

# RÔLE FONCTIONNEL DE LA BIODIVERSITÉ DES PRAIRIES PERMANENTES FACE À LA CRISE CLIMATIQUE : ILLUSTRATIONS AVEC LE CAS DU MASSIF CENTRAL

## Résumé

Les prairies permanentes ont la faculté de fournir des services écosystémiques aux bénéficiaires de la production agricole et plus largement de la société. Ces services résultent d'interactions fortes entre la biodiversité animale et végétale et le fonctionnement des écosystèmes (e.g. les cycles biogéochimiques). Avec les changements climatiques et de pratiques agricoles en cours, ces liens entre biodiversité et fonctions sont susceptibles d'être modifiés, si bien que la capacité des prairies à fournir simultanément divers services (i.e. leur multifonctionnalité) pourrait être altérée.

Nous illustrons les liens complexes entre pratiques, climat et biodiversité et leurs effets sur la multifonctionnalité des prairies par la synthèse de plusieurs études conduites dans le Massif central. Nous montrons que la biodiversité est un déterminant majeur de la capacité des prairies à assurer de manière simultanée la production, la qualité fourragère, la stabilité, le stock de carbone, la valeur patrimoniale des prairies et la résistance aux sécheresses. Les pratiques agricoles influencent alors directement cette multifonctionnalité, mais aussi indirectement en modifiant la biodiversité des prairies. Nos résultats illustrent également comment les changements climatiques pourraient bouleverser ces relations. Plus précisément nous montrons que la hausse des températures pourrait rendre les pratiques de fertilisation actuelles fortement délétères pour la biodiversité et ainsi la fourniture simultanée de nombreux services écosystémiques. Ces travaux invitent à repenser nos dispositifs de recherche pour mieux anticiper la réponse des écosystèmes prairiaux aux changements globaux et adapter les pratiques agricoles en faveur de la conservation de leur biodiversité et ainsi de leur multifonctionnalité

## Summary

### The functional role of biodiversity in permanent grasslands in face of the climate crisis: illustrations from the Massif Central.

Permanent grasslands have the ability to simultaneously provide numerous ecosystem services for the benefit of agricultural production and, more broadly, society. This multifunctionality results from strong interactions between animal and plant biodiversity and biogeochemical cycles. These links are, however, modulated by local pedoclimatic conditions, the biogeographic/landscape context and management practices, thus determining a great variability in the structures and dynamics of permanent grasslands. Today these balances are threatened due to rapid changes in climatic conditions and modifications in agricultural activities. We illustrate the complex links between practices, climate and biodiversity and their effects on the multifunctionality of grasslands through the synthesis of several studies conducted in the Massif central. We show that biodiversity is a major determinant of the capacity of grasslands to simultaneously ensure production, forage quality, stability, carbon stock, heritage value of grasslands and resistance to drought. By modifying the biodiversity of grasslands, practices impact their functioning (biological functions) and indirectly the ecosystem services they provide. Our results further illustrate how climate change could disrupt these relationships. More specifically, we show that rising temperatures could lead to deleterious effects of actual fertilization practices on biodiversity and thus on the provision of ecosystem services. Our findings invite to rethink our research devices to better anticipate the response of grassland ecosystems to global changes and adapt agricultural practices in favour of the conservation of their biodiversity.

## Auteurs

J. Pottier<sup>1</sup>, N. Gross<sup>1</sup>, P-M. Le Hénaf<sup>2</sup>, L. Allart<sup>3</sup>, D. Luna<sup>1,4</sup>, N. Rondeau<sup>1</sup>, P. Carrère<sup>1</sup>

<sup>1</sup>UMR Ecosystème Prairial (UREP), INRAE, VetAgro Sup, Université, Clermont Auvergne, Clermont-Ferrand, France <sup>2</sup>Conservatoire botanique national du Massif central, Chavaniac-Lafayette, France <sup>3</sup>UMR Herbivores, INRAE, VetAgro Sup, Université, Clermont Auvergne, Clermont-Ferrand, France <sup>4</sup>Environmental Biology Division, Institute of Biological Sciences, University of the Philippines, Los Baños, Philippines

### Auteur correspondant:

Julien POTTIER

julien.pottier@inrae.fr

## Mots clés

Prairies, changements d'utilisation des terres, changements climatiques, biodiversité fonctionnelle, services écosystémiques, multifonctionnalité, pratiques agricoles.

## Key words

Grasslands, land-use changes, climate change, functional biodiversity, ecosystem services, multifunctionality, agricultural practices.

## Références de l'article

POTTIER J., GROSS N., LE HÉNAF P-M., ALLART L., LUNA D., RONDEAU N., CARRÈRE P., (2024). Rôle fonctionnel de la biodiversité des prairies permanentes face à la crise climatique : illustrations avec le cas du Massif central, *Fourrages* 258, 59-71.

## Introduction

Les sociétés humaines et les écosystèmes dont elles dépendent sont impactés par les changements globaux en cours. Comprendre et prédire le devenir de la biodiversité et de ses liens avec la multifonctionnalité des écosystèmes (i.e. leur capacité à fournir simultanément une multitude de fonctions et services ; (Manning *et al.*, 2018)) représente un défi scientifique et sociétal majeur de ce début de 21<sup>e</sup> siècle (IPBES, 2019; Millenium Ecosystem Assessment, 2005).

Les changements globaux sont multiples et complexes<sup>1</sup>. En effet, le déclin de la biodiversité, les changements climatiques et d'utilisation des terres interagissent pour modifier le fonctionnement des écosystèmes (García-Palacios *et al.*, 2018; Maestre *et al.*, 2022). La biodiversité joue ici un rôle central dans ces interactions. Tout d'abord elle répond rapidement aux changements physico-chimiques de l'environnement, des régimes de perturbations et de la structure des paysages, que ces modifications soient d'origine anthropique ou non. Ensuite, la biodiversité influence une multitude de fonctions écosystémiques, en lien avec les cycles biogéochimiques, qui soutiennent les services d'approvisionnement (e.g. la production de fourrage et sa qualité), de régulation (e.g. du climat via le stockage de carbone dans le sol) ou socio-culturels (e.g. la valeur esthétique) (Bengtsson *et al.*, 2019; Díaz *et al.*, 2018).

Anticiper les impacts des changements globaux, adopter des mesures de conservation, de restauration ou plus largement de gestion des espaces (semi-)naturels au bénéfice de la biodiversité et des services environnementaux nécessite de comprendre les déterminants des liens entre biodiversité et multifonctionnalité. Dans le cas des agroécosystèmes, tels que les prairies permanentes, ce travail pourrait faciliter la transition agroécologique.

Nous détaillons ici les enjeux que portent la biodiversité des prairies permanentes dans le cadre actuel du changement climatique. Tout d'abord nous dressons un état des lieux de la biodiversité des prairies permanentes gérées dans le cadre d'activités d'élevage, son origine et ses déterminants. Dans un second temps, nous mettons en évidence le rôle clé de la biodiversité dans le fonctionnement de l'écosystème prairial. Enfin, nous pointons la complexité des effets des changements globaux sur le fonctionnement des prairies à travers l'analyse des interactions entre changements climatiques et changements de pratiques de gestion (Figure 1). Nous illustrons notre argumentaire avec des études menées sur la diversité végétale de « la plus grande prairie d'Europe » : le Massif central, marqué par une grande diversité de situations pédoclimatiques et de pratiques agricoles. Les données sur lesquelles s'appuient ces travaux sont issues d'une série de projets recherche et développement (CASDAR-AOP prairies, ATOUS, AEOLE, (Galliot

*et al.*, 2020; Hulin *et al.*, 2012, 2019; Le Hénaff *et al.*, 2021)) pour lesquels ~150 parcelles de prairies ont été étudiées.

## La biodiversité des prairies permanentes

Les prairies font partie des écosystèmes les plus diversifiés et les plus menacés de la planète de par leur histoire et leur dépendance aux activités humaines (Newbold *et al.*, 2016; Petermann & Buzhdygan, 2021; Wilson *et al.*, 2012). Les prairies, dites « permanentes »<sup>2</sup>, sont apparues dans les régions tempérées d'Europe de l'Ouest suite aux dernières glaciations. Bien qu'au Pléistocène la mega-faune entretenait des milieux ouverts largement constitués par des plantes diverses (dicotylédones herbacées), les prairies ont ensuite évolué vers des couverts dominés par les graminoides (Bråthen *et al.*, 2021) sous l'effet des activités agropastorales, depuis le néolithique (Bardgett *et al.*, 2021; Gibson & Newman, 2019). Une grande variété de prairies s'est alors structurée sous l'effet de différents pédoclimats et différentes pratiques agricoles. Dans certains cas ces prairies peuvent atteindre des niveaux de diversité végétale élevés (Wilson *et al.*, 2012) avec une part encore importante de plantes diverses, reconnues pour promouvoir le bon fonctionnement écologique des prairies (qualité nutritionnelle de l'herbe, bouclage du cycle des nutriments, capacité de régénération du couvert, pollinisation, etc...) (Bråthen *et al.*, 2021). Dans d'autres contextes, l'intensification des pratiques, comme la conversion des prairies permanentes en prairies temporaires, l'avancement des dates de fauche, ou une fertilisation trop marquée ont des effets délétères sur l'ensemble de la biodiversité prairiale (Allan *et al.*, 2015; Le Provost *et al.*, 2020; Le Provost, Thiele, *et al.*, 2021).

Les prairies du Massif central représentent parfaitement cette variété de situations. On observe en effet une forte variabilité de la richesse en espèces entre les différents types de végétation (figure 2-a). Celle-ci peut atteindre dans certains pédoclimat et pour certaines modalités de gestion agricole des niveaux remarquables à l'échelle européenne (jusqu'à 60 espèces pour des relevés de végétation de 27 m<sup>2</sup> ; cf. Wilson *et al.*, 2012). Un des déterminants majeurs de cette variabilité est la température annuelle moyenne (Allart *et al.*, 2024). Cependant, son influence est modulée par les pratiques de fertilisation (Figure 2-b). Les plus forts niveaux de diversité spécifique sont observés dans les parcelles d'altitude soumises à des niveaux modérés à forts de fertilisation (> 60 kg N. ha<sup>-1</sup>.an<sup>-1</sup>). Toutefois, la richesse en espèces diminue fortement dans les parcelles fertilisées à mesure que la température augmente, alors qu'elle ne change pas dans les parcelles non ou peu fertilisées. En conséquence, les plus faibles niveaux de diversité sont observés

<sup>1</sup> L'expression « changements globaux » désigne l'ensemble des évolutions qui s'observent à l'échelle de la planète. Dans le contexte actuel, ce terme fait plus spécifiquement référence aux effets de l'activité humaine sur l'environnement et, de ce fait, les changements globaux désignent de nos jours des évolutions tant sociétales qu'environnementales (Longaretti, 2013).

<sup>2</sup> Les prairies permanentes recouvrent différentes définitions pour le monde agricole, l'administration ou les écologues/naturalistes (Le Hénaff *et al.*, 2016). Ces différences se manifestent à travers des critères d'âge, la présence ou non d'arbres ou arbustes et l'origine anthropique ou non des facteurs limitants la colonisation des ligneux. Nous considérons ici une assertion large de la prairie permanente incluant donc la définition de la PAC (prairie non retournée d'au moins 5 ans), les prairies à végétation spontanée âgées d'au moins 20-30 ans, les parcours et les estives. Ceci correspond à la définition de la STH selon le service de la statistique agricole et de prairie semi-naturelle selon (Petermann & Buzhdygan, 2021) qui se distingue de la prairie naturelle dont le maintien ne dépend pas des activités agricoles.

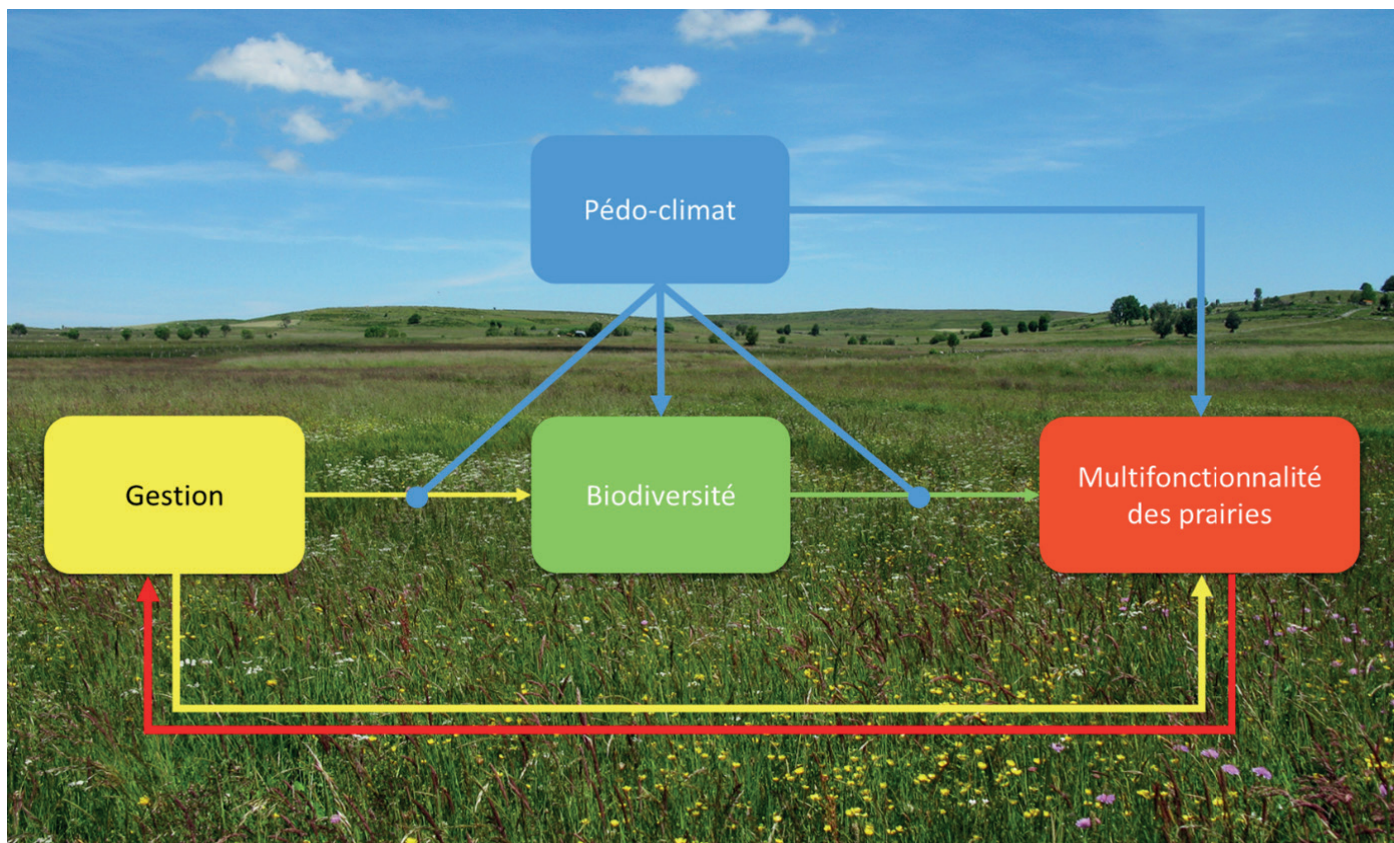


FIGURE 1 : La multifonctionnalité des prairies est sous l'influence d'interactions complexes, directes ou indirectes, entre le climat, les pratiques agricoles (la gestion) et la biodiversité. La biodiversité est ici caractérisée par la structure des communautés végétales en intégrant les composantes taxonomiques (e.g. la richesse spécifique) et/ou fonctionnelle (i.e. la distribution statistique des valeurs de traits fonctionnels végétaux). La multifonctionnalité d'une prairie se définit comme leur capacité à fournir simultanément de multiples services écosystémiques ((Manning et al., 2018)). Elle se quantifie comme la moyenne des valeurs centrées-réduites de chaque service (ex. calcul du score Z).

L'approche moyenne de la multifonctionnalité peut fournir des estimations biaisées si des compromis entre les services existent (Byrnes et al., 2014). Par exemple, un même niveau de multifonctionnalité peut être obtenu si tous les services considérés opèrent à des niveaux intermédiaires de performance ; ou si certains services ont des valeurs élevées tandis que d'autres ont des valeurs faibles. Une approche alternative consiste alors à évaluer le nombre de services qui excèdent un seuil de performance (approche par seuils). Après avoir standardisé les valeurs de chaque service (e.g. calcul du score Z), un seuil est défini, pour chaque service, comme un pourcentage de la valeur maximum observée dans les données. Pour optimiser la robustesse des résultats plusieurs valeurs seuil sont comparées (Byrnes et al., 2014). La multifonctionnalité d'une prairie est maximale quand l'ensemble des services évalués dépasse une valeur de seuil élevée.

FIGURE 1 : The multifunctionality of grasslands is influenced by complex direct and indirect interactions between climate, agricultural practices (management) and biodiversity. Biodiversity is characterized here by the structure of plant communities, integrating taxonomic (e.g. species richness) and/or functional (i.e. the statistical distribution of plant functional trait values) components. The multifunctionality of a grassland is defined as its ability to simultaneously provide multiple ecosystem services (Manning et al., 2018).

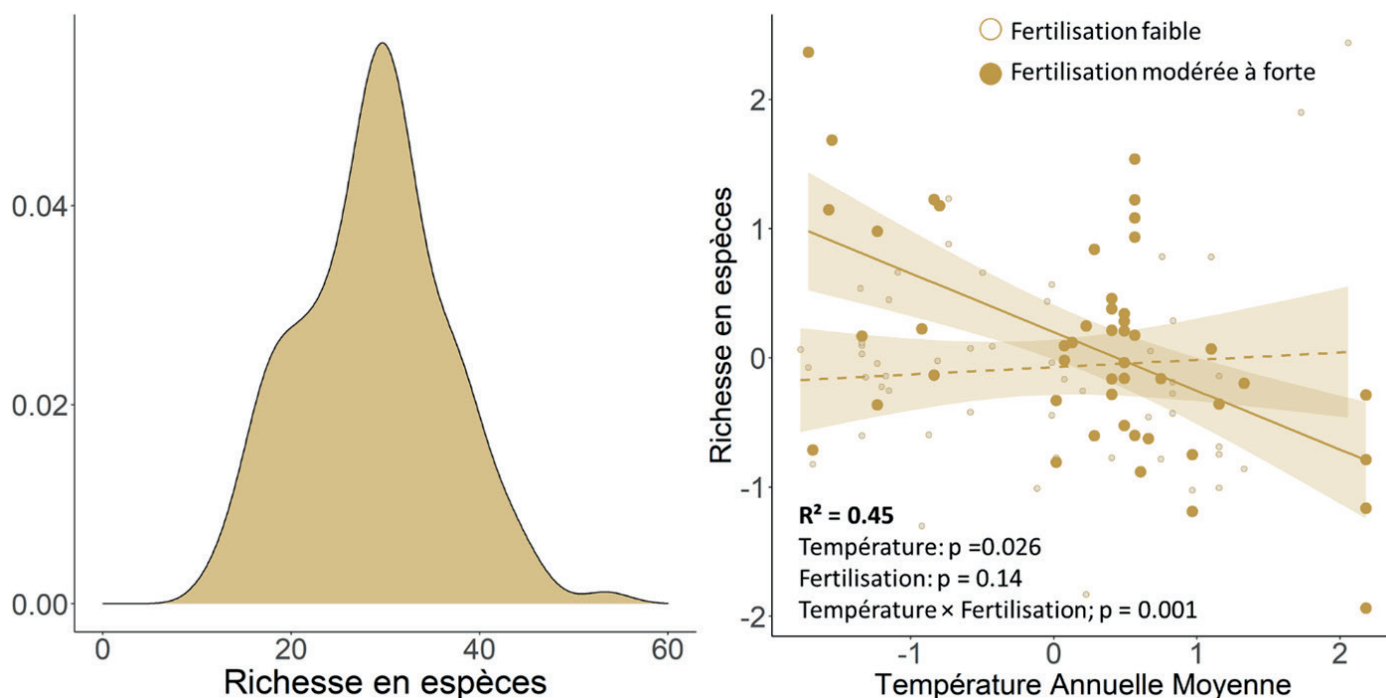


FIGURE 2 : (a) Distribution statistique de la richesse en espèces de plantes vasculaires (relevés de 27 m<sup>2</sup>) dans 143 parcelles de prairies permanentes distribuées dans le Massif central (moyenne = 28.9; minimum = 12, maximum = 54). (b) Les déterminants de cette richesse. Les axes du graphique correspondent aux variables standardisées (i.e. centrées-réduites) construites de sorte que leur moyenne soit de zéro et leur écart-type de 1 (analyses extraites d'Allart et al., 2024; voir publication pour les détails de l'analyse). Une fertilisation faible correspond à des apports organiques ou minéraux inférieurs à 60 kg N. ha<sup>-1</sup>.an<sup>-1</sup> (petits points clairs et droite de régression en pointillé) alors qu'une fertilisation modérée à forte indique des apports supérieurs à 60 kg N. ha<sup>-1</sup>.an<sup>-1</sup> (gros points pleins et droite régression en trait plein).

FIGURE 2 : (a) Statistical distribution of vascular plant species richness (27 m<sup>2</sup> relevés) in 143 plots of permanent grassland distributed across the Massif Central (mean = 28.9; minimum = 12, maximum = 54). (b) Determinants of this richness. The axes of the graph correspond to standardized variables (i.e. centered-reduced) so that their mean is zero and their standard deviation is 1 (analysis taken from Allart et al., 2024; see publication for details of analysis). Low fertilization corresponds to organic or mineral inputs of less than 60 kg N. ha<sup>-1</sup>.yr<sup>-1</sup> (small light dots and dotted regression line), while moderate to high fertilization indicates inputs of more than 60 kg N. ha<sup>-1</sup>.yr<sup>-1</sup> (large solid dots and solid regression line).

dans les parcelles du collinéen soumises à de forts intrants azotés (Allart et al., 2024).

La diversité végétale des prairies peut également s'apprécier à travers le prisme de la distribution des traits fonctionnels des plantes qui composent une parcelle. Les traits fonctionnels se définissent comme des caractéristiques morphologiques, physiologiques ou phénologiques mesurables à l'échelle d'un individu et qui affectent la croissance, la survie et/ou la fécondité des plantes (Violle et al., 2007). L'analyse de la distribution des valeurs de traits à l'échelle de la parcelle, notamment en considérant sa moyenne et sa variance, présente un double intérêt. Premièrement elle permet d'inférer (i.e. déduire des observations) plus précisément le rôle des facteurs physico-chimiques de l'environnement et des interactions biotiques (en particulier la compétition plantes-plantes) qui contraignent l'assemblage et la dynamique des communautés végétales (Götzenberger et al., 2012; Gross et al., 2021). Deuxièmement, elle permet de mieux comprendre les effets de la biodiversité sur le fonctionnement des prairies, notamment la production primaire, la qualité de l'herbe, le recyclage des nutriments, etc, en lien avec les

services écosystémiques et leur multifonctionnalité (Gross et al., 2017; Lavorel & Garnier, 2002).

La composition en espèces végétales d'une parcelle de prairie est contrainte par la structure de la flore régionale, aussi nommée pool d'espèces régional (Zobel, 1997). En cas de modification des conditions environnementale locale, la communauté végétale d'une parcelle de prairie change selon les caractéristiques fonctionnelles des espèces qui composent ce pool régional. Ainsi, plus la flore régionale est diversifiée sur le plan fonctionnel, plus les végétations au niveau local ont la capacité de s'adapter aux nouvelles conditions.

Pour ce qui concerne les plantes prairiales du Massif central (Figure 3), la distribution des valeurs de traits couvre quasiment tout le spectre observé au sein du règne végétal (Díaz et al., 2016) révélant ainsi la forte diversité fonctionnelle de ces milieux, gage de leur potentiel d'adaptation face aux changements environnementaux. Cependant, nous pouvons remarquer un décalage entre les distributions mondiale (incluant des forêts, des zones arides, boréales, etc) et du Massif central pour des traits en lien avec la capacité de croissance des plantes, leur stratégie d'acquisition des nutriments, leur qualité nutritive et leur

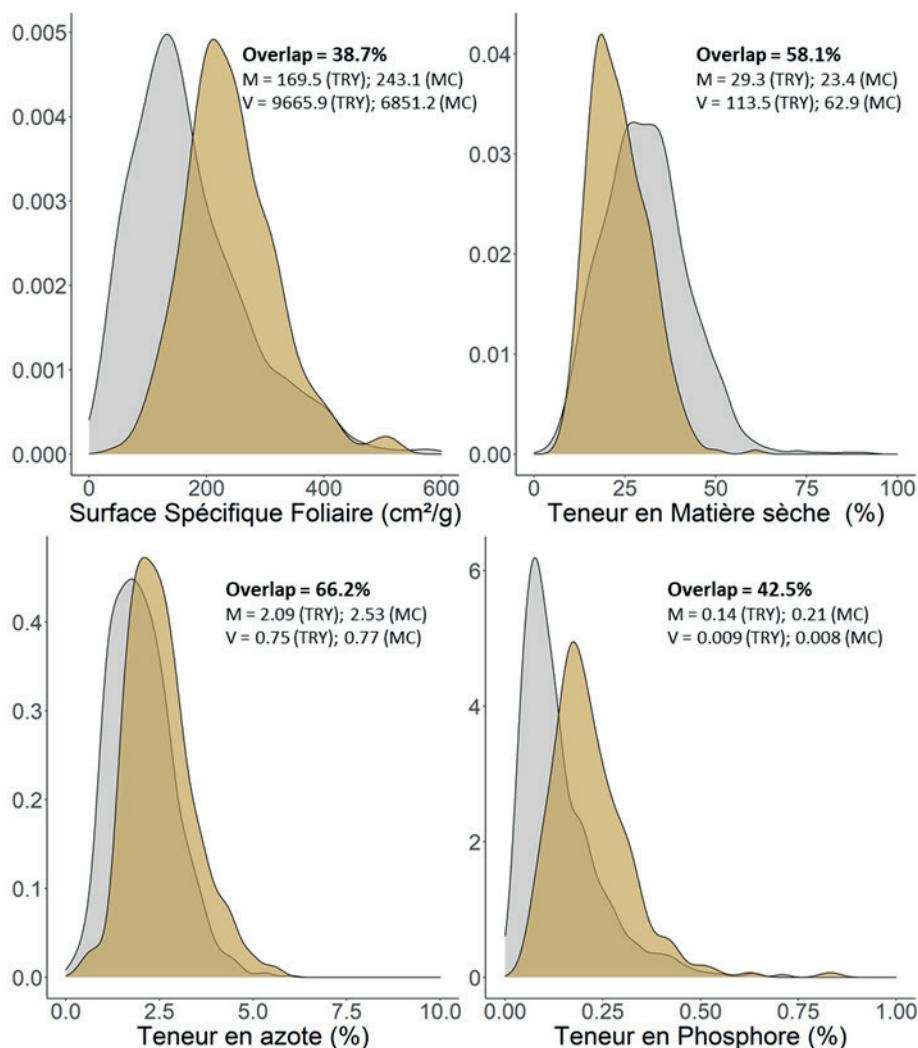


FIGURE 3 :Distribution observées des trait foliaires des espèces prairiales du Massif central (482 espèces ; courbes jaunes) comparée à la distribution des traits des plantes observées à l'échelle globale (courbes grises) (données issues de la base de données internationale TRY, compilant des données pour plus de 200.000 espèces de plantes réparties sur l'ensemble du globe ; (Kattge et al., 2020). Nous présentons ici quatre traits foliaires reflétant les capacités des plantes à croître, acquérir et utiliser les nutriments, ainsi que leur appétence pour les herbivores. Sont indiqués les recouvrements (overlap en %) des distributions pour le Massif central (en orange) et la base de données TRY (en gris) (overlap en %), ainsi que leur moyenne (M) et leur variance (V).

FIGURE 3: Observed leaf trait distribution of grassland species in the Massif central (482 species; yellow curves) compared with the distribution of plant traits observed on a global scale (gray curves) (data taken from the international TRY database, compiling data for over 200,000 plant species spread across the globe; Kattge et al., 2020). We present here four leaf traits reflecting plants' ability to grow, acquire and use nutrients, as well as their palatability. We reported the overlaps (in %) between the distributions for the Massif Central (in orange) and the TRY database (in grey), as well as their mean (M) and variance (V).

appétence. En effet, les conditions pédoclimatiques (marquées par des influences océaniques, continentales tempérées, méditerranéennes, montagnardes et une géologie complexe) et les modes de gestion des prairies, qui caractérisent le Massif central, ont sélectionné des espèces avec de plus grandes surfaces spécifiques foliaires, des teneurs en azote et phosphore des feuilles plus élevées et de plus faibles teneurs en matière sèche, indiquant une sélection des espèces à croissance rapide et appétentes pour les animaux d'élevage.

## La biodiversité soutient la multifonctionnalité des prairies permanentes

La biodiversité des prairies joue un rôle essentiel dans la

fourniture de nombreux services écosystémiques. Elle participe à l'approvisionnement des filières d'élevage à travers la production de fourrage, plus ou moins stable dans le temps, à plus ou moins forte valeur nutritionnelle (Allart et al., 2024; Maestre et al., 2022), et bien valorisée économiquement. Elle soutient également des filières basées sur la cueillette de plantes médicinales ou aromatiques (Carrère et al., 2022). Elle participe à la régulation des flux biogéochimiques (Gross et al., 2017) et du climat en modulant la fixation et le stockage de carbone atmosphérique (Maestre et al., 2022), la collecte et la diffusion des précipitations et des nutriments dissous à l'échelle des bassins versants, l'épuration de l'eau, la réduction des émissions de gaz à effet de serre tels que le N<sub>2</sub>O et protège les sols de l'érosion (Lavorel et al., 2019). Elle

favorise également la pollinisation (Le Provost, Badenhausser, *et al.*, 2021), le contrôle biologique en régulant les ravageurs des cultures (Badenhausser *et al.*, 2020) et ainsi participe significativement aux rendements des cultures associées (Scheper *et al.*, 2023). Enfin, les prairies constituent un patrimoine culturel reflétant la longue histoire des relations que l'homme entretient avec la nature. À l'heure actuelle, les prairies portent ainsi des services culturels essentiels, en lien avec les activités cynégétiques, le tourisme, l'éducation, l'art. On a pu ainsi évaluer que la valeur économique de ces services – hors revenus agricoles – serait a minima de 600 €/ha/an (Chevassus-au-Louis *et al.*, 2009) et pourraient s'élever jusqu'à 4000€/ha/an (Liu *et al.*, 2022). Ainsi, et même si on connaît les limites de ces estimations économiques globales des services, sachant que les prairies permanentes couvrent environ 9 millions d'hectares en France métropolitaine (2.6 millions d'ha dans le Massif central), soit environ 30% de la SAU (60% dans le Massif central), la valeur des services rendus par les prairies s'estimerait entre 5.4 et 38 milliards d'euros par an (entre 1.6 et 10.4 milliards d'€/an dans le Massif central).

À l'échelle du Massif central, on observe une forte relation entre la diversité végétale la multifonctionnalité des prairies (Figure 1 pour définition). Ainsi, il a été montré qu'une richesse en espèces de plantes élevée au sein d'une parcelle favorise de manière simultanée une plus forte productivité des prairies, une meilleure qualité fourragère, de plus haut stocks de carbone dans les sols, une meilleure stabilité interannuelle de la production, ainsi qu'un intérêt patrimonial des prairies plus grand (Figure 4-a, résultats issus d'une étude réalisée sur 100 parcelles de prairies représentatives de la typologie prairial du Massif central, Allart *et al.*, 2024). Cet effet direct de la diversité végétale explique les changements de multifonctionnalité le long du gradient de température et selon le niveau de fertilisation des prairies (Figure 4-b). On observe ainsi un fort déclin de la multifonctionnalité à mesure que la température augmente et que l'on passe de climat montagnard à collinéen. Ce phénomène est d'autant plus marqué que la fertilisation azotée est forte (Allart *et al.*, 2024).

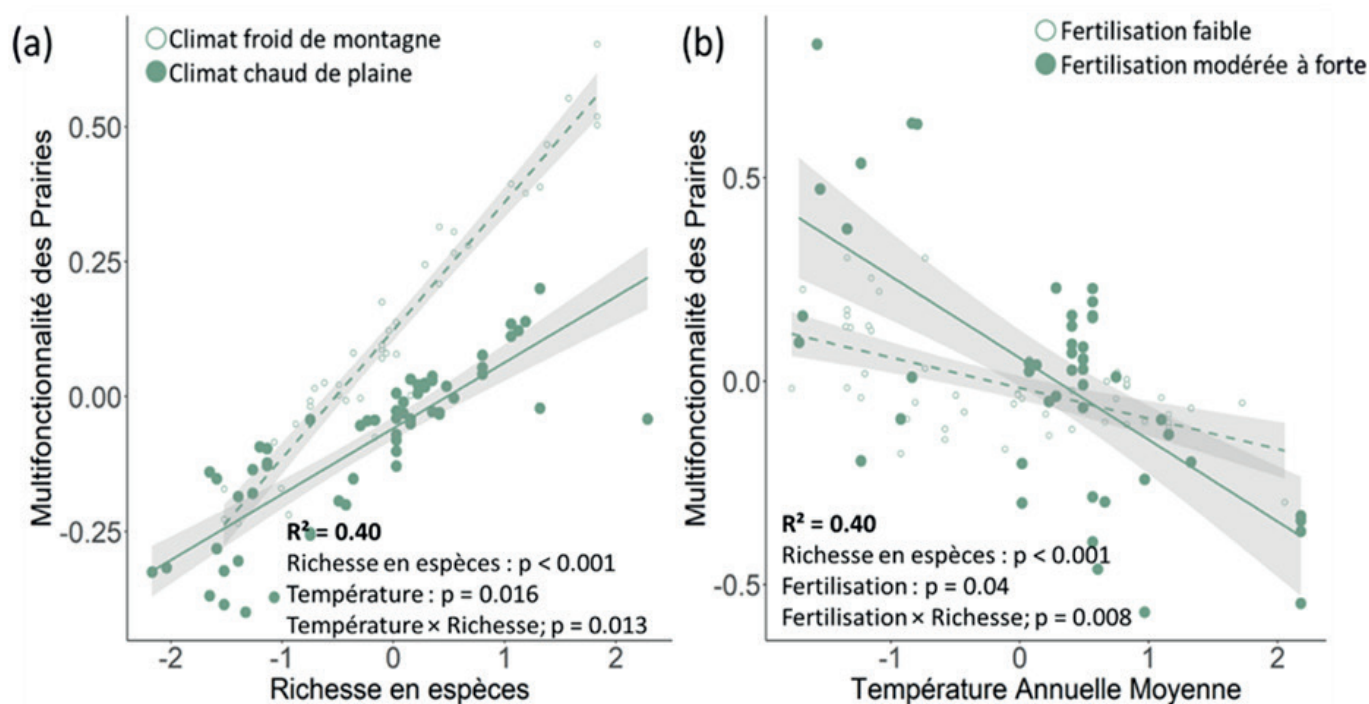


FIGURE 4 : La richesse en espèces végétales : un facteur pivot de la multifonctionnalité des prairies soumises aux changements. (a) Influence directe de la richesse spécifique sur la multifonctionnalité des prairies ; (b) Influence indirecte du climat et de la fertilisation, médiée par la biodiversité, sur la multifonctionnalité des prairies. Les différents axes présentent des variables standardisées centrées-réduites, les lignes représentent les droites de régression (en trait plein pour fertilisation modérée à forte et en trait pointillé pour fertilisation faible) du modèle de Allart *et al.*, 2024 (régression partielle) et les points représentent la distribution des résidus partiels autour du modèle ajusté.

L'analyse de la multifonctionnalité intègre des services d'approvisionnement : la productivité et la qualité du fourrage ; de régulation : le stock de carbone du sol, la stabilité du NDVI (un indice de végétation calculé à partir d'images satellite utilisé comme proxy de la production de biomasse) entre 1994 et 2014 et l'attractivité de la flore pour les pollinisateurs ; culturel : la patrimonialité de la flore basée sur un indice de rareté des espèces de plantes (Allart *et al.*, 2024). Nous représentons ici la multifonctionnalité calculée avec une approche moyenne (voir Figure 1 pour définition et méthodes). Dans l'étude de Allart *et al.* (2024), l'évaluation de la multifonctionnalité par la moyenne et par seuils donnent des résultats similaires indiquant un faible niveau de compromis entre services. Ainsi, une forte valeur de multifonctionnalité indique de fortes performances sur l'ensemble des services considérés.

FIGURE 4: Plant species richness: a pivotal factor in the multifunctionality of grasslands undergoing environmental changes. (a) Direct influence of species richness on grassland multifunctionality; (b) Indirect influence of climate and fertilization, mediated by biodiversity, on grassland multifunctionality. The different axes present standardized variables, the lines represent the regression lines (solid line for moderate to high fertilization and dashed line for low fertilization) of the model of Allart *et al.*, 2024 (partial regression) and the points represent the distribution of partial residuals around the fitted model

## Les prairies permanentes face aux changements globaux

D'ores-et-déjà, et plus encore dans un futur proche (IPBES, 2019; IPCC, 2023), la biodiversité et le fonctionnement des écosystèmes prairiaux sont menacés par des crises environnementales interdépendantes : la perte en surfaces de prairies, l'intensification des pratiques, et le changement climatique.

Depuis les années 70, la surface des prairies permanentes a diminué de 28% à l'échelle nationale (Plantureux *et al.*, 2012). En cause, la conversion de parcelles de prairies en cultures ou prairies temporaires, l'artificialisation et l'enfrichement suite à l'abandon de la gestion. Ces pertes s'accompagnent également d'une fragmentation des surfaces de prairies au sein des paysages qui se traduit par une diminution de la taille des parcelles et leur isolement géographique. Cette fragmentation pèse comme une menace supplémentaire sur la biodiversité de nombreux groupes floristiques et faunistiques plus ou moins inféodés aux prairies (Le Provost, Badenhausser, *et al.*, 2021; Le Provost *et al.*, 2020; Sirami *et al.*, 2019).

Les surfaces de prairie restantes se trouvent en partie dégradées par une utilisation plus intensive marquée par du surpâturage, une utilisation importante d'intrants, et des fauches plus précoces (Allan *et al.*, 2015). Les pratiques tendent également à s'homogénéiser à l'échelle des territoires. Ceci a pour conséquence une eutrophisation des parcelles (aggravée par l'augmentation des dépôts d'azote atmosphérique) qui peut être source de pollution des cours d'eau (Botter *et al.*, 2021; Peukert *et al.*, 2014), une perte de biodiversité floristique et faunistique au sein des parcelles (Plantureux *et al.*, 2005) et sa banalisation de la flore à l'échelle des paysages (Gossner *et al.*, 2016). En résulte, en moyenne, une altération de la multifonctionnalité des prairies gérées intensivement (Schils *et al.*, 2022).

Les changements climatiques constituent une pression supplémentaire sur les écosystèmes prairiaux dont on mesure encore mal les conséquences. Le réchauffement global impacte directement la distribution géographique des espèces végétales à large échelle (Lenoir *et al.*, 2008; Steinbauer *et al.*, 2022) et les interactions entre les organismes (Tylianakis *et al.*, 2008). Il modifie la productivité primaire des milieux ouverts (Choler *et al.*, 2021; Lewińska *et al.*, 2023) et ainsi les flux de carbone sol-plantes-atmosphère (Klumpp *et al.*, 2011). Les sécheresses récurrentes modifient les rapports de dominance entre les espèces (Orbán *et al.*, 2023), réduisent directement la production de fourrages (Knapp *et al.*, 2008; Vogel *et al.*, 2012), et modifient le cycle des nutriments (De Boeck *et al.*, 2018).

Grâce à l'analyse de séries temporelles d'images satellitaires acquises entre 1989 et 2022, nous avons ainsi montré que plusieurs composantes de la structure fonctionnelle des prairies du Massif central (la masse moyenne des semences, de la surface spécifique foliaire et la dispersion des traits fonctionnels végétaux) réduisent la sensibilité des prairies à la sécheresse (Figure 5 ; Luna, Pottier

and Picon-Cochard, 2023). Plus précisément, les traits fonctionnels en lien avec la phase régénérative (i.e. reproduction et recrutement) et de croissance du cycle de vie des plantes influencent la réponse des couverts prairiaux à différents types de sécheresse. Ainsi, les communautés prairiales composées d'espèces caractérisées par des semences dont la masse est élevée sont moins sensibles aux sécheresses courtes mais fréquentes. Pour des sécheresses longues et plus exceptionnelles, une forte diversité des stratégies de croissance (estimée à partir de l'indice FDis de dispersion fonctionnelle des valeurs de hauteur et de surface spécifique foliaire des espèces) et une surface spécifique foliaire moyenne élevée réduisent cette même sensibilité des prairies (Luna *et al.*, 2023). L'ensemble de ces résultats confirment plusieurs attendus théoriques. Premièrement, la stabilité des prairies dépend des caractéristiques fonctionnelles des espèces dominantes, qui contribuent le plus, dans notre cas, à la masse moyenne des semences et la surface spécifique foliaire moyenne (de Bello *et al.*, 2021). Deuxièmement, une diversité fonctionnelle élevée promeut une plus grande stabilité des communautés parce que les espèces qui la composent ne répondent pas de la même manière aux pressions environnementales (Loreau & De Mazancourt, 2013; Muraina *et al.*, 2021). Ces effets de diversité restent cependant modérés au regard des effets directs des pratiques de gestion agricoles et des conditions topo-édaphiques locales (Luna *et al.*, 2023). A noter également que les interactions entre ces différents facteurs explicatifs de la sensibilité des prairies aux sécheresses n'ont pas encore pu être étudiées formellement.

Comme entrevu dans les sections précédentes, les effets des changements climatiques ne sont pas indépendants du déclin du niveau de biodiversité et des pratiques agricoles. Les récents résultats de (Allart *et al.*, 2024) suggèrent que l'augmentation des températures, prédite par les scénarios du GIEC (IPCC, 2023), pourrait affecter négativement la diversité des prairies du Massif central et par conséquent les bénéfices que la société en tire. Plus exactement, ces résultats suggèrent que le fonctionnement des prairies les plus fertilisées pourraient se dégrader plus fortement encore avec une hausse des températures. Cette hypothèse semble se confirmer avec les changements climatiques récents (figure 6). En effet, certaines parcelles de prairies incluses dans les études de Allart *et al.* (2024) et Luna *et al.* (2023), échantillonnées en 2008 et 2009, ont été revisitées en 2022. Alors que les pratiques n'ont que marginalement évolué sur la période, la hausse des températures annuelles moyennes s'est significativement accélérée depuis 2013 et les sécheresses extrêmes se sont succédées ces dernières années. Parallèlement, nous observons bien une baisse de la richesse spécifique entre 2009 et 2022 pour les prairies les plus fertilisées. Si les données manquent pour le soutenir, il reste probable que la multifonctionnalité se soit dégradée sur ce même laps de temps. Pour les prairies non ou peu fertilisées la richesse spécifique est restée stable, ce qui illustre la capacité de résilience des végétations diversifiées. Rappelons que la flore du Massif central s'est structurée jusqu'à présent dans un contexte dominant de climat montagnard atlantique. Du fait de la sensibilité

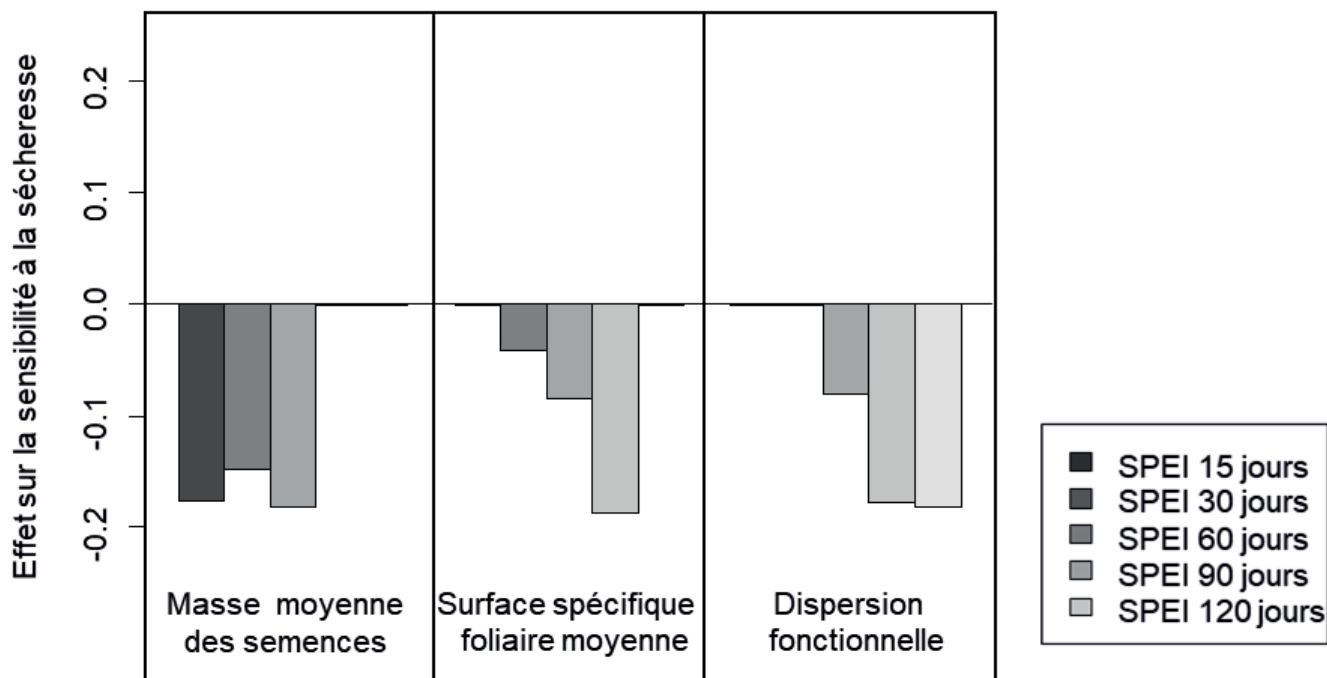


FIGURE 5 : Effet de la structure fonctionnelle végétale des prairies sur leur sensibilité à la sécheresse. Sont rapportés les descripteurs de la structure fonctionnelle des prairies les plus importants. La dispersion fonctionnelle correspond à l'indice de dispersion fonctionnelle (FDIs) des valeurs de traits de hauteur végétative et de surface spécifique foliaire qui, pris ensemble, renseignent des stratégies de croissance des plantes. Les effets sont estimés à partir des coefficients de régressions multiples linéaires dont les variables dépendantes ont été standardisées. Les sécheresses sont quantifiées grâce à l'indice SPEI (Standardised Precipitation Evapotranspiration Index) calculé pour différentes échelles temporelles d'intégration des bilans hydriques (données SAFRAN, Durand et al., 1993). Un SPEI à 15 jours reflète des sécheresses plus fréquentes mais aussi plus courtes qu'un SPEI à 120 jours (Vicente-Serrano et al., 2010). La sensibilité à la sécheresse est estimée par analyses d'images satellites sur la période 1989-2019. Voir Luna et al., (2023) pour les détails.

FIGURE 5: Effect of grassland plant functional structure on drought sensitivity. The most important descriptors of grassland functional structure are reported. Functional dispersion corresponds to the functional dispersion index (FDIs) of trait values for vegetative height and specific leaf area, which together provide information on plant growth strategies. Effects are estimated on the basis of coefficients from multiple linear regressions whose dependent variables have been standardized.

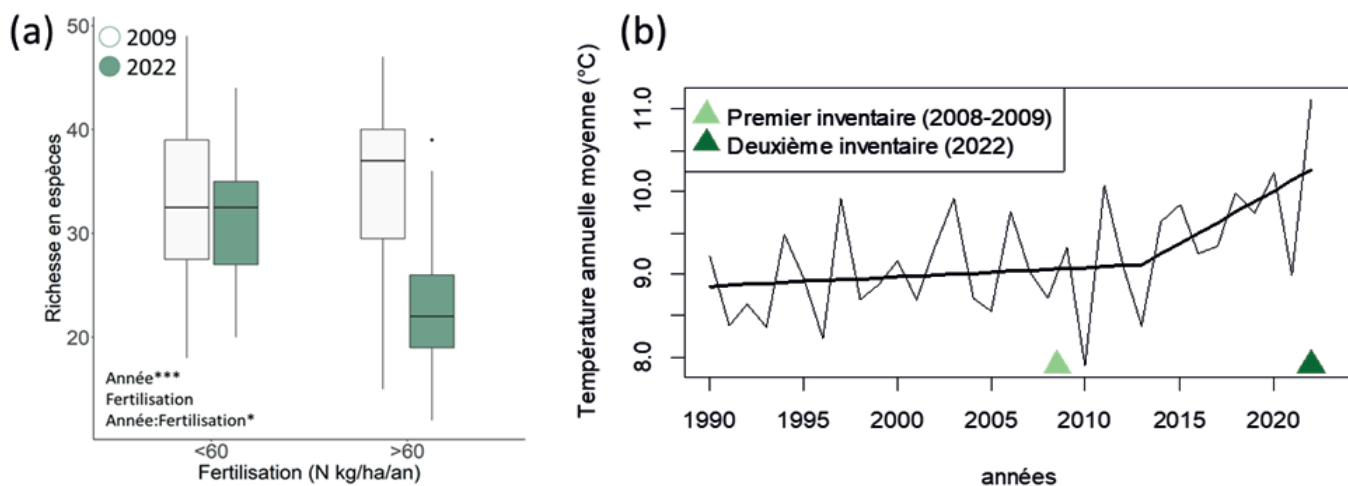


FIGURE 6 : Evolution récente des températures et de la richesse spécifique des prairies du Massif central. (a) Richesse spécifique pour 65 parcelles échantillonnées en 2008-2009 et en 2022 parmi les 147 parcelles analysées par Allart et al., (2024) et Luna et al., (2023). Nous représentons les données brutes accompagnées des résultats du modèle mixte suivant ( $Richesse \sim (1|parcelle) + Année * Fertilisation$ ), tenant compte d'un effet aléatoire parcelle. (b) Evolution de la température annuelle moyenne des mêmes prairies échantillonnées en 2008-2009 puis 2022 au cours des 30 dernières années. Une régression segmentée montre que la hausse des températures s'est accélérée en 2013 (données SAFRAN, (Durand et al., 1993)).

FIGURE 6: Recent trends in temperature and species richness in Massif central grasslands (a) Species richness for 65 plots sampled in 2008-2009 and 2022 from 147 plots analyzed by Allart et al., (2024) and Luna et al., (2023). We represent the raw data together with the results of the following mixed model ( $Richness \sim (1|plot) + Year * Fertilization$ ), considering a random plot effect. (b) Trends in mean annual temperature over the last 30 years for the same grasslands sampled in 2008-2009 and 2022. A segmented regression shows that the rise in temperature accelerated in 2013 (SAFRAN data, (Durand et al., 1993)).

de ces espèces aux températures élevées et à la sécheresse, il convient de rester prudent et de maintenir, via des pratiques plus extensives, des espèces compagnes plus tardives ou à croissance plus lente, et ainsi conserver une certaine souplesse d'exploitation de l'herbe (Carrère *et al.*, 2022) alors que les conditions climatiques s'annoncent plus variables dans le futur.

Enfin, les changements climatiques observés dans le Massif central sont susceptibles d'accélérer le retournement des prairies, soit à la suite de sécheresses extrêmes, soit dans l'optique de profiter d'un allongement de la durée de la saison de végétation pour installer de nouvelles cultures. Bien que les causes récentes de la perte de surface en prairie permanente soient encore mal renseignées, il est certain qu'elles constituent une perte sèche de biodiversité, réduisant le bouquet de services écosystémiques rendus par les espaces naturels et semi-naturels du massif. En effet, la restauration de la biodiversité des prairies est un processus très lent, qui peut prendre plusieurs dizaines, voire centaines, d'années (Buisson *et al.*, 2022).

## Quels besoins de connaissances pour l'adaptation des prairies aux changements globaux ?

Les prairies sont des objets d'études privilégiés sur lesquelles s'est appuyé le développement de l'écologie des communautés et de l'écologie fonctionnelle que ce soit à travers des approches observationnelles (Grime, 1977, 1998; Knapp & Smith, 2001), expérimentales (Hector *et al.*, 1999; Naeem, 2002) ou de modélisation (DeMalach *et al.*, 2016; Taubert *et al.*, 2012; Tilman, 1985). Ces travaux ont permis des avancées majeures dans la compréhension des interactions entre espèces, leur coexistence, et la régulation des cycles biogéochimiques.

En complément des résultats scientifiques fondamentaux, des recherches finalisées ont émergé ces dernières années en réponse au besoin pressant d'évaluer l'état de conservation des prairies dans le contexte des changements globaux. En France, le recensement des types de prairies a progressé (Typologie multifonctionnelle du Massif central, Galliot *et al.*, 2020), ainsi que leur cartographie (CARHAB, trame agropastorale) et l'analyse des pressions anthropiques qu'elles subissent (projets CBN-OFB<sup>3</sup>).

Malgré ces avancées, la conception de stratégies d'adaptation des activités humaines face aux changements globaux est limitée par notre incompréhension et notre incapacité à prédire, avec un minimum de fiabilité, la réponse des espèces et des écosystèmes aux modifications environnementales. En effet, ces réponses sont extrêmement variables dans l'espace et le temps que ce soit en termes de direction ou d'amplitude (Adler *et al.*, 2011; Harrison *et al.*, 2010; Socher *et al.*, 2013). On parle alors de contingence écologique (Kikvidze *et al.*, 2011; Lessard *et al.*, 2012). Les études

présentées ici illustrent cette contingence. De manière générale elle peut résulter 1) des interactions entre les facteurs de changements, des effets indirects et des boucles de rétroaction (comme suggéré par les résultats de Allart *et al.*, 2024) ; 2) de l'influence du contexte biogéographique et paysager sur la dynamique locale des écosystèmes ; 3) des réponses non-linéaires parfois marquées par des effets de seuil ou des effets retard (Encadré 1).

Afin de mieux appréhender cette complexité il convient de combler les lacunes actuelles des données écologiques (Hortal *et al.*, 2015). Plus précisément, l'analyse des réponses des écosystèmes face aux pressions environnementales requiert des suivis temporels plus représentatifs de la diversité des écosystèmes et des contextes biogéographiques dans lesquels des prairies ont pu se développer. Les expérimentations coordonnées de changements globaux en prairie (e.g. drought-net<sup>4</sup>, fluxnet<sup>5</sup>, NutNet<sup>6</sup>) participent à cet effort. Cependant, du fait de l'artificialité des pressions exercées sous la forme de traitements contrôlés, et du découplage nécessaire des facteurs de changement, les références produites restent le plus souvent biaisées (De Boeck *et al.*, 2015; Dee *et al.*, 2023; Hager & Newman, 2019; Kröel-Dulay *et al.*, 2022). Des observations long termes et simultanées, dans des systèmes réels, à la fois des activités humaines, des pressions environnementales, des états de la biodiversité et des fonctions écosystémiques et de leurs impacts socio-économiques et environnementaux doivent être mises en place.

## Conclusion

À travers une série d'études conduites dans le Massif central nous avons illustré la complexité des liens entre pratiques agricoles, biodiversité, climat et la capacité des prairies à fournir simultanément de nombreux services écosystémiques, c'est-à-dire leur multifonctionnalité. Nos résultats suggèrent aussi qu'à l'heure où le climat se réchauffe, le maintien de pratiques intensives (de fertilisation par exemple) pourrait menacer la biodiversité et le fonctionnement des prairies, notamment à travers le déclin de la multifonctionnalité des prairies et de la stabilité de la production en cas de sécheresses.

Il apparaît alors essentiel de mieux anticiper la dynamique de la biodiversité des prairies en réponse aux changements globaux et aux changements de pratiques, ainsi que l'évolution potentiel de son rôle dans la fourniture des services écosystémiques. Or les connaissances et les outils actuels de la recherche et du conseil agricole ne permettent pas d'anticiper ces réponses. En effet, elles ne sont le plus souvent pas linéaires et elles résultent d'interactions complexes entre des processus qui opèrent à diverses échelles de temps et d'espace. Des suivis fins de prairies situées dans divers contextes pédoclimatiques et socio-économiques doivent maintenant être initiés à travers des collaborations renforcées entre le monde de la recherche, le monde agricole et les acteurs

<sup>3</sup> <https://www.ofb.gouv.fr/actualites/six-projets-selectionnes-pour-ameliorer-la-surveillance-des-especes-et-des-habitats>

<sup>4</sup> <https://droughtnet.weebly.com/>

<sup>5</sup> <https://fluxnet.org/>

<sup>6</sup> <https://nutnet.org/>

ENCADRÉ 1 : Complexité des liens entre changement globaux, biodiversité et multifonctionnalité des prairies

A- La réponse des prairies aux changements globaux se manifeste par l'influence de facteurs agissant à plusieurs échelles spatiales et temporelles. À l'échelle régionale (la zone biogéographique sur la figure) se forme un ensemble d'espèces (nommé pool d'espèces) qui peuvent effectivement coloniser, survivre et se reproduire dans un environnement local donné (la parcelle). La structure et la composition de cet ensemble limite la diversité locale observable dans une parcelle de prairie (l'hypothèse du pool d'espèces, Zobel, 1997). Or ce pool d'espèces varie sur des temps longs et à large échelle dans l'espace géographique : la flore méditerranéenne est ainsi très différente de la flore du Nord-Est de la France. Ensuite, le recrutement d'espèces (végétales ou animales) au sein des parcelles de prairie est influencé par la fragmentation des paysages (Sirami *et al.*, 2019). Les conditions physico-chimiques des parcelles dépendent également de la configuration paysagère des habitats et de la topographie qui influencent les flux de matière organique, d'eau et de nutriments (Gounand *et al.*, 2018). Au sein de la parcelle, la dynamique des prairies est régie par de multiples interactions directes/indirectes et des rétroactions entre les pratiques de gestion, l'environnement abiotique, la structure des communautés biologiques et les multiples fonctions écosystémiques qui caractérisent les prairies dont la production primaire et leur stabilité (Gaujour *et al.*, 2012). Les changements climatiques influencent l'ensemble des processus structurant les liens entre biodiversité et multifonctionnalité des prairies du niveau régional à la parcelle.

B- En réponse aux changements environnementaux la dynamique des écosystèmes n'est le plus souvent pas linéaire (schéma adapté de De Boeck *et al.*, 2015). Un suivi sur un temps trop court ou à une fréquence trop faible ne permet pas d'apprécier ces dynamiques et risque même d'aboutir à une sous-estimation ou surestimation de l'impact des pressions environnementales.

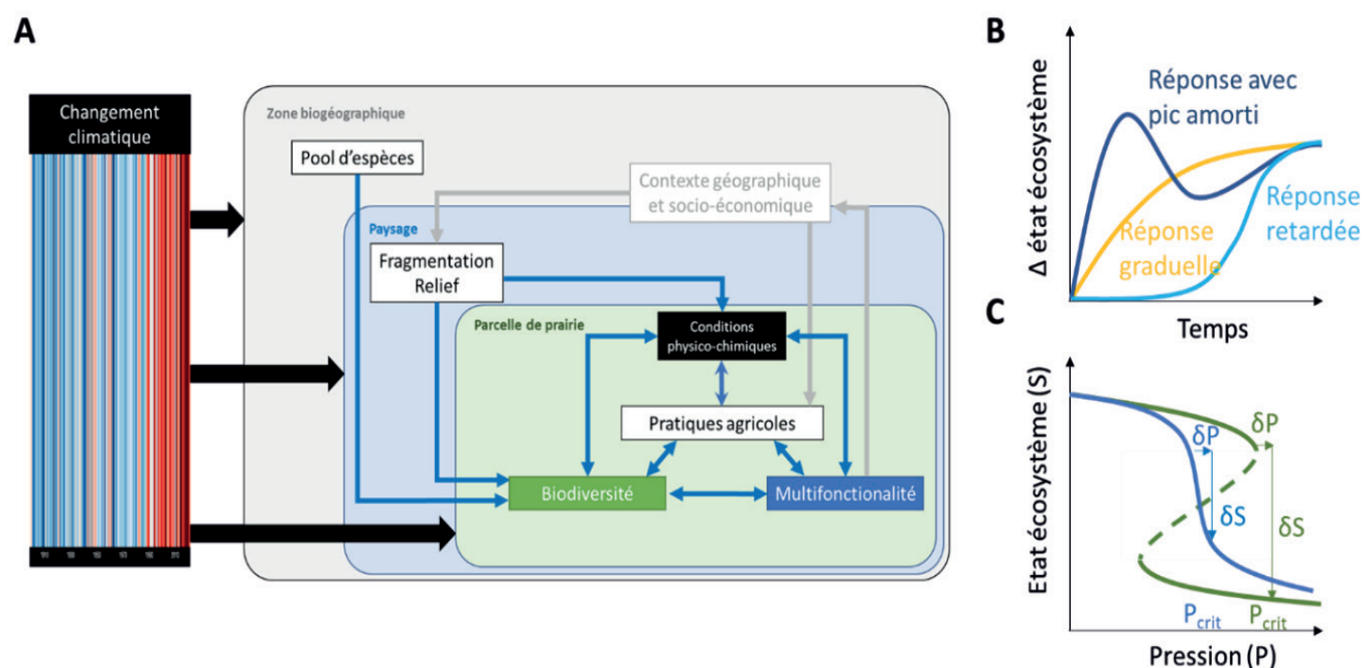
C- Les effets des pressions sont également marquées par des effets de seuils (Lenton, 2013; Van Meerbeek *et al.*, 2021) où le dépassement d'une valeur de pression critique peut entraîner un effondrement du système (courbe bleue) ou son basculement vers un nouveau régime de fonctionnement (courbe verte).

BOXE 1 : The complex links between global change, biodiversity and the multifunctionality of grasslands

A- The response of grasslands to global change is under the influence of factors operating on several spatial and temporal scales. On a regional scale (the biogeographical zone in the figure), plant diversity is characterized by a set of species (called a species pool) that can effectively colonize, survive and reproduce in a given local environment (the paddock). The structure and composition of this regional species pool limits the local diversity of grassland paddocks (the species pool hypothesis (Zobel, 1997). However, this species pool varies over long periods of time and on a wide geographic scale: Mediterranean flora is very different from the flora of north-eastern France. Secondly, species recruitment (plant or animal) within grassland paddocks is further influenced by landscape fragmentation (Sirami *et al.*, 2019). The physico-chemical conditions of paddocks also depend on the landscape configuration of habitats and topography, which influence organic matter, water and nutrient flows (Gounand *et al.*, 2018). Within the paddocks, grassland dynamics are governed by multiple direct/indirect interactions and feedbacks between management practices, the abiotic environment, biological community structure and the multiple ecosystem functions that characterize grasslands, including primary production and their stability (Gaujour *et al.*, 2012). Climate change influences all the processes structuring the links between biodiversity and the multifunctionality of grasslands, from the regional level down to the paddock.

B- In response to environmental change, ecosystem dynamics are often non-linear (diagram adapted from De Boeck *et al.*, 2015). Monitoring over too short periods of time or at too low frequency does not allow monitor these dynamics, and may even lead to an under- or over-estimation of the impact of environmental pressures.

C- The response of ecosystems can further be subject to critical transitions (Lenton, 2013; Van Meerbeek, Jucker and Svenning, 2021), where exceeding a critical pressure value can lead to system collapse (blue curve) or to a switch to a new functional regime (green curve).



de la conservation. Ils permettront alors de construire de nouveaux outils d'aide à la gestion des prairies intégrant la biodiversité comme un levier d'adaptation face aux changements climatiques.

## REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- Adler, P. B., Seabloom, E. W., Borer, E. T., Hillebrand, H., Hautier, Y., Hector, A., Harpole, W. S., O'Halloran, L. R., Grace, J. B., Anderson, T. M., Bakker, J. D., Biederman, L. A., Brown, C. S., Buckley, Y. M., Calabrese, L. B., Chu, C.-J., Cleland, E. E., Collins, S. L., Cottingham, K. L., ... Yang, L. H. (2011). Productivity Is a Poor Predictor of Plant Species Richness. *Science*, 333(6050), 1750-1753. <https://doi.org/10.1126/science.1204498>
- Allan, E., Manning, P., Alt, F., Binkenstein, J., Blaser, S., Blüthgen, N., Böhm, S., Grassein, F., Hölzel, N., Klaus, V. H., Kleinebecker, T., Morris, E. K., Oelmann, Y., Prati, D., Renner, S. C., Rillig, M. C., Schaefer, M., Schloter, M., Schmitt, B., ... Fischer, M. (2015). Land use intensification alters ecosystem multifunctionality via loss of biodiversity and changes to functional composition. *Ecology Letters*, 18(8), 834-843. <https://doi.org/10.1111/ele.12469>
- Allart, L., Dumont, B., Joly, F., Mosnier, C., Alvarez, G., Galliot, J.-N., Luna, D., Pottier, J., & Gross, N. (2024). Species richness : A pivotal factor mediating the effects of land use intensification and climate on grassland multifunctionality. *Journal of Applied Ecology*, 61(5), 1053-1066. <https://doi.org/10.1111/1365-2664.14627>
- Allart, L., Dumont, B., Joly, F., Mosnier, C., Alvarez, G., Galliot, J.-N., Luna, D., Pottier, J., & Gross, N. (accepté). Species richness : A pivotal factor mediating the effects of land use intensification and climate on grassland multifunctionality. *Journal of Applied Ecology*.
- Badenhausser, I., Gross, N., Mornet, V., Roncoroni, M., Saintilan, A., & Rusch, A. (2020). Increasing amount and quality of green infrastructures at different scales promotes biological control in agricultural landscapes. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 290, 106735. <https://doi.org/10.1016/j.agee.2019.106735>
- Bardgett, R. D., Bullock, J. M., Lavorel, S., Manning, P., Schaffner, U., Ostle, N., Chomel, M., Durigan, G., L Fry, E., & Johnson, D. (2021). Combatting global grassland degradation. *Nature Reviews Earth & Environment*, 2(10), 720-735.
- Bengtsson, J., Bullock, J. M., Egoh, B., Everson, C., Everson, T., O'Connor, T., O'Farrell, P. J., Smith, H. G., & Lindborg, R. (2019). Grasslands—More important for ecosystem services than you might think. *Ecosphere*, 10(2), e02582. <https://doi.org/10.1002/ecs2.2582>
- Botter, M., Zeeman, M., Burlando, P., & Fatichi, S. (2021). Impacts of fertilization on grassland productivity and water quality across the European Alps under current and warming climate : Insights from a mechanistic model. *Biogeosciences*, 18(6), 1917-1939. <https://doi.org/10.5194/bg-18-1917-2021>
- Bråthen, K. A., Pugnaire, F. I., & Bardgett, R. D. (2021). The paradox of forbs in grasslands and the legacy of the mammoth steppe. *Frontiers in Ecology and the Environment*, 19(10), 584-592. <https://doi.org/10.1002/fee.2405>
- Buisson, E., Archibald, S., Fidelis, A., & Suding, K. N. (2022). Ancient grasslands guide ambitious goals in grassland restoration. *Science*, 377(6606), 594-598. <https://doi.org/10.1126/science.abo4605>
- Byrnes, J. E. K., Gamfeldt, L., Isbell, F., Lefcheck, J. S., Griffin, J. N., Hector, A., Cardinale, B. J., Hooper, D. U., Dee, L. E., & Emmett Duffy, J. (2014). Investigating the relationship between biodiversity and ecosystem multifunctionality : Challenges and solutions. *Methods in Ecology and Evolution*, 5(2), 111-124. <https://doi.org/10.1111/2041-210X.12143>
- Carrère, P., Lemauviel-Lavenant, S., & Dumont, B. (2022). Conserver les « vieilles prairies », un levier efficace pour étendre le bouquet de services. *Fourrages*, 250, 63-77.
- Chevassus-au-Louis, B., Salles, J.-M., PUJOL, J.-L., Bielsa, S., Martin, G., & Richard, D. (2009). Approche économique de la biodiversité et des services liés aux écosystèmes : Contribution à la décision publique.
- Choler, P., Bayle, A., Carlson, B. Z., Randin, C., Filippa, G., & Cremonese, E. (2021). The tempo of greening in the European Alps : Spatial variations on a common theme. *Global Change Biology*, 27(21), 5614-5628. <https://doi.org/10.1111/gcb.15820>
- De Boeck, H. J., Bloor, J. M. G., Kreyling, J., Ransijn, J. C. G., Nijs, I., Jentsch, A., & Zeiter, M. (2018). Patterns and drivers of biodiversity–stability relationships under climate extremes. *Journal of Ecology*, 106(3), 890-902. <https://doi.org/10.1111/1365-2745.12897>
- De Boeck, H. J., Vicca, S., Roy, J., Nijs, I., Milcu, A., Kreyling, J., Jentsch, A., Chabbi, A., Campioli, M., Callaghan, T., Beierkuhnlein, C., & Beier, C. (2015). Global Change Experiments : Challenges and Opportunities. *BioScience*, 65(9), 922-931. <https://doi.org/10.1093/biosci/biv099>
- De Bello, F., Lavorel, S., Hallett, L. M., Valencia, E., Garnier, E., Roscher, C., Conti, L., Galland, T., Goberna, M., Májeková, M., Montesinos-Navarro, A., Pausas, J. G., Verdú, M., E-Vojtkó, A., Götzenberger, L., & Lepš, J. (2021). Functional trait effects on ecosystem stability : Assembling the jigsaw puzzle. *Trends in Ecology & Evolution*, 36(9), 822-836. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2021.05.001>
- Dee, L. E., Ferraro, P. J., Severen, C. N., Kimmel, K. A., Borer, E. T., Byrnes, J. E. K., Clark, A. T., Hautier, Y., Hector, A., Raynaud, X., Reich, P. B., Wright, A. J., Arnillas, C. A., Davies, K. F., MacDougall, A., Mori, A. S., Smith, M. D., Adler, P. B., Bakker, J. D., ... Loreau, M. (2023). Clarifying the effect of biodiversity on productivity in natural ecosystems with longitudinal data and methods for causal inference. *Nature Communications*, 14(1), 2607. <https://doi.org/10.1038/s41467-023-37194-5>
- DeMalach, N., Zaady, E., Weiner, J., & Kadmon, R. (2016). Size asymmetry of resource competition and the structure of plant communities. *Journal of Ecology*, 104(4), 899-910. <https://doi.org/10.1111/1365-2745.12557>
- Díaz, S., Kattge, J., Cornelissen, J. H. C., Wright, I. J., Lavorel, S., Dray, S., Reu, B., Kleyer, M., Wirth, C., Colin Prentice, I., Garnier, E., Bönisch, G., Westoby, M., Poorter, H., Reich, P. B., Moles, A. T., Dickie, J., Gillison, A. N., Zanne, A. E., ... Gorné, L. D. (2016). The global spectrum of plant form and function. *Nature*, 529(7585), Article 7585. <https://doi.org/10.1038/nature16489>
- Díaz, S., Pascual, U., Stenseke, M., Martín-López, B., Watson, R. T., Molnár, Z., Hill, R., Chan, K. M. A., Baste, I. A., Brauman, K. A., Polasky, S., Church, A., Lonsdale, M., Larigauderie, A., Leadley, P. W., Van Oudenhoven, A. P. E., Van Der Plaaf, F., Schröter, M., Lavorel, S., ... Shirayama, Y. (2018). Assessing nature's contributions to people. *Science*, 359(6373), 270-272. <https://doi.org/10.1126/science.aap8826>
- Durand, Y., Brun, E., Merindol, L., Guyomarc'h, G., Lesaffre, B., & Martin, E. (1993). A meteorological estimation of relevant parameters for snow models. *Annals of Glaciology*, 18, 65-71. <https://doi.org/10.3189/S0260305500011277>
- Galliot, J.-N., Hulin, S., Le Hénaff, P.-M., Farruggia, A., Seytre, L., Perera, S., Dupic, G., Faure, P., & Carrère, P. (2020). Typologie multifonctionnelle des prairies du Massif central. (Edition Sidam-AEOLE, p. 284).
- García-Palacios, P., Gross, N., Gaitán, J., & Maestre, F. T. (2018). Climate mediates the biodiversity–ecosystem stability relationship globally. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 115(33), 8400-8405. <https://doi.org/10.1073/pnas.1800425115>
- Gaujour, E., Amiaud, B., Mignolet, C., & Plantureux, S. (2012). Factors and processes affecting plant biodiversity in permanent grasslands. A review. *Agronomy for Sustainable Development*, 32(1), 133-160. <https://doi.org/10.1007/s13593-011-0015-3>
- Gibson, D. J., & Newman, J. A. (Éds.). (2019). Grasslands and Climate Change. *Cambridge University Press*. <https://doi.org/10.1017/9781108163941>
- Gossner, M. M., Lewinsohn, T. M., Kahl, T., Grassein, F., Boch, S., Prati, D.,

- Birkhofer, K., Renner, S. C., Sikorski, J., Wubet, T., Arndt, H., Baumgartner, V., Blaser, S., Blüthgen, N., Börschig, C., Buscot, F., Diekötter, T., Jorge, L. R., Jung, K., ... Allan, E. (2016). Land-use intensification causes multitrophic homogenization of grassland communities. *Nature*, 540(7632), 266-269. <https://doi.org/10.1038/nature20575>
- Götzenberger, L., De Bello, F., Bråthen, K. A., Davison, J., Dubuis, A., Guisan, A., Lepš, J., Lindborg, R., Moora, M., Pärtel, M., Pellissier, L., Pottier, J., Vittoz, P., Zobel, K., & Zobel, M. (2012). Ecological assembly rules in plant communities—Approaches, patterns and prospects. *Biological Reviews*, 87(1), 111-127. <https://doi.org/10.1111/j.1469-185X.2011.00187.x>
- Gounand, I., Little, C. J., Harvey, E., & Altermatt, F. (2018). Cross-ecosystem carbon flows connecting ecosystems worldwide. *Nature Communications*, 9(1), 4825. <https://doi.org/10.1038/s41467-018-07238-2>
- Grime, J. P. (1977). Evidence for the Existence of Three Primary Strategies in Plants and Its Relevance to Ecological and Evolutionary Theory. *The American Naturalist*, 111(982), 1169-1194. <https://doi.org/10.1086/283244>
- Grime, J. P. (1998). Benefits of plant diversity to ecosystems : Immediate, filter and founder effects. *Journal of Ecology*, 86(6), 902-910. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2745.1998.00306.x>
- Gross, N., Bagousse-Pinguet, Y. L., Liancourt, P., Berdugo, M., Gotelli, N. J., & Maestre, F. T. (2017). Functional trait diversity maximizes ecosystem multifunctionality. *Nature Ecology & Evolution*, 1(5), Article 5. <https://doi.org/10.1038/s41559-017-0132>
- Gross, N., Le Bagousse-Pinguet, Y., Liancourt, P., Saiz, H., Violle, C., & Munoz, F. (2021). Unveiling ecological assembly rules from commonalities in trait distributions. *Ecology Letters*, 24(8), 1668-1680. <https://doi.org/10.1111/ele.13789>
- Hager, H., & Newman, J. (2019). Methodology I: Detecting and predicting grassland change. *Grasslands and Climate Change*; Gibson, DJ, Newman, JA, Eds, 19-39.
- Harrison, S., Damschen, E. I., & Grace, J. B. (2010). Ecological contingency in the effects of climatic warming on forest herb communities. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 107(45), 19362-19367. <https://doi.org/10.1073/pnas.1006823107>
- Hector, A., Schmid, B., Beierkuhnlein, C., Caldeira, M. C., Diemer, M., Dimitrakopoulos, P. G., Finn, J. A., Freitas, H., Giller, P. S., Good, J., Harris, R., Höglberg, P., Huss-Danell, K., Joshi, J., Jumpponen, A., Körner, C., Leadley, P. W., Loreau, M., Minns, A., ... Lawton, J. H. (1999). Plant Diversity and Productivity Experiments in European Grasslands. *Science*, 286(5442), 1123-1127. <https://doi.org/10.1126/science.286.5442.1123>
- Hortal, J., De Bello, F., Diniz-Filho, J. A. F., Lewinsohn, T. M., Lobo, J. M., & Ladle, R. J. (2015). Seven Shortfalls that Beset Large-Scale Knowledge of Biodiversity. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 46(1), 523-549. <https://doi.org/10.1146/annurev-ecolsys-112414-054400>
- Hulin, S., Farruggia, A., & Carrère, P. (2012). Valorisation de la diversité des prairies au sein des systèmes fourragers : Une approche appliquée pour les territoires AOP du Massif Central. *Innovations Agronomiques*, 25, 71-84.
- Hulin, S., Galliot, J.-N., Carrère, P., Le Hénaff, P.-M., & Bonsacquet, E. (2019). Les prairies naturelles du Massif central : L'expression d'un terroir au service de produits de qualité. *Fourrages*, 2019(239), 223-229. Scopus.
- IPBES. (2019). Global assessment report on biodiversity and ecosystem services of the Intergovernmental Science-Policy Platform on Biodiversity and Ecosystem Services. Zenodo. <https://doi.org/10.5281/zenodo.3831674>
- IPCC. (2023). Climate Change 2023 : Synthesis Report. Contribution of Working Groups I, II and III to the Sixth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change [Core Writing Team, H. Lee and J. Romero (eds.)]. (p. 35-115). doi: 10.59327/IPCC/AR6-9789291691647
- Kattge, J., Bönsch, G., Díaz, S., Lavorel, S., Prentice, I. C., Leadley, P., Tautenhahn, S., Werner, G. D. A., Aakala, T., Abedi, M., Acosta, A. T. R., Adamidis, G. C., Adamson, K., Aiba, M., Albert, C. H., Alcántara, J. M., Alcázar, C. C., Aleixo, I., Ali, H., ... Wirth, C. (2020). TRY plant trait database – enhanced coverage and open access. *Global Change Biology*, 26(1), 119-188. <https://doi.org/10.1111/gcb.14904>
- Kikvidze, Z., Suzuki, M., & Brooker, R. (2011). Importance versus intensity of ecological effects : Why context matters. *Trends in Ecology & Evolution*, 26(8), 383-388. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2011.04.003>
- Klumpp, K., Tallec, T., Guix, N., & Soussana, J. (2011). Long-term impacts of agricultural practices and climatic variability on carbon storage in a permanent pasture. *Global Change Biology*, 17(12), 3534-3545. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2486.2011.02490.x>
- Knapp, A. K., Beier, C., Briske, D. D., Classen, A. T., Luo, Y., Reichstein, M., Smith, M. D., Smith, S. D., Bell, J. E., Fay, P. A., Heisler, J. L., Leavitt, S. W., Sherry, R., Smith, B., & Weng, E. (2008). Consequences of More Extreme Precipitation Regimes for Terrestrial Ecosystems. *BioScience*, 58(9), 811-821. <https://doi.org/10.1641/B580908>
- Knapp, A. K., & Smith, M. D. (2001). Variation Among Biomes in Temporal Dynamics of Aboveground Primary Production. *Science*, 291(5503), 481-484. <https://doi.org/10.1126/science.291.5503.481>
- Kröel-Dulay, G., Mojzes, A., Sztár, K., Bahn, M., Batáry, P., Beier, C., Bilton, M., De Boeck, H. J., Dukes, J. S., Estiarte, M., Holub, P., Jentsch, A., Schmidt, I. K., Kreyling, J., Reinsch, S., Larsen, K. S., Sternberg, M., Tielbörger, K., Tietema, A., ... Peñuelas, J. (2022). Field experiments underestimate aboveground biomass response to drought. *Nature Ecology & Evolution*, 6(5), 540-545. <https://doi.org/10.1038/s41559-022-01685-3>
- Lavorel, S., Colloff, M. J., Locatelli, B., Gorrard, R., Prober, S. M., Gabillet, M., Devaux, C., Laforgue, D., & Peyrache-Gadeau, V. (2019). Mustering the power of ecosystems for adaptation to climate change. *Environmental Science & Policy*, 92, 87-97. <https://doi.org/10.1016/j.envsci.2018.11.010>
- Lavorel, S., & Garnier, E. (2002). Predicting changes in community composition and ecosystem functioning from plant traits : Revisiting the Holy Grail. *Functional Ecology*, 16(5), 545-556. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2435.2002.00664.x>
- Le Hénaff, P.-M., Boulet, V., Conservatoire botanique national du Massif central (1997-; Massif central, Chavaniac-Lafayette), Région Auvergne-Rhône-Alpes, & Choynet, G. (2016). TRAME - TRame agropastorale—Une Approche Multiscale pour l'appréciation des États de conservation des végétations agropastorales (p. 43). Chavaniac-Lafayette : Conservatoire botanique national du Massif central. <https://projets.cbnmc.fr/prairies/actions/methode-trame/>
- Le Hénaff, P.-M., Galliot, J.-N., Le Gloanec, V., & Ragache, Q. (2021). Végétations agropastorales du Massif central : Catalogue phytosociologique des milieux ouverts herbacés. Conservatoire botanique national du Massif Central.
- Le Provost, G., Badenhauer, I., Le Bagousse-Pinguet, Y., Clough, Y., Henczel, L., Violle, C., Bretagnolle, V., Roncoroni, M., Manning, P., & Gross, N. (2020). Land-use history impacts functional diversity across multiple trophic groups. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 117(3), 1573-1579. <https://doi.org/10.1073/pnas.1910023117>
- Le Provost, G., Badenhauer, I., Violle, C., Requier, F., D'Ottavio, M., Roncoroni, M., Gross, L., & Gross, N. (2021). Grassland-to-crop conversion in agricultural landscapes has lasting impact on the trait diversity of bees. *Landscape Ecology*, 36(1), 281-295. <https://doi.org/10.1007/s10980-020-01141-2>
- Le Provost, G., Thiele, J., Westphal, C., Penone, C., Allan, E., Neyret, M., van der Plas, F., Ayasse, M., Bardgett, R. D., Birkhofer, K., Boch, S., Bonkowski, M., Buscot, F., Feldhaar, H., Gaulton, R., Goldmann, K., Gossner, M. M., Klaus, V. H., Kleinebecker, T., ... Manning, P. (2021). Contrasting responses of above- and belowground diversity to multiple components of land-use intensity. *Nature Communications*, 12(1), Article 1. <https://doi.org/10.1038/s41467-021-23931-1>
- Lenoir, J., Gégout, J. C., Marquet, P. A., De Ruffray, P., & Brisse, H. (2008). A

- Significant Upward Shift in Plant Species Optimum Elevation During the 20th Century. *Science*, 320(5884), 1768-1771. <https://doi.org/10.1126/science.1156831>
- Lenton, T. M. (2013). Environmental Tipping Points. *Annual Review of Environment and Resources*, 38(1), 1-29. <https://doi.org/10.1146/annurev-environ-102511-084654>
- Lessard, J.-P., Belmaker, J., Myers, J. A., Chase, J. M., & Rahbek, C. (2012). Inferring local ecological processes amid species pool influences. *Trends in Ecology & Evolution*, 27(11), 600-607. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2012.07.006>
- Lewińska, K. E., Ives, A. R., Morrow, C. J., Rogova, N., Yin, H., Elsen, P. R., De Beurs, K., Hostert, P., & Radeloff, V. C. (2023). Beyond "greening" and "browning": Trends in grassland ground cover fractions across Eurasia that account for spatial and temporal autocorrelation. *Global Change Biology*, 29(16), 4620-4637. <https://doi.org/10.1111/gcb.16800>
- Liu, H., Hou, L., Kang, N., Nan, Z., & Huang, J. (2022). The economic value of grassland ecosystem services: A global meta-analysis. *Grassland Research*, 1(1), 63-74. <https://doi.org/10.1002/glr2.12012>
- Longaretti, P.-Y. (2013). 10. Changements globaux. In A. Euzen, L. Eymard, & F. Gaill (Éds.), *Le développement durable à découvert* (p. 40-41). CNRS Éditions. <https://doi.org/10.4000/books.editions-cnrs.10583>
- Loreau, M., & De Mazancourt, C. (2013). Biodiversity and ecosystem stability: A synthesis of underlying mechanisms. *Ecology Letters*, 16(s1), 106-115. <https://doi.org/10.1111/ele.12073>
- Luna, D. A., Pottier, J., & Picon-Cochard, C. (2023). Variability and drivers of grassland sensitivity to drought at different timescales using satellite image time series. *Agricultural and Forest Meteorology*, 331, 109325. <https://doi.org/10.1016/j.agrformet.2023.109325>
- Maestre, F. T., Le Bagousse-Pinguet, Y., Delgado-Baquerizo, M., Eldridge, D. J., Saiz, H., Berdugo, M., Gozalo, B., Ochoa, V., Guirado, E., & García-Gómez, M. (2022). Grazing and ecosystem service delivery in global drylands. *Science*, 378(6622), 915-920.
- Manning, P., Van Der Plas, F., Soliveres, S., Allan, E., Maestre, F. T., Mace, G., Whittingham, M. J., & Fischer, M. (2018). Redefining ecosystem multifunctionality. *Nature Ecology & Evolution*, 2(3), 427-436. <https://doi.org/10.1038/s41559-017-0461-7>
- Millennium Ecosystem Assessment. (2005). Ecosystems and Human Well-being: Synthesis. *Island Press, Washington, DC*. <http://www.millenniumassessment.org/documents/document.356.aspx.pdf>
- Muraina, T. O., Xu, C., Yu, Q., Yang, Y., Jing, M., Jia, X., Jaman, Md. S., Dam, Q., Knapp, A. K., Collins, S. L., Luo, Y., Luo, W., Zuo, X., Xin, X., Han, X., & Smith, M. D. (2021). Species asynchrony stabilises productivity under extreme drought across Northern China grasslands. *Journal of Ecology*, 109(4), 1665-1675. <https://doi.org/10.1111/1365-2745.13587>
- Naeem, S. (2002). Disentangling the Impacts of Diversity on Ecosystem Functioning in Combinatorial Experiments. *Ecology*, 83(10), 2925-2935. [https://doi.org/10.1890/0012-9658\(2002\)083\[2925:DTIODO\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/0012-9658(2002)083[2925:DTIODO]2.0.CO;2)
- Newbold, T., Hudson, L. N., Arnell, A. P., Contu, S., De Palma, A., Ferrier, S., Hill, S. L. L., Hoskins, A. J., Lysenko, I., Phillips, H. R. P., Burton, V. J., Chng, C. W. T., Emerson, S., Gao, D., Pask-Hale, G., Hutton, J., Jung, M., Sanchez-Ortiz, K., Simmons, B. I., ... Purvis, A. (2016). Has land use pushed terrestrial biodiversity beyond the planetary boundary? A global assessment. *Science*, 353(6296), 288-291. <https://doi.org/10.1126/science.aaf2201>
- Orbán, I., Ónodi, G., & Kröel-Dulay, G. (2023). The role of drought, disturbance, and seed dispersal in dominance shifts in a temperate grassland. *Journal of Vegetation Science*, 34(4), e13199. <https://doi.org/10.1111/jvs.13199>
- Petermann, J. S., & Buzhdygan, O. Y. (2021). Grassland biodiversity. *Current Biology*, 31(19), R1195-R1201. <https://doi.org/10.1016/j.cub.2021.06.060>
- Peukert, S., Griffith, B. A., Murray, P. J., Macleod, C. J. A., & Brazier, R. E. (2014). Intensive Management in Grasslands Causes Diffuse Water Pollution at the Farm Scale. *Journal of Environmental Quality*, 43(6), 2009-2023. <https://doi.org/10.2134/jeq2014.04.0193>
- Plantureux, S., Peeters, A., & McCracken, D. (2005). Biodiversity in intensive grasslands: Effect of management, improvement and challenges. *Agronomy Research*, 3(2), 153-164.
- Plantureux, S., Pottier, E., & Carrère, P. (2012). La prairie permanente: Nouveaux enjeux, nouvelles définitions?
- Scheper, J., Badenhausser, I., Kantelhardt, J., Kirchweyer, S., Bartomeus, I., Bretagnolle, V., Clough, Y., Gross, N., Raemakers, I., Vilà, M., Zaragoza-Trello, C., & Kleijn, D. (2023). Biodiversity and pollination benefits trade off against profit in an intensive farming system. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 120(28), e2212124120. <https://doi.org/10.1073/pnas.2212124120>
- Schils, R. L. M., Bufer, C., Rhymer, C. M., Francksen, R. M., Klaus, V. H., Abdalla, M., Milazzo, F., Lellei-Kovács, E., Berge, H. T., Bertora, C., Chodkiewicz, A., Dămătircă, C., Feigenwinter, I., Fernández-Rebollo, P., Ghiasi, S., Hejduk, S., Hiron, M., Janicka, M., Pellaton, R., ... Price, J. P. N. (2022). Permanent grasslands in Europe: Land use change and intensification decrease their multifunctionality. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 330, 107891. <https://doi.org/10.1016/j.agee.2022.107891>
- Sirami, C., Gross, N., Baillod, A. B., Bertrand, C., Carrié, R., Hass, A., Henckel, L., Miguët, P., Vuillot, C., Alignier, A., Girard, J., Batáry, P., Clough, Y., Violle, C., Giralt, D., Bota, G., Badenhausser, I., Lefebvre, G., Gauffre, B., ... Fahrig, L. (2019). Increasing crop heterogeneity enhances multitrophic diversity across agricultural regions. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 116(33), 16442-16447. <https://doi.org/10.1073/pnas.1906419116>
- Socher, S. A., Prati, D., Boch, S., Müller, J., Baumbach, H., Gockel, S., Hemp, A., Schöning, I., Wells, K., Buscot, F., Kalko, E. K. V., Linsenmair, K. E., Schulze, E.-D., Weisser, W. W., & Fischer, M. (2013). Interacting effects of fertilization, mowing and grazing on plant species diversity of 1500 grasslands in Germany differ between regions. *Basic and Applied Ecology*, 14(2), 126-136. <https://doi.org/10.1016/j.baae.2012.12.003>
- Steinbauer, K., Lamprecht, A., Winkler, M., Di Cecco, V., Fasching, V., Ghosn, D., Maringer, A., Remoundou, I., Suen, M., Stanisci, A., Venn, S., & Pauli, H. (2022). Recent changes in high-mountain plant community functional composition in contrasting climate regimes. *Science of The Total Environment*, 829, 154541. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2022.154541>
- Taubert, F., Frank, K., & Huth, A. (2012). A review of grassland models in the bio-fuel context. *Ecological Modelling*, 245, 84-93. <https://doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2012.04.007>
- Tilman, D. (1985). The Resource-Ratio Hypothesis of Plant Succession. *The American Naturalist*, 125(6), 827-852. <https://doi.org/10.1086/284382>
- Tylianakis, J. M., Didham, R. K., Bascompte, J., & Wardle, D. A. (2008). Global change and species interactions in terrestrial ecosystems. *Ecology Letters*, 11(12), 1351-1363. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2008.01250.x>
- Van Meerbeek, K., Jucker, T., & Svenning, J. (2021). Unifying the concepts of stability and resilience in ecology. *Journal of Ecology*, 109(9), 3114-3132. <https://doi.org/10.1111/1365-2745.13651>
- Violle, C., Navas, M., Vile, D., Kazakou, E., Fortunel, C., Hummel, I., & Garnier, E. (2007). Let the concept of trait be functional! *Oikos*, 116(5), 882-892. <https://doi.org/10.1111/j.0030-1299.2007.15559.x>
- Vogel, A., Scherer-Lorenzen, M., & Weigelt, A. (2012). Grassland Resistance and Resilience after Drought Depends on Management Intensity and Species Richness. *PLoS ONE*, 7(5), e36992. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0036992>
- Wilson, J. B., Peet, R. K., Dengler, J., & Pärtel, M. (2012). Plant species richness: The world records. *Journal of Vegetation Science*, 23(4), 796-802. <https://doi.org/10.1111/j.1654-1103.2012.01400.x>
- Zobel, M. (1997). The relative role of species pools in determining plant species richness. An alternative explanation of species coexistence? *Trends in ecology & evolution*, 12, 266-269. [https://doi.org/10.1016/S0169-5347\(97\)01096-3](https://doi.org/10.1016/S0169-5347(97)01096-3)