Federation

disparité des réponses, voir annexe 15). C'est également le cas des questions à choix multiple et les tableaux qui constituent un cas particulier de ce type de question ; chaque proposition de réponse a été transformée en variable présentant deux modalités exclusives: oui et non (correspondant à la « présence » ou l'« absence » de réponse). Certaines réponses ont par contre été regroupées sous forme de classes pour faciliter le traitement (e.g. l'organisme d'appartenance qui a été rattaché à la catégorie agronomie ou environnement ; la fonction qui a été regroupée en conseil ou expertise liée à l'élevage, approvisionnement, enseignement, recherche ou gestion de milieu naturel). Les données qualitatives (en particulier la question 28) ont fait l'objet d'un comptage des occurrences les plus fréquemment citées afin de pouvoir réaliser un traitement mathématique de ces données. Ainsi de nouvelles variables ont pu être créées sur la base des réponses les plus fréquentes (voir annexe 16). La saisie de la structure du questionnaire, des réponses ainsi que l'analyse statistique a été réalisée sous le logiciel SPSS 12.0.1 (version 2003).

## Résultats

### 1. Caractéristiques de la population des répondants

**La répartition géographique des répondants par région est sensiblement la même que celle de la liste de destinataires de l'enquête** (corrélation de Spearman entre le pourcentage de destinataires par région et le pourcentage de répondants ;  $p < 0.001$  ;  $r = 0.73$  ; voir annexe 17). Bien que l'échantillon de répondants soit relativement faible, il est représentatif de l'échantillon de départ. Certaines régions sont mieux représentées que d'autres, notamment Midi-Pyrénées (28% de l'échantillon des répondants). Les autres régions qui ont le plus répondu (environ 7% des répondants pour chaque région) sont le Sud/Sud-est de la France (Languedoc-Roussillon et Rhône Alpes) et l'Ouest (Basse-Normandie, Bretagne voire Pays de la Loire). Les répondants sont majoritairement des hommes (84.5% des répondants). Un peu plus de la moitié (54,3%) de l'échantillon a entre 25 et 45 ans. La majorité a un niveau d'étude équivalent à Bac +4 ou +5 (48%).

### 2. Fonctions et missions des répondants

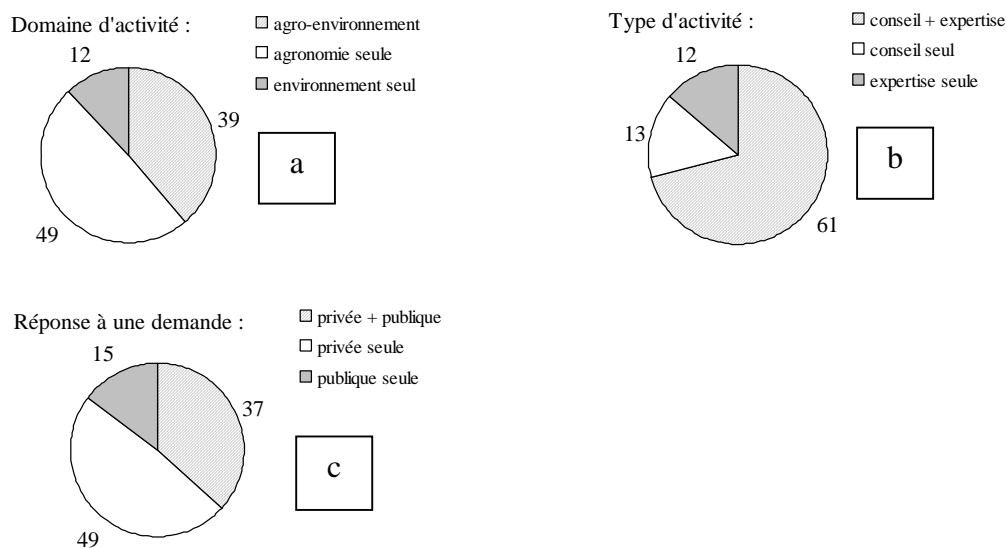
#### 2.1. Caractéristiques de l'activité

**Les répondants exercent majoritairement dans le domaine agronomique (85%).** Précisons cependant que 39 individus sur les 88 qui se disent en lien avec l'agronomie (i.e. 44% d'entre eux) sont également concernés par des aspects environnementaux (cf Figure 48a).

**La majorité des répondants (61 individus) exerce une activité touchant à la fois à l'expertise (i.e. au diagnostic) et au conseil** (cf Figure 48b). Seuls 12 et 13 individus respectivement réalisent uniquement de l'expertise ou du conseil. Cette activité répond dans la majorité des cas à une demande privée, qu'elle soit individuelle ou collective (83.5%). 43% de ces individus (37/86) répondent également à une demande publique (cf Figure 48c).

**Enfin, la part du temps de travail consacrée en moyenne aux surfaces en herbe pérennes est plutôt faible puisque 66% des répondants ne peuvent y consacrer qu'un quart de temps maximum. 20% peuvent y consacrer un mi-temps et 14% un plein temps.**

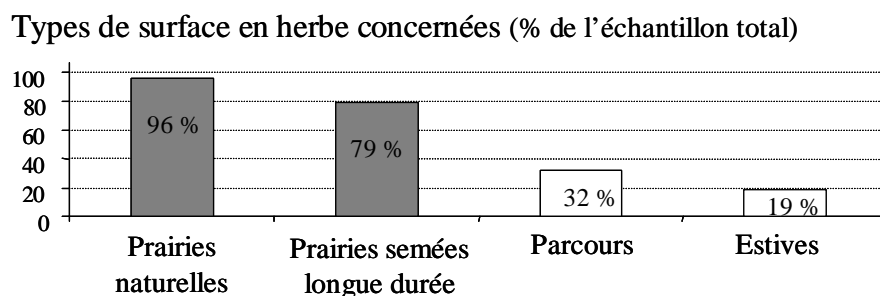




**Figure 48 :** Description de l'activité des répondants en terme de domaine d'activité (1a), type d'activité (1b) et type de demande (1c). Les chiffres correspondent au nombre d'individus dans chaque catégorie. Le nombre total d'individus concernés pour les trois variables est égal respectivement à 100, 86 et 101.

## 2.2. Types de surface et de production concernés

La Figure 49 illustre la répartition de l'activité des répondants pour les différentes surfaces en herbe pérennes (prairies naturelles, prairies semées de longue durée, estives et parcours). **Peu de professionnels interrogés travaillent uniquement sur un seul type de surface ; la majorité se concentre cependant exclusivement sur les prairies au sens large (62 %).** Seuls deux individus consacrent leur activité aux seuls parcours.



**Figure 49 :** Répartition des surfaces en herbe pérennes parmi les répondants. Les individus interrogés pouvant travailler sur différentes surfaces, la somme des réponse est supérieure à 100%.

**La majorité des répondants (53%) est amenée à travailler sur les deux types de production à la fois (lait et viande)<sup>117</sup>.** Quelques nuances peuvent être apportées en fonction du type de couvert considéré (cf Tableau 32). Ainsi, les prairies naturelles sont concernées quasiment à parts égales par ces deux types de production dans notre échantillon. La production de viande est

<sup>117</sup> Ces résultats ne tiennent pas compte de la répartition par type de surface tel que présenté dans le tableau 32, mais tout type de surface confondu, d'où les différences de valeurs.

plus fréquente que celle de lait dans les estives et parcours, celle de lait un peu plus fréquente sur les prairies semées.

Parmi les répondants, **ceux qui travaillent sur les prairies sont principalement concernés par l'élevage bovin** et dans une moindre mesure par l'élevage ovin (cf Tableau 33). C'est plus équilibré dans le cas des estives et surtout des parcours où les différents élevages (sauf l'élevage caprin) sont présents dans des proportions équivalentes.

**Tableau 32 : Type de production par type de surface.** Les valeurs indiquées correspondent aux effectifs.

	Lait seul	Viande seule	Lait + viande	Total (par surface)
Prairies semées	27	16	<b>37</b>	80
Prairies naturelles	23	26	<b>41</b>	90
Parcours	3	<b>8</b>	<b>7</b>	18
Estives	4	<b>13</b>	<b>11</b>	28

**Tableau 33 : Type d'élevage concerné par type de surface.** Les valeurs indiquées correspondent aux effectifs.

	Bovin seul	Ovin seul	Caprin seul	Bovin + Ovin	Bovin + Ovin + Caprin	Autre combinaison	Total
Prairies semées	<b>38</b>	10	0	<b>21</b>	10	2	81
Prairies naturelles	<b>42</b>	12	0	<b>26</b>	9	2	91
Parcours	<b>6</b>	2	0	<b>9</b>	3	0	20
Estives	6	5	0	<b>11</b>	7	0	29

### 2.3. Enjeux des surfaces

Avant de connaître plus dans le détail les pratiques des professionnels interrogés, nous avons analysé quels étaient pour eux les principaux enjeux sur les surfaces en herbe qui les concernaient directement de par leur activité. Dans un premier temps, nous leur avons demandé de les citer sans les classer. **Il en ressort que les prairies sont principalement reconnues par le fait qu'elles représentent une ressource fourragère importante dans la zone géographique** (cf Tableau 34). Elles permettent également de bien valoriser les produits qui en sont issus (« image positive pour le consommateur »). Les prairies naturelles sont également reconnues pour leur rôle agri-environnemental. L'enjeu le plus souvent cité pour les estives et les parcours est la possibilité de maintenir des milieux ouverts dans la zone. Dans un second temps, les estives sont reconnues comme source de fourrage et pour le rôle agri-environnemental qu'elles assurent. Les parcours sont plutôt considérés comme des surfaces sujettes à primes.

Lorsque l'on demande de hiérarchiser les enjeux, ces résultats sont confirmés (Tableau 34): **le premier enjeu des prairies reste la ressource fourragère i.e. un rôle de production alors que celui des estives et parcours est fortement lié à un enjeu environnemental à savoir le maintien de milieux ouverts.**

**Tableau 34 : Enjeux principaux par type de surface (effectifs).** En gras, les enjeux les plus cités par type de surface. En gris foncé et gris clair, ceux qui sont classés premiers et second respectivement par type de surface (classements pouvant différer par rapport au précédent d'où des codes différents).

	Ressource fourragère importante	Valorisation des produits issus de ces surfaces	Maintien de milieux ouverts	Rôle agri- environnemental (biodiversité, protection des sols ou de l'eau...)	Surfaces primables
Prairies semées	<b>66</b>	<b>53</b>	10	41	27
Prairies naturelles	<b>66</b>	<b>56</b>	29	<b>55</b>	35
Parcours	<b>12</b>	7	<b>13</b>	<b>12</b>	11
Estives	10	11	<b>27</b>	<b>17</b>	<b>19</b>

### 3. Méthodes utilisées pour caractériser les surfaces en herbe pérennes

**La majorité des répondants (92%) effectue un travail de terrain**, pouvant être complété par un travail sur enquête, rapports, carte ou photos.

Tous les répondants caractérisent d'une façon ou d'une autre les activités agricoles et cela passe notamment par un enregistrement des pratiques de fauche et/ou pâturage (92%), en général via des calendriers d'utilisation des surfaces. La majorité des répondants (environ 90%) utilisent une (ou plusieurs) méthode(s) pour caractériser la végétation d'un point de vue botanique, estimer la fertilité des parcelles ou la quantité de biomasse produite. Viennent ensuite les méthodes liées à l'évaluation de la qualité de l'herbe (81% des réponses). **Ainsi, 72 personnes au total (70%) effectuent, en plus d'un enregistrement des pratiques, une évaluation de la composition botanique, des caractéristiques agronomiques (quantité et qualité) et de la fertilité.**

Un très nette majorité (85%) caractérise un ou plusieurs « facteurs du milieu » autre que la fertilité ou les pratiques. La majorité d'entre eux s'intéressent aux informations liées au sol (nature, texture, pH) et environ un quart utilisent en plus des données météorologiques (eau et température). Les méthodes relatives à l'évaluation de ces facteurs étant très diverses, nous n'avons pas intégré ce type de description à la suite de l'analyse.

#### 3.1. Méthodes de caractérisation du couvert (botanique, agronomique)

##### 3.1.1. Description botanique de la végétation

**Les méthodes les plus utilisées sont les méthodes dites sans prélèvement i.e. des méthodes basées uniquement sur l'observation visuelle** (63 personnes/ 92 soit 68% des répondants). Comme le montre le Tableau 35, il s'agit principalement de méthodes faisant appel à une surface d'échantillonnage donnée (type quadrat, anneau voire une aire minimale comme dans les méthodes phytosociologiques) ou plutôt empiriques<sup>118</sup> (tour de parcelles par exemple). **Les méthodes incluant un prélèvement sont utilisées dans 48% des cas** (44 personnes/ 92) ; **la méthode la plus employée étant la méthode dite des poignées**, basée sur la détermination visuelle

<sup>118</sup> Sous le terme « empirique », nous avons regroupé toutes les approches qui n'impliquaient pas un protocole de mesure/procédure d'échantillonnage précis(e) (pas d'outil matériel pour faire les mesures, généralement impliquent uniquement des observations visuelles dont le nombre n'est pas défini). Les données acquises sont subjectives et correspondent à des « dires d'expert ».

du rang des espèces (notion de dominance relative). **Parallèlement, les typologies de végétation préétablies sont utilisées dans un tiers des cas.** Elles font principalement appel à la reconnaissance d'espèces dominantes et/ou caractéristiques (87%), et mobilisent pour cet inventaire simplifié, en général, l'un des deux types de méthodes précédemment cités (sauf 2 individus/ 31). La moitié des utilisateurs de ces typologies caractérise également le faciès de végétation et un tiers y ajoute des informations relatives à la physionomie.

45% des individus utilisent régulièrement plusieurs méthodes (avec ou sans prélèvement voire typologie).

**Tableau 35 : Répartition des individus en fonction des méthodes de caractérisation de la composition botanique des surfaces en herbe.**

Famille de méthode	Total par type de méthode	Méthode	Effectif (nombre d'individus)	% par rapport à la famille de méthode
<b>Méthode sans prélèvement</b>	63 individus (sur 92 utilisant une méthode relative à la végétation)	Estimation visuelle par rapport à une surface donnée	24	38
		Estimation visuelle empirique	25	40
		Points quadrats	14	22
<b>Méthode avec prélèvement</b>	44 individus	Méthode des poignées	39	89
		Tri de biomasse	4	9
		Autre méthode	1	2

Les utilisateurs des méthodes de description de la végétation s'intéressent principalement aux espèces dominantes (71% des cas) et/ou aux espèces caractéristiques/indicatrices (41%). **En réalité, 55% ne s'intéressent qu'à ce sous-ensemble** (esp. dominantes et/ou indicatrices) **et ne réalisent donc pas de relevés prenant en compte l'ensemble des espèces présentes** (cf Figure 50). Les autres utilisateurs soit 45% de l'échantillon (41/91) **réalisent donc un relevé exhaustif des espèces (i.e. une liste complète des espèces présentes)** et près de la moitié d'entre eux (18 sur 41), s'intéressent ensuite aux informations relatives aux espèces dominantes et/ou caractéristiques. **Par leurs relevés, la majorité des utilisateurs cherchent à déterminer les abondances (60% des réponses) voire les fréquences (40%)**; en fait, 38,5% des utilisateurs ne relèvent que les abondances, 22% les fréquences et les abondances et 17,5% les fréquences. **Seuls 22% ne s'intéressent qu'à la présence/absence des espèces sans en quantifier l'importance relative.**

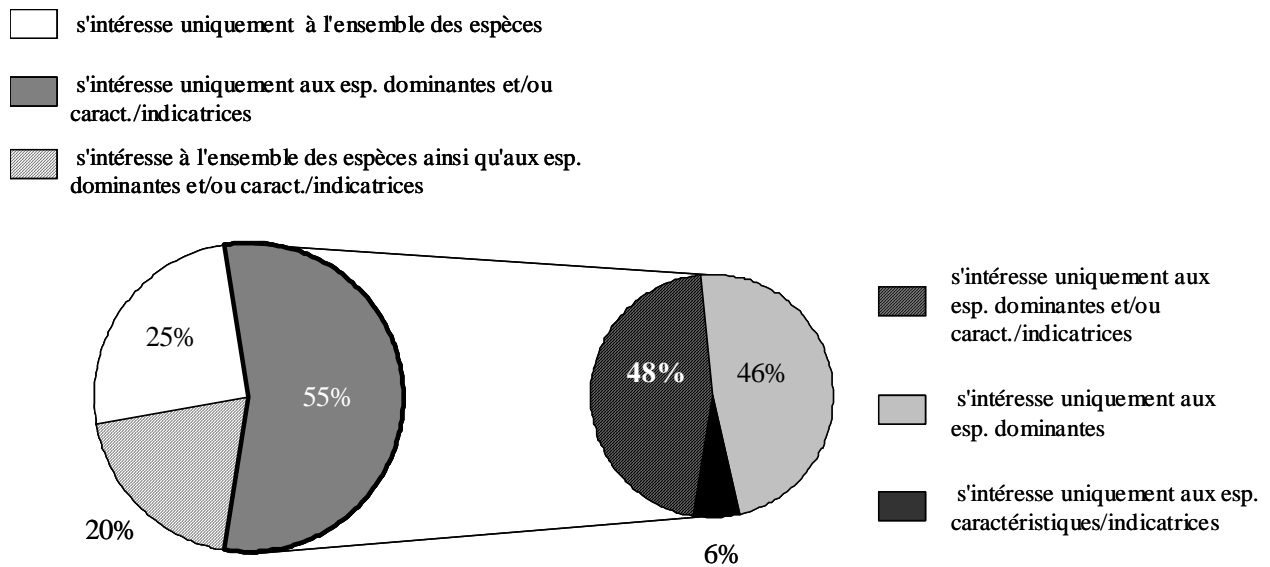


Figure 50 : Répartition des individus (en %), parmi ceux utilisant une méthode de caractérisation de la végétation, en fonction des espèces auxquelles ils s'intéressent. Le graphique de droite correspond uniquement au sous-ensemble des individus qui n'effectuent pas de relevé exhaustif.

### 3.1.2. Estimation des caractéristiques agronomiques

L'estimation de la quantité d'herbe disponible/produite se fait essentiellement par mesure des hauteurs d'herbe (56 individus soit **62% des cas**). Viennent ensuite, dans 40% des cas, des observations visuelles sans réelle mesure (= estimation) et des méthodes impliquant des prélèvements et pesées de biomasse (par rapport à une surface donnée). L'utilisation de méthodes de calculs indirects via des « normes » (cubage de la récolte ou conversion de la quantité consommée par rapport au temps de séjour des animaux et à leurs besoins journaliers...) est citée dans 12% des réponses. Comme pour la description botanique, **plusieurs méthodes peuvent être utilisées par une même personne mais la majorité (53%) utilise une seule méthode.**

La qualité de l'herbe est estimée principalement par des analyses suite à des prélèvements de biomasse (39 individus soit **47% des cas**) ou par des méthodes empiriques (**46%**). Viennent ensuite l'utilisation de tables de référence ou de repères phénologiques (33%). Enfin, quelques utilisateurs ont recours à des indicateurs liés à la végétation (cf calcul de la valeur pastorale) (7%) ou à des mesures indirectes via les animaux (4%) i.e. liés à l'effet de la consommation d'herbe sur la production de lait par exemple (cf tank à lait). **69% des répondants utilisent une seule méthode d'estimation de la qualité de l'herbe.**

## 3.2. Méthodes de caractérisation des pratiques (fertilité et utilisation de l'herbe)

### 3.2.1. Estimation de la fertilité

Trois méthodes principales sont utilisées : **dans 56% des cas** (51 individus sur 91), les individus utilisent des analyses permettant de doser les éléments minéraux (N, P, K) dans les plantes i.e. une méthode basée sur une estimation de la biodisponibilité des éléments minéraux pour les plantes. Viennent ensuite les méthodes d'estimation de la fertilité par dosage des mêmes éléments minéraux dans le sol (**49%**) et le suivi des actions de fertilisation (**48%**). Dans un nombre restreint de cas (15%), les répondants déclarent réaliser des observations sur la végétation pour avoir estimé le niveau de fertilité des parcelles. Ces observations, telles que les indices

d'Ellenberg (tolérance par rapport à l'azote), renvoient à l'écologie des espèces (i.e. préférences d'habitat). Huit individus sur ces 14 n'utilisent que cette méthode.

Comme pour les autres types de description, **plusieurs méthodes peuvent être utilisées par un même individu suivant les situations**. Ainsi, 30 individus utilisent des méthodes d'analyse de plantes et de sol, et 13 d'entre eux suivent en plus les actions de fertilisation. **43% des individus n'ont recours qu'à une seule méthode**.

### 3.2.2. Caractérisation des pratiques agricoles

**La quasi-totalité des répondants (96%) caractérisent l'activité agricole de manière explicite. La majorité d'entre eux (92%) enregistrent les pratiques de fauche et de pâturage, notamment via des calendriers (compilant dates et temps de séjour des animaux, chargements, surfaces concernées...)**. La moitié (49%) évalue l'état des parcelles, notant éventuellement un niveau de dégradation ou des refus de la part des animaux. Certains notent également les pratiques d'écobuage (10%), les autres techniques d'entretien (désherbage, broyage, interventions phytosanitaires) voire l'histoire culturale des parcelles (5 et 2% respectivement).

## 4. Analyse critique des outils de caractérisation des surfaces en herbe

### 4.1. Niveau de satisfaction

Les méthodes les plus appréciées (avis « satisfaisant ») sont celles relatives à la description botanique de la végétation, à la caractérisation des pratiques agricoles et à la fertilité (cf Tableau 36). Viennent ensuite celles liées aux caractéristiques agronomiques (quantité puis qualité).

**Les méthodes les plus employées ne sont pas toujours celles qui apportent le plus de satisfaction**. Ainsi, la « méthode botanique empirique » est celle qui a le plus bas niveau de satisfaction (61,5 % de personnes peu ou pas satisfaites) parmi toutes les méthodes de description de la végétation. De même, celle basée sur les mesures de hauteur d'herbe est moins satisfaisante que celle basée sur des pesées de biomasse (62% de satisfaction contre 75) mais elle est malgré tout plus satisfaisante que la méthode empirique. *A contrario*, la méthode des poignées qui est la plus utilisée des méthodes botaniques avec prélèvement et l'analyse de plantes pour estimer la fertilité apparaissent comme les plus satisfaisantes (75 et 80% d'avis positifs).

**Tableau 36 : Niveau de satisfaction des méthodes relatives aux 5 principaux types de description.** Le nombre d'avis ne correspond pas forcément au nombre de questionnaires mais au nombre de réponses à cette question : si une personne utilise plusieurs méthodes pour un même type de description, elle peut être amenée à donner plusieurs avis pour ce type de description (un par méthode).

Type de description	Nombre d'avis émis	Nombre d'avis « satisfaits »	% d'avis « satisfaits »
Desc. botanique	88	66	75 %
Desc. pratiques	34	25	73.5 %
Desc. fertilité	67	48	72 %
Desc. car. agro. quantité	58	38	65.5 %
Desc. car. agro. qualité	16	8	50 %

#### 4.2. Principales qualités

Les qualités les plus souvent citées, tous types de description et toutes méthodes confondus, sont les suivantes (classées par ordre décroissant) :

- **la simplicité d'utilisation** (56% des avis émis)
- **la rapidité d'exécution** (47%)
- la facilité d'apprentissage (i.e. le fait de pouvoir être utilisé par des non spécialistes) (40%)
- le faible coût économique (40%)
- la précision des mesures (34%)

Lorsque l'on s'intéresse aux différents types de description (cf Tableau 37) ou méthodes (cf Tableau 38) pris séparément, l'ordre des qualités peut changer quelque peu. **A part l'estimation de la qualité de l'herbe, on observe malgré tout que la principale qualité de la méthode la plus utilisée au sein d'un type de description est la simplicité. Les qualités principales des méthodes appartenant à un même type de description peuvent différer** : ainsi, la rapidité est reconnue comme la principale qualité des méthodes botaniques empiriques sans prélèvement ou des typologies (cf Tableau 38). Suivant les méthodes, la simplicité (méthode des poignées notamment ou typologie) ou le faible coût (méthode empirique sans prélèvement ou méthode des poignées) peuvent aussi apparaître comme des qualités importantes. Dans le cas de l'estimation de la qualité de l'herbe, la rapidité est reconnue pour les estimations empiriques alors que c'est la précision qui est mise en avant pour les analyses chimiques. **Globalement, on observe que les méthodes considérées comme empiriques, i.e. le plus souvent basées sur des observations du professionnel, sont choisies principalement pour leur rapidité d'exécution** (cas de la description botanique : 10 fois /12 avis, de l'estimation de la qualité : 2/4 ou de la quantité : 8/11).

**Tableau 37 : Qualités des différentes méthodes utilisées par type de description.** Les chiffres correspondent au nombre de fois où la qualité a été citée rapporté au nombre d'avis émis pour ce type de description (en %). Les cases grisées correspondent à la qualité principale, les chiffres en gras aux deux principales. La méthode la plus utilisée pour un type de description donné est indiquée comme rappel.

Type de description	Méthode la plus utilisée	Simplicité	Faible coût	Précision	Rapidité	Utilisation par non-spécialistes	Nombre d'avis
Botanique	Sans prélèvement	54 (%)	<b>55</b>	28	<b>56</b>	27	82
Quantité	Hauteurs	<b>65</b>	44	31	46	<b>60</b>	52
Qualité	Analyses/méthode empirique	29	7	<b>43</b>	29	<b>36</b>	14
Fertilité	Analyses plantes	<b>60</b>	18	29	<b>47</b>	42	55
Pratiques	Calendriers	<b>61</b>	50	43	<b>54</b>	50	28

**Tableau 38 : Qualités des différentes familles de méthodes utilisées pour la description botanique.** Les chiffres correspondent au nombre de fois où la qualité a été citée rapporté au nombre d'avis émis pour cette famille de méthodes (en %). Les cases grisées correspondent à la qualité principale, les chiffres en gras aux deux principales. La méthode la plus utilisée pour une famille de méthodes donnée est indiquée comme rappel.

Famille de méthode	Méthode la plus utilisée	Simplicité	Faible coût	Précision	Rapidité	Utilisation par non-spécialistes	Nombre d'avis
Sans prélèvement	Méthode empirique	41(%)	<b>53</b>	35	<b>62</b>	26	34
Avec prélèvement	Poignées	<b>57</b>	<b>57</b>	49	32	19	37
Typologie		<b>64</b>	55	0	<b>73</b>	36	11

#### 4.3. Principales limites

Globalement, la contrainte liée au temps apparaît souvent dans les premières préoccupations (1<sup>er</sup> ou 2<sup>nd</sup> rang dans 4 types de description sur 5). La deuxième limite la plus citée est par contre le fait que la méthode ne puisse pas être utilisable par des non spécialistes et nécessite donc une formation préalable conséquente. Viennent ensuite des critiques liées au manque de précision, au coût ou à la complexité d'utilisation.

Lorsque l'on regarde plus dans le détail les résultats, en particulier au sein de chaque type de description, les différences semblent plus marquées que pour les qualités. Les méthodes botaniques sont très largement considérées comme utilisables uniquement par des spécialistes, parce qu'elles nécessitent une formation préalable et un entretien régulier des connaissances. Le temps nécessaire au relevé botanique apparaît aussi comme une contrainte pour la méthode des points quadrats ou des poignées. Les méthodes d'estimation de la quantité d'herbe produite, en particulier les mesures de hauteur d'herbe, sont considérées comme peu précises et nécessitant trop de temps. Les méthodes permettant une estimation de la qualité de l'herbe sont considérées comme trop coûteuses lorsqu'elles nécessitent des analyses chimiques. Les méthodes d'estimation de la fertilité basées sur les analyses de plantes sont également trop coûteuses en temps et en argent, celles basées sur les analyses de sol trop peu précises. Enfin, les calendriers de fauche et pâturage sont eux aussi jugés comme grands consommateurs de temps.

Les principaux défauts des méthodes empiriques référencées dans ce questionnaire sont le fait de n'être utilisable que par des spécialistes (cas de la description botanique : 5 fois /10 avis, de l'estimation de la qualité 2/3 ou de la quantité 3/6) et le manque de précision.

## 5. Origine et rôle des méthodes

### 5.1. Origine des méthodes utilisées

Les méthodes utilisées le plus fréquemment par les répondants ont été apprises principalement au cours de leur formation (70%), quelle soit initiale ou suivie dans le cadre du travail. La deuxième source de formation citée (48% des cas) correspond aux contacts avec d'autres collègues. L'organisme d'appartenance en lui-même ou les revues spécialisées ne jouent qu'un rôle minoritaire (environ 1/3 des cas) dans le choix ou l'appropriation d'une méthode



particulière. Précisons également que peu de répondants déclarent utiliser une seule source d'apprentissage (25 réponses).

### 5.2. Rôle du diagnostic dans l'activité et positionnement par rapport aux outils

Les méthodes utilisées pour le diagnostic jouent, dans la majorité des cas (61%), un double rôle. En effet, **elles sont vues comme base nécessaire en vue des propositions de gestion mais aussi comme support technique objectif au dialogue avec les acteurs locaux, notamment avec les éleveurs**. Seuls 25% et 14 % des répondants lui attribuent uniquement le premier ou le second de ces rôles respectivement.

48% des répondants (44/92) connaissent l'existence de collaborations avec les concepteurs de certaines méthodes dans leur zone d'intervention. Selon eux, **ces collaborations ont pour objectifs principaux de faciliter l'apprentissage, l'appropriation de la méthode ainsi que de simplifier ou d'affiner la méthode afin de la rendre plus opérationnelle sur la zone en question (53% des réponses)**. Lorsqu'il n'y a pas de collaboration avec les concepteurs des méthodes dans la zone, les personnes interrogées sont dans l'ensemble demandeuses (31/48).

**La majorité des répondants (83%) se dit prête à servir de « relais » entre les concepteurs et les utilisateurs pour diffuser certaines méthodes**. Dans 43% des cas (36/84 réponses), il existe déjà un professionnel autour d'eux qui joue ce rôle.

## **6. Attentes relatives aux outils de caractérisation des surfaces en herbe**

### 6.1. Expression d'un besoin par rapport aux outils

**96% des personnes ayant répondu à la question relative aux attentes en terme d'outils (79 personnes au total) ont exprimé un besoin**. Parmi elles, 82% (62 personnes sur 76) l'ont clairement défini. La moitié d'entre elles (30/62) estime avoir des besoins dans plusieurs domaines (caractérisation botanique, production, qualité, pratiques...). **Ces attentes concernent en premier lieu (29/62 soit 46% des réponses) des outils relatifs à la description de la végétation** (via la botanique). **Viennent ensuite la caractérisation des pratiques/de la gestion, en particulier de leur effet sur le couvert végétal (22/62)**. L'estimation du « potentiel » de production (i.e. de la quantité disponible) et de la qualité ou valeur nutritive de la biomasse est un besoin pour 15 et 13 individus respectivement. Remarquons que certains précisent explicitement que l'estimation de la production d'une prairie n'est pas forcément faite dans le but de déterminer un « rendement optimum » ou maximal mais plutôt pour être en adéquation avec les besoins de l'éleveur, « en tenant compte des atouts et des contraintes de l'exploitation ». Neuf personnes recherchent des outils pour mieux estimer la fertilité voire l'améliorer. Neuf autres personnes cherchent à caractériser l'état du couvert (dégradation notamment) ainsi que sa dynamique (contrôle des indésirables/adventices par exemple) ; ceci rejoint en partie le besoin relatif aux pratiques et à la gestion. Enfin, 4 personnes ont des besoins en terme de cartographie de la végétation (en particulier dans le cas de surfaces de grande taille et/ou intégrées dans des programmes Natura 2000).

### 6.2. Qualités souhaitées pour les outils attendus

**La première qualité recherchée est la simplicité d'utilisation** (21 réponses sur les 38 exprimées). Cela concerne à la fois l'utilisation de la méthode et son apprentissage par les

conseillers voire les agriculteurs (« accessibilité »). La simplicité peut constituer aussi, pour certains, un **gage d'économie de temps dans la pratique** permettant d'associer différents types d'expertise (cf « techniciens agricoles locaux de plus en plus généralistes » n'ayant donc pas le temps d'approfondir tous les domaines). La simplicité d'utilisation peut être facilitée notamment par un usage de l'informatique (« faciliter la saisie », « alléger le calcul manuel », utilisation de logiciels ou CDrom aidant au diagnostic, etc). Une méthode simple devrait également permettre selon certains de pouvoir **faciliter le dialogue entre le technicien et l'agriculteur** chez qui l'expertise est réalisée.

**Quinze professionnels sur 38 souhaitent également que les outils existants puissent être adaptés au « contexte » particulier dans lequel ils travaillent.** Par contexte, ils entendent le climat, le type de sol, le type d'élevage, de végétation ou les surfaces (prairies, parcours...) auxquels ils sont confrontés. Ils demandent ainsi la mise en place d'un référentiel local voire régional. Cela nécessite, selon eux, l'acquisition de références locales (suite à des essais notamment ou le suivi de réseaux de parcelles) permettant d'alimenter des bases de données et ainsi de valider « sur place » des outils construits dans un autre contexte.

**La rapidité d'utilisation, déjà plus ou moins sous-entendue dans la notion de simplicité, est aussi recherchée (12/38).** Dans la plupart des cas, « le conseil est une prestation de service payée par l'éleveur » ; or, passé une certaine durée, « peu ou pas d'éleveur(s) accepteront [de payer] le conseil ».

**Enfin, certains précisent (7 réponses) qu'ils souhaitent conserver un niveau de précision et de fiabilité suffisant malgré les simplifications éventuelles des méthodes.**

## Discussion

### 1. Analyse critique de l'enquête réalisée : intérêt et limites

L'échantillon des répondants est représentatif sur plusieurs critères de l'échantillon des destinataires. Toutefois, l'échantillon des destinataires (et donc celui des répondants), n'était pas forcément représentatif de la population nationale des utilisateurs d'outils de caractérisation des surfaces en herbe pérennes et cela a eu des répercussions sur la population étudiée. En effet, si nous avons réussi à identifier des destinataires dans tous les départements français, le nombre de contacts au sein de chaque département ou région n'était pas forcément proportionnel à l'importance, en terme de surface, des surfaces en herbe pérennes dans cette même zone géographique. Nous pouvons cependant remarquer que le classement des régions sur la base de la surface de STH par rapport à la surface agricole utile nationale est relativement respecté dans notre échantillon (test de rang de Spearman,  $p < 0.05$  et  $r = 0.46$  pour l'échantillon des destinataires ;  $p < 0.01$  et  $r = 0.60$  pour l'échantillon des répondants, voir annexe 17). Cela n'empêche pas, en terme de valeur absolue, d'avoir certaines régions surreprésentées, en particulier Midi-Pyrénées ou la Bretagne. Cela s'explique probablement par la proximité géographique de l'équipe de recherche et/ou les liens étroits qui ont pu être créés depuis de nombreuses années entre recherche et développement dans cette région (voir par exemple le cas de l'Aveyron, Duru *et al.* 2005).

Si l'échantillon n'est pas trop déséquilibré d'un point de vue géographique, il l'est nettement plus concernant le domaine d'activité (domaine agronomique majoritaire) puisque dès l'échantillon de destinataires, un déséquilibre important en faveur des acteurs du développement du domaine

agricole existait. De ce fait, le déséquilibre s'est retrouvé au niveau des répondants et, la petite taille statistique de l'échantillon aidant, il n'a pas été possible d'identifier des types de praticiens caractérisés par des pratiques et des besoins différents. Notre enquête concerne donc plus l'analyse d'une population relativement homogène qu'une comparaison de sous-populations particulières. Des variations peuvent bien sûr exister au sein de cette population mais nous n'avons pas été en mesure de les détecter statistiquement. **Plus précisément, les résultats concernent principalement des professionnels travaillant au sein de chambres d'agriculture, d'établissements départementaux d'élevage (EDE) ou de structures équivalentes. Ces personnes sont principalement concernées par les prairies naturelles voire les prairies semées de longue durée. Leur activité en lien avec ces surfaces se situe en majorité dans le cadre de l'expertise de terrain et du conseil, dans une optique agronomique** (n'excluant pas forcément des préoccupations environnementales). Précisons cependant que l'échantillon des répondants ne nous semble pas si réduit par rapport au nombre de professionnels travaillant sur les surfaces toujours en herbe et en particulier sur la prairie. En effet, la liste des destinataires ne représentait pas uniquement un échantillon de la communauté totale française mais quasiment la totalité des personnes concernées par ces outils/ces surfaces, tout au moins dans le domaine agronomique. Il nous semble donc que les réponses obtenues par la présente enquête sont représentatifs de ce qui se passe à l'échelle nationale dans ce domaine.

D'autre part, certaines questions se sont révélées coûteuses en temps de réponse, en particulier l'analyse critique des méthodes utilisées et l'expression libre des attentes en matière d'outils; ceci a réduit un peu plus le nombre de réponses effectives et donc la portée de l'analyse. Les résultats relatifs à ces réponses sont donc principalement d'ordre qualitatif.

**Malgré ces différentes limites, ce travail permet cependant de réaliser un état des lieux à l'échelle du territoire national et de confirmer, sur la base de données objectives, certaines tendances observées par différents professionnels dans le cadre de leur activité.** Ces points vont être abordés dans la seconde partie de cette discussion et concernent notamment les contraintes qui pèsent sur les « agents du développement », en particulier le peu de temps à consacrer au diagnostic et au conseil sur les couverts pérennes naturels ou semi-naturels, et la complexité associée à l'utilisation des outils (diversité des méthodes, des usages, des fonctions).

## 2. Les pratiques actuelles des conseillers et les perspectives en terme de construction d'outils

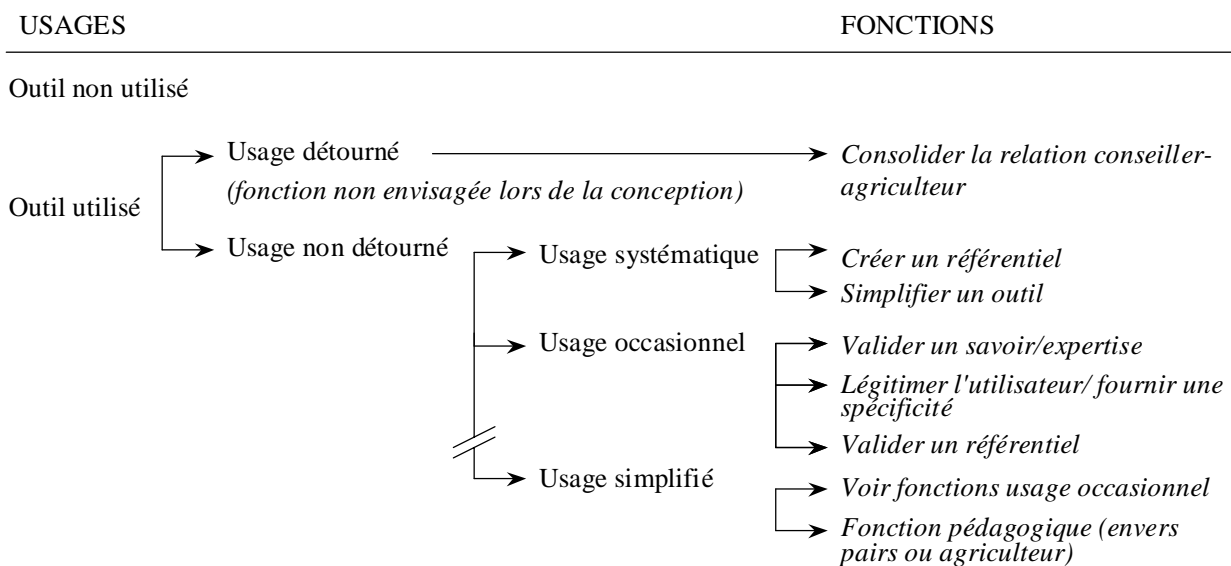
**La quasi-totalité des professionnels interrogés utilise plusieurs outils permettant de décrire différents éléments relatifs à la gestion des surfaces toujours en herbe.** En effet, chaque individu caractérise, d'une part, les pratiques des agriculteurs qu'il conseille (à la fois les pratiques liées directement à l'utilisation de l'herbe i.e. fauche, pâturage, etc. mais aussi tout ce qui concerne la fertilisation). D'autre part, il caractérise l'état du couvert et ses différentes propriétés (qui peuvent informer indirectement sur les pratiques) via une description botanique et une évaluation de la quantité voire de la qualité de l'herbe produite. Le fait de mobiliser différents types de caractérisation signifie que le système (la prairie et plus largement le système fourrager) est décrit sous différents angles pour mieux en appréhender son fonctionnement et donc sa gestion. Certaines caractérisations peuvent ainsi apporter des informations complémentaires. Le calendrier de fauche-pâturage s'avère très utile pour prévoir ou rendre compte des interventions. Cependant, considéré seul, il est d'intérêt relativement limité pour rendre compte des caractéristiques du couvert

(composition et structure) qui peuvent avoir un impact sur la digestibilité, l'ingestibilité de l'herbe au pâturage par exemple (Duru *et al.* 2002). Des mesures complémentaires telles que la hauteur d'herbe enrichissent considérablement l'intérêt de ces calendriers en permettant d'estimer les paramètres cités précédemment si mesurée avant pâturage ou de prévoir la dynamique de croissance de la repousse (via l'estimation de la biomasse résiduelle) (Duru *et al.* 2002) ; à condition d'avoir les référentiels adaptés pour interpréter les mesures effectuées. Dans notre enquête, ces mesures sont surtout réalisées pour connaître la quantité d'herbe disponible. L'utilisation de différents outils peut également être mise en relation avec **le caractère généraliste du métier de conseiller agricole**, comme précisé par quelques répondants dans la réponse à la question ouverte. Cela n'empêche pas forcément le conseiller d'être « expert » dans un domaine particulier mais il doit être compétent dans de nombreux domaines, comme cela a pu être exprimé auparavant dans différentes publications (cf « activité diversifiée » chez Hauwuy *et al.* 1991; voir e.g. témoignage de Hérin 2004).

Au sein d'un groupe d'outils correspondant à un type de description donné (botanique, agronomique, pratiques...), les résultats montrent que **près de la moitié des utilisateurs ont recours régulièrement à plusieurs méthodes, sauf pour l'estimation de la qualité de l'herbe (voire la quantité) où une nette majorité est fidèle à une seule méthode**. Cerf et Meynard (2004) observent également, dans le cas des grandes cultures, une utilisation fréquente de différents outils présentant une certaine complémentarité. **Nous avons remarqué, par ailleurs, que les méthodes appartenant à un même type de description diffèrent en terme de qualités et limites. Si notre questionnaire permet d'identifier les avantages et les limites des différentes méthodes, il ne fournit cependant pas de précisions sur ce qui motive un utilisateur particulier à retenir une méthode par rapport à une autre, parmi celles qu'il a l'habitude de pratiquer. Ces aspects demanderaient à être approfondis pour mieux comprendre les choix effectués par ces professionnels**. Cerf et Meynard (2004) montrent aussi que le choix des différents outils (voire leur complémentarité) peut se faire, par exemple, en fonction de l'échelle d'espace et/ou de temps considérée<sup>119</sup>. Nous pouvons supposer que le type de surface à caractériser (une parcelle ou un ensemble de parcelles, prairies vs parcours) peut induire des choix différents. Il est également possible que certaines méthodes plus précises soient utilisées lors d'un premier passage dans une exploitation une année et qu'une seconde méthode plus légère d'usage soit mobilisée ultérieurement pour confirmer l'expertise précédente. La fréquence d'utilisation des différents outils peut également varier, depuis un usage « systématique » à « occasionnel », suivant la fonction que l'utilisateur leur alloue. Duru *et al.* (2005) montrent ainsi que l'usage systématique peut permettre de construire un référentiel local/régional ou de simplifier l'utilisation d'un outil (cf Figure 51). L'usage occasionnel est plus souvent réservé aux outils qui valideront des connaissances acquises précédemment ou qui conféreront une certaine spécificité voire une légitimité à leur utilisateur. Nous pouvons supposer que certaines **méthodes dites empiriques** rentrent dans le cadre de cette spécificité dans le sens où, si leur usage est rapide et relativement simple aujourd'hui, elles ont malgré tout requis un travail important en amont pour être « calées » par l'utilisateur ; utilisateur qui doit se créer ses propres repères et acquiesce de ce fait une certaine spécificité (devient en quelque sorte spécialiste dans ce domaine). Les résultats montrent que certaines méthodes empiriques

<sup>119</sup> Cet usage peut aussi concerner un même outil qui sera mobilisé par exemple en amont de la période d'utilisation des parcelles pour planifier et à la fin de la saison pour effectuer un bilan. Cela s'applique notamment, dans le cas dans le cadre de la gestion des couverts prairiaux, aux calendriers de fauche et de pâturage (Duru *et al.* 2002).

peuvent être largement utilisées (cela ne signifie pas cependant qu'elles le soient systématiquement), notamment dans le cadre de la caractérisation botanique voire de l'estimation de la qualité. Ces méthodes, n'impliquant pas de mesures précises et induisant des « dire d'expert », se caractérisent par leur rapidité d'exécution<sup>120</sup>. Etant donné le peu de temps disponible de la plupart des professionnels interrogés pour travailler sur ces couverts (cf un quart de temps en moyenne), nous pouvons nous étonner que l'usage de ces « méthodes » ne soit pas plus répandu et se limite surtout à l'expertise botanique. Deux hypothèses peuvent être posées pour rendre compte de cette situation. La caractérisation botanique, bien que souvent nécessaire, au moins comme préalable, reste difficile à interpréter ; le temps imparti à la réalisation de l'inventaire ne doit donc pas être trop conséquent, afin de ne pas pénaliser les autres types de description, en lien plus direct avec les préoccupations agronomiques. La deuxième hypothèse concerne le fait que les utilisateurs de ces méthodes leur reprochent leur manque de précision et le fait qu'elles ne sont pas utilisables par des non-spécialistes. De plus, le temps nécessaire en amont pour mettre au point ce type de méthode peut être un frein, *a fortiori* lorsque l'on utilise plusieurs types de description. Il est donc possible d'alléger individuellement les mesures d'un ou deux outils maximum (simplification), après se les être appropriés. De telles méthodes posent aussi le problème de l'apprentissage (temps de formation et d'actualisation des connaissances important) et de la transmission aux pairs (cf subjectivité inhérente). Ces différentes raisons expliquent probablement pourquoi ces méthodes, même lorsqu'elles sont largement utilisées, ne ressortent pas souvent comme les plus satisfaisantes.



**Figure 51 : Exemples d'usages et de fonctions possibles des outils (d'après Duru *et al.* 2005).** D'autres usages et fonctions peuvent être identifiés. L'usage simplifié ne se situe pas sur le même plan que les deux autres usages puisque l'outil simplifié peut découler de l'usage systématique et être ensuite utilisé de manière occasionnelle ou systématique.

**Lors de l'analyse critique des avantages et limites des méthodes utilisées et de l'expression libre de besoins en terme d'outils, il ressort une certaine cohérence par rapport aux critères de choix des méthodes.** Les méthodes les plus utilisées sont retenues principalement

<sup>120</sup> La rapidité peut aussi être renforcée par le fait de se concentrer, dans le cas de l'expertise botanique en général, sur les espèces les dominantes et/ou indicatrices i.e. sur celles qui joueront le rôle le plus important dans la biomasse récoltée et/ou qui apporteront les informations les plus pertinentes sur leur environnement.

pour leur simplicité (cas de caractérisation des pratiques et de la fertilité, de l'estimation de la quantité), leur rapidité (cf méthodes empiriques ci-dessus) voire pour leur précision (cas de la qualité via des analyses chimiques). En général, les approches considérées comme simples présentent le défaut d'être peu précises (e.g. mesures de hauteurs pour estimer la quantité d'herbe) ou coûteuses (e.g. analyses de plantes pour estimer la fertilité). Elles peuvent être aussi relativement consommatrices de temps (e.g. calendriers d'utilisation). Celles qui sont retenues pour leur précision sont aussi souvent coûteuses. **Les besoins sont surtout exprimés en terme de simplicité, et rapidité...mais cela ne doit pas se faire en pénalisant la précision et la fiabilité des diagnostics/expertises réalisé(e)s ! Ce compromis difficile simplicité-rapidité-précision ressort donc nettement à différents niveaux et témoigne bien de la complexité de la situation dans laquelle se trouvent les professionnels enquêtés. La contrainte liée au temps disponible sur le terrain et le fait de ne pas pouvoir être expert dans tous les domaines, notamment techniques, sont donc des éléments essentiels à prendre en considération dans le cadre de la réflexion autour de nouveaux outils.** La recherche d'outils simples se justifie aussi de par la fonction pédagogique ou relationnelle de l'outil de diagnostic, qui ressort comme importante dans les réponses aux questionnaires. En effet, la fonction de l'outil dépasse dans de nombreux cas le « simple » cadre technique du diagnostic et permet d'impliquer l'agriculteur i.e. d'initier une relation, un dialogue entre le conseiller et son « client ». Cette dimension n'est pas anecdotique et a été retrouvée dans différentes études (e.g. Duru *et al.* 2005). La diversité des tâches des conseillers limitant souvent le temps consacré au dialogue et à l'écoute (e.g. Lomi 2004), l'utilisation de l'outil peut en effet fournir des occasions de contribuer de manière conjointe au diagnostic et au dialogue.

**La demande en outils passe aussi par le fait de vouloir adapter les différents outils à un contexte local/régional.** Cela peut conduire à la mise en place de typologies régionales, qui lorsqu'elles existent, sont en général très appréciées car rapides et simples tout en étant intégratrices des différentes dimensions nécessaires aux propositions de mesures de gestion (voir par exemple la typologie mise en place par le GIS Alpes du Nord). « Adapter au contexte local » permet de pouvoir replacer des parcelles ou des exploitations par rapport à un référentiel plus large, en lien avec la diversité des conditions écologiques et de pratiques explorées dans la zone d'intervention (Hauwuy *et al.* 1991). Au delà de la validation de l'outil dans cette zone, le référentiel facilite aussi le passage du diagnostic parcellaire au conseil à l'échelle de l'exploitation pour apporter des conseils de gestion prenant en compte l'ensemble des contraintes existantes. Si la mise en place de référentiels permet de « caler » un outil par rapport aux spécificités de la région, elle peut aussi conduire à simplifier son usage par la suite (Duru *et al.* 2005). Ainsi, la mise en place actuelle d'un réseau breton de mesures de hauteur d'herbe, saisies et mises à disposition des usagers quasiment en temps réel grâce à l'outil informatique, peut permettre à terme de se passer de mesures systématiques dans toutes les parcelles et donc d'alléger l'utilisation future de l'outil (M. Duru, comm. pers.). L'établissement de référentiels peut également permettre d'approfondir certains aspects « biologiques » via la mise en place « d'expérimentations » ciblées sur un réseau de parcelles agricoles (cf travail des conseillers agricoles dans le cadre du GIS Alpes du Nord sur les vitesses d'évolution et/ou la stabilité de la végétation en réponse aux changements des pratiques, Hauwuy *et al.* 1991). Dans ce cadre, **la collaboration avec les concepteurs des outils semble indispensable.** Comme le montrent Cerf et Meynard (2004) et Duru *et al.* (2005), la construction des outils se prolonge dans l'usage (validation, simplification, « détournement » de la fonction initiale, etc.) et

cela peut remettre en question les règles d'usage initiales de ces outils. **La mise en place de référentiels, souhaitée par plusieurs répondants, implique donc de fonctionner en réseau, avec des chercheurs et/ou des pairs**, dimension de plus en plus importante dans ce métier et ce au-delà de l'utilisation des outils de diagnostic (voir e.g. Albaladejo *et al.* 2004, Barthe-Baldellon *et al.* 2004, Mondy 2004). Cela est en aussi en accord avec le fait que la majorité des répondants dit connaître des collaborations entre concepteurs des outils et praticiens de terrain dans la région ou, si ce n'est pas le cas, souhaiter que cela se développe. La co-construction d'outils semble donc être possible et souhaitée, ce qui est important étant donné les retours positifs des situations où ce type de démarche a été mis en place (voir Hauwuy *et al.* 1991, Duru *et al.* 2005, Fleury *et al.* 2005). Les réponses ont aussi montré l'importance de la formation et des contacts avec les collègues dans la transmission et l'apprentissage des méthodes (cf partage/mutualisation de compétences complémentaires, Barthe-Baldellon *et al.* 2004).

Des outils récemment mis en place semblent avoir trouvé leur place (e.g. mesures de hauteurs d'herbe pour estimer des volumes d'herbe disponibles au pâturage, indices de nutrition pour estimer la fertilité). Il semble cependant que d'autres, bien que largement utilisés, ne soient pas tous satisfaisants (satisfont surtout une des qualités recherchés, cf compromis) et des améliorations/innovations doivent donc être réalisées dans ce domaine. **Les apports semblent surtout devoir porter sur la caractérisation de la végétation d'un point de vue floristique et les moyens d'évaluer/prévoir les effets de la gestion de l'agriculteur sur le couvert végétal, en terme de caractéristiques agronomiques (quantité, qualité) et de dynamique de végétation.** Cela confirme donc la nécessité de travailler sur ces aspects et la pertinence de l'approche menée par l'équipe de recherche, à laquelle participe ce travail de thèse ; cette approche devant coupler simplicité de mesure (ou plus largement d'utilisation) et permettre de relier les caractéristiques de la végétation aux pratiques en introduisant des éléments (traits) directement liés au fonctionnement du couvert.





## **Synthèse des résultats et perspectives**



## **Synthèse des résultats et perspectives**

Ce dernier chapitre a pour objectif de synthétiser les différents résultats obtenus dans le cadre de cette thèse et de dégager des perspectives, qu'elles soient purement cognitives ou appliquées. **Nous réaliserons dans un premier temps une synthèse des connaissances acquises sur le fonctionnement des communautés en réponse aux pratiques.** Nous traiterons ainsi de l'importance relative des facteurs testés dans la structuration des communautés et des principaux mécanismes en jeu. La question du recouvrement entre traits de réponse et traits d'effet sera également abordée. Lors de l'analyse de ces traits de réponse et d'effet, nous nous intéresserons également à l'évaluation de ces différents indicateurs sur la base des critères présentés dans l'introduction générale (spécificité, sensibilité, robustesse et facilité d'utilisation). Enfin, nous verrons comment ces connaissances peuvent être mobilisées pour la gestion de ces milieux, dans une optique agronomique comme environnementale, en s'appuyant notamment sur le cas des pacages peu fertiles. **Dans un second temps, nous traiterons des aspects méthodologiques soulevés lors de l'analyse bibliographique, concernant la caractérisation des gradients et les notions d'échelle. Enfin, nous nous intéresserons aux applications que permettent d'envisager ce travail en terme de construction d'outils.** Nous présenterons alors les différentes voies de simplification proposées pour caractériser la végétation. Nous concluons sur les besoins des utilisateurs d'outils de diagnostic.

### **I. Synthèse des connaissances acquises sur le fonctionnement des communautés en réponse aux pratiques** (composition botanique et fonctionnelle, caractéristiques agronomiques)

#### **1. Importance relative des facteurs étudiés (fertilité, utilisation)**

**Les différents résultats témoignent de l'importance du gradient de fertilité dans la structuration des communautés, que ce soit en terme de composition fonctionnelle des communautés, de diversité spécifique intraparcellaire comme de certaines caractéristiques agronomiques.** Ces résultats sont en accord avec de nombreuses études et théories mettant en évidence les oppositions de composition, structure et fonctionnement entre prairies pauvres et riches (e.g. Tilman 1986b). Cela ne signifie pas pour autant que la fertilité soit le seul facteur responsable de la structuration des communautés. **Le mode d'utilisation intervient plus en second plan.** Il peut intervenir directement (perte de biomasse suite à la défoliation) ou non (e.g. modifications de la composition fonctionnelle visibles en situation d'exclusion du pâturage). **Son influence peut varier suivant la variable analysée** : son effet sur la dynamique de production est important (dates de pic), il est inexistant sur la quantité de biomasse produite. **Son influence dépend aussi des interactions avec le niveau de fertilité.**

Comme cela a pu être discuté dans le chapitre II, plusieurs arguments permettent d'expliquer l'importance relative du facteur « fertilité ». La première concerne l'amplitude relative des deux facteurs étudiés. **La gamme de fertilité explorée est importante**, allant de niveaux de nutrition très limitants (e.g. INN de l'ordre de 45-50) à des situations non limitantes (nutrition P et K) ou proches du potentiel de croissance (INN souvent  $\geq 80$  dans les parcelles fertiles). Ces indices de nutrition ne sont pas utilisés dans la plupart des études et il est donc difficile de comparer les gammes explorées.

Bien que certaines situations plus extrêmes puissent exister, **cette gamme de fertilité semble pourtant représentative de la majorité des situations agricoles basées sur les prairies permanentes voire les pelouses**. Gaucherand (2005) montre notamment que même des pelouses maigres des Alpes ont un INN proche (=38) des pacages peu fertiles de notre dispositif. **La gamme de modes d'utilisation et leur intensité est par contre plus réduite. Elle ne couvre pas l'ensemble des situations existantes, que ce soit dans le cadre d'études relevant de l'écologie ou de l'agronomie**. En effet, des situations de pâturage plus intenses telles que le pâturage continu maintenu à une hauteur faible et constante (e.g. hauteur uniforme de 3 cm dans l'étude de Smith *et al.* 1996a) ou des fauches plus fréquentes et/ou plus précoces induisent en général des réponses de la végétation plus contrastées. Différentes études ont par exemple montré une augmentation de la proportion d'annuelles en situation très pâturée (voir chapitre Etat des connaissances); or, ce groupe d'espèces est quasi-absent de notre dispositif. La deuxième hypothèse concerne le fait que nos deux gradients, comme dans de nombreuses situations agricoles (e.g. Alpes du Nord, Petit *et al.* 2004), sont partiellement couplés. **Ce couplage limite la possibilité de dissocier les effets des facteurs et en particulier ceux de l'utilisation ; celle-ci étant souvent déterminée par le niveau de fertilité ou, indirectement, par la production potentielle des prairies. Ces effets sont d'autant plus difficiles à distinguer que la réponse peut se traduire par des attributs similaires et conduire ainsi à des patrons convergents**. Nous avons en effet montré que les attributs relatifs à la stratégie de capture des ressources (fort taux de croissance, faible LDMC, grande taille...), permettant le maintien en situation de forte compétition pour la lumière, conférait également des avantages pour répondre à la fauche ou au pâturage. En effet, un fort taux de croissance permet une repousse importante suite à une défoliation. Cette stratégie n'est pas retrouvée les situations pâturées peu fertiles, étant donné qu'elle exige un niveau de nutrition suffisant pour pouvoir reconstruire les tissus éliminés par la défoliation. Les variables qui ne répondent pas de manière convergente aux deux facteurs montrent en général peu de variations entre parcelles. C'est notamment le cas de la digestibilité de la plante entière au moment du pic de production. La digestibilité des organes considérés séparément est plus élevée en situation fertile mais le rapport feuille/tige est plus faible chez les types C des graminées i.e. les types associés à des situations pâturées. Ces évolutions contraires conduisent à une digestibilité équivalente dans les différentes parcelles, au moment du pic de biomasse. Il est important de rappeler que les caractéristiques agronomiques ont été mesurées en situation de non-perturbation (exclos)<sup>121</sup>. Les caractéristiques mesurées au pic de biomasse sont importantes pour comparer le potentiel de ces prairies mais ne reflètent pas forcément les caractéristiques du couvert au moment de leur exploitation habituelle. C'est le cas notamment des parcelles pâturées. On peut donc supposer que le classement des parcelles sur la base du rapport FT et de la digestibilité du couvert sont nettement différents dans ces conditions, le pâturage ayant lieu sur des couverts feuillus.

---

<sup>121</sup> Les résultats de diversité spécifique et fonctionnelle (intra comme intercommunauté) sont moins influencés par la mise en exclos, d'une part parce que la composition floristique varie nettement moins au cours de l'année que les caractéristiques agronomiques, d'autre part, parce que les mesures de traits fonctionnels ont été réalisées au printemps, en général avant (voire simultanément) la première exploitation. L'effet potentiel de l'exclos n'était donc pas possible à cette période.

## 2. Principaux mécanismes identifiés

Au niveau des variables étudiées, les différents modes ont peu d'influence dans le sous-ensemble des parcelles fertiles (diversités spécifique et fonctionnelle intra-communauté similaires, peu de différences de traits entre communautés, taux de croissance, quantité d'herbe produite et digestibilité équivalentes au moment du pic de biomasse). **L'homogénéité (intra- comme inter-parcellaire) au niveau de ces communautés résulte de la forte compétition pour la lumière qui y règne.** En effet, la forte disponibilité des éléments minéraux dans ces parcelles induit une intense compétition pour la lumière, que la fauche tardive (i.e. après la floraison de la plupart des espèces) « laisse » s'exprimer. De même, la pression de pâturage exercée dans notre dispositif ne suffit pas à réduire suffisamment cette compétition pour différencier nettement les communautés sur la base des critères étudiés. Du fait de l'intensité de la compétition et du caractère asymétrique de la compétition pour la lumière, peu d'espèces sont capables de s'y maintenir (diversités spécifique et fonctionnelle intraparcellaires faibles). **Les espèces qui s'y maintiennent sont en grande majorité des graminées et/ou quelques dicotylédones de grande taille, présentant des traits d'espèces compétitives (*sensu* Grime 1979) i.e. une stratégie de capture des ressources** (grande taille, faible LDMC...). La convergence entre modes est aussi renforcée par le fait que ces attributs conférant « l'aptitude compétitive » sont aussi des attributs permettant de tolérer la défoliation (e.g. capacité de repousse et Figure 4, cf Briske 1996). Par leur taux de croissance élevé, ces espèces permettent une production de biomasse importante et rapide, à l'échelle du couvert. La digestibilité des feuilles est élevée mais un faible rapport feuille/tiges, au moment du pic de biomasse, réduit considérablement la digestibilité à l'échelle du couvert.

Quelques différences ténues peuvent malgré tout être détectées entre ces parcelles fertiles, notamment par les proportions des types fonctionnels établis en collection sur la base de la LDMC (cf variations du type C). Le pâturage permet en effet la coexistence d'espèces, dites à stratégie de conservation (type C), qui restent toutefois souvent minoritaires ; cette situation de coexistence de stratégies distinctes existe peu ou pas dans les parcelles fauchées. Le maintien de ce type fonctionnel en situation pâturée fertile s'explique probablement par un **gradient de défoliation vertical** (Noy-Meir *et al.* 1989) **et une sélection passive (en direction des espèces les plus hautes)**. Ces mécanismes sont permis par une pression relativement faible, en regard du potentiel de croissance de la prairie. La présence de ces espèces, à phénologie plus tardive, induit aussi un léger décalage dans le pic de production de biomasse.

**Dans les parcelles moins fertiles, les diversités fonctionnelle et spécifique intraparcellaires augmentent lorsque la fertilité diminue** et que l'on passe d'un système de fauche tardive aux pacages. **On peut supposer que la compétition, tout au moins celle qui s'exerce pour la lumière, est réduite et autorise la coexistence d'un plus grand nombre d'espèces et de stratégies.** Grime *et al.* (1988) relie cela au fait que le comportement des espèces présentes en milieu pauvre est moins dynamique vis-à-vis de l'acquisition des ressources. Le prélèvement des ressources est moins fort et plus lent, du fait d'une « demande » plus faible, et sans doute aussi plus restreint dans l'espace. Ce comportement conduit à l'existence de micro-habitats où les ressources (espace-eau-nutriments-lumière) sont disponibles et où les plantes peuvent se maintenir entre deux perturbations.

Dans ces parcelles moins fertiles, la proportion d'espèces à stratégie de conservation (C voire D) augmente et différentes stratégies de réponse existent, notamment entre graminées et dicotylédones (cf traits reproducteurs, chapitre I). Des espèces « nouvelles » (par rapport au pool présent dans les autres parcelles) « apparaissent », en particulier dans les parcelles les moins fertiles (pacages P-). La croissance y est plus lente et moins importante (biomasse au pic). Une phénologie tardive ne suffit pas pour autant à atteindre les mêmes quantités de biomasse produite dans les parcelles fertiles. La digestibilité des tissus/organes est moindre dans ces parcelles peu fertiles mais le plus faible rapport FT, en particulier dans les parcelles P-, permet de compenser ces caractéristiques au moment du pic de biomasse. Dans ces parcelles moins fertiles, il est cependant difficile de distinguer l'effet fertilité de l'effet utilisation puisque les deux sont associés dans notre dispositif. Néanmoins, nos données nous amènent à penser que les patrons observés en situation P- seraient probablement différents en situation de fauche pour une même fertilité, notamment par rapport à la diversité intraparcellaire (spécifique et fonctionnelle). En effet, dans de telles conditions, la compétition pour la lumière, bien que moins intense qu'en situation fertile, serait probablement plus élevée du fait d'une plus longue période sans perturbation. **La création de trouées et/ou l'hétérogénéité créée par une pression de pâturage relativement faible et des dépôts de fèces non uniformes a probablement une influence sur l'existence d'une forte diversité spécifique comme fonctionnelle même si cela n'a pas pu être mis clairement en évidence par nos analyses.** La création de trouées peut notamment favoriser l'établissement de plantules issues de graines, qui ne pourraient s'établir dans une matrice dense sans ces espaces ouverts. Bien que nous observions une plus forte proportion d'espèces n'ayant recours qu'à la reproduction sexuée pour se maintenir dans ces parcelles moins fertiles (e.g. dicotylédones), il est difficile de déterminer l'importance de ce mécanisme. Des mesures complémentaires devraient être réalisées pour tester précisément ce mécanisme (production de graines effective de ces espèces dans les parcelles étudiées, suivis de plantules, création de trouées artificielles pour étudier la colonisation potentielle, etc). L'importance des différents mécanismes liés aux modes d'utilisation dans ces parcelles a sans doute été en partie masquée du fait de la prépondérance du facteur fertilité à l'échelle du dispositif entier et du couplage partiel fertilité-utilisation. Le pâturage d'automne, surtout lorsqu'il est précédé d'une fauche, favorise aussi probablement la création de trouées permettant la germination de certaines espèces (Jones and Hayes 1999). Cependant, dans les parcelles fertiles et/ou fauchées, cet avantage doit être en partie réduit dès que la croissance végétative redémarre au printemps, du fait d'un taux de croissance rapide et du démarrage précoce des stratégies de capture (cf chapitre III).

### **3. Traits de réponse et traits d'effet**

Afin de pouvoir établir un lien entre pratiques et valeur d'usage, il peut être utile d'identifier des traits qui rendent compte à la fois de la réponse aux pratiques et de l'effet sur les caractéristiques agronomiques. En d'autres termes, identifier des traits qui soient à la fois traits de réponse et traits d'effet.

**Dans notre dispositif, les traits végétatifs se sont avérés être des traits de réponse pertinents en particulier la hauteur végétative et la LDMC. La hauteur et la LDMC se présentent également comme de bons traits d'effet.** Ce résultat confirme le recouvrement décrit par Lavorel et Garnier (2002) entre les traits de réponse à la fertilité et ceux influençant la productivité. **Cette convergence s'explique probablement par l'importance du trade-off central d'acquisition-**

**conservation des ressources dans la réponse à la fertilité comme dans la croissance.** En effet, ces traits végétatifs sont directement impliqués dans ce trade-off (voir chapitre Etat des connaissances), qui peut être vu notamment au travers de l'opposition entre plantes à RGR rapide et lent. Il est donc logique que cela se retrouve au niveau de la croissance du couvert. Dans notre dispositif, ce recouvrement existe aussi pour la quantité de biomasse produite et les caractéristiques de composition de la biomasse au moment du pic. En effet, la composition (e.g. rapport feuille/tiges), la digestibilité des limbes et plus encore la dynamique de croissance (cf date de fermeture du couvert, pic de production de feuilles, etc) sont très corrélées aux traits végétatifs. Bien qu'utilisation et fertilité soient très liées dans notre dispositif, il est possible de dire que ces caractéristiques dépendent fortement de l'utilisation (corrélation significative avec le type fonctionnel C, cf chapitre III).

Synthétisons maintenant les caractéristiques propres de ces différents traits et leur capacité à servir d'indicateurs dans le cadre de notre travail.

La **hauteur végétative** traduit la réponse à la combinaison des facteurs fertilité et utilisation et confirme en cela son rôle d'indicateur de la compétition pour la lumière. Elle est également un bon indicateur de la biomasse produite au pic et du taux de croissance et de différentes autres caractéristiques agronomiques (cf Tableau 31, chapitre III). **La hauteur est donc un trait de réponse et d'effet pertinent dans notre contexte.** Lorsque les données permettaient de la tester, nous avons également pu rendre compte de la **robustesse** de ce trait : en effet, les relations avec les descripteurs du milieu et donc le classement des parcelles qui s'en suit se sont montrés stables sur les 2 années d'étude. La robustesse se retrouve aussi dans le fait qu'il existe une très bonne convergence écologique entre les différentes formes de croissance d'où un classement des parcelles similaire quelle que soit la communauté prise en compte (entière, graminées, etc). Elle se révèle cependant plus limitée pour rendre compte de la diversité fonctionnelle intracommunautaire (résultats peu stables entre années). De par sa forte variabilité (cf discussion chapitre I), la hauteur a également été capable de discriminer des situations pour lesquelles les différences étaient faibles en terme de pratiques ou de caractéristiques agronomiques. En cela, la hauteur témoigne d'une forte **sensibilité**. Enfin, la hauteur agrégée est **relativement simple à mesurer** sur le terrain (pas de prélèvement d'échantillons à réaliser, pas de traitement en laboratoire) et son interprétation plus aisée que pour les autres traits.

**Suivant le mode de représentation** (valeur communautaire, proportion de types pré-établis), **la LDMC peut présenter des sensibilités différentes aux facteurs ou aux caractéristiques agronomiques.** Les valeurs moyennes communautaires de LDMC sont plus spécifiques de la fertilité car elles varient souvent plus en fonction de ce facteur que de l'utilisation. Par contre, seuls deux des 4 types fonctionnels de graminées établis en collection sur la base de ce trait, A et D, sont sensibles exclusivement à la fertilité sur notre dispositif. Le type B est lui spécifique de l'utilisation (présent surtout en situation fauchée) ; le type C varie, pour sa part, en fonction des deux facteurs. Par ailleurs, les corrélations avec les caractéristiques agronomiques sont beaucoup plus nettes lorsque l'on considère les proportions des types (en particulier celles du type C) de graminées que les valeurs communautaires mesurées *in situ*. **Cela peut laisser supposer que les types établis en collection représentent des combinaisons particulières de traits (syndromes), que la LDMC seule (moyenne communautaire) ne permet pas de percevoir aussi clairement.** En terme de

**robustesse**, les classements établis sur la base des types fonctionnels sont plus stables que ceux de la LDMC agrégée.

Le SLA se montre particulièrement **peu robuste** dans notre cas d'étude et ce, pour des raisons inexplicables. Il semble en tous les cas beaucoup plus **spécifique de l'utilisation** que de la fertilité. Sa pertinence face aux caractéristiques agronomiques ne ressort pas de nos données mais les variations de SLA en 2004 sont extrêmement réduites, ce qui en limite la sensibilité. Ces différents constats font apparaître le SLA comme un **indicateur médiocre**, car trop variable ; ce qui confirme les limites formulées par Wilson *et al.* (1999). Par ailleurs, d'autres études, notamment en conditions contrôlées, ont montré que ce trait était relativement **peu pertinent en tant que trait d'effet** (sauf pour la digestibilité, Duru *et al.* 2004, Al Haj Khaled 2005).

**Les autres traits végétatifs, liés aux teneurs en éléments minéraux** (LNC, LPC et C/N), également impliqués dans le trade-off capture-conservation, montrent des tendances variables, notamment entre années et mode d'expression (massique ou surfacique). Ils se montrent donc peu robustes. **Ils ne ressortent pas non plus comme des traits pertinents de réponse ni d'effet**. En effet, seul le LPCmassique rend compte des variations des caractéristiques agronomiques. Cependant, la sensibilité de ce trait semble peu généralisable au-delà de notre dispositif puisqu'elle s'explique probablement par l'existence d'un gradient de nutrition en phosphore associé fortement au gradient d'utilisation ; situation relativement spécifique à notre cas d'étude.

Les **traits reproducteurs**, bien qu'importants pour comprendre le maintien des espèces dans les communautés étudiées (en particulier la reproduction végétative pour les graminées), varient peu entre communautés (faible sensibilité) et présentent donc un intérêt limité pour différencier les prairies du dispositif. Notons cependant que la phénologie discrimine spécifiquement les modes d'utilisation et constitue un trait important à considérer pour les espèces dépourvues de reproduction végétative ; en particulier dans les situations de fauche (interaction avec les dates de floraison et dissémination des graines). **La phénologie est, par ailleurs, très fortement reliée au rythme de production de la biomasse, notamment à la date des pics de production** (cf floraison et date du pic de biomasse nette ou brute totale ; épiaison des graminées et date du pic de feuilles). Ce trait, tout au moins la floraison, est facile à observer sur le terrain ; la difficulté existe par contre au niveau de l'étalement des stades phénologiques entre les différentes espèces constitutives d'une même prairie et *a fortiori* d'un parcellaire. Il est envisageable de recourir à cette difficulté en mobilisant des bases de données (exprimées en °C.jours pour pouvoir être facilement utilisées dans différentes zones). **La phénologie représente un trait** (ou complexe de traits) **essentiel à prendre en considération pour définir les moments-clés de l'utilisation des parcelles, en fonction des différents objectifs de production, et ordonner les différentes parcelles au sein d'une exploitation** (voir Ansquer *et al.* soumis).

#### 4. Implications des patrons observées pour la gestion des parcelles

Les différents résultats acquis dans le cadre de ce travail fournissent également des pistes à considérer pour la gestion des différentes parcelles. Cette gestion doit bien sûr être coordonnée à l'échelle de l'exploitation agricole dans son ensemble (Coleno and Duru 2005). Or, le passage des



résultats parcellaires à l'exploitation n'est pas direct. Il est en effet nécessaire d'intégrer le fonctionnement du système fourrager, des contraintes structurelles, etc. Quelques réflexions peuvent malgré tout être faites. Nous nous intéresserons notamment au rôle de la diversité (spécifique et fonctionnelle, les deux étant liées dans notre cas d'étude).

**En général, la diversité interparcellaire est considérée comme un atout à l'échelle de l'exploitation car elle permet une diversité d'usages ou de fonctions.** La diversité intraparcellaire peut aussi constituer un avantage (Andrieu *et al.* 2004). Elle offre notamment une certaine flexibilité (ou souplesse d'exploitation), en particulier face aux aléas climatiques (Duru *et al.* 2006). Une diversité importante au niveau de la date de floraison permet en effet de tamponner les variations de production au cours du temps et d'étendre la période de production maximale de biomasse ; la quantité d'herbe récoltée est donc moins pénalisée lorsque la date de fauche doit être décalée du fait de conditions météorologiques favorables (cf séchage du foin). En situation de pâturage, la diversité fonctionnelle intraparcellaire permet notamment de disposer d'une herbe jeune régulièrement grâce aux phénologies décalées (e.g. épiaisson).

**A la valeur d'usage agricole de la diversité, peut également s'ajouter la valeur environnementale** (cf rôle multifonctionnel des prairies). La conciliation des deux n'est pas systématique. Toutefois, dans le cas des pacages peu fertiles, les deux peuvent converger : des mesures de gestion réalisées dans une optique agricole contribuent également à remplir une fonction environnementale. Ces parcelles représentent une entité particulière à l'échelle des exploitations de par des caractéristiques très différentes de celles des autres parcelles. Elles permettent d'effectuer un pâturage de printemps et d'été et remplissent donc une fonction importante à l'échelle de l'exploitation. C'est aussi le mode qui offre la plus grande diversité végétale, spécifique (environ 37 espèces) et fonctionnelle, avec des espèces spécialistes oligotrophes et une grande proportion de dicotylédones. Ces caractéristiques dépendent cependant d'un équilibre ténu des pratiques (au niveau de la pression de pâturage exercée). La pression de pâturage ne doit pas notamment être réduite si l'on veut conserver ce type de communauté. En effet, des observations de terrain montrent que des pieds de genêt (*Sarothamnus scoparius*) commencent à s'installer par endroits (e.g. Gironsas -). Le développement de la fougère aigle (*Pteridium aquilinum*) semble contrôlé pour le moment (la fougère aigle reste en bordure de parcelle à Gironsas) ; l'envahissement est toutefois possible rapidement. De plus, *Brachypodium pinnatum*, connu comme espèce colonisatrice, est aussi présent dans certaines parcelles (e.g. Lassus) et capable de se développer, au détriment des autres espèces, lorsque la pression diminue. Un pâturage, même léger, semble donc suffire à limiter l'envahissement par ces espèces dont la digestibilité est réduite (voire qui peuvent être toxiques). La gestion de ces parcelles est donc primordiale d'un point de vue agricole comme environnemental.

Ces objectifs peuvent également être communs dans des parcelles de fond de vallée fertiles telles qu'Angladure où l'envahissement par une espèce (en l'occurrence *Chaerophyllum aureum*) conduit à une perte de diversité intraparcellaire importante ainsi qu'à une réduction importante de la digestibilité du foin récolté (Magda *et al.* 2003).

## II. Aspects méthodologiques pour l'étude des communautés : acquis et difficultés

### 1. Caractérisation des gradients

La première difficulté rencontrée lors de l'analyse des réponses des communautés aux facteurs écologiques et/ou lors de la comparaison entre études est la caractérisation de ces facteurs. Dans notre cas, les résultats des différents chapitres ont permis, *a posteriori*, d'évaluer la pertinence des indicateurs du niveau de fertilité et d'utilisation retenus. L'identification des mécanismes en jeu peut en effet apporter des éléments pour estimer quantifier ces facteurs.

**En terme de fertilité**, la difficulté concerne le fait que les différents éléments minéraux ne varient pas forcément conjointement (cf P et N dans notre dispositif). Ainsi les variations de P dans notre dispositif résultent plus d'effets des modes d'utilisation que de différences de fertilité en tant que telles. Le choix de ne retenir qu'un indice global de fertilité (IFG), en donnant plus de poids à l'azote, s'est avéré pertinent pour rendre compte des réponses des communautés dans notre dispositif. Il est cependant utile de connaître les variations de chaque élément pris séparément pour mieux comprendre certains patrons de variation des traits (cf tendances divergentes des teneurs en éléments minéraux foliaires). En effet, les variations induites par les différents éléments peuvent différer : les espèces présentes en situation de faible disponibilité en azote ne sont pas forcément les mêmes que lorsque la nutrition est limitée par l'azote (Tilman 1985).

**En terme d'utilisation, le taux de prélèvement est apparu comme une variable quantitative pertinente pour classer les différentes situations** contrairement à la date de première exploitation. Il constitue en effet un indicateur utile pour classer les traitements dans un ordre pertinent pour rendre compte des mécanismes en jeu, au sein de notre dispositif. Cependant, ce taux ne traduit pas en tant que tel les processus biologiques en jeu dans les communautés. Suivant les différents traits étudiés ou variables, ce ne sont pas les mêmes mécanismes qui sont impliqués dans la réponse à la perturbation. Ainsi, la biomasse résiduelle et la fréquence de pâturage permettent de formuler des hypothèses sur le maintien des graminées de type C en situation pâturée fertile. Le pâturage d'automne et/ou la fauche tardive semblent offrir des conditions favorables à la reproduction des dicotylédones. Le fait de ne pas perturber la végétation jusqu'à la fauche induit une compétition pour la lumière importante, même en situation moins fertile ; ce qui explique en partie la dominance d'espèces à stratégie de capture (types A et B).

De plus, les effets d'une pression d'utilisation équivalente (en terme de proportion de biomasse prélevée, de temps de séjour des animaux, etc.) diffèrent suivant le niveau de nutrition associé (voir les deux types de packages étudiés). Il semble donc difficile de considérer indépendamment fertilité et utilisation et le passage par les mécanismes est nécessaire pour rendre compte des contraintes exercées dans chaque situation. L'étude de la végétation (diversité intraparcellaire, différences de traits ou de caractéristiques agronomiques entre différents modes fertiles) a ainsi montré que la pression de pâturage dans les parcelles fertiles était relativement faible par rapport au potentiel de production de la prairie. Le prélèvement est en effet insuffisant à chaque passage (et/ou le temps entre deux passages est trop important par rapport à la vitesse de croissance) pour permettre de réduire efficacement l'intensité de la compétition pour la lumière (caractéristiques similaires à celles des prés de fauche).

## 2. Gamme de variation des facteurs écologiques et des traits

Malgré la relativement faible gamme de variation observée<sup>122</sup> (en terme de traits, de gradient d'utilisation, etc.), des différences de composition fonctionnelle, spécifique et de caractéristiques agronomiques ont pu être identifiées dans notre dispositif. Les traits qui se sont révélés pertinents ne sont pas forcément les mêmes que dans d'autres études s'intéressant à des gradients de variation plus importants. Les types biologiques et le cycle de vie ne sont en effet pas des « traits » pertinents dans notre cas d'étude puisque la majorité des espèces appartiennent à la même catégorie (hémicryptophytes pérennes). Il a donc été nécessaire de mobiliser des traits plus sensibles pour détecter les différences intra- et inter-parcellaires. Une telle conclusion avait également été formulée précédemment en situation d'exploitation agricole (cf Bullock *et al.* 2001). La sensibilité de ces traits est importante puisque des différences ont pu être détectées au sein d'une même forme de croissance (graminées) i.e. sur une vingtaine d'espèces présentant une certaine homogénéité morphologique.

### III. Perspectives pour la mise en place des outils :

Etant donné le peu de temps disponible pour le diagnostic dans l'activité des professionnels du conseil (cf chapitre IV), les outils à construire doivent se révéler simples et rapides d'utilisation. Ces deux critères peuvent être considérés à la fois au niveau du support matériel que constitue l'outil comme au niveau des procédures de recueil des données ou des règles d'interprétation. Plusieurs voies de simplification de la caractérisation de la végétation ont été testées dans différents chapitres de la thèse. Ces voies de simplification concernent surtout les deux premières dimensions des outils (Cerf et Meynard, 2004) à savoir le support matériel et la procédure de recueil des données. Nous en proposons ici une synthèse ainsi que quelques résultats complémentaires. Rappelons que notre travail a surtout été ciblé sur la recherche d'indicateurs du fonctionnement des prairies capables de classer les parcelles les unes par rapport aux autres<sup>123</sup>. Les différentes simplifications sont donc évaluées par rapport à ce critère.

#### 1. Voies de simplification possibles

##### 1.1. Pertinence de la forme de croissance « graminées »

Les analyses réalisées ont permis de comparer les graminées à d'autres formes de croissance ou à la communauté entière. Dans le cas des caractéristiques agronomiques, les résultats obtenus sur les graminées seules sont très cohérents avec ce qui est observé à l'échelle de la communauté entière (classement relatif voire valeurs absolues). A l'échelle de la diversité spécifique intraparcellaire, le classement des communautés est aussi bien respecté. En ce qui concerne les différences de traits interparcellaires, les valeurs de traits des graminées ne montrent pas forcément les mêmes tendances que les autres formes de croissance suivant le trait considéré. Il est donc difficile de définir une règle commune pour tous les traits. Le fait de se focaliser sur les graminées peut se justifier dans certaines situations pour éviter des biais méthodologiques ; les variations de

---

<sup>122</sup> La gamme de variation de traits sur l'ensemble du site d'Ercé est la plus faible (avec la Norvège) au sein du consortium européen VISTA (cf 11 pays impliqués, gradients d'abandon, de pression de pâturage, de fertilité) (E. Garnier, comm. pers.)

<sup>123</sup> Ce classement permet notamment de planifier l'utilisation de ces différentes parcelles au sein d'une exploitation.

certaines traits pouvant être mal interprétées par rapport aux variations des facteurs écologiques lorsqu'il existe des différences importantes entre formes de croissance (e.g. LDMC) et/ou que celles-ci ne se comportent pas toutes de la même façon (cf chapitre I, Figure 25). Cependant, le fait que les graminées montre des réponses convergentes ou non avec d'autres formes de croissance ne permet pas forcément de déduire si le classement relatif des parcelles sera identique lorsque l'on ne considère que les graminées ou lorsque l'on calcule une valeur moyenne communautaire globale. Il est donc nécessaire d'effectuer des comparaisons à différents niveaux (voir résultats présentés sur la Figure 52 pour la relation entre communauté entière et graminées). Les résultats des corrélations de rangs (Spearman) entre les valeurs communautaires toutes espèces et graminées en 2003 montrent ainsi que ces valeurs sont relativement bien corrélées ( $p < 0.001$ ) pour les trois principaux traits végétatifs étudiés (SLA  $r = 0.96$  ; Hauteur  $r = 0.97$  ; LDMC  $r = 0.75$ ). **Dans une optique de classement des parcelles, il semble donc possible de se limiter à une seule forme de croissance et en particulier les graminées, espèces abondantes dans l'ensemble des parcelles.**

### 1.2. Réduction du nombre d'espèces à mesurer

Garnier *et al.* (2004) montrent que les corrélations entre traits foliaires (LDMC, SLA et LNC) et facteur environnementaux (dans leur cas, l'âge d'abandon de l'utilisation) sont plus solides lorsque l'on ne considère que les deux espèces dominantes ou les valeurs de traits pondérées communautaires que les valeurs spécifiques de l'ensemble de la communauté. La Figure 52 et le Tableau 39 présentent les résultats obtenus en 2003 sur les valeurs communautaires en réduisant de manière plus ou moins importante la communauté de référence (graminées, deux espèces dominantes ou deux graminées dominantes<sup>124</sup>). Ces résultats montrent que, dans notre dispositif, il est possible de réduire le nombre d'espèces mesurées sans affecter fortement le classement des parcelles ; ce qui autorise un relevé de terrain nettement plus rapide.

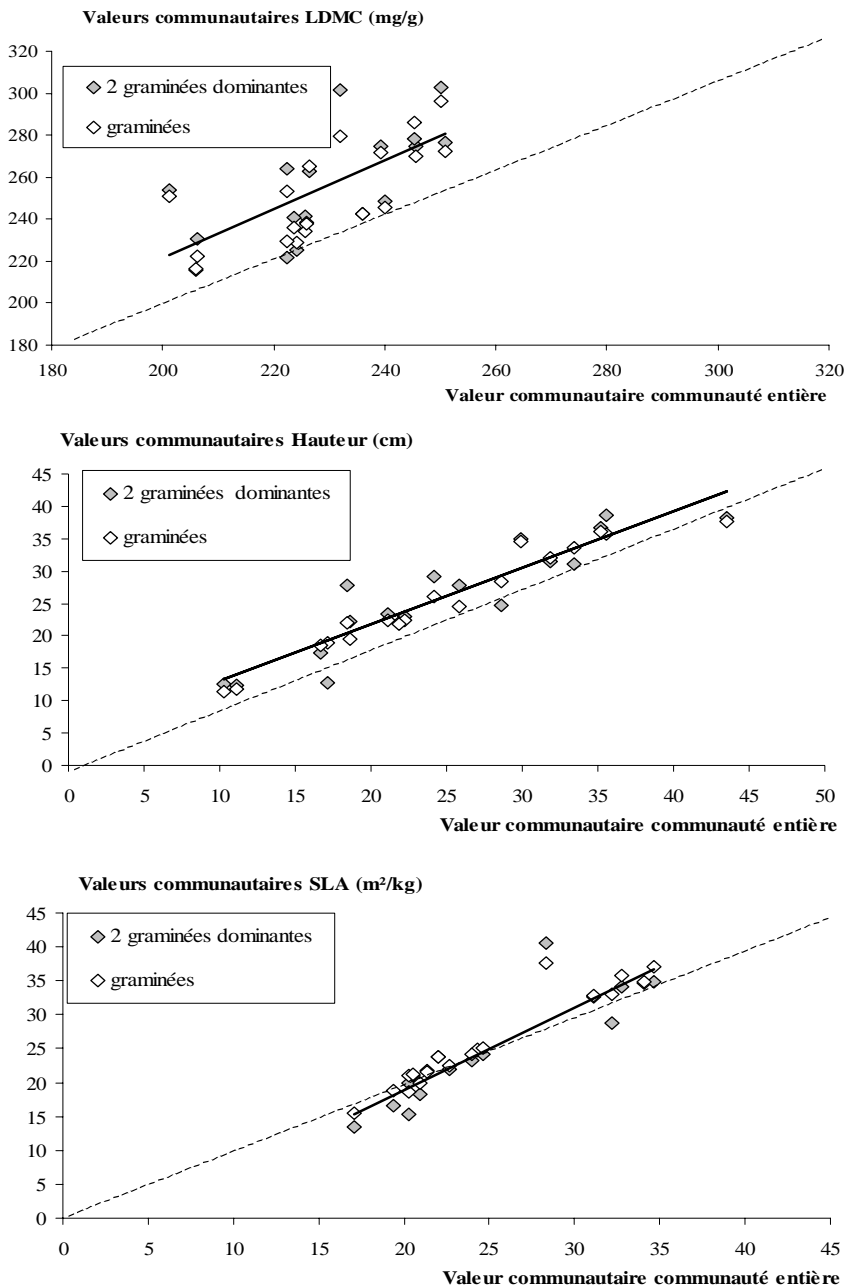
### 1.3. Utilisation de bases de données de traits

Des traits mesurés en collection (ou sur un ensemble de situations diversifiées<sup>125</sup>) peuvent être utilisés pour calculer des valeurs de traits communautaires ; les abondances étant établies sur la base de relevés botaniques de terrain. Cette approche implique donc un relevé botanique (qui peut cependant être simplifié, cf ci-dessus). Elle pose également la question des données disponibles dans la base (nombre de données à acquérir pour étendre la zone de validité, prise en compte ou non de la valeur de trait dans l'habitat naturel, de la variabilité phénotypique).

---

<sup>124</sup> Voir en annexe 19 la liste des espèces dominantes par parcelle et les abondances relatives de chacune. Six parcelles (sur 18) sont dominées par une voire deux dicotylédones.

<sup>125</sup> Les contraintes sont différentes suivant l'origine des données. Dans le cas de données mesurées *in situ*, la question peut se poser en terme de nombre de données disponibles pour chaque espèce, notamment entre espèces spécialistes ou plutôt ubiquistes, qui risquent donc d'être plus souvent mesurées (déséquilibre).



**Figure 52 :** Relations entre valeurs communautaires obtenues sur la communauté entière en abscisse (abondances supérieures à 80% de la biomasse) et les valeurs communautaires établies sur l'ensemble des graminées (figurés blancs) et sur les deux graminées dominantes (figurés gris) en ordonnée. La droite en pointillés représentant la bissectrice du premier cadran est indiquée pour repère. La droite en trait plein correspond à la droite de régression entre valeurs de la communauté entière et celles des graminées (même relation pour toutes les graminées ou seulement les deux dominantes). Les données utilisées sont celles de l'année 2003.

**Tableau 39 :** Coefficients de corrélation de rangs de Spearman ( $r$ ) entre valeurs communautaires estimées sur différents sous-ensembles d'espèces pour les trois principaux traits végétatifs (communauté entière, communauté des graminées, deux espèces dominantes, deux graminées dominantes).  $n= 18$  parcelles

	LDMC		Hauteur végétative		SLA	
	Deux dominantes	Deux graminées dominantes	Deux dominantes	Deux graminées dominantes	Deux dominantes	Deux graminées dominantes
Toutes espèces	** 0.71	** 0.72	*** 0.96	*** 0.93	*** 0.96	*** 0.95
Graminées	** 0.62	*** 0.98	*** 0.96	*** 0.96	*** 0.94	*** 0.99

Un test a été réalisé sur un jeu de données restreint pour comparer des données *in situ* avec celles issues de la collection de l'INRA d'Auzeville (conditions de nutrition non limitantes). Seules les valeurs des graminées ont été utilisées, plusieurs dicotylédones n'ayant pas été mesurées dans la collection. Les valeurs moyennes de treize espèces de graminées mesurées en conditions non limitantes ont été utilisées. Les comparaisons ont été menées uniquement pour la LDMC et le SLA. En 2003, les corrélations de rang (test de Spearman) sont significatives pour le SLA ( $p < 0.001$ ,  $r = 0.73$ ) mais pas pour la LDMC (cf annexe 18). Les corrélations effectuées sur les moyennes de traits des espèces individuelles (i.e. sans tenir compte de l'abondance) sont significatives pour les deux traits bien que plus faibles pour la LDMC ( $p < 0.05$ ,  $r = 0.61$  pour la LDMC;  $p < 0.01$ ,  $r = 0.78$  pour le SLA). Deux hypothèses explicatives peuvent être avancées. La première concerne le fait que la LDMC est très sensible au niveau de nutrition. Les espèces de milieu pauvre présentent des valeurs plus fortes de LDMC lorsqu'elles sont mesurées dans leur habitat (*in situ*) qu'en conditions non limitantes (cf annexe 18). La différence est nettement moindre pour les espèces inféodées aux milieux riches. Le décalage qui peut exister au niveau des espèces peut être accentué au niveau des valeurs communautaires du fait de la forte LDMC des espèces dominantes. Des analyses sur des jeux de données plus importants devront être menées pour approfondir ces résultats, notamment sur d'autres traits que le SLA et la LDMC.

#### 1.4. Trait isolé versus syndrome de traits

Dans une optique de compréhension des réponses des espèces et d'identification des mécanismes en jeu, il semble nécessaire de considérer les traits ensemble et non pas de manière isolée (Lavorel and McIntyre 1999) ; ces combinaisons ayant un sens d'un point de vue biologique et écologique (e.g. trade-off) (Lavorel *et al.* 1999). Certains traits perdent de leur pertinence à discriminer les situations lorsqu'ils sont considérés seuls (e.g. SLA, chapitre I). Dans une optique de simplification pour le diagnostic, l'existence de syndromes autorise l'utilisation de traits facilement mesurables qui rendent le mieux compte de ces stratégies (cf Weiher *et al.* 1999). La hauteur végétative et la LDMC semblent notamment répondre à ces critères. Ainsi, la hauteur seule peut rendre compte de plus de 60% des variations des propriétés agronomiques de l'écosystème (cf chapitre III, Tableau 31). Elle rend également compte des stratégies de réponse à la fertilité et à l'utilisation (chapitre I). La LDMC se révèle également pertinente. Toutefois, les patrons de variation sont plus évidents à interpréter lorsque l'on considère les types fonctionnels de graminées définis sur la LDMC en collection que le trait mesuré *in situ*.

#### 1.5. Utilisation de typologies d'espèces

Le fait de regrouper les espèces en types fonctionnels facilite l'interprétation des réponses et des effets de la végétation, dans une optique de compréhension des mécanismes en jeu (écologues) ainsi que pour gérer ces végétations (gestionnaires ou conseillers non spécialistes) (Friedel *et al.* 1988, Petit *et al.* 2004). Il est en effet plus simple de raisonner sur la base des variations relatives de quelques groupes (voire ne se fier qu'au type dominant) que de recenser toutes les espèces, leurs abondances respectives et leurs valeurs de traits ; surtout si les groupes correspondent à des stratégies bien identifiées. L'utilisation des types fonctionnels est malgré tout subordonnée à différentes questions méthodologiques soulevées dans le chapitre « Etat des connaissances », telles que l'identification de ces groupes fonctionnels, l'importance donnée au type dominant vs les variations d'un type/groupes d'espèces.

**Le type dominant de graminées (typologie LDMC) permet de définir trois classes de parcelles présentant des caractéristiques fonctionnelles et agronomiques proches** (chapitres I et III). Ces grandes classes correspondent dans notre dispositif aux principales classes de fertilité, en partie couplées au mode d'utilisation (parcelles dites fertiles, prés de fauche moins fertiles et pacages peu fertiles). Ces classes sont pertinentes pour rendre compte des différences intercommunautaires en terme de production de biomasse (taux de croissance et quantité produite au pic notamment). Il existe toutefois une certaine variabilité au niveau des autres caractéristiques, notamment au sein des parcelles fertiles. **Les variations du type C** (représenté actuellement par 5 espèces (ce qui limite le nombre d'espèces à savoir reconnaître !)) **permettent de distinguer plus précisément l'effet des modes au sein de cette classe, notamment au niveau des caractéristiques de composition de la biomasse et de saisonnalité de la production (cf phénologie)**. La prise en compte des variations d'un type, même s'il n'est pas dominant, apporte donc des informations complémentaires. **Associées à l'indice de nutrition minérale, les proportions de ce type fonctionnel permettent de classer les parcelles efficacement en fonction de leurs caractéristiques agronomiques et donc de leur valeur d'usage.**

#### 1.6. Voies de simplification complémentaires

Deux autres voies de simplification, non testées dans cette étude, peuvent aussi participer à la construction d'outils de diagnostic rapides et simples d'utilisation. **La première concerne les « relevés de traits »**, qui consistent à mesurer les traits sans tenir compte de l'identité des espèces (ce qui revient à mesurer préférentiellement les dominantes). Ces relevés fournissent des classements cohérents avec ceux obtenus sur les valeurs de traits communautaires « classiques » (Gaucherand 2005). Pour éviter les biais liés aux différences de proportions relatives des formes de croissance dans le cas de la LDMC, une adaptation semble envisageable en se limitant aux seules graminées lors du relevé. Cette forme de croissance est en effet facile à distinguer des autres formes sans compétences botaniques importantes.

**La simplification peut aussi se situer au niveau du protocole de mesure de traits.** En effet, l'une des contraintes importantes pour la mesure de traits foliaires en routine (en particulier le SLA et la LDMC) concerne la réhydratation des échantillons sur le terrain (Garnier *et al.* 2001b). Gaucherand (2005) ont testé un mode de conditionnement simplifié des échantillons (utilisation d'un simple sachet humidifié lors du prélèvement puis réhydratation au réfrigérateur dans les conditions « habituelles »). Ce mode n'induit pas de variations importantes pour le SLA. Les variations sont plus importantes pour la LDMC mais les classements des espèces restent similaires.

## **2. Validation des résultats dans d'autres contextes : une étape essentielle pour la généralisation**

**L'une des qualités recherchées pour les outils de diagnostic est la généricité ; qualité qu'est censée fournir l'approche fonctionnelle.** L'approche doit en effet pouvoir être utilisée aisément en dehors du contexte dans lequel elle a été établie et rester pertinente. Différents tests sont en cours ou ont été réalisés dans d'autres contextes que celui étudié dans ce travail de thèse. Ces tests concernent des contextes pédoclimatiques (e.g. plateau de l'Aubrac) et/ou des types d'élevage différents (e.g. troupeaux laitiers). Les premiers résultats ne remettent pas en question le caractère générique de l'approche mais montrent que des adaptations sont toutefois nécessaires. En

effet, certains facteurs peuvent interférer avec la fertilité et l'utilisation et induire des variations de traits différentes de celles observées sur notre dispositif. Les règles d'interprétation de ces variations doivent donc être adaptées. Un travail réalisé sur l'Aubrac en 2004 (stage de JM Geniez) a en effet suggéré que la contrainte hydrique pouvait limiter les variations de traits en réponse aux variations de la fertilité ou de l'utilisation. Les variations de traits étaient également réduites du fait d'une gamme de fertilité moindre que celle étudiée dans le dispositif d'Ercé.

**La validation de cette approche dans une optique de construction d'outils passe aussi par la prise en compte du fonctionnement du système fourrager et l'exploitation** (prise en compte d'informations zootechniques, économiques, structurelles, etc). Les stratégies de l'éleveur peuvent en effet influencer la pertinence des interprétations de la caractérisation fonctionnelle de la végétation. Ainsi, le recours à une complémentation alimentaire des animaux permet d'utiliser certaines parcelles différemment de ce qui peut être prédit sur la base de la valeur d'usage déterminée par la typologie LDMC (stage d'E. Fatet sur le Massif Central, 2005).

### **3. Besoins actuels des utilisateurs en terme d'outils et perspectives pour la construction**

Dans la perspective de construction d'outils, il est essentiel de développer l'approche fonctionnelle en gardant à l'esprit les différentes conclusions de l'enquête réalisée sur les utilisateurs d'outils de diagnostic. **L'enquête confirme le manque d'outils permettant de faire le lien entre pratiques et valeur d'usage.** La caractérisation fonctionnelle de la végétation permet de proposer des pistes intéressantes à développer. L'approche fonctionnelle s'est en effet révélée pertinente pour rendre compte de la réponse des communautés aux variations des facteurs fertilité et utilisation dans notre dispositif. Cette approche fournit également des informations utiles pour déterminer les caractéristiques agronomiques du couvert. La difficulté étant de pouvoir dissocier les effets respectifs de ces facteurs lorsqu'ils varient conjointement comme dans de nombreuses situations agricoles.

L'établissement d'un relevé botanique peut être nécessaire (cf typologie LDMC), ce qui nécessitera un minimum de compétences botaniques à acquérir. Toutefois, contrairement aux méthodes de relevés botaniques généralement utilisées, la mobilisation de données fonctionnelles facilitera la caractérisation de la végétation tout en apportant des informations sur son fonctionnement.

**Cette enquête confirme également l'importance de la contrainte de temps et des conditions d'exercice des agents du développement au sens large :** caractère généraliste, le travail de terrain/technique ne représentant qu'une des dimensions du métier, importance des réseaux et du travail collectif. Ces dimensions ne peuvent être ignorées lors de la construction des outils. Un travail d'approfondissement des résultats de l'enquête, notamment par des entretiens complémentaires, semble nécessaire. Ces entretiens peuvent être envisagés en groupes et non pas individuellement pour permettre une confrontation des points de vue des utilisateurs potentiels (H. Cettolo, com. pers.). Ces entretiens peuvent aussi participer au développement des collaborations chercheurs-praticiens. Ces collaborations doivent en effet être prolongées, d'autant plus qu'elles semblent souhaitées des deux côtés (cf chapitre IV). Elles permettront de mieux comprendre les raisons qui président au choix de méthodes mais surtout de pouvoir construire des outils qui



correspondront réellement aux attentes des utilisateurs. Cela passe notamment par un travail de réflexion en commun sur les fonctions que doivent remplir ces outils (e.g. fonction de diagnostic, pédagogique, prévisionnelle via des modèles de simulation, etc). Cet aspect a été très peu abordé dans le cadre de notre enquête et ressort comme un élément essentiel dans différentes analyses sur le sujet (voir Cerf and Meynard 2004, Duru *et al.* 2005). Des choix seront probablement à faire concernant la (ou les) fonction(s) à développer prioritairement lorsque plusieurs sont identifiées (cf Figure 51, chapitre IV). La difficulté est d'autant plus grande que les fonctions et les usages peuvent différer d'un utilisateur à un autre (voire chez un même utilisateur). Lorsque le conseiller utilise l'outil comme support de dialogue avec l'éleveur, il est probable que le passage par une reconnaissance (même minimale) des espèces puisse être préféré à un relevé de traits (moins « parlant » pour les non-spécialistes). La forme matérielle de l'outil pourra également être conditionnée par les besoins exprimés (cf outil de terrain et modèles de simulation) et l'utilisation qui en est faite (e.g. individuelle *vs* collective, systématique *vs* occasionnelle...). Tous les usages ne peuvent pas forcément être prévus à l'avance et les différents types ne sont pas forcément exclusifs. La construction des outils se poursuit en général lors de leur utilisation et des évolutions (de forme comme de fonction) sont possibles (Duru *et al.* 2005).

La réflexion sur les outils doit aussi passer par une définition des règles d'interprétation des résultats (cf troisième dimension des outils, Cerf and Meynard 2004), une fois que la forme de l'outil (mesures de traits sur le terrain, typologie pré-établie, modèle) et la procédure (protocole de mesures à effectuer...) seront précisées. Comme nous l'avons évoqué précédemment, des adaptations de ces règles seront nécessaires en fonction du contexte (seuils de référence, prise en compte de variations influencées par d'autres facteurs dans le contexte d'application).

#### 4. Intérêts de la modélisation

La modélisation peut être utilisée à des fins cognitives pour vérifier la cohérence de l'assemblage des connaissances produites. Les données de notre dispositif ont ainsi été mobilisées pour évaluer un modèle de croissance du couvert herbacé basé sur les indices de nutrition et les types fonctionnels de graminées (Adam *et al.* soumis)<sup>126</sup>. L'objectif n'est plus seulement de pouvoir ordonner les parcelles mais aussi de quantifier précisément les caractéristiques agronomiques et leur évolution. **En effet, un tel modèle permet de prédire précisément les caractéristiques agronomiques et notamment leur dynamique à un pas de temps très court (jour).**

Les différentes connaissances issues de ce travail de thèse peuvent également être intégrées à terme dans des outils d'aide à la décision, intégrant le raisonnement des éleveurs (voir Duru and Pflimlin 1996). La modélisation peut être utilisée pour simuler l'effet de différents types de conduite sur la valeur d'usage. Elle peut également permettre de simuler des scénarios intégrant l'usage de différents types de prairies au sein d'une exploitation.

Enfin, les résultats obtenus dans le cadre de cette thèse et dans d'autres travaux permettent de prévoir les tendances d'évolution des communautés végétales en réponse aux changements de pratiques agricoles. **Des informations manquent toutefois au niveau de la prédiction des vitesses de ces changements.** Ici aussi, il serait nécessaire de construire des modèles intégrant notamment des traits relatifs à la reproduction et à la démographie (persistance des banques de

<sup>126</sup> Des variables climatiques étant également utilisées comme variables d'entrée du modèle.

graines, caractéristiques des graines, reproduction végétative, etc.). Des expérimentations ciblées sur ces aspects seront nécessaires pour alimenter et valider ce type de modèle permettant de rendre compte de la dynamique des différentes populations réunies dans des groupes fonctionnels d'espèces.

## **Références bibliographiques**



## Références bibliographiques

- Adam, M., M. Duru, P. Cruz, C. Ducourtieux, P. Ansquer, J. P. Theau, C. Jouany and J. Viegas. Modelling grassland aboveground biomass for a large range of plant community types. Soumis à *European Journal of Agronomy*.
- Aerts, R. 1990. Nutrient use efficiency in evergreen and deciduous species from heathlands. *Oecologia* 84:391-397.
- Aerts, R. 1996. Nutrient resorption from senescing leaves of perennials: are there general patterns? *Journal of Ecology* 84:597-608.
- Aerts, R. and F. S. Chapin, III. 2000. The mineral nutrition of wild plants revisited: a re-evaluation of processes and patterns. *Advances in Ecological Research* 30:1-67.
- Afnor. 1994. *Qualité des sols*. Afnor, Paris.
- Al Haj Khaled, R. 2005. *L'évaluation des caractéristiques agronomiques d'espèces par leurs traits de vie comme étape préalable au diagnostic des communautés à flore complexe*. Thèse INPL, Nancy. 260 p. + annexes.
- Al Haj Khaled, R., M. Duru, J. P. Theau, S. Plantureux and P. Cruz. 2005. Variation in leaf traits through seasons and N-availability levels and its consequences for ranking grassland species. *Journal of Vegetation Science* 16:391-398.
- Albaladejo, C., N. Couix and L. Barthe-Baldellon. 2004. Les agents de développement rural en France entre logique d'emploi et logique de métier: des chercheurs face à un débat réflexif de praticiens. In: C. Albaladejo, C. Auricoste, L. Barthe-Baldellon, N. Couix, F. Dascon, I. Duvernoy, N. Girard, J. Labatut and S. Lagarde (eds.) *Les Cahiers de Médiations*. INRA/SAD, UMR Dynamiques Rurales UTM-ENSAT-ENFA et ENFA, Toulouse, France. p. 169-181.
- Al-Mufti, M. M., C. L. Sydes, S. B. Furness, J.-P. Grime and S. R. Band. 1977. A quantitative analysis of shoot phenology and dominance in herbaceous vegetation. *Journal of Ecology* 65:759-791.
- Anderson, V. J. and D. D. Briske. 1995. Herbivore-induced species replacement in grasslands: is it driven by herbivory tolerance or avoidance? *Ecological Applications* 5:1014-1024.
- Andrieu, N., E. Josien and M. Duru. 2004. Diversité du territoire d'exploitation et sensibilité aux aléas climatiques: exemples d'élevages laitiers en Auvergne. *Fourrages* 180:483-494.
- Ansquer, P., R. Al Haj Khaled, P. Cruz, J. P. Theau, O. Therond and M. Duru. Relevance of leaf dry-matter content and flowering stage of dominant species to rank natural grasslands by their phenology. Soumis à *Rangeland, Ecology and Management*.
- Ansquer, P., J. P. Theau, P. Cruz, J. Viegas, R. Al Haj Khaled and M. Duru. 2004. Caractérisation de la diversité fonctionnelle des prairies à flore complexe. Vers la construction d'outils de gestion. *Fourrages* 179:353-368.
- Balent, G. and M. Duru. 1984. Influence des modes d'exploitation sur les caractéristiques et l'évolution des surfaces pastorales : cas des Pyrénées centrales. *Agronomie* 4:113-124.
- Barbaro, L., E. Corcket, T. Dutoit and J.-P. Peltier. 2000. Réponses fonctionnelles des communautés de pelouses calcicoles aux facteurs agro-écologiques dans les Préalpes françaises. *Canadian Journal of Botany* 78:1010-1020.

- Barthe-Baldellon, L., M. C. Cassé, H. Cettolo, F. Dascon and S. Lagarde. 2004. Besoins de compétences des agents de développement local. *In*: C. Albaladejo, C. Auricoste, L. Barthe-Baldellon, N. Couix, F. Dascon, I. Duvernoy, N. Girard, J. Labatut and S. Lagarde (eds.) *Les Cahiers de Médiations*. INRA/SAD, UMR Dynamiques Rurales UTM-ENSAT-ENFA et ENFA, Toulouse, France. p. 127-137.
- Barthram, G. T., D. A. Elston, C. P. D. Birch and G. R. Bolton. 2002. Defoliation and site differences influence vegetative spread in grassland. *New Phytologist* 155:257-264.
- Bélangier, G., F. Gastal and G. Lemaire. 1992. Growth analysis of a tall fescue sward fertilized with different rates of nitrogen. *Crop Science* 32:1371-1376.
- de Bello, F., J. Leps and M. T. Sebastia. 2005. Predictive value of plant traits to grazing along a climatic gradient in the Mediterranean. *Journal of Applied Ecology* 42:824-833.
- Bellon, S., N. Girard and G. Guérin. 1999. Caractériser les saisons-pratiques pour comprendre l'organisation d'une campagne de pâturage. *Fourrages* 158:115-132.
- Belyea, L. R. and J. Lancaster. 1999. Assembly rules within a contingent ecology. *Oikos* 86:402-416.
- Bengtsson, J. 1998. Which species? What kind of diversity? Which ecosystem function? Some problems in studies of relations between biodiversity and ecosystem function. *Applied Soil Ecology* 10:191-199.
- Berendse, F. and R. Aerts. 1987. Nitrogen-use efficiency: a biologically meaningful definition? *Functional Ecology* 1:293-296.
- Berendse, F., W. T. Elberse and R. H. M. E. Geerts. 1992. Competition and nitrogen loss from plants in grassland ecosystems. *Ecology* 73:46-53.
- Bonhomme, R. 2000. Bases and limits to using "degree.day" units. *European Journal of Agronomy* 13:1-10.
- Bremer, K., M. W. Chase, P. F. Stevens *et al.* 1998. An ordinal classification for the families of flowering plants. *Annals of the Missouri Botanical Garden* 85:531-537.
- Briske, D. D. 1986. Plant response to defoliation : morphological considerations and allocation priorities. *In*: P. J. Joss, P. W. Lynch and O. B. Williams (eds.) *Proceedings of the meeting "Rangeland : a resource under siege"*, Adelaide, Australia, Australian Academy of Science. p. 425-427.
- Briske, D. D. 1996. Strategies of plant survival in grazed systems : a functional interpretation. *In*: J. Hodgson and A. W. Illius (eds.) *The Ecology and management of Grazing Systems*. CAB International, Wallingford, UK. p. 37-67.
- Briske, D. D. 1999. Plant traits determining grazing resistance : why have they proved so elusive ? *In*: D. Eldridge and D. Freudenberger (eds.) *Proceedings of the VIth International Rangeland Congress*. Australian Rangeland Society, Queensland, Australia. p. 901-904.
- Briske, D. D., S. D. Fuhlendorf and F. E. Smeins. 2003. Vegetation dynamics on rangelands: a critique of the current paradigms. *Journal of Applied Ecology* 40:601-614.
- Briske, D. D. and J. R. Hendrickson. 1998. Does selective defoliation mediate competitive interactions in a semiarid savanna? A demographic evaluation. *Journal of Vegetation Science* 9:611-622.
- Bullock, J. M. 1996. Plant Competition and Population Dynamics. *In*: J. Hodgson and A. W. Illius, (eds.) *The Ecology and management of Grazing Systems*. CAB International, Wallingford, UK. p. 69-100.

- Bullock, J. M., J. Franklin, M. J. Stevenson, J. Silvertown, S. J. Coulson, S. J. Gregory and R. Tofts. 2001. A plant trait analysis of response to grazing in a long-term experiment. *Journal of Applied Ecology* 38:253-267.
- Bullock, J. M. and C. A. Marriott. 2000. Plant responses to grazing and opportunities for manipulation. In: A. J. Rook and P. D. Penning (eds.) *Grazing Management*. British Grassland Society, Reading, UK. p. 17-26.
- Buxton, D. R. and G. C. Marten. 1989. Forage quality of plant parts of perennial grasses and relationship to phenology. *Crop Science* 29:429-435.
- Buxton, D. R. and D. R. Mertens. 1995. Quality-related characteristics of forages. In: R. F. Barnes, D.A. Miller and C.J. Nelson (eds.) *Forages: The science of grassland agriculture*. Iowa State Univ. Press, Ames, USA. p. 83-96.
- Calvière, I. and M. Duru. 1999. The effect of N and P fertilizer application and botanical composition on the leaf/stem ratio patterns in spring in Pyrenean meadows. *Grass and Forage Science* 54:255-266.
- Cebrian, J. and C. M. Duarte. 1994. The dependence of herbivory on growth rate in natural plant communities. *Functional Ecology* 8:518-525.
- Cerf, M. and J. M. Meynard. 2004. Les outils d'aide à la décision pour la conduite des cultures: conceptions et usages. In: *Actes des 3<sup>èmes</sup> entretiens du Pradel "Agronomes et Innovations"*, Mirabel, France.
- Chapin, F. S., III. 1980. The mineral nutrition of wild plants. *Annual Review of Ecology and Systematics* 11:233-260.
- Cheplick, G. P. 1991. A conceptual framework for the analysis of phenotypic plasticity and genetic constraints in plants. *Oikos* 62:283-291.
- Chestnutt, D. M. B., J. C. Murdoch, F. J. Harrington and R. C. Binnie. 1977. The effect of cutting frequency and applied nitrogen on production and digestibility of perennial ryegrass. *Journal of the British Grassland Society* 32:177-183.
- Coleno, F. and M. Duru. 2005. L'apport de la gestion de production aux sciences agronomiques. Le cas des ressources fourragères. *Natures Sciences Sociétés* 13:247-257.
- Coley, P. D., J. P. Bryant and F. S. Chapin, III. 1985. Resource Availability and Plant Antiherbivore Defense. *Science* 230:895-899.
- Cornelissen, J. H. C., S. Lavorel, E. Garnier, S. Diaz, N. Buchmann, D. E. Gurvich, P. Reich, H. ter Steege, H. D. Morgan, M. G. A. van der Heijden, J. G. Pausas and H. Poorter. 2003. A handbook of protocols for standardised and easy measurement of plant functional traits worldwide. *Australian Journal of Botany* 51:335-380.
- Costa, G., G. Pascal, M. Acutis and C. Zagni. 1990. Typologie de la végétation et utilisation d'un pâturage de montagne. *Fourrages* 124:399-406.
- Craine, J. M., D. Tilman, D. Wedin, P. Reich, M. Tjoelker and J. Knops. 2002. Functional traits, productivity and effects on nitrogen cycling of 33 grassland species. *Functional Ecology* 16:563-574.
- Cros, M.J., M. Duru, F. Garcia and R. Martin-Clouaire. 2003. A biophysical dairy farm model to evaluate rotational grazing management strategies. *Agronomie* 23:105-122.
- Cruz, P., M. Duru, O. Therond, J. P. Theau, C. Ducourtieux, C. Jouany, R. Al Haj Khaled and P. Ansquer. 2002. Une nouvelle approche pour caractériser les prairies naturelles et leur valeur d'usage. *Fourrages* 172:335-354.

- Cruz, P., C. Jouany, J. P. Theau, P. Petibon, E. Lecloux and M. Duru. 2006. L'utilisation de l'indice de nutrition azotée en prairies naturelles avec présence de légumineuses. *Fourrages* 187:369-376.
- Daccord, R. 1991. Valeur nutritive des foin de prairies riches en espèces. *Revue suisse d'Agriculture* 23:36-40.
- Daget, P. and J. Poissonet. 1971. Une méthode d'analyse phytologique des prairies. Critères d'application. *Annales agronomiques* 22:5-41.
- Deinum, B. 1984. Chemical composition and nutritive value of herbage in relation to climate. In: H. Riley and A.O. Skjelvag (eds.) *Proceedings of the X<sup>th</sup> EGF meeting*, Norway. p. 338-350.
- Deinum, B., A. J. H. van Es and P. J. van Soest. 1968. Climate, nitrogen and grass. II- The influence of light intensity, temperature and nitrogen on in vivo digestibility of grass and the prediction of these effects from some chemical procedures. *Netherlands Journal of Agricultural Science* 16:217-223.
- Delpech, R. 1993. Deux clés essentielles pour la gestion raisonnée des prairies permanentes : typologie des peuplements et bioindicateurs. *Fourrages* 133:3-21.
- Demarquilly, C. and R. Jarrige. 1971. The digestibility and intake of forages from artificial and natural grassland. In: *Proceedings of the IV<sup>th</sup> EGF meeting*, Lausanne, Switzerland. p. 34-41.
- Demarquilly, C. and R. Jarrige. 1981. Panorama des méthodes de prévision de la digestibilité et de la valeurs énergétique des fourrages. In: *Prévision de la valeur nutritive des aliments des ruminants. Tables de prévision de la valeur alimentaire des fourrages*. INRA, Versailles, France. p. 41-59.
- Diaz, S., A. Acosta and M. Cabido. 1992. Morphological analysis of herbaceous communities under different grazing regimes. *Journal of Vegetation Science* 3:689-696.
- Diaz, S. and M. Cabido. 1997. Plant functional types and ecosystem function in relation to global change. *Journal of Vegetation Science* 8:463-473.
- Diaz, S. and M. Cabido. 2001. Vive la différence: plant functional diversity matters to ecosystem processes. *Trends in Ecology and Evolution* 16:646-655.
- Diaz, S., M. Cabido and F. Casanoves. 1998. Plant functional traits and environmental filters at a regional scale. *Journal of Vegetation Science* 9:113-121.
- Diaz, S., M. Cabido, M. Zak, E. Martinez Carretero and J. Aranibar. 1999a. Plant functional traits, ecosystem structure and land-use history along a climatic gradient in central-western Argentina. *Journal of Vegetation Science* 10:651-660.
- Diaz, S., I. Noy-Meir and M. Cabido. 2001. Can grazing response of herbaceous plants be predicted from simple vegetative traits ? *Journal of Applied Ecology* 38:497-508.
- Diaz, S., N. Pérez-Harguindeguy, F. Vendramini, S. Basconcelo, G. Funes, D. E. Gurvich, M. Cabido, J. H. C. Cornelissen and V. Falczuk. 1999b. Plant traits as links between ecosystem structure and functioning. In: D. Eldridge and D. Freudenberger (eds.) *Proceedings of the VI<sup>th</sup> International Rangeland Congress*. Australian Rangeland Society, Queensland, Australia. p. 896-901.
- Dietz, H., T. Steinlein and I. Ullmann. 1998. The role of growth form and correlated traits in competitive ranking of six perennial ruderal plant species grown in unbalanced mixtures. *Acta Oecologica* 19:25-36.
- Dirven, J. G. P. and B. Deinum. 1977. The effect of temperature on the digestibility of grasses. An analysis. *Forage Research* 3:1-17.



- Dolédec, S., D. Chessel, C. J. F. Ter Braak and S. Champely. 1996. Matching species traits to environmental variables: a new three-table ordination method. *Environmental and Ecological Statistics* 3:143-166.
- Dorioz, J. M., P. Fleury and B. Jeannin. 1991. Typologie régionale des prairies permanentes fondée sur leur aptitude à remplir des fonctions. III- La physionomie des prairies permanentes : indicateur écologique et agronomique. *Fourrages* 128:407-420.
- Duarte, C. M., K. Sand-Jensen, S. L. Nielsen, S. Enriquez and S. Agusti. 1995. Comparative functional plant ecology : rationale and potentials. *Trends in Ecology and Evolution* 10:418-421.
- Dupré, C. and M. Diekmann. 2001. Differences in species richness and life-history traits between grazed and abandoned grasslands in southern Sweden. *Ecography* 24:275-286.
- Duru, M. 1987. Croissance hivernale et printannière de prairies permanentes pâturées en montagne. I. Ecophysiologie du dactyle. *Agronomie* 7:41-50.
- Duru, M. 1989. Dynamique de tallage et types de talles au printemps. Cas du dactyle de prairies permanentes. *Fourrages* 117:17-28.
- Duru, M. 1994. Mineral nutritional status and botanical composition of pastures. II. Effects on nitrogen concentrations and digestibility of herbage. *European Journal of Agronomy* 3:125-133.
- Duru, M. 1997a. Digestibilité des espèces et communautés prairiales en fonction de la masse surfacique des limbes. *Fourrages* 149:55-67.
- Duru, M. 1997b. Leaf and Stem In Vitro Digestibility for Grasses and Dicotyledones of Meadow Plant Communities in Spring. *Journal of the Science of Food and Agriculture* 74:175-185.
- Duru, M. 2003. Effect of nitrogen fertiliser rates and defoliation regime on the vertical structure and composition (crude protein content and digestibility) of a grass sward. *Journal of the Science of Food and Agriculture* 83:1469-1479.
- Duru, M., G. Balent and A. Langlet. 1994. Mineral nutritional status and botanical composition of pastures. I. Effects on herbage accumulation. *European Journal of Agronomy* 3:43-51.
- Duru, M. and I. Calvière. 1993. Pédoclimat, fertilisation et croissance des prairies permanentes au printemps. III. Vitesse d'accumulation de la matière sèche et prévision de récolte à l'épiaison. *Fourrages* 136:513-528.
- Duru, M. and I. Calvière. 1996. Effets des niveaux de nutrition en phosphore et en azote et de la composition botanique de communautés prairiales sur l'accumulation de biomasse au printemps. *Agronomie* 16:217-229.
- Duru, M., I. Calvière, G. Balent and A. Langlet. 1993. Pédoclimat, fertilisation et croissance de prairies permanentes au printemps. II. Précocité du départ en végétation. *Fourrages* 133:43-57.
- Duru, M., E. Chia, P. Geslin and A. Chertier. 2005. Production ou co-conception des outils? Le cas d'un outil de diagnostic pour la gestion du pâturage. *Actes du colloque Territoires et enjeux du développement régional*, Lyon, France. 17 p.  
[http://www.inra.fr/rhone-alpes/symposium/pdf/session5-4\\_1](http://www.inra.fr/rhone-alpes/symposium/pdf/session5-4_1)
- Duru, M., P. Cruz and D. Magda. 2004. Using plant traits to compare sward structure and composition of grass species across environmental gradients. *Applied Vegetation Science* 7:11-18.

- Duru, M., P. Cruz and D. Magda. 2006 (sous presse). Flexibilité de la conduite des couverts prairiaux pour constituer des ressources fourragères. *In*: B. Dedieu (ed.) *Flexibilité des systèmes d'élevage*. INRA Editions, Paris.
- Duru, M., V. Delprat, C. Fabre and E. Feuillerac. 2000. Effect of nitrogen fertiliser supply and winter cutting on morphological composition and herbage digestibility of a *Dactylis glomerata* L. sward in spring. *Journal of the Science of Food and Agriculture* 80:33-42.
- Duru, M., J. L. Fiorelli, D. Peyre, P. Roger and J. P. Theau. 2002. La hauteur d'herbe au pâturage: une mesure simple pour faciliter sa conduite, un indicateur pour caractériser des stratégies. *Fourrages* 170:189-201.
- Duru, M. and A. Gibon. 1998. Prévoir la valeur nutritive des foin et des regains dans les Pyrénées centrales. I- Principaux facteurs de variation de la composition chimique. *Fourrages* 114:143-165.
- Duru, M. and A. Pflimlin. 1996. Outils et méthodes de conception et d'évaluation de systèmes fourragers. *Actes du colloque "Aide à la décision et choix de stratégies dans les entreprises agricoles"*, Laon, France. p. 127-142.
- Duru, M. and L. Thélier-Huché. 1997. N and P-K status of herbage: use for diagnosis of grasslands. *Proceedings of the meeting "Diagnostic Procedures for crop N management"*, Poitiers, France, INRA éditions. p. 125-137.
- Eckstein, R. L. and P. S. Karlsson. 2001. Variation in nitrogen-use efficiency among and within subarctic graminoids and herbs. *New Phytologist* 150:641-651.
- Eckstein, R. L., P. S. Karlsson and M. Weih. 1999. Leaf life span and nutrient resorption as determinants of plant nutrient conservation in temperate-artic regions. *New Phytologist* 143:177-189.
- Elberse, W. T. and F. Berendse. 1993. A comparative study of the growth and morphology of eight grass species from habitats with different nutrient availabilities. *Functional Ecology* 7:223-229.
- Epstein, H. E., F. S. Chapin, III, M. D. Walker and A. M. Starfield. 2001. Analyzing the functional type concept in arctic plants using a dynamic vegetation model. *Oikos* 95:239-252.
- Escoffier, B. and J. Pagès. 2002. *Analyses factorielles simples et multiples. Objectifs, méthodes et interprétation*, 3ème édition, Paris. 284 p.
- Evans, J. R. 1989. Photosynthesis and nitrogen relationships in leaves of C<sub>3</sub> plants. *Oecologia* 78:9-19.
- Farruggia, A., F. Gastal and D. Scholefield. 2004. Assessment of the nitrogen status of grassland. *Grass and Forage Science* 59:113-120.
- Fernandez-Ales, R., J. M. Laffarga and F. Ortega. 1993. Strategies in Mediterranean grassland annuals in relation to stress and disturbance. *Journal of Vegetation Science* 4:313-321.
- Fernandez-Gimenez, M. E. and B. Allen-Diaz. 1999. Testing a non-equilibrium model of rangeland vegetation dynamics in Mongolia. *Journal of Applied Ecology* 36:871-885.
- Field, C. and H. A. Mooney. 1986. The photosynthesis-nitrogen relationship in wild plants. *In*: T. J. Givinish (ed.) *The economy of plant form and function*. Cambridge University Press, Cambridge, UK. p. 25-55.
- Fitter, A. H., R. S. R. Fitter, I. T. B. Harris and M. H. Williamson. 1995. Relationships between first flowering date and temperature in the flora of a locality in central England. *Functional Ecology* 9:55-60.

- Fleury, P., B. Dubeuf and B. Jeannin. 1995. Un concept pour le conseil en exploitation laitière: le fonctionnement fourrager. *Fourrages* 141:3-18.
- Fleury, P., A. Hauwuy, F. Delattre, V. Peyrache-Gadeau, S. Petit, D. Roybin, L. Perron and J. M. Dorioz. 2005. Evolution de l'agriculture des Alpes du Nord: fromages AOC, urbanisation et recherches. *Actes du colloque "Territoires et enjeux du développement régional"*, Lyon, France. 16 p.  
[http://www.inra.fr/rhone-alpes/symposium/pdf/session2-1\\_1.pdf](http://www.inra.fr/rhone-alpes/symposium/pdf/session2-1_1.pdf)
- Floret, C., M. J. Galan, E. Le Floc'h, G. Orshan and F. Romane. 1990. Growth forms and phenomorphology traits along an environmental gradient: tools for studying vegetation? *Journal of Vegetation Science* 1:71-80.
- Fraser, L. H. and J.-P. Grime. 1999. Interacting effects of herbivory and fertility on a synthesized plant community. *Journal of Ecology* 87:514-525.
- Friedel, M. H., G. N. Bastin and G. F. Griffin. 1988. Range Assessment and Monitoring in Arid Lands : the Derivation of Functional Groups to Simplify Vegetation Data. *Journal of Environmental Management* 27:85-97.
- Fuhlendorf, S. M., D. D. Briske and F. E. Smeins. 2001. Herbaceous vegetation change in variable rangeland environments: The relative contribution of grazing and climatic variability. *Applied Vegetation Science* 4:177-188.
- Garnier, E. and J. Aronson. 1998. Nitrogen-use efficiency from leaf to stand level : clarifying the concept. In: H. Lambers, H. Poorter and M. M. I. van Vuuren (eds.) *Inherent variation in plant growth. Physiological mechanisms and ecological consequences*, Backhuys publishers, Leiden, The Netherlands. p. 515-538.
- Garnier, E., J. Cortez, G. Billès, M. L. Navas, C. Roumet, M. Debussche, G. Laurent, A. Blanchard, D. Aubry, A. Bellmann, C. Neill and J. P. Toussaint. 2004. Plant functional markers capture ecosystem properties during secondary succession. *Ecology* 85:2630-2637.
- Garnier, E. and G. Laurent. 1994. Leaf anatomy, specific mass and water content in congeneric annual and perennial grass species. *New Phytologist* 128:725-736.
- Garnier, E., G. Laurent, A. Bellmann, S. Debain, P. Berthelie, B. Ducout, C. Roumet and M. L. Navas. 2001a. Consistency of species ranking based on functional leaf traits. *New Phytologist* 152:69-83.
- Garnier, E., J.-L. Salager, G. Laurent and L. Sonié. 1999. Relationships between photosynthesis, nitrogen and leaf structure in 14 grass species and their dependence on the basis of expression. *New Phytologist* 143:119-129.
- Garnier, E., B. Shipley, C. Roumet and G. Laurent. 2001b. A standardized protocol for the determination of specific leaf area and leaf dry matter content. *Functional Ecology* 15:688-695.
- Gastal, F. and G. Bélanger. 1993. The effects of nitrogen fertilization and the growing season on photosynthesis of field-grown tall fescue (*Festuca arundinacea* Schreb.) canopies. *Annals of Botany* 72:401-408.
- Gaucherand, S. 2005. *Effets des pratiques pastorales sur la biodiversité et sa dynamique dans les pelouses des alpages des Alpes du Nord. Apport des traits fonctionnels des plantes*. Thèse ENSAM. 108 p. + annexes.
- Gillet, M. 1980. *Les graminées fourragères. Description, fonctionnement, applications à la culture de l'herbe*, Gauthier-Villars éditions, Paris, France. 306 p.
- Gillet, M., G. Lemaire and G. Gosse. 1984. Essai d'élaboration d'un schéma global de la croissance des graminées fourragères. *Agronomie* 4:75-82.

- Gitay, H. and I. R. Noble. 1997. What are functional types and how should we seek them ? In: T. M. Smith, H. H. Shugart and F. I. Woodward (eds.) *Plant functional types : their relevance to ecosystem properties and global change*. Cambridge University Press, Cambridge, UK. p. 3-19.
- Goldberg, D. and K. Landa. 1991. Competitive effect and response: hierarchies and correlated traits in the early stages of competition. *Journal of Ecology* 79:1013-1030.
- Goldberg, D. and P. A. Werner. 1983. Equivalence of competitors in plant communities: a null hypothesis and a field experimental approach. *American Journal of Botany* 70:1098-1104.
- Goldberg, D. E. 1990. Components of resource competition in plant communities. In: *Perspectives on plant competition*. Academic Press. p. 27-49.
- Gosse, G., C. Varlet-Grancher, R. Bonhomme, M. Chartier, J. M. Allirand and G. Lemaire. 1986. Production maximale de matière sèche et rayonnement solaire intercepté par un couvert végétal. *Agronomie* 6:47-56.
- Gould, S. J. and R. C. Lewontin. 1979. The Sprendels of San Marco and the Panglossian Paradigm: A critique of the Adaptationist Programme. *Proceedings of the Royal Society of London* 1161:581-598.
- Gould, S. J. and E. Vbra. 1982. Exaptation-a missing term in the science of form. *Paleobiology* 8:4-15.
- Grant, S. A., L. Torvell, T. G. Common, E. M. Sim and J. L. Small. 1996. Controlled grazing studies on *Molinia* grassland: effects of different seasonal patterns and levels of defoliation on *Molinia* growth and responses of swards to controlled grazing by cattle. *Journal of Applied Ecology* 33:1267-1280.
- Grime, J.-P. 1974. Vegetation classification by reference to strategies. *Nature* 250:26-31.
- Grime, J.-P. 1977. Evidence for the existence of three primary strategies in plants and its relevance to ecological and evolutionary theory. *The American Naturalist* 111: 1169-1194.
- Grime, J.-P. 1979. *Plant Strategies and Vegetation Processes*. John Wiley and Sons, New York, USA. 222 p.
- Grime, J.-P. 1998. Benefits of plant diversity to ecosystems: immediate, filter and founder effects. *Journal of Ecology* 86:902-910.
- Grime, J.-P., J. G. Hodgson and R. Hunt. 1988. *Comparative plant ecology*. Unwin Hyman Ltd, London, UK. 742 p.
- Grime, J.-P. and R. Hunt. 1975. Relative growth-rate: its range and adaptive significance in a local flora. *Journal of Ecology* 63:393-422.
- Grime, J.-P., K. Thompson and R. Hunt. 1997. Integrated screening validates primary axes of specialisation in plants. *Oikos* 79: 259-281.
- Grimm, V. and C. Wissel. 1997. Babel, or the ecological stability discussions: an inventory and analysis of terminology and a guide for avoiding confusion. *Oecologia* 109:323-334.
- Grubb, P. J. 1992. A positive distrust in simplicity - lessons from plant defences and from competition among plants and among animals. *Journal of Ecology* 80: 585-610.
- Hacker, J. B. and D. J. Minson. 1981. The digestibility of plant parts. *Herbage abstracts* 51:459-482.
- Hadar, L., I. Noy-Meir and A. Perevolotsky. 1999. The effect of shrub clearing and grazing on the composition of a Mediterranean plant community : functional groups versus species. *Journal of Vegetation Science* 10:673-682.

- Hatchuell, A. 2000. Recherche, intervention et production de connaissances. Recherche pour et sur le développement territorial. *In: Orientation et organisation. Conférences et ateliers*. INRA éditions, Paris, France. p. 27-40.
- Hauwuy, A., X. Folliet, P. Moyroud and P. Fleury. 1991. Typologie régionale des prairies permanentes fondée sur leur aptitude à remplir des fonctions. II- Utilisation de la typologie des prairies de fauche des Alpes du Nord. *Fourrages* 128:397-406.
- Hector, A., B. Schmid, C. Beierkuhnlein, M. C. Caldeira, M. Diemer, P. G. Dimitrakopoulos, J. A. Finn, H. Freitas, P. S. Giller, J. Good, P. M. Harris, P. Hödberg, K. Huss-Danell, J. Joshi, A. Jumpponen, C. Körner, P. W. Leadley, M. Loreau, A. Minns, C. P. H. Mulder, G. O'Donovan, S. J. Otway, J. S. Pereira, A. Prinz, A. F. Read, M. Scherer-Lorenzen, E.-D. Schulze, A.-S. D. Siamantziouras, E. Spehn, A. C. Terry, A. Y. Troumbis, F. I. Woodward, S. Yachi and J. H. Lawton. 1999. Plant Diversity and Productivity Experiments in European Grasslands. *Science* 286:1123-1127.
- Hérin, P. 2004. La complexité du métier de conseiller agricole. Le cas du Lot. *In: C. Albaladejo, C. Auricoste, L. Barthe-Baldellon, N. Couix, F. Dascon, I. Duvernoy, N. Girard, J. Labatut and S. Lagarde (eds.) Les Cahiers de Médiations*. INRA/SAD, UMR Dynamiques Rurales UTM-ENSAT-ENFA et ENFA, Toulouse, France. p. 33-38.
- Hodgson, J. G., P. J. Wilson, R. Hunt, J.-P. Grime and K. Thompson. 1999. Allocating C-S-R plant functional types : a soft approach to a hard problem. *Oikos*:282-294.
- Hubert, F. and P. Pierre. 2003. *Guide pour un diagnostic prairial -une méthode pour faire le diagnostic des prairies, une flore pour identifier les espèces*. Chambre d'Agriculture de Maine-et-Loire.
- Hunt, R. and J. H. C. Cornelissen. 1997. Components of relative growth rate and their interrelations in 59 temperate plant species. *New Phytologist* 135:395-417.
- Huston, M. A., L. W. Aarssen, M. P. Austin, B. S. Cade, J. D. Fridley, E. Garnier, J.-P. Grime, J. Hodgson, W. K. Lauenroth, K. Thompson, J. H. Vandermeer and D. A. Wardle. 2000. No Consistent Effect of Plant Diversity on Productivity. *Science* 289.
- Huyghe, C., R. Bournoville, Y. Couteaudier, M. Duru, V. Gensollen, M. Lherm and J. L. Peyraud. 2005. *In: Prairies et cultures fourragères en France. Entre logiques de production et enjeux territoriaux*. INRA éditions, Paris, France.
- Jakobson, A. and O. Eriksson. 2000. A comparative study of seed number, seed size, seedling size and recruitment in grassland plants. *Oikos* 88:494-502.
- Janssens, F., A. Peeters, J. R. B. Tallowin, J. P. Bakker, R. M. Bekker, F. Fillat and M. J. M. Oomes. 1998. Relationship between soil chemical factors and grassland diversity. *Plant and Soil* 202:69-78.
- Jarrige, R., E. Grenet, C. Demarquilly and J. M. Besle. 1995. Les constituants de l'appareil végétatif des plantes fourragères. *In: Y. R. R. Jarrige, C. Demarquilly, M-H. Farce et M. Journet (eds.) Nutrition des ruminants domestiques- Ingestion et digestion*. INRA, Paris, France. p. 25-81.
- Jeannin, B., P. Fleury and J. M. Dorioz. 1991. Typologie régionale des prairies permanentes fondée sur leur aptitude à remplir des fonctions. I- Typologie des prairies d'altitude des Alpes du Nord : méthode et réalisation. *Fourrages* 128:379-396.
- Jones, A. T. and M. J. Hayes. 1999. Increasing floristic diversity in grassland: the effects of management regime and provenance on species introduction. *Biological Conservation* 87:381-390.

- Jurado, E. and M. Westoby. 1993. Seedling growth in relation to seed size among species of arid australia. *Journal of Ecology* 80:407-416.
- Keddy, P., L. Twolan-Strutt and B. Shipley. 1997. Experimental evidence that interspecific competitive asymmetry increases with soil productivity. *Oikos* 80:253-256.
- Keddy, P. A. 1992. Assembly and response rules: two goals for predictive community ecology. *Journal of Vegetation Science* 3:157-164.
- Keddy, P. A. and B. Shipley. 1989. Competitive hierarchies in herbaceous plant communities. *Oikos* 54:234-241.
- Koerselman, W. and A. F. M. Meuleman. 1996. The vegetation N:P ratio: a new tool to detect the nature of nutrient limitation. *Journal of Applied Ecology* 33:1441-1450.
- Küng-Benoit, A. 1991. Croissance printanière de la prairie permanente en Lorraine : lois de croissance potentielle. *Fourrages* 127:273-286.
- Lambers, H. and H. Poorter. 1992. Inherent Variation in Growth Rate Between Higher Plants: A Search for Physiological Causes and Ecological Consequences. *Advances in Ecological Research* 23:187-126.
- Landsberg, J., S. Lavorel and J. Stol. 1999. Grazing response groups among understorey plants in arid rangelands. *Journal of Vegetation Science* 10:683-696.
- Langer, R. H. M. 1959. Growth and nutrition of timothy (*Phleum pratense* L.). V. Growth and flowering at different levels of nitrogen. *Annals of Applied Biology* 47:740-751.
- Lavorel, S., S. Diaz, J. H. C. Cornelissen, E. Garnier, S. P. Harrison, S. McIntyre, J. G. Pausas, N. Pérez-Harguindeguy, C. Roumet and C. Urcelay. 2005. Plant functional types: are we getting any closer of the Holy Grail? In: J. Canadell, L.F. Pitelka and Pataki D. (eds.) *Terrestrial Ecosystems in a Changing World*. Springer-Verlag. p. 2-20.
- Lavorel, S. and E. Garnier. 2002. Predicting changes in community composition and ecosystem functioning from plant traits: revisiting the Holy Grail. *Functional Ecology* 16:545-556.
- Lavorel, S. and S. McIntyre. 1999. Plant functional types : is the real world too complex ? In: D. Eldridge and D. Freudenberger (eds.) *Proceedings of the VI<sup>th</sup> International Rangeland Congress*. Australian Rangeland Society, Queensland, Australia. p. 905-911.
- Lavorel, S., S. McIntyre and K. Grigulis. 1999. Plant response to disturbance in a Mediterranean grassland : How many functional groups ? *Journal of Vegetation Science* 10:661-672.
- Lavorel, S., S. McIntyre, J. Landsberg and T. D. A. Forbes. 1997. Plant functional classifications : from general groups to specific groups based on response to disturbance. *Trends in Ecology and Evolution* 12:474-478.
- Lavorel, S., F. Quétier, S. Gaucherand and P. Choler. 2004. Apports des traits fonctionnels végétaux pour l'évaluation écologique des trajectoires de gestion en milieux prairiaux. *Fourrages* 178:179-191.
- Lavorel, S., B. Touzard, J.-D. Lebreton and B. Clément. 1998. Identifying functional groups for response to disturbance in an abandoned pasture. *Acta Oecologica* 19:227-240.
- Leishman, M. R. and M. Westoby. 1992. Classifying plants into groups on the basis of associations of individual traits- evidence from Australian semi-arid woodlands. *Journal of Ecology* 80:417-424.
- Leishman, M. R. and M. Westoby. 1998. Seed size and shape are not related to persistence in soil in Australia in the same way as in Britain. *Functional Ecology* 12:480-485.

- Lemaire, G. 1991. Productivité des peuplements prairiaux : caractérisation et diagnostic. *Fourrages* 127:259-272.
- Lemaire, G., P. Cruz, G. Gosse and M. Chartier. 1985. Etude des relations entre la dynamique de prélèvement de l'azote et la dynamique de croissance en matière sèche d'un peuplement de luzerne (*Medicago sativa* L.). *Agronomie* 5:685-692.
- Lemaire, G., P. Cruz and J. Wery. 1999. Ecophysiologie des plantes fourragères tropicales. In: G. Roberge et B. Toutain (eds.) *Cultures Fourragères Tropicales*. CIRAD, Montpellier, France. p. 19-51.
- Lemaire, G. and F. Gastal. 1997. N uptake and distribution in plant canopies. In: G. Lemaire (ed.) *Diagnosis of the nitrogen status in crops*. Springer-Verlag, Berlin Heidelberg, Germany. p. 3-43.
- Lemaire, G., F. Gastal and J.-L. Durand. 1986. Potentiel de production et influence des facteurs limitants eau et azote. Cas des peuplements herbacés pérennes. *Biomasse Actualités* 9:19-25.
- Lemaire, G. and J. M. Meynard. 1997. Use of Nitrogen Index for the Analysis of Agronomical Data. In: G. Lemaire (ed.) *Diagnosis of the Nitrogen Status in Crops*. Springer-Verlag, Berlin, Germany. p. 45-55.
- Lemaire G. and J. Salette. 1984. Relation entre dynamique de croissance et dynamique de prélèvement d'azote pour un peuplement de graminées fourragères. I. Etude de l'effet du milieu. *Agronomie* 4: 423-430.
- Lomi, P. 2004. De conseiller technique à accompagnateur de démarches de développement dans les cantons périurbains toulousains. In: C. Albaladejo, C. Auricoste, L. Barthe-Baldellon, N. Couix, F. Dascon, I. Duvernoy, N. Girard, J. Labatut and S. Lagarde (eds.) *Les Cahiers de Médiations*. INRA/SAD, UMR Dynamiques Rurales UTM-ENSAT-ENFA et ENFA, Toulouse, France. p. 45-52.
- Louault, F., V. D. Pillar, J. Aufrere, E. Garnier and J.-F. Soussana. 2005. Plant traits and functional types in response to reduced disturbance in a semi-natural grassland. *Journal of Vegetation Science* 16:151-160.
- Louault, F., J.-F. Soussana and M. Perrodin. 2002. Long-term effects of a reduced herbage use in a semi-natural grassland. I. Plant functional traits and plant response. In: *Proceedings of the XIX<sup>th</sup> EGF meeting*, Clermont-Ferrand, France.
- McIntyre, S. 1999. Plant functional types: recent history and current developments. In: D. Eldridge and D. Freudenberger (eds.) *Proceedings of the VI<sup>th</sup> International Rangeland Congress*. Australian Rangeland Society, Queensland, Australia. p. 891-893.
- McIntyre, S. and S. Lavorel. 2001. Livestock grazing in subtropical pastures : steps in the analysis of attribute response and plant functional types. *Journal of Ecology* 89:209-226.
- McIntyre, S., S. Lavorel, J. Landsberg and T. D. A. Forbes. 1999. Disturbance response in vegetation- towards a global perspective on functional traits. *Journal of Vegetation Science* 10:621-630.
- McIntyre, S., S. Lavorel and R. M. Tremont. 1995. Plant life-history attributes: their relationship to disturbance response in herbaceous vegetation. *Journal of Ecology* 83:31-44.
- McNaughton, S. J. 1983. Compensatory plant growth as a response to herbivory. *Oikos* 40:329-336.
- Magda, D., J. P. Theau, M. Duru and F. Coleno. 2003. Hay-meadows production and weed dynamics as influenced by management. *Journal of Range Management* 56:127-132.

- Marriott, C. A., G. R. Bolton and J. M. Fisher. 2003. Changes in species composition of abandoned sown swards after imposing seasonal cutting treatments. *Grass and Forage Science* 58:37-49.
- Marriott, C. A., M. Fothergill, B. Jeangros, M. Scotton and F. Louault. 2004. Long-term impacts of extensification of grassland management on biodiversity and productivity in upland areas. A review. *Agronomie* 24:447-462.
- Marten, G. C. 1985. Factors influencing feeding value and effective utilization of forages for animal production. In: *Proceedings of the XV<sup>th</sup> IGC meeting*, Kyoto, Japan. p. 89-97.
- Mason, N. W. H., K. MacGillivray, J. B. Steel and J. B. Wilson. 2003. An index of functional diversity. *Journal of Vegetation Science* 14:571-578.
- Mason, N. W. H., D. Mouillot, W. G. Lee and J. B. Wilson. 2005. Functional richness, functional evenness and functional divergence: the primary components of functional diversity. *Oikos* 111:112-118.
- Mayfield, M. M., D. D. Ackerly and G. C. Daily. 2006. The diversity and conservation of plant reproductive and dispersal functional traits in human-dominated tropical landscapes. *Journal of Ecology* 94:522-536.
- Meynard, J.M., C. Aubry, E. Justes and M. Le Bail. 1997. Nitrogen diagnosis and decision support. In: G. Lemaire (ed.) *Diagnosis of the nitrogen status in crops*. Springer-Verlag, Berlin Heidelberg, Germany. p. 147-161.
- Milchunas, D. G. and W. K. Lauenroth. 1993. Quantitative effects of grazing on vegetation and soils over a global range of environments. *Ecological Monographs* 63:327-366.
- Minson, D. J., W. F. Raymond and C. E. Harris. 1960. Studies in the digestibility of herbage. VIII-The digestibility of S37 cocksfoot, S23 ryegrass and S24 ryegrass. *Journal of British Grassland Society* 15:174-180.
- Mondy, B. 2004. Evolution des fonctions de conseiller agricole. Vers l'animation et le développement local. In: C. Albaladejo, C. Auricoste, L. Barthe-Baldellon, N. Couix, F. Dascon, I. Duvernoy, N. Girard, J. Labatut and S. Lagarde (eds.) *Les Cahiers de Médiations*. INRA/SAD, UMR Dynamiques Rurales UTM-ENSAT-ENFA et ENFA, Toulouse, France. p. 101-107.
- Mouillot, D., N. W. H. Mason, O. Dumay and J. B. Wilson. 2005. Functional regularity: a neglected aspect of functional diversity. *Oecologia* 142:353-359.
- Murphy, J. and J. B. Riley. 1962. A modified single solution method for the determination of phosphate in natural waters. *Analytica Chimica Acta* 27:31-36.
- Noble, I. R. and R. O. Slatyer. 1980. The use of vital attributes to predict successional changes in plant communities subject to recurrent disturbances. *Vegetatio* 43:5-21.
- Noss, R. F. 1990. Indicators for monitoring biodiversity: a hierarchical approach. *Conservation Biology* 4:355-364.
- Noy-Meir, I., M. Gutman and Y. Kaplan. 1989. Responses of Mediterranean grassland plants to grazing and protection. *Journal of Ecology* 77:290-310.
- Olsen, S. R., C. V. Cole, F. S. Watanabe and L. A. Dean. 1954. *Estimation of available phosphorus in soils by extraction with sodium bicarbonate*. U.S. Gov. Print. Office, Washington, D.C.
- Pakeman, R. J. 2004. Consistency of plant species and trait responses to grazing along a productivity gradient: a multi-site analysis. *Journal of Ecology* 92:893-905.



- Parfitt, R. L., G. W. Yeates, D. J. Ross, A. D. Mackay and P. J. Budding. 2005. Relationships between soil biota, nitrogen and phosphorus availability and pasture growth under organic and conventional management. *Applied Soil Ecology* 28:1-13.
- Parsons, A. J. and M. J. Robson. 1980. Seasonal changes in the physiology of S24 perennial ryegrass (*Lolium perenne* L.). 1. Response of leaf extension to temperature during the transition from vegetative to reproductive growth. *Annals of Botany* 46:435-444.
- Peco, B., I. d. Pablos, J. Traba and C. Levassor. 2005. The effect of grazing abandonment on species composition and functional traits: the case of dehesa grasslands. *Basic and Applied Ecology* 6:175-183.
- Petchey, O. L. and K. J. Gaston. 2002. Functional diversity (FD), species richness and community composition. *Ecology Letters* 5:402-411.
- Petchey, O. L., A. Hector and K. J. Gaston. 2004. How do different measures of functional diversity perform? *Ecology* 85:847-857.
- Petit, S., J. Y. Vansteelant, V. Plaige and P. Fleury. 2004. Les typologies de prairies: d'un outil agronomique à un objet de médiation entre agriculture et environnement. *Fourrages* 179: 369-382.
- Pickett, S. T. A. and P. S. White. 1985. *The ecology of natural disturbances and patch dynamics*. Academic Press, Orlando, USA.
- Pillar, V. D. 1999. On the identification of optimal plant functional types. *Journal of Vegetation Science* 10:631-640.
- Plantureux, S., R. Bonischot and A. Guckert. 1992. Utilisation d'une typologie des prairies permanentes du Plateau lorrain pour le diagnostic agronomique. *Fourrages* 132:381-394.
- Poorter, H. 1989. Interspecific variation in relative growth rate: on ecological causes and physiological consequences. In: H. Lambers *et al.* (eds.) *Causes and consequences of variation in growth rate and productivity of higher plants*. SPB Academic Publishing, The Hague, The Netherlands. p. 45-68.
- Poorter, H. 1994. Construction costs and payback time of biomass: a whole plant perspective. In: J. Roy and E. Garnier (eds.) *A Whole Plant Perspective of Carbon-Nitrogen Interactions*. SPB Academic Publishing, The Hague, The Netherlands. p. 111-127.
- Poorter, H. and M. Bergkotte. 1992. Chemical composition of 24 wild species differing in relative growth rate. *Plant, Cell and Environment* 15:221-229.
- Poorter, H. and E. Garnier. 1999. Ecological Significance of Inherent Variation in Relative Growth Rate and its Components. In: F. I. Pugnaire and F. Valladares (eds.) *Handbook of Functional Plant Ecology*. M. Dekker Inc., New York, USA. p. 81-120.
- Poorter, H. and C. Remkes. 1990. Leaf area ratio and net assimilation rate of 24 wild species differing in relative growth rate. *Oecologia* 83:553-559.
- Poorter, H., C. Remkes and H. Lambers. 1990. Carbon and Nitrogen Economy of 24 Wild Species Differing in Relative Growth Rate. *Plant Physiology* 94:621-627.
- Reich, P. 1993. Reconciling apparent discrepancies among studies relating life span, structure and function of leaves in contrasting plant life forms and climates: "the blind men and the elephant retold". *Functional Ecology* 7:721-725.
- Reich, P., M. B. Walters and D. S. Ellsworth. 1997. From tropics to tundra: global convergence in plant functioning. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the USA* 94:13730-13734.

- Reich, P. B., D. S. Ellsworth, M. B. Walters, J. M. Vose, C. Gresham, J. C. Volin and W. B. Bowman. 1999. Generality of leaf trait relationships : a test across six biomes. *Ecology* 80:1955-1969.
- Reich, P. B. and M. B. Walters. 1994. Photosynthesis-nitrogen relations in Amazonian tree species. II. Variation in nitrogen vis-a-vis specific leaf area influences mass- and area-based expressions. *Oecologia* 97:73-81.
- Reich, P. B., M. B. Walters and D. S. Ellsworth. 1992. Leaf life-span in relation to leaf, plant and stand characteristics among diverse ecosystems. *Ecological Monographs* 62:365-392.
- Roche, P., N. Diaz-Burlinson and S. Gachet. 2004. Congruency analysis of species ranking based on leaf traits: which traits are the most reliable? *Plant Ecology* 174:37-48.
- Rosenthal, J. P. and P. M. Kotanen. 1994. Terrestrial plant tolerance to herbivory. *Trends in Ecology and Evolution* 9:145-148.
- Ryser, P. 1996. The importance of tissue density for growth and life span of leaves and roots : a comparison of five ecologically contrasting grasses. *Functional Ecology* 10:717-723.
- Ryser, P. and H. Lambers. 1995. Root and leaf attributes accounting for the performance of fast- and slow-growing grasses at different nutrient supply. *Plant and Soil* 170:251-265.
- Ryser, P. and P. Urbas. 2000. Ecological significance of leaf life span among Central European grass species. *Oikos* 91:41-50.
- Scehovic, J. 1981. Influence du biotope sur la qualité des graminées.
- Schippers, P. and H. Olf. 2000. Biomass partitioning, architecture and turnover of six herbaceous species from habitats with different nutrient supply. *Plant Ecology* 149:219-231.
- Schippers, P., I. Snoeiijing and M. J. Kropff. 1999. Competition under high and low nutrient level among three grassland species occupying different positions in a successional sequence. *New Phytologist* 143:547-559.
- Schwab, A., D. Dubois, P. M. Fried and P. J. Edwards. 2002. Estimating the biodiversity of hay meadows in north-eastern Switzerland on the basis of vegetation structure. *Agriculture, Ecosystems and Environment* 93:197-209.
- Shannon, C.E. and W. Weaver. 1949. *The mathematical theory of communication*. University of Illinois Press, p. 29-125.
- Shipley, B. 1995. Structured interspecific determinants of specific leaf area in 34 species of herbaceous angiosperms. *Functional Ecology* 9:312-319.
- Shipley, B., P. Keddy, P. A. Moore and K. Lemky. 1989. Regeneration and establishment strategies of emergent macrophytes. *Journal of Ecology* 77:1093-1110.
- Simon, J.-C. and G. Lemaire. 1987. Tillering and leaf area index in grasses in the vegetative phase. *Grass and Forage Science* 42:373-380.
- Smith, B. and J. B. Wilson. 1996. A consumer's guide to evenness indices. *Oikos* 76:70-82.
- Smith, R. S., H. Buckingham, M. J. Bullard, R. S. Shiel and A. Younger. 1996a. The conservation management of mesotrophic (meadow) grassland in northern England. 1. Effects of grazing, cutting date and fertilizer on the vegetation of a traditionally managed sward. *Grass and Forage Science* 51:278-291.
- Smith, R. S., P. Corkhill, R. S. Shiel and D. Millward. 1996b. The conservation management of mesotrophic (meadow) grassland in northern England. 2. Effects of grazing, cutting date, fertilizer and seed application on the vegetation of an agriculturally improved sward. *Grass and Forage Science* 51:292-305.

- Smith, R. S., R. S. Shiel, D. Millward and P. Corkhill. 2000. The interactive effects of management on the productivity and plant community structure of an upland meadow: an 8-year field trial. *Journal of Applied Ecology* 37:1029-1043.
- Sollenberger, L. E. and D. J. R. Cherney. 1995. Evaluating forage production and quality. In: R. F. Barnes, Miller, D.A. and C.J. Nelson (eds.) *Forages: the science of grassland agriculture*. Iowa State Univ. Press, Ames, USA. p. 97-110.
- Sternberg, M., M. Gutman, A. Perevolotsky, E. D. Ungar and J. Kigel. 2000. Vegetation response to grazing management in a Mediterranean herbaceous community : a functional group approach. *Journal of Applied Ecology* 37 : 224-237.
- Terry, R. A. and J. M. A. Tilley. 1964. The digestibility of the leaves and stems of perennial ryegrass, cocksfoot, timothy, tall fescue, lucerne and sainfoin, as measured by an *in vitro* procedure. *Journal of British Grassland Society* 19 : 363-372.
- Thompson, K., S. R. Band and J. Hodgson. 1993. Seed size and shape predict persistence in soil. *Functional Ecology* 7: 236-241.
- Thornton, B., P. Millard and E. I. Duff. 1994. Effects of nitrogen supply on the source of nitrogen used for regrowth of laminae after defoliation of four grass species. *New Phytologist* 128:615-620.
- Thioulouse, J, D. Chessel, S. Dolédec and J.M. Olivier. 1997. ADE-4: a multivariate analysis and graphical display software. *Statistics and Computing* 7: 75-83.
- Tilman, D. 1985. The resource-ratio hypothesis of plant succession. *The American Naturalist* 125:827-852.
- Tilman, D. 1986a. Evolution and differentiation in terrestrial plant communities: the importance if the soil resource: light gradient. In: J. Diamond and T.J. Case (eds.) *Community ecology*. Harper and Row, New York, USA. p. 359-380.
- Tilman, D. 1986b. Resources, competition and the dynamics of plant communities. In: M. J. Crawley (ed.) *Plant Ecology*. Blackwell science, Oxford, UK. p. 51-75.
- Tilman, D. 1987a. The importance of the mechanisms of interspecific competition. *The American Naturalist* 129 : 769-774.
- Tilman, D. 1987b. Secondary succession and the pattern of plant dominance along experimental nitrogen gradients. *Ecological Monographs* 57:189-214.
- Tilman, D. 1988. On the meaning of competition and the mechanisms of competitive superiority. *Functional Ecology* 1:304-315.
- Tilman, D. 1990. Mechanisms of plant competition for nutrients: the elements of a predictive theory of competition. In: J. B. Grace and D. Tilman (eds.) *Perspectives on plant competition*. Academic Press, New York, USA. p. 117-141.
- Tilman, D. 2001. Functional diversity. In: S. A. Levin, G. C. Daily, R. K. Colwell, J. Lubchenco, H. A. Mooney, E. D. Schulze and D. Tilman (eds.) *Encyclopedia of biodiversity*. Academic Press, San Diego, USA. p. 109-121.
- Tilman, D., J. Knops, D. Wedin, P. Reich, M. Ritchie and E. Siemann. 1997. The Influence of Functional Diversity and Composition on Ecosystem Processes. *Science* 277:1300-1302.
- Tilman, D. and D. Wedin. 1991. Plant traits and resource reduction for five grasses growing on a nitrogen gradient. *Ecology* 72:685-700.
- Touzard, B., B. Clément and S. Lavorel. 2002. Successional patterns in a eutrophic alluvial wetland of western France. *Wetlands* 22:111-125.

- Tremont, R. M. 1994. Life-History Attributes of Plants in Grazed and Ungrazed Grasslands on the Northern Tablelands of New South Wales. *Australian Journal of Botany* 42:511-530.
- van Arendonk, J. J. C. M. and H. Poorter. 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 der Werf, A., A. J. Visser, F. Schieving and H. Lambers. 1993. Evidence for optimal partitioning of biomass and nitrogen at a range of nitrogen availabilities for a fast- and slow-growing species. *Functional Ecology* 7:63-74.
- Vandvik, V. and H. J. B. Birks. 2002. Pattern and process in Norwegian upland grasslands: a functional analysis. *Journal of Vegetation Science* 13:123-134.
- Vazquez de Aldana, B. R. and F. Berendse. 1997. Nitrogen-use efficiency in six perennial grasses from contrasting habitats. *Functional Ecology* 11:619-626.
- Vendramini, F., S. Diaz, D. E. Gurvich, P. J. Wilson, K. Thompson and J. Hodgson. 2002. Leaf traits as indicators of resource-use strategy in floras with succulent species. *New Phytologist* 154:147-157.
- Vivier, M. 1990. Les prairies et les pratiques d'exploitation. Eléments et réflexions pour un diagnostic. *Fourrages* 124:337-355.
- Volenc, J. J., A. Ourry and B. C. Joern. 1996. A role for nitrogen reserves in forage regrowth and stress tolerance. *Physiologia Plantarum* 97:185-193.
- Waide, R. B., M. R. Willig, C. F. Steiner, G. Mittelbach, L. Gough, S. I. Dodson, G. P. Juday and R. Parmenter. 1999. The relationship between productivity and species richness. *Annual Review of Ecology and Systematics* 30:257-300.
- Walker, B. H., A. Kinzig and J. Landridge. 1999. Plant Attribute Diversity, Resilience and Ecosystem Function: The Nature and Significance of Dominant and Minor Species. *Ecosystems* 2:95-113.
- Warndorff, M., A. Dovrat and T. Kipnis. 1987. The effect of tiller length and age on herbage quality of hybrid pennisetum canopies. *Netherlands Journal of Agricultural Science* 35:21-28.
- Weiher, E., A. van der Werf, K. Thompson, M. Roderick, E. Garnier and O. Eriksson. 1999. Challenging Theophrastus : A common core list. *Journal of Vegetation Science* 10:609-620.
- Welden, C. W. and W. L. Slauson. 1986. The intensity of competition versus its importance: an overlooked distinction and some implications. *Quarterly Review of Biology* 61:23-44.
- Westoby, M. 1998. A leaf-height-seed (LHS) plant ecology strategy scheme. *Plant and Soil* 199:213-227.
- Westoby, M. 1999. The LHS strategy in relation to grazing and fire. In: D. Eldridge and D. Freudenberger (eds.) *Proceedings of the VI<sup>th</sup> International Rangeland Congress*. Australian Rangeland Society, Queensland, Australia. p. 893-896.
- Westoby, M., D. S. Falster, A. T. Moles, P. A. Vesk and I. J. Wright. 2002. Plant Ecological Strategies: Some Leading Dimensions of Variation Between Species. *Annual Review of Ecology and Systematics* 33:125-159.
- Whittaker, R. H. 1972. Evolution and measurement of species diversity. *Taxon* 21:213-251.
- Wilson, J. R. 1994. Cell wall characteristics in relation to forage digestion by ruminants. *Journal of Agricultural Science* 122:173-182.

- Wilson, J. R., B. Deinum and F. M. Engels. 1991. Temperature effects on anatomy and digestibility of leaf and stem of tropical and temperate forage species. *Netherlands Journal of Agricultural Science* 39:31-48.
- Wilson, P. J., K. Thompson and J. G. Hodgson. 1999. Specific leaf area and leaf dry matter content as alternative predictors of plant strategies. *New Phytologist* 143:155-162.
- Wilson, S. D. and D. Tilman. 1991a. Components of plant competition along an experimental gradient of nitrogen availability. *Ecology* 72:1050-1065.
- Wilson, S. D. and D. Tilman. 1991b. Interactive effects of fertilization and disturbance on community structure and resource availability in an old-field plant community. *Oecologia* 88:61-71.
- Witkowski, E. T. F. and B. B. Lamont. 1991. Leaf specific mass confounds leaf density and thickness. *Oecologia* 88:486-493.
- Wright, I. J., P. Reich, J. H. C. Cornelissen, D. S. Falster, E. Garnier, K. Hikosaka, B. B. Lamont, W. Lee, J. Oleksyn, N. Osada, H. Poorter, R. Villar, D. I. Warton and M. Westoby. 2005a. Assessing the generality of global leaf trait relationships. *New Phytologist* 166:485-496.
- Wright, I. J., P. Reich, J. H. C. Cornelissen, D. S. Falster, P. K. Groom, K. Hikosaka, W. Lee, C. Lusk, U. Niinemets, J. Oleksyn, N. Osada, H. Poorter, D. I. Warton and M. Westoby. 2005b. Modulation of leaf economic traits and trait relationships by climate. *Global Ecology and Biogeography* 14:411-421.
- Wright, I. J., P. Reich, M. Westoby, D. D. Ackerly, Z. Baruch, F. Bongers, J. Cavender-Bares, F. S. Chapin, III, J. H. C. Cornelissen, M. Diemer, J. Flexas, E. Garnier, P. K. Groom, J. Gullas, K. Hikosaka, B. B. Lamont, T. Lee, W. Lee, C. Lusk, J. J. Midgley, M. L. Navas, U. Niinemets, J. Oleksyn, N. Osada, H. Poorter, P. Poot, L. Prior, V. I. Pyankov, C. Roumet, S. C. Thomas, M. G. Tjoelker, E. J. Veneklaas and R. Villar. 2004. The worldwide leaf economics spectrum. *Nature* 428:821-827.
- Wright, I. J. and M. Westoby. 2003. Nutrient concentration, resorption and lifespan: leaf traits of Australian sclerophyll species. *Functional Ecology* 17:10-19.
- Wright, I. J., M. Westoby and P. Reich. 2002. Convergence towards higher leaf mass per area in dry and nutrient-poor habitats has different consequences for leaf life span. *Journal of Ecology* 90:534-543.



## **Listes des tableaux, figures, encadrés et schémas**





**LISTE DES TABLEAUX :**

Tableau 1 : Définition des 4 types fonctionnels de graminées prairiales en fonction de leur stratégie vis-à-vis de la fertilité (milieux riches ou pauvres) et de l'utilisation (intensité et rythme de défoliation) (d'après Cruz <i>et al.</i> 2002).....	37
Tableau 2 : Attributs des trois stratégies extrêmes du schéma C-S-R de Grime (d'après Grime 1974, 1977; Grime <i>et al.</i> 1988) et l'intensité de stress et de perturbation qui leur sont associées. ...	39
Tableau 3 : Dates moyennes d'exploitation (+/- ET) des différentes parcelles retenues sur le dispositif de 18 parcelles établies sur 4 années (1997 à 2000) .....	67
Tableau 4 : Taux de prélèvement (en %) pour chaque exploitation (moyennes +/- ET par traitement).....	75
Tableau 5 : Biomasses moyennes disponibles avant récolte, biomasses récoltées et biomasses résiduelles dans les 6 traitements du dispositif .....	75
Tableau 6: Résultats des tests de comparaison de moyenne pour tous les traits en fonction des formes de croissance (nombre d'espèces variable suivant les traits).....	94
Tableau 7 : Nombre d'espèces recensé dans chaque modalité pour les traits qualitatifs à Ercé (2003) (cycle de vie, type biologique, mode de dispersion des graines, mode de pollinisation et recours ou non à la reproduction végétative) et pour chaque forme de croissance .....	96
Tableau 8 : Corrélations (p et r de Pearson) entre traits et coordonnées des espèces sur les 3 premiers axes de l'ACP au sein des 55 espèces (toutes formes de croissance confondues).....	98
Tableau 9 : Corrélations (p et r de Pearson) entre traits au sein des 55 espèces (toutes formes de croissance confondues) .....	99
Tableau 10 : Corrélations (p et r de Pearson) entre traits et coordonnées des espèces sur les 3 premiers axes de l'ACP au sein des 17 espèces de graminées.....	100
Tableau 11 : Corrélations (p et r de Pearson) entre traits au sein des graminées (17 espèces).....	100
Tableau 12: Valeurs tests ainsi que moyennes +/- ET) des 4 groupes issus de la CAH sur 20 graminées pour les 3 traits concernés .....	101
Tableau 13: Valeurs tests ainsi que moyennes +/- ET) des 3 groupes issus de la RLQ sur 20 graminées pour les 3 traits concernés .....	107
Tableau 14 : Variations des 4 types définis en collection sur la base de la LDMC (régression stepwise) en fonction des deux descripteurs des pratiques en 2003 et 2004 sur le dispositif de 18 parcelles .....	109
Tableau 15 : Variations des valeurs communautaires des graminées pour les traits relatifs à la phase végétative en fonction de la fertilité et de l'utilisation.....	113
Tableau 16 : Variations des valeurs communautaires des graminées pour les traits relatifs à la phase végétative en fonction de l'utilisation (au sein des parcelles fertiles) .....	116
Tableau 17 : Variations des valeurs communautaires des graminées pour les traits relatifs à la phase végétative en fonction de la fertilité (au sein des pacages).....	116
Tableau 18 : Variations intraspécifiques des traits végétatifs entre traitements pour six espèces en 2003.....	119
Tableau 19 : Indices de variabilité phénotypique pour les trois principaux traits végétatifs pour les six espèces mesurées sur l'ensemble du dispositif.....	120
Tableau 20 : Evaluation des différents indicateurs ou modes de caractérisation de la végétation en fonction des 3 principales qualités recherchées : sensibilité, robustesse et facilité d'utilisation .....	133

Tableau 21 : Corrélations de rang (Spearman) entre proportions des types fonctionnels déterminés en collection sur la base de la LDMC et les valeurs communautaires mesurées <i>in situ</i> .....	135
Tableau 22 : Corrélations (p, r Pearson) entre les 3 indices de diversité spécifique calculés en 2003 et 2004, à l'échelle de la parcelle, à deux niveaux : celui de la communauté entière (= toutes espèces) et celui de la communauté des graminées. ....	146
Tableau 23 : Variations de diversité spécifique (indice de Shannon, N et E) à l'échelle de la communauté entière ou de celle des graminées en fonction des variations de fertilité (variations d'IFG sur l'ensemble du dispositif ou entre deux niveaux de fertilité au sein des pacages) ou d'utilisation (entre modes d'utilisation au sein des parcelles fertiles).....	147
Tableau 24 : Corrélations (p, r) entre diversité fonctionnelle (DF) et richesse fonctionnelle (RF) mesurées sur la communauté entière ou celle des graminées .....	150
Tableau 25 : Variations de diversité fonctionnelle (DF) à l'échelle de la communauté entière ou de celle des graminées en fonction des variations de fertilité (IFG) et d'utilisation (taux de prélèvement et date d'exploitation).....	151
Tableau 26 : Variations de diversité fonctionnelle (DF) à l'échelle de la communauté entière ou de celle des graminées en fonction des variations d'utilisation (au sein des parcelles fertiles) ou de fertilité (au sein des parcelles pâturées).....	151
Tableau 27 : Corrélations (p, r Pearson) entre indices de diversité spécifique (indice de Shannon et richesse spécifique N) et diversité fonctionnelle (DF et richesse fonctionnelle RF) sur la communauté entière.....	154
Tableau 28 : Variations des caractéristiques agronomiques de graminées prairiales cultivées en conditions de croissance optimales (non limitantes) en fonction des stratégies de gestion des ressources (d'après Al Haj Khaled 2005) .....	169
Tableau 29 : Parts relatives de la fertilité globale (IFG) et de la nature des espèces (via la proportion du type C) dans les variations des caractéristiques agronomiques .....	191
Tableau 30 : Variations des caractéristiques agronomiques entre classes déterminées sur la dominance des types de graminées (établis sur la base de la LDMC).....	194
Tableau 31 : Corrélations entre caractéristiques agronomiques et indicateurs sur l'ensemble du dispositif.....	196
Tableau 32 : Type de production par type de surface.....	210
Tableau 33 : Type d'élevage concerné par type de surface.....	210
Tableau 34 : Enjeux principaux par type de surface (effectifs).....	211
Tableau 35 : Répartition des individus en fonction des méthodes de caractérisation de la composition botanique des surfaces en herbe.....	212
Tableau 36 : Niveau de satisfaction des méthodes relatives aux 5 principaux types de description.....	214
Tableau 37 : Qualités des différentes méthodes utilisées par type de description.....	215
Tableau 38 : Qualités des différentes familles de méthodes utilisées pour la description botanique.....	216
Tableau 39 : Coefficients de corrélation de rangs de Spearman (r) entre valeurs communautaires estimées sur différents sous-ensembles d'espèces pour les trois principaux traits végétatifs (communauté entière, communauté des graminées, deux espèces dominantes, deux graminées dominantes).....	237

**LISTE DES FIGURES :**

Figure 1 : Relations entre principaux traits ou variables intégratives impliqués dans la gestion des ressources.....	27
Figure 2 : Trade-off entre acquisition et conservation des ressources représenté au travers du « spectre d'économie des ressources » (concept principalement développé au niveau des feuilles) (d'après notamment Chapin 1980 ; Poorter 1994 ; Grime <i>et al.</i> 1997 ; Wright <i>et al.</i> 2004).....	33
Figure 3 : Comparaison des théories de Grime et Tilman concernant la compétition (importance relative, type de ressource pour laquelle elle s'exerce, notion d'aptitude compétitive) en fonction de gradients de stress et de perturbation (d'après Grime 1974, 1977 ; Tilman 1988 et Bullock 1996).....	40
Figure 4 : Principales stratégies de résistance au pâturage (d'après Briske 1986, Rosenthal and Kotanen 1994, Briske 1996).....	43
Figure 5 : Variations de compositions botanique et fonctionnelle entre deux communautés (A et B) situées aux deux extrémités d'un gradient écologique.....	57
Figure 6 : Gammes de variation de la LDMC des espèces par formes de croissance (a) et risque de mauvais classement en terme de fertilité des communautés (b) dominées par l'une ou l'autre des deux formes de croissance les plus contrastées (d'après Cruz <i>et al.</i> 2002).....	60
Figure 7 : Les trois principaux modes d'utilisation étudiés à Ercé et leur position dans la vallée....	67
Figure 8 : Courbe critique et situation de déficience en azote pour un couvert végétal constitué de plantes en C <sub>3</sub> . ....	70
Figure 9 : Variations des INN, INP et INK (moy. +/- ET) par traitement en 2003 et 2004 sur le dispositif d'Ercé.....	71
Figure 10 : Variations des INN, INP et INK sur le dispositif d'Ercé entre niveaux de fertilité (a) et entre modes d'utilisation (b). ....	72
Figure 11 : Variations de l'indice de fertilité globale (IFG) en 2003 et 2004 (moyenne +/-ET) .....	73
Figure 12 : Variations (moyennes +/- ET) du taux de prélèvement (triangles noirs) et de la date de première exploitation entre traitements (triangles gris).....	75
Figure 13 : Proportions relatives (%) moyennes des différentes formes de croissance par traitement en 2003.....	79
Figure 14 : Rapports Rosettes/Graminées dans les 6 traitements sur les deux années d'étude (moyennes ± ET par année).....	79
Figure 15 : Cas de figure possibles dans le cas d'une corrélation significative entre valeurs « communautaires » d'un trait calculées sur deux formes de croissance différentes (1 et 2)....	90
Figure 16: Gammes de variation de la teneur en matière sèche des limbes par forme de croissance (moyennes ± ET).....	94
Figure 17: Projection des espèces dans le plan 1-2 de l'ACP [esp x traits] et cercle de corrélation des traits réalisée sur 55 espèces, toutes formes de croissance confondues. ....	98
Figure 18: Projection des espèces et des traits dans le plan 1-2 de l'ACP réalisée avec 17 espèces de graminées.....	99
Figure 19 : CAH réalisée à la suite d'une ACP 3 traits (Hauteur, SLA et LDMC) sur 20 espèces de graminées.....	101
Figure 20: Répartition des 89 espèces recensées sur le dispositif d'Ercé en 2003 sur le plan 1-2 de l'AFC [esp x parcelles] .....	103

Figure 21 : Projection des 89 espèces et cercle de corrélation des variables écologiques dans le plan 1-2 de l'analyse de coïnertie [esp x parcelles] x [parcelles x var. ecol.] réalisée sur les 18 parcelles. ....	104
Figure 22 : Projection des 23 espèces de graminées et cercle de corrélation des variables écologiques dans le plan 1-2 de l'analyse de coïnertie [esp x parcelles] x [parcelles x var. ecol.] réalisée sur les 18 parcelles.....	105
Figure 23 : Projection des 20 espèces de graminées et des 18 parcelles le long de l'axe 1 de la RLQ .....	107
Figure 24 : Proportions moyennes par traitement des 4 groupes de graminées définis sur la base de la LDMC en collection en 2003 (figure de gauche) et 2004 (figure de droite) .....	109
Figure 25 : Corrélations entre valeurs communautaires pondérées des graminées et des dicotylédones (toutes dicotylédones confondues ou rosettes seules) pour cinq traits végétatifs (SLA, LDMC, hauteur, LNCmass et C/N) et la date de floraison.....	111
Figure 26 : Valeurs communautaires moyennes (+/-ET) des traits végétatifs des graminées par traitement .....	114
Figure 27 : Valeurs moyennes par traitement de traits reproducteurs quantitatifs (date de floraison et poids de graines) pour la communauté des graminées.....	115
Figure 28 : Proportions relatives, par traitement, des différentes modalités de reproduction végétative, mode de pollinisation et mode de dispersion des graines pour l'ensemble de la communauté en 2003. ....	118
Figure 29 : Variations des indices de diversité spécifique (Richesse spécifique N, Equitabilité E et indice de Shannon H) à l'échelle des traitements en 2003 (graphiques de gauche) et 2004 (graphiques de droite) .....	1477
Figure 30 : Variations des indices de diversité spécifique (Richesse, Indice de Shannon et équitabilité) à l'échelle de la communauté entière le long du gradient de fertilité en 2004)...	148
Figure 31 : Variations de la diversité (DF) et richesse (RF) fonctionnelles de la LDMC et de la floraison par traitement au niveau de la communauté entière (données 2003, 17 parcelles considérées pour la floraison). ....	150
Figure 32 : Variations des indices de diversité fonctionnelle (DF) pour la LDMC en fonction des traitements (moyennes ± ET) en 2003 .....	152
Figure 33: Distribution (abondances relatives) des valeurs de LDMC spécifiques (en mg.g <sup>-1</sup> ) en 2003 dans chaque traitement.....	153
Figure 34 : Accumulation de biomasse sèche au cours du temps lors du premier cycle de végétation (printemps), dans les différents compartiments (d'après Gillet 1980).....	167
Figure 35 : Organisation des prélèvements de biomasse réalisés à chaque date dans chaque parcelle. ....	180
Figure 36 : Sous-échantillonnage de biomasse et différents compartiments triés sur chaque échantillon de biomasse (= bloc) .....	180
Figure 37 : Evolution de la biomasse au cours du temps (ici modèle basé sur la biomasse verte d'un pré de fauche fertile en fonction du temps thermique) et détermination des paramètres de croissance analysés. ....	183
Figure 38 : Relation entre le rapport feuilles/tiges dans la biomasse verte de graminées et la digestibilité des graminées (losanges gris).....	187

Figure 39 : Variations des dates de fermeture du couvert et du pic de biomasse (exprimées en °C.jour) en fonction de la proportion du type C .....	189
Figure 40 : Variations du rapport FT des graminées au moment du pic de biomasse verte des graminées en fonction de la proportion du type C (n= 18 parcelles).....	189
Figure 41 : Variations des quantités de biomasse produites sur la communauté entière au moment du pic de biomasse brute (en t.ha <sup>-1</sup> ) en fonction des variations de fertilité (IFG) .....	189
Figure 42 : Variations du taux de croissance nette des graminées (n=16 parcelles) en fonction des variations de fertilité (IFG). .....	192
Figure 43 : Variations de la digestibilité des feuilles (losanges gris) et tiges de graminées (losanges blancs) au moment du pic de biomasse en fonction des variations de fertilité (IFG).....	192
Figure 44 : Evolution du rapport FT des graminées au cours du temps (expression en logarithme) au sein des 3 classes établies sur les types fonctionnels dominants .....	192
Figure 45 : Courbes de croissance ajustées pour la biomasse verte totale (en t.ha <sup>-1</sup> ) pour les 3 classes de parcelles étudiées. ....	193
Figure 46 : Digestibilité moyenne des différents compartiments de la biomasse de graminées et rapport Feuille/Tige pour les 3 classes étudiées au moment du pic.....	193
Figure 47 : Courbes d'accumulation de biomasse (nette, sénescence et brute, en t/ha) en fonction du temps (en °C.jours) à l'échelle de la communauté entière pour les trois classes de parcelles établies sur le type fonctionnel de graminée dominant.....	195
Figure 48 : Description de l'activité des répondants en terme de domaine d'activité (1a), type d'activité (1b) et type de demande (1c) .....	209
Figure 49 : Répartition des surfaces en herbe pérennes parmi les répondants .....	209
Figure 50 : Répartition des individus (en %), parmi ceux utilisant une méthode de caractérisation de la végétation, en fonction des espèces auxquelles ils s'intéressent.....	213
Figure 51 : Exemples d'usages et de fonctions possibles des outils (d'après Duru <i>et al.</i> 2005). ....	221
Figure 52 : Relations entre valeurs communautaires obtenues sur la communauté entière en abscisse (abondances supérieures à 80% de la biomasse) et les valeurs communautaires établies sur l'ensemble des graminées (figurés blancs) et sur les deux graminées dominantes (figurés gris) en ordonnée.....	237



**LISTE DES ENCADRES :**

Encadré 1 : Relations entre facteurs écologiques et propriétés des communautés végétales via leur composition, structure et diversité (a). Les mesures réalisées dans le cadre de la thèse pour rendre compte des différents ensembles sont précisées en-dessous (b).....	13
Encadré 2 : Organisation des différents chapitres de résultats du manuscrit.....	21
Encadré 3 : Deux conceptions différentes de la compétition : les théories de Grime et Tilman .....	41
Encadré 4 : Deux « filtres » susceptibles de modifier les réponses aux facteurs écologiques : le climat et l’histoire des perturbations.....	52
Encadré 5 : Définition et calcul des Indices de nutrition .....	70
Encadré 6 : Relations entre composition botanique, traits des espèces et variables écologiques pour l’analyse de la réponse des communautés aux variations de facteurs écologiques. ....	89
Encadré 7 : Croissance de l’herbe au cours du premier cycle .....	166
Encadré 8 : Qualité et digestibilité de l’herbe.....	173

**LISTE DES SCHEMAS:**

Schéma 1 : Analyses multivariées menées sur les 3 types de matrices pour l’analyse des traits de réponse. ....	92
Schéma 2 : Synthèse de l’influence de la fertilité (évaluée par l’IFG) et de l’utilisation (via la composition fonctionnelle) sur les principales caractéristiques agronomiques.....	199





## **Annexes**

**LISTE DES ANNEXES :**

- ANNEXE 1 : Liste des abréviations utilisées
- ANNEXE 2 : Valeurs parcellaires et moyennes par traitement des descripteurs des pratiques
- ANNEXE 3 : Typologie des graminées établies en conditions non limitantes (collection de l'INRA d'Auzeville) sur la base de la Teneur en Matière sèche des limbes (LDMC) (d'après Al Haj Khaled 2005).
- ANNEXE 4 : Liste des espèces recensées sur le dispositif avec les codes employés
- ANNEXE 5 : Liste des traits mesurés sur le terrain ou issus de la bibliographie
- ANNEXE 6 : Complément relatif aux analyses multivariées sur les espèces en 2003
- ANNEXE 7 : Compléments relatifs aux analyses multivariées sur les espèces en 2004
- ANNEXE 8 : Proportions relatives des 4 types définis sur la base de la LDMC, des 2 stratégies d'acquisition des nutriments et définition des 3 classes basées sur la proportion du « type dominant » (en 2003 et 2004)
- ANNEXE 9 : Somme des abondances des espèces mesurées pour les traits quantitatifs en 2003 dans les trois « communautés » considérées (= formes de croissance).
- ANNEXE 10 : Dates d'exploitation (moyennes des 4 années), dates de floraison et de maturation des graines communautaires calculées en 2003
- ANNEXE 11 : Dates des prélèvements effectués en 2004 pour estimer la biomasse disponible avant chaque exploitation (estimation du taux de prélèvement)
- ANNEXE 12 : Distribution (abondances relatives) des valeurs de hauteur végétative spécifiques (en cm) en 2003 dans chaque traitement
- ANNEXE 13 : Lettre d'accompagnement du questionnaire d'enquête
- ANNEXE 14 : Questionnaire d'enquête postale (4 pages)
- ANNEXE 15 : Exemples de réponses recodées sur les méthodes utilisées
- ANNEXE 16 : Recodage de la question n°28 sur les besoins en matière d'outils
- ANNEXE 17 : Proportion (%) de destinataires contactés, de répondants par rapport à notre échantillon total et surface de surfaces toujours en herbe (STH) dans chaque région par rapport à l'ensemble du territoire français
- ANNEXE 18 : Comparaisons entre valeurs de traits issues de la collection (conditions non limitantes) et de mesures *in situ* (dispositif de 18 parcelles en 2003)
- ANNEXE 19 : Espèces dominantes dans chaque parcelle du dispositif de 18 parcelles en 2003

## ANNEXE 1

## Liste des abréviations utilisées

**Traits :**

**C/N** : rapport des teneurs en Carbone et Azote des limbes

**Floraison** (en °C.jour): date de floraison obtenue quand au moins 10% de la population fleurit

**Hauteur** (en cm): Hauteur végétative de la plante non étirée

**LAR** : Leaf Area Ratio ou surface de feuilles produite par unité de biomasse (plante entière)

**LDMC** (en mg.g<sup>-1</sup>): Leaf Dry Matter Content ou Teneur en matière sèche des feuilles

**LLS** : Leaf Life Span ou durée de vie des feuilles

**LNCmass** (en mg N.g<sup>-1</sup> de MS de feuille): Leaf Nitrogen Content (mass-based) ou Teneur en azote massique des feuilles

**LCCmass** (en mg C.g<sup>-1</sup> de MS de feuille): Leaf Carbon Content (mass-based) ou Teneur en carbone massique des feuilles

**LPCmass** (en mg P.g<sup>-1</sup> de MS de feuille): Leaf Phosphorus Content (mass-based) ou Teneur en phosphore massique des feuilles

**LNCsurf** (en g N.m<sup>-2</sup> de MS de feuille): Teneur en azote surfacique des feuilles

**LPCsurf** (en g P.m<sup>-2</sup> de MS de feuille): Teneur en phosphore surfacique des feuilles

**LWR** : Leaf Weight Ratio ou Proportion de feuilles (poids) dans la biomasse totale

**MRT**: Mean Residence Time ou Temps moyen de résidence des nutriments dans les organes

**N Prod**: Nitrogen Productivity ou Quantité de Biomasse produite par unité d'azote prélevée

**NUE**: Nutrient Use Efficiency ou efficacité d'utilisation des nutriments (ou de l'azote)

**PMG** (en g): Poids de mille graines (ou poids d'une graine exprimé en mg)

**RGRmax** : Maximum Relative Growth Rate ou Taux de croissance relatif maximal

**RWR** : Root Weight Ratio ou Proportion de racines (poids) dans la biomasse totale

**SLA** (en m<sup>2</sup>.kg<sup>-1</sup>): Specific Leaf Area ou Surface spécifique foliaire

**Stem DMC** (en mg.g<sup>-1</sup>): Stem Dry Matter Content ou Teneur en matière sèche des tiges

**Traitements :**

**F+** (ou **FFP+**): parcelles fertiles fauchées (2 fois en été et pâturées à l'automne)

**F-** (ou **FFP-**): parcelles peu fertiles fauchées

**PF+** (ou **PFP+**): parcelles fertiles pâturées (printemps et automne) et fauchées en été

**PF-** (ou **PFP-**): parcelles peu fertiles pâturées (printemps et automne) et fauchées en été

**P+** (ou **PPP+**): parcelles fertiles uniquement pâturées

**P-** (ou **PPP-**): parcelles peu fertiles uniquement pâturées

**Descripteurs des traitements :**

**ICmax**: Indice de compétition maximale

**IFG** : Indice de Fertilité Global (combinant les trois indices de nutrition)

**INN** : Indice de Nutrition en azote (N)

**INP** : Indice de Nutrition en Phosphore

**INK** : Indice de Nutrition en potassium (K)

**Caractéristiques agronomiques :**

**FT** : rapport de biomasse de feuilles/tiges (ici à l'échelle de la communauté)

**IF** : Indice foliaire (surface de feuilles ramenée à la surface totale de la plante)

**PAR** : Photosynthetically active radiation soit le rayonnement utile à la photosynthèse

**RUE** : Radiation Use Efficiency i.e. efficacité de conversion du rayonnement intercepté

**VU** : Valeur d'usage

**Rapport RG** : proportion relative de rosettes/proportion de graminées dans chaque parcelle

## ANNEXE 2 :

**Valeurs parcellaires et moyennes par traitement des descripteurs des pratiques.** Indices de nutrition (INP, INN, INK et IFG) mesurés en 2003 et 2004, Taux de prélèvement mesuré en 2004, Dates de la première exploitation calculée sur 4 années (1997-2000).

<b>2003</b>		<b>INP</b>	moyennes	<b>INN</b>	moyennes	<b>INK</b>	moyennes	<b>IFG</b>	moyennes				
	Angladure	124.6	100.0	70.5	61.9	130.4	90.5	85.2	78.7				
F+	Moulaque	113.9		60.7		80.5		75.5					
	Ajas +	111.3		54.6		92.6		75.5					
	Le Carré	114.6	99.0	50.9	49.8	99.8	95.4	75.4	73.9				
F-	Campagne Bas	145.0		44.6		121.9		72.3					
	Ajas -	102.2		54.2		89.8		73.9					
	Camplong +	112.2	83.6	53.7	62.8	121.2	100.0	76.8	77.3				
PF+	Coste Bas +	83.8		61.8		112.0		76.9					
	Rives Terrasse	67.0		73.0		130.9		78.3					
	Camplong -	86.6	70.2	61.5	56.5	81.3	86.7	72.7	67.9				
PF-	Coste Bas -	57.3		51.8		104.7		65.2					
	Routies	66.6		56.3		83.7		65.7					
	Gironsas +	68.7	76.5	76.0	72.2	97.4	97.7	79.5	80.0				
P+	Peyche Petit +	87.9		71.2		121.0		82.6					
	Lassus +	72.8		69.5		108.0		78.0					
	Gironsas -	56.0	62.3	51.4	53.5	80.7	74.0	59.9	60.8				
P-	Peyche Petit -	71.5		57.4		64.1		62.6					
	Lassus -	59.4		51.6		77.2		60.0					
<b>2004</b>		<b>INP</b>	moyennes	<b>INN</b>	moyennes	<b>INK</b>	moyennes	<b>IFG</b>	moyennes	<b>Taux de prélèvement (%)</b>	moyennes	<b>Date</b> (en jours juliens)	moyennes
F+	Angladure	128.6	118.7	81.5	76.6	99.8	81.0	90.7	83.6	87.3	85.5	162	167
	Moulaque	119.0		77.5		65.5		80.2		81.6		166	
	Ajas F+	108.5		70.8		77.7		79.8		87.5		172	
F-	Le Carré	120.6	101.8	64.9	65.9	63.2	73.3	73.2	73.1	89.2	76.5	161	165
	Campagne Bas	122.6		73.2		94.0		85.1		82.8		163	
	Ajas F-	62.4		59.5		62.7		61.0		57.5		172	
PF+	Camplong F+	124.8	106.9	87.9	78.5	108.3	91.0	93.9	85.4	75.8	71.6	112	109
	Coste Bas F+	88.8		72.6		84.9		79.8		77.0		100	
	Rives Terrasse	107.0		74.8		79.8		82.4		62.0		115	
PF-	Camplong F-	93.9	83.9	63.8	65.6	57.6	65.4	69.8	70.1	71.9	67.0	112	110
	Coste Bas F-	77.2		60.3		83.0		70.2		51.9		100	
	Routies	80.4		72.8		55.6		70.4		77.0		117	
P+	Gironsas F+	84.2	98.7	84.2	86.0	82.3	99.3	83.7	89.9	37.0	50.3	155	139
	Peyches Petit F+	115.4		84.7		102.8		92.4		40.7		132	
	Lassus F+	96.4		89.2		112.9		93.7		73.0		129	
P-	Gironsas F-	56.9	67.2	48.0	59.7	42.9	51.2	49.0	59.4	22.8	47.5	155	139
	Peyches Petit F-	81.3		61.1		46.6		62.5		49.1		132	
	Lassus F-	63.5		69.9		64.0		66.8		70.7		129	

## ANNEXE 3

**Typologie des graminées établies en conditions non limitantes (collection de l'INRA d'Auzeville) sur la base de la Teneur en Matière sèche des limbes (LDMC) (d'après Al Haj Khaled 2005).**

Les espèces présentes dans le dispositif de 18 parcelles d'Ercé en 2003 et/ou 2004 sont indiquées en gras.

Types	Code	Nom scientifique
<b>A</b>	<b>HOLCLANA</b>	<b>Holcus lanatus L.</b>
<b>A</b>	<b>LOLIPERE</b>	<b>Lolium perenne L.</b>
A	CLERPIN	<i>Lolium perenne L. var Clerpin</i>
<b>B</b>	<b>ARRHELAT</b>	<b>Arrhenatherum elatius (L.) P.Beauv. ex J.Presl &amp; C.Presl</b>
<b>B</b>	<b>ANTHODOR</b>	<b>Anthoxanthum odoratum L.</b>
<b>B</b>	<b>DACTGLOM</b>	<b>Dactylis glomerata L.</b>
<b>B</b>	<b>FESTARUN</b>	<b>Festuca arundinacea Schreb.</b>
<b>B</b>	<b>POA_TRIV</b>	<b>Poa trivialis L.</b>
<b>C</b>	<b>AGROCAPI</b>	<b>Agrostis capillaris L.</b>
<b>C</b>	<b>AVENPUBE</b>	<b>Avenula pubescens (Huds.) Dumort.</b>
<b>C</b>	<b>FESTRUBR</b>	<b>Festuca rubra L.</b>
<b>C</b>	<b>PHLEPRAT</b>	<b>Phleum pratense L.</b>
<b>C</b>	<b>TRISFLAV</b>	<b>Trisetum flavescens (L.) P.Beauv.</b>
<b>D</b>	<b>BRACPINN</b>	<b>Brachypodium pinnatum (L.) P. Beauv.</b>
D	BRACSYLV	<i>Brachypodium sylvaticum (Huds.) P. Beauv.</i>
<b>D</b>	<b>BRIZMEDI</b>	<b>Briza media L.</b>
<b>D</b>	<b>CYNOCRIS</b>	<b>Cynosurus cristatus L.</b>
D	DESCES	<i>Deschampsia coespitosa (L.) P. Beauv.</i>
D	FESIVI	<i>Festuca ovina L.</i>
<b>D</b>	<b>HELMARG</b>	<b>Helictotrichon marginatum (Lowe) Röser</b>
<b>D</b>	<b>MOLICAER</b>	<b>Molinia caerulea (L.) Moench</b>

Espèces présentes dans le dispositif naturel mais non cultivées en collection:

AGROSTOL	<i>Agrostis stolonifera L.</i>
BROMHORD	<i>Bromus hordeaceus L.</i>
DANTDECU	<i>Danthonia decumbens (L.) DC.</i>
FESTPRAT	<i>Festuca pratensis Huds.</i>
LOLIMULT	<i>Lolium multiflorum Lam.</i>
NARDSTRI	<i>Nardus stricta L.</i>
POA_PRAT	<i>Poa pratensis L.</i>

## ANNEXE 4

**Liste des espèces recensées sur le dispositif avec les codes employés** (constitués des 4 premières lettres du nom de genre et les 4 premières du nom d'espèce).

Les espèces sont ordonnées par forme de croissance puis par famille botanique et ordre alphabétique au sein de la famille. Lorsque le nom de l'espèce n'a pas pu être déterminé, nous utilisons le code SPEC à la place. Les formes de croissance sont précisées. G : graminées ; C : Graminoïdes autres que graminées ; L : Légumineuses ; R : Rosettes ; D : dicotylédones autres que légumineuses et rosettes. Deux colonnes permettent de savoir quelles espèces ont été mesurées chaque année (les autres apparaissant dans les relevés botaniques uniquement).

Forme de croissance	Famille	mesurée en 2003	mesurée en 2004	Code	Nom latin (suivant nomenclature Flora europea)
C	Cypéracées	X	X	CARECARY	<i>Carex caryophyllea</i> Latourr.
C	Cypéracées	X		CAREFLAC	<i>Carex flacca</i> Schreb.
C	Cypéracées	X		CAREHIRT	<i>Carex hirta</i> L.
C	Cypéracées			CARESPEC	<i>Carex</i> sp.
C	Joncacées	X	X	LUZUCAMP	<i>Luzula campestris</i> (L.) DC.
D	Apiacées	X		ASTRMAJO	<i>Astrantia major</i> L.
D	Apiacées	X	X	CHAEAURE	<i>Chaerophyllum aureum</i> L.
D	Apiacées	X	X	DAUCCARO	<i>Daucus carota</i> L.
D	Apiacées	X	X	PIMPSAXI	<i>Pimpinella saxifraga</i> L.
D	Caryophyllacées	X		CERAFONT	<i>Cerastium fontanum</i> Baumg.
D	Caryophyllacées			CERASPEC	<i>Cerastium</i> sp.
D	Caryophyllacées			SILEFLOS	<i>Silene flos-cuculi</i> (L.) Clairv.
D	Caryophyllacées	X		STELGRAM	<i>Stellaria graminea</i> L.
D	Caryophyllacées	X		STELMEDI	<i>Stellaria media</i> (L.) Vill.
D	Convolvulacées			CONVARVE	<i>Convolvulus arvensis</i> L.
D	Convolvulacées			CUSCSPEC	<i>Cuscuta</i> sp.
D	Géraniacées			GERASPEC	<i>Geranium</i> sp.
D	Hypéricacées			HYPESPEC	<i>Hypericum</i> sp.
D	Lamiacées			AJUGREPT	<i>Ajuga reptans</i> L.
D	Lamiacées			CLINVULG	<i>Clinopodium vulgare</i> L.
D	Lamiacées	X	X	PRUNGRAN_PYR	<i>Prunella grandiflora</i> subsp. <i>pyrenaica</i> (Gren. & Godr.) A.Bolòs & O.Bolòs
D	Lamiacées			PRUNVULG	<i>Prunella vulgaris</i> L.
D	Lamiacées	X	X	STACOFFI	<i>Stachys officinalis</i> (L.) Trevis.
D	Lamiacées	X	X	THYMSPEC	<i>Thymus</i> sp.
D	Linacées			LINUCATH	<i>Linum catharticum</i> L.
D	Linacées	X		LINUUSIT	<i>Linum usitatissimum</i> L.
D	Polygalacées			POLYSPEC	<i>Polygala</i> sp.
D	Polygonacées	X	X	RUMEACET	<i>Rumex acetosa</i> L.
D	Polygonacées	X	X	RUMEOBTU	<i>Rumex obtusifolius</i> L.
D	Renonculacées	X	X	RANUACRI	<i>Ranunculus acris</i> L.
D	Renonculacées	X	X	RANUBULB	<i>Ranunculus bulbosus</i> L.
D	Renonculacées		X	RANUREPE	<i>Ranunculus repens</i> L.
D	Rosacées	X		ALCHSPEC	<i>Alchemilla</i> sp.
D	Rosacées	X		POTEEREC	<i>Potentilla erecta</i> (L.) Raeusch.
D	Rosacées			POTEREPT	<i>Potentilla reptans</i> L.
D	Rosacées	X	X	SANGMINO	<i>Sanguisorba minor</i> Scop.
D	Rubiaceées			CRUCGLAB	<i>Cruciata glabra</i> (L.) Ehrend.
D	Rubiaceées	X	X	GALIMOLL	<i>Galium mollugo</i> L.
D	Rubiaceées			GALIVERU	<i>Galium verum</i> L.
D	Scrophulariacées			EUPHSPEC	<i>Euphrasia</i> sp.
D	Scrophulariacées	X	X	RHINMINO	<i>Rhinanthus minor</i> L.
D	Scrophulariacées		X	VEROARVE	<i>Veronica arvensis</i> L.
D	Scrophulariacées	X		VEROCHAM	<i>Veronica chamaedrys</i> L.
D	Urticacées	X		URTIDIOI	<i>Urtica dioica</i> L.
D	Violacées			VIOLSPEC	<i>Viola</i> sp.

Forme de croissance	Famille	mesurée en 2003	mesurée en 2004	Code	Nom latin (suivant nomenclature Flora europea)
G	Poacées	X	X	AGROCAPI	<i>Agrostis capillaris</i> L.
G	Poacées	X		AGROSTOL	<i>Agrostis stolonifera</i> L.
G	Poacées	X	X	ANTHODOR	<i>Anthoxanthum odoratum</i> L.
G	Poacées	X	X	ARRHELAT	<i>Arrhenatherum elatius</i> (L.) P.Beauv. ex J.Presl & C.Presl
G	Poacées			AVENPUBE	<i>Avenula pubescens</i> (Huds.) Dumort.
G	Poacées		X	BRACPINN	<i>Brachypodium pinnatum</i> (L.) P. Beauv.
G	Poacées	X	X	BRIZMEDI	<i>Briza media</i> L.
G	Poacées	X		BROMHORD	<i>Bromus hordeaceus</i> L.
G	Poacées		X	CYNOCRIS	<i>Cynosurus cristatus</i> L.
G	Poacées	X	X	DACTGLOM	<i>Dactylis glomerata</i> L.
G	Poacées	X	X	DANTDECU	<i>Danthonia decumbens</i> (L.) DC.
G	Poacées	X	X	FESTARUN	<i>Festuca arundinacea</i> Schreb.
G	Poacées	X	X	FESTPRAT	<i>Festuca pratensis</i> Huds.
G	Poacées	X	X	FESTRUBR	<i>Festuca rubra</i> L.
G	Poacées	X	X	HELMARG	<i>Helictotrichon marginatum</i> (Lowe) Röser
G	Poacées	X	X	HOLCLANA	<i>Holcus lanatus</i> L.
G	Poacées	X	X	LOLIMULT	<i>Lolium multiflorum</i> Lam.
G	Poacées	X	X	LOLIPERE	<i>Lolium perenne</i> L.
G	Poacées	X		MOLICAER	<i>Molinia caerulea</i> (L.) Moench
G	Poacées			NARDSTRI	<i>Nardus stricta</i> L.
G	Poacées	X	X	PHLEPRAT	<i>Phleum pratense</i> L.
G	Poacées	X	X	POA_PRAT	<i>Poa pratensis</i> L.
G	Poacées	X	X	POA_TRIV	<i>Poa trivialis</i> L.
G	Poacées	X	X	TRISFLAV	<i>Trisetum flavescens</i> (L.) P.Beauv.
L	Fabacées			LATHPRAT	<i>Lathyrus pratensis</i> L.
L	Fabacées	X	X	LOTUCORN	<i>Lotus corniculatus</i> L.
L	Fabacées	X		MEDILUPU	<i>Medicago lupulina</i> L.
L	Fabacées	X		ONONSPIN	<i>Ononis spinosa</i> L.
L	Fabacées	X	X	TRIFPRAT	<i>Trifolium pratense</i> L.
L	Fabacées	X	X	TRIFREPE	<i>Trifolium repens</i> L.
L	Fabacées			TRIFSPEC	<i>Trifolium</i> sp.
L	Fabacées	X	X	VICICRAC	<i>Vicia cracca</i> L.
L	Fabacées			VICISATI_SAT	<i>Vicia sativa</i> L.
R	Astéracées	X	X	ACHIMILL	<i>Achillea millefolium</i> L.
R	Astéracées	X		BELLPERE	<i>Bellis perennis</i> L.
R	Astéracées	X	X	CENTNIGR	<i>Centaurea nigra</i> L.
R	Astéracées	X	X	CREPBIEN	<i>Crepis biennis</i> L.
R	Astéracées	X		HIERPILO	<i>Hieracium pilosella</i> L.
R	Astéracées		X	HYPORADI	<i>Hypochoeris radicata</i> L.
R	Astéracées	X	X	LEONHISP	<i>Leontodon hispidus</i> L.
R	Astéracées	X	X	LEUCVULG	<i>Leucanthemum vulgare</i> Lam.
R	Astéracées	X	X	PICRHIER	<i>Picris hieracioides</i> L.
R	Astéracées	X	X	SPECB (UNIDERC2)	Astéracée jaune non identifiée
R	Astéracées	X	X	TARAOFFI	<i>Taraxacum officinale</i> Weber
R	Brassicacées			ARABHIRS	<i>Arabis hirsuta</i> (L.) Scop.
R	Brassicacées			CAPSBURS	<i>Capsella bursa-pastoria</i> (L.) Medic.
R	Brassicacées	X		CARDHIRS	<i>Cardamine hirsuta</i> L.
R	Campanulacées			CAMPSPEC	<i>Campanula</i> sp.
R	Dipsacacées	X	X	KNAUARVE	<i>Knautia arvensis</i> (L.) Coult.
R	Dipsacacées	X		SCABCOLU	<i>Scabiosa columbaria</i> L.
R	Dipsacacées	X	X	SUCCPRAT	<i>Succisa pratensis</i> Moench
R	Plantaginacées	X	X	PLANLANC	<i>Plantago lanceolata</i> L.
R	Plantaginacées			PLANMAJO	<i>Plantago major</i> L.
	Equisetacées			EQUISPEC	<i>Equisetum</i> sp.
	Liliacées			SCILVERN	<i>Scilla verna</i> Huds.
	Orchidacées			ORCHUSTU	<i>Orchis ustulata</i> L.
				SPECA (UNIDERC1)	

## ANNEXE 5

**Liste des traits mesurés sur le terrain ou issus de la bibliographie** (*indiqués en italique*). Le nombre d'échantillons mesurés par espèce est précisé. Lorsque les mesures ont été réalisées sur plusieurs populations, i.e. sur plusieurs parcelles, le nombre de parcelles/population échantillonné est indiqué par « n » (variant de 1 à 17). Chaque échantillon provient d'un ou plusieurs individus suivant les traits et les espèces. Les modalités retenues pour les traits reproducteurs issus de la bibliographie (traits qualitatifs) sont précisées dans le deuxième tableau.

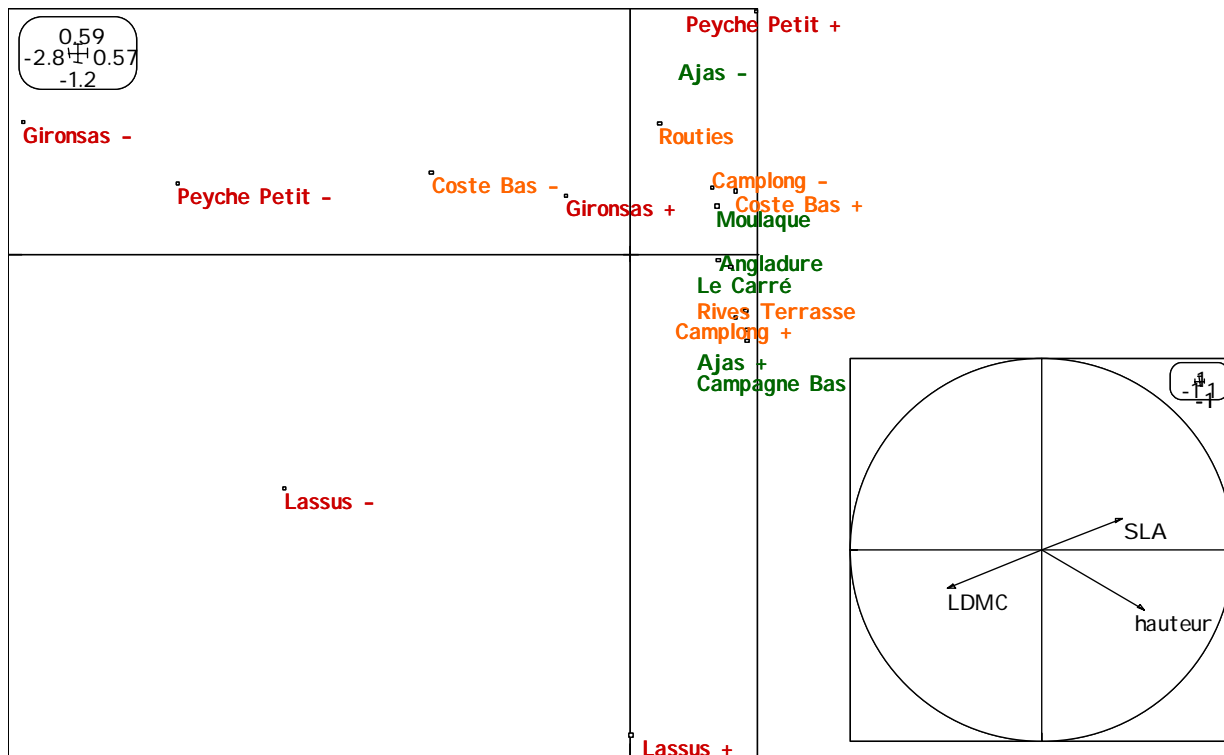
Trait	Abréviation	Unité	Nombre d'échantillons par espèce
<b>Traits phase végétative</b>			
Hauteur végétative de la plante	Hauteur	cm	n x 25
Surface Spécifique Foliaire	SLA	m <sup>2</sup> /kg	n x 15
Teneur en Matière Sèche des limbes	LDMC	mg/g	n x 15
Teneur en Matière Sèche des tiges	StemDMC	mg/g	n x 15
Teneur en N massique	LNC	mg/g	n x 3 ( x 5 éch.)
Teneur en N surfacique	Nsurf	mg/cm <sup>2</sup>	n x 3 ( x 5 éch.)
Teneur en P massique	LPC	mg/g	n x 3 ( x 5 éch.)
Teneur en P surfacique	Psurf	mg/cm <sup>2</sup>	n x 3 ( x 5 éch.)
Teneur en C massique	LCC	mg/g	n x 3 ( x 5 éch.)
Rapport C/N des limbes	C/N		n x 3 ( x 5 éch.)
<b>Traits phase reproductrice</b>			
Date de floraison	Floraison	°C. jour	n pop x 10% de la pop.
Masse de graines	PMG	mg pour 1 graine ou g pour 1000 graines	minimum 3 (de 11 à 300 graines chacun)
<i>Mode de pollinisation</i>	<i>Pollinisation</i>		
<i>Mode de dispersion des diaspores</i>	<i>Dispersion</i>		
<i>Mode de reproduction végétative</i>	<i>Clonalité</i>		
<i>Cycle de vie</i>	<i>Cycle</i>		
<b>Mode de pollinisation</b>	<b>Clonalité</b>		
anémogame	Absence de reprod. végétative		
autogame			
entomogame	Reprod. Végétative aérienne:	par stolons	
mixte		par tallage (graminées cespiteuses)	
apogame	Reprod. Végétative souterraine :	par tubercule	
		par bulbe	
		par rhizome	
<b>Mode de dispersion</b>	<b>Cycle de vie</b>		
anémochoire	annuel		
barochoire	Pérenne ou bisannuel		
exozoochoire			
myrmécochoire			
autre			



## ANNEXE 6

### Complément relatif aux analyses multivariées sur les espèces en 2003 (dispositif de 18 parcelles)

Cercle de corrélation des traits (hauteur, SLA et LDMC) et projection des 18 parcelles dans le plan 1-2 de l'analyse de co-inertie [esp x parcelles] x [esp x traits] réalisée sur 20 espèces de graminées en 2003. Inertie Axe 1 : 79.5 % ; axe 2 : 18.8 %. Les parcelles appartenant à des modes d'utilisation différents sont indiquées par des couleurs différentes.



## ANNEXE 7

## Compléments relatifs aux analyses multivariées sur les espèces en 2004 (dispositif de 18 parcelles)

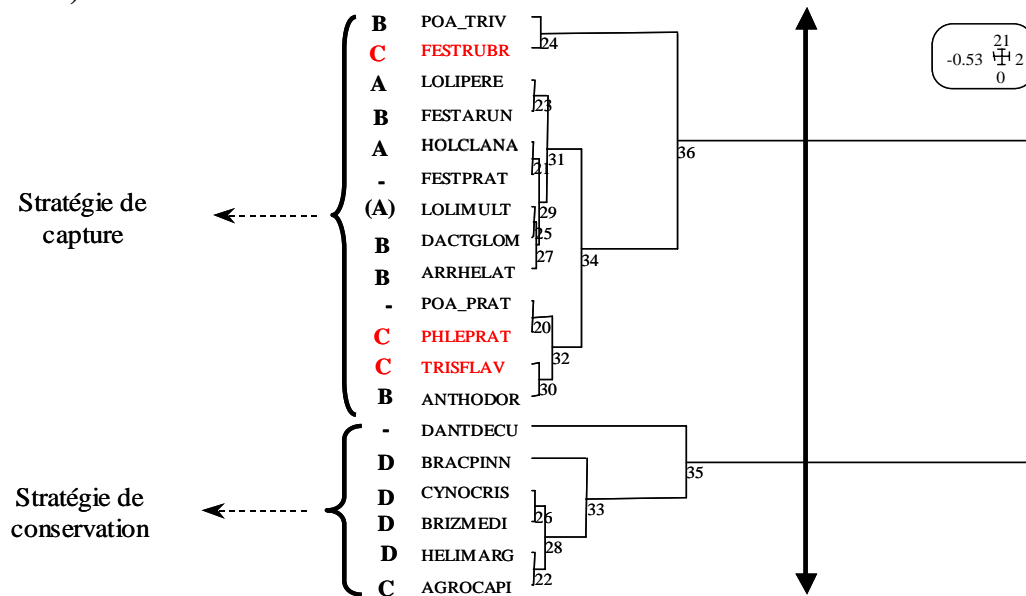


Figure 1 : CAH réalisée à la suite d'une ACP 3 traits sur 19 espèces de graminées en 2004. Les correspondances (types et stratégies associées) entre cette typologie et la typologie obtenue sur la collection sont précisées sur la gauche du graphique. Les espèces signalées en rouge ne correspondent pas aux stratégies indiquées. Inertie Axe 1 : 63.5 % ; axe 2 : 23.3 % ; axe 3 : 13.3 %. Corrélations (Pearson) entre traits et coordonnées des espèces sur les axes : Axe 1 : LDMC \*\*\*,  $r = 0.86$  ; hauteur \*\*\*,  $r = -0.83$  ; SLA \*\*\*,  $r = -0.70$  ; Axe 2 : SLA \*\*\*,  $r = -0.71$  ; Axe 3 : LDMC \*,  $r = -0.47$

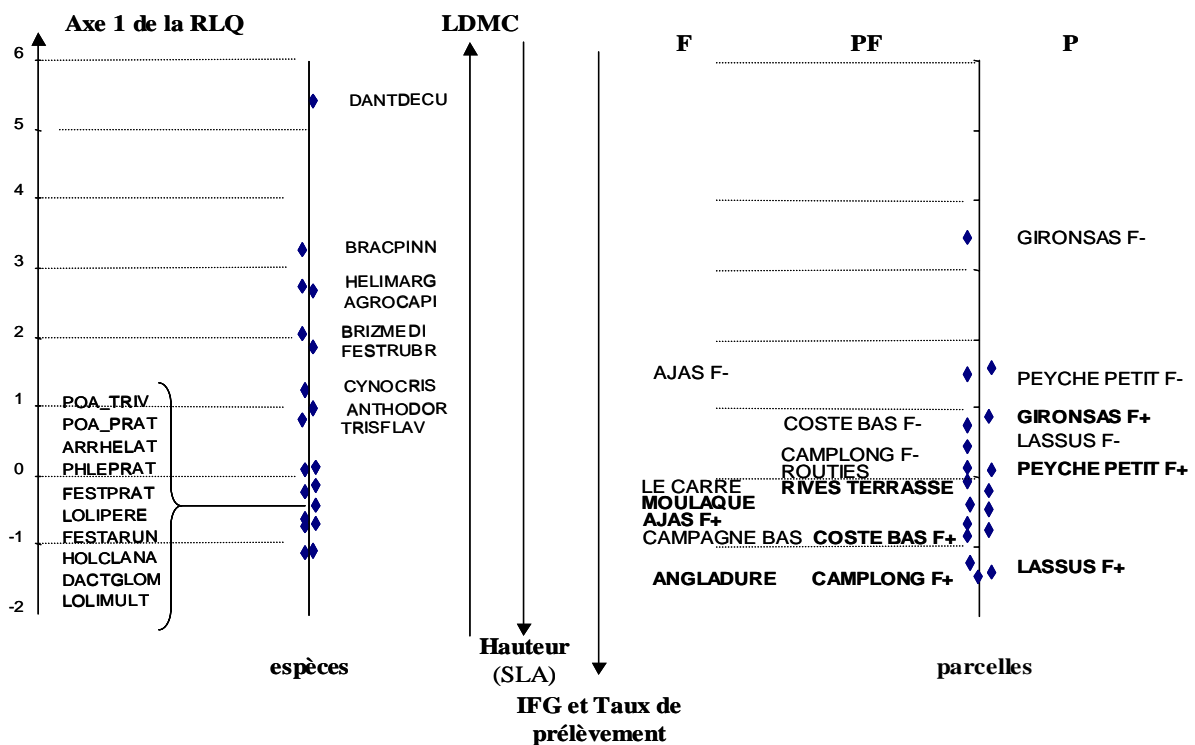


Figure 2 : Projection des 19 espèces de graminées et des 18 parcelles le long de l'axe 1 de la RLQ. Le sens de variation des trois traits végétatifs et des descripteurs des pratiques contribuant à la construction de cet axe sont également indiqués par des flèches. Les parcelles fertiles (+) sont mentionnées en gras. Axe 1 : 95.9 % ; Axe 2 : 4.1%. Corrélations (Pearson) traits avec le premier axe : LDMC \*\*\*,  $r = 0.93$  ; hauteur \*\*\*,  $r = -0.85$  ; SLA (a),  $r = -0.44$  ; Corrélations var. env. avec le premier axe : IFG \*\*\*,  $r = -0.84$  ; Taux \*\*\*,  $r = -0.82$  ; Date ns.

## ANNEXE 8

**Tableau 1 : Proportions relatives des 4 types définis sur la base de la LDMC en 2003, des 2 stratégies d'acquisition des nutriments et définition des 3 classes basées sur la proportion du « type dominant »** (Classe 1 : type A > 50% ; classe 2, en grisé : types A et B < 50% et B dominant ; classe 3 : types C et D > 50%). Le(s) type(s) dominant(s) est (sont) indiqué (s) en gras. Les traitements sont précisés pour information, les fertiles apparaissant en grisé.

Traitement		A	B	C	D	CLASSE TYPE DOMINANT	Capture (A+B)	Conservation (C+D)
F+	Angladure	<b>0.24</b>	<b>0.76</b>	0.00	0.00	2	<b>1.00</b>	0.00
F+	Moulaque	<b>0.44</b>	<b>0.53</b>	0.03	0.00	2	<b>0.97</b>	0.03
F+	Bt Ville Ajas +	<b>0.53</b>	0.47	0.00	0.00	1	<b>1.00</b>	0.00
F-	Le Carré	<b>0.32</b>	<b>0.67</b>	0.00	0.00	2	<b>1.00</b>	0.00
F-	Campagne Bas	<b>0.46</b>	<b>0.54</b>	0.00	0.00	2	<b>1.00</b>	0.00
F-	Bt Ville Ajas -	<b>0.42</b>	<b>0.41</b>	0.17	0.00	2	<b>0.83</b>	0.17
PF+	Camplong +	<b>0.55</b>	0.45	0.00	0.00	1	<b>1.00</b>	0.00
PF+	Rives Terrasse	<b>0.40</b>	<b>0.60</b>	0.00	0.00	2	<b>1.00</b>	0.00
PF+	Coste Bas +	<b>0.62</b>	0.34	0.04	0.00	1	<b>0.96</b>	0.04
PF-	Camplong -	<b>0.42</b>	<b>0.54</b>	0.04	0.00	2	<b>0.96</b>	0.04
PF-	Routies	<b>0.34</b>	<b>0.49</b>	0.12	0.05	2	<b>0.83</b>	0.17
PF-	Coste Bas -	0.12	0.35	<b>0.41</b>	<b>0.12</b>	3	0.48	<b>0.52</b>
P+	Gironsas +	<b>0.28</b>	<b>0.37</b>	0.34	0.00	2	<b>0.66</b>	0.34
P+	Peyche Petit +	<b>0.80</b>	0.07	0.13	0.00	1	<b>0.87</b>	0.13
P+	Lassus +	<b>0.05</b>	<b>0.89</b>	0.07	0.00	2	<b>0.93</b>	0.07
P-	Gironsas -	0.02	0.07	<b>0.75</b>	<b>0.16</b>	3	0.09	<b>0.91</b>
P-	Peyche Petit -	0.23	0.08	<b>0.42</b>	<b>0.27</b>	3	0.30	<b>0.70</b>
P-	Lassus -	0.01	0.46	<b>0.15</b>	<b>0.38</b>	3	0.47	<b>0.53</b>

**Tableau 2 : Proportions relatives des 4 types définis sur la base de la LDMC en 2004, des 2 stratégies d'acquisition des nutriments et définition des 3 classes basées sur la proportion du « type dominant »** (Classe 1 : type A > 50% ; classe 2, en grisé : types A et B < 50% et B dominant ; classe 3 : types C et D > 50%). Le(s) type(s) dominant(s) est (sont) indiqué (s) en gras. Les traitements sont précisés pour information, les fertiles apparaissant en grisé.

Traitement		A	B	C	D	CLASSE TYPE DOMINANT	Capture (A+B)	Conservation (C+D)
F+	Angladure	<b>0.18</b>	<b>0.82</b>	0	0	2	<b>1.00</b>	0
F+	Moulaque	<b>0.51</b>	0.43	0.05	0	1	<b>0.95</b>	0.05
F+	Bt Ville Ajas +	<b>0.59</b>	0.41	0	0	1	<b>1.00</b>	0
F-	Le Carré	<b>0.21</b>	<b>0.79</b>	0	0	2	<b>1.00</b>	0
F-	Campagne Bas	<b>0.28</b>	<b>0.71</b>	0.01	0	2	<b>0.99</b>	0.01
F-	Bt Ville Ajas -	<b>0.41</b>	<b>0.24</b>	0.31	0.04	2	<b>0.65</b>	0.35
PF+	Camplong +	<b>0.58</b>	0.42	0.01	0	1	<b>0.99</b>	0.01
PF+	Rives Terrasse	<b>0.56</b>	0.40	0.04	0	1	<b>0.96</b>	0.04
PF+	Coste Bas +	<b>0.72</b>	0.21	0.07	0	1	<b>0.93</b>	0.07
PF-	Camplong -	<b>0.25</b>	<b>0.58</b>	0.17	0	2	<b>0.83</b>	0.17
PF-	Routies	<b>0.23</b>	<b>0.68</b>	0.05	0.04	2	<b>0.91</b>	0.09
PF-	Coste Bas -	<b>0.33</b>	<b>0.38</b>	0.18	0.11	2	<b>0.71</b>	0.29
P+	Gironsas +	0.24	0.09	<b>0.67</b>	0	3	0.33	<b>0.67</b>
P+	Peyche Petit +	<b>0.72</b>	0.17	0.11	0	1	<b>0.89</b>	0.11
P+	Lassus +	<b>0.52</b>	0.23	0.25	0	1	<b>0.75</b>	0.25
P-	Gironsas -	0.04	0.08	<b>0.80</b>	<b>0.08</b>	3	0.13	<b>0.87</b>
P-	Peyche Petit -	0.26	0.10	<b>0.47</b>	<b>0.17</b>	3	0.36	<b>0.64</b>
P-	Lassus -	0.17	0.22	<b>0.40</b>	<b>0.21</b>	3	0.39	<b>0.61</b>

## ANNEXE 9

**Somme des abondances des espèces mesurées pour les traits quantitatifs en 2003 dans les trois « communautés » considérées (= formes de croissance).**

		graminées	dicots	rosettes
F+	Angladure	0.24	0.75	0.04
F+	Moulaque	0.88	0.09	0.03
F+	Bt Ville Ajas +	0.69	0.17	0.00
F-	Le Carré	0.68	0.16	0.05
F-	Campagne Bas	0.47	0.36	0.03
F-	Bt Ville Ajas -	0.70	0.21	0.05
PF+	Camplong +	0.58	0.17	0.06
PF+	Coste Bas +	0.57	0.27	0.08
PF+	Rives Terrasse	0.80	0.14	0.08
PF-	Camplong -	0.71	0.21	0.16
PF-	Coste Bas -	0.40	0.33	0.22
PF-	Routies	0.40	0.49	0.39
P+	Gironsas +	0.70	0.29	0.18
P+	Peyche Petit +	0.75	0.08	0.03
P+	Lassus +	0.85	0.08	0.02
P-	Gironsas -	0.43	0.39	0.23
P-	Peyche Petit -	0.45	0.46	0.23
P-	Lassus -	0.40	0.41	0.31

## ANNEXE 10

**Dates d'exploitation (moyennes des 4 années), dates de floraison et de maturation des graines communautaires calculées en 2003.** Les valeurs communautaires sont calculées à l'échelle des graminées, de l'ensemble des dicotylédones et de la communauté entière. En gras sont indiquées les dates de (première) fauche pour les parcelles F et PF. Les dates des différents pâturages sont indiquées pour les pacages.

	exploitation 1	exploitation 2	exploitation 3	Floraison graminées	Mat. graines	Floraison dicots	Mat. graines	Floraison toutes espèces	Mat. graines
Angladure	<b>10/6</b>			24/5	19/6	23/4	2/7	29/4	29/6
Moulaque	<b>13/6</b>			30/5	19/6	9/5	25/6	28/5	20/6
Ajas F+	<b>20/6</b>			30/5	19/6	1/5	23/6	25/5	20/6
Le Carré	<b>8/6</b>			25/5	17/6	1/5	30/6	20/5	20/6
Campagne Bas	<b>10/6</b>			27/5	19/6	14/5	1/7	22/5	24/6
Ajas F-	<b>20/6</b>			30/5	22/6	8/5	25/6	25/5	22/6
Camplong F+	21/4	<b>22/7</b>		3/6	18/6	27/4	12/6	24/5	16/6
Coste Bas F+	9/4	<b>27/6</b>		26/5	16/6	29/4	18/6	17/5	17/6
Rives Terrasse	23/4	<b>25/7</b>		31/5	18/6	26/5	2/7	30/5	20/6
Camplong F-	21/4	<b>22/7</b>		30/5	17/6	25/4	4/7	22/5	21/6
Coste Bas F-	9/4	<b>27/6</b>		23/5	24/6	9/5	29/6	15/5	26/6
Routies	25/4	<b>27/7</b>		23/5	15/6	8/5	1/7	14/5	24/6
Gironsas F+	2/6	27/9		14/6	29/6	8/6	9/7	12/6	2/7
Peyche Petit F+	10/5	22/7	2/9	7/6	23/6	11/5	28/6	5/6	23/6
Lassus F+	8/5	20/7	20/10	4/6	22/6	10/5	3/7	2/6	23/6
Gironsas F-	2/6	27/9		12/6	4/7	17/5	30/6	29/5	2/7
Peyche Petit F-	10/5	22/7	2/9	12/6	14/7	28/5	10/7	3/6	11/7
Lassus F-	8/5	20/7	20/10	29/6	10/8	12/5	26/6	4/6	18/7

## ANNEXE 11

### Dates des prélèvements effectués en 2004 pour estimer la biomasse disponible avant chaque exploitation (estimation du taux de prélèvement).

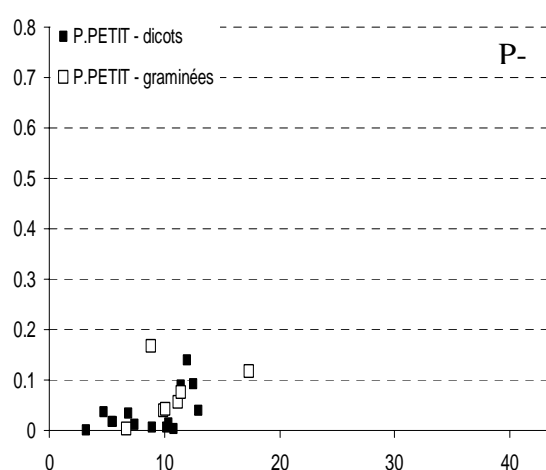
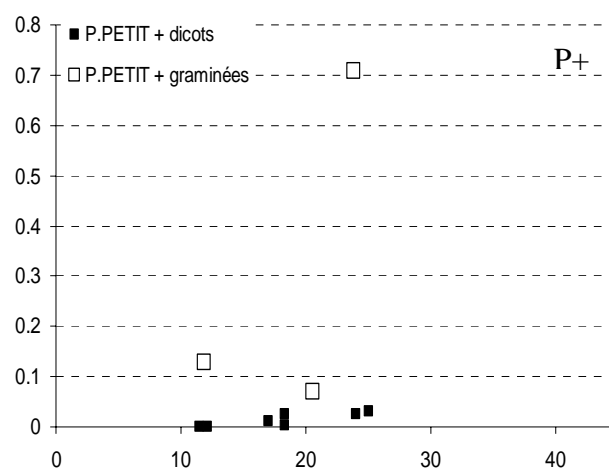
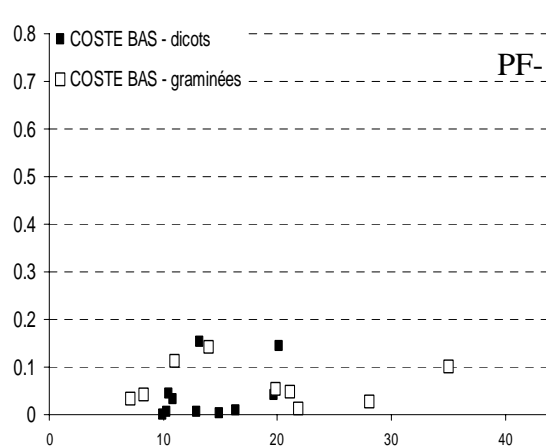
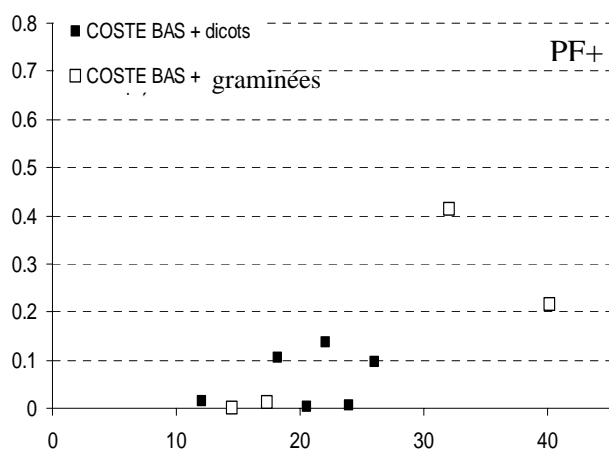
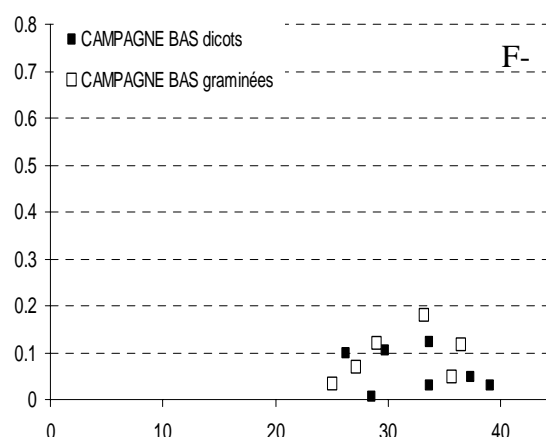
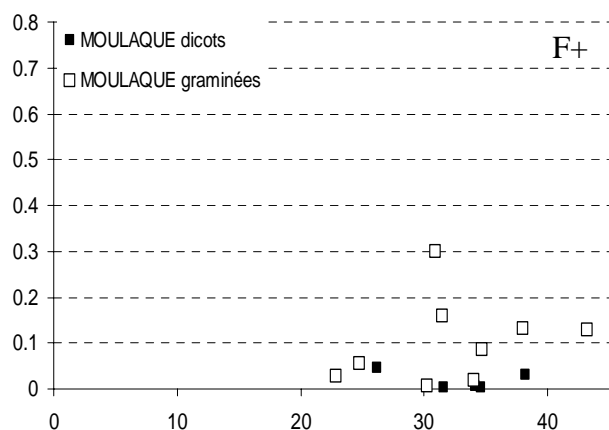
Les traitements sont indiqués dans la première colonne, les parcelles les plus fertiles étant précisées en gris. Les chiffres en gras correspondent pour chaque mode à l'exploitation pour laquelle la biomasse disponible est la plus forte. Au sein des pacages, deux parcelles n'ont pas pu être mesurées avant la troisième exploitation ; par défaut, la biomasse disponible maximale est celle obtenue avant le deuxième pâturage.

NB : Lorsque l'on considère la première exploitation de l'année (cf fauche dans les prés de fauche de fond de vallée), les sommes de température comme les dates en jours juliens sont exprimées depuis le 1<sup>er</sup> février (repère de démarrage de la végétation à la fin de l'hiver). Pour les autres exploitations (fauche dans les PF et deuxième ou troisième pâturage pour les P), c'est le temps écoulé depuis la précédente exploitation qui est pris en compte.

		<i>Dates calendaires</i>	<i>Dates (en jours juliens)</i>	Somme de Température (en °C.jours depuis le 1er février)	<i>Dates calendaires</i>	<i>Dates (en jours juliens)</i>	Σ T° (en °C.jours depuis la précédente exploitation)	<i>Dates calendaires</i>	<i>Dates (en jours juliens)</i>	Σ T° (en °C.jours depuis la précédente exploitation)
		<b>1ère exploitation</b>			<b>2ème exploitation</b>			<b>3ème exploitation</b>		
F+	Angladure	<b>25/05/04</b>	<b>145</b>	<b>824</b>	24/08/04	92	1533			
F+	Moulaque	<b>07/06/04</b>	<b>159</b>	<b>1024</b>						
F+	Ajas F+	<b>14/06/04</b>	<b>166</b>	<b>1146</b>	03/09/04	81	1384			
F-	Le Carré	<b>01/06/04</b>	<b>153</b>	<b>929</b>	24/08/04	84	1428			
F-	Campagne Bas	<b>07/06/04</b>	<b>160</b>	<b>1024</b>	24/08/04	77	1333			
F-	Ajas F-	<b>15/06/04</b>	<b>167</b>	<b>1162</b>						
PF+	Camplong F+	04/05/04	125	576	<b>12/07/04</b>	<b>69</b>	<b>1022</b>			
PF+	Coste Bas F+	04/05/04	125	576	<b>12/07/04</b>	<b>69</b>	<b>1022</b>			
PF+	Rives Terrasse	04/05/04	125	576	<b>12/07/04</b>	<b>69</b>	<b>1022</b>			
PF-	Camplong F-	27/04/04	118	522	<b>12/07/04</b>	<b>76</b>	<b>1076</b>			
PF-	Coste Bas F-	04/05/04	125	576	<b>12/07/04</b>	<b>69</b>	<b>1022</b>			
PF-	Routies	05/05/04	126	539	<b>12/07/04</b>	<b>68</b>	<b>1059</b>			
P+	Gironsas F+	26/05/04	147	839	<b>28/06/04</b>	<b>33</b>	<b>537</b>	03/09/04	67	1154
P+	Peyche Petit F+	26/04/04	117	511	24/05/04	28	298	<b>24/08/04</b>	<b>92</b>	<b>1548</b>
P+	Lassus F+	10/05/04	131	622	<b>25/07/04</b>	<b>76</b>	<b>1206</b>			
P-	Gironsas F-	25/05/04	145	824	28/06/04	35	552	<b>03/09/04</b>	<b>67</b>	<b>1154</b>
P-	Peyche Petit F-	26/04/04	117	511	24/05/04	28	298	<b>24/08/04</b>	<b>92</b>	<b>1548</b>
P-	Lassus F-	08/05/04	129	604	<b>25/07/04</b>	<b>78</b>	<b>1224</b>			

## ANNEXE 12

**Distribution (abondances relatives) des valeurs de hauteur végétative spécifiques (en cm) en 2003 dans chaque traitement.**



Les traitements sont ordonnés de haut en bas en fonction du gradient d'utilisation dans l'ordre suivant : prés de fauche (F), prés de fauche pâturés (PF) et pacages (P). La colonne de gauche correspond aux traitements les plus fertiles, celle de droite aux moins fertiles. Chaque carré représente une espèce (ou population). Les graminées (et autres graminoides tels que Carex et Luzules) sont représentées en blanc, les autres espèces en noir. Une seule parcelle est représentée par traitement. La somme des abondances de chaque parcelle est égale à 1.

## ANNEXE 13 : Lettre d'accompagnement du questionnaire d'enquête

Equipe ORPHEE  
 UMR ARCHE "AgRosystèmes Cultivés et HERbagers"  
 INRA - Centre de recherches de Toulouse  
 Chemin de Borde-Rouge  
 BP 27  
 31326 CASTANET-TOLOSAN Cedex

Objet : Enquête « Outils d'évaluation des surfaces en herbe pérennes :  
 Etat des lieux et attentes des utilisateurs »

Madame, Monsieur,

Nous vous adressons un questionnaire d'enquête relatif à **l'utilisation d'outils et de méthodes d'évaluation des surfaces en herbe pérennes**<sup>127</sup>. Cette enquête s'inscrit dans le cadre du projet européen VISTA<sup>128</sup> initié fin 2002. L'une des activités de ce projet est centrée sur le **développement de nouveaux outils d'évaluation des végétations herbacées naturelles à des fins agricoles et/ou environnementales**. A ce titre, notre équipe teste actuellement une **nouvelle approche** de la végétation, dérivée de l'écologie et faisant appel à des caractéristiques mesurables, simples et fonctionnelles des plantes. Afin de créer des outils qui répondent aux attentes des futurs utilisateurs, nous souhaitons effectuer un **état des lieux** préalable via la présente enquête.

L'objectif de cette enquête est double:

- **Connaître vos pratiques** d'expertise ou de conseil, en spécifiant les méthodes que vous utilisez
- **Identifier une demande potentielle d'outils** qui seraient utiles pour votre activité. Il peut s'agir de la création de nouveaux outils ou d'amélioration / adaptation de ceux déjà disponibles.

Cette enquête s'adresse à des **acteurs du développement**, que leur action soit de **nature agronomique et/ou environnementale**. **Vous avez été identifié comme tel ou comme personne susceptible de diffuser ce questionnaire à des personnes plus directement concernées**. Merci de le leur faire parvenir.

Ce questionnaire est structuré en **trois parties** correspondant, dans l'ordre, à :

- Vous et votre activité sur les surfaces en herbe pérennes (fonction et missions)
- Vos méthodes pour caractériser ce type de milieu
- Vos critiques vis-à-vis des méthodes utilisées ainsi que vos attentes sur ce sujet

Les résultats de l'enquête seront présentés lors du colloque international qui se tiendra à Toulouse au terme du projet VISTA (fin 2005). Ils feront également l'objet d'une publication.

*Nous désirons disposer de vos coordonnées précises<sup>129</sup> sur le questionnaire afin de pouvoir vous contacter ultérieurement, pour obtenir des précisions éventuelles sur vos réponses et/ou pour réaliser des entretiens (deuxième phase de l'enquête). Par souci de confidentialité, l'identité des personnes enquêtées ne sera pas révélée lors de la diffusion des résultats et les questionnaires remplis demeureront exclusivement au sein de l'équipe de recherche qui exploite cette enquête.*

Le succès de cette enquête repose sur un fort taux de retour des questionnaires ainsi que sur le fait que l'ensemble des questions posées seront effectivement renseignées. **Nous vous remercions donc par avance de remplir ce questionnaire dans sa totalité et de nous le renvoyer.**

Cordialement,

<sup>127</sup> Par « surfaces en herbe pérennes », nous entendons les prairies semées ayant évolué depuis vers une végétation « naturelle » (prairies de longue durée), les prairies naturelles, les estives et les parcours à dominante herbacée.

<sup>128</sup> Vulnerability of Ecosystem Services to Land Use Change in Traditional Agricultural Landscapes

<sup>129</sup> adresse postale + mail ou numéro de téléphone



## ANNEXE 14 : Questionnaire d'enquête postale (4 pages)

**ENQUETE : Outils d'évaluation des surfaces en herbe pérennes :  
Etat des lieux et attentes des utilisateurs**

Nom et prénom : ..... Sexe : ..... Année de naissance : .....  
 Organisme d'appartenance : ..... Adresse : .....  
 Niveau d'étude : ..... Dernier diplôme obtenu : .....  
 N° du questionnaire (cadre réservé aux enquêteurs) : ..... N° de téléphone : ..... Mail : .....

**I. Vos fonctions et vos missions**
**A. Votre fonction (cadre général):**
**1. Quel est l'intitulé de votre fonction ?**

.....

**2. Dans votre fonction, quelle est la part de temps consacrée aux surfaces en herbe ?**

un plein temps       un mi-temps       un quart de temps ou moins

**3. Pouvez-vous décrire votre activité sur ces surfaces en herbe en utilisant le tableau suivant ?**

	Agronomique	Environnemental(e)	Détaillez, si possible
Expertise ( <i>diagnostic</i> )			
Conseil ( <i>fait suite à une expertise</i> )			
Autre (précisez)			

**4. Généralement, votre activité répond à une demande (précisez si possible):**

privée individuelle (un éleveur, etc) : .....  
 privée collective (groupe d'éleveurs, etc) : .....  
 publique : .....

**5. Cette demande fait-elle suite à (précisez si possible) :**

un projet de développement local : .....  
 une procédure administrative (nationale ou européenne) : .....  
 autre : .....

**B. Votre activité : caractéristiques des surfaces en herbe qui vous concernent**
**6. Quelle est la part de temps passé sur chaque type de surface en herbe sur lequel vous intervenez (colonne de gauche) ?**

Pour chaque type de surface qui vous concerne, indiquez (en cochant les cases correspondantes) le type d'élevage qui le valorise.

Temps passé (%)		bovin lait	ovin lait	caprin lait	bovin viande	ovin viande
	prairies semées de longue durée					
	prairies naturelles					
	estives					
	parcours					
<b>100 %</b>						

**7. Vous intervenez en zone :**

de plaine       de collines ou de coteaux       de montagne

**8. Parmi les enjeux suivants, quels sont ceux qui s'appliquent aux surfaces en herbe qui vous concernent ?**

Dans un premier temps, pour chaque type de surface, indiquez ces enjeux en cochant les cases correspondantes.

Dans un deuxième temps, toujours pour chaque type de surface, précisez parmi les enjeux choisis les deux plus importants (1 représentant l'enjeu le plus fort, 2 le second).

	prairies semées de longue durée	prairies naturelles	estives	parcours
Une valorisation des produits issus de ces surfaces				
Une ressource fourragère importante dans la zone				
Le maintien de milieux ouverts				
Un rôle <u>agro-environnemental</u> (biodiversité, protection des sols, protection de l'eau, etc)				
Des surfaces <u>primables</u>				
Autre (précisez)				

## II. Caractérisation des surfaces en herbe sur lesquelles vous travaillez : Types de description et méthodes utilisés

9. Pour caractériser ces surfaces, effectuez-vous de façon régulière et fréquente :

- un travail de terrain
- un travail sur photos (aériennes, satellitaires ou autres)
- autre (enquêtes, rapports, cartes, etc) : précisez .....

10. Précisez l'ordre de grandeur, en hectare, d'une surface moyenne en herbe faisant l'objet d'un diagnostic?

- moins de 3 ha
- 3 à 10 ha
- plus de 10 ha

### A. Description de la végétation:

#### Description botanique :

11. Afin d'établir un relevé botanique, utilisez-vous :

- une méthode sans prélèvement oui  non   
si oui, laquelle ?

- points quadrats (cf. Daget et Poissonet avec tige « baionnette » et transect)
- autre (précisez) .....

- une méthode faisant appel à des prélèvements oui  non   
si oui, laquelle ?

- « méthode des poignées » (cf. De Vries avec rangs des espèces dominantes)
- prélèvement de biomasse pour abondances pondérales
- autre (précisez) .....

12. Dans votre relevé botanique, vous intéressez-vous :

- à l'ensemble des espèces présentes (liste exhaustive)
- aux espèces dominantes
- aux espèces indicatrices

13. Quelles informations intégrez-vous dans votre relevé ?

- Présence/absence
- Fréquences
- Abondances relatives (pondérales ou recouvrement)

14. Décrivez-vous la végétation à l'aide d'une typologie préétablie ? oui  non

Si oui, sur quels critères est-elle basée ?

- Espèces caractéristiques et/ou dominantes
- Faciès de végétation
- Physionomie
- Autre (précisez) .....

#### Caractéristiques agronomiques :

15. Pour estimer la quantité de biomasse produite/le rendement, quelle méthode utilisez-vous ?

- Observations visuelles
- Prélèvements + pesées
- Mesures de hauteur d'herbe
- Autre (précisez) .....

16. Pour estimer la qualité de l'herbe (digestibilité, etc), quelle méthode utilisez-vous ?

- Prélèvements et analyses
- Tables de référence ou abaques + Repères phénologiques
- Connaissances empiriques
- Autre (précisez) .....

### B. Description des facteurs influant sur la végétation :

#### Fertilité du milieu :

17. Comment l'estimez-vous ?

- Analyses de sol : différents éléments minéraux (N, P, K, C...)
- Analyses de plantes : différents éléments minéraux sur plante entière
- Suivi des actions de fertilisation (apports réalisés par les éleveurs)
- Autre (précisez) .....

**Activités humaines (Utilisation des surfaces en herbe par l'Homme) :**

18. Parmi les activités humaines présentes sur ces surfaces, quelles sont celles que vous prenez en compte ?

- Utilisation agricole (fauche, pâturage, écobuage...)  
 Tourisme (sentiers de randonnée, etc)  
 Autre (précisez) .....

19. Si les surfaces que vous étudiez font l'objet d'une utilisation agricole, quelles sont les informations que vous recueillez pour caractériser leur régime (intensité, fréquence, dates...)?

- Enregistrement des pratiques de fauche et/ou de pâturage de façon exhaustive (calendriers)  
 Evaluation des refus ou du niveau de dégradation des surfaces liées à l'action de troupeaux  
 Enregistrement des pratiques d'écobuage  
 Autre (précisez) .....

**Autres facteurs agissant sur la végétation que vous cherchez à caractériser :**

20. Quels sont-ils et comment les décrivez-vous (précisez les méthodes utilisées) ?

- Actions de la faune sauvage : .....  
 Alimentation en eau (pluviométrie, présence de source, neige...) : .....  
 Température (gel, données météo classiques...) : .....  
 Altitude, topographie (pente, exposition...) : .....  
 Géologie + pédologie (nature du sol, texture, pH...) : .....  
 Autre (précisez) : .....

**III. Critiques et attentes relatives aux méthodes d'évaluation des surfaces en herbe****A. Intérêts et limites des différentes méthodes existantes**

21. Appréciation, qualités et limites des méthodes que vous utilisez actuellement :

Placez dans les différentes colonnes le(s) type(s) de description (relatif à la botanique, aux caractéristiques agronomiques, à la fertilité, aux activités humaines ou aux autres facteurs) ainsi que les intitulés des méthodes que vous utilisez pour caractériser les surfaces en herbe. Les méthodes sont indiquées en italique dans la partie précédente « II. Caractérisation des surfaces... ». Cochez ensuite les cases correspondantes pour chaque méthode.

<i>Exemple</i>							
Type de description	<i>Botanique</i>						
Méthode	Prélèvement de biomasse						
<b>Appréciation</b>							
Satisfait	X						
Moyennement satisfait							
Pas satisfait							
<b>Qualités</b>							
Rapide							
Simple							
Précise	X						
Peu coûteuse	X						
Utilisable par des non-spécialistes							
Autre (précisez dans chaque case)	<i>objective</i>						
<b>Limites</b>							
Trop de temps nécessaire	X						
Complicquée/ complexe							
Peu précise							
Coûteuse							
Utilisable par des spécialistes uniquement	<i>Connaissances botaniques nécessaires</i>						
Autre (précisez dans chaque case)							



## ANNEXE 15

**Exemples de réponses recodées sur les méthodes utilisées** (les réponses « autres » du questionnaire initial apparaissent en gras)

Question n°9: *Pour caractériser les surfaces, effectuez-vous:*

- un travail de terrain
- un travail sur photos
- **un travail sur enquêtes, rapports, cartes**
- **autre type de travail/support**

Question n°11 : *Afin d'établir un relevé botanique, utilisez-vous :*

- une méthode sans prélèvement du type:
  - Points quadrats
  - **Estimation visuelle empirique (type tour de parcelle)**
  - **Estimation visuelle avec méthode i.e. faisant appel à une surface d'échantillonnage définie (cerceau, anneau, quadrat, aire minimale ou typologie)**

Question n° 15 : *Estimation de la quantité d'herbe produite/disponible :*

- Observations visuelles (= méthode empirique)
- Prélèvements et pesées
- Mesures de hauteur d'herbe
- **Utilisation de normes (temps \* besoins, cubage récolte, dires d'agriculteurs ...)**
- **Utilisation/référence à des typologies avec une entrée végétation (Florasy, VP)**

Question n° 16 : *Estimation de la qualité de l'herbe :*

- Prélèvements et analyses
- Tables de référence ou abaques + repères phénologiques
- Connaissances empiriques
- **Indicateurs troupeau (tank à lait, croissance des élèves, ...)**
- **Indicateur végétation (espèces indicatrices, indices spécifiques)**

Question n° 17 : *Estimation fertilité :*

- Analyse éléments minéraux du sol
- Analyse de plantes (indices de nutrition et diagnostic foliaire)
- Suivi des actions de fertilisation
- **Indicateurs végétation (indices d'Ellenberg, écologie des espèces)**
- **Autres (pédologie-géologie, etc)**

Question n° 18 : *Caractérisation des activités humaines :*

- Utilisation agricole
- Tourisme
- **Activités concernant la faune sauvage (chasse, protection)**
- **Autres activités (sylviculture, productions annexes, patrimoine, voisinage, protection/conservation)**

Question n° 19 : *Caractérisation du type d'activité agricole (régime, etc) :*

- Enregistrement des pratiques de fauche et pâturage (calendriers, surfaces, chargements...)
- Evaluation des refus ou du niveau de dégradation
- Enregistrement des pratiques d'écobuage
- **Enregistrement des techniques d'entretien (désherbage, broyage, interventions phytosanitaires, ...)**
- **Histoire culturelle (long terme)**

---

## ANNEXE 16

### Recodage de la question n°28 sur les besoins en matière d'outils

**Variable 1** : Expression d'un besoin :

- Besoin défini
- Besoin exprimé mais non défini clairement
- Pas de besoin
- Absence de réponse

**Variable 2** : Type d'outil recherché :

- outil relatif au sol et/ou à la fertilité
- outil relatif aux relevés botaniques
- outil relatif à la dégradation de la végétation, au contrôle de sa dynamique
- outil relatif à l'évaluation de la production, croissance de la biomasse
- outil relatif à la qualité/valeur nutritive de la biomasse
- outil relatif à la cartographie de la végétation
- outil relatif à l'utilisation de l'herbe, aux pratiques

**Variable 3** : Qualités recherchées pour ces outils :

- simplicité d'utilisation
- rapidité d'exécution
- généralisation ou au contraire adaptation locale (en fonction du contexte géographique, pédologique, climatique, de la végétation)
- précision/standardisation

## ANNEXE 17

**Proportion (%) de destinataires contactés, de répondants par rapport à notre échantillon total et surface de surfaces toujours en herbe (STH) dans chaque région par rapport à l'ensemble du territoire français (Surface Agricole Utile, SAU).**

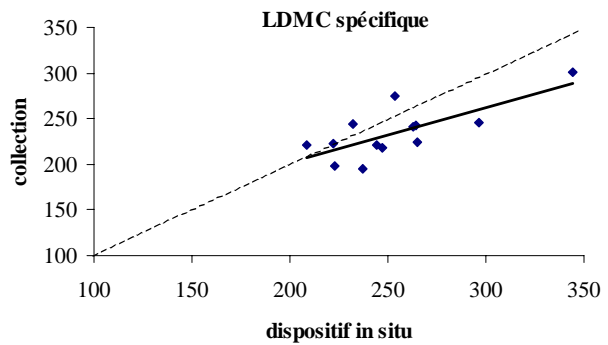
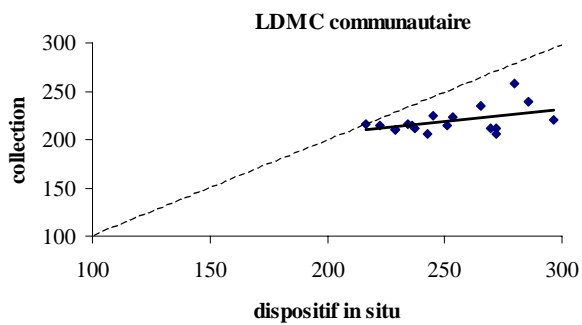
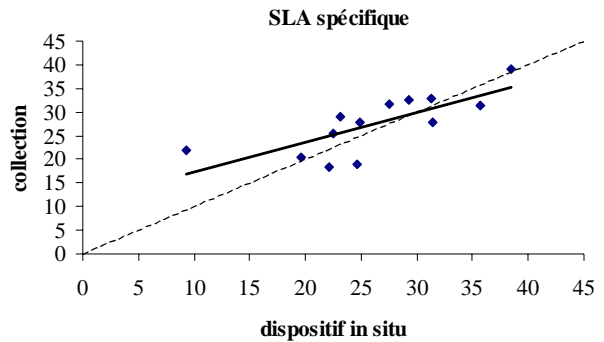
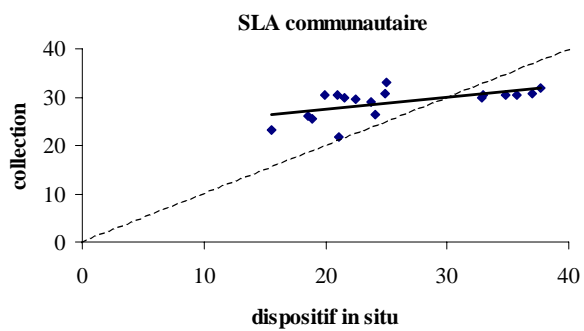
Les régions sont classées par ordre décroissant de proportion de STH par rapport à la SAU nationale. En grisé, les 10 régions ayant le plus répondu.

Région	% destinataires	% répondants	% STH région/SAU nationale
Auvergne	4.4	4.9	10.3
Midi-Pyrénées	32.2	28.2	8.8
Rhône Alpes	5.0	8.7	8.7
Bourgogne	2.6	4.9	8.0
Basse-Normandie	2.2	5.8	7.1
Limousin	3.7	4.9	6.8
Pays de la Loire	4.7	4.9	6.2
Provence-Alpes Côte-d'Azur	2.1	1.9	5.3
Lorraine	2.0	2.9	4.8
Aquitaine	10.5	1.9	4.8
Languedoc Roussillon	6.0	6.8	4.6
Franche Comté	1.3	1.0	4.3
Centre	3.0	1.0	3.1
Champagne ardennes	1.2	1.9	2.9
Corse	0.9	0.0	2.6
Bretagne	5.0	5.8	2.5
Poitou-Charentes	3.3	3.9	2.4
Haute-Normandie	1.4	1.9	2.4
Nord pas de Calais	2.2	4.9	1.9
Picardie	1.6	1.0	1.7
Alsace	0.5	0.0	0.8
Ile de France	3.8	1.9	0.2

## ANNEXE 18

**Comparaisons entre valeurs de traits issues de la collection (conditions non limitantes) et de mesures *in situ* (dispositif de 18 parcelles en 2003).**

Les valeurs communautaires intègrent les abondances mesurées *in situ*. Les valeurs communautaires sont présentées dans les graphiques de gauche, les valeurs spécifiques dans celui de droite. Dans les deux cas, les valeurs issues du dispositif *in situ* sont indiquées en abscisse, celles de la collection en ordonnée. Treize espèces sont intégrées dans les différents calculs. La droite en pointillés représente la bissectrice du premier cadran. La droite de régression linéaire est indiquée en trait plein.





## ANNEXE 19

**Espèces dominantes dans chaque parcelle du dispositif de 18 parcelles en 2003.**

Les dicotylédones sont indiquées en gras. La colonne de gauche correspond aux deux dominantes de la communauté (cf abondances relatives précisées pour chaque espèce), celle de droite correspond, dans le cas où il existe des différences, aux deux graminées dominantes.

	Deux espèces dominantes		Deux graminées dominantes		
F+	<b>Angladure</b>	<b>Chaerophyllum aureum</b>	<b>0.66</b>	Poa trivialis	0.10
		Poa trivialis	0.10	Dactylis glomerata	0.08
F+	<b>Moulaque</b>	Lolium perenne	0.29		
		Poa trivialis	0.15		
F+	<b>Bt Ville Ajas +</b>	Lolium multiflorum	0.21		
		Dactylis glomerata	0.18		
F-	<b>Le Carré</b>	Arrhenatherum elatius	0.22		
		Dactylis glomerata	0.15		
F-	<b>Campagne Bas</b>	Dactylis glomerata	0.15	Dactylis glomerata	0.15
		<b>Trifolium pratense</b>	<b>0.10</b>	Holcus lanatus	0.10
F-	<b>Bt Ville Ajas -</b>	Lolium perenne	0.22		
		Agrostis capillaris	0.12		
PF+	<b>Camplong +</b>	Dactylis glomerata	0.22		
		Holcus lanatus	0.17		
PF+	<b>Coste Bas +</b>	Holcus lanatus	0.32		
		Dactylis glomerata	0.17		
PF+	<b>Rives Terrasse</b>	Holcus lanatus	0.25		
		Dactylis glomerata	0.23		
PF-	<b>Camplong -</b>	Holcus lanatus	0.24		
		Dactylis glomerata	0.23		
PF-	<b>Coste Bas -</b>	<b>Centaurea nigra</b>	<b>0.12</b>	Festuca rubra	0.11
		<b>Plantago lanceolata</b>	<b>0.11</b>	Anthoxanthum odoratum	0.09
PF-	<b>Routies</b>	<b>Picris hieracioides</b>	<b>0.15</b>	Holcus lanatus	0.09
		<b>Centaurea nigra</b>	<b>0.13</b>	Dactylis glomerata	0.09
P+	<b>Gironsas +</b>	Dactylis glomerata	0.24		
		Agrostis capillaris	0.22		
P+	<b>Peyche Petit +</b>	Holcus lanatus	0.59		
		Agrostis capillaris	0.11		
P+	<b>Lassus +</b>	Dactylis glomerata	0.74		
		Phleum pratense	0.04		
P-	<b>Gironsas -</b>	Festuca rubra	0.18		
		Agrostis capillaris	0.12		
P-	<b>Peyche Petit -</b>	Festuca rubra	0.15	Festuca rubra	0.15
		<b>Centaurea nigra</b>	<b>0.13</b>	Holcus lanatus	0.11
P-	<b>Lassus -</b>	Molinia coerulea	0.17	Molinia coerulea	0.17
		<b>Plantago lanceolata</b>	<b>0.14</b>	Dactylis glomerata	0.11

# AGROECOLOGICAL CHARACTERISATION OF VEGETATION OF NATURAL GRASSLANDS IN RESPONSE TO AGRICULTURAL PRACTICES.

CONTRIBUTION TO THE CONSTRUCTION OF DIAGNOSTIC TOOLS.

## Abstract

Natural grasslands represent in France a significant part of the total agricultural surface. These ecosystems are multifunctional (agricultural and environmental role). These ecosystems, constituted mainly of grasses, are maintained in a state of dynamic balance by the farmers' practices (fertilization, use by mowing and/or grazing). Practices modify the plant communities generating diversity between plots for different agricultural functions. These functions are associated with agronomic characteristics (production, quality of grass), gathered under the term of "use value". The specific intraplot diversity, coupled with interplot diversity, complexes the characterization and the management of natural grasslands. Relations between practices and community functioning remain unclear and difficult to represent simply. That is reflected in the level of the diagnosis tools used by professionals and land managers. The characterization of the grassland vegetation is thus important to construct new tools. The aim of this study is to test, in an agricultural context, the relevance of an approach from functional ecology, in order to understand plant community functioning via biological plants traits. The relevance of this approach is evaluated through two principal objectives: on the one hand, to understand ecological and agronomic functioning of the grassland plant communities in relation to the main factors acting on its dynamics (availability of mineral resources and use of grass). On the other hand, it aims to find out if this approach could be useful to identify indicators according to several criteria (specificity, sensitivity, robustness and easy application); these indicators will allow the definition of ways to construct simple, informative and generalizable tools.

Experiments were carried out in 2003 and 2004 on a study area of 18 agricultural plots located in the French Pyrenees. This *in situ* experimentation is representative of agricultural practices of the area. Plots are distributed according to two ecological gradients: fertility (N and P) and utilization (mode and regime).

Functional traits measurements related to the vegetative part of plants underlie the main mechanisms of vegetation response under two factors, in particular in response to the fertility gradient on communities structuring. Whatever the mode of use, the most fertile situations present a certain homogeneity (functional and specific composition, growth), in relation to the strong competition for light. The mode of use seems to play a more important role when the fertility is weak. Specific and functional diversities vary together and clearly increase from the most fertile plots to the low-fertility and grazed ones. The vegetative traits, in particular the height and the leaf dry matter content (LDMC), are relevant response traits (to the practices) and effect traits (on the use value). These traits are representative of the importance of the resources trade-off capture-conservation. This trade-off is involved both in the response to fertility and utilization. This convergence of response, linked to the dependence of fertility and utilization gradients, explains partly why it is difficult to dissociate their respective effects. Phenology, and more precisely the flowering date, is an indicator specifically linked to grass utilization and growth. Relative proportions of functional types of grasses, established through LDMC in conditions of non-limiting nutrition, enable classification of plots according to their agronomic characteristics measured *in situ*. They indicate variations of leaf digestibility and of biomass composition (leaf/stem ratio) at the maximum of production. Mineral nutrition indices remain the better indicators of the quantity produced at the maximum of biomass production and of the growth rate. These two simple and robust modes of the vegetation characterization are useful to organize the order in which the grasslands could be exploited, with respect to their characteristics. These results also provide relevant variables for simulation of production models. A survey, carried out to elucidate the users' practices of tools for diagnosis and their possible expectations, underlies the time constraint as an essential factor to consider. Fast and simple tools for users are thus necessary. The survey confirms the lack of tools allowing to link practices and use value. The functional characterization of the vegetation meets these expectations, facilitating the characterization of the vegetation while bringing information on its functioning. Ways of simplification of this approach are tested and discussed. Some tests must be extended to other agricultural situations (enlargement of the gradient of use pressure, other pedo-climatic situations...) in order to confirm the genericity of the method proposed.

**Key words :** *natural grasslands, functional ecology, agronomy, agricultural practices, mineral nutrition, utilization, use value, characterization of vegetation, diagnostic tools*

**CARACTERISATION AGROECOLOGIQUE DES VEGETATIONS PRAIRIALES NATURELLES**  
**EN REPONSE AUX PRATIQUES AGRICOLES.**  
*APPORTS POUR LA CONSTRUCTION D'OUTILS DE DIAGNOSTIC*

**Résumé**

Les prairies naturelles représentent en France une part importante de la surface agricole totale. Ces écosystèmes herbacés multifonctionnels et plurispécifiques, à dominante de graminées, sont maintenus en équilibre dynamique par les pratiques des agriculteurs (fertilisation, utilisation par la fauche et/ou le pâturage). Les pratiques modifient les communautés végétales et génèrent ainsi une diversité interparcellaire permettant de remplir des fonctions agricoles différentes. Ces fonctions sont associées à des caractéristiques agronomiques (production, qualité de l'herbe), rassemblées sous le terme « valeur d'usage ». La diversité spécifique intraparcellaire importante, couplée à la diversité interparcellaire, complexifie la caractérisation des prairies naturelles. De ce fait, les relations entre pratiques et fonctionnement du couvert végétal sont difficiles à établir. Cette difficulté se retrouve au niveau des outils de diagnostic utilisés par les professionnels du conseil agricole. Dans une optique de construction de nouveaux outils, la question de la caractérisation de la végétation prairiale est donc centrale. Ce travail se propose de tester, dans un contexte agricole, la pertinence d'une approche d'écologie fonctionnelle permettant de rendre compte du fonctionnement de la végétation via les traits biologiques des plantes. Cette pertinence est évaluée par rapport à deux principaux objectifs. Il s'agit, d'une part, d'améliorer la compréhension du fonctionnement écologique et agronomique de l'écosystème prairial en lien avec les principaux facteurs agissant sur sa dynamique (disponibilité des ressources minérales et utilisation de l'herbe). D'autre part, il s'agit de savoir si cette approche permet d'identifier des indicateurs répondant à différents critères (spécificité, sensibilité, robustesse et facilité d'utilisation) ; ces indicateurs devant servir de base pour définir des pistes pour la construction d'outils simples, informatifs et généralisables.

Les résultats de ce travail reposent sur 2 années d'expérimentation menées sur un dispositif de 18 parcelles agricoles (Pyrénées ariégeoises). Ce dispositif *in situ* est représentatif des pratiques agricoles de la zone. Les parcelles se répartissent suivant deux gradients écologiques : la fertilité (N et P) et l'utilisation (mode et régime). Les mesures de traits relatifs à la partie aérienne des plantes ont permis de rendre compte des principaux mécanismes de réponse de la végétation à ces deux facteurs, notamment de l'importance relative du gradient de fertilité sur la structuration des communautés. Quel que soit le mode d'utilisation, les situations les plus fertiles présentent une certaine homogénéité (composition fonctionnelle et spécifique, croissance), en lien avec la forte compétition pour la lumière. Le mode d'utilisation semble jouer un rôle plus important lorsque la fertilité est faible. Les diversités spécifique et fonctionnelle varient conjointement et augmentent nettement depuis les parcelles fertiles vers les pacages peu fertiles. Les traits végétatifs, en particulier la hauteur et la teneur en matière sèche des feuilles (LDMC), se révèlent être des traits pertinents de réponse aux pratiques et d'effet sur la valeur d'usage. Ces traits rendent compte de l'importance du trade-off capture-conservation des ressources, impliqué à la fois dans la réponse à la fertilité et à l'utilisation. Cette convergence de réponse, en lien avec le couplage partiel des gradients étudiés, explique en partie pourquoi il est difficile de dissocier les effets respectifs des 2 facteurs. La phénologie apparaît comme un indicateur spécifique de l'utilisation et de la dynamique de croissance. Les proportions relatives des types de graminées, établis sur la base de la LDMC en conditions non limitantes, permettent de classer efficacement les parcelles en fonction de leurs caractéristiques agronomiques mesurées *in situ*. Elles rendent ainsi compte des variations de digestibilité des limbes ou de composition de la biomasse (rapport feuille/tige) au moment du pic de production. Les indices de nutrition minérale constituent un meilleur indicateur de la quantité de biomasse produite au pic et du taux de croissance du couvert. Ces deux modes de caractérisation de la végétation, simples et robustes, permettent d'organiser l'ordre dans lequel les parcelles pourront être exploitées, en respectant leurs caractéristiques. Un travail d'enquête, réalisé en parallèle de ces expérimentations pour connaître les pratiques des utilisateurs d'outils de diagnostic et leurs attentes éventuelles, montre que la contrainte de temps est un facteur essentiel à considérer. Les outils doivent donc être simples et rapides à mettre en oeuvre. En outre, cette enquête confirme le manque d'outils permettant de faire le lien entre pratiques et valeur d'usage. La caractérisation fonctionnelle de la végétation permet de répondre à ces attentes, facilitant la lecture de la végétation tout en apportant des informations sur son fonctionnement. Des voies de simplification de cette approche sont testées et discutées. Des tests doivent être étendus à d'autres contextes afin de confirmer la généralité de la méthode proposée.

**Mots-clés :** *prairies naturelles, écologie fonctionnelle, agronomie, pratiques agricoles, nutrition minérale, utilisation, valeur d'usage, caractérisation de la végétation, outils de diagnostic*