



Caractérisation de la variabilité fonctionnelle d'une prairie permanente en réponse à deux facteurs environnementaux : la disponibilité des nutriments et la consommation de la végétation par le bétail.

BRIDOT Lucie

Stage effectué du 6 mars 2017 au 1 septembre 2017 à l'Unité mixte de recherche sur l'écosystème prairial de l'INRA, 5 chemin de Beaulieu 63 000 Clermont Ferrand sous la direction scientifique de M.POTTIER Julien



"Le présent rapport constitue un exercice pédagogique qui ne peut en aucun cas engager la responsabilité de l'Entreprise ou du Laboratoire d'accueil"

Remerciements

Je voudrais tout d'abord remercier tout particulièrement mon maître de stage, Julien Pottier, ainsi que la responsable du projet auquel j'ai eu la chance de participer, Frédérique Louault. Je leur suis reconnaissante de m'avoir fait confiance en me permettant de travailler sur cette étude. Ils ont su m'accompagner tout au long de stage, tout d'abord en m'apprenant énormément sur le fonctionnement des prairies, agrosystème que je ne connaissais pas, et les espèces qui les composent. Puis pour leur aide indispensable lors de la rédaction de ce rapport.

Je souhaite remercier aussi les techniciens et mains d'œuvres occasionnelles qui m'ont épaulée lors des campagnes de terrains et des mesures biométriques, et sans qui la récolte des données aurait été beaucoup plus fastidieuse.

Enfin, merci à toute l'équipe de l'UREP, dont l'accueil chaleureux et la bonne ambiance au quotidien m'ont aidé à fournir un travail appliqué.

Table des matières

Remerciements

| | |
|---|----|
| INTRODUCTION : | 1 |
| 1. Matériel et méthode : | 7 |
| 1.1. Contexte | 7 |
| 1.1.1. Présentation du dispositif expérimental | 7 |
| 1.1.2. Caractérisation spécifique des parcelles | 9 |
| 1.2. Traits fonctionnels | 11 |
| 1.2.1. Choix des espèces | 11 |
| 1.2.2. Les traits | 11 |
| 1.2.3. Méthodes de mesure | 12 |
| 1.3. Exploitation des données | 13 |
| 1.3.1. Préparation des données | 13 |
| 1.3.2. Calcul des indicateurs | 14 |
| 1.3.3. Tests statistiques | 14 |
| 2. Résultats | 16 |
| 2.1. Gradient fertilisation | 16 |
| 2.1.1. SLA | 16 |
| 2.1.2. log-LDMC | 17 |
| 2.1.3. Log Hveg | 18 |
| 2.1.4. Hrep | 19 |
| 2.2. Perturbation : | 21 |
| 2.2.1. SLA : | 21 |
| 2.2.2. LDMC: | 22 |
| 2.2.3. H_veg | 23 |
| 2.2.4. H_rep | 24 |
| 3. Discussion | 26 |
| Bibliographie | 33 |
| Annexes | |
| Résumé | |

INTRODUCTION :

L'agroécologie est un principe apparu pour la première fois en 1928 dans un livre de Basil Bensing, il est alors décrit comme l'application de l'écologie à l'agronomie, définition qui est aujourd'hui encore d'actualité (Wezel et al., [2009](#)). Au fil du temps le cadre de ce principe s'est dessiné plus précisément pour obtenir aujourd'hui des pratiques connues pour leurs propriétés agro écologiques (Altieri, [1995](#)), telles que : l'agroforesterie, la rotation des cultures, les cultures associées ou encore le maintien d'une couverture végétale permanente. Ces pratiques visent principalement à limiter l'apport d'intrants ou de produits phytosanitaires par une action directe ou indirecte sur les acteurs influençant l'évolution d'un agrosystème (ravageurs, pathogènes, adventices mais aussi les auxiliaires). Chaque agrosystème présente ses propres caractéristiques et donc peut être favorisé de manière bien spécifique.

Pour ce qui est des agro-écosystèmes prairiaux une manière durable d'optimiser leur productivité et leur viabilité est de favoriser leur diversité (Altieri, [1995](#)). L'agro-écosystème prairial est un système complexe qui demande à être étudié suivant deux aspects complémentaires. Notamment, il peut y avoir d'abord l'étude des espèces une à une, en observant leurs particularités biologiques, et ensuite l'observation des interactions en réponse à des facteurs biotiques et abiotiques (Hédin, [1952](#)), permettant d'aborder le fonctionnement à l'échelle de la communauté.

La prairie permanente est un agrosystème très représenté, en effet, la surface de prairies permanentes en France représente 30 % de la Surface Agricole Utile, cette proportion est la même à l'échelle de l'Europe. Sont considérées comme prairies permanentes, toutes surfaces dont l'herbe ou les plantes fourragères dominent depuis au moins 5 ans, les landes, parcours et estives sont compris dans cette définition (<http://agriculture.gouv.fr>). Elles ont un rôle majeur dans l'environnement. En effet elles permettent, entre autre, un captage du CO₂ atmosphérique puis un stockage du carbone dans le sol (White et al., [2000](#)), un maintien de la stabilité des sols, et elles représentent également un réservoir important de biodiversité.

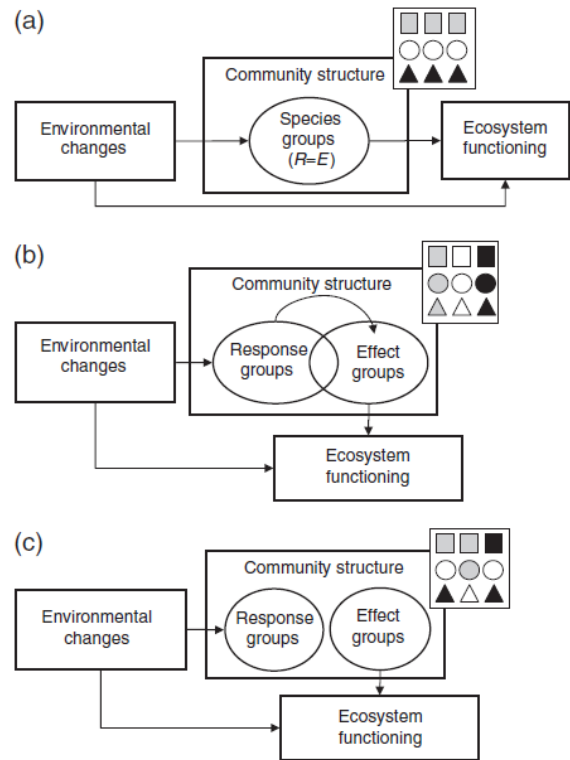
La diversité présente dans ces prairies joue un rôle significatif dans le fonctionnement de l'écosystème prairial (Tilman and al., [1994](#)). En effet, la diversité favorise la stabilité des rendements fourragers de la prairie (Forest, [2015](#)). Le décalage des stades phénologiques de chaque espèce au cours de la saison permet d'avoir, au cours de celle-ci, une régularité dans la qualité nutritive de la parcelle (Dumont et al., [2007](#)). De plus, les prairies possédant la diversité spécifique la plus élevée présenteraient des capacités supérieures à résister aux aléas climatiques, comme la sécheresse (Tilman et al., [1994](#)). La diversité spécifique permet donc à la prairie de présenter une faculté de résilience plus grande, il s'agit de l'hypothèse d'assurance (Yachi et Loreau, [1999](#)).

Cependant la diversité spécifique, i.e. taxonomique, n'est qu'une facette de la diversité présente dans ces écosystèmes, il faut en réalité prendre en compte la diversité fonctionnelle (De Wit, [2014](#); Hooper, [1997](#)). Cette dernière est la composante de la diversité qui a pu être mise en lien avec le fonctionnement de l'écosystème, ses dynamiques, sa productivité et l'autorégulation de la prairie, plus il y a naturellement de groupes fonctionnels différents, plus le système sera stable sans besoin d'apport humain. (Tilman, [2001](#)). Elle permet aussi de pouvoir prédire la date du pic de production et la digestibilité de l'herbe, et a un effet sur la capacité d'une prairie à réguler l'érosion du sol (Garnier et Navas, [2011](#)). Son étude donne donc accès à des descripteurs du fonctionnement d'un écosystème. L'importance de la diversité fonctionnelle pour la gestion des écosystèmes, et en particulier des prairies permanentes, nous amène à vouloir piloter cette diversité pour optimiser la prairie de manière naturelle. Pour cela, il faut en savoir plus sur ce qu'est et ce qui conditionne la diversité fonctionnelle des prairies.

La diversité fonctionnelle est la variabilité des caractéristiques morphologiques, physiologiques, phénologiques portées par l'ensemble des individus des différentes espèces qui composent une communauté. Sa caractérisation passe par la mesure de traits fonctionnels. Ce sont des variables mesurables d'un individu décrit indépendamment de facteurs extérieurs et qui donnent des informations sur le fonctionnement de cet individu (Violle et al., [2007](#)). Les traits sont utilisés pour informer sur la fitness des individus, ainsi que sur le rôle d'un individu dans l'organisation de la communauté. La diversité fonctionnelle est représentée par les valeurs de traits et leur variabilité (Tilman, [2001](#)).

Les traits fonctionnels s'adaptent en réponse à des facteurs environnementaux et jouent un rôle dans le fonctionnement de l'écosystème (Violle et al., [2007](#)). En effet, les traits varient en fonction des conditions environnementales, comme dans l'article de Funk, [2016](#), où, en réponse à une sécheresse et donc à une disponibilité en eau moins importante, les plantes ont développé des racines de biomasse et de profondeur supérieures. Par ailleurs les traits des individus ont un effet sur le fonctionnement de l'écosystème. Par exemple, la surface spécifique foliaire (SLA) est corrélée positivement avec, entre autres, la productivité de la prairie, la vitesse de décomposition de la litière et l'appétibilité du bétail. Les espèces dont la réaction face à un changement environnemental est la même peuvent aussi présenter des traits d'effets similaires (Figure 1, a) mais ce n'est pas obligatoirement le cas (Figure 1, b et c).

Figure 1 : Fonctionnement des traits de réponse et d'effet. Response groups : chaque forme représente des espèces qui répondent aux changements environnementaux de la même manière (les mêmes valeurs de traits réponse). Effect groups : chaque couleur représente des espèces qui ont les mêmes effets sur le fonctionnement de l'écosystème (les mêmes valeurs de traits d'effet). D'après SUDING et al, 2008.



Les traits fournissent des informations complémentaires et nécessaires permettant de caractériser les populations d'espèces locales (Kazakou, [2013](#)) et ainsi compléter les informations de diversité spécifique pour décrire la diversité fonctionnelle totale d'une communauté végétale. L'étude des traits permet de conclure sur les caractéristiques des individus, cependant l'objectif est de pouvoir extrapoler à la communauté afin de pouvoir conclure sur le fonctionnement de l'écosystème. Pour cela, il existe différentes métriques permettant d'exprimer les valeurs de traits à l'échelle d'une communauté, en combinant les valeurs propres à chaque espèce la composant. Par exemple, la moyenne pondérée de la communauté (community-weighted mean = CWM) correspond à la moyenne des traits de la communauté pondérée par la fréquence relative de chaque espèce. Alors que d'autres estiment la variabilité des valeurs de traits à l'échelle de la communauté, comme l'indice de Rao (Lepš, [2006](#)).

La valeur des traits est influencée par les facteurs modifiant les conditions environnementales, comme les pratiques menées sur la parcelle observée. L'étude de la variabilité des valeurs de traits dans une communauté permet donc de conclure sur une partie de la diversité fonctionnelle engendrée par la modification des conditions environnementales. Une étude menée par Diaz et al. en [2001](#) sur des prairies permanentes d'Argentine et d'Israël a montré que le chargement animal affectait la diversité fonctionnelle des parcelles et en particulier la hauteur et la morphologie des feuilles. Funk et al., [2016](#), ont démontré que lorsque le milieu est très ombragé les plantes ont tendance à grandir plus, à l'inverse elles ont tendance à moins grandir lorsque le milieu est soumis à un manque d'eau disponible. L'article de Gaujour et al., [2012](#), regroupe de nombreuses études, toutes mettant en avant des

effets du pâturage, de la fertilisation ou de la fauche sur la diversité fonctionnelle des prairies. Le CWM est une métrique qui permet de caractériser une communauté à un moment donné, un changement de valeur CWM entre 2 parcelles permet de rendre compte de l'effet de facteurs environnementaux.

L'étude de la diversité fonctionnelle par les valeurs de traits permet aussi d'obtenir des informations sur les règles d'assemblages d'une communauté et ses propriétés. La formation d'une communauté passe par trois filtres pour un réservoir donné d'individus d'espèces différentes (Garnier et Navas, [2011](#)) :

- Les conditions du milieu : le contexte biogéographique du milieu permet une première sélection des individus viables dans ces conditions.
- Les filtres abiotiques : il s'agit des conditions environnementales du milieu, de la disponibilité des ressources et autres facteurs abiotiques jouant sur le maintien ou non des individus.
- Les filtres biotiques : ils réunissent les interactions entre les organismes de la communauté.

L'ampleur des valeurs de traits dépend donc de l'équilibre entre les facteurs abiotiques du milieu, et le principe de limitation de la similarité, dirigé par les interactions entre les organismes. En effet, le premier tend à faire converger les valeurs de traits en ajoutant des facteurs environnementaux qui conduisent à l'incapacité de certains traits à survivre dans le milieu. Et le deuxième tend à faire diverger les valeurs de traits principalement à travers le mécanisme de compétition. Pour observer l'organisation de la communauté il faut utiliser un descripteur de la variabilité des traits, tel que le Rao (Lepš et al., [2006](#)). En effet suite à une modification environnementale la variabilité de chaque trait peut augmenter, si, par exemple, la compétition entre individus permet à certains de développer des valeurs de traits viables dans le milieu et différents des autres. Mais elle peut aussi se trouver diminuée si les pressions des conditions environnementales sont trop fortes et ne permettent pas aux individus de s'adapter à ce changement. De plus la dispersion des valeurs de traits fonctionnels peut être reliée à la disponibilité de différentes niches trophiques dans l'écosystème (Ricotta et Moretti, [2011](#)), ce qui renseigne sur la structuration de la communauté.

La diversité fonctionnelle d'une communauté représentée par les mesures de trait peut se décomposer en deux notions : la variabilité inter spécifique, autrement appelée le turn-over d'espèces, et la variabilité intra spécifique. La première représente des différences de composition spécifique entre des communautés. La deuxième représente la plasticité phénotypique et la variabilité génotypique qui se manifestent pour une même espèce entre des communautés (Grassein, [2010](#)).

La plupart du temps, en travaillant sur des données agrégées au niveau de l'espèce parfois même issues d'une grande base de données, les études ne prennent en compte que la partie interspécifique de la variabilité, négligeant totalement la partie intraspécifique, pour l'estimation de la diversité fonctionnelle. Or

ne considérer que le turn-over pour calculer la diversité fonctionnelle totale d'une communauté peut conduire à une sous-estimation de cette dernière en omettant toute la diversité apportée en plus par la variabilité intraspécifique. Ce qui peut conduire, lors de l'observation de l'évolution de la diversité fonctionnelle en fonction de différentes modifications environnementales, à la conclusion que la diversité ne varie pas en fonction des différents traitements alors qu'elle est peut-être simplement principalement due à de la variabilité intraspécifique (De Bello et al., [2011](#)). De plus, la covariation négative qu'il peut y avoir entre la variabilité intraspécifique et le turn-over, peut amener à surestimer la variabilité totale si uniquement le turn-over est pris en compte (De Bello et al., [2011](#)).

Selon les études, les variations de la diversité fonctionnelle, sont principalement dues à la variabilité intraspécifique (De Bello et al., [2011](#)) mais dans certains cas la variabilité intraspécifique n'a eu que peu d'influence (De la Riva, [2015](#)). Or il est difficile de vouloir contrôler la diversité fonctionnelle des prairies si on ne sait pas comment elle est constituée. Pour cela il faut donc quantifier exactement comment se partitionne la diversité totale afin de pouvoir construire un programme de gestion de celle-ci.

L'étude de Louault et al. ([2017](#)) effectuée sur des prairies permanentes soumises à des pratiques plus ou moins intensives nous a montré que la diversité fonctionnelle varie le long de gradients de fertilisation et de perturbation. Cette analyse a été faite par le biais d'une méthode prenant en compte la diversité intraspécifique, la diversité interspécifique et leur covariation mais sans quantifier le poids relatif de chacune de ces formes de variation. Une nouvelle méthode d'analyse effectuée sur le même dispositif permettra de déterminer la part exacte de chaque forme de diversité dans la diversité totale et d'observer si l'estimation, et les changements, de cette dernière sous l'effet des traitements se confirment.

La question que nous allons nous poser est donc de savoir quelle est la part de variabilité intraspécifique et interspécifique dans la diversité fonctionnelle totale observée au long de gradients de fertilisation et de perturbation. Nous pouvons nous attendre, suite aux résultats obtenus par Louault et al. ([2017](#)) à une majorité de variabilité intraspécifique au sein du gradient fertilisation car déjà, dès les premières analyses effectuées en 2006, les valeurs de traits au sein d'une même espèce variaient selon les modalités de fertilisation. Pour le gradient de perturbation, ce n'était pas le cas, i.e. lors des premières mesures de traits d'espèce faites en 2006, il n'avait pas été noté, pour les espèces communes aux différentes parcelles des traitements de perturbation, de modifications de leur valeur de trait. Aussi, et sachant que se sont ces valeurs mesurées en 2006 qui ont été utilisées dans les calculs de CWM, l'effet significatif des traitements sur les changements de CWM enregistré au cours du temps avait été attribué au turn-over des espèces.

L'objectif de cette étude est d'analyser les changements fonctionnels qui ont lieu dans des prairies permanentes soumises à des changements de pratiques agricoles par le biais de mesures de traits d'espèces végétales. En seront déduites

les proportions de variabilité intraspécifique et interspécifique agissant sur la variabilité totale visible dans les gradients (fertilisation et perturbation).

Pour cela, nous allons mesurer différents types de traits sur des parcelles de prairies permanentes positionnées sur un gradient de perturbation ou sur un gradient de fertilisation. Ensuite en utilisant les tests statistiques décrits dans les articles de De Bello et al. ([2011](#)) et Lepš et al. ([2011](#)), nous pourrons partitionner de façon précise la diversité fonctionnelle. Cette analyse sera menée sur deux métriques utilisées pour caractériser la diversité fonctionnelle, le CWM et le Rao.

1. Matériel et méthode :

1.1. Contexte

1.1.1. Présentation du dispositif expérimental

Le dispositif étudié, le même que dans Louault et al. [2017](#), fait partie du SOERE ACBB (Système d'observation et d'expérimentation sur le long terme pour la recherche en environnement – Agro-écosystèmes, cycles biogéochimiques et biodiversité) qui couvre 3 agro-écosystèmes différents sur 4 sites en France, dont celui sur prairies permanentes à Theix et Laqueuille dans la Massif Central. Le SOERE ACBB a pour objectif d'observer les réponses à long terme de certaines pratiques agricoles sur des agro-écosystèmes. Il permet de fournir des stations expérimentales à des équipes de recherches étudiant les dynamiques globales des agro-écosystèmes en intégrant les matières organiques du sol, les communautés microbiennes ainsi que la végétation.

Le site de Theix est situé au pied d'un volcan caractérisé par une forte hétérogénéité du sol si bien que le dispositif se distribue sur deux blocs distincts dont les caractéristiques du sol et la composition floristique sont différentes. Le sol de ce site s'est développé sur un substrat granitique, une partie de ce site (i.e. un bloc) est caractérisée par un cambisol eutrique alors que l'autre est caractérisée par un cambisol formé à partir de colluvions. Il a été observé que le premier bloc avait tendance à être plus productif que le deuxième (plus de 20% de rendement en moyenne, Louault et al., [2017](#)). Le dispositif s'étend sur une surface de 3 hectares de surface expérimentale (voir Figure 2). L'expérimentation sur ce dispositif a débuté en 2005.

Le dispositif permet de suivre sur le long terme les effets de différentes modalités de pratiques culturales en prairie permanente selon deux facteurs de gestion de prairie. Pour le premier est testé l'effet de la disponibilité des nutriments, via les pratiques de fertilisation. Pour le deuxième, c'est le niveau d'utilisation des prairies, i.e. niveau de perturbation qui est étudié par le biais de pratiques de pâturage.

Sur le gradient de fertilisation, il y a 3 traitements, un traitement fertilisé avec un apport de NPK, un autre avec un apport de PK, et un traitement témoin non fertilisé Null. Pour le traitement NPK, il y a des apports d'engrais qui sont épanchés de façon fractionnée dans l'année, une partie étant apportée en fin d'hiver, le reste après les première et deuxième coupe, pour le traitement PK les apports sont amenés en deux fois, avec au total un apport de:

- NPK : 264 kg N.ha⁻¹, 33 kg P.ha⁻¹, 189 kg K.ha⁻¹
- PK : 26 kg P.ha⁻¹, 143 kg K.ha⁻¹
- Null : aucun apport

Les différents traitements forment un gradient de fertilisation (Figure 3), il y a quatre

parcelles pour chaque traitement sur le dispositif.

Pour ce qui concerne la conduite du pâturage, le bétail est mis en pâture pendant cinq périodes par an avec un chargement moyen annuel de 1,46 UGB/ha dans le cas du traitement à fort chargement (Bov+) et 0,73 UGB/ha dans le cas du traitement à faible chargement (Bov-). Sur le dispositif quatre parcelles (deux par bloc) sont traitées en fort chargement bovin, quatre en faible chargement bovin et quatre en faible chargement ovin (Ov-). De plus, quatre parcelles sont laissées sans aucune exploitation (abandonnée = ab) (Figure 3). Le temps de pâturage ne change pas quelle que soit la modalité. L'objectif est de générer trois types de parcelles, un totalement consommé par le bétail (traitement fort chargement), un à moitié consommé par le bétail (traitement faible chargement) et un témoin pas consommé du tout (ab). Pour cela le bétail est rentré en même temps dans toutes les parcelles, quatre bovins sont placés dans les parcelles Bov+ et seulement 2 dans les parcelles Bov-. Puis il est retiré en même temps de toutes les parcelles lorsque les parcelles Bov+ sont suffisamment consommées (hauteur d'herbe d'environ 7 cm). Les différents traitements forment un gradient de perturbation (Figure 3).

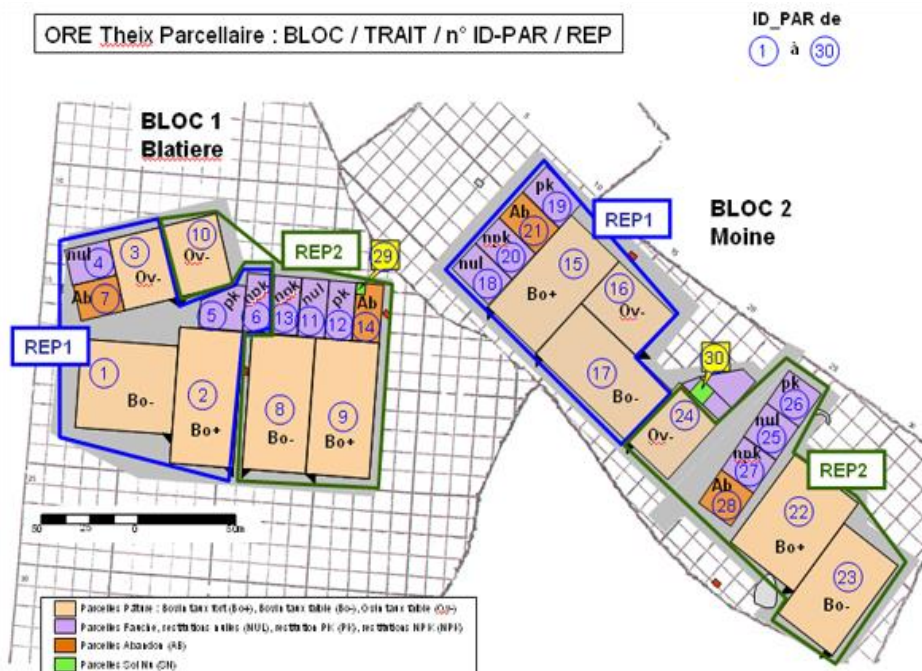
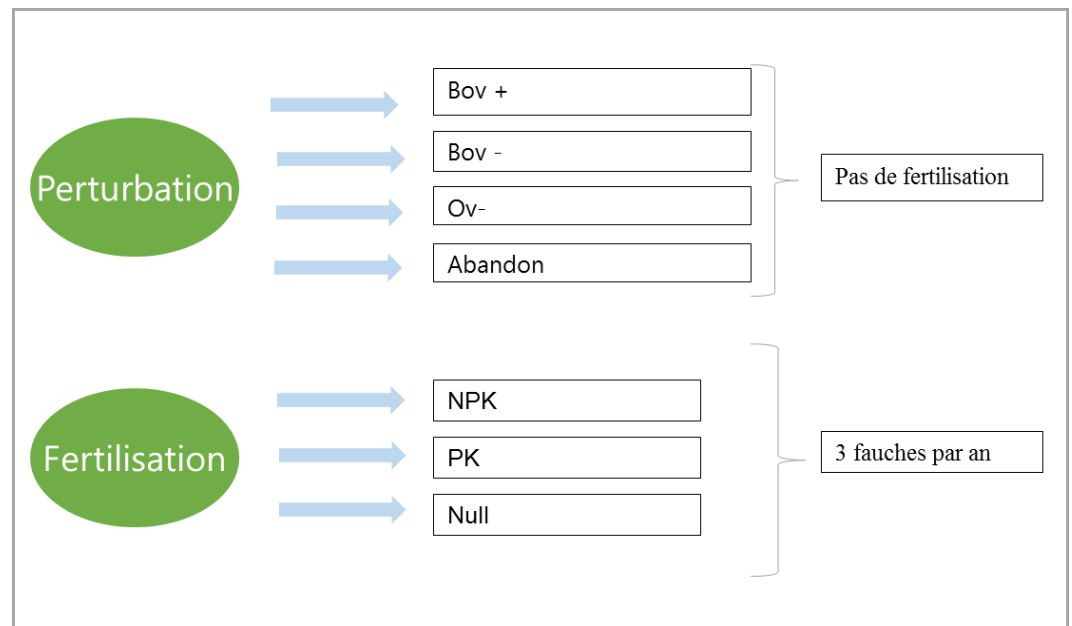


Figure 2 : Plan du dispositif expérimental. Source : <http://www.soere-acbb.com/>

Figure 3 :
Récapitulatif des
différentes modalités
étudiées sur le
dispositif
expérimental.
Source : personnel
d'après
[http://www.soere-
acbb.com/](http://www.soere-acbb.com/)



L'étude présentée dans ce rapport ne porte que sur certaines modalités qui représenteront quand même les deux gradients de modifications des conditions environnementales. Ainsi le gradient perturbation est constitué des traitements Bov+ et Bov-, et le gradient fertilisation des traitements NPK et Null.

1.1.2. Caractérisation spécifique des parcelles

a) Relevés botaniques

Chaque année des relevés botaniques sont effectués sur toutes les parcelles du site. Ces données permettent de rendre compte de l'évolution de la composition spécifique et de la diversité taxonomique entre les différents traitements. Ainsi dans chaque parcelle, 40 points sont observés le long de transects. Sur chacun d'entre eux, une aiguille est introduite verticalement dans la végétation et chaque espèce entrant en contact avec l'aiguille est recensée. A partir de ces nombres de contacts sont calculées les fréquences spécifiques de chaque espèce pour chaque parcelle.

$$\text{Fréquence spécifique} = \frac{\text{Nombre de fois où l'espèce est observée}}{\text{Nombre d'observation i.e. 40}} \times 100$$

b) Diversité spécifique

Les calculs de ce rapport reposent sur les relevés botaniques de 2016. A partir des fréquences spécifiques de chaque espèce, la richesse spécifique et l'indice d'équitabilité de Piélu sont calculés pour chaque parcelle. L'objectif est de mettre en évidence des différences de diversité taxonomique le long de ces deux gradients :

- Le gradient de fertilisation : les comparaisons sont faites entre les traitements Null et NPK. On observe une différence de richesse spécifique (Kruskall-Wallis, p-value = 0.01942, df=1) et d'équitabilité (Kruskall-Wallis, pvalue = 0.02092, df=1) entre les traitements. En effet il semble que le nombre d'espèces présentes soit plus élevé dans les parcelles Null (Figure 4, b), de

plus l'indice d'équitabilité montre une tendance à voir une répartition régulière des espèces dans la communauté (Figure 4, a).

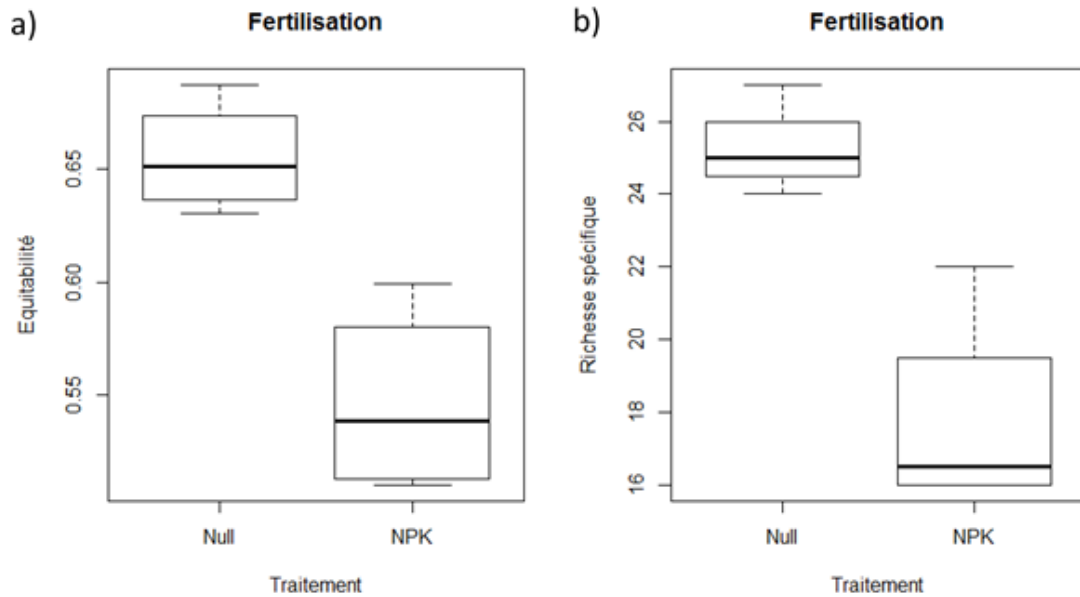


Figure 4 : Equitabilité (a) et Richesse spécifique (b) en fonction du gradient de fertilisation. Equitabilité : moyenne Null = 0.655, n=4 ; moyenne NPK = 0.547, n=4. Richesse spécifique : moyenne Null = 25.25, n=4 ; moyenne NPK = 17.75, n=4

- Le gradient de perturbation : les tests sont effectués sur les traitements Bov- et Bov+. Malgré une tendance à observer un plus grand nombre d'espèces dans le traitement Bov- (Figure 5, b), aucune différence statistique significative n'est apparue lors des tests (Kruskall-Wallis, pvalue = 0.1465, df=1). Cependant le traitement Bov- a une tendance plus forte à ce que ses espèces soit réparties irrégulièrement dans la communauté (Kruskall-Wallis, pvalue = 0.04331, df =1) (Figure 5, a).

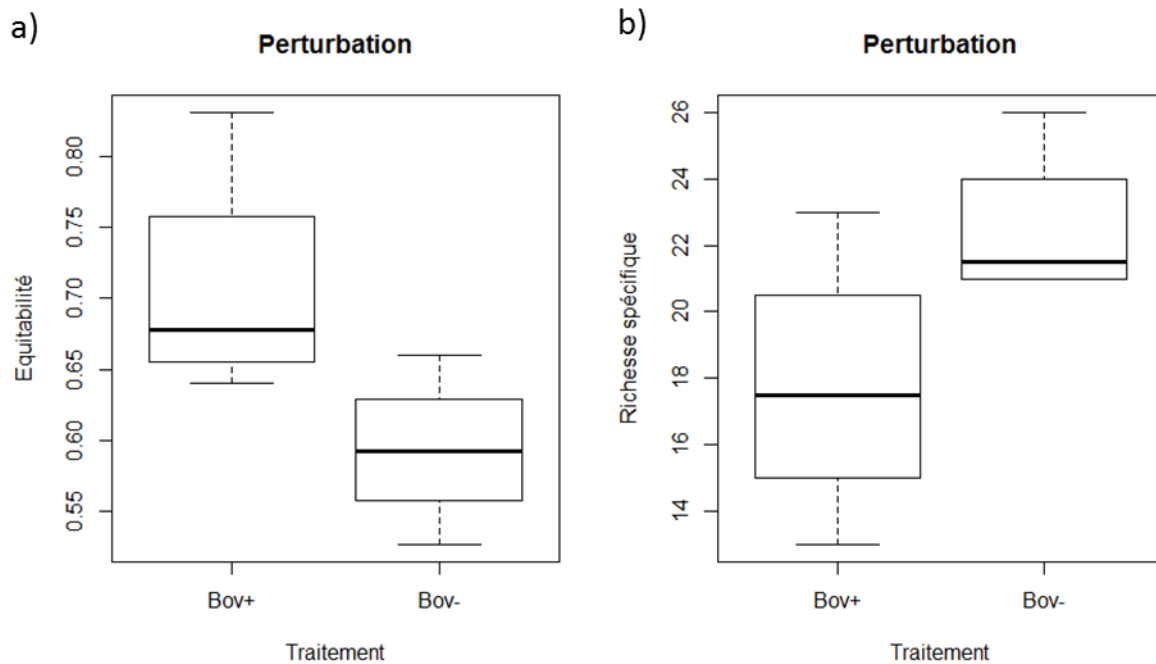


Figure 5 : Equitabilité (a) et Richesse spécifique (b) en fonction du gradient de perturbation. Equitabilité : moyenne Bov+ = 0.707, n=4 ; moyenne NPK = 0.593, n=4. Richesse spécifique : moyenne Bov+ = 17.75, n=4 ; moyenne Bov- = 22.50, n=4.

1.2. Traits fonctionnels

1.2.1. Choix des espèces

Les espèces pour lesquelles les traits ont été mesurés sont celles qui représentent, au cumulé, 85% des occurrences sur chaque parcelle (Pakeman et Quested, [2007](#)).

A partir de la fréquence, la contribution spécifique de chaque espèce (CS_{spi}) est calculée :

$$CS_{spi} = \frac{\text{Fréquence spécifique } Spi}{\text{Somme fréquence spécifique de toutes les espèces}}$$

Les CS, exprimés en %, sont ensuite triés par ordre décroissant puis cumulées. Les premières espèces dont les CS cumulées représentent au moins 85% du total sont sélectionnées.

1.2.2. Les traits

Les traits étudiés sont deux traits foliaires et deux traits sur la plante entière (Cornelissen et al., [2003](#)) :

- Surface spécifique foliaire (SLA = Specific Leaf Area)

Il représente la surface de la feuille en fonction de sa masse. Il se calcule en faisant le rapport de la surface de la feuille (S) sur sa masse sèche (Ms), et est exprimé en cm²/g.

$$SLA = \frac{S}{M_s}$$

Avec S la surface de la feuille et Ms sa masse sèche.

La SLA est corrélée positivement avec la capacité photosynthétique de la plante. Plus la SLA est faible, plus la plante investit dans des tissus solides pour favoriser sa survie (Cornelissen et al., [2003](#)). Les milieux fertiles, perturbés présentent généralement des plantes avec des SLA plus forts que les milieux moins fertiles (Funk et al., [2016](#)). Le SLA est aussi corrélé négativement avec la durée de vie des feuilles (Wright et al., [2004](#)).

- Teneur en matière sèche du limbe (LDMC = Leaf Dry Matter Content)

Il représente la masse sèche (Ms) d'une feuille sur sa masse fraîche (Mf) et est exprimé en g.g⁻¹.

$$LDMC = \frac{M_s}{M_f}$$

Tout comme le SLA, il permet de conclure sur des caractéristiques physiologiques de la plante. En effet, il est corrélé positivement avec la durée de vie de la feuille et négativement avec la croissance potentielle de la plante. Les feuilles qui ont un LDMC élevé ont tendance à être plus robustes et à résister mieux aux stress physiques de son environnement (les contraintes climatiques, la faible disponibilité des nutriments). Les espèces avec un LDMC faible sont souvent associées à des environnements productifs, souvent très perturbés. (Cornelissen et al., [2003](#); Funk et al., [2016](#)).

- Hauteur reproduction (Hrep)

Il s'agit de la hauteur de la plante au stade reproducteur. Elle renseigne sur la stratégie de dissémination adoptée par la plante (Garnier et Navas, [2011](#)). Elle correspond à la distance entre le sol et l'organe reproducteur de la plante.

- Hauteur végétative (Hveg)

Il s'agit de la distance entre le sol et le plus haut organe photosynthétique de la plante au stade reproducteur. Elle est souvent associée à la vigueur compétitive d'une plante, en effet plus une plante est haute plus elle est compétitive pour la lumière. Elle a aussi un lien avec la capacité de résilience et de résistance aux perturbations environnementales de la plante (Cornelissen et al., [2003](#)).

1.2.3. Méthodes de mesure

Les deux premiers traits peuvent être calculés à partir de trois mesures faites sur les feuilles : la masse fraîche, la masse sèche et la surface de la feuille. Pour cela il faut prélever des feuilles directement sur le site. Pour chaque espèce 10 individus, talles,

tiges ou rosettes, ont été prélevées. Ceux-ci devaient porter des feuilles adultes sans aucune trace de maladie ni d'attaque animale.

Les individus, ramenés au laboratoire ont été réhydratés pour pouvoir peser leur masse fraîche. L'objectif est que les racines soient plongées dans l'eau pour que la plante s'hydrate un maximum sans que les feuilles et les tiges ne soient dans l'eau pour ne pas engorger les limbes. Ils ont ainsi été laissés une nuit en chambre froide. Les mesures ont été faites le lendemain.

- La surface foliaire

Pour déterminer la surface de chaque limbe prélevé, un planimètre a été utilisé, il s'agit du modèle : LI-3100C AREA METER. Pour plus de précision lors des mesures, en particulier le poids sec, la surface échantillonnée doit dépasser 2 cm². Pour cela, autant de feuilles que besoin ont été ajoutées pour atteindre une surface cumulée d'au moins 2 cm².

- La masse fraîche

Les échantillons ont été pesés parcelle par parcelle, en attendant les autres parcelles sont restées à la chambre froide pour ne pas qu'elles se dessèchent. Pour chaque population, 10 limbes ont été prélevés, i.e. un limbe par individu en choisissant le limbe adulte puis pesés avec une balance de précision 0.1 mg.

- La masse sèche

Après mesures de la surface foliaire et de la masse fraîche les feuilles ont été séchées à l'étuve pendant 72 heures à 60°C (Cornelissen et al., [2003](#)), puis à nouveau pesées.

- Les hauteurs

Les hauteurs au stade reproducteur de 20 individus ont été mesurées directement sur les parcelles sans prélèvement d'individus à l'aide d'un réglet. Est alors mesurée la distance entre le sol et le haut de l'appareil reproducteur ainsi que la distance entre le sol et la plus haute feuille étirée vers le haut pour la mesure (Cornelissen et al., [2003](#)).

1.3. Exploitation des données

Une fois les différents traits calculés des tests statistiques ont été effectués pour déterminer les différences entre les traitements. Chaque gradient (perturbation et fertilisation) a été traité indépendamment l'un de l'autre, cependant le même cheminement statistique a été suivi.

1.3.1. Préparation des données

Dans toutes les parcelles et pour chaque espèce plusieurs valeurs de traits sont

disponibles, autant qu'il a été fait d'échantillon.

A partir de ces valeurs ont été calculées deux moyennes par espèce (Lepš et al., [2011](#)) :

- La moyenne « fixe » : il s'agit de la moyenne des traits de chaque espèce au sein d'un gradient.
- La moyenne « spécifique » : il s'agit de la moyenne des traits de chaque espèce de chaque parcelle.

1.3.2. Calcul des indicateurs

Le **CMW** est ensuite calculé pour tous les traits dans chaque parcelle (Louault et al., [2017](#)) :

$$CMW = \sum p_i * variable_i$$

avec p_i : contribution spécifique de l'espèce i dans la parcelle

$variable_i$: valeur de trait de l'espèce i

Le CMW calculé avec la moyenne fixe de trait sera appelée : CMWf, celui calculé avec la moyenne spécifique de trait sera appelée : CMWs. Le premier en occultant la variabilité de trait entre les traitements ne représente que la variabilité interspécifique, alors que le deuxième prend en compte la variabilité intra et inter spécifique. Pour avoir un indicateur de la variabilité intra spécifique, il suffit de faire CMWs – CMWf. Ces trois indicateurs sont donc calculés pour chaque parcelle.

Un autre indicateur est calculé, il s'agit du **Rao** (Q) (Lepš et al., [2006](#)) :

$$Q = \sum_{i=1}^s \sum_{j=1}^s d_{ij} P_i P_j$$

avec s : le nombre d'espèce dans la parcelle

d_{ij} : la différence de valeur de trait entre l'espèce i et l'espèce j

$P_i P_j$: les contributions spécifiques des espèces i et j dans la parcelle

Le Rao est calculé, comme pour le CMW, pour chaque méthode de calcul des moyennes et leur différence, ces différentes valeurs sont notées : Qf, Qs et Qs-f.

1.3.3. Tests statistiques

Des tests de comparaison de variance (ANOVA) sont effectués à partir des métriques calculées auparavant, sur valeur transformée, ou non, suivant la normalité des valeurs. Un test est mené pour chaque CWM et chaque Rao (fixe, spécifique et spécifique-fixe) de chaque trait, pour toutes les parcelles. Pour ces ANOVA les facteurs sont : le traitement et le bloc.

- Source de la variation

Dans un premier temps il faut identifier la source de la variabilité. Pour cela il faut observer les résultats des ANOVA effectuées sur les CWM et Rao spécifique, en effet ceux-ci rassemblent toutes les formes de variabilité fonctionnelle (intraspécifique, interspécifique et la covariation des deux). De ces résultats il est possible de conclure de l'effet, ou non, des facteurs (traitement, bloc ou interaction entre le traitement et le bloc) sur la variabilité fonctionnelle totale au sein des gradients.

- Quantification de la variabilité intra et inter-spécifique

Ensuite des ANOVA seront effectuées de la même façon sur tous les traits mais sur les CWM et Rao spécifiques, fixes et spécifiques-fixes. L'objectif ici est ensuite de regrouper les valeurs des sommes des carrés (sum of squares = SS) de chaque ANOVA, ceux-ci étant directement liés à la part de variabilité intraspécifique et interspécifique de la communauté (Lepš et al., [2011](#) ; De Bello et al., [2011](#)).

| | | |
|----------------------|---|---|
| SS fixe | → | Variabilité interspécifique |
| SS spécifique | → | Variabilité intraspécifique + interspécifique + covariation |
| SS spécifique - fixe | → | Variabilité intraspécifique |

Chaque somme des carrés renseigne sur la part de variabilité qui est due à la forme de variabilité qu'il représente. Ainsi pour avoir la covariation de l'intraspécifique et l'interspécifique, il suffit de soustraire le SS f et le SS s-f au SS s.

Afin d'obtenir les proportions en pourcentage de chaque variabilité il suffit ensuite de ramener chaque valeur de SS obtenue à sa valeur correspondante pour une somme totale de SS de 100. Les données obtenues ainsi seront alors les proportions de chaque forme de variabilité dans la variabilité fonctionnelle totale du gradient. De plus il est indiqué dans les résultats des tests ANOVA quelle part de chaque forme de variabilité est due à chacun des facteurs et si l'effet de ces derniers est significatif.

Pour chaque gradient on a alors :

- La proportion de la diversité totale qui est due à chacun des types de variabilité.
- La proportion de la diversité totale due à un effet traitement, bloc, traitement x bloc ou résidus, et si cet effet est significatif.
- En quelle proportion chaque facteur joue un rôle dans chacune des formes de variabilité.

2. Résultats

Un total de 16 parcelles ont été analysées. Pour chacune la liste d'espèce dominante allait de 6 à 12 espèces avec une moyenne à 10 espèces. Par espèce par parcelle, 10 individus ont été prélevés et mesurés pour le calcul des SLA et LDMC et 20 individus ont été mesurés pour les hauteurs végétatives et reproductives.

2.1. Gradient fertilisation

2.1.1. SLA

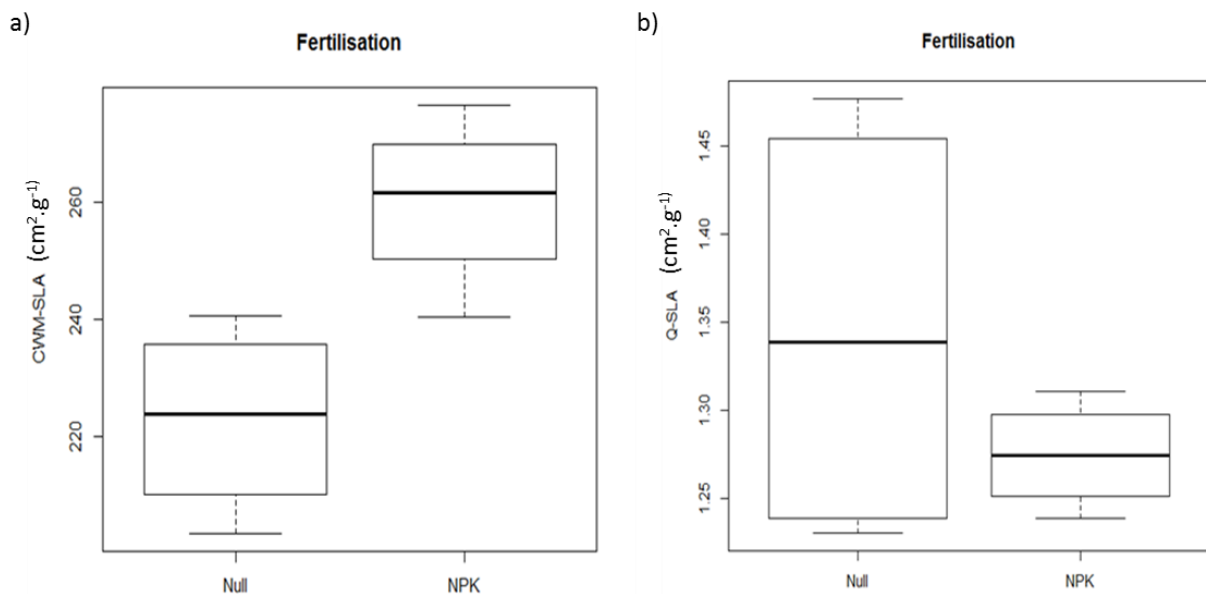


Figure 6 : Effet de la fertilisation sur la moyenne spécifique (incluant la variabilité intraspécifique et le turnover d'espèces) de CWM (a) et RAO (b) de la SLA.

CWM

On observe un effet traitement significatif sur la variabilité totale (pvalue = 0.018) (Annexe 9), en effet le CWM du NPK est significativement supérieur à celui du Null (Figure 6). Le traitement a aussi un effet sur la variabilité intraspécifique (pvalue = 0.019) (Annexe 9). Cette dernière explique à elle seule 54% de la variabilité fonctionnelle totale des communautés (Figure 7, a) (Annexe 11).

Rao

Il semble que le traitement n'est pas d'effet sur la variabilité totale (Figure 6) mais a un effet sur la variabilité interspécifique, pour laquelle le Rao est plus élevé pour la modalité Null que NPK (Annexe 1). Tous les facteurs ont un effet sur le turn-over (Annexe 9), qui est presque seul à expliquer les variabilités de la communauté (Annexe 11).

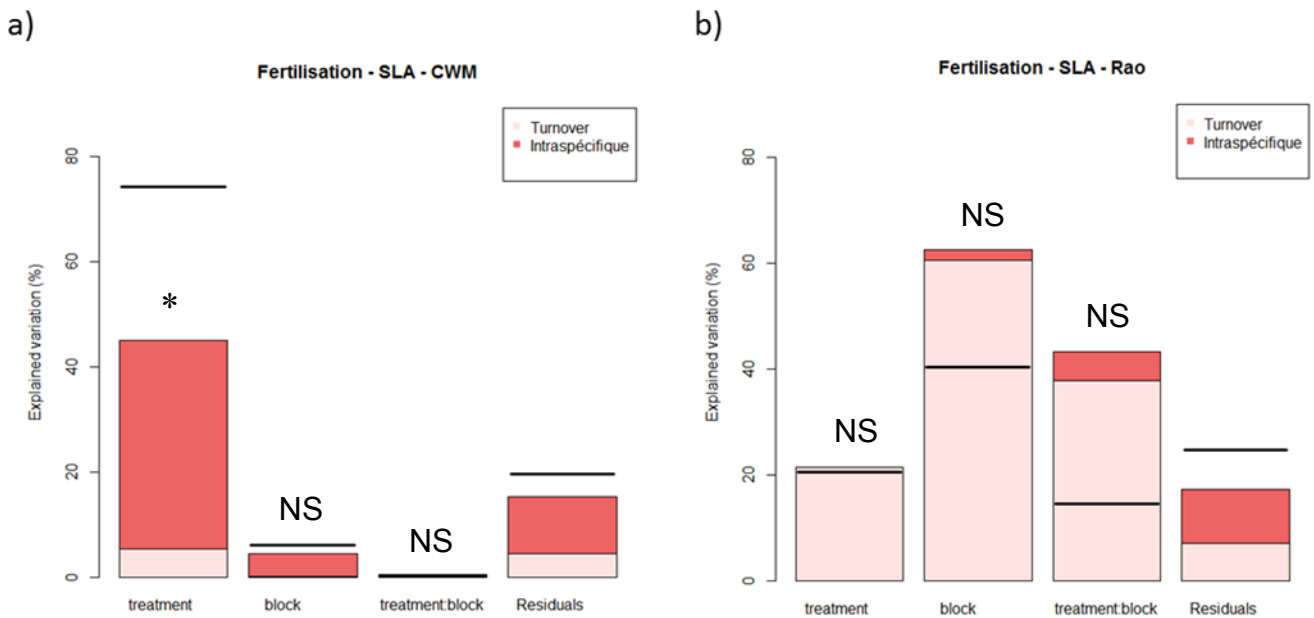


Figure 7 : Partitionnement de la variabilité totale de la SLA des a) valeurs moyennes (CWM) et b) de diversité (Rao), entre les parcelles du gradient de fertilisation. La partie foncée représente la variabilité intraspécifique, la partie claire représente le turnover et la barre noire la variabilité totale. L'espace entre la barre noire est le haut de la colonne correspond à la covariation, si elle se situe sous le haut de la colonne, la covariation est négative, si elle se situe au-dessus, la covariation est positive. Significativité de chaque facteur sur le CWM et le RAO spécifiques : NS = $pvalue > 0.05$; * = $pvalue < 0.05$.

2.1.2. log-LDMC

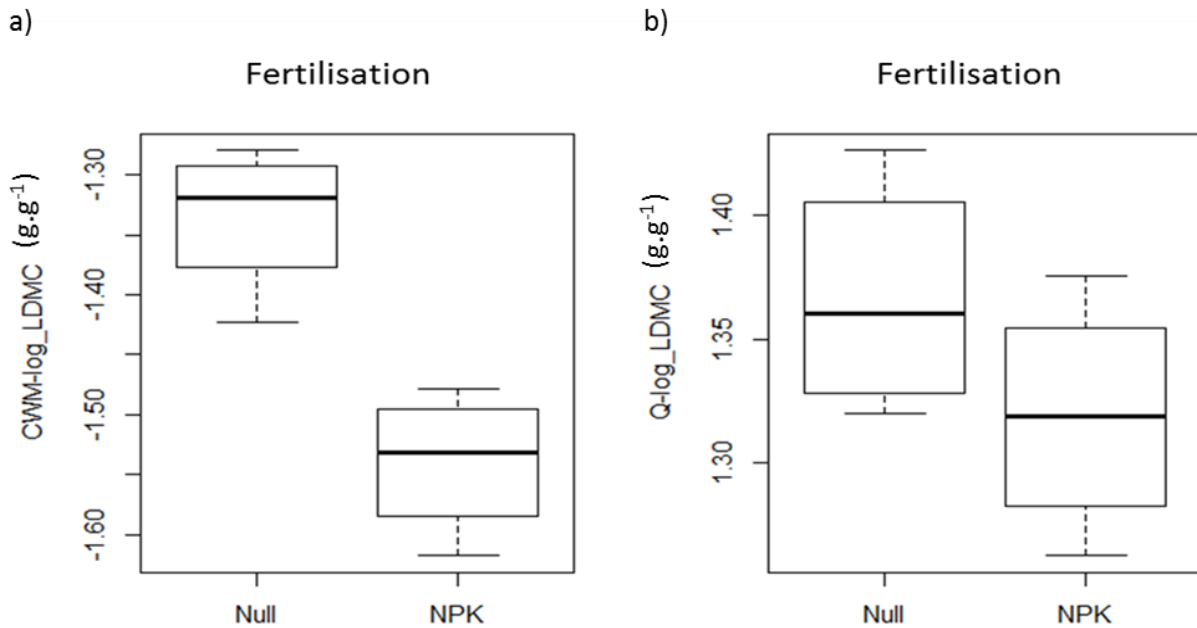


Figure 8 : Effet de la fertilisation sur la moyenne spécifique (incluant la variabilité intraspécifique et le turnover d'espèces) de CWM (a) et RAO (b) du logarithme du LDMC.

CWM

On observe un effet significatif du traitement sur la variabilité totale de la communauté ($pvalue = 0.009$) (Annexe 9 ; Figure 8, a) Le CWM est plus élevé pour la modalité Null que NPK. Le traitement a aussi un effet sur la variabilité intraspécifique ($pvalue = 0.0013$) (Annexe 9). La variabilité intraspécifique joue un rôle très important dans la variabilité totale, en expliquant 72% de cette dernière (Figure 9, a ; Annexe 11).

Rao

Aucun facteur ne joue un rôle significatif pour expliquer la variabilité totale des valeurs de ce trait (Annexe 9). Cela dit il semble que le turn-over représente la part majoritaire de cette variabilité (90%) (Annexe 11).

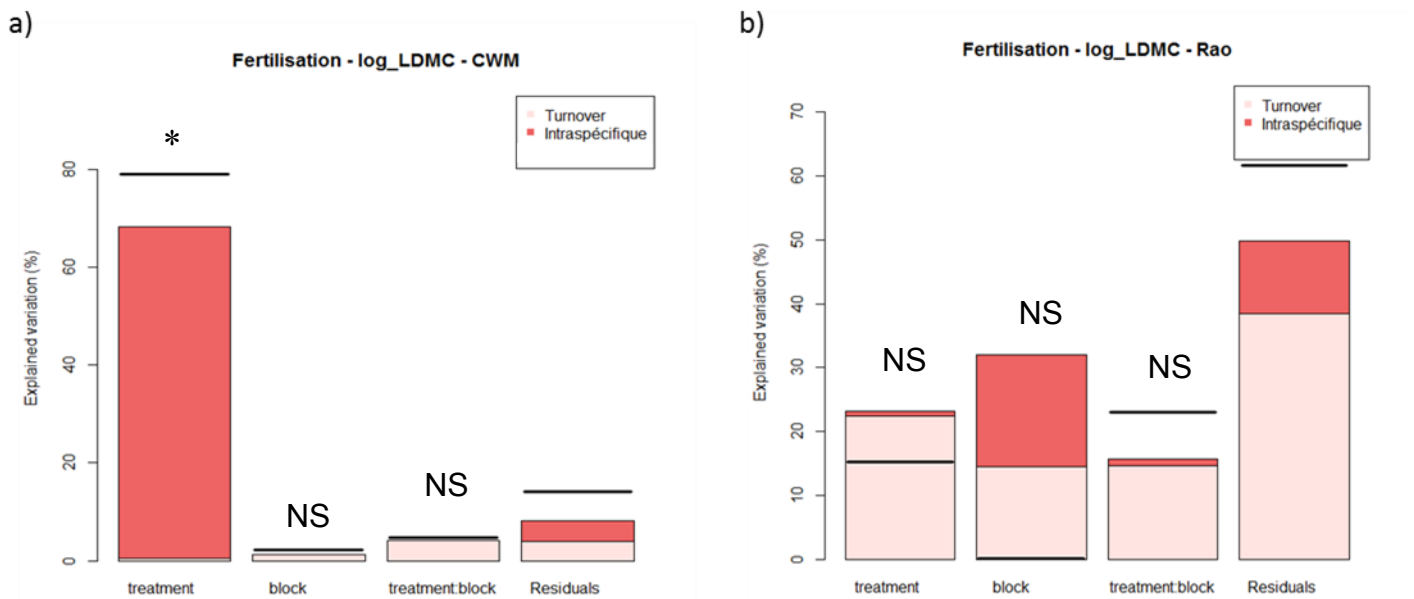


Figure 9 : Partitionnement de la variabilité totale du LDMC des a) valeurs moyennes (CWM) et b) de diversité (Rao), entre les parcelles du gradient de fertilisation. La partie foncée représente la variabilité intraspécifique, la partie claire représente le turnover et la barre noire la variabilité totale. L'espace entre la barre noire est le haut de la colonne correspond à la covariation, si elle se situe sous le haut de la colonne, la covariation est négative, si elle se situe au-dessus, la covariation est positive. Significativité de chaque facteurs sur le CWM et le RAO spécifiques : NS = $pvalue > 0.05$; * = $pvalue < 0.05$.

2.1.3. Log Hveg

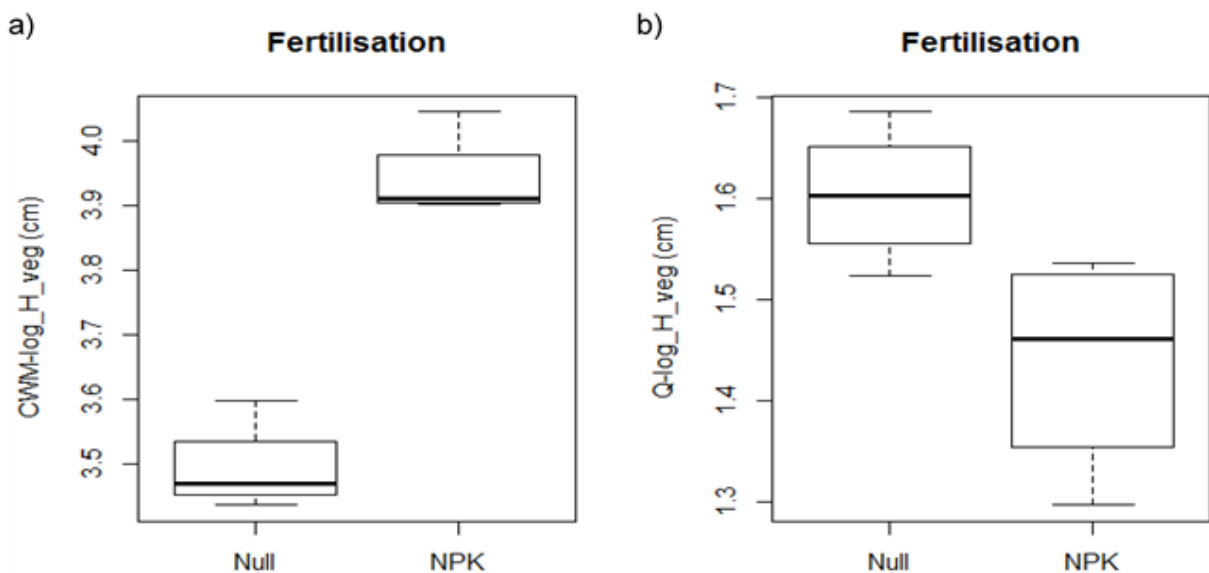


Figure 10 : Effet de la fertilisation sur la moyenne spécifique (incluant la variabilité intraspécifique et le turnover d'espèces) de CWM (a) et RAO (b) du logarithme de la hauteur végétative.

CWM :

Le traitement est le seul facteur présentant un effet significatif sur la variabilité totale

entre les parcelles, du CWM de la hauteur végétative (pvalue = 0.0006) (Figure 10, a ; Annexe 9). Le CWM de NPK est plus élevé que celui de la modalité Null. De plus, on observe que le traitement a un effet sur la variabilité intraspécifique (pvalue = 0.002) (Annexe 9). Les parts de variabilité intraspécifique et interspécifique sur la variabilité totale semblent proches, cependant la variabilité intraspécifique représente une part deux fois plus importante que le turn-over sur la variabilité due à l'effet traitement (Figure 11, a ; Annexe 11).

Rao

Même si aucun des deux facteurs ni l'interaction traitement x bloc n'ont d'effet significatif sur la diversité, l'étude sur le Rao nous montre une tendance du traitement à affecter la variabilité totale, en engendrant un Rao plus élevé pour la modalité Null que NPK (Figure 10, b). Les contributions de la variabilité intraspécifique et du turnover à la variabilité totale sont assez semblables (Annexe 11), mais on peut noter que l'effet traitement repose majoritairement sur la variabilité intraspécifique (Figure 11; Annexe 11).

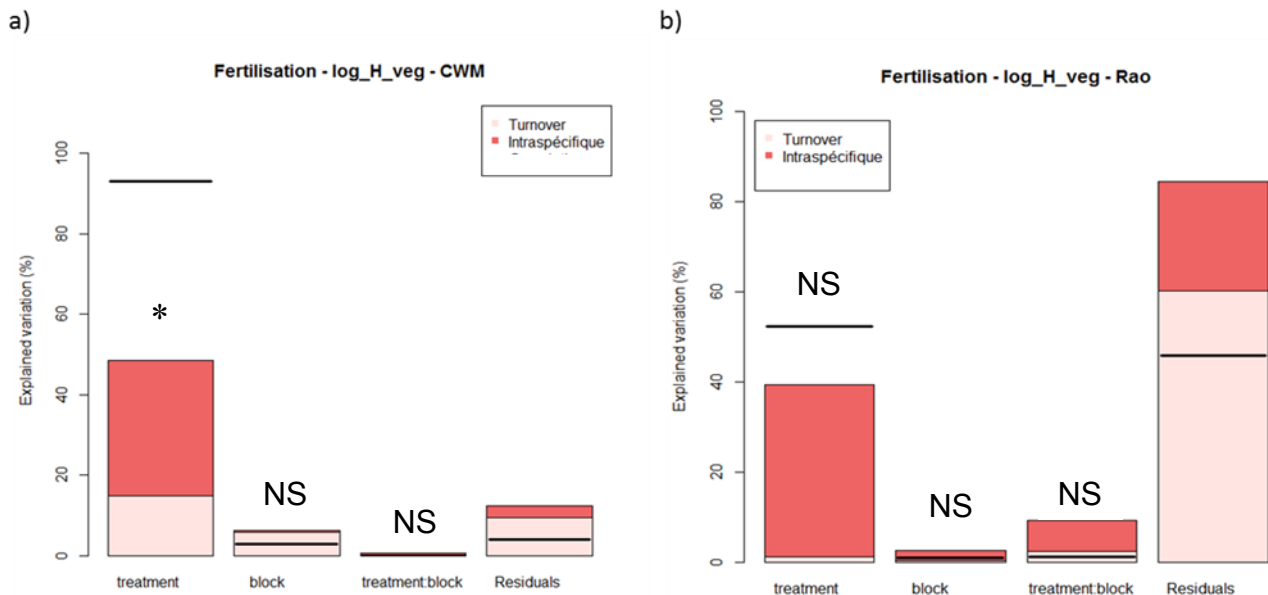


Figure 11 : Partitionnement de la variabilité totale de la hauteur végétative des a) valeurs moyennes (CWM) et b) de diversité (Rao), entre les parcelles du gradient de fertilisation. La partie foncée représente la variabilité intraspécifique, la partie claire représente le turn-over et la barre noire la variabilité totale. L'espace entre la barre noire est le haut de la colonne correspond à la covariation, si elle se situe sous le haut de la colonne, la covariation est négative, si elle se situe au-dessus, la covariation est positive. Significativité de chaque facteurs sur le CWM et le RAO spécifiques : NS = pvalue>0.05 ; * = pvalue<0.05.

2.1.4. Hrep

CMW

Le traitement a un effet significatif sur la variabilité totale entre les parcelles (pvalue = 0.015) (Figure 12, a ; Annexe 9), le CWM est plus élevé pour la modalité NPK que la Null. L'effet du traitement n'est en revanche pas significatif sur les valeurs de CWMfixe. Le traitement a aussi un effet sur la variabilité intraspécifique (pvalue = 0.005) (Annexe 9) mais au niveau de l'analyse de la variabilité totale, c'est le turn-over qui contribue de façon majoritaire (Annexe 11). Celui-ci est principalement présent dans les résidus (Figure 13, a).

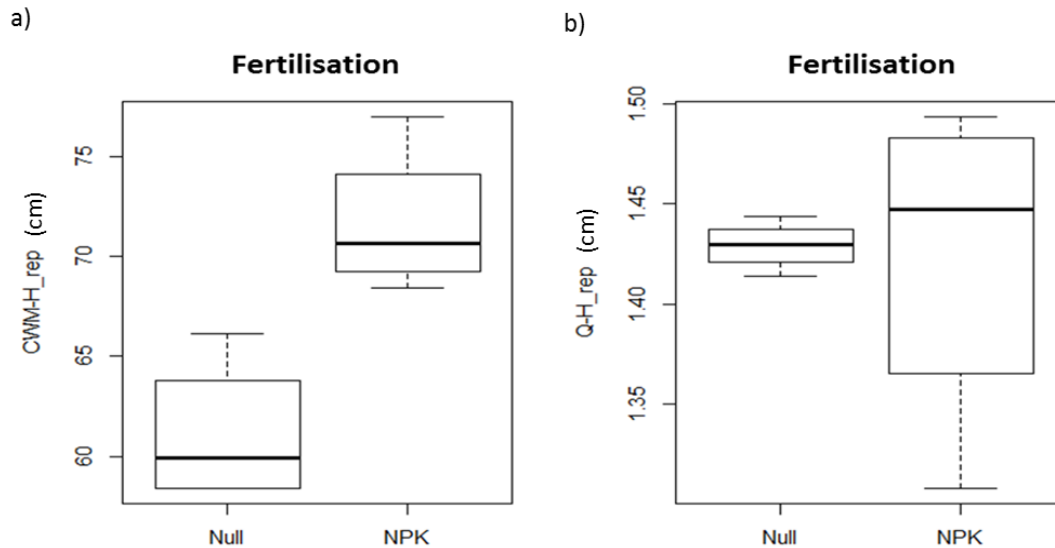


Figure 12 : Effet de la fertilisation sur la moyenne spécifique (incluant la variabilité intraspécifique et le turnover d'espèces) de CWM (a) et RAO (b) de la hauteur reproductive.

Rao

Aucun facteur ne semble jouer sur la variabilité totale entre les parcelles de manière significative. Cependant, on peut noter que le bloc (Annexe 2) et l'interaction traitement x bloc (Annexe 3) tendent à expliquer une bonne partie de cette variabilité totale de la diversité des valeurs de hauteur reproductive. En effet, dans le bloc 1, le Rao H_Rep du traitement Null est plus élevé que celui du traitement NPK, alors que c'est l'inverse dans le bloc 2.

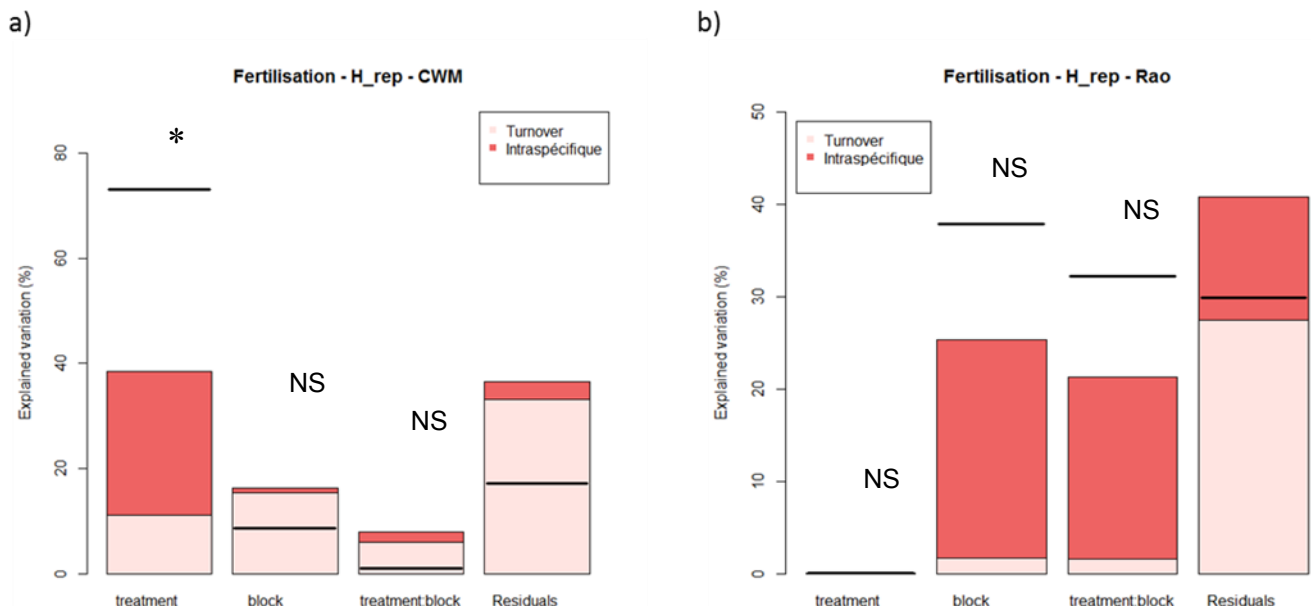


Figure 13 : Partitionnement de la variabilité totale de la hauteur reproductive des a) valeurs moyennes (CWM) et b) de diversité (Rao), entre les parcelles du gradient de fertilisation. La partie foncée représente la variabilité intraspécifique, la partie claire représente le turn-over et la barre noire la variabilité totale. L'espace entre la barre noire est le haut de la colonne correspond à la covariation, si elle se situe sous le haut de la colonne, la covariation est négative, si elle se situe au-dessus, la covariation est positive. Significativité de chaque facteurs sur le CWM et le RAO spécifiques : NS = $pvalue > 0.05$; * = $pvalue < 0.05$.

2.2. Perturbation :

2.2.1. SLA :

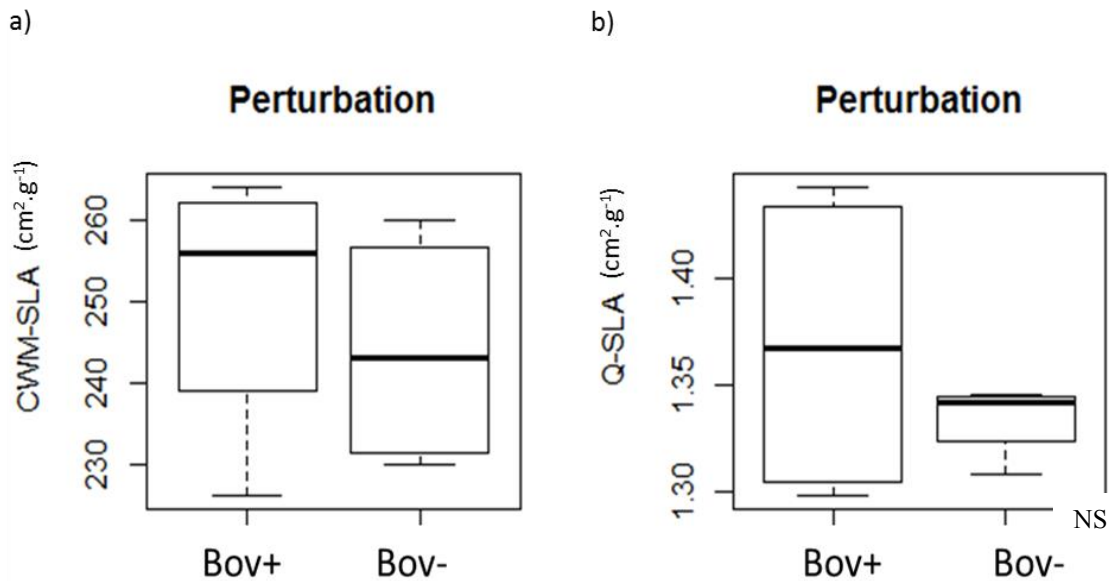


Figure 14 : Effet de la perturbation sur la moyenne spécifique (incluant la variabilité intraspécifique et le turnover d'espèces) du CWM (a) et RAO (b) de la SLA.

CWM :

On observe que même si aucun facteur ne semble avoir d'effet significatif sur les différences de CWM SLA entre les parcelles, la variabilité intraspécifique en est la composante majoritaire (78% ; Annexe 12) et est principalement liée à un effet bloc (Figure 15, a). En effet, le bloc a une tendance à affecter la variabilité totale du CWM du SLA, ainsi le bloc 1 présente un CWM plus élevé que le bloc 2 (Annexe 4).

Rao :

La composante intra spécifique de la variabilité du Rao entre les parcelles est ici majoritaire (71.9% ; Annexe 10) et l'effet de l'interaction traitement x bloc est significatif pour cette composante intraspécifique (p value = 0.020) (Figure 15, b ; Annexe 10). De plus l'interaction semble avoir une tendance à influencer sur la variabilité totale, avec, entre les deux traitements, un Rao plus élevé pour le traitement Bov+ dans le bloc 1 et pour le traitement Bov- dans le bloc 2 (Annexe 5). Le traitement seul ne semble pas avoir d'effet (Figure 16, b).

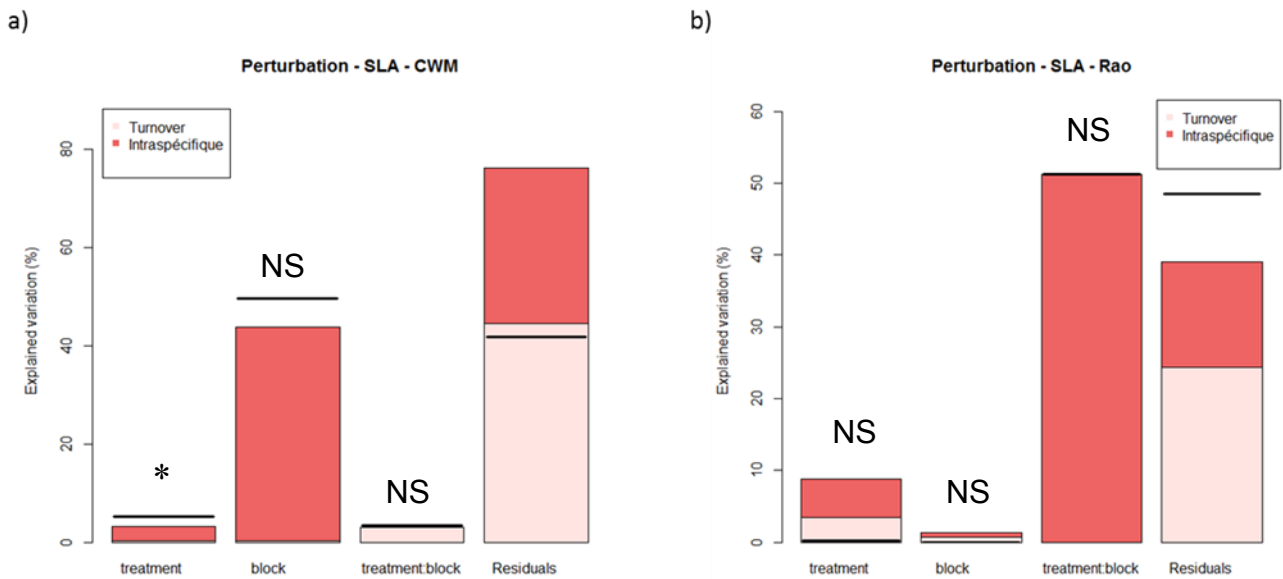


Figure 15 : Partitionnement de la variabilité totale de la SLA des a) valeurs moyennes (CWM) et b) de diversité (Rao), entre les parcelles du gradient de perturbation. La partie foncée représente la variabilité intraspécifique, la partie clair représente le turn-over et la barre noire est le haut de la colonne correspond à la covariation, si elle se situe sous le haut de la colonne, la covariation est négative, si elle se situe au-dessus, la covariation est positive. Significativité de chaque facteurs sur le CWM et le RAO spécifiques : NS = $pvalue > 0.05$; * = $pvalue < 0.05$.

2.2.2. LDMC:

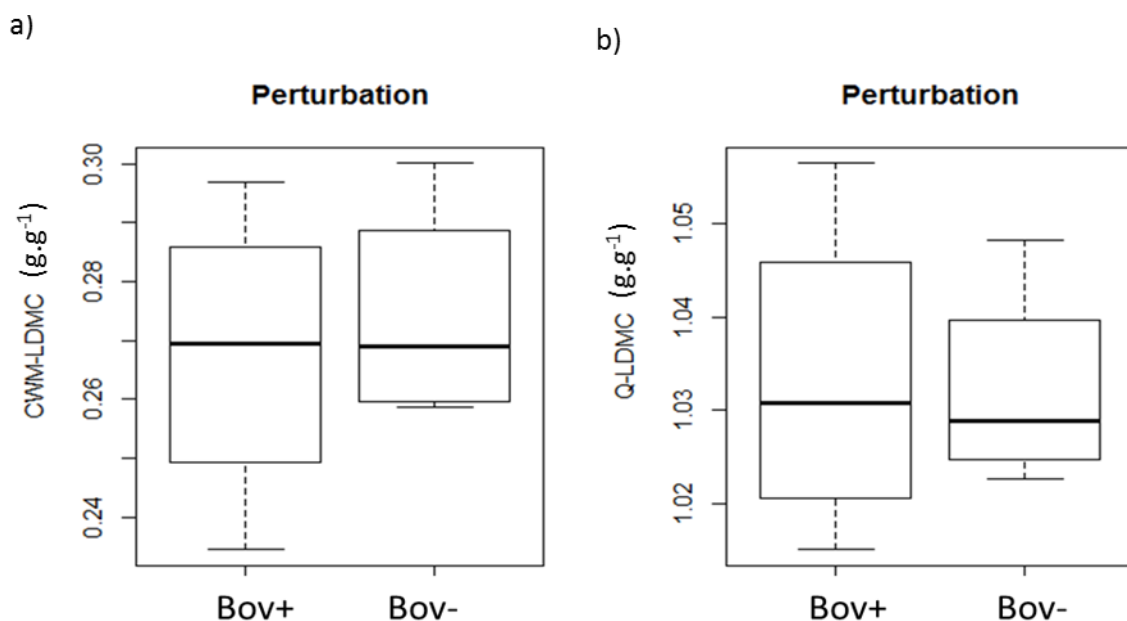


Figure 16 : Effet de la perturbation sur la moyenne spécifique (incluant la variabilité intraspécifique et le turnover d'espèces) du CWM (a) et RAO (b) du LDMC.

CWM

Il n'y a pas d'effet significatif du traitement sur la variabilité totale du CWM du LDMC entre les parcelles (Figure 16, a ; Annexe 10). La variabilité intraspécifique explique 98% de la variabilité totale (Figure 17, a ; Annexe 12), cependant elle est surtout représentée dans les résidus.

Rao

Aucun facteur ne joue un rôle significatif dans la diversité fonctionnelle des parcelles pour le LDMC. Le bloc montre une tendance à affecter la variabilité du Rao du LDMC, avec une valeur plus élevée pour le bloc 2 (Annexe 6). Il semble que le turnover soit la composante majoritaire dans la variabilité totale (75%) (Annexe 12) et soit représentée principalement dans les résidus et le bloc (Figure 17, b).

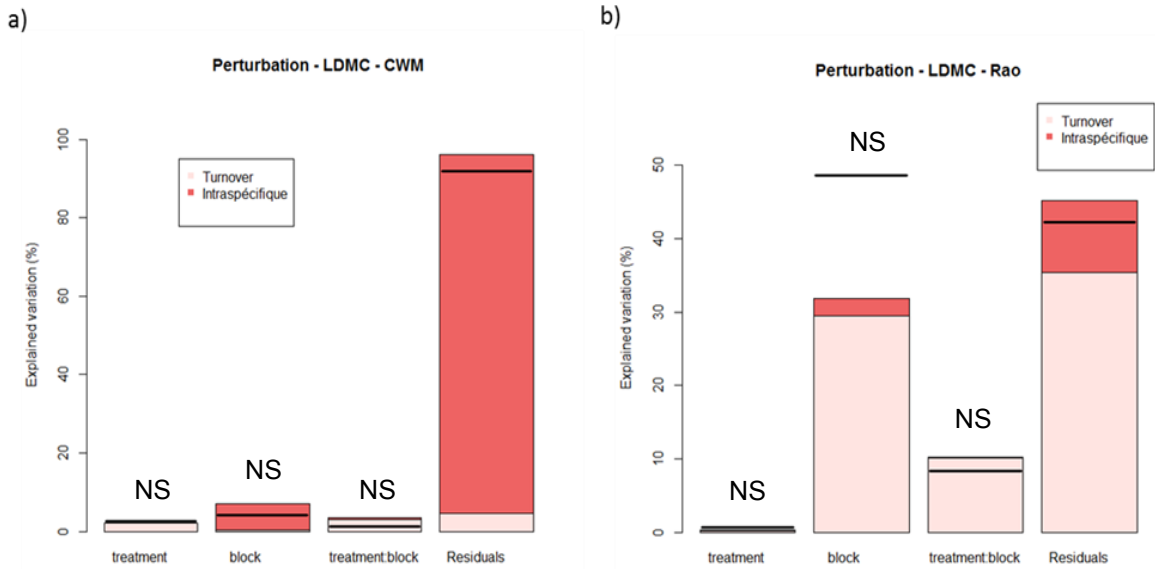


Figure 17 : Partitionnement de la variabilité totale du LDMC des a) valeurs moyennes (CWM) et b) de diversité (Rao), entre les parcelles du gradient de perturbation. La partie foncée représente la variabilité intraspécifique, la partie clair représente le turnover et la barre noire la variabilité totale. L'espace entre la barre noire est le haut de la colonne correspond à la covariation, si elle se situe sous le haut de la colonne, la covariation est négative, si elle se situe au-dessus, la covariation est positive. Significativité de chaque facteurs sur le CWM et le RAO spécifiques : NS = $pvalue > 0.05$; * = $pvalue < 0.05$.

2.2.3. H_veg

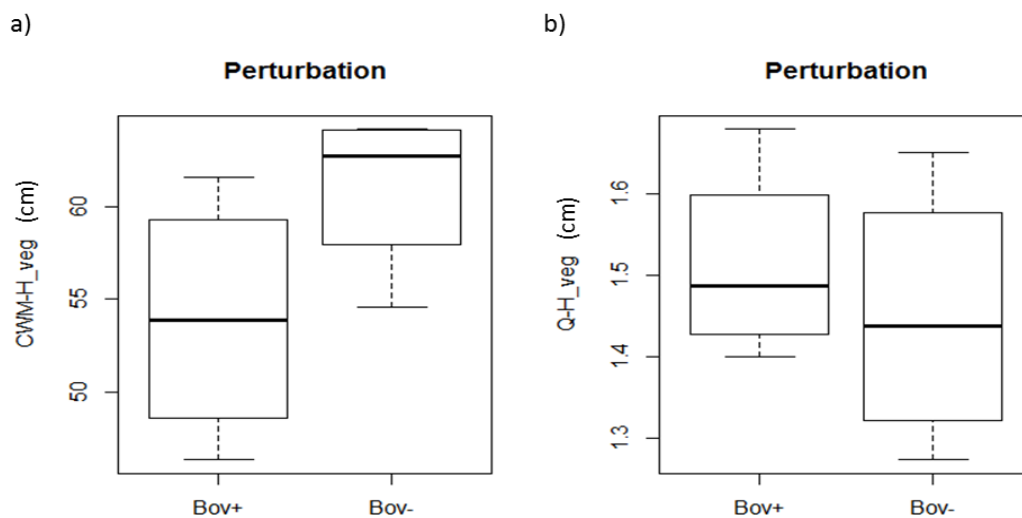


Figure 18 : Effet de la perturbation sur la moyenne spécifique (incluant la variabilité intraspécifique et le turnover d'espèces) du CWM (a) et RAO (b) de la hauteur végétative.

CWM :

On observe l'effet significatif du traitement sur la variabilité fonctionnelle totale entre les parcelles pour le CWM spécifique de la hauteur végétative (p value = 0.039) (Figure 18, a ; Annexe 10) avec un CWM plus élevé pour la modalité Bov- que Bov+. Le bloc a aussi un effet significatif sur la variabilité totale (p value = 0.023) (Annexe 10), le CWM de la hauteur végétative étant plus élevé dans le bloc 1 que dans le bloc 2 (Annexe 7). On observe une dominance du turn-over sur la variabilité totale (Figure 19, a). Le turn-over est la source de variabilité la plus présente dans la variabilité totale (86.1%) et dans la variabilité due à l'effet du traitement (Annexe 12).

Rao :

Le traitement n'a pas d'effet sur la variabilité du Rao de la hauteur végétative. La composante inter spécifique est largement majoritaire dans la variabilité totale des valeurs de diversité de hauteur végétative entre les parcelles (96%), elle est principalement présente dans les résidus (Figure 19, b ; Annexe 12).

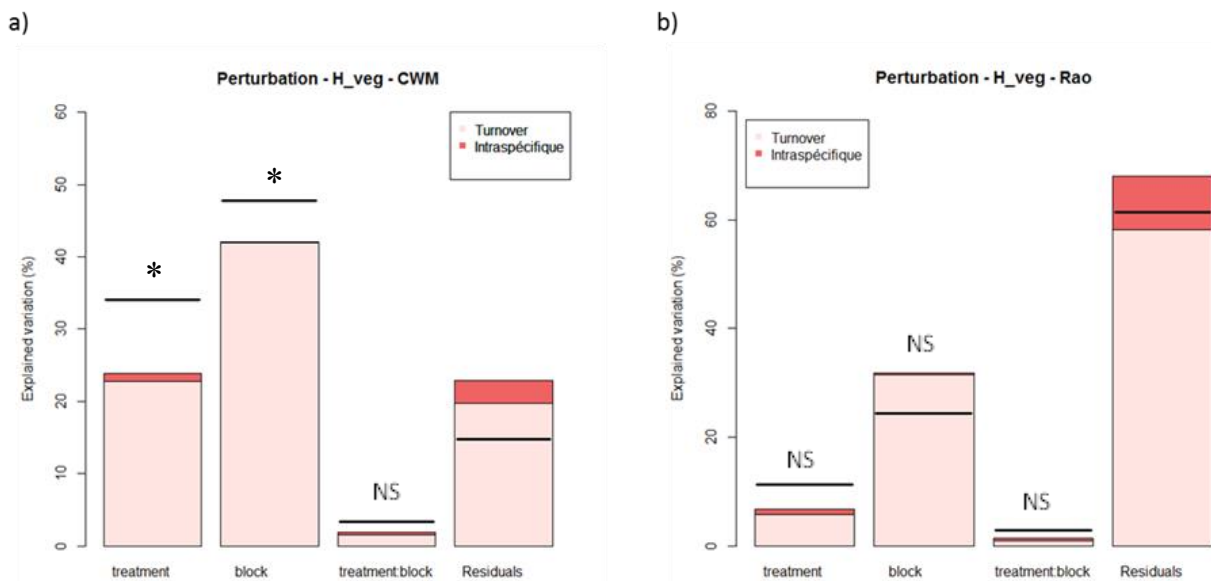


Figure 19 : Partitionnement de la variabilité totale de la hauteur végétative des a) valeurs moyennes (CWM) et b) de diversité (Rao), entre les parcelles du gradient de perturbation. La partie foncée représente la variabilité intraspécifique, la partie clair représente le turn-over et la barre noire la variabilité totale. L'espace entre la barre noire est le haut de la colonne correspond à la covariation, si elle se situe sous le haut de la colonne, la covariation est négative, si elle se situe au-dessus, la covariation est positive. Significativité de chaque facteurs sur le CWM et le RAO spécifiques : NS = p value>0.05 ; * = p value<0.05.

2.2.4. H_rep

CWM

Aucun effet traitement n'est visible sur la variabilité totale des valeurs de CWM de la hauteur végétative entre les parcelles. On observe une tendance du bloc à affecter la variabilité totale avec un CWM plus élevé dans le bloc 1 que le bloc 2 (Annexe 8), cette variabilité est principalement due à du turn-over. Ce dernier étant la principale source de variabilité des hauteurs de reproduction moyenne entre les parcelles de l'expérimentation (Annexe 12).

Rao

Il n'y a pas d'effet du traitement sur la variabilité (Figure 20). Là aussi la variabilité inter spécifique est largement majoritaire, elle est principalement présente dans les résidus (Figure 21, b).

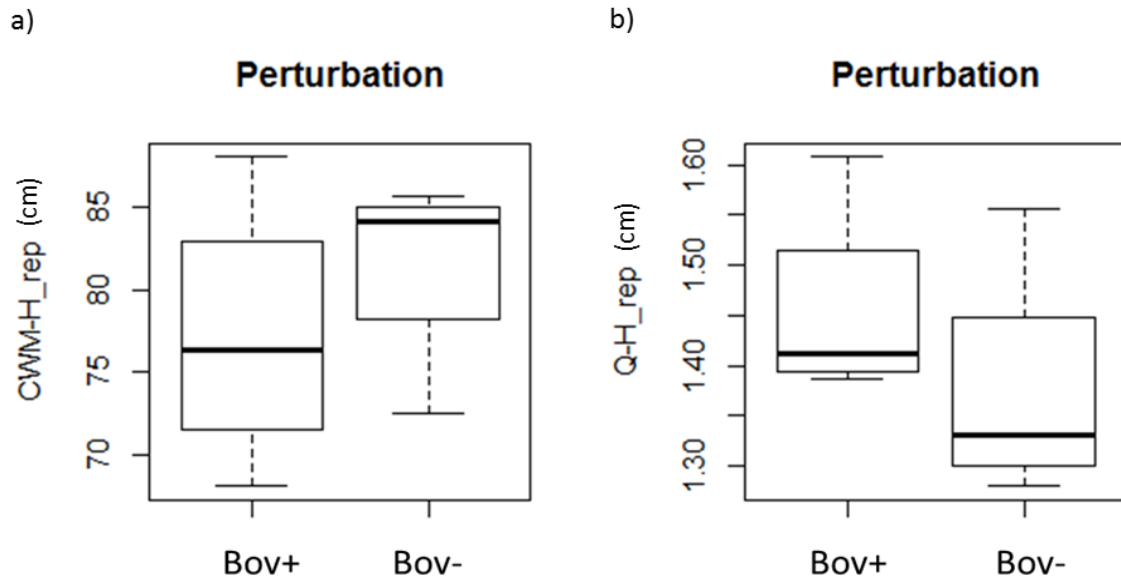


Figure 20 : Effet de la perturbation sur la moyenne spécifique (incluant la variabilité intraspécifique et le turnover d'espèces) du CWM (a) et RAO (b) de la hauteur reproduction.

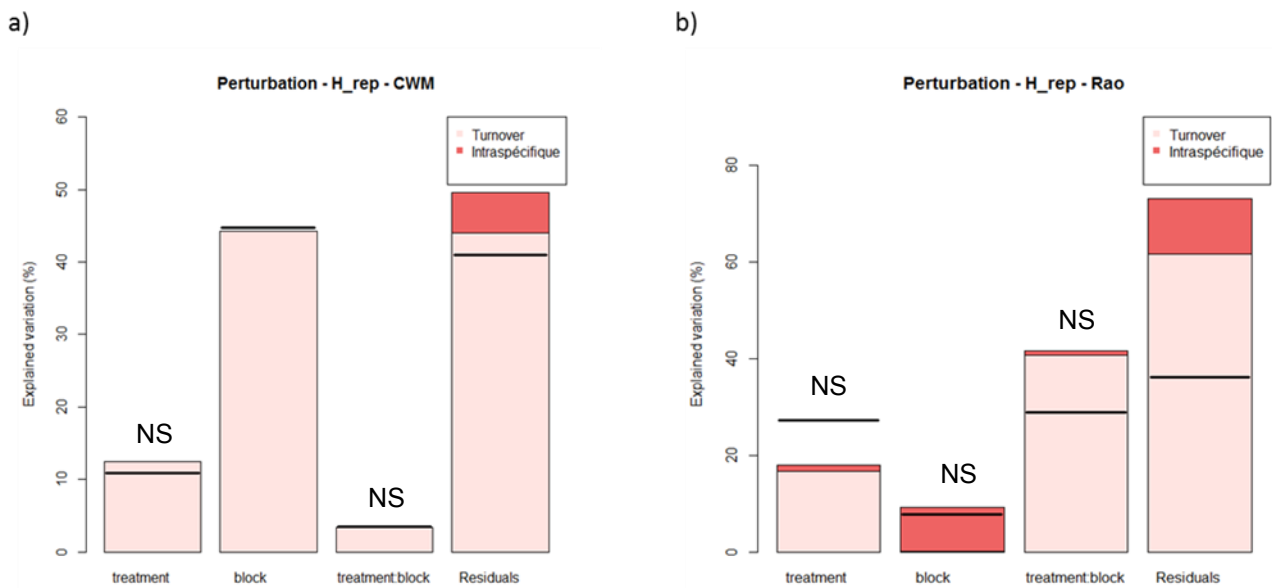


Figure 21 : Partitionnement de la variabilité totale de la hauteur reproductive des a) valeurs moyennes (CWM) et b) de diversité (Rao), entre les parcelles du gradient de perturbation. La partie foncée représente la variabilité intraspécifique, la partie claire représente le turn-over et la barre noire est le haut de la variabilité totale. L'espace entre la barre noire est le haut de la colonne correspond à la covariation, si elle se situe sous le haut de la colonne, la covariation est négative, si elle se situe au-dessus, la covariation est positive.

3. Discussion

L'objectif de cette étude était de quantifier les composantes intraspécifique et interspécifique, des différences de structure fonctionnelle, entre des communautés réparties le long de gradients de fertilisation ou de perturbation.

D'après des études antérieures, menées sur le même site expérimental (Louault et al. [2017](#)) nous avons pu formuler plusieurs hypothèses quant à la structuration fonctionnelle des prairies permanentes. Ces hypothèses ont été formulées pour chacun des deux gradients (fertilisation et perturbation), car le dispositif a été créé pour analyser l'effet des principaux facteurs qui agissent sur la dynamique des prairies et qui sont modulables par des pratiques de gestion. Pour cela ont été observés deux aspects de la gestion des prairies différentes, étudiés le long de gradients. Le premier concerne le régime de fertilisation des prairies, avec deux modalités observées qui s'opposent par l'apport, ou non, de fertilisants chimiques (N, P et K) couramment utilisés dans l'amendement des sols. Ces deux modes de gestion différents vont changer la disponibilité des ressources pour les plantes. Dans le cas de la modalité Null, une diminution de la quantité de ces ressources disponibles est provoquée, engendrant ainsi un milieu pauvre en nutriments. Dans le cas de la modalité NPK, c'est le contraire, la disponibilité des nutriments reste constante grâce à un apport régulier, ce qui génère un milieu riche. C'est cette différence de disponibilité des ressources qui favorise les variations fonctionnelles des communautés, en les poussant à s'adapter aux changements de leur milieu.

Le deuxième gradient vise aussi à changer les conditions environnementales mais par le biais de variation dans le régime de pâturage des prairies. Ainsi les prairies très pâturées (Bov +), dont l'objectif est d'être totalement consommées, vont engendrer des milieux plutôt ouverts. A l'inverse, les prairies qui ne seront pas totalement consommées (Bov -) vont devenir des milieux plus hétérogènes avec la présence de refus. Ainsi entre ces deux modalités, les habitats présenteront des hauteurs de végétation différentes et donc une compétition pour la lumière plus ou moins prononcée. Cette dernière va donc pousser les communautés à d'adapter aux changements de leur milieu, et donc engendrera une variabilité fonctionnelle entre ces deux modalités.

La diversité fonctionnelle générée par ces changements environnementaux peut se manifester sous la forme de variabilité entre les espèces ou au sein d'une espèce. Nous allons discuter du rôle des différents traitements dans la variabilité fonctionnelle présente au sein de chaque gradient et quelle est la part de cette variabilité due aux changements intraspécifiques et interspécifiques. A partir des résultats de Louault et al., [2017](#), nous pouvons nous attendre à voir un effet traitement sur les CWM et les Rao des deux gradients. Ainsi qu'à observer des différences concernant les types de variabilité dominants entre les gradients, avec une structuration fonctionnelle des communautés majoritairement associée à de la variabilité intraspécifique le long du gradient de fertilisation, et au turn-over d'espèce le long du gradient de perturbation. Pour cela nous allons dans un premier temps discuter les résultats au sein du gradient fertilisation puis au sein du gradient perturbation. Nous verrons ensuite une

comparaison des deux gradients. La discussion se terminera sur une critique de la méthode utilisée et finalement les implications des résultats pour la gestion des prairies permanentes.

Réponses sur le gradient de fertilisation :

Sur le gradient de fertilisation a été observé, quel que soit le trait considéré, un effet du traitement sur la valeur moyenne de trait (CWMs), mais aussi sur CWMf, le traitement étant le seul facteur ayant un effet significatif. Les changements de structure fonctionnelle ont eu pour principale composante une forte variabilité intra spécifique sur laquelle le traitement a toujours eu un effet significatif,

Le SLA présentait un CWM plus élevé pour le traitement NPK et le LDMC pour le traitement Null. Les hauteurs étaient plus élevées pour le traitement NPK. Dans l'étude de Louault et al., [2017](#), les résultats étaient similaires, car l'effet traitement y était également visible sur les moyennes CWMs de la SLA, du LDMC et de la hauteur reproduction (la hauteur végétative n'étant pas analysée dans l'étude).

La moyenne du SLA et de la hauteur étaient supérieures dans les milieux riches en nutriments, et la moyenne du LDMC supérieure dans les milieux pauvres. De plus, il a été émis l'hypothèse, étant donné la différence de traits entre les espèces observées dans les premières analyses de traits sur le dispositif, que la variabilité totale des moyennes des traits est due principalement à de la variabilité intraspécifique. Ceci était bien observé lors de notre étude.

Les observations étaient légèrement différentes en regardant la variabilité des valeurs de traits (Rao). En effet, pour tous les traits observés il n'y avait aucun facteur présentant un effet significatif sur la variabilité totale des valeurs de Rao entre les parcelles de ce gradient de fertilisation. L'effet traitement était plutôt faible pour le SLA, le LDMC et la hauteur reproduction, alors que l'effet bloc était plus élevé. Pour la hauteur végétative, un effet du traitement était cependant visible.

Pour la SLA et le LDMC les effets du traitement et de l'interaction entre traitement et bloc, ne sont pas significatifs, il a été observé une tendance du traitement à moduler la composante interspécifique (i.e turnover d'espèces) de la variabilité des valeurs de diversité entre les parcelles. La tendance était inverse pour la hauteur végétative, ni le traitement, ni l'interaction n'avait montré d'effet significatif sur la variabilité totale de la diversité du LDMC. Pour la hauteur reproductive le traitement n'a aucun effet sur la variabilité totale. L'étude de Louault et al., [2017](#), montre pourtant un effet significatif du traitement sur la variabilité totale du Rao de la hauteur reproduction et du LDMC, avec une variabilité des valeurs de ces deux traits plus élevée pour la modalité Null.

Les changements au long du gradient de fertilisation sont principalement dus à la variabilité intraspécifique, c'est-à-dire à la plasticité phénotypique et/ou à la variabilité génotypique. Ceci montre qu'il est important de prendre en compte les deux sources de variabilité fonctionnelle pour pouvoir quantifier cette dernière, puisque suivant

l'origine de la perturbation agissant sur la parcelle, la variabilité ne viendra pas forcément du même mécanisme. Par exemple, ici, la variabilité intraspécifique a un effet tellement fort sur la variabilité des moyennes de traits du LDMC dans le gradient de fertilisation que si elle n'avait pas été prise en compte, l'effet traitement sur la diversité de ce trait ne serait certainement pas apparu dans les conclusions de l'étude.

La modification de la disponibilité des nutriments est responsable d'une variation des moyennes de SLA, LDMC, hauteurs végétative et reproduction. En effet plus le milieu est riche plus le SLA et les hauteurs sont élevés, ce qui signifie que pour la même masse une feuille va avoir une surface plus grande lorsque le milieu est riche. Ceci entraîne une capacité photosynthétique plus élevée, complétée par la hauteur végétative qui augmente aussi, témoin d'une compétition pour la lumière. Dans ces milieux les plantes peuvent se permettre d'investir pour avoir une hauteur plus élevée ainsi que des feuilles plus fragiles et vulnérables aux stress mais aux rendements photosynthétiques plus élevés. A l'inverse lorsque le milieu est pauvre les plantes vont plutôt investir dans des tissus solides qui peuvent résister aux stress, comme la faible disponibilité en nutriments, et qui vont durer plus longtemps. La réponse des plantes face aux changements fonctionnels dus à la modification de la disponibilité des ressources semble se faire principalement au niveau intraspécifique. Ce qui signifie que suite à ce changement les plantes modifient leurs caractéristiques fonctionnelles par plasticité phénotypique ou variabilité génotypique. La disponibilité en nutriments ne joue cependant pas sur l'étendue de ces valeurs de traits, ce qui signifie que la diversité des valeurs de traits n'est pas différente entre les deux traitements. La disponibilité des nutriments n'est donc pas un facteur environnemental impactant la diversité des valeurs des traits fonctionnels : SLA, LDMC et hauteurs végétative et reproduction.

Réponses sur le gradient de perturbation :

Les différentes modalités du gradient de perturbation n'ont pas eu d'effet significatif sur les moyennes des traits CWM et leur diversité Rao au sein des parcelles. Cela dit, quelques tendances nous sont apparues. En effet la moyenne et la variabilité du SLA avaient tendance à être plus élevée pour le traitement Bov+ que pour le traitement Bov-. Pour les traits de hauteurs, la moyenne était plus élevée pour le traitement Bov- et la variabilité pour le traitement Bov+. Aucun effet traitement n'a été observé pour la moyenne et la diversité du LDMC.

Dans l'ensemble la principale source de variabilité des CWM et Rao entre les parcelles était le turnover d'espèces. Ceci n'était cependant pas aussi notable pour les traits foliaires que pour les traits de hauteur.

Les résultats pour ce qui concerne le gradient de perturbation sont plus éloignés de ceux de Louault, [2017](#). En effet, dans l'étude menée en 2016 et 2017 les traitements n'ont pas impacté significativement les moyennes et la diversité des traits alors que

nous nous attendions à un effet des modalités de perturbation sur la structure fonctionnelle des communautés, comme cela a été montré par Louault et al., [2017](#) pour le CWM de la hauteur reproduction ainsi que la diversité de tous les traits, et par Lepš et al., [2011](#), pour les CWM de la hauteur et du SLA. Cependant, on peut noter pour ces études antérieures que le gradient de perturbation allait de parcelles totalement consommées à des parcelles pas du tout consommées (i.e. abandonnées). Il est ainsi possible que l'absence d'effet de la perturbation soit lié au fait que nous avons comparé des situations peut-être pas suffisamment contrastées, ici les traitements Bov- (prairies consommée partiellement) et Bov+ (prairies entièrement consommées). En effet les résultats de Louault et al. [2017](#), montre une différence particulière entre les parcelles totalement consommées et celles laissées à l'abandon, et seulement parfois avec celles consommées partiellement. Il faudrait donc pour compléter les observations du gradient de perturbation, intégrer la modalité abandon dans l'analyse. Ce qui nous permettrait de confirmer l'effet traitement sur le gradient de perturbation et surtout de quantifier la part de variabilité, entre les parcelles consommées et non consommées, due à la composante intraspécifique et interspécifique.

L'ouverture du milieu, représentée ici par le gradient de perturbation, semble n'impacter que peu les variations fonctionnelles des feuilles. En effet, dans notre étude comme dans Louault et al. [2017](#), les moyennes des deux traits foliaires observés ne changent pas significativement d'un milieu ouvert à un milieu contenant des refus ou un milieu fermé. Les hauteurs, cependant, augmente lorsque le milieu est fermé ce qui est dû à un besoin d'accéder à la lumière, et de disperser ses graines le plus loin possible.

Ces modifications se font principalement par variabilité interspécifique, c'est-à-dire que les espèces ont tendance à changer lorsque le milieu se ferme ou s'ouvre. Dans notre étude, la distribution des valeurs des quatre traits observés n'a pas varié, entre traitement, alors que dans Louault et al., [2017](#), un effet traitement avait été observé pour les traits foliaires et la hauteur reproduction. L'étendue des valeurs de traits pour la modalité abandon est plus faible que pour les autres modalités. Ce qui signifie que dans un milieu fermé la diversité fonctionnelle de ces traits semble plus basse. L'étendue des valeurs de traits pour la modalité abandon y était apparue plus faible que pour les autres modalités, signifiant que dans un milieu fermé la distribution des valeurs de trait était plus resserrée, et les espèces présentes, porteuses de traits assez similaires. Comme pour les CWM, l'absence d'effet traitement sur les Rao peut venir de l'analyse d'un gradient pas assez large.

Comparaison des réponses sur les deux gradients :

Au long des deux gradients, les moyennes et variabilité des traits évoluent suivant deux sources de variabilité différentes. Ainsi les changements au long du gradient de fertilisation sont principalement dus à la variabilité intraspécifique, c'est-à-dire à la

plasticité phénotypique et/ou à la variabilité génotypique. Alors que le gradient de perturbation voit ses valeurs de traits changer en raison d'une variabilité interspécifique, c'est-à-dire d'un turnover d'espèces, du moins sur les traits de hauteur végétative et reproduction.

On observe que suivant la modification environnementale les multiples caractéristiques des plantes réagissent de manière différentes, ce qui impacte les communautés de différentes manières. Dans cette étude, il a été montré que pour les mêmes traits fonctionnels suivant deux modes de gestion amenant à des changements environnementaux différents, la source de la variabilité pouvait être différente. Lepš et al. (2011) a aussi fait le constat, que pour de mêmes traits (dont LDMC et SLA) leur CWM pouvait varier par modification intraspécifique dans le cas d'un changement de régime de fertilisation et par modification interspécifique dans le cas de changements dans le régime d'utilisation (fauchée ou non fauchée). Pour la hauteur, en revanche, la variabilité expliquée par les deux facteurs de gestion a été principalement causée dans les deux cas par la variabilité intraspécifique. Selon Grassein et al. 2010, le LDMC et le SLA et les hauteurs varient par le biais de modifications intraspécifiques au long d'un gradient de productivité. Ce dernier étant créé par la gestion différenciée des parcelles. La hauteur et le LDMC voient aussi leurs valeurs changer entre des parcelles qui ont une gestion actuelle différente (et dont l'utilisation par le passé était différente aussi (De Bello et al., 2011). Ces changements induisent une modification interspécifique des valeurs de hauteur et LDMC.

Il est donc possible d'observer pour les mêmes traits, des sources de variabilité différentes suivant la nature des modifications environnementales.

Nos résultats semblent comme la bibliographie, accorder un rôle important à la variabilité intraspécifique dans la réponse de la communauté à la disponibilité des nutriments, ce qui impliquerait qu'une partie des espèces se maintient dans les deux types de communauté du fait de leur capacité à modifier leur valeur de trait.

Concernant le gradient de perturbation, nos résultats montrant le rôle prépondérant de la variabilité intraspécifique pour les CWM du SLA et de la LDMC et du turnover pour les CWM des traits de hauteur sont à l'inverse de ceux de Lepš et al (2011). Ces différences restent mal expliquées.

On peut cependant mentionner deux éléments de l'interprétation des résultats concernant les CWM de hauteur sur ce gradient.

D'abord, l'absence de contribution de la composante intraspécifique que nous avons observé n'est pas un biais méthodologique. En effet, la capacité de la méthode d'analyse utilisée à quantifier les parts respectives des deux composantes de la variabilité repose sur l'existence d'espèces communes entre les traitements du gradient (Lepš et al. 2011 ; De Bello et al. 2011). Nous avons vérifié dans notre cas d'étude qu'il y avait bien encore en 2016 des espèces communes aux traitements Bo+ et Bo- (Annexe 14).

Sur les CWM du gradient de perturbation, on a pu observer un effet bloc sur la hauteur végétative, avec une hauteur plus élevée pour le bloc 1 que le bloc. Or il a été observé ultérieurement à cette étude, que le bloc 1 avait une tendance à être plus productive que le bloc 2, ce qui pourrait expliquer l'effet bloc sur la hauteur végétative. La hauteur est en effet plus élevée dans un milieu un peu plus fertile, même si cela n'est pas dû à une pratique de fertilisation différente, mais plutôt à des caractéristiques du sol pouvant être dues à son histoire ou au type de sol par exemple.

Limites méthodologiques:

Les résultats développés présentent certaines limites méthodologiques relatives à la représentation qui a pu être faite de la structure fonctionnelle des parcelles étudiées. Tout d'abord, les espèces pour lesquelles des mesures de traits ont été effectuées ne représentaient au total que 80% des contributions spécifiques cumulées. Cette méthode ne permet donc pas de prendre en compte toutes les espèces présentes et leurs valeurs de traits. Ceci peut être particulièrement dommageable lors du calcul du Rao qui représente la variabilité des traits au sein de la communauté. Si les traits des espèces minoritaires, et donc exclues de l'analyse, présentent les valeurs les plus extrêmes, la valeur du Rao risque d'être sous-estimée. Et si les espèces minoritaires sont celles répondant le plus vivement aux changements environnementaux, l'effet du traitement sur la variabilité des traits de la communauté sera alors lui aussi sous-estimé. Cependant la « mass ratio hypothesis » décrite par Grime en [1998](#), est une notion basée sur l'hypothèse que le fonctionnement de l'écosystème est principalement déterminé par les caractéristiques des espèces dominantes. Effectuer les calculs de Rao et de CWM uniquement sur les espèces dominantes, en prenant en compte dans le calcul leur fréquence spécifique ne devrait donc pas, en suivant cette hypothèse, créer un biais très consistant dans les résultats (Garnier et al., [2004](#)).

Implications pour la gestion des prairies

Les traits constituant la diversité fonctionnelle d'une communauté caractérisent le fonctionnement d'un écosystème suite à une modification environnementale. L'étude des traits fonctionnels a pour but d'observer les changements de comportement d'une communauté face à une modification environnementale, mais elle permet aussi d'observer comment la diversité fonctionnelle évolue en fonction de ces changements. Ici, la diversité fonctionnelle des communautés est représentée par la valeur de Rao spécifique pour chaque parcelle. Les tests sur ces valeurs le long des gradients permettent de déterminer si la diversité est plus importante suivant la gestion appliquée. Pour tous les traits observés la diversité fonctionnelle n'est pas impactée par la variation de disponibilités des nutriments créée dans cette étude, ni par la variation de consommation de la prairie par le bétail.

Les modes de gestion des prairies utilisés sur ce dispositif, ne semble pas, aux vues

des résultats jouer un rôle dans la diversité fonctionnelle des communautés.

Observer la variabilité des valeurs de traits permet de savoir comment l'écosystème va répondre à une modification environnementale. Puisque qu'il est reconnu que la variabilité des traits est due à deux mécanismes différents (variabilité intraspécifique et turn-over d'espèces), il serait intéressant de pouvoir déterminer si chacun de ces mécanismes a des conséquences différentes en termes de fonctionnement de l'écosystème (productivité, cycle des nutriments,...). En sachant cela, l'estimation de chaque mécanisme dans la variabilité totale permettrait de mieux anticiper les changements fonctionnels de l'écosystème prairial suite aux changements environnementaux et de pratiques de gestion.

Bibliographie

Altieri M.A., 1995. Agroecology : principles and strategies for designing sustainable farming systems. *Biosafety Information center*.

Cornelissen J.H.C., Lavorel S., Garnier E., Díaz S., Buchmann N., Gurvich D. E., Reich P. B., ter Steege H., Morgan H. D., van der Heijden M. G. A., Pausas J. G. and Poorter H. 2003. A handbook of protocols for standardised and easy measurement of plant functional traits worldwide. *Australian Journal of Botany*, **51** (4), 335-380.

De Bello F. and Lavorel S., Albert C. H., Thuiller W., Grigulis K., Dolezal J., Janeček Š. and Lepš J. 2011. Quantifying the relevance of intraspecific trait variability for functional diversity. *Methods in Ecology and Evolution*, **2** (2), 163–174

De la Riva E. G., Pérez-Ramos I. M., Tosto A., Navarro-Fernández C. M., Olmo M., Marañón T. et Villar R. 2015. Disentangling the relative importance of species occurrence, abundance and intraspecific variability in community assembly: a trait-based approach at the whole-plant level in Mediterranean forests. *Oikos*, **125** (3), 354–363

De Wit J., van Eekeren N., Wagenaar J.-P. et Smeding F. 2014. Species identity important to achieve benefits of diverse grassland mixtures. *Building Organic Bridges*, **20**, 803-806

Diaz S., Noy-Meir I. et Cabido M., 2001. Can grazing response of herbaceous plants be predicted from simple vegetative traits? *Journal of Applied Ecology*, **38**, (3), 497–508

Dumont B., Farruggia A., Garel J.P. 2007. Pâturage et biodiversité des prairies permanentes. *Rencontre, Recherche, Ruminants*.

Funk J. L., Larson J. E., Ames G. M., Butterfield B.J., Cavender-Bares J., Firn J., Laughlin D. C., Sutton-Grier A. E., Williams L., Wright J., 2016. Revisiting the Holy Grail : using plant functional traits to understand ecological processes. *Biological reviews* , **92** (2), 1156-1173

Forest I., 2015. Agroecosystem diversification. *Nature plants*, 15041.

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** (2), 365-399

Garnier E., Cortez J., Billès G., Navas M.-L., Roumet C., Debussche M., Laurent G., Blanchard A., Aubry D., Bellmann A., Neill C., Toussaint J.-P., 2004. Plant functioning markers capture ecosystem properties during secondary succession. *Ecology* **85** (9), 2630-2637

Gaujour E., Amiaud B., Mignolet C., Plantureux S. 2012. Factors and processes affecting plant biodiversity in permanent grasslands. *Agronomy for Sustainable*

Development, **32** (1), 133-160.

Grassein F., Till-Bottraud I. et Lavorel S., 2010. Plant resource-use strategies: the importance of phenotypic plasticity in response to a productivity gradient for two subalpine species. *Annals of Botany*, **106**, 637–645

Grime J.P., 1998. Benefits of plant diversity to ecosystems : immediate, filter and founder effects. *Journal of Ecology*, **86**, 902-910

Hédin L., 1952. Recherches sur l'écologie des prairies françaises : Un essai de classification. *Revue internationale de botanique appliquée et d'agriculture tropicale*, **32** (357), 363-376

Hooper D. U. et Vitousek P. M., 1997. The Effects of Plant Composition and Diversity on Ecosystem Processes. *Science*, **277** (5330) 1302-1305

Kazakou E., Violle C., Roumet C., Navas M.-L., Vile D., Kattge J. et Garnier E. 2013. Are trait-based species rankings consistent across data sets and spatial scales? *Journal of Vegetation Science*, **25** (1), 1-13

Lepš J., De Bello F., Lavorel S., Berman S., 2006. Quantifying and Interpreting functional diversity of natural communities: practical considerations matter. *Preslia*, **78**, 481-501

Lepš J., de Bello F., Šmilauer P., Doležal J. 2011. Community trait response to environment: disentangling species turnover vs intraspecific trait variability effects. *Ecography* **34** (5), 856-863

Louault F., Pottier J., Note P., Vile D., Soussana J.-F., Carrère P., 2017. Complex plant community responses to modifications of disturbance and nutrient availability in productive permanent grasslands. *Journal of Vegetation Science*, **28** (3), 538-549

Pakeman R. J. et Quested H. M., 2007. Sampling plant functional traits: What proportion of the species need to be measured? *Applied vegetation science*, **10**, 91-96

Ricotta C. et Moretti M., 2011. CWM and Rao's quadratic diversity : a unified framework for functional ecology. *Oecologia*, **167**, 181-188

Tilman D. and Downing J. A. 1994. Biodiversity and stability in grassland. *Nature*, **367** ; 363-365.

Tilman D., 2001. Functional diversity. *Encyclopedia of biodiversity*, **3**, 109-121

Violle C., Navas M.-L., Vile D., Kazakou E., Fortunel C., Hummel I., Garnier E. 2007. Let the concept of trait be functional ! *Oikos*, **16** (5), 882-892

Wezel A., Bellon S., Doré T., Francis C., Vallod D. et David C., 2009. Agroecology as a science, a movement and a practice. *Agronomy for sustainable development*, **29** (4), 503-515

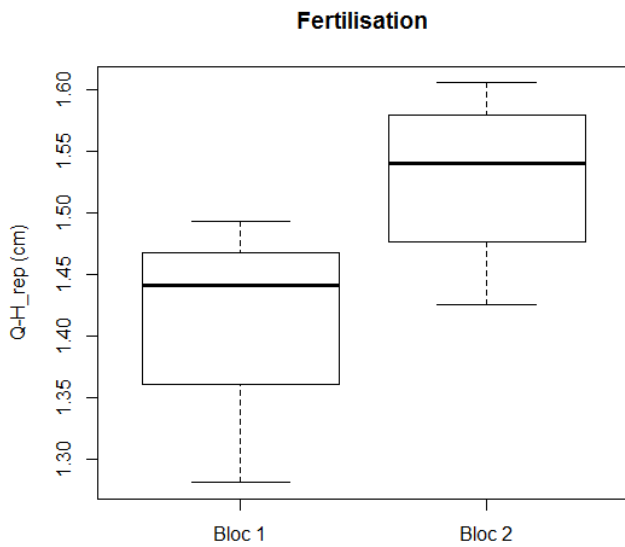
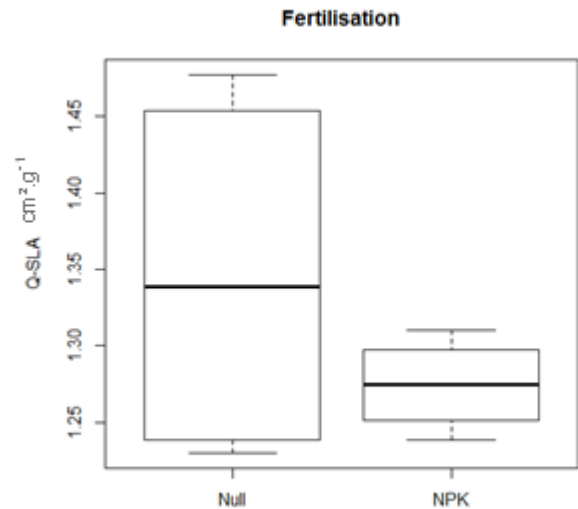
White Robin P., Murray S. et Rohweder M., 2000. Pilot Analysis of Global Ecosystems: Grassland Ecosystems, World Resources Institute, Washington D.C.

Wright I. J., Reich P. B., Westoby M., Ackerly D. D., Baruch Z., Bongers F., Cavender-Bares J., Chapin T., Cornelissen J. H. C., Diemer M., Flexas J., Garnier E., Groom P.K., Gulias J., (...) et Villar R., 2004. The worldwide leaf economics spectrum. *Nature*, **428**, 821-827

Yachi S. et Loreau M., 1999. Biodiversity and ecosystem productivity in a fluctuating environment: The insurance hypothesis. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, **96**, 1463-1468

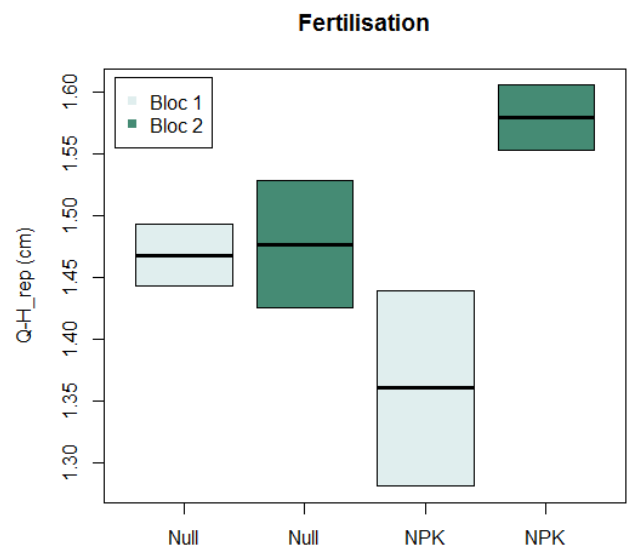
Annexes :

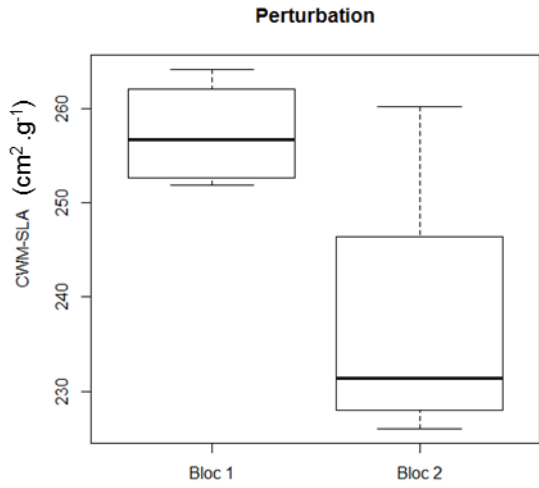
Annexe 1 : Effet du traitement sur la variabilité interspécifique du Rao du SLA au sein du gradient de fertilisation



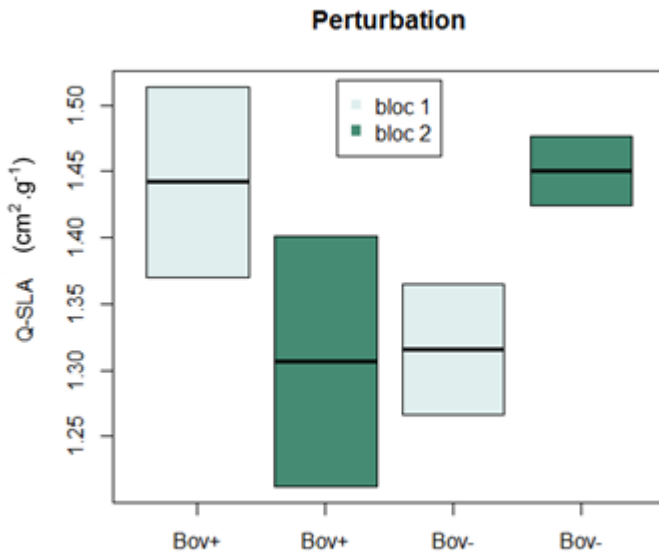
Annexe 2 : Effet de bloc sur la variabilité totale du Rao de la hauteur reproduction au sein de gradient de fertilisation.

Annexe 3 : Effet de l'interaction entre le bloc et le traitement sur la variabilité totale du Rao de la hauteur reproduction au sein du gradient de fertilisation.



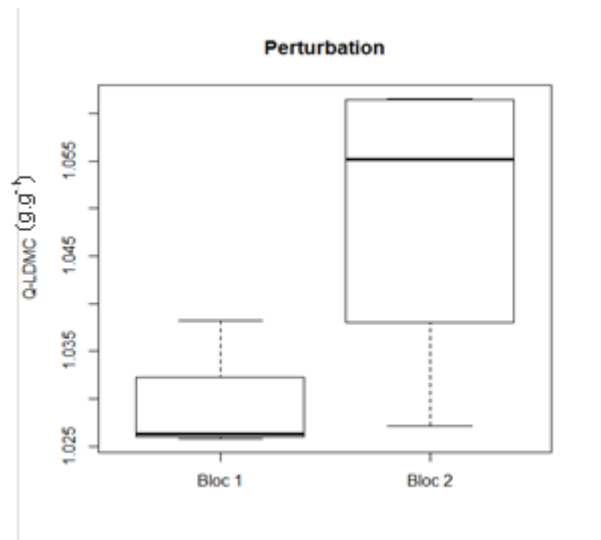


Annexe 4 : Effet de bloc sur la variabilité totale du CWM du SLA au sein du gradient de perturbation.

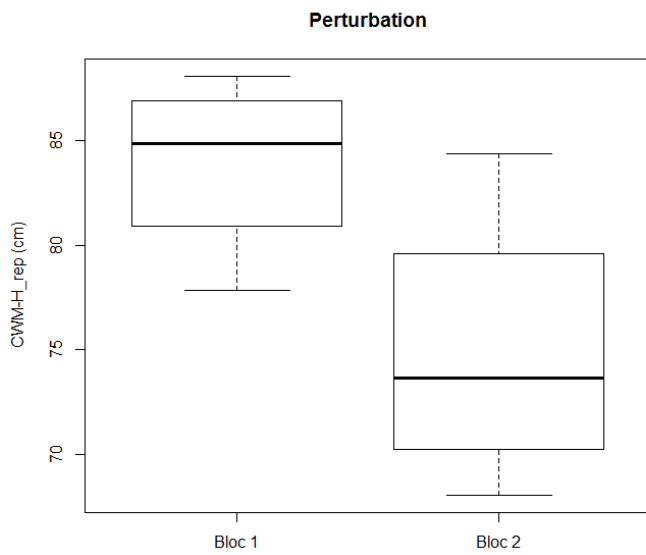
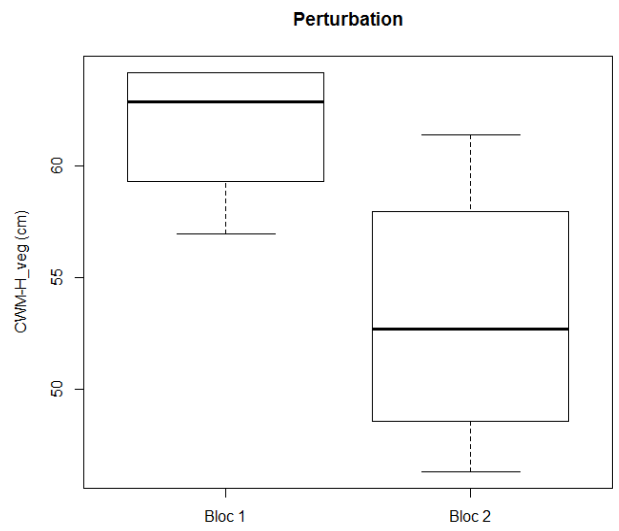


Annexe 5 : Effet de l'interaction entre le bloc et la traitement sur la variabilité totale du Rao du SLA au sein du gradient de perturbation.

Annexe 6 : Effet de bloc sur la variabilité totale du Rao du LDMC au sein du gradient de perturbation



Annexe 7 : Effet de bloc sur la variabilité totale du CWM de la hauteur végétative au sein du gradient de perturbation



Annexe 8 : Effet de bloc sur la variabilité du CWM de la hauteur reproduction au sein du gradient de perturbation

| FERTILISATION | | | | | | | | | |
|---------------|---|--|---|---|--|---|---|--|---|
| | TRAITEMENT | | | BLOC | | | TRAITEMENT * BLOC | | |
| | Variabilité totale (Moyenne spécifique) | Variabilité interspécifique (Moyenne fixe) | Variabilité intraspécifique (Moyenne spécifique - moyenne fixe) | Variabilité totale (Moyenne spécifique) | Variabilité interspécifique (Moyenne fixe) | Variabilité intraspécifique (Moyenne spécifique - moyenne fixe) | Variabilité totale (Moyenne spécifique) | Variabilité interspécifique (Moyenne fixe) | Variabilité intraspécifique (Moyenne spécifique - moyenne fixe) |
| CWM | | | | | | | | | |
| SLA | 0,0176 | 0,0905 | 0,0189 | 0,3261 | 0,7054 | 0,2821 | 0,908 | 0,6221 | 0,8716 |
| LDMC | 0,009 | 0,5465 | 0,0013 | 0,478 | 0,3355 | 0,7277 | 0,3075 | 0,1078 | 0,8938 |
| H_veg | 0,0006 | 0,066 | 0,0023 | 0,1582 | 0,1937 | 0,4612 | 0,9183 | 0,7791 | 0,5374 |
| H_rep | 0,0145 | 0,3117 | 0,0051 | 0,2287 | 0,2444 | 0,3572 | 0,645 | 0,4439 | 0,2082 |
| Rao | | | | | | | | | |
| SLA | 0,1424 | 0,0248 | 0,957 | 0,063 | 0,0041 | 0,4233 | 0,2003 | 0,0096 | 0,2189 |
| LDMC | 0,3774 | 0,2007 | 0,6435 | 0,9276 | 0,2868 | 0,0686 | 0,2895 | 0,2838 | 0,6006 |
| H_veg | 0,0994 | 0,8009 | 0,0658 | 0,7952 | 0,8912 | 0,574 | 0,7755 | 0,7088 | 0,3521 |
| H_rep | 0,9643 | 0,9241 | 0,9442 | 0,0875 | 0,6505 | 0,0558 | 0,1062 | 0,6621 | 0,0715 |

Annexe 9 : Résultats des tests ANVOA (p-value) effectués sur les CWM et Rao spécifiques, fixes et spécifique-fixe de la SLA, du LDMC et des hauteurs reproduction et végétative du gradient de fertilisation avec pour facteurs fixes le traitement, le bloc et l'interaction entre les deux. Ces résultats sont présentés directement avec les différentes sources de variabilité correspondant aux différents calculs des CWM et Rao.

| PERTURBATION | | | | | | | | | |
|--------------|---|--|---|---|--|---|---|--|---|
| | TRAITEMENT | | | BLOC | | | TRAITEMENT * BLOC | | |
| | Variabilité totale (Moyenne spécifique) | Variabilité interspécifique (Moyenne fixe) | Variabilité intraspécifique (Moyenne spécifique - moyenne fixe) | Variabilité totale (Moyenne spécifique) | Variabilité interspécifique (Moyenne fixe) | Variabilité intraspécifique (Moyenne spécifique - moyenne fixe) | Variabilité totale (Moyenne spécifique) | Variabilité interspécifique (Moyenne fixe) | Variabilité intraspécifique (Moyenne spécifique - moyenne fixe) |
| CWM | | | | | | | | | |
| SLA | 0,5193 | 0,8719 | 0,5763 | 0,0949 | 0,9005 | 0,0787 | 0,6034 | 0,6285 | 0,9802 |
| LDMC | 0,7503 | 0,2435 | 0,9714 | 0,6912 | 0,6296 | 0,6155 | 0,8329 | 0,1746 | 0,8952 |
| H_veg | 0,0386 | 0,0983 | 0,2927 | 0,0228 | 0,0436 | 0,6433 | 0,3916 | 0,6041 | 0,5346 |
| H_rep | 0,3619 | 0,348 | 0,8505 | 0,1047 | 0,1156 | 0,9745 | 0,589 | 0,6106 | 0,9734 |
| Rao | | | | | | | | | |
| SLA | 0,9024 | 0,4951 | 0,294 | 0,9979 | 0,7535 | 0,6903 | 0,108 | 0,997 | 0,0202 |
| LDMC | 0,817 | 0,9054 | 0,7919 | 0,0984 | 0,1425 | 0,3759 | 0,4234 | 0,3455 | 0,8638 |
| H_veg | 0,4401 | 0,5615 | 0,5804 | 0,2765 | 0,2158 | 0,6913 | 0,6868 | 0,8189 | 0,6505 |
| H_rep | 0,1581 | 0,3563 | 0,542 | 0,408 | 0,9547 | 0,1493 | 0,1488 | 0,1796 | 0,5855 |

Annexe 10 : Résultats des tests ANVOA (p-value) effectués sur les CWM et Rao spécifiques, fixes et spécifique-fixe de la SLA, du LDMC et des hauteurs reproduction et végétative du gradient de perturbation avec pour facteurs fixes le traitement, le bloc et l'interaction entre les deux. Ces résultats sont présentés directement avec les différentes sources de variabilité correspondant aux différents calculs des CWM et Rao.

| | | Fertilisation | | | | | | | |
|----------------------|---------------------|---------------|-------|-------|-------|-------|-------|-------|-------|
| | | CWM | | | | Rao | | | |
| | | SLA | LDMC | H_veg | H_rep | SLA | LDMC | H_veg | H_rep |
| Traitement | Intraspécifique (%) | 39,6 | 67,9 | 33,6 | 27,3 | 0,0 | 0,7 | 38,2 | 0,0 |
| | Interspécifique (%) | 5,4 | 0,4 | 14,9 | 11,1 | 21,4 | 22,5 | 1,1 | 0,1 |
| | Covariation (%) | 29,2 | 10,7 | 44,7 | 34,8 | -0,9 | -8,0 | 12,9 | -0,1 |
| | Total | 74,2 | 79,0 | 93,2 | 73,1 | 20,5 | 15,2 | 52,3 | 0,0 |
| Bloc | Intraspécifique (%) | 4,2 | 0,2 | 0,5 | 1,0 | 2,1 | 17,5 | 2,3 | 23,7 |
| | Interspécifique (%) | 0,2 | 1,2 | 5,7 | 15,4 | 60,5 | 14,5 | 0,3 | 1,6 |
| | Covariation (%) | 1,7 | 0,8 | -3,3 | -7,7 | -22,3 | -31,9 | -1,7 | 12,5 |
| | Total | 6,1 | 2,2 | 2,9 | 8,7 | 40,3 | 0,1 | 0,9 | 37,9 |
| Traitement * Bloc | Intraspécifique (%) | 0,1 | 0,0 | 0,3 | 2,0 | 5,5 | 0,9 | 6,7 | 19,8 |
| | Interspécifique (%) | 0,3 | 4,2 | 0,2 | 6,0 | 37,8 | 14,7 | 2,4 | 1,5 |
| | Covariation (%) | -0,3 | 0,6 | -0,5 | -6,9 | -28,8 | 7,4 | -8,1 | 10,9 |
| | Total | 0,1 | 4,8 | 0,0 | 1,1 | 14,5 | 23,0 | 1,1 | 32,2 |
| Résidus | Intraspécifique (%) | 10,9 | 4,2 | 2,9 | 3,5 | 10,3 | 11,4 | 24,2 | 13,3 |
| | Interspécifique (%) | 4,4 | 3,9 | 9,4 | 33,0 | 7,0 | 38,4 | 60,2 | 27,5 |
| | Covariation (%) | 4,3 | 5,9 | -8,4 | -19,4 | 7,4 | 11,9 | -38,6 | -10,9 |
| | Total | 19,6 | 14,0 | 3,9 | 17,2 | 24,7 | 61,7 | 45,8 | 29,9 |
| Total | Intraspécifique (%) | 54,8 | 72,2 | 37,3 | 33,8 | 17,8 | 30,6 | 71,4 | 56,8 |
| | Interspécifique (%) | 10,2 | 9,7 | 30,2 | 65,4 | 126,6 | 90,0 | 64,0 | 30,7 |
| | Covariation (%) | 35,0 | 18,1 | 32,5 | 0,8 | -44,4 | -20,6 | -35,5 | 12,5 |
| | Total | 100,0 | 100,0 | 100,0 | 100,0 | 100,0 | 100,0 | 100,0 | 100,0 |

Annexe 11 : Contribution en pourcentage des différentes composantes de la variabilité sur le gradient de fertilisation

| | | Perturbation | | | | | | | |
|----------------------|---------------------|--------------|-------|-------|-------|-------|-------|-------|-------|
| | | CWM | | | | Rao | | | |
| | | SLA | LDMC | H_veg | H_rep | SLA | LDMC | H_veg | H_rep |
| Traitement | Intraspécifique (%) | 2,9 | 0,0 | 1,1 | 0,1 | 5,3 | 0,2 | 0,9 | 1,3 |
| | Interspécifique (%) | 0,3 | 2,1 | 22,8 | 12,4 | 3,4 | 0,1 | 5,8 | 16,7 |
| | Covariation (%) | 2,0 | 0,5 | 10,1 | -1,7 | -8,5 | 0,3 | 4,6 | 9,2 |
| | Total | 5,2 | 2,7 | 34,0 | 10,8 | 0,2 | 0,7 | 11,3 | 27,2 |
| Bloc | Intraspécifique (%) | 43,6 | 6,8 | 0,2 | 0,0 | 0,7 | 2,4 | 0,5 | 9,1 |
| | Interspécifique (%) | 0,2 | 0,3 | 41,9 | 44,2 | 0,7 | 29,4 | 31,4 | 0,1 |
| | Covariation (%) | 5,9 | -2,9 | 5,7 | 0,5 | -1,4 | 16,8 | -7,5 | -1,4 |
| | Total | 49,7 | 4,2 | 47,8 | 44,8 | 0,0 | 46,3 | 24,4 | 7,7 |
| Traitement * Bloc | Intraspécifique (%) | 0,0 | 0,5 | 0,4 | 0,0 | 51,2 | 0,1 | 0,6 | 1,0 |
| | Interspécifique (%) | 3,1 | 3,1 | 1,6 | 3,4 | 0,0 | 10,1 | 0,9 | 40,6 |
| | Covariation (%) | 0,3 | -2,4 | 1,5 | 0,2 | 0,1 | -1,8 | 1,4 | -12,8 |
| | Total | 3,3 | 1,2 | 3,4 | 3,5 | 51,3 | 8,4 | 2,9 | 28,9 |
| Résidus | Intraspécifique (%) | 31,6 | 91,6 | 3,1 | 5,5 | 14,7 | 9,7 | 9,9 | 11,5 |
| | Interspécifique (%) | 44,6 | 4,5 | 19,8 | 44,1 | 24,4 | 35,4 | 58,3 | 61,6 |
| | Covariation (%) | -34,4 | -4,2 | -8,1 | -8,6 | 9,5 | -2,9 | -6,7 | -36,8 |
| | Total | 41,8 | 92,0 | 14,8 | 40,9 | 48,5 | 42,3 | 61,5 | 36,2 |
| Total | Intraspécifique (%) | 78,1 | 98,9 | 4,7 | 5,6 | 71,9 | 12,4 | 11,8 | 22,8 |
| | Interspécifique (%) | 48,2 | 10,0 | 86,1 | 104,0 | 28,5 | 75,1 | 96,4 | 119,0 |
| | Covariation (%) | -26,3 | -8,9 | 9,2 | -9,6 | -0,4 | 12,5 | -8,2 | -41,8 |
| | Total | 100,0 | 100,0 | 100,0 | 100,0 | 100,0 | 100,0 | 100,0 | 100,0 |

Annexe 12 : Contribution en pourcentage des différentes composantes de la variabilité sur le gradient de perturbation.

Annexe 13 : Comparaison des espèces dominantes, sur lesquelles les mesures ont été faites, entre les deux traitements du gradient de fertilisation.

| | Null | NPK |
|----------------------|-------------------------------------|-------------------------------------|
| Espèces communes | Holcus lanatus | Holcus lanatus |
| | Festuca arundinacea ssp arundinacea | Festuca arundinacea ssp arundinacea |
| | Poa pratensis | Poa pratensis |
| | Taraxacum officinale agg. | Taraxacum officinale agg. |
| | Alopecurus pratensis | Alopecurus pratensis |
| | Achillea millefolium | Achillea millefolium |
| | Cerastium fontanum | Cerastium fontanum |
| | Elymus repens | Elymus repens |
| | Dactylis glomerata | Dactylis glomerata |
| | Cerastium glomeratum | Cerastium glomeratum |
| | Trisetum flavescens | Trisetum flavescens |
| Espèces non communes | Hypochoeris radicata | Stellaria media |
| | Agrostis capillaris | Lolium multiflorum |
| | Poa trivialis | |
| | Cardamine hirsuta | |
| | Lolium perenne | |
| | Arrhenatherum elatius | |
| | Poa angustifolia | |
| | Lathyrus pratensis | |
| Trifolium repens | | |

Annexe 14 : Comparaison des espèces dominantes, sur lesquelles les mesures de traits ont été faites, entre les deux traitements du gradient de perturbation.

| | PERTURBATION | |
|------------------|-------------------------------------|-------------------------------------|
| | Bov+ | Bov- |
| Espèces communes | Festuca arundinacea ssp arundinacea | Festuca arundinacea ssp arundinacea |
| | Poa trivialis | Poa trivialis |
| | Poa pratensis | Poa pratensis |
| | Dactylis glomerata | Dactylis glomerata |
| | Elymus repens (=Agropyron repens) | Elymus repens (=Agropyron repens) |
| | Lolium perenne | Lolium perenne |
| | Holcus lanatus | Holcus lanatus |
| | Alopecurus pratensis | Alopecurus pratensis |
| | Taraxacum officinale agg. | Taraxacum officinale agg. |
| | Trisetum flavescens | Trisetum flavescens |
| | Achillea millefolium | Achillea millefolium |
| | Agrostis capillaris | Agrostis capillaris |
| | Trifolium repens | Trifolium repens |
| | Espèces non communes | Hypochoeris radicata |
| Ranunculus acris | | Festuca rubra |
| | | Arrhenatherum elatius |
| | | Lathyrus pratensis |

Annexe 15 : Tableau des tâches.

| Intervenant | Mise en place du protocole | Bibliographie | Collecte des données | Analyses statistiques | Rédaction |
|-------------|----------------------------|---------------|----------------------|-----------------------|-----------|
| Principal | FL - JP | LB | LB - FL | LB | LB |
| Secondaire | | FL - JP | | JP | JP - FL |

F.L : Frédérique Louault, responsable du projet

J.P : Julien Pottier, maitre de stage

L.B : Lucie Bridot, stagiaire

Annexe 16 : Calendrier des tâches du stage.

| | Semaine 1 | Semaine 2 | Semaine 3 | Semaine 4 | Semaine 5 | Semaine 6 | Semaine 7 | Semaine 8 | Semaine 9 | Semaine 10 | Semaine 11 | Semaine 12 |
|---------------------|-----------|-----------|-----------|-----------|-----------|-----------|-----------|-----------|-----------|------------|------------|------------|
| Bibliographie | ■ | | | | | | | | | | | |
| Expérimentation | | | ■ | | | | | | | | | |
| Analyse statistique | | | | | | | | | | | | |
| Rédaction | | | ■ | | | | | | | | | |

| | Semaine 13 | Semaine 14 | Semaine 15 | Semaine 16 | Semaine 17 | Semaine 18 | Semaine 19 | Semaine 20 | Semaine 21 | Semaine 22 | Semaine 23 | Semaine 24 | Semaine 25 |
|---------------------|------------|------------|------------|------------|------------|------------|------------|------------|------------|------------|------------|------------|------------|
| Bibliographie | | | | | | | | | | | ■ | | |
| Expérimentation | ■ | | | | | | | | | | | | |
| Analyse statistique | | | | | | | ■ | | | | | | |
| Rédaction | | | ■ | | | ■ | | | | ■ | ■ | | |

Résumé

Les communautés écologiques et particulièrement leurs réponses face aux changements environnementaux sont de plus en plus étudiées, y compris dans les agroécosystèmes prairiaux. Les moyennes de traits fonctionnels agrégées ainsi que la variabilité de ces valeurs de traits, calculées sur les espèces dominantes des communautés, sont des métriques permettant de caractériser ces communautés. Leur variation au long de gradient environnemental peut être initiée par deux mécanismes : la variabilité intraspécifique et le turn-over d'espèces. Pour les traits quantitatifs, la moyenne des valeurs de traits et leur variabilité pour chaque espèce sont calculées à l'échelle de la communauté selon deux méthodes différentes. La première consiste à prendre pour valeur de trait de chaque espèce, la valeur moyenne observée sur le gradient environnemental, et calculer la moyenne pour chaque trait pondérée par la fréquence spécifique des espèces de la parcelle, il s'agit de la moyenne fixe. Elle représente uniquement le turn-over d'espèce. La deuxième consiste à utiliser la valeur de traits de chaque espèce dans la communauté étudiée, il s'agit de la moyenne spécifique. Elle représente la variabilité totale de la communauté, c'est-à-dire la variabilité intraspécifique, le turn-over d'espèce et leur covariation. Le calcul de ces deux moyennes pour chaque communauté permet de déduire, suite à un test d'ANOVA, la part de chaque source de variabilité dans la variabilité totale. Les tests permettent aussi de savoir si le changement de conditions environnementales est la cause de la variabilité observable. Cette méthode est ici utilisée dans un dispositif expérimental de longue durée, au sein duquel a été mis en place, sur prairie permanente, un gradient de disponibilité des nutriments (gradient de fertilisation) et de consommation de la végétation (gradient de perturbation), par le biais de différents modes de gestion. Les traits fonctionnels observés sont : la surface spécifique foliaire (SLA), la teneur en matière sèche du limbe (LDMC), la hauteur au stade de reproduction et la hauteur végétative. Il a été observé, au long du gradient de fertilisation que plus la disponibilité en nutriments du milieu est importante, plus les hauteurs sont élevées et plus les feuilles présentent des tissus fragiles mais avec une capacité photosynthétique élevée. De plus la variabilité des traits est principalement due à une variabilité intraspécifique. Au long du gradient de perturbation, plus le milieu est consommé, moins les hauteurs sont importantes, et les traits foliaires ne sont que peu modifiés. La variabilité observable le long de ce gradient est due à un turn-over d'espèces. Suivant la nature des modifications environnementales, le partitionnement de la variabilité qui est observée n'est pas le même. Il est donc important pour avoir une bonne estimation de la diversité des communautés observées, de prendre en compte à la fois la part de l'intraspécifique et du turn-over d'espèce.

Mots clés : diversité fonctionnelle, traits fonctionnels, prairies permanentes, fertilisation, paturage.