

L'écologie fonctionnelle pour évaluer et prédire l'aptitude des prairies permanentes à rendre des services

M. Duru¹, C. Jouany¹, J.-P. Theau¹, S. Granger², P. Cruz¹

La difficulté de prédire les services rendus par les prairies permanentes par une approche phytosociologique ou bien par des descripteurs des pratiques et du milieu peut être levée par l'application des principes et méthodes de l'écologie fonctionnelle.

RÉSUMÉ

Les pratiques et les caractéristiques du milieu influencent la composition fonctionnelle des prairies. Les types de plantes fonctionnels ont des effets génériques sur les services fourragers et permettent ainsi de les évaluer. 13 types de prairies correspondant à des assemblages distincts de types fonctionnels ont pu être définis à partir de 1 283 prairies réparties sur 8 sites. La pertinence de l'approche est validée en confrontant (i) 8 indices d'Ellenberg caractérisant l'environnement et les pratiques aux (ii) données climatiques et descripteurs des pratiques. L'intérêt de l'approche fonctionnelle est discuté pour comprendre la structuration des communautés, estimer les effets de changements concernant le climat et les pratiques, puis prédire des services intrants et hors revenu agricole.

SUMMARY

Functional ecology for evaluating and predicting the aptitude of permanent grassland to provide services

Applying the principles of functional ecology helps better predict the services which can be provided by permanent grassland. Farming practices and environmental characteristics influence the functional composition of grassland. Functional plant types have a generic effect on forage services which can be assessed. 13 types of grassland composed of distinct functional types were defined based on 1,283 sample grassland fields located on 8 sites. This approach was validated by checking 8 Ellenberg indicator values (used to evaluate environmental characteristics and farming practices) against climatic data and descriptive data for farming practices. The interest of a functional approach is discussed as a means of understanding the structure of plant communities, estimating the effect of changes in climatic conditions and farming practices, and predicting input services and services not included in farm income.

La montée en puissance des enjeux environnementaux conduit à prendre en compte un plus grand nombre de services pour la gestion des prairies. Néanmoins, **les services fourragers demeurent encore mal connus** en pratique du fait de la grande diversité des prairies permanentes (LAUNAY *et al.*, 2011). Leur évaluation est particulièrement complexe car cette diversité est associée à une large gamme de milieux (sol, climat) et de modes d'utilisation, ce qui rend difficile le conseil aux éleveurs. Cette évaluation constitue pourtant une étape clef

pour examiner le rôle des prairies permanentes dans la viabilité économique des élevages et définir des arbitrages entre différents services qu'il n'est pas toujours possible de satisfaire par le même type de prairie (CAPORALI, 2011).

Les méthodes de caractérisation des prairies basées sur des relevés floristiques atteignent vite leurs limites du fait que les compositions botaniques sont spécifiques à une région. De plus, elles permettent difficilement d'évaluer les services fourragers et de prédire les dynamiques de végétation. Au-delà des caractéristiques classiques de

AUTEURS

1 : INRA, UMR 1248 AGIR, F-31326 Castanet-Tolosan ; mduru@toulouse.inra.fr

2 : AgroSup/INRA/uB, UMR 1347 Agroécologie, F-21000 Dijon

MOTS CLÉS : Azote, biodiversité, composition fonctionnelle, facteur milieu, fertilisation, graminée, méthode d'estimation, prairie permanente, pratiques de gestion des prairies, production fourragère, services rendus par les prairies, souplesse d'exploitation, système fourrager, typologie des prairies, valeur d'usage des prairies, valeur nutritive, variations saisonnières, végétation.

KEY-WORDS : Biodiversity, environmental factor, estimation method, fertilisation, flexibility of management, forage production, forage system, functional composition, grass, grassland typology, nitrogen, nutritive value, pasture management practices, permanent pasture, seasonal variations, services provided by grassland, utilization value of grasslands, vegetation.

RÉFÉRENCE DE L'ARTICLE : Duru M., Jouany C., Theau J.P., Granger S., Cruz P. (2013) : "L'écologie fonctionnelle pour évaluer et prédire l'aptitude des prairies permanentes à rendre des services", *Fourrages*, 213, 21-34.

productivité, départ en végétation et valeur nutritive, les recherches effectuées chez les éleveurs ont montré l'importance d'autres caractéristiques comme la temporalité de production (moment ou temps de repousse où le pic de biomasse est atteint), la souplesse d'utilisation (liée à une faible évolution de la biomasse et de sa qualité autour du pic) et la saisonnalité de production (régularité de la distribution de la production au cours de l'année) (ANSQUER et al., 2009a). En outre, il est apparu nécessaire d'examiner la diversité des prairies au sein d'un même élevage, car cette diversité peut être source d'économie et de flexibilité (DURU et al., 2011).

Le principe de base de **l'écologie fonctionnelle** est de regrouper les espèces en fonction de leur similitude de réponse aux gradients écologiques (caractéristiques du milieu et pratiques) et d'effet sur les propriétés des agro-écosystèmes qui vont déterminer les services rendus (LAVOREL et GARNIER, 2002). Dans une première partie, nous montrons comment les principaux concepts de l'écologie fonctionnelle ont été déclinés pour caractériser les relations entre pratiques agricoles et services fourragers, puis fonder une gamme d'outils pour évaluer ces services (groupes fonctionnels d'effet). Dans une seconde partie, nous appliquons cette approche à la caractérisation des réponses de la composition fonctionnelle de la végétation aux caractéristiques du milieu et aux pratiques, sur la base de relevés botaniques réalisés dans 8 petites régions. Pour vérifier que les groupes de réponse et d'effet se recoupent, nous avons procédé en trois étapes : i) caractérisation du milieu et des pratiques ; ii) analyse de la réponse de la composition fonctionnelle aux descripteurs du milieu et des pratiques ; iii) définition d'assemblages de types d'espèces différant par leur réponse et leur effet. Nous terminons par une discussion sur les atouts des concepts et méthodes de l'écologie fonctionnelle pour comprendre les effets des pratiques et du

milieu aux échelles locale, régionale et nationale (estimer les effets de changements de pratiques ou de climat), construire des outils pour le conseil (diagnostic de pratiques, évaluation des services, prédiction de l'effet des pratiques et du milieu), et montrer la portée de l'approche pour prédire d'autres services que les services fourragers.

1. Principes d'application de l'écologie fonctionnelle

■ Relier gradients environnementaux et services fourragers

Les espèces peuvent être caractérisées par des traits « fonctionnels ». Celles présentant des valeurs similaires de traits peuvent alors être regroupées en types fonctionnels. La composition de la végétation peut être décrite par la distribution d'un ou plusieurs **traits** ou bien de **types fonctionnels** (DÍAZ et al., 2007 ; encadré 1), par exemple les caractéristiques des feuilles pour l'acquisition des ressources (nutriments, lumière), la hauteur végétative maximale pour caractériser l'aptitude à la compétition, la phénologie pour le recrutement des espèces et des génotypes (GARNIER et NAVAS, 2011). Les pratiques et les caractéristiques du milieu sont considérées comme des **filtres** qui vont sélectionner des traits (ou des types d'espèces) à partir des espèces présentes dans le pool régional (figure 1). Ces filtres agissent en réduisant la gamme d'attributs par rapport à celle présente dans le pool régional d'espèces, ce qui induit une convergence dans les valeurs traits des espèces sélectionnées. A l'opposé, une divergence entre traits peut être favorisée par des perturbations qui créent une complémentarité pour l'acquisition des ressources (GARNIER et NAVAS, 2011). La résultante de

* **Caractérisation par les traits** : valeur moyenne pondérée par l'abondance des espèces d'un ou plusieurs traits (GRIME, 1973) et indice de diversité fonctionnelle rendant compte de la distribution du trait (MASON et al., 2003)

* **Caractérisation par les types fonctionnels** : proportion des différents types fonctionnels et indice de SIMPSON (S) : $S = 1 - \sum_{i=1}^n p_i^2$

où p_i est la proportion de chacun des 5 types fonctionnels. L'indice est nul si un seul groupe est présent ; il est maximal quand tous les types sont représentés dans les mêmes proportions.

ENCADRÉ 1 : **Caractérisation fonctionnelle de la végétation d'une prairie.**

FRAME 1 : **Functional characterization of vegetation in a sample grassland field.**

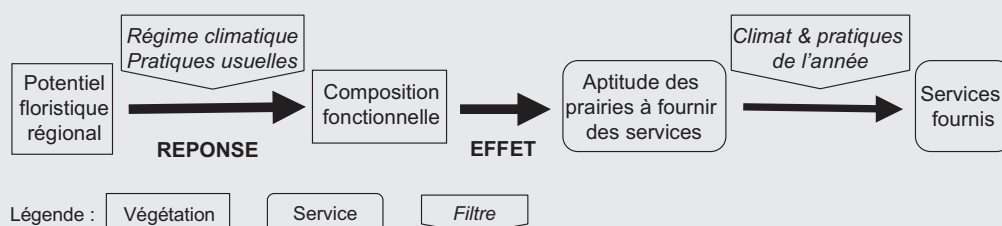


FIGURE 1 : **Schématisation des relations entre végétation et services et du rôle des filtres environnementaux et d'origine anthropique.**

FIGURE 1 : **Diagram showing the correlation between vegetation and provided services, and the role of environmental and anthropic filters.**

Caractéristiques d'aptitude	Stratégie de mobilisation des ressources du milieu				
	capture ←		→ conservation		
TFG (nombre d'espèces)	A (6)	B (6)	b (8)	C (9)	D (9)
Productivité et précocité du départ en végétation	++	++	+	-	--
Temporalité de la production (date de floraison ⁽¹⁾ , °.jour)	900	1 200	1 600	1 300	1 800
Digestibilité (au stade feuillu, g/kg) ⁽²⁾	840	810	780	750	720

1 : La floraison est exprimée en cumul des températures moyennes journalières, initialisées au 1^{er} février
2 : valeurs observées à Toulouse

TABLEAU 1 : Principales caractéristiques des 5 types fonctionnels de graminées (TFG).

TABLE 1 : Main characteristics of 5 types of functional grass (TFG).

l'action des filtres est une diversité fonctionnelle plus ou moins élevée. **La composition fonctionnelle détermine l'aptitude des prairies à remplir tel ou tel service.** Les caractéristiques spécifiques à chaque année (climat, pratiques agricoles) vont déterminer le niveau précis des services rendus (figure 1). Les services effectivement rendus dépendront donc 1) des effets directs du milieu et des pratiques et 2) des effets indirects dus à la composition fonctionnelle (LAVOREL et GRIGULIS, 2012). Notons que le régime « moyen » peut changer au fil des années suite au changement climatique ou du niveau d'intensification.

■ Evaluer les services fourragers à partir de la composition fonctionnelle

Dans une première étape, nous avons **caractérisé les espèces** en cultures pures et en communautés (réseaux de prairies) **pour des traits relatifs à l'acquisition des ressources** (on peut opposer des espèces à stratégie de capture et de conservation de ressources ayant une teneur en matière sèche des feuilles respectivement faible et élevée), **à l'aptitude à la compétition** (vitesse de mise en place de la surface foliaire et/ou hauteur) **et à la phénologie** (date de floraison). Les résultats ont montré qu'il y avait des similitudes ou des régularités dans les différences pour ces traits entre graminées et dicotylédones associées dans une même communauté (ANSQUER *et al.*, 2009b), ce qui nous a permis de focaliser les observations sur les graminées et de ne tenir compte des dicotylédones que globalement sans nécessité d'identification des espèces.

Les graminées pérennes fréquemment rencontrées dans les prairies françaises (n=38) ont été caractérisées par 6 traits permettant de définir 5 types fonctionnels génériques (CRUZ *et al.*, 2010), pour lesquels quelques caractéristiques sont indiquées dans le tableau 1. Ces types (TFG) sont classés selon un gradient décroissant de capture de ressources de A à D associé à des différences de productivité et de qualité. En outre, le type b se singularise par une phénologie beaucoup plus tardive que son rang ne le montre quand les espèces sont classées pour leur aptitude à acquérir les ressources.

Une seconde étape a été de **caractériser les services fourragers résultant de l'assemblage de ces types fonctionnels dans les communautés.** Des courbes types permettant de classer les communautés en fonction du TFG dominant (figure 2a) et de l'équilibre entre groupes fonctionnels (figure 2b) ont été construites. Un histogramme permet de visualiser la composition fonctionnelle

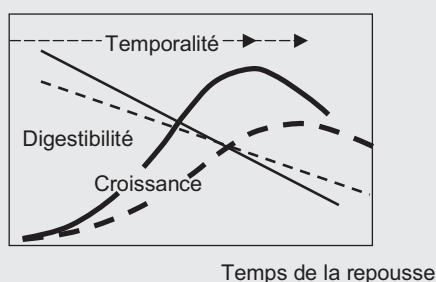
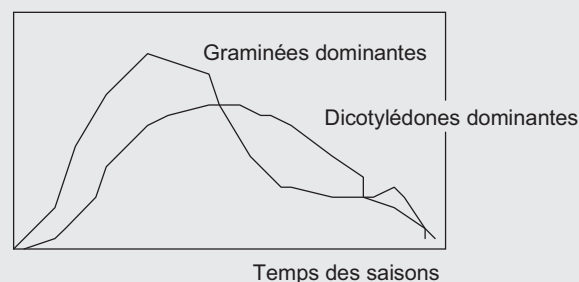
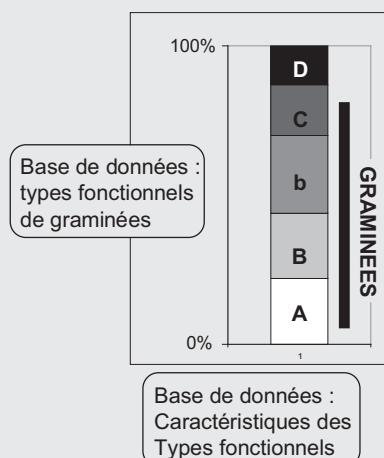
(figure 2c) ; le couplage avec un tableur contenant les caractéristiques des groupes fonctionnels permet de qualifier la composition fonctionnelle, puis de calculer les valeurs des indicateurs des services fourragers : productivité et valeur nutritive (TFG A+B), temporalité (TFG b+D), saisonnalité (pourcentage de graminées), souplesse (équilibre entre TFG) (figure 2d ; DURU *et al.*, 2010a).

Les relations entre traits et types fonctionnels sont génériques bien qu'elles aient été examinées sur de petits nombres de parcelles (ANSQUER *et al.*, 2009b ; DURU *et al.*, 2010a). En effet, les propriétés d'intérêt agricole (vitesse de croissance, digestibilité, temps de repousse pour atteindre le pic de biomasse) sont fondées sur des traits qui sont des caractéristiques relativement fixes des espèces (durée de vie des feuilles et date de floraison exprimées en sommes de température, composition des tissus) (AL HAJ KHLALED *et al.*, 2005 ; CRUZ *et al.*, 2010). Le classement de parcelles pour leur productivité et digestibilité effectué sur ces bases conforte la robustesse des TFG (MICHAUD *et al.*, 2012). Pour que la caractérisation de la végétation soit qualifiée de fonctionnelle, il importe de vérifier que sa composition réponde non seulement aux pratiques (MARTIN *et al.*, 2009 ; DURU *et al.*, 2010b), mais aussi aux caractéristiques du milieu.

2. Assemblages de types fonctionnels de plantes dans les prairies

■ Un dispositif de 1 283 prairies réparties en 8 sites pour prendre en compte la diversité intra et interrégionale

Une difficulté pour établir des groupes fonctionnels de réponse réside dans la **caractérisation du milieu** (stress abiotique) **et des modes d'exploitation** (perturbations) considérés comme des facteurs écologiques. En effet, de la qualité des relations établies dépendra la précision de la prévision permise par les indicateurs disponibles ou choisis. C'est pourquoi nous avons **comparé deux méthodes, l'une basée sur les indices d'Ellenberg** (EIV) calculés à partir de notes données à chaque espèce en fonction de l'exigence croissante de l'espèce pour plusieurs facteurs écologiques, **l'autre sur des descripteurs du milieu et des pratiques.** Pour cette dernière méthode, trois niveaux de détail ont été utilisés pour caractériser l'environnement et les pratiques selon les données disponibles dans chaque site. Les données

(a) Accumulation de biomasse et digestibilité**(b) Vitesse de croissance selon la végétation****(c) Du relevé botanique simplifié à la composition fonctionnelle****(d) Tableur pour évaluer la valeur d'usage**

Services fourragers	Caractérisation	Indicateurs	Exemple
Productivité	Vitesse de croissance au cours d'une repousse (% potentiel)	% TFG A et B ou composition fonctionnelle pondérée	52
Temporalité	Temps de repousse pour atteindre le pic de biomasse (jours ou degrés-jours)	% TFG A et B ; %G	1200
Valeur nutritive	Digestibilité au stade feuillu et vitesse de diminution au cours d'une repousse	% TFG A et B ; %G	71
Souplesse	Variation de biomasse autour du pic (indice élevé : faible variation)	Equilibre entre types fonctionnels de graminées	0,8
Saisonnalité	Variation de la vitesse entre saisons	Equilibre entre groupes fonctionnels: %G	55

FIGURE 2 : Caractérisation des 5 composantes des services fourragers à partir de la composition fonctionnelle de la végétation : (a) courbes types d'évolution de la biomasse et de sa digestibilité pour des communautés composées de 2 types fonctionnels différents ; (b) courbes types de la vitesse de croissance selon la proportion de graminées et de dicotylédones ; (c) représentation de la composition fonctionnelle ; (d) exemple d'estimation des services fourragers en utilisant l'outil Herb'type®.

FIGURE 2 : Characterisation of the 5 composing elements of forage services based on the functional composition of vegetation: (a) standard curve showing biomass evolution and its digestibility for communities composed of 2 different functional types; (b) standard curve showing growth rate based on grass and dicotyledon ratio; (c) diagram showing functional composition; (d) example of estimated forage services using the Herb'type® tool.

minimales pour le climat sont la température moyenne, les précipitations et l'évapotranspiration potentielle annuelles pour une station météorologique représentative du site étudié (données moyennées sur 15 ans). Pour 5 sites (soit 861 parcelles), il a été possible d'estimer la température en tenant compte de l'altitude (correction de $-0,6^{\circ}\text{C}$ par 100 m) ou du positionnement géographique par interpolation entre plusieurs stations météorologiques (Normandie). Une valeur unique par région a été considérée pour la pluie et l'ETP, excepté pour la Normandie où des interpolations ont été effectuées à partir de données de 4 stations. Un indice de continentalité a été calculé comme la différence de températures entre le mois le plus chaud et le plus froid.

Afin de **caractériser les modes d'exploitation**, l'information minimale permet de classer les prairies en 3 modalités : fauche, pâturage, pâturage puis fauche. Pour la fertilisation N, trois catégories ont été considérées (données provenant d'enquêtes auprès des éleveurs) : pas d'apport, apport N compris entre 25 et 50, $N \geq 75$. Enfin, des données supplémentaires dans certaines régions

(exposition et ou profondeur de sol pour Auxois, Aveyron, Aubrac, Pyrénées centrales ; chargement (Auxois) et somme de températures à la première utilisation (Pyrénées centrales et Aubrac)) ont permis de réaliser des analyses complémentaires.

Des **relevés de végétation de 8 petites régions** ont été rassemblés (tableau 2), la plupart ayant été présentés dans MARTIN *et al.* (2009), excepté ceux de Normandie et des données complémentaires en Aubrac. Trois méthodes ont été utilisées pour les relevés floristiques selon le site : points quadrats (DAGET et POISSONET, 1971), abondance - dominance de BRAUN-BLANQUET (1928) ou fréquence de DE VRIES (DE VRIES et DE BOER, 1959), cette dernière ne retenant que les espèces dominantes. Pour cette raison, l'analyse des relations entre richesse floristique et composition fonctionnelle de la végétation a été faite séparément pour chacune des méthodes. Les indices d'Ellenberg (ELLENBERG *et al.*, 1992), calculés à partir de la liste des espèces pondérées par leur abondance, traduisent la relation qui unit chaque espèce à différents facteurs de l'environnement - humidité (M), pH (R), température (T),

Localisation	Aveyron	Auxois	Pyrénées centrales*	Aubrac*	Normandie	Jura	Alpes du Nord	Pays Basque
Latitude et longitude	44°2N 2°5E	47°1N 4°3E	42°5N 1°2E	44°4N 2°6E	49°7N 0°5E	46°2N 5°6E	45°5N 6°2E	43°4N 7°5E
Echelle spatiale (km)	35	50	1	50	150	10	150	100
Altitude (m)	200-1 100	300-600	500-1 200	900-1 200	< 100	500-1 200	500-1 200	300-600
Nombre de relevés (F, PF, P)	47, 7, 14	0, 0, 94	103, 96, 42	55, 21, 0, 38	0, 50, 211	67, 0, 0	0, 0, 156	38, 34, 31
Température moyenne (°C)	10,8	10,5	11,8	6,8	11,5	5,2	8,9	13,6
Pluviométrie (mm/an)	971	732	1 014	861	735	2 054	1 736	1 331
ETP (mm/an)	1 182	1 089	1 200	816	606	674	965	1 204
Données complémentaires	Altitude, exposition, pH	Altitude, prof. de sol, pH, chargement	Altitude, exposition, date de 1 ^{re} utilisation	Altitude, date de 1 ^{re} utilisation, pH, exposition	Altitude et communes			

* quasi-totalité des parcelles de 4 (Pyrénées) et 8 (Aubrac) exploitations agricoles étudiées

TABLEAU 2 : Description succincte des 8 bases de données (compléments : cf. MARTIN *et al.*, 2009).

TABLE 2 : Concise description of the 8 databases (additional data: cf. MARTIN *et al.*, 2009).

continentalité (K, zone biogéographique) - et pratiques - lumière (L), fréquence de coupes (FC), piétinement (P), richesse en substances nutritives (N).

La **classification des végétations des prairies** à partir des 5 TFGs et de la proportion de graminées a été faite à partir d'une analyse en composantes multiples (ACM) suivie d'une classification ascendante hiérarchique (distance euclidienne et indice d'agrégation de Ward). Des **analyses de variance** (ANOVA) ont été effectuées pour les variables du milieu et des pratiques et pour les 4 composantes des services fourragers en considérant les assemblages de types fonctionnels comme des facteurs. Auparavant, nous avons vérifié que les variables étaient unimodales et elles ont été log-transformées pour se rapprocher au maximum d'une loi normale.

■ Convergence entre les indices d'Ellenberg et les descripteurs du milieu et des pratiques

Les **indices d'Ellenberg** (EIV) présentent des valeurs moyennes très voisines entre sites mais les écarts types sont élevés (annexe 1). Les différences moyennes intersites (E) les plus grandes sont observées pour l'humidité et la fréquence de coupe ($E \approx 2,3$), puis la continentalité et le piétinement ($E \approx 1,8$) et enfin l'azote et la température ($E \approx 1$). L'indice lumière est celui qui pré-

sente la gamme de variation la plus faible ($E \approx 0,6$, identique au pH) et la moindre variabilité en intra et intersites. Pour les indices caractérisant le milieu, les sites qui se singularisent sont la Normandie (valeurs élevées pour l'humidité), les Alpes et la Normandie (pour la température), l'Auxois et l'Aubrac (respectivement valeurs faibles et élevées pour la continentalité). Pour les indices caractérisant les pratiques, les sites qui se singularisent pour l'azote sont l'Aubrac et l'Auxois (respectivement les plus faibles et les plus élevés). Les indices de fréquence de coupe et de piétinement sont très variables entre sites. Ils sont les plus élevés pour le site Auxois (composé uniquement de prairies pâturées) et pour l'Aubrac. L'Aveyron se distingue par l'indice de fréquence de coupe le plus faible. Les indices lumière sont peu différents. En résumé, 4 sites se distinguent sur la base des valeurs moyennes d'un ou plusieurs indices (Alpes, Normandie, Aubrac et Aveyron).

Lorsqu'on confronte les descripteurs du milieu aux indices d'Ellenberg, les températures estimées par parcelle (5 sites) sont corrélées significativement à l'EIV-T, mais l'ordonnée à l'origine est très variable selon les sites. L'observation graphique montre un gradient sud-nord dans les relations entre les 2 variables (non présenté), ces écarts correspondant à un gradient de continentalité des EIV. Considérant les deux indices, on obtient : $T_{estimée} = f(+ EIV-T(*) - EIV-K(***)$; $r = 0,20^{***}$). En Aubrac,

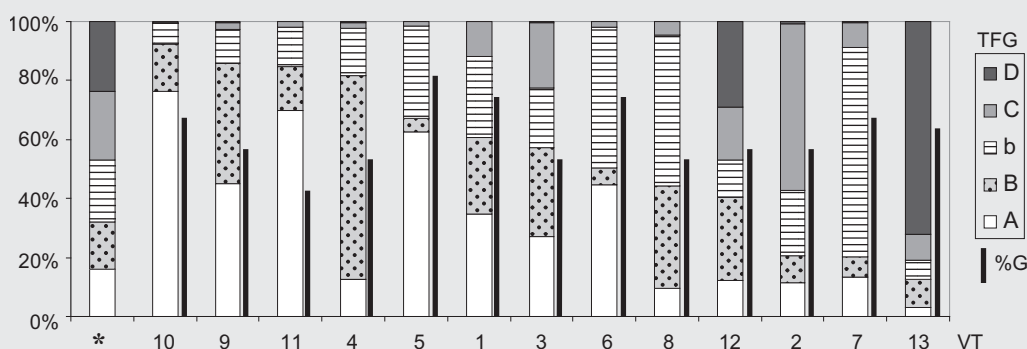


FIGURE 3 : Composition fonctionnelle des 13 types de végétation (VT) : répartition entre les 5 TFGs et pourcentage de graminées.

FIGURE 3 : Functional composition of the 13 types of vegetation (VT): distribution of the 5 functional grass types and grass percentage.

* Proportion des TFGs en l'absence de l'effet des filtres sur la base du pool de graminées étudiées (CRUZ *et al.*, 2010) ; les histogrammes sont classés selon un pourcentage décroissant des TFGs A +B

Fertilité		Mode d'exploitation		
Classe de fertilisation	EIV-N	Modes d'exploitation	EIV-Piétinement	EIV-Fréquence coupe
Pas d'apport	4,6 b	F	6,8 b	6,9 a
25 < N < 50	5,8 a	PF	6,8 b	7,3 b
N > 75	5,9 a	P	7,5 a	7,9 c
Signification	***		***	***

*** : significatif au seuil de 0,001%

TABEAU 3 : ANOVA et tests des étendues multiples (n=858) pour comparer les pratiques et les indices d'Ellenberg (EIV) associés.

TABLE 3 : ANOVA and multiple factor statistical analyses (n=858) aimed at comparing farming practices and correlated Ellenberg indicator values (EIV).

après correction des effets de l'altitude et de l'exposition, la simulation de la température montre de grandes différences selon les parcelles (de 7 à 13°C), de telle sorte que la température des parcelles les plus basses en altitude et les mieux exposées est proche de la température moyenne observée au Pays basque ; de même, d'autres parcelles auraient la température moyenne de la Normandie, ce qui est cohérent avec les données de la figure 3a. En revanche, la comparaison avec les EIVs ne montre une relation significative dans le sens attendu que pour l'indice de continentalité.

Pour les 3 sites où le pH a été mesuré, on observe une corrélation positive significative ($r=0,42^{***}$; $n=201$) avec l'indice R.

La comparaison du déficit climatique annuel (ou estival) moyen pour chacun des 8 sites aux indices d'humidité (M) montre des différences très importantes entre les sites de plaine et de montagne. A déficit climatique équivalent, M-EIV est de 5,1 en montagne et de 5,5 en plaine. Le taux de variance expliquée en tenant compte

des 2 types de sites est de 94 %. L'analyse détaillée du site Aubrac montre un effet significatif ($p<0,05$) de la classe d'humidité (5 classes) sur M-EIV.

Pour les EIV concernant les pratiques, on observe des différences significatives des EIV pour l'azote (distinction entre apport et non apport), la fréquence de coupe (les 3 modes d'exploitation sont distincts) et le piétinement (distinction des situations uniquement pâturées) (tableau 3). Il n'y a pas de différence significative entre les trois modes d'exploitation pour l'indice lumière.

■ Réponse de la composition fonctionnelle aux caractéristiques du milieu et des pratiques

Le pourcentage de graminées dans la végétation est corrélé positivement au TFG A ($r=0,35^{***}$) et négativement aux autres types (B : $r=-0,24^{***}$; C : $r=-0,21^{***}$). Parmi les légumineuses fréquemment rencontrées, l'abondance du trèfle blanc est significativement corrélée au TFG A (r varie entre 0,22^{***} et 0,37 pour 4 sites), et le lotier corniculé au TFG C (r varie entre 0,36^{***} et 0,39 pour 2 sites).

Les indicateurs de production (TFGs A et B), de temporalité (TFGs b et D) et de saisonnalité (G) sont significativement corrélés à des caractéristiques du milieu et des pratiques (tableaux 4a et 4b, respectivement avec les indices d'Ellenberg et les variables brutes) ; les pourcentages de variances expliquées étant supérieurs dans le premier cas. D'une manière générale, la température (ou l'indice de continentalité qui varie de manière inverse) et la fertilité ont des effets positifs sur les types fonctionnels A+B et le pourcentage de graminées (tableaux 4). De même, l'indice d'humidité du sol d'Ellenberg et le déficit hydrique sont corrélés respectivement positivement et négativement à ces caractéristiques.

TFG	Ordonnée à l'origine	Coefficients de régression								r ²	se ⁽¹⁾
		a) Indicateurs des services fourragers : Indices d'Ellenberg (EIV)				b) Descripteurs du milieu, des services fourragers					
		EIV pour l'environnement ⁽²⁾				EIV pour les pratiques ⁽²⁾					
		T	K	M	R	N	P	FC	L		
G%	-100	13,9		8,4	-6,6	5,6		7,1		0,45	12
A+B	-128		-16,2	5,4	+14,3	3,9		-2,6	14,5	0,45	11
b+D	114		7,0	3,3	-15,6	4,6			-7,8	0,40	11
S pour (A+B<50) ⁽³⁾	0,96		-0,12		0,02	-0,06	0,01	0,02		0,24	0,10
S pour (A+B>50) ⁽³⁾	2,20		-0,05	-0,06	-0,02	-0,01			-0,13	0,22	0,09
		Environnement ⁽⁴⁾				Pratiques ⁽⁴⁾					
		T	P	DH	C	ME	F				
G%	93,2	5,7	0,07	-0,05	-1,7			0,38	12,3		
A+B	34,8	7,1		-0,02	-3,5	-3,2	9,2	0,29	14,8		
b+D	36,9			0,004		2,7		0,28	12,5		
S pour (A+B<50) ⁽³⁾	1,10	-0,05		0,0002			-0,14	0,15	0,09		
S pour (A+B>50) ⁽³⁾	0,20			-0,0002				ns	0,09		

1 : se : erreur standard de la prédiction

2 : T : température, K : continentalité, M : humidité, R : réactivité (inverse du pH),

N : azote, P : piétinement, FC : fréquence de coupe, L : lumière

3 : S est un indice de diversité fonctionnelle calculé à partir des 5 types de graminées (voir encadré 1)

4 : T : température, P : pluviométrie, DH : déficit hydrique, C : continentalité, ME : modes d'exploitation, F : fertilisation

TABEAU 4 : Régressions entre les types fonctionnels de graminées (TFG) ou la proportion de graminées (G%) et a) les indices d'Ellenberg ou b) les descripteurs du milieu.

TABLE 4 : Regression in functional grass types or in grass ratio (G%) and a) Ellenberg indicator values or b) environmental descriptive data.

TABLEAU 5 : Distribution des 13 types de végétation dans les 8 sites (%).

TABLE 5: Distribution of the 13 types of vegetation on the 8 sites (%).

Type de végétation	n	Pyrénées centrales	Jura	Pays Basque	Alpes	Auxois	Aveyron	Normandie	Aubrac
1	185	7	3	6	3	30	16	13	22
2	81	4	1	1	18	9	4	39	31
3	126	5	4	2	15	17	46	29	3
4	97	7	16	15	25	0	1	4	12
5	100	1	0	8	0	0	0	13	0
6	195	2	1	5	8	2	1	2	5
7	92	11	37	6	20	0	3	0	7
8	81	5	29	2	1	0	4	1	9
9	138	19	0	29	0	41	15	0	3
10	114	29	1	8	0	0	1	0	3
11	53	11	3	12	0	0	7	0	2
12	10	0	1	5	6	0	0	0	2
13	10	0	1	3	3	0	0	0	0

Les nombres en caractères gras correspondent aux valeurs supérieures à 10 %.

Pour examiner de façon détaillée quels descripteurs du milieu et des pratiques prédisent le mieux la composition fonctionnelle des communautés, nous avons utilisé les données des sites où les descripteurs détaillés du sol et de la gestion étaient disponibles (Aubrac et Pyrénées centrales). Les analyses ont été effectuées séparément pour le pâturage et la fauche car il est attendu que les effets des pratiques (date de première défoliation, fertilisation) ne soient pas les mêmes pour les deux modes d'exploitation. En Aubrac, le pH, la profondeur et l'humidité du sol, l'exposition et l'altitude des parcelles ont un effet significatif sur le pourcentage de TFG A+B. La sélection de ces variables est cohérente avec les indices d'Ellenberg sélectionnés : la continentalité, l'humidité, R, N et la fréquence de coupe. Par ailleurs, le r^2 a été légèrement plus élevé avec des descripteurs de l'environnement (0,52 vs 0,44 pour la fauche ; 0,74 vs 0,70 pour le pâturage). Dans les Pyrénées, des résultats similaires sont obtenus : 0,37 vs 0,41 pour la fauche ; 0,57 vs 0,68 pour le pâturage.

L'examen des relations entre la richesse en espèces et la proportion des types de graminées A et B montre un effet de la méthode de relevé de végétation utilisée ($P < 0,05$; non représenté). La richesse en espèces est en moyenne de 10,8, 17,5 et 24,1 pour l'abondance - dominance, la fréquence de rang de DE VRIES et le point quadrat. L'ANOVA par facteurs imbriqués montre que 45 % de la variance proviennent de la méthode, 23 % du site et 32 % de l'erreur. L'ANOVA faite pour chaque méthode montre systématiquement un effet site ($P < 0,001$) résultant du potentiel floristique régional, des effets négatifs du TFG (A et B) indicateur de productivité ($P < 0,1$) et du pourcentage de graminées indicateur du potentiel de dicotylédones ($P < 0,01$), excepté avec la méthode des point quadrats pour cette dernière variable.

■ Construction d'une typologie générique de prairies pour les services fourragers

• Les types de végétation, caractérisés par leur composition fonctionnelle, sont peu spécifiques aux sites étudiés

L'analyse hiérarchique réalisée à partir des 5 TFG et du pourcentage de graminées permet de définir **13 types**

de végétation, chacun étant composé d'au moins 3 TFG (figure 3). La comparaison des assemblages de TFG de chacun des types de végétation avec la proportion de TFG observés dans le pool d'espèces étudiées (histogramme de gauche, signalé par un astérisque dans la figure) permet de visualiser l'effet des filtres environnementaux. Le type 10 est très proche de la distribution des types en l'absence d'effet des filtres. Les 7 premiers types d'assemblages correspondent à plus de 50 % d'espèces à stratégies de capture (types A et B). Pour 4 assemblages, un seul type constitue plus de 70 % de la biomasse de graminées : 1, 3, 12 et 13, ce qui suggère donc un fort effet des filtres environnementaux.

La répartition des types fonctionnels de végétation **par site d'étude** (tableau 5) montre que tous les types sont représentés au Pays basque et au moins 10 d'entre eux se retrouvent en Aveyron, dans les Alpes et dans le Jura. En revanche, seulement 5 et 7 types sont présents respectivement en Auxois et en Normandie. Ce nombre se réduit à 3 ou 4 types fonctionnels dominants si on ne considère que les types dont le pourcentage est supérieur à 10 %. Certains types de végétation semblent ubiquistes : le type 6 est présent dans tous les sites, les types 4 et 10 dans 6 sites. En revanche, les types 5 et 10 ne sont présents que dans 3 sites. Les types 5, 8 et 10 ne sont présents que sur un site avec une proportion supérieure à 10 %, tandis que la proportion des types 12 et 13 est inférieure à 10 % (tableau 5).

• Les types de végétation se différencient significativement pour les services fourragers et pour les caractéristiques du milieu et des pratiques

Les ANOVA montrent que **les types de prairies se différencient significativement pour chacune des 4 composantes de la valeur d'usage considérée** (annexe 2). Les tests d'étendues multiples font apparaître 8 classes significativement différentes pour l'indicateur de saisonnalité, 9 pour les indicateurs de temporalité et de souplesse et 10 pour les indicateurs de productivité. C'est donc pour l'indicateur de productivité et de digestibilité au stade feuillu que les discriminations entre types de végétation sont les plus fines. Les indicateurs de productivité,

Composante	Indices d'Ellenberg pour le milieu ⁽¹⁾				Indices d'Ellenberg pour la gestion ⁽¹⁾			
	K	Humidité	T	Réactivité	N	Piétinement	FC	Lumière
Indices de valeur d'usage								
Productivité (A+B TFG)	-0,63*	0,06	0,73**	0,70**	0,74**	0,66*	0,31	0,59*
Temporalité (b+D TFG)	0,41	0,41	-0,35	-0,88**	-0,16	-0,24	-0,15	-0,61*
Saisonnalité (% de graminées)	-0,04	0,46	<u>0,52</u>	0,04	0,10	0,59*	0,32	0,15
Souplesse (indice de Simpson)	-0,39	-0,30	-0,17	-0,05	-0,18	-0,07	0,02	<u>-0,51</u>

1 : K : continentalité, T : température, N : azote, FC : fréquence de coupe pour les 13 types de végétation ;
 ** : P<0,01, * : P<0,05, souligné : P<0,1

TABLEAU 6 : Coefficients de corrélation entre les indices de valeur d'usage et les indices d'Ellenberg.

TABLE 6 : Correlation coefficient between utilization indicator values and Ellenberg indicator values.

saisonnalité et flexibilité varient en sens inverse de l'indicateur de temporalité, mais la corrélation n'est pas significative.

Les types de végétation se différencient significativement pour les 8 EIVs, 6 à 8 classes étant établies selon les indices considérés (annexe 3). Cependant, l'ordre de classement des types de végétation n'est pas le même pour tous les indices. La même analyse avec les caractéristiques du milieu et des pratiques disponibles pour les 5 sites principaux ne permet de définir que 3 (déficit hydrique climatique), 4 (pluviométrie et mode d'exploitation) ou 5 (température) classes.

Les indicateurs de productivité, temporalité et saisonnalité établis par type de végétation sont significativement corrélés à plusieurs indices d'Ellenberg (tableau 6). **L'indicateur de productivité est significativement corrélé positivement aux indices de température, azote et lumière, et négativement à l'indice de continentalité.** L'indicateur de temporalité est négativement corrélé aux indices pH et lumière. L'indice saisonnalité est corrélé positivement aux indices température et piétinement. **Les facteurs prépondérants sont donc la température et le pH pour le milieu, le piétinement et la lumière pour les pratiques.** L'effet des facteurs est linéaire et semble additif (il n'y a pas d'interaction). En revanche, l'indice de souplesse ne répond pas aux facteurs de façon linéaire : son expression en fonction de l'indice de productivité montre une relation parabolique (figure 4). Des données proches sur la courbe ajustée correspondent soit à des types ayant des proportions de graminées et dicotylédones différentes, soit à des différences de proportion au sein des espèces à

stratégie de capture (A et B) ou des types b, C et D. Les données présentées dans les annexes 1 et 2 permettent d'examiner les spécificités des types d'assemblage en termes d'effet et de réponse. Ainsi, les types 1 et 12 s'opposent pour la productivité (type 1 < type 12), la saisonnalité et la temporalité (type 1 > type 12) mais sont semblables pour la souplesse (positions extrêmes sur l'axe des abscisses de la figure 5b). Ils se différencient aussi par le milieu et les pratiques : température (type 1 > type 12), disponibilité en azote (1 > 12), modes d'exploitation (parcelles plutôt fauchées ou pâturées, respectivement 12 et 1). Ces résultats sont cohérents avec ceux de MICHAUD *et al.* (2011), montrant aussi à l'échelle nationale que les facteurs climatiques, édaphiques et de gestion structurent la composition fonctionnelle des prairies.

3. L'approche fonctionnelle pour comprendre le fonctionnement de la prairie et cadrer l'action

■ Comprendre les effets du milieu et des pratiques à différentes échelles spatiales

La comparaison des indices d'Ellenberg aux descripteurs du milieu et des pratiques a montré à la fois des convergences et des discordances *ex ante* à l'analyse de la réponse de la composition de la végétation. Les relations entre les indices de température et d'humidité et les données climatiques (température et déficit hydrique) dépendent du site d'étude. Cet effet du site peut être pris en compte respectivement par l'indice de continentalité et le type de milieu (plaine *vs* montagne) pour augmenter la précision de la corrélation entre les deux types de descripteurs. A l'échelle locale, les caractéristiques du sol (profondeur) et de la topographie (altitude, exposition) peuvent engendrer des différences considérables de température et de bilan hydrique, tout particulièrement en montagne compte tenu des différences d'altitude et d'exposition rencontrées sur une faible distance. Concernant les descripteurs du climat, il aurait été possible d'en augmenter le nombre en les calculant à l'échelle de la saison (MICHAUD *et al.*, 2011). Toutefois, la difficulté de caractériser de manière générique et précise les pratiques et le milieu invite à limiter le niveau de détail retenu pour caractériser le climat. Concernant les modes d'exploitation, il est difficile par enquête d'aller au-delà des dates et

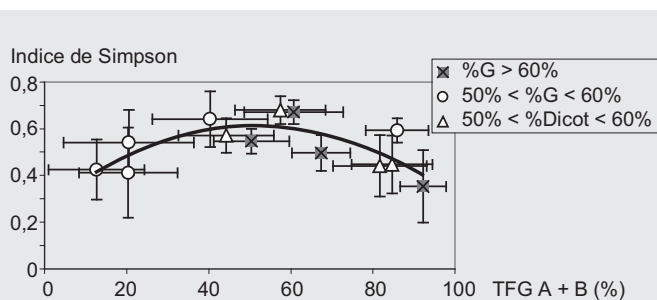


FIGURE 4 : Moyennes et écarts types de l'indice de Simpson en fonction de la proportion de TFG A+B pour les 13 types de végétation.

FIGURE 4 : Simpson index average value and standard deviation based on A+B functional grass types for the 13 types of vegetation.

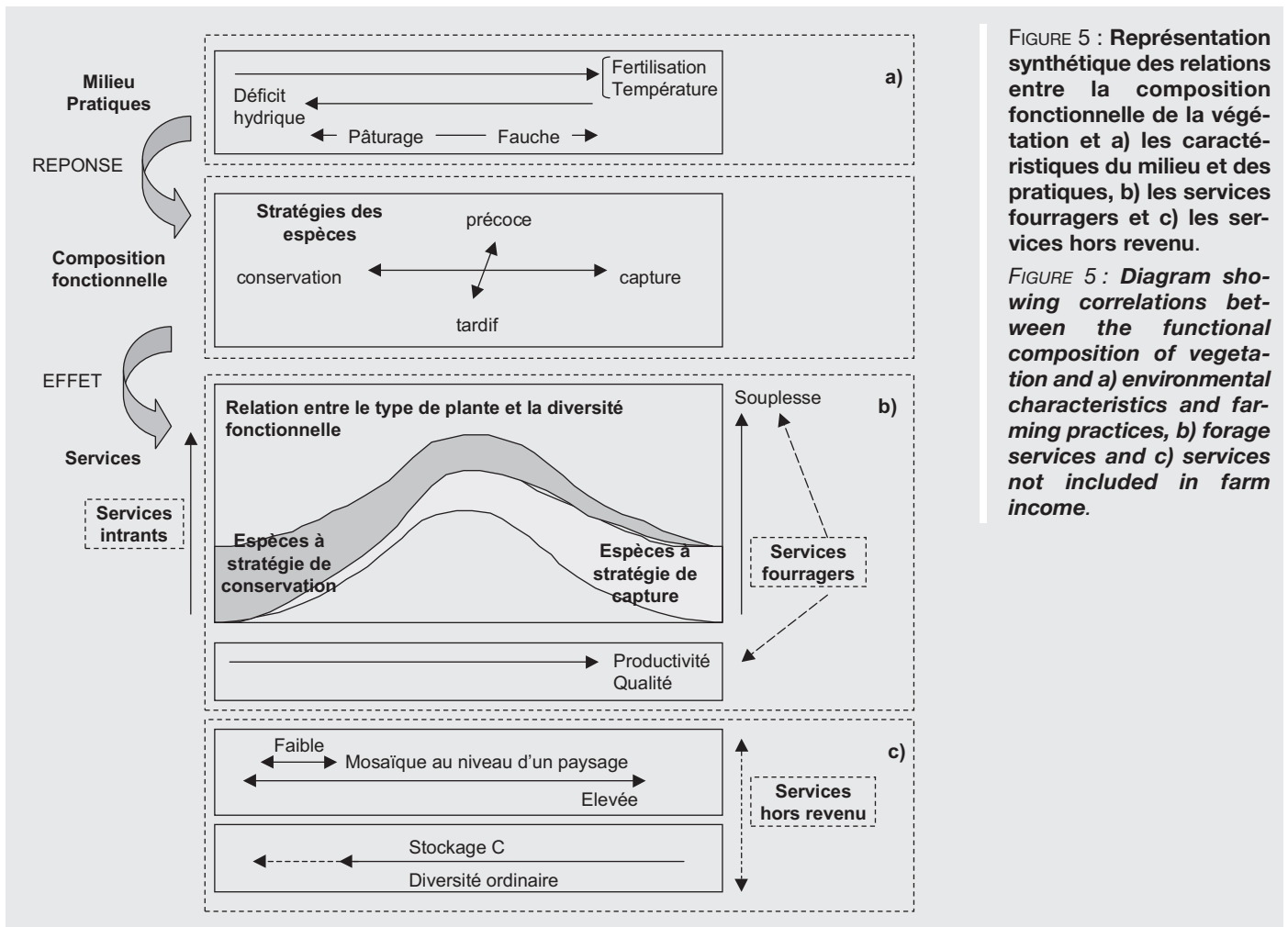


FIGURE 5 : Représentation synthétique des relations entre la composition fonctionnelle de la végétation et a) les caractéristiques du milieu et des pratiques, b) les services fourragers et c) les services hors revenu.

FIGURE 5 : Diagram showing correlations between the functional composition of vegetation and a) environmental characteristics and farming practices, b) forage services and c) services not included in farm income.

de la fréquence de coupe, alors qu'il conviendrait de considérer la hauteur du couvert qui détermine le niveau de compétition entre espèces (DURU *et al.*, 2010c). De même, la seule connaissance de la fertilisation ne rend pas bien compte des disponibilités en éléments nutritifs pour les plantes. **L'intérêt des indices d'Ellenberg est d'intégrer les caractéristiques du milieu et des pratiques, quelle que soit l'échelle** (intra et intersites), alors que ce n'est pas le cas des descripteurs des pratiques.

L'analyse des réponses des types de graminées aux caractéristiques du milieu et des pratiques par les deux méthodes montre aussi des convergences, ce qui rend les résultats robustes. Cela permet aussi d'accorder du crédit aux indices d'Ellenberg pour hiérarchiser les effets des facteurs de manière plus fine qu'il n'est possible de le faire à partir des descripteurs du milieu et des pratiques recueillis par enquête. Cette étude confirme les résultats obtenus sur plusieurs sites (DURU *et al.*, 2010b), mais avec une bien meilleure couverture spatiale. Les espèces à stratégie de capture (TFG A) sont favorisées par l'augmentation des températures et de la disponibilité en éléments minéraux. Le stress hydrique a un effet opposé, favorisant les espèces à stratégie de conservation (TFG C). Ces résultats sont cohérents avec des études montrant que les traits ayant servi à discriminer les TFG (surface foliaire spécifique, teneur en matière sèche des limbes) sont de bons marqueurs de ces stress (HARRISON *et al.*, 2010). Un pH acide

favorise surtout le type b. Ceci est cohérent avec le fait qu'il n'y a pas de relation entre les stratégies de capture ou de conservation et la sensibilité à la présence d'ions Al^{+++} (POOZECH *et al.*, 2007), le type b étant intermédiaire dans un référentiel de capture/conservation de ressources.

En résumé, l'azote, le phosphore, la température et le régime hydrique ont un effet similaire, vraisemblablement additif, favorisant les espèces à stratégie de capture quand le niveau de stress est bas. La conjonction de ces différents facteurs de stress abiotique permet d'obtenir une large gamme de types de végétation sur une petite distance comme c'est le cas en montagne, du fait des différences d'altitude combinées aux différences de niveau de fertilisation. Pour les modes d'exploitation, nos résultats confirment ceux observés à la fois sur un petit (DURU *et al.*, 2010b) et grand (MARTIN *et al.*, 2009) nombre de sites, à savoir que la fauche favorise les espèces à stratégie de capture, et le pâturage favorise les espèces de type b. **Le mode d'exploitation module donc l'effet des stress abiotiques** soit en le réduisant, soit en l'amplifiant ; la fauche renforce l'effet positif de la température et de l'azote sur l'abondance des espèces à stratégie de capture (figure 5a).

Compte tenu des relations établies entre composition fonctionnelle et services fourragers d'une part (figure 5b) et caractéristiques du milieu et des pratiques d'autre part (figure 5a), **la typologie de prairies est bien**

fonctionnelle car les assemblages de types de plantes renseignent sur le milieu et les pratiques (figure 5a) ainsi que sur les services fourragers (figure 5b). Sept à 10 types sont significativement différents selon le service fourrager considéré, et 6 types pour le milieu et les pratiques pour la plupart des indices d'Ellenberg considérés. A la différence de typologies établies en partie ou en totalité à partir de relevés botaniques et/ou de caractéristiques du milieu et des pratiques (par ex. MICHAUD *et al.* 2011b ; LAUNAY *et al.*, 2011), une typologie construite uniquement à partir des types fonctionnels est plus générique (KAHMEN et POSCHLOD, 2008) car elle permet de considérer les diversités intra et interrégionales avec un même cadre d'analyse. En effet, une même composition fonctionnelle dans différents sites peut correspondre à des espèces différentes mais appartenant à un même groupe fonctionnel et être représentée dans plusieurs situations régionales tel que montré dans le tableau 5.

■ Estimer l'effet du changement climatique et des pratiques de gestion

• Exemples d'utilisation des modèles de réponse

Le taux de variance de la composition fonctionnelle de la végétation expliqué par les indices d'Ellenberg varie de 35 à 45 % (sauf type D, tableau 4a) et est d'environ 25 % pour les descripteurs du milieu et des pratiques. Disposer de descripteurs plus nombreux et/ou plus précis permet d'augmenter la précision de la prédiction (35-75 %). Ces descripteurs étant parfois difficiles à obtenir, plutôt que de chercher à prédire la composition fonctionnelle dans l'absolu, nous proposons d'examiner par les modèles quel changement peut être attendu à partir d'une situation de départ connue. A titre d'exemple, nous avons considéré **deux types de changement, élévation de la température et abandon de la fertilisation, dont les effets ont été calculés** à partir des équations du tableau 4a. Le résultat simulé a été évalué en le comparant à des observations sur le même site, correspondant à la situation testée. On observe une assez bonne convergence entre la simulation et la situation de référence (tableau 7). Toutefois, la prédiction de changements portant sur des facteurs ayant des effets contraires sur la proportion des types fonctionnels serait difficile. C'est le

cas du changement climatique, qui combine élévation de la température et augmentation du déficit hydrique, deux facteurs ayant des effets contraires sur la proportion d'espèces à stratégies de capture et de conservation.

• Herb'adapt : un outil couplant modèle et observation

Les relations entre composition fonctionnelle, milieu et pratiques établies fournissent des **règles génériques d'assemblages des types fonctionnels pertinentes pour cadrer les décisions de gestion**. Néanmoins, ces règles sont insuffisamment précises pour l'action dans des conditions de milieu données, comme souvent observé pour les agroécosystèmes complexes (EVINER *et al.*, 2003). Dans ces situations, comme en cas d'incomplétude des connaissances (interactions plante - sol - climat et pratiques insuffisamment connues), il est nécessaire de s'appuyer sur les retours d'expériences qui sont essentiels pour adapter les pratiques (SHENNAN, 2008). A cet effet, nous avons conçu un outil, Herb'adapt, qui permet d'initier un processus de collaboration entre les chercheurs, les éleveurs et les conseillers afin de tenir compte des spécificités des situations. Après définition des objectifs de gestion de prairie et réalisation d'un diagnostic, il s'agit de choisir les pratiques, les mettre en œuvre, les suivre, en évaluer les effets puis, si nécessaire, réviser les objectifs et réajuster les pratiques. Pour ce faire, les cadres d'analyse que nous avons présentés permettent de prédire, dans les grandes lignes, les évolutions de la composition fonctionnelle selon différentes variables de forçage (tableau 4, annexes 2 et 3). Ces informations doivent permettre aux utilisateurs de sélectionner les pratiques qui semblent le mieux adaptées pour atteindre leurs objectifs. Il s'agit d'une **gestion adaptative** car les actions et/ou les objectifs sont révisés en fonction des résultats obtenus. Selon le postulat posé par le paradigme de la gestion adaptative, du fait de leur complexité, les ressources naturelles ne pourront jamais être gérées de manière complètement planifiée (WILLIAMS, 2011). Ainsi, si les connaissances sur les processus sont nécessaires pour comprendre les évolutions observées et proposer des pratiques plus pertinentes, elles ne permettent pas de réduire totalement l'incertitude. L'outil Herb'adapt vise à donner les moyens aux utilisateurs d'affiner eux-mêmes les connaissances dont ils ont besoin pour concevoir, prédire les effets des pratiques et les ajuster sur la base de l'observation de leur effet.

Changement simulé	Caractéristiques des parcelles	Types fonctionnels de graminées				
		A	B	b	C	D
Elévation de température dans l'Aubrac	Parcelles situées à 900 m (n = 7)	34	32	30	4	0
	Parcelles situées à 1 100 m (n = 6)	26	34	28	12	0
	Parcelles situées à 1 100 m suite à une élévation de température de 1,2°C	34	30	27	9	0
Arrêt de la fertilisation en Auxois	Parcelles fertilisées actuellement	49	28	14	9	0
	Parcelles non fertilisées actuellement	41	32	12	15	0
	Simulation suite à arrêt de la fertilisation	46	24	21	9	0

TABLEAU 7 : Comparaison des compositions fonctionnelles observées et simulée (% TFG) suite à une élévation de température ou à un arrêt de la fertilisation.

TABLE 7 : Observed and simulated functional compositions (% TFG) after a rise in temperature or discontinued fertilization.

■ Prédire les services intrants et hors revenu agricole

Au-delà de la construction d'un outil générique d'évaluation des services fourragers sur la base d'une caractérisation simplifiée de la composition fonctionnelle, cette approche s'avère pertinente pour définir des assemblages de types fonctionnels caractéristiques du milieu et des pratiques, ainsi que pour prédire, dans les grandes lignes, les 5 composantes des services fourragers. Nous pouvons aussi nous interroger sur l'utilisation de la typologie des types de végétation, et des modèles conceptuels sous-jacents, pour évaluer les services intrants (eau et nutriments) et les services produits hors revenu agricole comme le stockage de carbone, la biodiversité et la valeur esthétique des paysages (LE ROUX *et al.*, 2008).

La diversité spécifique, considérée comme un service, peut difficilement être prédite à partir de la composition fonctionnelle dans la mesure où il n'y a pas de relation étroite entre la richesse spécifique et la richesse fonctionnelle, notamment parce que le pool d'espèces peut être très différent d'un site à un autre. Cependant, pour une région pédoclimatique donnée, il est possible de prédire dans quel sens va changer la richesse spécifique en fonction de l'évolution des caractéristiques de l'environnement ou des pratiques, dans la mesure où le stress abiotique favorise la richesse spécifique (figure 5c) ; dans ce cas, la proportion d'espèces à stratégie de conservation peut éventuellement indiquer des évolutions en situation de stress abiotique.

Les services intrants contribuent entre autres à la fourniture de ressources. En effet, une diversité fonctionnelle élevée (figure 5) permettrait de mieux utiliser les ressources (nutriments, eau, lumière) dans la mesure où la végétation combine des types de plantes ayant des aptitudes différentes pour l'acquisition et l'utilisation de ces ressources (FORNARA et TILMAN, 2009) du fait de : i) différences physiologiques (acquisition du P), phénologiques, morphologiques et ii) la réponse aux facteurs abiotiques (différences entre graminées et légumineuses pour les seuils thermiques : DURU *et al.*, 2010c). Lorsqu'une espèce rend accessible à une autre une ressource qui ne l'était pas, on parle de facilitation. Ce pourrait être le cas lorsque coexistent des espèces à stratégie de conservation aptes à utiliser des formes organiques de N et de P par l'intermédiaire de champignons et des espèces à stratégie de capture utilisant les formes minérales de N et de P *via* des processus contrôlés par des bactéries (DE DEYN *et al.*, 2008).

La séquestration du carbone dans les prairies dépend beaucoup du ratio C/N de la litière, lui-même dépendant des nutriments, de l'eau et de la défoliation (DE DEYN *et al.*, 2008). Les espèces à stratégie de conservation (TFG C) ont un rapport C/N plus élevé (ANSQUER *et al.*, 2009a) et un rapport partie aérienne/ partie souterraine plus faible générant un cycle du carbone lent et un stockage du C (figure 5c).

La valeur esthétique des paysages dépend entre autres de la mosaïque paysagère générée par la diversité

des types de prairie dans un espace. Compte tenu des différences de structure (hauteur) et couleur des différents TFG constituant une communauté, on peut s'attendre à ce que la valeur esthétique soit d'autant plus grande que la gamme de types de végétation présente dans un espace est grande (figure 5c).

Conclusion : exploiter la diversité fonctionnelle et la variabilité spatio-temporelle

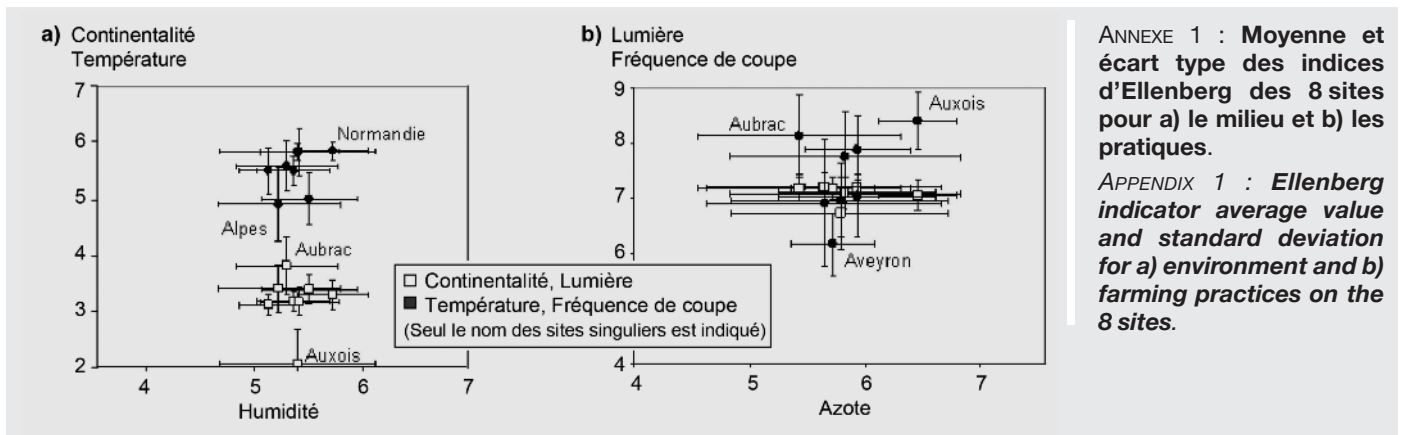
La caractérisation de la végétation par sa composition fonctionnelle avait déjà permis de construire et d'expérimenter des indicateurs pour estimer les services fourragers à partir de relevés de végétation simplifiés. Nous montrons ici que les types fonctionnels de plantes ne sont pas assemblés par hasard. **L'environnement** (climat, sol) **et les pratiques jouent le rôle de filtres pour favoriser ou éliminer tel ou tel type**, de telle sorte qu'à une combinaison donnée de filtres correspond un assemblage spécifique de types fonctionnels **pour lequel chacune des 5 composantes des services fourragers** (productivité et qualité, temporalité et saisonnalité de la production, souplesse d'utilisation) **peut être caractérisée**. Treize types de végétation ont été définis, chacun résultant d'une intensité de stress abiotique (température, eau, azote) et d'un niveau de perturbation (pâturage *vs* fauche). Les situations où le stress et la perturbation sont les plus faibles ou les plus élevés correspondent à une faible diversité fonctionnelle. Alors que la compréhension des assemblages progresse, leur prédiction à partir des variables usuellement disponibles est modeste. Toutefois, les connaissances élaborées par la mobilisation des concepts de l'écologie fonctionnelle permettent de cadrer l'action. C'est pourquoi, l'observation et l'expérimentation restent nécessaires pour ajuster les pratiques à mettre en œuvre afin de tenir compte des spécificités locales. Notre cadre d'analyse basé sur les assemblages de types fonctionnels de plante peut aussi être mobilisé pour examiner les services intrants (ceux permettant une meilleure mobilisation des ressources) ; les types de végétation ayant une diversité fonctionnelle élevée devraient ainsi permettre, outre la souplesse d'utilisation, une meilleure utilisation des ressources du milieu. Des tendances peuvent aussi être fournies pour le stockage de carbone car les types fonctionnels de plantes qui ont servi à évaluer les services fourragers permettent aussi, d'après la littérature, de rendre compte de fonctionnements différents pour le cycle du carbone. Enfin, la mosaïque des parcelles à l'échelle des paysages contribuant à leur esthétique peut être en partie caractérisée par la distribution des types fonctionnels au sein et entre prairies. Cette diversité spatiale pourrait être un atout pour les systèmes d'élevage en relation avec la variété des fonctions dédiées aux prairies.

Intervention présentée aux Journées de l'A.F.P.F.,
"Prairies permanentes : de nouveaux atouts pour demain",
les 3-4 avril 2012.

Remerciements : Ce travail a été financé par l'ANR SYSTERRA O2LA (Organismes et Organisations Localement Adaptés, ANR-09-STRA-09) et le projet PSDR Climfourrel (INRA et Région Midi-Pyrénées). Nous remercions Daniel Leconte, Gérard Balent et Philippe Fleury pour nous avoir fourni respectivement les données de la Normandie, de l'Aveyron et du Pays basque, des Alpes et du Jura.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- AL HAJ KHALED R., DURU M., THEAU J.P., PLANTUREUX S., CRUZ P. (2005) : "Variation of leaf traits through seasons and N-availability levels and its consequences for ranking grassland species", *J. of Veg. Sci.*, 16, 391-398.
- ANSQUER P., DURU M., THEAU J.-P., CRUZ P. (2009a) : "Convergence in plant traits between species within grassland communities simplifies their monitoring", *Ecological Indicators*, 9, 1020-1029.
- ANSQUER P., DURU M., THEAU J.-P., CRUZ P. (2009b) : "Functional traits as indicators of fodder provision over a short time scale in species-rich grasslands", *Annals of Botany*, 103, 117-126.
- BRAUN-BLANQUET J. (1928) : *Pflanzensoziologie. Grundzüge der Vegetationskunde*, Biologische Studienbücher 7, Berlin, ré-édité en 1964, 330 p.
- CAPORALI F. (2011) : "Agroecology as a transdisciplinary science for a sustainable agriculture", *Biodiversity, Biofuels, Agroforestry and Conservation Agriculture*, E. Lichtfouse ed., *Sustainable Agriculture Reviews*, 5, 1-71.
- CRUZ P., THEAU J.-P., LECLoux E., JOUANY C., DURU M. (2010) : "Typologie fonctionnelle de graminées fourragères pérennes : une classification multitraits", *Fourrages*, 401, 11-17.
- DAGET P., POISSONET J. (1971) : "Une méthode d'analyse phytosociologique des prairies", *Annals of Agronomy*, 22, 1, 5-41.
- DE DEYN G.B., CORNELISSEN J.H.C., BARDGETT R.D. (2008) : "Plant functional traits and soil carbon sequestration in contrasting biomes", *Ecology Letters*, 11, 516-531.
- DIAZ S., LAVOREL S., MCINTYRE S., FALCZUK V., CASANOVES F., MILCHUNAS D.G. et al. (2007) : "Plant trait responses to grazing-A global synthesis", *Global Change Biology*, 13, 313-341.
- DURU M., CRUZ P., JOUANY C., THEAU J.P. (2010a) : "Herb'type® : un nouvel outil pour évaluer les services de production fournis par les prairies permanentes", *Prod. Animales*, 23, 4, 319-332.
- DURU M., ANSQUER P., JOUANY C., THEAU J.P., CRUZ P. (2010b) : "Comparaison of methods for assessing the impact of different disturbances and nutrient conditions upon functional characteristics of grassland communities", *Annals of Botany - London*, 106, 823-831.
- DURU M., CRUZ P., MARTIN G., THEAU J. P., CHARRON-MOIREZ M. H., DESANGE M., JOUANY C., ZEROUROU A. (2010c) : "Herb'sim : un modèle pour raisonner la production et l'utilisation de l'herbe", *Fourrages*, 201, 37-46.
- DURU M., THEAU J.-P., HOSSARD L., MARTIN G., CRUZ P. (2011) : "Diversité de la composition fonctionnelle de la végétation au sein d'une prairie et entre prairies : caractérisation et analyse dans des élevages herbagers", *Fourrages*, 205, 61-73.
- ELLENBERG H., WEBER H.E., DÜLL R., WIRTH V., WERNER W., PAULISSEN D. (1992) : "Zeigerwerte von Pflanzen in Mitteleuropa", *Scripta Geobotanica*, 18, 1-258.
- EVINER V.T., CHAPIN III FS. (2003) : "FUNCTIONAL MATRIX: A Conceptual Framework for Predicting Multiple Plant Effects on Ecosystem Processes", *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 34, 455-485.
- FORNARA D.A., TILMAN D. (2009) : "Ecological mechanisms associated with the positive diversity-productivity relationship in an N-limited grassland", *Ecology*, 90, 408-418.
- GARNIER E., NAVAS M.L. (2011) : "A trait-based approach to comparative functional plant ecology: concepts, methods and applications for agroecology. A review", *Agronomy for Sustainable Development*, 32, 365-399.
- GRIME J. P. (1973) : "Competition and Diversity in Herbaceous Vegetation", *Nature*, 244, 310-311.
- HARRISON S., PRENTICE I., BARBONI D., KOHFELD K., NI J., SUTRA J.P. (2010) : "Ecophysiological and bioclimatic foundations for a global plant functional classification", *J. of Veg. Sci.*, 21, 300-317.
- KAHMEN S., POSCHLOD P. (2008) : "Effects of grassland management on plant functional trait composition", *Agriculture, Ecosystems and Environment*, 128, 137-145.
- LAUNAY F., BAUMONT R., PLANTUREUX S., FARRIE J.P., MICHAUD A., POTTIER E. (2011) : *Prairies permanentes : des références pour valoriser leur diversité*, Institut de l'Élevage, Paris; 128 p.
- LAVOREL S., GARNIER E. (2002) : "Predicting changes in community composition and ecosystem functioning from plant traits: revisiting the Holy Grail", *Functional Ecology*, 16, 545-556
- LAVOREL S., GRIGULIS K. (2012) : "How fundamental plant functional trait relationships scale-up to trade-offs and synergies in ecosystem services", *J. of Ecology*, 100, sous presse
- LE ROUX R., BARBAULT J., BAUDRY J., BUREL F., DOUSSAN I., GARNIER E., HERZOG F., LAVOREL S., LIFRAN R., ROGER-ESTRADE J., SARTHOU J.P., TROMMETTER M. éd. (2008) : "Agriculture et biodiversité, valoriser les synergies", *Expertise scientifique collective, synthèse du rapport*, INRA, 37 p.
- MARTIN G., CRUZ P., THEAU J.-P., JOUANY C., FLEURY P., GRANGER S., FAIVRE R., BALENT G., LAVOREL S., DURU M. (2009) : "A multi-site study to classify semi-natural grassland types", *Agriculture, Ecosystems and Environment*, 129, 508-515.
- MASON W.H., MACGILLIVRAY K., STEEL J.B., WILSON J.B. (2003) : "An index of functional diversity", *J. of Veg. Sci.*, 14, 571-578.
- MICHAUD A., PLANTUREUX S., AMIAUD B., CARRÈRE P., CRUZ P., DURU M., DURY B., FARRUGGIA A., FIORELLI J.L., KERNEIS E., BAUMONT R. (2011) : "Identification of the environmental factors which drive the botanical and functional composition of permanent grasslands", *J. of Agric. Sci.*, 1-18.
- MICHAUD A., ANDUEZA D., PICARD F., PLANTUREUX S., BAUMONT R. (2012) : "Seasonal dynamics of biomass production and herbage quality of three grasslands with contrasting functional compositions", *Grass and Forage Sci.*, 67, 64-76.
- POOZESH V., CRUZ P., CHOLER P., BERTONI G. (2007) : "Relationship between the AI resistance of grasses and their adaptation to an infertile habitat", *Annals of botany*, 99, 947-54.
- SHENNAN C. (2008) : "Biotic interactions, ecological knowledge and agriculture" *Philosophical transactions of the Royal Society of London, Series B, Biological sciences*, 363, 717-739.
- DE VRIES, DE BOER (1959) : "Methods used in botanical grassland research in the Netherlands and their application", *Herbage Abstracts*, 29, 1.
- WILLIAMS B.K. (2011) : "Adaptive management of natural resources-framework and issues", *J. of Env. Management*, 1346-1353.



ANNEXE 1 : Moyenne et écart type des indices d'Ellenberg des 8 sites pour a) le milieu et b) les pratiques.

APPENDIX 1 : Ellenberg indicator average value and standard deviation for a) environment and b) farming practices on the 8 sites.

Productivité*		Saisonnalité*		Temporalité*		Souplesse*	
VT	Indice	VT	Indice	VT	Indice	VT	Indice
1	92 ^a	5	77 ^a	12	71 ^a	7	0,68 ^a
2	86 ^b	6	72 ^b	9	51 ^b	6	0,67 ^a
3	85 ^{cd}	1	72 ^b	8	48 ^c	10	0,64 ^{bc}
4	82 ^d	8	72 ^b	5	31 ^d	2	0,59 ^{cd}
5	67 ^e	10	65 ^{bc}	6	27 ^e	9	0,57 ^{de}
6	61 ^f	13	60 ^{bd}	11	22 ^f	8	0,55 ^e
7	57 ^g	2	57 ^d	7	20 ^f	11	0,54 ^e
8	50 ^h	11	52 ^e	4	16 ^g	5	0,50 ^f
9	44 ⁱ	12	51 ^e	3	13 ^{gh}	3	0,45 ^g
10	40 ^j	4	50 ^{ef}	10	13 ^{ghi}	4	0,44 ^{gh}
11	20 ^j	7	48 ^{eg}	2	11 ^h	13	0,42 ^{gh}
12	20 ^j	9	45 ^{gh}	1	7 ⁱ	12	0,41 ^h
13	12 ^k	3	43 ^h	13	7 ^{hi}	1	0,35 ⁱ

F	186,2	44,1	158,8	80,8
ddl			1 286	
P			< 0,001	

* Indice de productivité estimée par la proportion de TFG A + B ; indice de saisonnalité estimé par la proportion de grami-nées ; indice de temporalité estimé par la proportion de TFG b +D ; indice de souplesse estimé par l'indice de Simpson

ANNEXE 2 : ANOVA des 13 types de végétation (VT) et tests des étendues multiples pour 4 services fourragers.

APPENDIX 2 : ANOVA analysis for the 13 types of vegetation (VT) and multiple factor statistical analyses for 4 forage services.

a) Descripteurs de l'environnement et des pratiques

Bilan hydrique (P-ETP)			Température			Pluviométrie			Mode d'exploitation		
VT	Indice*		VT	Indice*		VT	Indice*		VT	Indice*	
11	-224	a	3	9,7	a	5	743	a	7	0,76	a
7	-210	a	8	10,5	b	9	754	a	6	0,77	a
12	-189	a	2	10,5	bc	8	836	b	2	0,81	ab
6	-105	b	10	10,7	bc	3	877	b	12	1,10	b
10	-94	b	4	10,7	bc	11	893	b	11	1,11	b
8	-93	b	9	10,8	c	12	910	bc	4	1,13	bc
4	-91	b	5	10,8	c	6	928	cd	8	1,34	bc
2	-85	b	12	10,9	c	10	930	cd	10	1,45	bc
3	-78	b	11	11,2	d	2	936	cd	13	1,55	cd
9	61	c	7	11,5	de	4	949	cd	9	1,77	d
5	64	c	6	11,7	e	7	960	d	5	1,80	d
F	55,7		21,7		862		45,8		17,8		
ddl	862										
P	< 0,001										

b) Indices d'Ellenberg (EIV)

Continentalité		Humidité		Réactivité		Température		Azote		Fréq. de coupe		Lumière		Piétinement		
VT	IEV *	VT	IEV *	VT	IEV *	VT	IEV *	VT	IEV *	VT	IEV *	VT	IEV *	VT	IEV *	
2	2,8 ^a	13	4,6 ^{ab}	12	5,4 ^a	13	5,0 ^a	13	4,0 ^a	13	5,2 ^a	13	6,7 ^a	6	5,5 ^a	
6	2,8 ^{ab}	10	4,8 ^{abc}	8	5,7 ^b	11	5,0 ^a	10	4,5 ^{ab}	10	6,9 ^{bc}	6	6,9 ^b	11	6,4 ^b	
7	2,9 ^b	2	4,8 ^a	11	5,8 ^{bc}	10	5,1 ^{abc}	11	4,7 ^b	9	7,1 ^b	12	6,9 ^{bc}	7	6,4 ^{abc}	
3	3,1 ^c	11	4,9 ^{ab}	9	5,9 ^{cd}	9	5,2 ^{bc}	7	5,4 ^c	12	7,1 ^b	9	7,0 ^{bcd}	4	6,7 ^{bc}	
1	3,1 ^c	7	5,0 ^b	6	6,0 ^d	12	5,3 ^{cd}	12	5,6 ^c	7	7,2 ^{bc}	7	7,0 ^{de}	5	6,7 ^c	
8	3,2 ^c	3	5,0 ^{bc}	5	6,1 ^{de}	4	5,3 ^d	6	5,8 ^d	3	7,3 ^{bc}	4	7,1 ^{ef}	8	7,0 ^{cd}	
4	3,2 ^{cd}	6	5,1 ^{cd}	7	6,2 ^{ef}	7	5,3 ^d	8	5,8 ^{de}	2	7,4 ^c	10	7,1 ^{def}	12	7,0 ^{cd}	
5	3,3 ^{de}	4	5,2 ^{de}	10	6,3 ^{defg}	6	5,6 ^e	4	5,9 ^{de}	4	7,4 ^{cd}	2	7,1 ^{fg}	9	7,1 ^{cd}	
12	3,3 ^{de}	1	5,3 ^e	4	6,3 ^{fg}	2	5,7 ^e	9	6,0 ^{ef}	1	7,6 ^{de}	8	7,1 ^{fg}	2	7,2 ^{de}	
9	3,4 ^e	9	5,4 ^e	3	6,3 ^{fgh}	3	5,8 ^f	3	6,0 ^{ef}	5	7,8 ^{ef}	5	7,2 ^{gg}	1	7,4 ^{ef}	
11	3,5 ^e	12	5,4 ^e	1	6,5 ^{gh}	1	5,8 ^f	5	6,1 ^f	8	7,8 ^{ef}	11	7,2 ^{fg}	3	7,6 ^{fg}	
10	3,5 ^{def}	8	5,7 ^f	2	6,5 ^h	8	5,9 ^f	1	6,1 ^f	6	7,8 ^{ef}	3	7,2 ^{fg}	10	7,7 ^g	
13	3,9 ^f	5	5,8 ^f	13	6,6 ^{fgh}	5	5,9 ^f	2	6,2 ^f	11	7,9 ^f	1	7,4 ^h	13	7,8 ^g	
F	28,6		26		30,7		56,5		31,5		17,2		20,5		16,3	
ddl	1 286															
p	< 0,001															

* Les données qui ont des lettres différentes dans une même colonne sont significativement différentes au seuil de 5 %

ANNEXE 3 : ANOVA des 13 types de végétation (VT) et tests des étendues multiples pour a) 4 descripteurs de l'environnement et des pratiques et b) 8 indices d'Ellenberg (EIV).

APPENDIX 3 : ANOVA analysis for the 13 types of vegetation (VT) and multiple factor statistical analyses for a) 4 types of descriptive data for environment and farming practices and b) 8 Ellenberg indicator values (EIV).