

Apports des traits fonctionnels végétaux pour l'évaluation écologique des trajectoires de gestion en milieux prairiaux

S. Lavorel¹, F. Quétier¹, S. Gaucherand², P. Choler¹

La réponse des communautés à l'extensification peut être traduite par des changements d'abondance de traits qui offrent des pistes prometteuses pour développer des indicateurs de gestion. Lors de l'extensification, peut-on ainsi observer une baisse de diversité ou un glissement entre des compositions fonctionnelles, reflétant les stratégies de conservation des nutriments des végétaux ?

RÉSUMÉ

Une approche expérimentale a été effectuée dans deux sites de prairies subalpines de caractéristiques climatiques, historiques et agronomiques contrastées. L'extensification, et la baisse de fertilité correspondante, entraînent une baisse de la diversité spécifique au Lautaret, mais pas dans le 2^e site, conformément à d'autres observations. En revanche, les réponses fonctionnelles des prairies à l'extensification concordent pour les deux sites : la baisse de fertilité minérale s'accompagne d'un glissement d'espèces acquérant et recyclant rapidement les ressources vers des espèces caractérisées par une gestion conservatrice des ressources, avec les traits opposés, et de stature moins haute. Il est donc possible d'identifier des syndromes de traits fonctionnels pour diagnostiquer l'avancement des effets de l'extensification des prairies.

MOTS CLÉS

Alpes, biodiversité, diagnostic, dynamique de la végétation, extensification, facteur milieu, gestion des prairies, indicateur biologique, nutrition de la plante, prairie de montagne, trait biologique.

KEY-WORDS

Alps, biodiversity, bio-indicator, biological trait, diagnosis, environmental factor, extensification, pasture management, plant nutrition, sward dynamics, upland pasture.

AUTEURS

1 : Laboratoire d'Ecologie Alpine, CNRS UMR 5553, Université Joseph Fourier, BP 53 X, F-38041 Grenoble Cedex 9 ; sandra.lavorel@ujf-grenoble.fr

2 : Unité de Recherche Agricultures et Milieux Montagnards, CEMAGREF groupement de Grenoble, BP 76, F-38402 St-Martin d'Hères, Cedex

Introduction

Pour les prairies de montagne s'étageant du collinéen au subalpin, de nombreuses études ont montré une perte de diversité et de fortes modifications de la composition végétale en réponse à la baisse conjointe des perturbations et de la fertilité résultant de l'extensification des pratiques pastorales, laquelle inclut la cessation ou la réduction de la fauche, du pâturage et de la fertilisation organique (BALENT, 1986 ; BRAU-NOGUÉ, 1996 ; AUSTRHEIM *et al.*, 1999 ; ANTHELME, 2001 ; MOOG *et al.*, 2002). Ces changements apparaissent difficiles à restaurer par la gestion (STAMPFLI et ZEITER, 1999 ; BARBARO *et al.*, 2000) et il apparaît donc d'autant plus important de les comprendre pour les détecter précocement et les prévenir.

Pourtant, peu d'études à ce jour se sont penchées sur les mécanismes responsables de ces changements au niveau des communautés et des écosystèmes. Les modèles conceptuels de la réponse des communautés prairiales à l'extensification fournissent une base de compréhension des effets respectifs de la fertilité et des perturbations par le pâturage et/ou la fauche (DURU *et al.* 1998). Quelques études récentes ont commencé à expliciter ces modèles en utilisant la notion de groupes fonctionnels végétaux.

Les groupes fonctionnels végétaux sont définis comme des ensembles d'espèces ayant une réponse similaire aux facteurs du milieu et/ou un effet similaire sur le fonctionnement de l'écosystème, sur la base de traits biologiques partagés (GITAY et NOBLE 1997). Ces nouvelles approches se sont fondées sur l'hypothèse que les traits fonctionnels végétaux sont des prédicteurs de la réponse des populations et des communautés aux changements spatio-temporels du milieu, et des effets des végétaux sur le fonctionnement de l'écosystème. Les traits fonctionnels végétaux sont des caractères, mesurables sur les individus, morphologiques (plante entière ou organes, p.ex. les feuilles), écophysiologicals, biochimiques ou de régénération. Leur rôle fonctionnel dans la réponse des plantes au milieu ou leurs effets sur les cycles biogéochimiques, par exemple, sont établis soit par corrélation, soit par des études approfondies des processus physiologiques, biochimiques ou démographiques en cause (MCINTYRE *et al.* 1999).

Les travaux récents (CRUZ *et al.*, 2002a ; LOUAULT *et al.*, 2002) ont montré que la réponse de la végétation à l'extensification pouvait être traduite en termes de **changements de fréquence dans les communautés de traits tels que la hauteur végétative, la surface spécifique des feuilles, ou leur teneur en matière sèche**. Ces traits sont des indicateurs importants des stratégies qu'emploient les végétaux pour gérer leurs ressources minérales (LAVOREL et GARNIER, 2002 ; CHAPIN *et al.*, 1993). Quelques autres études ont tenté d'identifier les traits morphologiques et de régénération répondant à la gestion des prairies de montagnes (EPP et AARSSSEN, 1989 ; OKSANEN et RANTA, 1992 ; HULME *et al.*, 1999 ; BARBARO *et al.*, 2000), mais **une compréhension systématique de ces réponses reste à établir**.

Nous avons donc utilisé une approche expérimentale dans deux sites de prairies subalpines de caractéristiques climatiques, histo-

riques et agronomiques contrastées pour **examiner : 1) si l'extensification de leur utilisation entraîne une baisse de diversité, et 2) si ces changements sont associés à un glissement entre des compositions fonctionnelles**, reflétant une acquisition et un recyclage rapide des ressources, **et des compositions dominées par des stratégies de conservation des nutriments.**

1. Matériel et méthodes

■ Sites d'étude

Nous avons appliqué une même approche et un même jeu de méthodologies sur deux sites de prairies subalpines des Alpes françaises. Ces deux sites présentent **des caractéristiques contrastées**, augmentant ainsi la portée générale de nos résultats.

- Site du Lautaret

Ce premier site est le versant adret de la commune de Villar-d'Arène (Hautes-Alpes), au pied du Col du Lautaret (au total 24 km², entre 1 550 et 2 971 m d'altitude). Il subit un climat typique des Alpes internes où l'effet d'abri entraîne une certaine continentalité. Nos travaux se concentrent sur une ceinture située entre 1 820 et 2 020 m d'altitude, où le substrat est uniformément schisteux. Le climat y est subalpin, avec des températures moyennes allant de - 7,4 °C (février) à 19,5°C (juillet). La pluviosité annuelle moyenne est de 956 mm, avec des précipitations réparties sur toute l'année, mais légèrement plus abondantes en hiver.

Nous avons tenté d'y capturer la diversité des pratiques agro-pastorales présentes et passées caractérisant ce site sous la forme de "**trajectoires**" de changements de pratiques. Ces trajectoires affectent la disponibilité en ressources minérales (fertilisation par fumier) et les régimes de perturbation (fauche et pâturage). Nous avons sélectionné **cinq trajectoires dominantes dans le paysage** à partir de données cadastrales (entre 1810 -cadastre napoléonien- et 2003 ; MALLÉN, 2002). On distingue tout d'abord des parcelles ayant été labourées et qui sont aujourd'hui soit fauchées et fertilisées régulièrement (trajectoire 1) ou simplement fauchées (trajectoire 2), soit pâturées (trajectoire 3). D'autres parcelles n'ont jamais été labourées. Ce sont d'anciens prés de fauche d'altitude qui sont toujours fauchés (trajectoire 4) ou qui ont été convertis en alpage pour le troupeau ovin communal (trajectoire 5). Ces parcelles se caractérisent par la dominance d'espèces telles que la trisète dorée (*Trisetum flavescens*) et de grandes dicotylédones telles que la grande berce (*Heracleum sphondylium*) ou *Chaerophyllum hirsutum* dans les parcelles fertiles (trajectoire 1). Le brome érigé (*Bromus erectus*) domine dans les parcelles moins fertiles (trajectoires 2 et 3) accompagné de la séslerie (*Sesleria caerulea*) dans les parcelles pâturées (trajectoire 3). La fétuque paniculée (*Festuca paniculata*) domine les anciens prés de fauche d'altitude, accompagnée d'une flore compagne spécifique (*Meum athamanticum*, *Centaurea uniflora*,

Potentilla cranzii, *P. grandiflora*, *Lilium martagon*). Trois parcelles caractérisant chacune de ces trajectoires (soit 15 en tout) ont été choisies.

- Site des Saisies

Le **site des Saisies** se situe dans le massif du Beaufortain (Alpes du Nord externes) où la pluviométrie est élevée et bien répartie sur l'année (en moyenne 2 000 mm/an). La température moyenne mesurée à 1 950 m sur une décade atteint 11,3°C en août et - 7,4°C en janvier. Les parcelles étudiées sont réparties dans 4 alpages laitiers du subalpin actuellement exploités et caractérisés par une même exposition (sud), un même substrat (calcschistes) et une pente moyenne. Ils sont proches les uns des autres (de quelques centaines de mètres à 1 km). Deux de ces alpages sont situés à 1 850 m d'altitude, les 2 autres sont à 2 050 m.

Les travaux menés sur les pelouses subalpines des Alpes du Nord ont montré l'effet combiné des facteurs de milieu et de pratiques pastorales sur leur composition floristique, notamment les rôles déterminants de l'altitude, de la fertilité et de la topographie dans la répartition et l'organisation des végétations (BORNARD et DUBOST, 1992 ; BRAU-NOGUÉ, 1996). Ces travaux ont abouti à **une typologie agro-écologique des pelouses des Alpes du Nord** à laquelle tous les relevés effectués aux Saisies peuvent être rattachés. En dehors des formations végétales pour lesquelles l'influence du milieu physique est prédominante (zones humides, éboulis...), on distingue un panel de pelouses aux compositions spécifiques variées pour lesquelles l'influence des pratiques d'exploitation et de fertilisation est prédominante. Ces **pelouses** peuvent être divisées en **trois catégories** :

- Les pelouses à *Dactylis glomerata* (dites "**pelouses grasses**", PG) révèlent un niveau de fertilité minérale élevée, le plus souvent lié à des pratiques de fertilisation régulières. Les pelouses grasses se subdivisent en 2 sous-catégories : les pelouses grasses fraîches (PGF), toujours fertilisées régulièrement de nos jours, et les pelouses grasses intermédiaires (PGI), anciennement bien fertilisées mais qui ne le sont plus depuis une dizaine d'années.

- Les pelouses à *Festuca rubra* (ou "**pelouses moyennes**", PMy) considérées comme transitoires révèlent un changement de régime trophique dû à l'abandon ou à la reprise de la fertilisation.

- Les pelouses à *Nardus stricta* - *Festuca rubra* ("**pelouses maigres**", Pmg) qui ne sont plus fertilisées depuis longtemps et résultent de processus d'appauvrissement minéral et d'acidification des sols (BRAU-NOGUÉ, 1996).

Une quatrième catégorie a été étudiée : il s'agit des **landes à myrtilles** (L), qui comprennent une strate ligneuse et n'ont jamais été fertilisées.

■ Compositions floristiques et mesures des traits fonctionnels végétaux

Au Lautaret, les relevés floristiques ont été effectués dans chaque parcelle en juin 2003 par la méthode des points quadrats, avec

trois transects linéaires de 8 m (placés au hasard dans la parcelle) avec des relevés tous les 20 cm.

Aux Saisies, trois séries de relevés linéaires de végétation ont été effectués. Une première série de quatre relevés a été effectuée en juillet 2002 dans des pelouses caractéristiques de différents niveaux de pratiques pastorales (pelouses grasses, moyennes, maigres et landes). Une seconde série de relevés a été effectuée en juillet 2003 dans les alpages voisins des deux premiers, ce qui nous a permis de disposer au total de trois réplicats dans les landes et les pelouses maigres et de deux réplicats dans les pelouses moyennes et les pelouses grasses. Deux relevés supplémentaires ont été effectués dans des pelouses dites "grasses fraîches", soit les pelouses les plus fertiles de ces alpages, mais les traits biologiques des espèces végétales n'ont pas été mesurés pour ces pelouses. Une dernière série de relevés linéaires de végétation exploitée ici est issue du travail de thèse de C. BRAU-NOGUÉ (1996) et a été effectuée en 1995 sur ces mêmes alpages.

Les espèces formant au moins 70-80% de l'abondance ont ainsi été identifiées pour chaque site, et une série de traits fonctionnels végétaux a été mesurée sur ces espèces en suivant un protocole standardisé (CORNELISSEN *et al.*, 2003). Les traits mesurés sont choisis sur la base des connaissances bibliographiques des réponses fonctionnelles à la gestion des prairies (MCINTYRE *et al.*, 1999 ; DÍAZ *et al.*, 2004). Ils sont morphologiques (décrivant la plante en place : hauteur végétative, surface basale), foliaires (indicateurs de l'écophysologie de la plante : SSF : surface spécifique des feuilles, TMS : teneur en matière sèche des feuilles, teneurs en carbone et en azote des feuilles ; GARNIER et LAURENT, 1994) et reproductifs (hauteur et allocation à la reproduction, exposition de l'inflorescence).

■ Variables de milieu

Au Lautaret, chaque parcelle a été caractérisée non seulement par les pratiques passées (labour ou non) et actuelles (fertilisation ou non ; fauche ou non) correspondant aux différentes trajectoires d'usage, mais aussi par des mesures des principales caractéristiques des sols. Les trajectoires 1 à 5 constituent un gradient de fertilité décroissante (teneurs en carbone, azote et phosphore). Pour les analyses présentées ici, nous avons utilisé les mesures de teneurs en C et N, ainsi que le pH et l'humidité (mesurée en août), utilisés comme indicateurs de texture du sol.

Aux Saisies, la fertilité de chacun des relevés effectués en 2002 et en 2003 a été caractérisée directement à l'aide du diagnostic de nutrition azotée à partir de la teneur en azote du couvert (DURU *et al.*, 2000). Ainsi, les 4 niveaux de pratiques pastorales forment un gradient continu de fertilité décroissante. L'indice azoté n'est pas connu pour les relevés de BRAU-NOGUÉ, mais leurs positions sur l'alpage, les conditions d'exposition, de pente, de substrat et d'exploitation des pelouses sont connues ainsi que leur typologie, ce qui a permis de les positionner le long du gradient.

■ Analyses statistiques

La **diversité spécifique** de chacune des parcelles a été caractérisée par l'indice réciproque de Simpson (ODUM, 1976). Les variations de diversité entre trajectoires (Lautaret) ou entre niveaux de fertilité (Saisies) ont été analysées par ANOVA à un facteur, et par des tests non paramétriques de Mann-Whitney afin de rechercher des différences significatives entre paires ou groupes de parcelles.

La **réponse de ces traits fonctionnels végétaux aux gradients de gestion** a été caractérisée pour les deux sites par la technique d'analyse multivariée "RLQ" (DOLÉDEC *et al.*, 1996). Cette méthode, qui s'apparente aux méthodes d'analyse de co-inertie, permet de rechercher les relations entre traits fonctionnels et variables de milieu (ici le gradient d'intensité de gestion / fertilité) en utilisant trois matrices de données : une matrice parcelle x espèces (L) où sont listées les abondances de chaque espèce parmi les 80% plus communes ; une matrice parcelle x variables de milieu (R), où sont listées les valeurs de paramètres du sol et/ou de fertilité ; une matrice espèces x traits (Q) listant pour chaque espèce les valeurs de traits mesurées dans les parcelles. L'analyse maximise la covariance entre les scores des parcelles contraintes par les variables de milieu, et les scores des espèces contraintes par les traits. *In fine*, elle teste l'association entre les matrices R et Q. Les résultats de la RLQ sont interprétés comme pour les autres méthodes multivariées à partir de la mesure d'inertie globale et des poids relatifs des différentes variables de milieu et traits sur les axes d'ordination.

Après que la RLQ ait été réalisée sur l'ensemble des traits, pour chaque site, nous avons identifié les traits les plus fortement associés aux variations d'intensité de gestion et procédé à des tests individuels de leur variation entre types de parcelles.

2. Résultats

■ Diversité végétale

Au Lautaret, comme attendu, la diversité spécifique diminue le long du gradient d'extensification (figure 1a). Néanmoins, à cause des

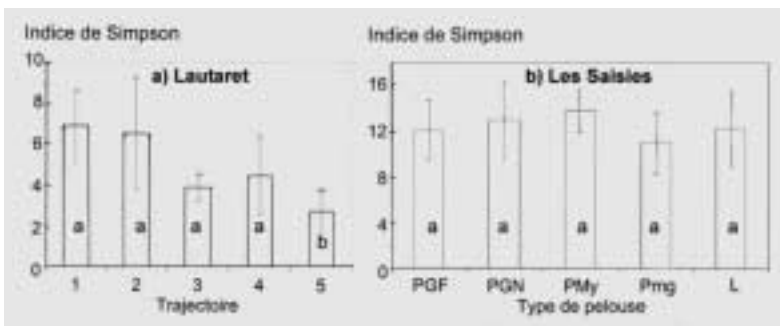


FIGURE 1 : Variations de la diversité floristique estimée par l'indice réciproque de Simpson le long de gradients d'extensification au Lautaret et aux Saisies. (Les lettres insérées dans les barres d'histogrammes indiquent les différences significatives au seuil de 5%).

FIGURE 1 : Variation in floristic diversity as estimated by the reciprocal Simpson index along gradients of extensification in Le Lautaret and in Les Saisies. (The letters in the histogram columns express significant differences at the 5% level).

fortes variances intra-trajectoire, seule la différence entre les trajectoires 1 et 5 est significative. En particulier, il n'y a pas de différence significative entre anciens labours (trajectoires 1, 2, 3) et prés de fauche (trajectoires 4, 5), à cause de la faible diversité pour les anciens labours non fauchés (trajectoire 3). Aux Saisies, aucune baisse de diversité n'est visible entre niveaux de fertilité (figure 1b).

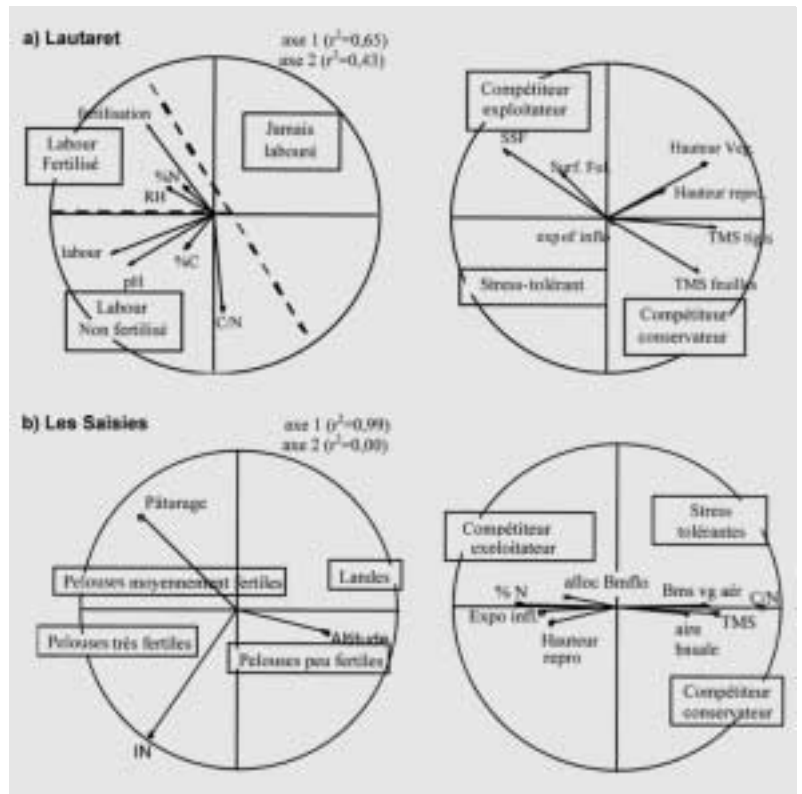
Traits fonctionnels de réponse à la gestion des prairies

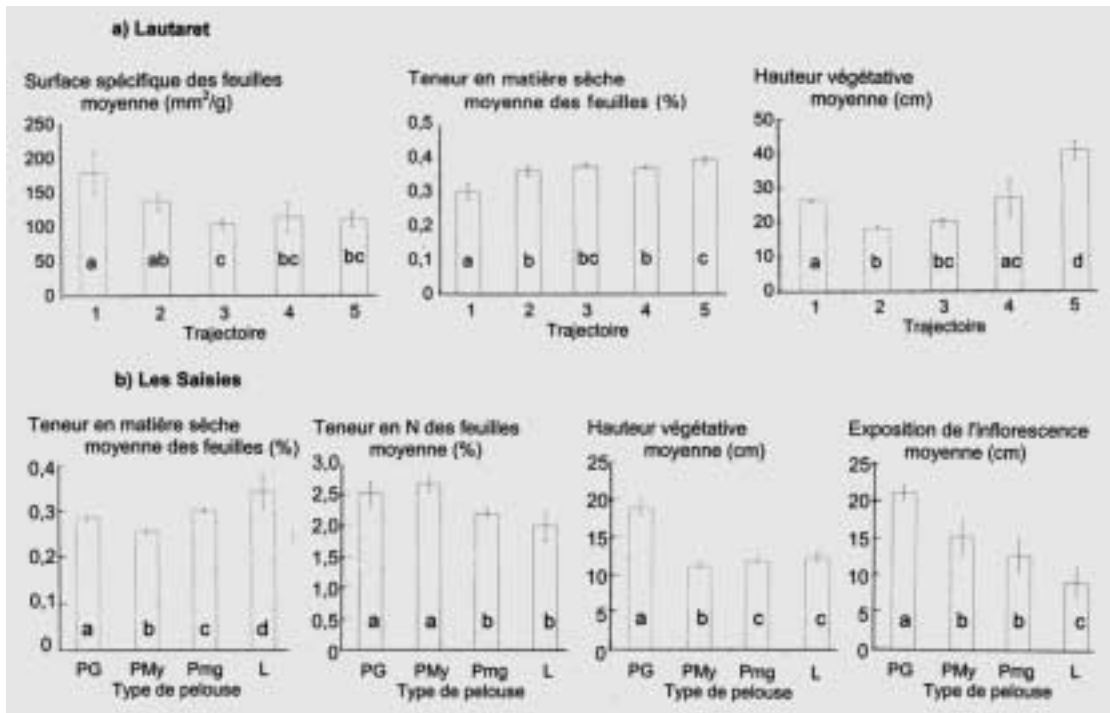
Les analyses par RLQ montrent que, pour les deux sites d'étude, **le gradient de fertilité décroissante associé à l'extensification de la gestion détermine les variations de composition fonctionnelle des prairies** (figure 2).

Au Lautaret, on observe une séparation très nette (axe 1) entre anciens labours et prés de fauche (figure 2a). Au sein de ces deux groupes les parcelles sont ensuite séparées selon l'intensité d'utilisation, et donc la fertilité (axe 2). Ces variations d'utilisation sont associées à des variations significatives de la représentation de plusieurs traits fonctionnels. Les anciens labours, parcelles les plus fertiles, sont caractérisés par des espèces à stratégie exploitatrice, avec des valeurs de teneur en matière sèche faible et une surface spécifique des feuilles élevée. A l'opposé, dans les prés de fauche moins fertiles, surtout lors-

FIGURE 2 : Résultats de l'analyse RLQ des variations de composition fonctionnelle a) des prairies du Lautaret, b) des pelouses des Saisies. (A gauche : les projections des variables de milieu dans le plan des axes 1 et 2 ; à droite, les projections correspondantes des traits fonctionnels).

FIGURE 2 : Results of the RLQ analyses of the variations in the functional structures of a) Le Lautaret pastures, b) Les Saisies pastures (left-hand side : projections of the environmental factors on the plane of axes 1 and 2 ; right-hand side : corresponding projections of the functional traits).





qu'ils sont seulement pâturés, on trouve des espèces à stratégie conservatrice avec les caractéristiques opposées. Par ailleurs, à l'intérieur de chacun de ces groupes, la baisse d'intensité d'utilisation sélectionne des plantes de stature plus faible pour les anciens labours, et plus élevée pour les prés de fauche (figure 3a). On notera le cas particulier de la trajectoire 3, les anciens labours maintenant uniquement pâturés, où les plantes ont des stratégies caractéristiques de la tolérance au stress.

Ces patrons se répètent pour les Saisies, où le gradient de fertilité est très significativement associé aux mêmes types de stratégies d'utilisation des ressources (avec une augmentation des stratégies conservatrices avec une fertilité décroissante ; figure 2b). On note aussi une baisse de la teneur en azote des feuilles, et donc une augmentation du rapport C/N. En revanche, la hauteur végétative est maximale dans les pelouses grasses et ne diffère pas entre les autres niveaux de gestion. Cette différence de taille est aussi associée à une plus grande prééminence des inflorescences (figure 3b).

3. Discussion

■ Effets de l'extensification de la gestion sur la diversité végétale des prairies subalpines

La baisse de diversité végétale notée au long du gradient d'extensification dans les prairies du Lautaret s'accorde avec les

FIGURE 3 : Variations des traits significativement associés aux axes de la RLQ le long du gradient d'extensification d'usage a) des prairies du Lautaret, b) des pelouses des Saisies (l'exposition de l'inflorescence est la différence entre hauteur végétative et hauteur des structures florales). Les lettres insérées dans les barres d'histogrammes identifient les différences significatives au seuil de 5%.

FIGURE 3 : Variations of the traits significantly linked to the RLQ axes along the extensification gradient ; a) Le Lautaret pastures, b) Les Saisies pastures (The letters in the histogram columns express significant differences at the 5% level).

observations qui ont été faites dans les prairies permanentes en général (ALARD *et al.*, 1998 ; POSCHLOD *et al.*, 1998 ; COUSINS et ERIKSSON, 2001 ; WILLEMS, 2001), et pour les prairies de montagne en particulier (BALENT, 1986 ; BRAU-NOGUÉ, 1996 ; AUSTRHEIM *et al.*, 1999 ; ANTHELME, 2001 ; MOOG *et al.*, 2002).

En revanche, **aux Saisies, la diversité végétale reste invariante au cours de la trajectoire d'extensification**. Ces résultats sont conformes aux résultats plus généraux obtenus par BORNARD *et al.* (1996) sur les pelouses subalpines des Alpes du Nord (alpages laitiers situés entre 1 500 et 2 200 m d'altitude). Cette étude avait conclu que, sur ces milieux, les pratiques agro-pastorales avaient contribué au maintien d'une diversité spécifique relativement élevée le long du gradient de fertilité, mais que ce résultat inhabituel était à replacer dans le contexte particulier des alpages des Alpes du Nord, à savoir : 1) un degré d'intensification des pratiques modéré, 2) des pratiques appliquées de longue date (plus de 10 ans) sur chacun des sites étudiés, 3) une dynamique d'évolution de la végétation lente en cas d'allègement ou d'abandon des pratiques. Il est à noter néanmoins que, au-delà du gradient étudié ici, dans les situations de concentration des restitutions organiques sur des espaces restreints (en aval des étables, les reposoirs des animaux...), la diversité chute du fait de l'envahissement du peuplement par quelques espèces nitrophiles, en particulier *Rumex alpinus*.

■ Réponse fonctionnelle de la végétation prairiale à l'extensification de la gestion

Les analyses des réponses fonctionnelles de la végétation des prairies subalpines de deux sites représentant des conditions climatiques et agronomiques contrastées ont mis en lumière des trajectoires similaires. **L'extensification** de l'utilisation des prairies, malgré des historiques et des trajectoires de gestion récentes différentes entre les deux sites, **se traduit par un gradient de fertilité décroissante, associé de manière répétable à des "syndromes" de traits fonctionnels** (*sensu* LANDSBERG *et al.*, 1999) qui sont aussi ceux observés par d'autres études aux étages collinéens et montagnards (CRUZ *et al.*, 2002a ; LOUAULT *et al.*, 2002). Ces syndromes **reflètent les stratégies de gestion des nutriments par les plantes**. En situation d'exploitation d'intensité modérée (prés de fauche sur anciens labours au Lautaret ; pelouses grasses aux Saisies), les communautés sont dominées par des espèces dont les traits foliaires, surface spécifique élevée et faible teneur en matière sèche, ainsi que de fortes teneurs en azote, permettent aux plantes une acquisition et un recyclage rapide des nutriments (GARNIER et LAURENT, 1994). Au fur et à mesure que l'intensité d'utilisation diminue, ces espèces sont remplacées par des espèces ayant des stratégies de plus en plus conservatrices pour la gestion de leurs nutriments, associées à une diminution de leur surface spécifique foliaire, une augmentation de la teneur en matière sèche et une diminution de la teneur en azote.

Au Lautaret, les anciens labours, situés sur des terrasses dont le sol est plus riche et de pH plus élevé que dans les prés de fauche

jamais labourés, **semblent constituer une entité écologique remarquable** dont la composition floristique et fonctionnelle reste fondamentalement différente de celle des prés de fauche, même après au moins 50 ans d'arrêt du labour. Les mécanismes maintenant ces différences restent à explorer. S'agit-il uniquement du résultat des différences de fertilité, ou les espèces de graminées initialement dominantes dans chacun des cas (*Bromus erectus* dans les labours, *Festuca paniculata* dans les prés de fauche) exercent-elles des interactions soit entre plantes adultes, soit au stade du recrutement, telles que de nouvelles espèces ne puissent s'installer ?

Aux Saisies, il est intéressant de noter que les landes, dont une composante non négligeable de la biomasse et du recouvrement est constituée de ligneux bas, se situent dans un continuum fonctionnel avec les pelouses. En revanche, **les pelouses grasses ont des compositions fonctionnelles qui se démarquent nettement des autres types de parcelles, avec des plantes de stature beaucoup plus haute** (*Dactylis glomerata*, *Trisetum flavescens*). Les caractéristiques foliaires apparaissent plus proches de stratégies conservatrices que ne le prédirait le niveau de fertilité. Cette rupture correspond à **l'abondante représentation de *Festuca rubra* et *Agrostis capillaris***. Les pelouses moyennes se caractérisent, comme les pelouses grasses, par une contribution élevée de la fétuque et de l'agrostis, espèces très ubiquistes. La différence entre les deux types de pelouse se situe dans le cortège floristique qui accompagne ces espèces avec, dans les pelouses grasses fraîches, une co-dominance du dactyle, et dans les pelouses moyennes une co-dominance de liondent (*Leontodon hispidus* et *L. Pyrenicus*), d'alchémille (*Alchemilla xanthochlora*) et de fléole (*Phleum alpinum*). Une explication possible de la forte dominance de la fétuque et de l'agrostis dans les pelouses grasses ici intermédiaires serait que le dactyle a déjà beaucoup régressé avec la baisse d'intensité des pratiques de fertilisation organique, mais que les espèces des pelouses moyennes ne sont pas encore dominantes.

Conclusion

Les analyses des variations de composition fonctionnelle des prairies subalpines de deux sites des Alpes externes et intermédiaires ont **montré l'utilité de se référer aux variations de la représentation de caractéristiques structurales et non taxinomiques pour rendre compte**, de manière robuste et généralisable entre sites, **des effets de l'extensification de l'utilisation des prairies**. L'objectif opérationnel de ces recherches est de proposer des indicateurs de gestion basés sur les traits identifiés dans ce type d'analyse (GAUCHERAND et REFFAY, 2004). En outre, l'utilisation de ces indicateurs fonctionnels ouvre des perspectives pour la compréhension des effets de l'extensification sur le fonctionnement des écosystèmes prairiaux et leurs propriétés agronomiques. Les traits fonctionnels identifiés ici sont en effet aussi des indicateurs prometteurs de la valeur d'usage (CRUZ et al., 2002b ; ANSQUER et al., 2004), de l'accumulation de litière (CORNELISSEN et al., 1999 ; GARNIER et al., en révision), et probablement du maintien de la fertilité. Cette nouvelle approche est complémentaire des

méthodes de typologie utilisées plus classiquement pour la gestion patrimoniale et agricole des prairies de montagne. Elle présente l'avantage, par rapport aux typologies, d'une plus grande transposabilité entre altitudes, ou entre régions ayant des fonds floristiques différents.

Travail présenté aux Journées d'information de l'A.F.P.F.
"La biodiversité des prairies. Un patrimoine - un rôle fonctionnel",
les 23 et 24 mars 2004

Remerciements

Les recherches présentées ici contribuent au GDR Utiliterres (GDR 2574) du CNRS. Les travaux expérimentaux sur le site du Lautaret ont été financés par le projet européen VISTA (EVK2-CT-2002-000168).

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- ALARD D., POUDEVIGNE I., DUTOIT T., DECAËNS T. (1998) : "Dynamique de la biodiversité dans un espace en mutation. Le cas des pelouses calcicoles de la Vallée de la Seine", *Acta Oecol.*, 19, 275-284.
- ANSQUER P., THEAU J.-P., CRUZ P., VIEGAS J., AL HAJ KHALED R., DURU M. (2004) : "Caractérisation de la diversité fonctionnelle des prairies naturelles. Une étape vers la construction d'outils pour gérer les milieux à flore complexe", *Fourrages*, 179, à paraître.
- ANTHELME F. (2001) : *Expansion d'Alnus viridis (Chaix) DC. sur pelouses subalpines dans les Alpes françaises du Nord: mécanismes d'expansion et conséquences sur la biodiversité des systèmes écologiques*, thèse de l'Université Joseph Fourier, Grenoble.
- AUSTRHEIM G., GUNILLA E., GRONTVEDT E. (1999) : "Land-use impact on plant communities in semi-natural sub-alpine grassland of Budalen, central Norway", *Biol. Cons.*, 87, 369-379.
- BALENT G. (1986) : "Modélisation de l'évolution des surfaces pastorales dans les Pyrénées centrales mise au point d'un référentiel micro-régional de diagnostic au niveau de la parcelle", *Cahiers de la recherche-développement*, 9-10, 92-99.
- BARBARO L., CORCKET E., DUTOIT T., PELTIER J.-P. (2000) : "Réponses fonctionnelles des communautés de pelouses calcicoles aux facteurs agro-écologiques dans les Préalpes françaises", *Can. J. Bot.*, 78, 1010-1020.
- BORNARD A., DUBOST M. (1992) : "Diagnostic agro-écologique de la végétation des alpages laitiers des Alpes du Nord humides : établissement et utilisation d'une typologie simplifiée", *Agronomie*, 12, 581-599.
- BORNARD A., COZIC P., BRAU-NOGUÉ C. (1996) : "Diversité spécifique des végétations en alpage : influence des conditions écologiques et des pratiques", *Ecologie*, 27, 103-115.
- BRAU-NOGUÉ C. (1996) : *Dynamique des pelouses d'alpages laitiers des Alpes du Nord externes*, thèse de l'Université Joseph Fourier, Grenoble 1, 187 p.
- CHAPIN III S.T.A., AUTUMN K., PUGNAIRE F. (1993) : "Evolution of suites of traits in response to environmental stress", *Am. Nat.*, 142, 578-592.
- CORNELISSEN J.H.C., PÉREZ-HARGUINDEGUY N., DÍAZ S., GRIME J.P., MARZANO B., CABIDO M., VENDRAMINI F., CERABOLINI B. (1999) : "Leaf structure and defence control litter decomposition rate across species and life forms in regional flora on two continents", *New Phytol.*, 143, 191-200.

- 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., POORTER H. (2003) : "Handbook of protocols for standardised and easy measurement of plant functional traits worldwide", *Austr. J. Bot.*, 51, 335-380.
- COUSINS S.A.O., ERIKSSON O. (2001) : "Plant species occurrence in a rural hemiboreal landscape: effects of remnant habitats, site history, topography and soil", *Ecography*, 24, 461-469.
- CRUZ P., SIRE P., AL HAJ KALHED R., THEAU J.P., THEROND O., DURU M. (2002a) : "Plant functional traits related to growth strategies and habitat preference of native grass populations", *Proc. 19th Europ. Grassl. Fed.*, 27-30 May, La Rochelle, France, 776-777.
- CRUZ P., DURU M., THEROND O., THEAU J.P., DUCOURTIEUX C., JOUANY C., AL HAJ KHALED R., ANSQUER P. (2002b) : "Une nouvelle approche pour caractériser la valeur d'usage des prairies naturelles et semi-naturelles", *Fourrages*, 172, 335-354.
- DÍAZ S., LAVOREL S., MCINTYRE S., FALCZUK V., CASANOVES F., MILCHUNAS D.G., SKARPE C., RUSCH G., STERNBERG M., NOY-MEIR I., LANDSBERG J., ZHANG W., CLARK H., CAMPBELL B.D. (2004) : "Functional analysis of vegetation response to grazing", soumis à *Ecol. Monogr.*
- DOLÉDEC S., CHESSEL D., TER BRAAK C.F.J., CHAMPELY S. (1996) : "Matching species traits to environmental variables: a new three-table ordination method", *Envir. Ecol. Stat.*, 3, 143-166.
- DURU M., BALENT G., GIBON A., MAGDA D., THEAU J.P., CRUZ P., JOUANY C. (1998) : "Fonctionnement et dynamique des prairies permanentes. Exemple des Pyrénées centrales", *Fourrages*, 153, 97-113.
- DURU M., CRUZ P., JOUANY C., THEAU J.P. (2000) : "Intérêt du diagnostic de nutrition N de prairies de graminées par analyse de plante : de la conduite de la fertilisation à l'interprétation d'essais agronomiques", *Fourrages*, 164, 381-395.
- EPP G.A., AARSSSEN L.W. (1989) : "Predicting vegetation patterns from attributes of plant growth in grassland species", *Can. J. Bot.*, 67, 2953-2959.
- GARNIER E., LAURENT G. (1994) : "Leaf anatomy, specific mass and water content in congeneric annual and perennial grass species", *New Phytol.*, 128, 725-736.
- GAUCHERAND S., REFFAY C. (2004) : "Relevés de traits : une méthode de diagnostic rapide des valeurs de traits végétaux d'une communauté végétale herbacée", *Actes des Journées AFPP, La Biodiversité des prairies*, 23-24 mars, Paris, 190-191.
- GITAY H., NOBLE I.R. (1997) : "What are functional types and how should we seek them ?", *Plant Functional Types. Their Relevance to Ecosystem Properties and Global Change*, eds. T.M. Smith, H.H. Shugart, F.I. Woodward, Cambridge University Press, Cambridge, 3-19.
- HULME P.D., PAKEMAN R.J., TORWELL L., FISHER J.M., GORDON I.J. (1999) : "The effects of controlled sheep grazing on the dynamics of upland *Agrostis-Festuca* grassland", *J. Appl. Ecol.*, 36, 886-900.
- LANDSBERG J., LAVOREL S., STOL J. (1999) : "Grazing response groups among understorey plants in arid rangelands", *J. Veg. Sci.*, 10, 683-696.
- LAVOREL S., GARNIER E. (2002) : "Using plant traits to simultaneously predict the effects of environmental changes on plant community composition and ecosystem functioning", *Funct. Ecol.*, 16, 545-556.
- LOUAULT F., PERRODIN M., SOUSSANA J.F. (2002) : "Long-term effects of a reduced exploitation in a semi-natural grassland. I. Plant functional traits and plant response groups", *Proc. 19th EGF Meet. Grassl. Sci. in Europe*, 7, 338-339.

- MALLEN M (2002) : *Fauche et pâturage sur les prés du Lautaret. 1810 - 2000 Villar d'Arène. Site Pro2 - Lautaret - Combeynot - Ecrins*, Rapport rendu au Parc National des Ecrins, Domaine de Charance, 05000 Gap, France.
- MCINTYRE S., LAVOREL S., LANDSBERG J., FORBES T.D.A. (1999) : "Disturbance response in vegetation - towards a global perspective on functional traits", *J. Veg. Sci.*, 10, 621-630.
- MOOG D., POSCHLOD P., KAHMEN S., SCHREIBER K.F. (2002) : "Comparison of species composition between different management treatments after 25 years", *Appl. Veg. Sci.*, 5, 99-106.
- ODUM P. (1976) : *Ecologie*, Ed. Doin.
- OKSANEN L., RANTA E. (1992) : "Plant strategies along mountain vegetation gradients : a test of two theories", *J. Veg. Sci.*, 3, 175-186.
- POSCHLOD P., KIEFER S., TRÄNKLE U., FISCHER S., BONN S. (1998) : "Plant species richness in calcareous grasslands as affected by dispersibility in space and time", *Appl. Veg. Sci.*, 1, 75-90.
- STAMPFLI A., ZEITER M. (1999) : "Plant species decline due to abandonment of meadows can not easily be reversed by mowing. A case study in the southern Alps", *J. Veg. Sci.*, 10, 151-164.
- WILLEMS J. H. (2001) : "Problems, approaches and results in restoration of Dutch calcareous grassland during the last 30 years", *Restor. Ecol.*, 9, 147-154.

SUMMARY

Contribution of the functional characteristics of plants to the ecological assessment of the evolutive patterns of management in grassland environments

The response of plant communities to extensification can be spotted in such traits as plant height, specific leaf area and dry matter content, whose abundance is changing. They constitute important indicators of the strategies followed by plants to make the best use of the mineral resources, and they give valuable clues for the setting-up of indicators of management.

An experimental approach was used, tested in two sub-alpine pastures, contrasting by their climatic, historical and agronomical characteristics, to examine : 1) whether an extensified utilization led to a lower diversity and 2) whether the changes were linked to a shift between, on the one hand functional structures reflecting a rapid uptake and recycling of reserves, and, on the other hand functional structures dominated by strategies of nutrient conservation. Extensification and the corresponding decline in fertility led, as suspected, to a lower diversity of species in Le Lautaret, whereas on the other site (Les Saisies), and in accordance with observations made on a number of other pasture sites in the northern Alps, the diversity remained constant, whatever the level of management.

On the other hand, with regard to the functional responses of the pastures, the analyses showed concordant responses on the two sites. A lower mineral fertility brought about a shift from species with a rapid uptake and re-cycling of resources, with features such as leaves with a low dry matter content, a high specific area and a high protein content, towards species with a conservative management of resources, having the opposite features and a lower height. It is thus possible to identify functional plant traits for the diagnosis of the advancement of the effects of pasture extensification.