



La revue francophone sur les fourrages et les prairies

*The French Journal on Grasslands and Forages*

Cet article de la revue **Fourrages**,  
est édité par l'Association Française pour la Production Fourragère

Pour toute recherche dans la base de données  
et pour vous abonner :

**[www.afpf-asso.org](http://www.afpf-asso.org)**



AFPf – Maison Nationale des Eleveurs – 149 rue de Bercy – 75595 Paris Cedex 12  
Tel. : +33.(0)1.40.04.52.00 – Mail : [contact@afpf-asso.fr](mailto:contact@afpf-asso.fr)

**Association Française pour la Production Fourragère**

# Les « bouquets de services écosystémiques » rendus par les prairies permanentes de fauche

E. Tasset<sup>1,2</sup>, A. Morvan-Bertrand<sup>1,2</sup>, B. Amiaud<sup>3†</sup>, J.-B. Cliquet<sup>1,2</sup>, F. Louault<sup>4</sup>, K. Klumpp<sup>4</sup>, R. Vecrin<sup>5,6</sup>, P. Mischler<sup>7</sup>, S. Husse<sup>8</sup>, S. Lemauviel-Lavenant<sup>1,2</sup>

**Les prairies permanentes produisent un fourrage de qualité, accueillent une biodiversité floristique importante et sont des systèmes clés pour le stockage du carbone. Quelle est la part du contexte pédoclimatique, de la gestion ou du fonctionnement de la communauté végétale dans la réalisation des « bouquets de services écosystémiques » ?**

## RÉSUMÉ

Les 32 prairies analysées offrent des bouquets de services écosystémiques contrastés indépendamment de leur origine géographique (Normandie, Lorraine ou Auvergne). Si certaines prairies présentent des indicateurs de services élevés, il n'existe pas de synergie entre services, ce qui suggère des déterminismes divergents. L'approche par traits fonctionnels a mis en évidence un effet direct du fonctionnement de la communauté végétale sur la qualité fourragère tandis que les effets sur la diversité et sur les stocks de carbone du sol pourraient n'être apparents qu'à plus long terme. La diversité floristique est liée à la gestion agricole et probablement à l'historique des parcelles et à la structure du paysage. Les stocks de carbone sont, eux, liés à la teneur en argile des sols.

## SUMMARY

### **The bouquets of ecosystem services rendered by permanent hay meadows**

Permanent grasslands produce high-quality forage and host very diverse plant communities. They also play a key role in carbon storage. However, we still understand little about how pedoclimatic conditions and plant community management or functioning help generate ecosystem services. This study analysed 32 grasslands in Normandy, Lorraine, and Auvergne that offer different ecosystem services. Certain grasslands had high values for service indicators. However, no synergies among services were observed, which suggests that determinant factors were different. A functional traits approach showed that plant community functioning directly affected forage quality. Plant diversity was tied to agricultural management and is also likely related to grassland history and landscape structure. Carbon storage levels were related to the clay content of soils.

L'augmentation des besoins de fourrages liée à l'accroissement des besoins de production et des cheptels après la seconde guerre mondiale a entraîné en France un bouleversement des productions

fourragères (HUYGHE, 2007). Les surfaces herbagères permanentes ont ainsi diminué d'environ 30% entre 1950 et 2017 en France (Agreste, 1950 et 2018) au profit des prairies temporaires mais surtout des cultures

## AUTEURS

1 : UCN, UMR 950 Ecophysiologie Végétale & Agronomie, nutrition NCS, Université de Caen Esplanade de la Paix, F-14032 Caen cedex ; servane.lavenant@unicaen.fr

2 : INRA, UMR 950 EVA, F-14000 Caen

3 : Université de Lorraine-INRA, UMR Agronomie et Environnement, F-54500 Vandoeuvre-lès-Nancy

4 : UCA, INRA, VetAgro Sup, UMR Ecosystème Prairial, F-63000 Clermont-Ferrand

5 : PNR Normandie-Maine, F-61320 Carrouges

6 : Chambre d'agriculture de l'Orne, F-61500 Sées

7 : Institut de l'élevage, F-80000 Amiens

8 : PNR de Lorraine, F-54700 Pont-à-Mousson

**MOTS CLÉS** : Agroécologie, biodiversité, composition fonctionnelle, diversité régionale, facteur édaphique, fertilisation, foin, fourrage, gestion des prairies, prairie permanente, richesse spécifique, stockage du carbone, valeur alimentaire, végétation.

**KEY-WORDS** : Agroécologie, biodiversité, carbon storage, edaphic factor, feeding value, fertilisation, forage, functional composition, grassland management, hay, permanent pasture, regional diversity, species richness, vegetation.

**RÉFÉRENCE DE L'ARTICLE** : Tasset E., Morvan-Bertrand A., Amiaud B., Cliquet J.B., Louault F., Klumpp K., Vecrin R., Mischler P., Husse S., Lemauviel-Lavenant S. (2019) : «Les « bouquets de services écosystémiques » rendus par les prairies permanentes de fauche», *Fourrages*, 237, 83-94.

fourragères et particulièrement du maïs. Les prairies permanentes sont encore aujourd'hui souvent retournées ou menacées de l'être. La biodiversité des prairies peut aussi être affectée par une intensification de la gestion, souvent lorsqu'elles sont localisées à proximité des sièges d'exploitation, ou par une gestion plus aléatoire ou un abandon menant à un enfrichement, pour les prairies présentant le plus de contraintes pour leur exploitation.

Les prairies permanentes sont décrites comme multifonctionnelles (HUYGHE, 2008 et 2009 ; AMIAUD et CARRÈRE, 2012). Sous un angle anthropocentré, elles offrent de nombreux services écosystémiques définis comme les avantages que les hommes tirent des écosystèmes (MEA, 2005). Les prairies offrent des **services d'approvisionnement** (MEA, 2005), considérés comme des « biens produits par les écosystèmes » selon l'EFESE (PUYDARRIEUX et al., 2017). Elles sont gérées pour la production de fourrage et ont, à ce titre, des enjeux de productivité et de qualité fourragère en termes de valeur alimentaire (BAUMONT et al., 2009), de santé animale (FARRUGGIA et al., 2008 ; HÅRING et al., 2008 ; SÉGUIN et al., 2010 ; POUTARAU et al., 2017) et de qualité des produits issus de l'élevage pour la santé humaine (DURU et al., 2017). Ce sont aussi des systèmes ouverts qui accueillent une forte richesse floristique (WILSON et al., 2012) et une forte diversité de l'entomofaune (HABEL et al., 2013) qui peuvent être considérés comme des **services de support** selon le MEA (2005) ou des « fonctions écologiques » selon l'EFESE (PUYDARRIEUX et al., 2017). Cette diversité de l'entomofaune intervient dans la pollinisation et le contrôle biologique des ravageurs favorables à la production agricole des systèmes adjacents (ERNOULT et al., 2013 ; CARRIÉ et al., 2018), ce qui représente des **services de régulation** (MEA, 2005) ou « services écosystémiques de régulation » (PUYDARRIEUX et al., 2017). Les changements globaux ont mis en relief l'importance des écosystèmes semi-naturels comme les prairies permanentes dans la mitigation des dysfonctionnements d'origine anthropique. Les prairies interviennent dans la régulation des crues, de la qualité de l'eau et la protection des sols. Elles sont, avec les forêts et les tourbières, des écosystèmes clés dans la séquestration et le stockage de carbone (C) (LAL, 2004 ; PETRI et al., 2010 ; FORNARA et al., 2011 ; POWLSON et al., 2011). Enfin, elles offrent des **services culturels** (MEA, 2005) ou « services écosystémiques culturels » et « patrimoine naturel » (PUYDARRIEUX et al., 2017) (par ex. écotourisme, chasse, beauté scénique).

Sous nos latitudes, en conditions climatiques tempérées, les prairies sont des stades intermédiaires de successions végétales qui, en l'absence de grands herbivores sauvages en France, n'existent que par l'application de défoliations récurrentes et donc des pratiques de gestion agricole mises en œuvre. Les agriculteurs gérant les prairies pour nourrir le bétail se trouvent ainsi acteurs de la délivrance de nombreux services écosystémiques qui profitent à l'ensemble de la société. La gestion des prairies a une influence à la fois sur le niveau de services rendus et sur les relations entre ces services (WU et al., 2017). La valeur fourragère, qui est modulée par des paramètres

pédoclimatiques et la composition floristique, est également fortement dépendante des pratiques de gestion agricole (BAUMONT et al., 2009 ; BRUINENBERG et al., 2002). Des coupes précoces, avant la montée en tiges des Poacées, anciennement nommées graminées (CARRÈRE et al., 2010), ou la fertilisation sélectionnant des espèces à croissance rapide et digestibilité élevée (BRUINENBERG et al., 2002) permettent d'accroître la valeur fourragère. L'intensification de la gestion des prairies, notamment à travers la fertilisation, permet ainsi d'atteindre les objectifs de production agricole. Néanmoins, **les services d'approvisionnement peuvent être antagonistes des services de support et de régulation** (NÖSBERGER et al., 1998 ; FOLEY et al., 2005). L'intensification de la gestion, comme l'application d'une fertilisation en azote inorganique par exemple, permet d'accroître la production primaire mais a un effet négatif sur la richesse spécifique des communautés végétales (GAUJOUR et al., 2012) et accroît le lessivage de l'azote (SOUSSANA et LEMAIRE, 2014). Les pratiques de gestion, à travers la fertilisation, les fréquences de coupe ou le chargement animal, impactent également la séquestration du C dans le sol ; celle-ci augmente lorsque l'intensification est modérée mais le bilan de C dans le système devient négatif pour les systèmes très intensifs (SOUSSANA et LEMAIRE, 2014).

**Le fonctionnement des communautés végétales**, impliquant des flux d'éléments majeurs C et azote (N) dans l'écosystème, apparaît comme **un élément intégrateur**. Il résulte des conditions édaphiques, de l'historique et de la gestion de l'écosystème et détermine les services écosystémiques rendus (LAMARQUE et al., 2011 ; LAVOREL, 2013). Pour mieux appréhender ces communautés végétales, **les traits foliaires peuvent être utilisés comme descripteurs du fonctionnement des plantes**. Le « *leaf economics spectrum* » mis en évidence par WRIGHT et al. (2004) s'est construit sur la base de traits foliaires. Il décrit un gradient allant d'espèces conservatives à des espèces exploitatives. Les espèces productives des milieux fertiles, qui adoptent une stratégie exploitative, optimisent la surface photosynthétique en produisant des limbes peu épais à fort SLA (*Specific Leaf Area*, surface foliaire spécifique) et riches en azote avec un LNC élevé (*Leaf Nitrogen Concentration*, concentration en azote des limbes) (WRIGHT et al., 2004) et des tissus riches en eau et donc avec un faible LDMC (*Leaf Dry Mass Content*, teneur en matière sèche des limbes ; HODGSON et al., 2011). Ces caractéristiques leur confèrent une forte vitesse de croissance mais elles possèdent, en contrepartie, des tissus moins résistants que les espèces conservatives qui ont les caractéristiques inverses (faibles SLA et LNC et forts LDMC). Ces traits peuvent être rapportés à la communauté végétale en pondérant les valeurs de traits des espèces par leur abondance relative dans la communauté (GARNIER et al. 2004). De la même manière que les traits des espèces, les traits fonctionnels pondérés à l'échelle de la communauté rendent compte de la réponse de la végétation aux facteurs du milieu et de leur effet sur le fonctionnement de l'écosystème (GARNIER et NAVAS, 2012). L'approche basée sur les traits fonctionnels paraît alors pertinente pour analyser certains services écosystémiques et leurs relations (LAVOREL, 2013).

Dans le cadre d'un projet national REACCTIF2 ADEME « P<sup>2</sup>C : La plante : pilote de la capture et du transfert de carbone vers le sol des prairies de plaine », un réseau de prairies permanentes de fauche a été constitué au niveau de trois territoires en Lorraine, Normandie et Auvergne. Les prairies ont fait l'objet d'une analyse du sol, de la flore, et des caractéristiques fonctionnelles (traits fonctionnels pondérés) des communautés végétales. Parallèlement, des indicateurs de services écosystémiques ont été mesurés pour rendre compte de services appartenant à trois des catégories définies par le MEA (2005) : i) la diversité floristique et fonctionnelle pour les services de support, ii) la digestibilité et la teneur en protéines du fourrage pour les services d'approvisionnement et iii) les teneurs en carbone organique de deux horizons du sol comme services de régulation. L'objectif de ce travail est d'**identifier la part du contexte pédo-climatique, de la gestion et du fonctionnement des communautés végétales dans les niveaux de services rendus**. Les bouquets de services rendus par les parcelles des différents territoires ont été comparés et les relations entre les indicateurs des services ont été analysées.

## 1. Matériel et méthodes

### ■ Description des sites d'étude

L'étude a été réalisée sur un ensemble de **32 prairies permanentes fauchées** réparties sur **3 sites** français présentant des conditions pédoclimatiques distinctes (figure 1, tableau 1). Le Parc Naturel Régional (PNR) de Lorraine est situé sur le Bassin parisien qui se caractérise par des surfaces sédimentaires représentées par des couches de calcaire séparées par de fines couches d'argile. Il est soumis à un climat semi-continentale et les parcelles suivies ont un sol de pH neutre à texture argileuse. Le PNR Normandie-Maine est soumis à un climat océanique. Il est positionné sur deux grandes unités géologiques, le Bassin parisien et le Massif armoricain. Les surfaces suivies dans le Bassin parisien ont des sols proches de ceux des parcelles suivies dans le PNR de Lorraine, avec un pH neutre et une texture argileuse. Au

niveau du Massif armoricain, édifié sur un socle de schiste et de grès, le sol des parcelles suivies est plus acide (pH de 6,03 en moyenne) et a une texture limoneuse. Les prairies du SOERE ACBB (Système d'Observation et d'Expérimentation pour la Recherche en Environnement, Agro-écosystèmes, Cycles Biogéochimiques et Biodiversité, Theix), en Auvergne, sont localisées dans le Massif central, sur une roche mère granitique. Le climat est semi-continentale et le sol, de pH acide (pH de 5,9), a une texture équilibrée.

La sélection des parcelles a été réalisée par une approche historique à partir d'une étude de cartes d'état-major, de photographies aériennes anciennes et des Statistiques Agricoles Annuelles, complétée par une enquête agricole réalisée en 2015. Les prairies sélectionnées sont âgées d'au moins quarante ans et sont gérées principalement par de la fauche depuis plus de six ans. Huit parcelles reçoivent une fertilisation minérale (65 à 240 unités d'azote par an), quatorze parcelles reçoivent une fertilisation organique (fumier ou lisier) tandis que les autres prairies ne sont pas fertilisées (tableau 2). Elles sont fauchées une à deux fois par an, plus rarement (pour quatre parcelles) 3 fois et neuf parcelles sont exploitées par pâturage des regains.

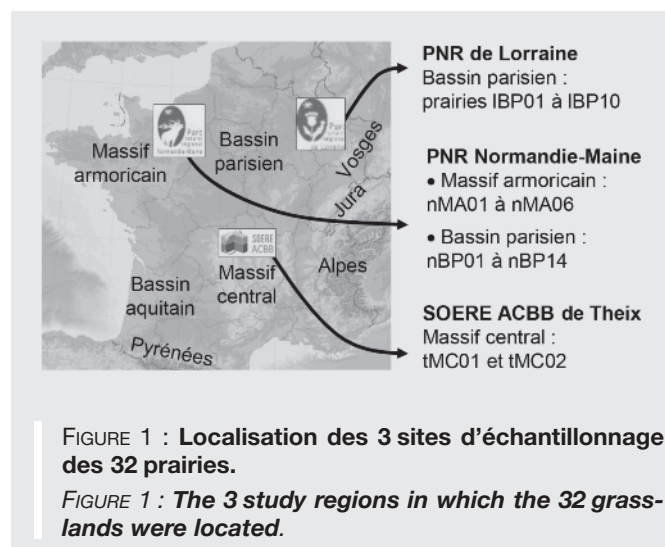


FIGURE 1 : Localisation des 3 sites d'échantillonnage des 32 prairies.

FIGURE 1 : The 3 study regions in which the 32 grasslands were located.

	PNR Normandie-Maine (moyennes 1981-2010)		PNR Lorraine (moyennes 1981-2010)	Station Theix (moyennes 1986-2010)
Station météo	Alençon		Nancy	Theix – St Genes
Climat	Océanique		Semi-continentale	Moyenne montagne
Température minimale (°C)	6,6		6,0	4,2
Température maximale (°C)	15,3		14,9	13,0
Précipitations (mm)	746,7		775,1	790,0
Durée d'ensoleillement (h)	1 689,5		1 664,9	1 913,0
	Massif armoricain	Bassin parisien		Massif central
pH H <sub>2</sub> O	6,03	6,79	6,80	5,90
CaO (g/Kg)	1,82	7,25	6,25	2,12
CEC (mEq/100g)	11,15	22,17	23,39	20,65
Argiles (%)	14,67	35,04	42,21	22,05
Limons (%)	63,02	28,46	42,00	28,75
Sables (%)	5,52	4,29	5,93	35,60
Texture du sol	Limoneuse	Argileuse	Argileuse	Equilibrée

TABLEAU 1 : Description du climat (données Météo-France) et de la pédologie (moyenne des parcelles étudiées) pour les 3 sites.

TABLE 1 : Description of the climatic (Météo-France data) and pedologic conditions (grassland means) in the 3 study regions.

Territoire	Socle géologique	Parcelle	Altitude (m)	Nb de coupes/an	Périodes de coupe	Pâturage des regains	Fertilisation minérale (uN/ha/an)	Fertilisation organique occasionnelle
Lorraine		IPB01	260	3	Juin, juillet et septembre			Fumier
		IPB02	260	1	Juin	oui		Fumier
		IPB03	260	2	Juillet et septembre			
		IPB04	230	1	Juin	oui		
		IPB05	230	2 ou 3	Juin, août (et septembre)			Fumier
		IPB06	230	1	Juin	oui		
		IPB07	250	2	Mai et août	oui	70	Lisier
		IPB08	250	1	Mai	oui	70	Lisier
		IPB09	250	2	Juin et septembre			
		IPB10	240	2	Juillet et septembre			
Normandie - Maine	Bassin parisien	nPB01	150	1	Juin	oui		Fumier
		nPB02	170	2	Juin et août			Fumier
		nPB03	170	1	Mai	oui		Fumier
		nPB04	150	2	Juin et septembre			Fumier
		nPB05	170	2	Juin et août			Fumier
		nPB06	170	2	Juin et août			Fumier
		nPB07	140	1	Juillet	oui		
		nPB08	140	2	Juin et septembre			Fumier
	Normandie - Maine	nPB09	140	1 ou 2	Juillet (et août)			
		nPB10	150	2 ou 3	Mai, août (et septembre)	oui		Fumier / Lisier
		nPB11	145	2	Juin et août			Lisier
		nPB12	150	1	Juillet			Fumier
		nPB13	160	1	Juin			Fumier
		nPB14	130	1	Juin			
Massif armoricain	nMA01	410	1 ou 2	Juin (et août)				
	nMA02	180	2	Juin et septembre		65		
	nMA03	410	2	Mai et août		140-150	Fientes	
	nMA04	410	2	Mai et août		140-150	Fientes	
	nMA05	410	2	Mai et août		140-150	Fientes	
	nMA06	410	2	Mai et août		140-150	Fientes	
Auvergne	Massif central	tMC01	850	3	Juin, juillet et octobre			
		tMC02	850	3	Juin, juillet et octobre		240	

TABLEAU 2 : Présentation des 32 prairies étudiées.

TABLE 2 : Description of the 32 grasslands studied.

## ■ Relevés de végétation et mesure des traits fonctionnels

Les prélèvements de végétation ont été effectués au cours du printemps 2016, de fin avril à mai, dates correspondant en moyenne à 548 degrés.jours (°.j calculés à partir du 1<sup>er</sup> février en utilisant 0°C comme température de référence) pour le PNR Normandie-Maine, 545°.j pour le PNR de Lorraine et 552°.j pour la station de Theix. Ces prélèvements ont été réalisés avant la première fauche par les agriculteurs afin de mesurer une qualité fourragère la plus proche de celle du fourrage réellement produit dans chaque région. Les prélèvements de sol ont été réalisés début mai. Dans chaque parcelle, une zone d'échantillonnage carrée de 20 m de diagonale a été mise en place (figure 2). Des relevés de végétation, estimant le pourcentage de recouvrement de chaque espèce, ont été réalisés dans 5 quadrats de 1 m<sup>2</sup>. La diversité floristique a été évaluée par l'indice de Shannon et Weaver.

Les espèces dont le recouvrement relatif cumulé permettait d'atteindre 80% du recouvrement total ont été sélectionnées pour l'analyse des traits fonctionnels foliaires (2 à 8 «espèces dominantes» selon les prairies).

Pour chacune de ces espèces, le dernier limbe mature de 5 individus a été récolté et 3 traits foliaires ont été mesurés selon le protocole de CORNELISSEN *et al.* (2003) : la **surface spécifique foliaire** (SLA, en cm<sup>2</sup>/g de matière sèche), la **teneur en matière sèche des feuilles** (LDMC, en mg/g de matière fraîche) et la **teneur en azote** (LNC, en mg/g de matière sèche). Ces traits ont été calculés à l'échelle de la communauté en pondérant les valeurs des traits par la proportion des espèces (traits fonctionnels foliaires pondérés ou CWMtraits, *Community Weighted Mean traits*) (GARNIER *et al.*, 2004).

Un **indice de diversité fonctionnelle** (FDQ), l'entropie quadatique de Rao, a été calculé sur la base des 3 traits fonctionnels (SLA, LDMC et LNC) en utilisant la macro Excel développée par LEPS *et al.* (2006). Cet indice permet d'analyser la divergence fonctionnelle entre les espèces d'une communauté végétale et traduit la diversité des stratégies d'exploitation des ressources du milieu par les plantes. Il est fait l'hypothèse qu'une forte diversité fonctionnelle peut conférer à la communauté végétale une meilleure exploitation des ressources dans l'espace et le temps grâce à une complémentarité des espèces.

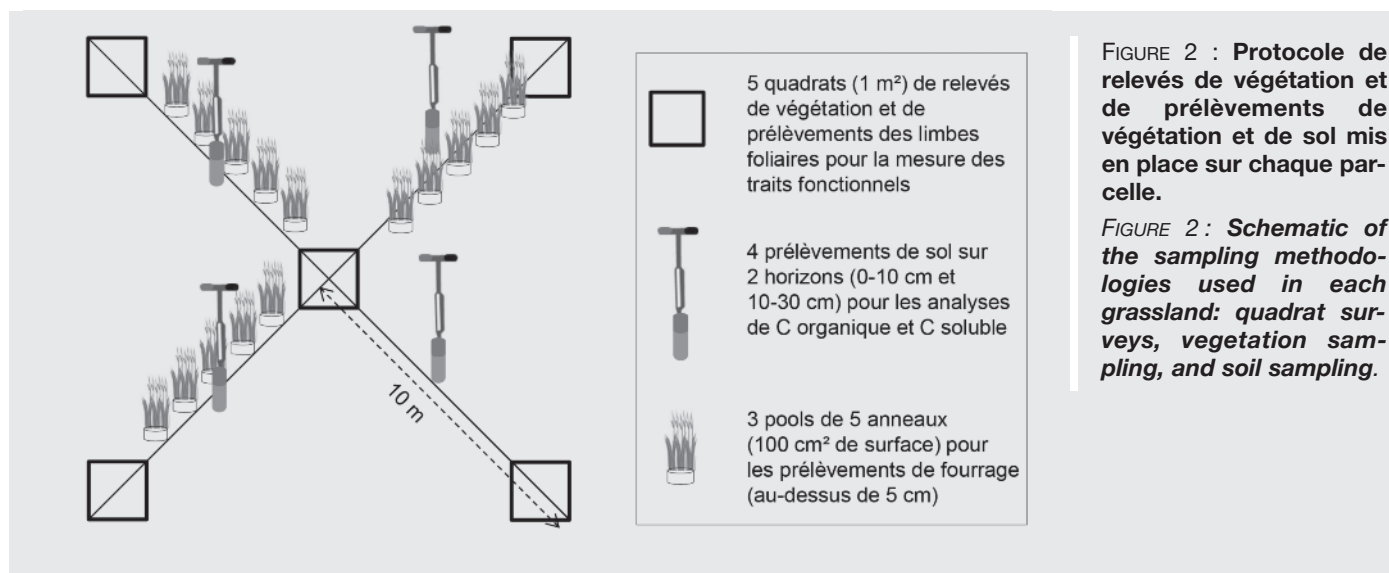


FIGURE 2 : **Protocole de relevés de végétation et de prélèvements de végétation et de sol mis en place sur chaque parcelle.**

FIGURE 2 : **Schematic of the sampling methodologies used in each grassland: quadrat surveys, vegetation sampling, and soil sampling.**

## ■ Analyse de la qualité fourragère

La végétation au-dessus de 5 cm du sol a été récoltée à l'aide d'anneaux de 100 cm<sup>2</sup>, lors de la première fauche de printemps. Trois répétitions correspondant chacune à un pool de 5 anneaux ont été collectées sur les diagonales de la zone d'échantillonnage (figure 2). Les échantillons ont été séchés à 30°C jusqu'à masse constante dans une étuve ventilée puis analysés par un laboratoire indépendant (Laboratoire Agronomique de Normandie, LANO). L'analyse physico-chimique comprenait la détermination de composantes de la valeur nutritive des fourrages et notamment les teneurs en matières azotées totales (MAT, en g/kg de la matière sèche, MS) et la digestibilité à la pepsine cellulase (DCS, en % de la MS).

## ■ Analyse du carbone organique et du carbone soluble du sol

Dans chaque zone d'échantillonnage, 4 prélèvements de sol ont été effectués au centre des 4 demi-diagonales de la zone d'échantillonnage (figure 2) à l'aide d'un carottier. Les prélèvements ont été réalisés à **deux strates** : 0-10 cm et 10-20 cm, et ont été conservés à 4°C jusqu'à leur tri et leur analyse.

Le sol fin (tamisé <2 mm) a été placé dans un four à moufle à 400°C pendant 16 heures (adaptation du protocole de BALL, 1964) pour obtenir la fraction minérale. Les teneurs en carbone de la fraction fine du sol ont été mesurées pour le sol avant (carbone total, C<sub>tot</sub>) et après passage au four à moufle (carbone minéral, C<sub>min</sub>) à l'aide d'un spectromètre de masse IsoPrime (Elementar, Lyon, France) couplé à un analyseur élémentaire (EA 3000, Euro Vector, Milan, Italie). Les **teneurs en carbone organique** du sol (SOC, *Soil Organic Carbon*) ont été calculées à partir de la différence entre les teneurs en C<sub>tot</sub> et C<sub>min</sub>.

Les **teneurs en carbone labile** du sol (HWC, *Hot Water extractable Carbon*) ont été déterminées par la

méthode de GHANI *et al.* (2003) qui correspond à une extraction de C soluble du sol frais à l'eau chaude (80°C). Cette teneur est exprimée en pourcentage du C organique total.

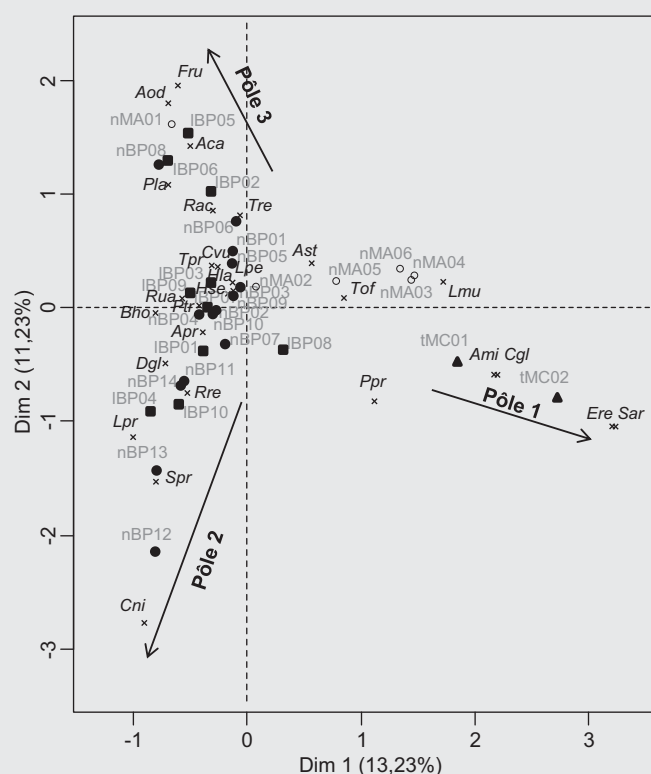
## ■ Analyses statistiques

Les analyses statistiques ont été réalisées avec le logiciel «R» (R Development Core Team, version 3.4.4, 2016) en utilisant notamment le paquetage «FactoMineR» pour les analyses multivariées, Analyse Factorielle des Correspondances (AFC) et Analyse en Composantes Principales (ACP).

## 2. Résultats

### ■ Composition floristique des prairies

La composition floristique des prairies permanentes a été analysée par une AFC prenant en compte la présence/absence des espèces dominantes. La représentation des espèces dans le plan correspondant aux deux premiers axes met en évidence **un pool d'espèces communes** à l'ensemble des parcelles telles que *Alopecurus pratensis* (*Apr*), *Lolium perenne* (*Lpe*), *Holcus lanatus* (*Hla*), *Poa trivialis* (*Ptr*) et *Trifolium pratense* (*Tpr*) (figure 3). L'AFC ne permet pas de distinguer des groupes de parcelles mais met en évidence des gradients allant des prairies les plus communes, au centre des deux axes, vers 3 pôles de prairies. Un premier pôle correspond à l'éloignement le long de l'axe 1 des parcelles de Theix et de 4 des 6 parcelles du PNR Normandie-Maine positionnées sur le Massif armoricain. La parcelle fertilisée de Theix (tMC02) se singularise par une forte proportion de deux Poacées productives *Schedonorus arundinaceus* (*Sar*) et *Elytrigia repens* (*Ere*), tandis que la parcelle non fertilisée (tMC01) accueille des dicotylédones comme *Achillea millefolium* (*Ami*) et *Cerastium glomeratum* (*Cgl*). Quatre parcelles normandes du Massif armoricain, exploitées plus intensivement (tableau 1), se distinguent



Aod espèce  
nMA01 prairie

- PNR de Lorraine, Bassin parisien : IBP01 à IBO10
- PNR Normandie-Maine, Massif armoricain : nMA01 à nMA06
- PNR Normandie-Maine, Bassin parisien : nBP01 à nBP14
- ▲ SOERE ACBB de Theix, Massif central: tMC01 et tMC02

Espèces dont le recouvrement moyen atteint au moins 10% pour l'une des prairies :

Aca	<i>Agrostis capillaris</i>	Lmu	<i>Lolium multiflorum</i>
Ami	<i>Achillea millefolium</i>	Lpe	<i>Lolium perenne</i>
Aod	<i>Anthoxanthum odoratum</i>	Lpr	<i>Lathyrus pratensis</i>
Apr	<i>Alopecurus pratensis</i>	Pla	<i>Plantago lanceolata</i>
Ast	<i>Agrostis stolonifera</i>	Ppr	<i>Phleum pratense</i>
Bho	<i>Bromus hordeaceus</i>	Rac	<i>Ranunculus acris</i>
Cgl	<i>Cerastium glomeratum</i>	Rre	<i>Ranunculus repens</i>
Cni	<i>Centaurea nigra</i>	Rua	<i>Rumex acetosa</i>
Cvu	<i>Carex vulpina</i>	Sar	<i>Schedonorus arundinaceus</i>
Dgl	<i>Dactylis glomerata</i>	Spr	<i>Schedonorus pratensis</i>
Ere	<i>Elytrigia repens</i>	Tof	<i>Taraxacum officinale</i>
Fru	<i>Festuca rubra</i>	Tpr	<i>Trifolium pratense</i>
Hla	<i>Holcus lanatus</i>	Tre	<i>Trifolium repens</i>
Hse	<i>Hordeum secalinum</i>		

FIGURE 3 : Analyse Factorielle des Correspondances (AFC) de la composition floristique des 32 prairies. Représentation dans le plan 1-2 des espèces et des prairies.

FIGURE 3 : FCA of the plant community composition of the 32 grasslands (species and grasslands representation in the FCA 1-2 plane).

par leurs recouvrements en *Taraxacum officinale* (*Tof*) et *Lolium multiflorum* (*Lmu*), très probablement issu d'un sursemis. Le second pôle correspond à quelques espèces, *Centaurea nigra* (*Cni*) *Schedonorus pratensis* (*Spr*) ou *Lathyrus pratensis* (*Lpr*) qui permettent de discriminer quelques prairies de Normandie et de Lorraine en bas de l'axe 2. Le troisième pôle, en haut de l'axe 2 est étiré par *Festuca rubra* (*Fru*), *Anthoxanthum odoratum* (*Aod*) ou *Agrostis capillaris* (*Aca*) et correspond à un petit groupe de parcelles de Lorraine ou de Normandie (tableau 2).

La composition floristique, analysée au travers de cette AFC ne permet pas de distinguer les prairies basées sur le bassin parisien de Normandie de celles de Lorraine. Les prairies gérées par un pâturage de regain ne se distinguent pas non plus des autres par leur composition floristique.

## ■ Les services rendus par les prairies des différents territoires

Ces indicateurs de services écosystémiques des 32 parcelles ont été représentés en bouquets et ont été confrontés dans une ACP (figure 4). La représentation dans le plan 1-2 de l'ACP met en évidence l'**indépendance des indicateurs des 3 types de services à savoir de support, d'approvisionnement et de régulation** (figure 4b). Les deux indices de diversité, *H'* pour la diversité floristique et *FDQ* pour la diversité fonctionnelle sont

corrélés entre eux (tableau 3) et perpendiculaires aux teneurs en C organique des deux horizons de sol (SOC 0-10cm et SOC 10-30cm) elles-mêmes corrélées entre elles (tableau 3). Les indicateurs de qualité fourragère, MAT et DCS sont positivement corrélés (tableau 3). Si la digestibilité (DCS) est indépendante des indicateurs des autres services, la teneur en matières azotées (MAT) présente une faible corrélation avec la teneur en C organique de l'horizon de surface du sol (SOC 0-10cm, tableau 3). Tous les vecteurs des indices de services sont dirigés vers le haut (figure 4b) ce qui indique que les parcelles situées en haut du plan sont celles qui offrent les bouquets de services les plus élevés (figure 4a). Les parcelles du PNR de Lorraine, localisées sur le Bassin parisien (IBP), offrent globalement des bouquets de services importants et se situent en haut du plan (1-2) de l'ACP. Il existe au sein de ce territoire un antagonisme entre les indices de diversité et de stocks de C. La parcelle IBP08 est par exemple dotée de sols aux teneurs en C organique (SOC) élevées mais de moindres indices de diversité floristique (*H'*) et fonctionnelle (*FDQ*) alors que la parcelle IBP06 a le motif inverse. Les parcelles du PNR Normandie-Maine situées sur le Bassin Parisien présentent la plus large dispersion.

## ■ Les bouquets de services et leur déterminisme pédo-climatique

Les bouquets de services des parcelles ne sont pas discriminés par leur origine géographique et donc les

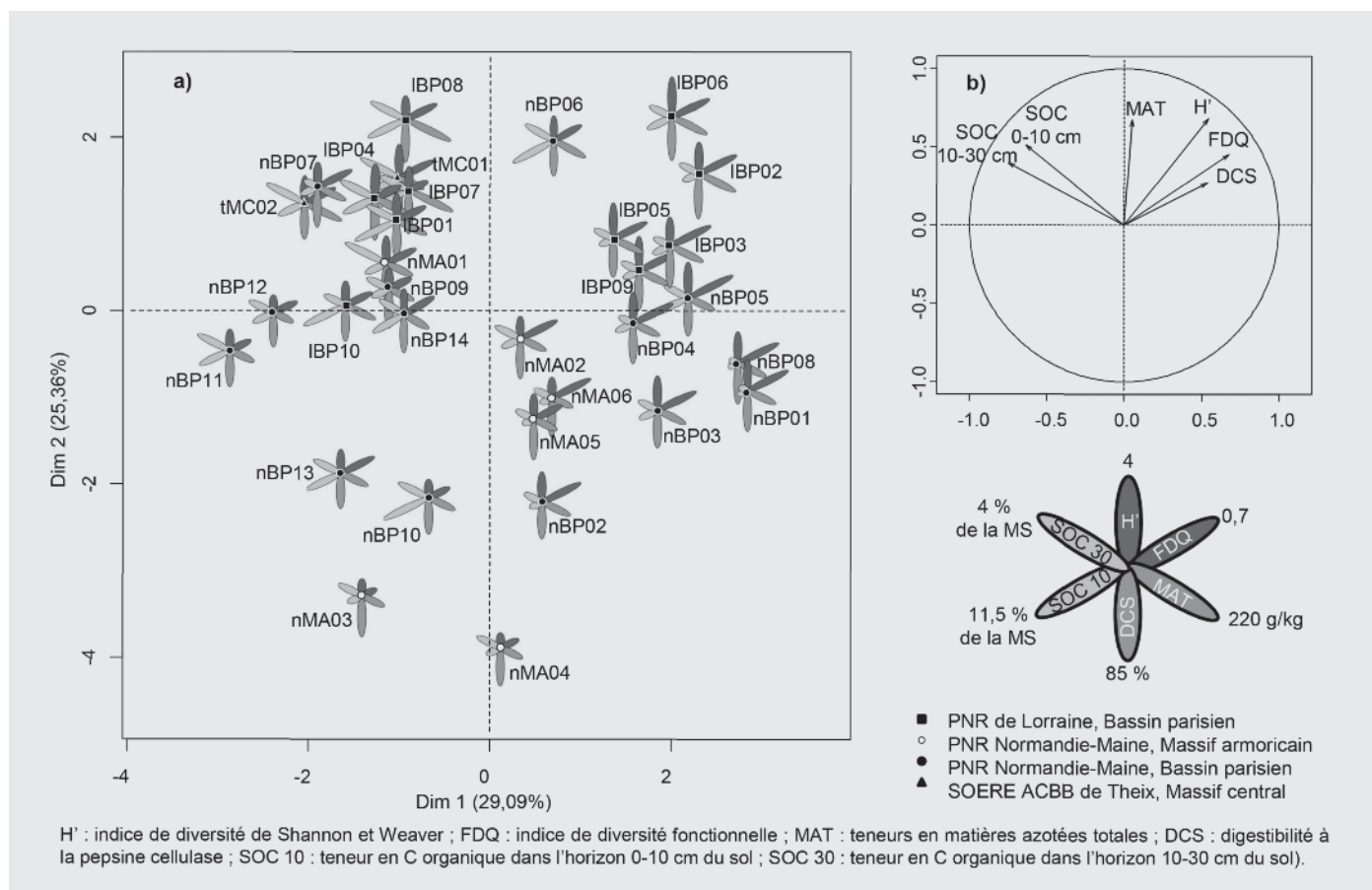


FIGURE 4 : Analyse en composante principale (ACP) réalisée sur les indices de services écosystémiques (b) des 32 parcelles (a) représentées par les bouquets de services qu'elles offrent.

FIGURE 4 : PCA of the ecosystem services indicators for (b) the 32 grasslands and (a) the bouquets of services offered by the grasslands.

climats qui s'y appliquent. Les parcelles de Theix se confondent par exemple avec les parcelles de Lorraine et certaines parcelles de Normandie (figure 4a). En revanche, la position sur les massifs géologiques semble être un facteur plus déterminant. Au sein du PNR Normandie-Maine, les parcelles basées sur le Massif armoricain (nMA) sont distinguées de celles qui sont basées sur le Bassin parisien (nBP) avec notamment des stocks plus faibles en C organique. La nature de la roche mère est déterminante sur la texture du sol et les sols prélevés en Massif armoricain

sont dotés de teneurs faibles en argile en comparaison des autres sols (tableau 1). Il apparaît que **la teneur en C organique de l'horizon supérieur du sol (SOC 0-10cm) est très étroitement liée à cette teneur en argile** (figure 5). Nous avons mesuré la teneur en C labile (HWC) qui correspond au C labile comme indicateur de dynamique du C organique. Cette proportion en C labile est inversement corrélée à la teneur en C organique dans le haut du sol (0-10 cm :  $r = -0,48$ ,  $p < 0,01$ ) et aussi en profondeur (10-30 cm :  $r = -0,39$ ,  $p < 0,05$ ).

	Traits fonctionnels pondérés			Services de support		Services d'approvisionnement		Services de régulation	
	cwmSLA	cwmLNC	cwmLDMC	H'	FDQ	DCS	MAT	SOC 0-10 (%)	SOC 10-30 (%)
cwmSLA	1								
cwmLNC	<b>0,50<sup>(1)</sup></b>	1							
cwmLDMC	<b>-0,59</b>	<b>-0,40</b>	1						
H'	0,05	-0,02	-0,23	1					
FDQ	-0,15	-0,10	-0,26	<b>0,69</b>	1				
DCS	<b>0,47</b>	0,09	<b>-0,45</b>	0,32	0,28	1			
MAT	<b>0,52</b>	<b>0,71</b>	-0,32	0,31	0,10	<b>0,43</b>	1		
SOC 0-10 (%)	-0,13	0,26	0,24	-0,08	-0,18	-0,27	<b>0,36</b>	1	
SOC 10-30 (%)	-0,05	0,17	-0,04	-0,10	-0,30	-0,23	0,19	<b>0,53</b>	1

1 : Les valeurs en gras sont significatives à  $p < 0,05$

TABLEAU 3 : Matrice de corrélation entre les traits fonctionnels pondérés (CWM) et les indicateurs de services écosystémiques.

TABLE 3 : Correlation matrix showing the correlations between the weighted functional traits (CWM) and the indicators of ecosystem services.



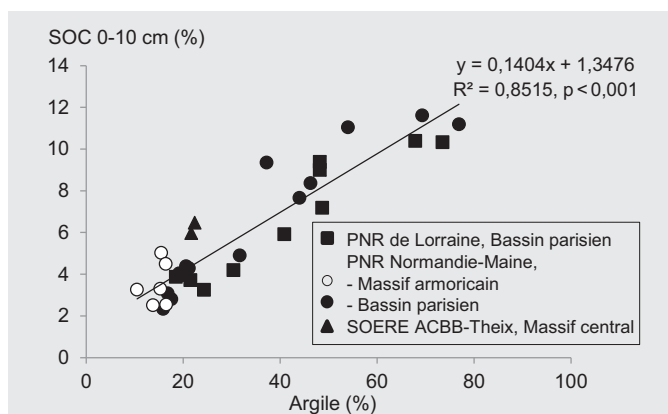
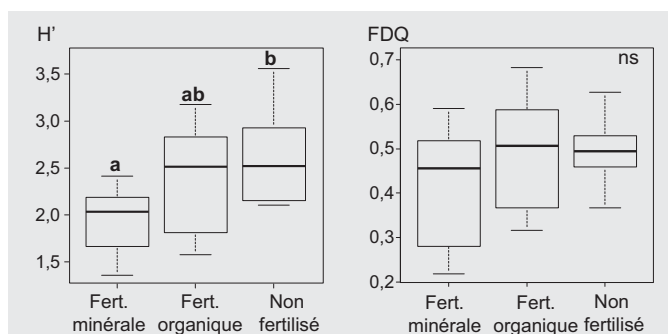


FIGURE 5 : Mise en relation de la teneur en C organique de l'horizon supérieur du sol (SOC 0-10cm) et de la teneur en argile du sol.

FIGURE 5 : Relationship between organic C content in the upper soil horizon (SOC 0-10cm) and soil clay content.

## ■ Les bouquets de services et la gestion des prairies

Les bouquets de services n'apparaissent pas clairement liés à la gestion ; les parcelles ne sont réunies ni en fonction de la fréquence de fauche, ni de la fertilisation minérale ou organique, ni en fonction de l'utilisation des regains par pâturage (figure 4a, tableau 2). Néanmoins, **la diversité spécifique H'**, l'un des indicateurs de diversité, est impactée par la gestion (test de Kruskal-Wallis :  $H=6,55$ ,  $p<0,05$ ). H' présente de plus faibles valeurs pour les prairies qui reçoivent une fertilisation minérale que pour les prairies non fertilisées (figure 6). Cet effet n'est pas significatif en ce qui concerne la diversité fonctionnelle (FDQ). L'analyse de la flore (figure 3), qui résulte d'une gestion passée et présente, a révélé 3 pôles de différenciation des parcelles. Les parcelles situées aux extrémités du pôle 1 ne présentent pas d'analogies en termes de bouquets de services. En revanche, les parcelles du pôle 2,



Les lettres correspondent aux tests de comparaison de médianes : 2 lettres ou groupes de lettres différentes indiquent une différence significative à  $p < 0,05$  (ns : non significatif)

FIGURE 6 : Présentation (boxplot) des indices de diversité spécifique (H') et fonctionnelle (FDQ) pour les prairies rassemblées en fonction de leur fertilisation.

FIGURE 6 : Values of grassland specific (H') and functional diversity (FDQ) indicators as a function of the fertilisation regime (boxplots).

discriminées par *Centaurea nigra* (Cni) *Schedonorus pratensis* (Spr) ou *Lathyrus pratensis* (Lpr), sont localisées à gauche de l'axe 1 de l'ACP (figure 4a) avec des indices de diversité floristique assez faibles. Les parcelles du pôle 3, discriminées par *Festuca rubra* (Fru), *Anthoxanthum odoratum* (Aod) ou *Agrostis capillaris* (Aca), mis à part nMA01, sont positionnées à droite de l'axe 1 avec de plus faibles SOC et des indices de diversité plus élevés.

## ■ Les bouquets de services et le fonctionnement des communautés végétales

Très peu de liens apparaissent entre les indicateurs de services écosystémiques de support, d'approvisionnement et de régulation étudiés. Les déterminismes de ces services semblent donc multiples. Nous avons cherché à les mettre en relation avec le fonctionnement des communautés végétales au travers d'une approche « traits fonctionnels ». Les deux composantes de la valeur fourragère mesurées dans cette étude sont liées aux traits fonctionnels des communautés végétales. La digestibilité (DCS) est plus importante pour les prairies caractérisées par des valeurs plus élevées de  $c_{wmm}$ SLA et des valeurs plus faibles de  $c_{wmm}$ LDMC (tableau 3) traduisant une végétation composée d'espèces à croissance rapide. Il en est de même pour la teneur en matière azotée mais, cette fois, les traits pertinents corrélés sont  $c_{wmm}$ LNC et  $c_{wmm}$ SLA (tableau 3). En revanche, les indicateurs de diversité comme de teneurs en C organique sont indépendants des traits fonctionnels mesurés (tableau 3).

## 3. Discussion

De nombreuses études portent sur les facteurs de variation des services écosystémiques mais se focalisent soit sur un service donné, soit sur un territoire homogène. Nous avons cherché dans ce travail à prendre en compte plusieurs catégories de services écosystémiques (support, approvisionnement et régulation) rendus par des prairies permanentes localisées dans différents sites français avec des conditions pédoclimatiques contrastées. Les 32 parcelles analysées ne peuvent prétendre représenter à elles seules les territoires pédoclimatiques étudiés, ni permettre d'extrapoler à l'ensemble des prairies de fauche mais offrent l'opportunité d'étudier une diversité de situations et donc de bouquets de services rendus.

## ■ Un gradient de prairies mésophiles

Les relevés de végétation ont mis en évidence un ensemble d'espèces communes à la majorité des parcelles. Ces espèces, principalement des Poacées telles que le vulpin des prés (*Alopecurus pratensis*), le ray-grass anglais (*Lolium perenne*), la houlique laineuse (*Holcus lanatus*), le pâturin commun (*Poa trivialis*) et des Fabacées telles que le trèfle des prés (*Trifolium pratense*), sont des espèces communes dans les prairies mésophiles. Certaines parcelles étaient pauvres en espèces et largement

dominées par des Poacées tandis que d'autres étaient plus diversifiées et accueillait une proportion importante de dicotylédones. Bien que les prairies étudiées soient situées dans des zones géographiques contrastées, la composition floristique ne permet pas de regrouper les prairies par territoire. Seul le recouvrement important d'achillée mille-feuilles (*Achillea millefolium*), espèce présente sur l'ensemble du territoire mais plus abondante en prairie de montagne (GRIME *et al.*, 1988), pourrait correspondre à une singularité géographique.

**Deux gradients de gestion** semblent faire varier la composition floristique des prairies échantillonnées. Le premier gradient, le long de l'axe 1 de l'AFC, serait **lié à la fertilisation** qui sélectionne des espèces plus productives comme la fétuque élevée (*Schedonorus arundinaceus*) ou le ray-grass italien (*Lolium multiflorum*). Le second gradient semble correspondre à **la fréquence de coupe** qui réduit la proportion des dicotylédones de milieux ouverts mais peu perturbés comme la centaurée noire (*Centaurea nigra*) (GRIME *et al.*, 1988) et favorise des Poacées de sols peu fertiles adaptées à la défoliation comme la fétuque rouge (*Festuca rubra*), la flouve odorante (*Anthoxanthum odoratum*) ou l'agrostide commune (*Agrostis capillaris*) (GRIME *et al.*, 1988).

### ■ Déterminisme de la valeur fourragère

L'année de prélèvements (2016) a été marquée par un climat printanier particulièrement pluvieux. Les précipitations du mois d'avril ont été supérieures aux précipitations moyennes (1996-2016) de 37 mm en Lorraine et de 13 mm en Normandie et à Theix. Pour le mois de mai, les précipitations ont été supérieures aux précipitations moyennes de 37 mm pour les 3 sites. Les dates des récoltes de fourrages pour les analyses de digestibilité et de teneur en matières azotées totales ont donc été adaptées aux dates de fauche prévues par les agriculteurs cette année-là. Les valeurs de digestibilité obtenues pour les prélèvements des différentes prairies se sont avérées élevées au regard des références (DCS de 57,6% (soit une DMO de 66%) et MAT de 109 g/kg pour une prairie permanente productive de Normandie au stade de première épiaison ; BAUMONT *et al.*, 2007). Ce résultat peut s'expliquer en partie par des prélèvements de végétation effectués juste avant la première coupe de printemps, alors que la végétation n'était encore qu'au stade végétatif. D'autre part, le fourrage récolté n'a pas été pressé et a été séché en étuve ce qui limite la diminution de la qualité du fourrage.

La qualité d'un fourrage peut être expliquée par une approche basée sur les traits fonctionnels, comme l'ont démontré plusieurs études menées à l'échelle de l'espèce (AL HAJ KHALED *et al.*, 2006 ; PONTES *et al.*, 2007) ou à l'échelle de la communauté végétale (ANSQUER *et al.*, 2009 ; GARDARIN *et al.*, 2014). Notre étude confirme la relation négative entre le  $c_{wmm}$ LDMC et la digestibilité (DCS). Elle met également en évidence une corrélation positive entre le  $c_{wmm}$ SLA et les deux indices de qualité fourragère que sont la digestibilité (DCS) et la teneur en matières azotées (MAT) et entre le  $c_{wmm}$ LNC et MAT. Ainsi,

**les communautés de prairies dominées par des espèces exploitatives à croissance rapide (forts  $c_{wmm}$ SLA et  $c_{wmm}$ LNC et faible  $c_{wmm}$ LDMC) présentent les meilleures qualités fourragères.**

### ■ Déterminisme des teneurs en C organique du sol

Les 32 prairies étudiées présentent une large gamme de teneurs en C organique dans l'horizon supérieur du sol (0-10 cm). Les teneurs en C organique ne sont pas en relation avec les traits pondérés des communautés utilisés ici pour décrire le fonctionnement de la communauté végétale mais sont étroitement liées aux teneurs en argile du sol. L'argile permet la stabilisation de la matière organique par la formation d'agrégats contenant des complexes argilo-humiques qui stabilisent cette matière organique et donc le C (DON *et al.*, 2009 ; MARTIN *et al.*, 2011). MEERSMANS *et al.* (2012), en modélisant les stocks de C des sols de France, ont en effet identifié, après l'utilisation du sol (forêts, cultures, prairies...), le climat et la texture du sol comme les principaux facteurs explicatifs des teneurs en C organique du sol. Plusieurs études ont établi des relations entre le stockage de C dans le sol et l'intensité de la gestion (KLUMPP *et al.*, 2009 ; SOUSSANA et LEMAIRE, 2014). Stocks et stockages de carbone sont deux notions différentes et représentent tous deux des services de régulation majeurs. Le C labile (HWC) correspond à la fraction du C organique la plus facilement décomposable (GHANI *et al.*, 2003 ; LEINWEBER *et al.*, 1995). Il provient de la minéralisation de la matière organique ou de la rhizodéposition et a été analysé comme proxy de la dynamique du C organique du sol. Pour l'ensemble des prairies considérées, les teneurs en C organique du sol sont inversement corrélées aux teneurs en C labile. Ce résultat semble indiquer que **les plus grands stocks de C organique des sols sont aussi les plus stables.**

### ■ Déterminisme des indices de diversité

L'impact négatif de l'intensification de la gestion sur la diversité des prairies a été clairement établi dans la littérature (GAUJOUR *et al.*, 2012). Dans cette étude, **les prairies qui reçoivent une fertilisation minérale se trouvent effectivement être les moins diversifiées.** L'intensité de la gestion est également connue pour son effet sur la structure fonctionnelle de la communauté végétale, une intensification de la gestion sélectionnant les espèces les plus compétitives (à forts SLA et LNC et à faible LDMC) (LAVOREL et GARNIER, 2002). **Aucun lien significatif entre traits fonctionnels pondérés à l'échelle de la communauté et indices de diversité** n'a été mis en évidence dans cette étude. La composition floristique et fonctionnelle d'une prairie est la résultante non seulement de la gestion actuelle mais aussi de l'histoire de sa genèse et des pratiques anciennes, qui ne peuvent être précisément connues par enquête. Par ailleurs, la richesse floristique d'une parcelle est indissociable de la configuration du paysage et peut être liée à la proportion de sites sources de semences et à

l'existence de corridors (DEÁK et al., 2018) actuels ou passés (LINDBORG et ERIKSSON, 2004).

## ■ Déterminisme des bouquets de services rendus par ces prairies permanentes

L'importance de chaque service tel que ceux étudiés ici (qualité du fourrage, diversité ou stocks de C) ne sera pas jugée de la même manière en fonction des interlocuteurs : agriculteurs, naturalistes ou politiques. Une approche par « bouquet de services » présente l'avantage de positionner les différents services sans les hiérarchiser (RYSCHAWY et al., 2015). L'étude multiservices sur 32 prairies n'a pas mis en évidence de relations, compromis ou synergies, entre les indicateurs de services écosystémiques étudiés mis à part une corrélation positive entre la teneur en C organique (SOC) (0-10 cm) et la teneur en matières azotées du fourrage (MAT). Notre étude inclut des territoires pédoclimatiques contrastés, et la texture du sol, induite par le contexte géologique, est un déterminant très important du stockage de C qui peut avoir masqué les effets de gestion ou de fonctionnement des communautés végétales et donc les relations entre le stock de C et les autres services. De même, **la qualité fourragère, en relation avec le fonctionnement de la prairie décrit par les traits fonctionnels, est indépendante des indices de diversité floristique et fonctionnelle.**

## Conclusion

Cette étude portant sur un échantillon de prairies permanentes mésophiles fauchées, dans des conditions pédoclimatiques contrastées, révèle la difficulté d'obtenir un bon équilibre dans la fourniture de chaque service. Aucune situation n'offre une synergie complète de tous les services, même si certaines prairies du Bassin parisien et la prairie non fertilisée de la station de Theix se caractérisent par des indices intéressants pour les trois services étudiés. A l'inverse, les prairies fertilisées sur sol peu argileux du Massif armoricain offrent les bouquets de services les plus réduits. A une échelle multisites, les bouquets de services et les relations entre services ne peuvent s'expliquer uniquement par le fonctionnement de la communauté végétale analysée à un moment donné. Ce fonctionnement a un impact sur tous les services mais dans des échelles de temps variables. Il impacte directement la qualité fourragère tandis qu'il agit plus lentement sur la diversité floristique et, en modifiant les flux de C, il impacte les stocks de C sur du plus long terme. Cette étude suggère une forte influence de l'historique des parcelles, notamment sur le sol, et de la structure du paysage sur la diversité. Cette étude n'a pris en compte que peu de services et d'autres éléments impliquant les cycles de nutriments, la qualité de l'eau ou de l'air ou encore des services récréatifs (beauté scénique, utilisation pour des activités récréatives, sportives...) peuvent également plaider en faveur du maintien des prairies permanentes.

Accepté pour publication,  
le 1<sup>er</sup> février 2019

**Remerciements :** Cette étude a été réalisée dans le cadre du projet P<sup>2</sup>C : la Plante, Pilote de la capture et du transfert de C vers le sol des prairies de plaine, financé par l'ADEME. Maxime Delavelle a réalisé l'enquête agricole au cours de son stage de master ; nous le remercions de son travail précieux. Nous remercions Morgane Hénard, chargée de mission au PNR Lorraine jusqu'en 2015, pour sa contribution à la sélection des parcelles. Nous remercions Solène Masson et Emmanuelle Travailé, les contractuelles financées par l'ADEME qui se sont succédées sur ce projet, pour leur travail très important à différentes étapes de l'étude. Nous sommes reconnaissants au Plateau d'Isotopie de Normandie PLATIN' pour les analyses élémentaires et au personnel technique de l'UMR EVA pour sa contribution au traitement des échantillons. Les données climatiques correspondant à la station INRA de Theix sont issues de la plateforme INRA CLIMATIK que nous remercions. Le SOERE ACBB est un service d'ANAEE France.

## RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- AL HAJ KHALED R., DURU M., DECRUYENAERE V., JOUANY C., CRUZ P. (2006) : «Using Leaf Traits to Rank Native Grasses According to Their Nutritive Value», *Rangel. Ecol. Manag.*, 59, 648-654.
- AMIAUD B., CARRÈRE P. (2012) : «La multifonctionnalité de la prairie pour la fourniture de services écosystémiques», *Fourrages*, 211, 229-238.
- ANSQUER P., DURU M., THEAU J.P., CRUZ P. (2009) : «Functional traits as indicators of fodder provision over a short time scale in species-rich grasslands», *Ann. Bot.*, 103, 117-126.
- BALL D.F. (1964) : «Loss-on-ignition as an estimate of organic matter and organic carbon in non-calcareous soils», *J. Soil Sci.*, 15, 84-92.
- BAUMONT R., DULPHY J.P., SAUVANT D., MESCHY F., AUFRÈRE J., PEYRAUD J.L. (2007) : *Alimentation des bovins, ovins et caprins. Besoins des animaux. Valeurs des Aliments*, Quæ, Versailles.
- BAUMONT R., AUFRÈRE J., MESCHY F. (2009) : «La valeur alimentaire des fourrages : rôle des pratiques de culture, de récolte et de conservation», *Fourrages*, 198, 153-173.
- BRUINENBERG M.H., VALK H., KOREVAAR H., STRUIJ P.C. (2002) : «Factors affecting digestibility of temperate forages from seminatural grasslands: A review», *Grass Forage Sci.*, 57, 292-301.
- CARRÈRE P., PONTES L. DA S., ANDUEZA D., LOUAULT F., ROSSEEL D., TAINI E., PONS B., TOILLON S., SOUSSANA J.F. (2010) «Evolution de la valeur nutritive de graminées prairiales au cours de leur cycle de développement», *Fourrages*, 201, 27-35.
- CARRIÉ R., LOPES M., OUIN A., ANDRIEU E. (2018) : «Bee diversity in crop fields is influenced by remotely-sensed nesting resources in surrounding permanent grasslands» *Ecol. Indic.*, 90, 606-614.
- 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) : «A handbook of protocols for standardised and easy measurement of plant functional traits worldwide», *Aust. J. Bot.*, 51, 335-380.
- DEÁK B., VALKÓ O., TÖRÖK P., KELEMEN A., BEDE A., CSATHÓ A.I., TÓTHMÉRÉSZ B. (2018) : «Landscape and habitat filters jointly drive richness and abundance of specialist plants in terrestrial habitat islands», *Landscape Ecol.*, 33, 1117-1132.
- DON A., SCHOLTEN T., SCHULZE E.D. (2009) : «Conversion of cropland into grassland: implications for soil organic-carbon stocks in two soils with different texture» *J. Plant. Nutr. Soil Sc.*, 172, 53-62.
- DURU M., BASTIEN D., FROIDMONT E., GRAULET B., GRUFFAT D. (2017) : «How products from grass-fed cattle contribute to nutrient intake and consumer health», *Fourrages*, 230, 131-140.
- ERNOULT A., VIALATTE A., BUTET A., MICHEL N., RANTIER Y., JAMBON O., BUREL F. (2013) : «Grassy strips in their landscape context, their role as new habitat for biodiversity» *Agric. Ecosyst. Environ.*, 166, 15-27.

- FARRUGGIA A., MARTIN B., BAUMONT R., PRACHE S., DOREAU M., HOSTE H., DURAND D. (2008) : «Quels intérêts de la diversité floristique des prairies permanentes pour les ruminants et les produits animaux ?», *INRA Productions Animales*, 2, 181-200.
- FOLEY J.A., DEFRIES R., ASNER G.P., BARFORD C., BONAN G., CARPENTER S.R., CHAPIN F.S., COE M.T., DAILY G.C., GIBBS H.K., HELKOWSKI J.H., HOLLOWAY T., HOWARD E.A., KUCHARIK C.J., MONFREDA C., PATZ J.A., PRENTICE I.C., RAMANKUTTY N., SNYDER P.K. (2005) : «Global consequences of land use», *Science*, 309, 570-574.
- FORNARA D.A., STEINBEISS S., MCNAMARA N.P., GLEIXNER G., OAKLEY S., POULTON P.R., MACDONALD A.J., BARDGETT R.D. (2011) : «Increases in soil organic carbon sequestration can reduce the global warming potential of long-term liming to permanent grassland», *Global Change Biol.*, 17, 1925-1934.
- GARDARIN A., GARNIER E., CARRÈRE P., CRUZ P., ANDUEZA D., BONIS A., COLACE M.P., DUMONT B., DURU M., FARRUGGIA A., GAUCHERAND S., GRIGULIS K., KERNÉIS E., LAVOREL S., LOUAULT F., LOUCOUGARAY G., MESLÉARD F., YAVERCOVSKI N., KAZAKOU E. (2014) : «Plant trait-digestibility relationships across management and climate gradients in permanent grasslands», *J. Appl. Ecol.*, 51, 1207-1217.
- GARNIER E., NAVAS M.L. (2012) : «A trait-based approach to comparative functional plant ecology: concepts, methods and applications for agroecology. A review», *Agron. Sustain. Dev.*, 32, 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 functional markers capture ecosystem properties during secondary succession», *Ecology*, 85, 2630-2637.
- GAUJOUR E., AMIAUD B., MIGNOLET C., PLANTUREUX S. (2012) : «Factors and processes affecting plant biodiversity in permanent grasslands. A review», *Agron. Sustain. Dev.*, 32, 133-160.
- GHANI A., DEXTER M., PERROTT K.W. (2003) : «Hot-water extractable carbon in soils: a sensitive measurement for determining impacts of fertilisation, grazing and cultivation», *Soil Biol. Biochem.*, 35, 1231-1243.
- GRIME J.P., HODGSON J.G., HUNT R. (1988) : *Comparative plant ecology – a functional approach to common British species*, Unwin Hyman Ltd, London, 653 p.
- HABEL J.C., DENGLER J., JANISOVA M., TÖRÖK P., WELLSTEIN C., WIEZIK M. (2013) : «European grassland ecosystems: threatened hotspots of biodiversity», *Biodivers. Conserv.*, 22, 2131-2138.
- HÄRING D.A., SCHARENBERG A., HECKENDORN F., DOHME F., LÜSCHER A., MAURER V., SUTER D., HERTZBERG H. (2008) : «Tanniferous forage plants: Agronomic performance, palatability and efficacy against parasitic nematodes in sheep», *Renew. Agr. Food Syst.*, 23, 19-29.
- HODGSON J.G., MONTSERRAT-MARTÍ G., CHARLES M., JONES G., WILSON P., SHIPLEY B., SHARAFI M., CERABOLINI B.E.L., CORNELISSEN J.H.C., BAND S.R., BOGARD A., CASTRO-DÍEZ P., GUERRERO-CAMPO J., PALMER C., PÉREZ-RONTOMÉ M.C., CARTER G., HYND A., ROMO-DÍEZ A., DE TORRES ESPUNY L., ROYO PLA F. (2011) : «Is leaf dry matter content a better predictor of soil fertility than specific leaf area?», *Ann. Bot.*, 108, 1337-1345.
- HUYGHE C. (2007) : «Place des prairies dans les territoires français : regard historique» *Fourrages*, 189, 3-18.
- HUYGHE C. (2008) : «La multifonctionnalité des prairies en France: I. Les fonctions de production» *Cahiers Agricultures*, 17, 427-435.
- HUYGHE C. (2009) : «La multifonctionnalité des prairies en France II. Conciliation des fonctions de production et de préservation de l'environnement» *Cahiers Agricultures*, 18, 7-16.
- KLUMPP K., FONTAINE S., ATTARD E., LE ROUX X., GLEIXNER G., SOUSSANA J.F. (2009) : «Grazing triggers soil carbon loss by altering plant roots and their control on soil microbial community» *J. Ecol.*, 97, 876-885.
- LAL R. (2004) : «Soil carbon sequestration impacts on global climate change and food security», *Science*, 304, 1623-1627.
- LAMARQUE P., QUÉTIÈRE F., LAVOREL S. (2011) : «The diversity of the ecosystem services concept and its implications for their assessment and management», *C. R. Biol.*, 334, 441-449.
- LAVOREL S. (2013) : «Plant functional effects on ecosystem services», *J. Ecol.*, 101, 4-8.
- LAVOREL S., GARNIER E. (2002) : «Predicting changes in community composition and ecosystem functioning from plant traits: revisiting the Holy Grail», *Funct. Ecol.*, 16, 545-556.
- LEINWEBER P., SCHULTEN H.R., KÖRSCHENS M. (1995) : «Hot water extracted organic matter: chemical composition and temporal variations in a long-term field experiment», *Biol. Fertil. Soils*, 20, 17-23.
- 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.
- LINDBORG R., ERIKSSON O. (2004) : «Historical landscape connectivity affects present plant species diversity», *Ecology*, 85, 1840-1845.
- MARTIN M.P., WATTENBACH M., SMITH P., MEERSMANS J., JOLIVET C., BOULONNE L., ARROUAYS D. (2011) : «Spatial distribution of soil organic carbon stocks in France», *Biogeosciences*, 8, 1053-1065.
- MEA (Millennium Ecosystem Assessment) (2005) : *Ecosystems and human well-being: A Framework for Assessment*, Island Press, Washington.
- MEERSMANS J., MARTIN M.P., LACARCE E., DE BAETS S., JOLIVET C., BOULONNE L., LEHMANN S., SABY N.P., BISPO A., ARROUAYS D. (2012) : «A high resolution map of French soil organic carbon», *Agron. Sustain. Dev.*, 32, 841-851.
- NÖSBERGER J., MESSERLI M., CARLEN C. (1998) : «Biodiversity in grassland» *Ann. Zootech.*, 47, 383-393.
- PETRI M., BATELLO C., VILLANI R., NACHTERGAELE F. (2010) : «Carbon status and carbon sequestration potential in the world's grasslands», *Grassland carbon sequestration: management, policy and economics*, M. Abberton, R. Conant, C. Batello (eds), FAO, Rome, 19-31.
- PONTES L.D.S., SOUSSANA J.F., LOUAULT F., ANDUEZA D., CARRÈRE P. (2007) : «Leaf traits affect the above-ground productivity and quality of pasture grasses», *Funct. Ecol.*, 21, 844-853.
- POUTARAUD A., MICHELOT-ANTALIK A., PLANTUREUX S. (2017) : «Grasslands: a source of secondary metabolites for livestock health», *J. Agr. Food Chem.*, 65, 6535-6553.
- POWLSON D.S., WHITMORE A.P., GOULDING K.W.T. (2011) : «Soil carbon sequestration to mitigate climate change: a critical re-examination to identify the true and the false», *Eur. J. Soil Sci.*, 62, 42-55.
- PUYDARRIEUX P., BEYOU W., BEAUFARON G., BRULEY E., DARSEZ O., DEVAUX J., DEGEORGES P., FLORINA C., KERVINIO Y., SAPIJANSKAS J. (2017) : *L'évaluation française des écosystèmes et des services écosystémiques (EFESE) - Cadre Conceptuel*, Théma, FRB.
- RYSCHAWY J., TICHIT M., BERTRAND S., ALLAIRE G., PLANTUREUX S., AZNAR O., PERROT C., GUINOT C., JOSIEN E., LASSEUR J., AUBERT C., TCHAKERIAN E., DISENHAUS C. (2015) : «How to assess the multiple services provided by livestock? A preliminary methodology applied on the French case-study», *INRA Productions Animales*, 28 (1), 23-37.
- SÉGUIN V., LEMAUVIEL-LAVENANT S., GARON D., BOUCHART V., GALLARD Y., BLANCHET B., DIQUÉLOU S., PERSONENI E., GAUDUCHON P., OURLY A. (2010) : «An evaluation of the hygienic quality in single-species hays and commercial forages used in equine nutrition», *Grass Forage Sci.*, 65, 304-317.
- SOUSSANA J.F., LEMAIRE G. (2014) : «Coupling carbon and nitrogen cycles for environmentally sustainable intensification of grasslands and croplivestock systems», *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 190, 9-17.

- WILSON J.B., PEET R.K., DENGLER J., PÄRTEL M. (2012) : «Plant species richness: the world records», *J. Veg. Sci.*, 23, 796-802.
- 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., HIKOSAKA K., LAMONT B.B., LEE T., LEE W., LUSK C., MIDGLEY J.J., NAVAS M.L., NIINEMETS U., OLEKSYN J., OSADA N., POORTER H., POOT P., PRIOR L., PYANKOV V.I., ROUMET C., THOMAS S.C., TJOELKER M.G., VENEKLAAS E.J., VILLAR R. (2004) : «The worldwide leaf economics spectrum», *Nature*, 428, 821-827.
- WU J., ZHAO Y., YU C., LUO L., PAN Y. (2017) : «Land management influences trade-offs and the total supply of ecosystem services in alpine grassland in Tibet, China», *J. Environ. Manage.*, 193, 70-8.