

Diversité de la composition fonctionnelle de la végétation au sein d'une prairie et entre prairies : caractérisation et analyse dans des élevages herbagers

M. Duru, J.-P. Theau, L. Hossard, G. Martin, P. Cruz

Les services rendus par les prairies permanentes sont mal connus de telle sorte qu'il est difficile d'analyser leur rôle dans les élevages herbagers. Une méthode est ici proposée pour examiner les relations entre les facteurs du milieu, les pratiques et la valeur d'usage des prairies à l'échelle du système fourrager.

RÉSUMÉ

La méthode est basée sur les contributions respectives de 5 types fonctionnels de graminées (TFG : A, B, b, C, D) à la végétation prairiale, et plus particulièrement sur la proportion des types A+B qui s'avère être un indicateur synthétique de la productivité des prairies. Ce mode de caractérisation des prairies a été mis en œuvre dans 8 élevages de l'Aubrac. L'analyse de la proportion de TFG A+B aux échelles de la parcelle et du système fourrager permet de mesurer le degré de spécialisation des végétations au sein d'une prairie (et selon son usage) et entre prairies, puis d'identifier et d'analyser les facteurs qui conditionnent cette diversité. Certains élevages présentent un faible contraste entre parcelles affectées à des usages différents mais une forte diversité intraparcellaire ; à l'opposé, d'autres élevages présentent de forts contrastes entre parcelles d'usages différents mais une faible diversité intraparcellaire.

SUMMARY

Diversity of plant functional group composition within a single grassland and among different grasslands: characterization and analysis in grass-based livestock farming systems

The method below helps analyze the function of perennial grassland in grass-based livestock farming systems by studying the relationship between environmental factors, farming practices and use value of grassland within the forage system. This method, based on the functional analysis of grassland, evaluates the individual contribution of 5 types of grasses (GFTs). Types A+B ratio appears to be a synthetic indicator of grassland productivity. Implementation in 8 livestock farms in the area of Aubrac showed that GFT A+B ratio, whether considered on a local (parcel of land) or global scale (forage system) made it possible to determine plant specialization levels within a single grassland field and among different grassland fields, as well as help identify and analyze the factors responsible for stimulating diversity. Different results were observed: on the one hand, minor differences between the different parcels (intended for different uses) but with a significant diversity within the parcels themselves, and on the other hand significant differences between the parcels but with only a low diversity within the parcels themselves.

Les systèmes fourragers basés sur les prairies permanentes sont difficiles à analyser compte tenu d'un manque d'outils permettant d'établir des relations génériques entre la végétation, sa valeur d'usage agricole et sa réponse aux caractéristiques du milieu et des pratiques. La caractérisation fonctionnelle de la végétation sur la base d'attributs qui sont des marqueurs du fonctionnement des espèces permet de lever les insuffisances de méthodes basées uniquement sur la composition botanique (LAVOREL *et al.*, 2008).

Schématiquement, au niveau des espèces, **deux grandes stratégies peuvent être distinguées** : l'une rassemble des espèces à croissance lente et à renouvellement lent des organes (stratégie de conservation des ressources) ; l'autre, des espèces à croissance rapide et à renouvellement rapide des organes (stratégie de capture des ressources). Ces stratégies sont caractérisables par la teneur en matière sèche des limbes saturés en eau (TMS), respectivement faible et élevée. La stratégie de conservation de ressources correspond à l'adaptation à des stress élevés

AUTEURS

UMR1248 INRA-ENSAT, Chemin de Borde Rouge, BP 52627, F-31326 Castanet Tolosan ; mduru@toulouse.inra.fr

MOTS CLÉS : Biodiversité, chargement animal, composition fonctionnelle, facteur milieu, fertilisation azotée, graminée, méthode d'estimation, mode d'exploitation, prairie permanente, pratiques de gestion des prairies, production fourragère, système fourrager, valeur d'usage des prairies, végétation.

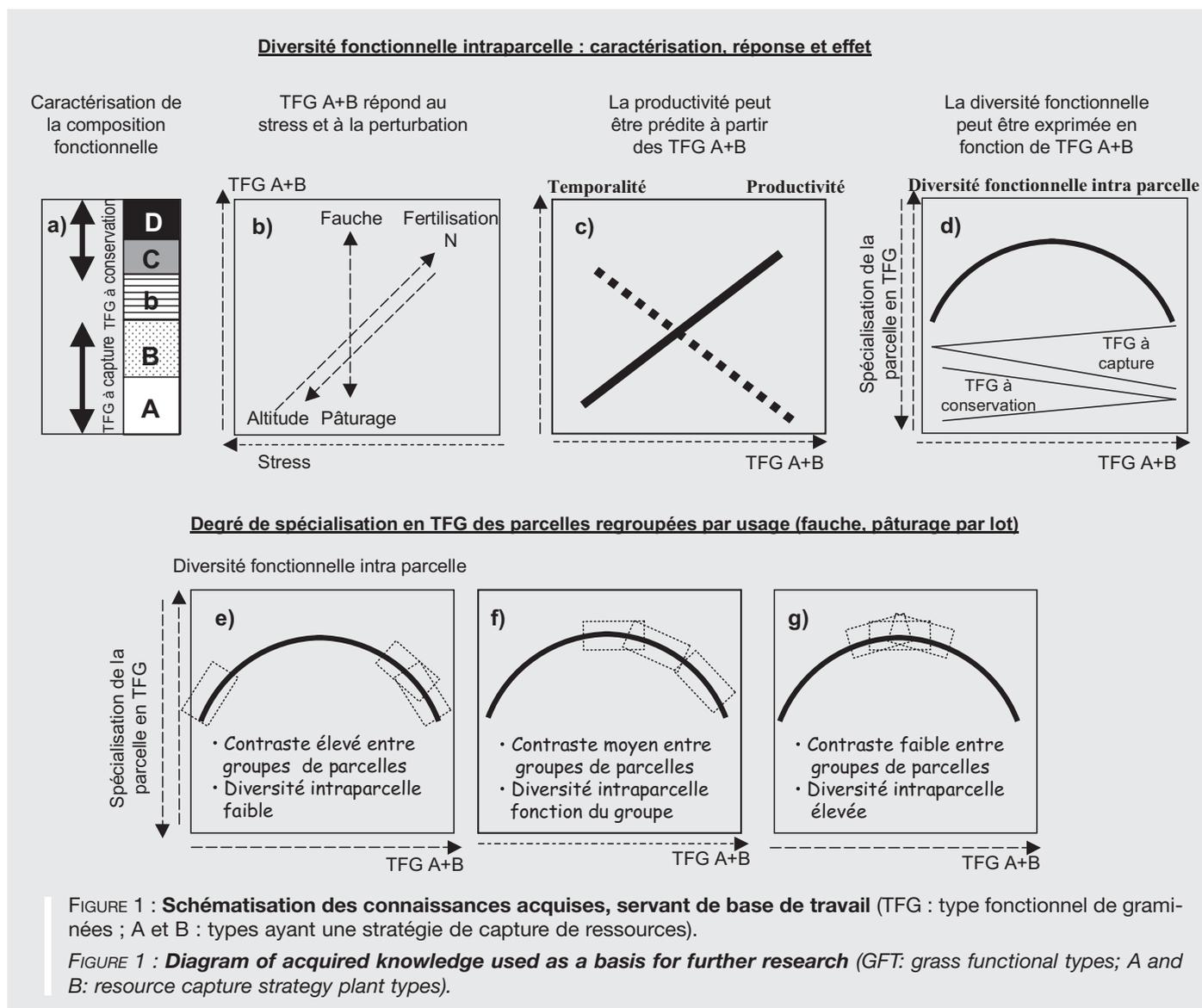
KEY-WORDS : Biodiversity, environmental factor, estimation method, forage production, forage system, functional composition, grass, nitrogen fertilisation, pasture management practices, permanent pasture, stocking rate, type of management, utilization value of grasslands, vegetation.

RÉFÉRENCE DE L'ARTICLE : Duru M., Theau J.-P., Hossard L., Martin G., Cruz P. (2011) : "Diversité de la composition fonctionnelle de la végétation au sein d'une prairie et entre prairies : caractérisation et analyse dans des élevages herbagers", *Fourrages*, 205, 61-73.

(limitation des ressources minérales) et est favorisée par de faibles températures et par des variations de hauteur du couvert modérées au cours de l'année (récolte de type pâture considérée comme une faible perturbation). La stratégie de capture de ressources correspond à l'adaptation à des stress modérés (peu de limitation des ressources minérales), et est aussi favorisée par des températures plus élevées et par de fortes variations de hauteur du couvert au cours de l'année (récolte de type fauche considérée comme une perturbation élevée) (MARTIN *et al.*, 2008 ; DURU *et al.*, 2010a). Nous avons en outre établi des relations génériques entre la TMS des graminées pondérée par leur abondance et la productivité des prairies, ainsi qu'avec la digestibilité de l'herbe, et entre la distribution de la TMS au sein d'une prairie et la souplesse d'utilisation (ANSQUER *et al.*, 2009). Ces relations ont été précisées en tenant compte des dicotylédones (DURU *et al.*, 2010b).

En vue de simplifier et d'affiner la méthode de caractérisation de la diversité des végétations, **38 graminées ont été classées en 5 types fonctionnels** (TFG A, B, b, C et D ; annexe 1) selon que les espèces correspondantes ont une **stratégie** marquée de **capture**

(A) ou de **conservation de ressources** (D). A ces stratégies sont associées différentes caractéristiques : les espèces à stratégie de conservation des ressources présentent une plus faible digestibilité des tissus au stade feuillu, une durée de vie des feuilles plus longue et une réalisation plus tardive des stades phénologiques par rapport aux espèces à stratégie de capture des ressources (CRUZ *et al.*, 2010). Cette tardivité dans la réalisation des stades est beaucoup plus marquée pour le type b que ne le laisse supposer son rang dans ce classement. **Cette méthode permet de caractériser la composition fonctionnelle par la proportion de chacun des 5 TFG** (figure 1a), à partir de laquelle peut être déterminé le **type dominant et un indice de diversité**. Elle présente l'avantage d'être plus pédagogique car basée sur des types en nombre restreint, tous associés à des espèces de graminées largement connues, plutôt que sur une valeur abstraite d'un indicateur tel que la TMS. En outre, étant multi-traits, cette méthode enrichit la caractérisation de la valeur d'usage. Néanmoins, l'utilisation de classes au détriment d'une variable continue rend moins performant l'établissement de relations avec les pratiques, le milieu et les caractéristiques de la valeur d'usage.



Le **premier objectif** de ce travail est d'**examiner à l'échelle de la parcelle si la caractérisation de la végétation par les TFG permet de définir des relations génériques** d'une part **avec la valeur d'usage des prairies** et d'autre part **avec les caractéristiques des pratiques et du milieu**. Nous examinerons tout particulièrement si la proportion de TFG A+B (les types ayant la stratégie de capture la plus marquée) permet de rendre compte à la fois des stress et de la perturbation (figure 1b). Nous avons déjà vérifié que le pourcentage de TFG A+B est un bon indicateur de la productivité, de la précocité du départ en végétation, de la date à laquelle le maximum de biomasse sur pied est atteint, et de la digestibilité au stade feuillu (figure 1c, DURU *et al.*, 2010c). C'est pourquoi nous nous limiterons ici à l'analyse de la diversité intraprairie, en faisant l'hypothèse que la diversité est faible aux valeurs extrêmes des facteurs agronomiques (*cf.* GRIME, 1973 ; figure 1d). En effet, peu d'espèces ou de types fonctionnels sont capables de supporter des niveaux de stress élevés. En outre, en l'absence de stress, certaines espèces ou types fonctionnels très compétitifs entraînent la disparition de ceux qui sont les moins compétitifs. Ainsi, la diversité attendue est maximale pour des niveaux médians des facteurs agronomiques, qu'ils soient liés au milieu (fertilité, température...) ou aux pratiques (taux d'utilisation, fréquence d'utilisation...). En d'autres termes, la validation de cette représentation permettrait de **distinguer les prairies selon leur degré de spécialisation en types fonctionnels de graminées** qui résulte des niveaux de stress et de perturbation induits par les caractéristiques du milieu et les pratiques. L'analyse des relations entre diversité fonctionnelle et richesse spécifique permettra en outre d'évaluer si la diversité fonctionnelle est un bon estimateur de la diversité ordinaire (FLYNN *et al.*, 2009).

Le **deuxième objectif** est d'**évaluer l'intérêt de cette approche à l'échelle du système fourrager**. Nous comparerons entre élevages la composition des végétations en TFG par grand type d'usage (fauche, pâturage) et par orientation (lait *vs* viande). Ensuite, nous examinerons si la composition des végétations en TFG se traduit par des différences dans les critères de performances tels que le chargement. Enfin, nous analyserons comment varie la composition des végétations en TFG (% A+B) par élevage et type d'usage (groupe de parcelles allouées à un usage, sachant qu'un nombre limité de configurations types peut être défini *ex ante*) : faible diversité intragroupe et fort contraste entre groupes de parcelles (figure 1e), configuration inverse (figure 1g) ou intermédiaire (figure 1f). Cette analyse permettra aussi d'examiner la composante esthétique des services environnementaux associée à la coexistence de types fonctionnels présentant des différences de hauteur et de dates de réalisation des stades phénologiques (et couleur associée). Plus globalement, ces analyses permettront de fournir des éléments de compréhension sur les pratiques d'éleveurs, et les logiques qui les sous-tendent.

1. Matériel et méthodes

■ Méthode de caractérisation de la végétation par les types de graminées

Chacun des 5 types fonctionnels de graminées (TFG) possède des propriétés intrinsèques en termes de productivité, de phénologie, de hauteur et de composition des tissus (*cf.* annexe 1). Du fait de ces caractéristiques des TFG, une végétation sera d'autant plus hétérogène en termes de stades, de hauteur (et de couleur, en relation avec le stade phénologique) qu'elle sera composée d'un plus grand nombre de TFG.

Un relevé botanique peut alors être traduit en un histogramme caractérisant la composition fonctionnelle, à partir duquel deux types de critères peuvent être calculés pour estimer la valeur d'usage agricole des prairies (DURU *et al.*, 2010c).

Les pourcentages de certains TFG renseignent sur la productivité, la temporalité et la qualité. Ainsi le pourcentage de TFG A+B renseigne sur la productivité (y compris la précocité du départ en végétation) et la qualité au stade feuillu, alors que la proportion de TFG b+D renseigne sur la tardivité de la floraison. Une évaluation affinée est permise par la prise en compte de tous les TFG en pondérant leurs caractéristiques par leur abondance (DURU *et al.*, 2010c). Seule l'option simplifiée est considérée ici.

La diversité intra prairie (DIV) a été évaluée par le calcul d'un indice de Simpson sur la base des 5 TFG :

$$DIV = 1 - \sum_{i=1}^n p_i^2$$

où p_i est la proportion de chacun des 5 TFG. L'indice est maximal quand les 5 groupes sont représentés dans les mêmes proportions, et il est nul si un seul groupe est présent. Cet indice permet ainsi de rendre compte de l'hétérogénéité de la végétation en termes de hauteur et d'étalement de la floraison.

■ Le cas d'étude : en Aubrac

Les recherches ont été effectuées en Aubrac dans la partie sud du Massif central français (2,85°E, 44,68°N) sur une zone d'environ 40 km x 20 km où les prairies sont situées entre 800 et 1 200 m d'altitude, et les estives entre 1 100 et 1 400 m. Les **prairies permanentes** sont la principale ressource fourragère pour des systèmes d'élevage laitiers et allaitants. Pour les premiers, le cahier des charges de l'AOC Laguiole fixe un seuil maximal de production de lait par vache de 6 000 kg. Pour les systèmes allaitants, la production principale est le veau vendu à 9-10 mois soit environ 350 kg de poids vif pour les mâles et 310 pour les femelles. Nous avons sélectionné des exploitations différentes de par l'orientation (lait ou viande) et le chargement moyen, en faisant l'hypothèse que celles ayant le chargement le plus faible auraient la plus grande diversité de type de végétation. Nous avons

	VL1	VL2	VL3	VL4	VA1	VA2	VA3	VA4
Structure								
Surface en prairie (ha)	54	58	77	69	105	70	115	160
Nombre d'équivalent vache ⁽¹⁾ (éqv)	60	56	70	52	106	78	87	117
Chargement (éqv/ha)	1,1	1,1	1,0	0,8	1,0	1,1	0,8	0,7
Foin								
Surface fauchée/vache (ha/éqv)	0,4	0,45	0,44	0,43	0,37	0,4	0,41	0,36
Déprimage (% surface fauchée)	24	39	25	0	49	57	46	62
N fertilisation (kg N/ha)	40	31	80	120	160	73	97	69
Achat (t MS de foin/éqv)	0,8	0,5	0,3	0,4	0	0,4	0,2	0,4
Pâturage d'été								
Chargement (éqv/ha)	1,1	1,3	1,8	1,3	1,8	1,3	1,1	0,9
Pâturage de printemps								
Mise à l'herbe ⁽²⁾ (dj)	397	410	410	410	450	450	320	450
Fin du 1 ^{er} cycle ⁽²⁾ (dj)	1 100	1 150	1 000	700	600	550	430	660
Fertilisation N (kg N/ha)	14	29	46	63	15	24	0	0
Durée de la transition ⁽³⁾ (j)	27	20	7	15	20	7	10	25

1 : rapporté à une vache de 600 kg (éqv)
2 : dj : degré-jour depuis le 1^{er} février
3 : alimentation à base de pâturage et de fourrage distribué à l'étable

TABLEAU 1 : **Caractérisation des exploitations laitières (VL) et allaitantes (VA) suivies en Aubrac.**

TABLE 1 : **Characterisation of dairy (VL) and meat (VA) farms studied in Aubrac.**

choisi **8 élevages : 4 laitiers (VL) et 4 allaitants (VA)** (tableau 1).

■ Enquêtes, mesures et observations

Dans un premier temps, des **enquêtes** ont été effectuées **auprès des éleveurs** pour connaître les caractéristiques générales de l'exploitation (tableau 1) et celles des 176 parcelles observées (topographie, topologie), ainsi que les pratiques mises en œuvre (fauche, pâturage, fertilisation).

Pour caractériser les ressources en minéraux, nous avons utilisé l'**indice N d'ELLENBERG** qui caractérise chaque espèce par sa préférence d'habitat par une note variant de 1 à 9 (ELLENBERG, 1992). Des analyses réalisées sur d'autres sites ont montré que l'indice N d'ELLENBERG était le meilleur estimateur de la fertilité résultant des caractéristiques du sol et de la fertilisation (DURU *et al.*, 2010a), notamment parce qu'il intègre les effets des pratiques sur plusieurs années (SCHAFFERS et SYKORA, 2000). En outre, il a été montré que cet indice répondait aussi aux disponibilités en P et K (ERSTEN *et al.*, 1998). Pour caractériser quantitativement les modes d'exploitation, la **hauteur de la végétation** a été mesurée avec une règle graduée (BOSSUET et DURU, 1992), juste avant l'utilisation de la parcelle en fauche ou pâturage (60 mesures par parcelle).

Les valeurs extrêmes rencontrées dans les exploitations, situées entre 800 et 1 400 m d'altitude, sont de 0 et 167 kg N/ha pour la fertilisation, de 3,1 à 6,9 pour l'indice N d'ELLENBERG et de 4 à 105 cm pour la hauteur maximale du couvert.

Pour caractériser la végétation, nous avons utilisé une **méthode de relevés simplifiés** (THEAU *et al.*, 2010), adaptée de DE VRIES (DE VRIES et DE BOER, 1959). Pour chaque parcelle des 8 exploitations (n=176), nous avons suivi un transect orienté de manière à prendre en compte la diversité des végétations. Le long de celui-ci, 10 stations équidistantes de (40 cmx40 cm) ont été observées. Sur

chacune d'elles, les espèces dominantes ont été notées de 1 à 6 afin d'avoir un total pour chaque station de 6. La note 1 est utilisée pour noter les espèces présentes mais peu contributives à la biomasse (environ 17%)... et la note 6 pour 100% de la biomasse. Sur un sous-ensemble de 59 parcelles représentatives des différents modes d'exploitation (fauche, pâturage par les vaches et les génisses), **un relevé exhaustif de la composition botanique** a été effectué selon la méthode de BRAUN-BLANQUET (1928).

■ Traitement des données

La **proportion de chacun des 5 types a été analysée** à l'échelle de la parcelle en fonction des pratiques (fertilisation et mode d'exploitation) et du milieu, puis à l'échelle de l'exploitation, soit globalement pour examiner si il y a un effet du chargement ou du type de production, soit par grand type d'usage (fauche, pâturage des vaches et des génisses) pour examiner s'il y a un effet de l'élevage. Une estimation du chargement pour les parcelles fauchées a été faite en divisant la surface fauchée par le nombre d'équivalent vache rapportée à la durée d'utilisation des fourrages conservés. Les **analyses de variance faites à l'échelle de la parcelle** ont porté sur l'ensemble des parcelles, puis elles ont été faites séparément pour les parcelles fauchées et pâturées dans la mesure où un même niveau de fertilisation est susceptible de se traduire par des disponibilités supérieures en nutriments pour le pâturage compte tenu des restitutions. L'altitude des parcelles a été retenue comme un indicateur de la température et traitée comme covariable. L'exposition des parcelles n'a pas été considérée faute de méthodes qui permettent d'en tenir compte de manière quantitative. Pour affiner l'analyse, des **régressions multiples pas à pas** ont été **réalisées pour étudier l'effet des caractéristiques du milieu et des pratiques**, en remplaçant le niveau de fertilisation azotée par l'indice N d'ELLENBERG et le mode d'exploitation par la hauteur du couvert avant utilisation

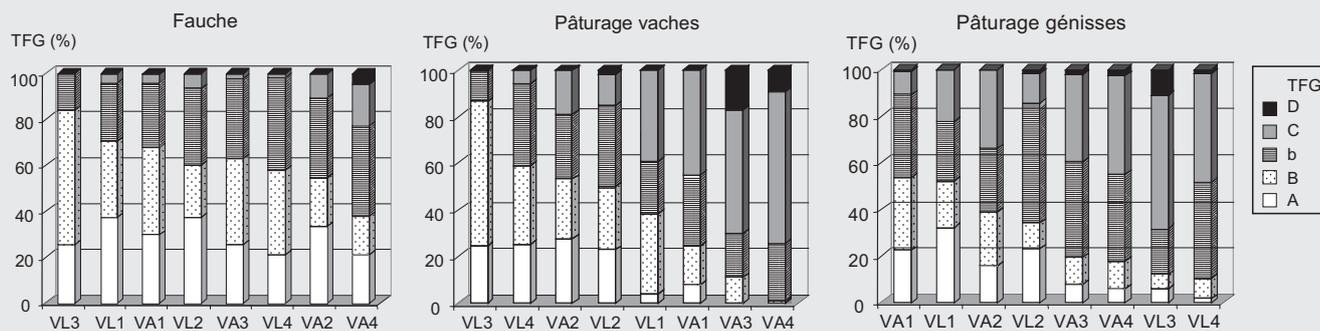


FIGURE 2 : Contribution moyenne de chaque type fonctionnel de graminées (TFG) pour les 3 types d'usage, par élevage (les élevages sont classés par valeur décroissante du TFG A+B).

FIGURE 2 : Mean contribution per type of grass (GFT) for the 3 main land uses, and for each farm (farms ranked in decreasing order of GFT A+B).

et la date de première utilisation exprimée en somme de températures depuis le premier février. Enfin, la proportion de TFG A+B a été étudiée en tant que telle en fonction des variables mentionnées ci-dessus, dans la mesure où c'est la variable la plus synthétique pour estimer les composantes de la valeur d'usage agricole (DURU *et al.*, 2010b et c). Cette analyse a été faite en considérant les parcelles d'abord individuellement, puis en les agrégeant par usage (fauche et pâturage) et par exploitation.

La **diversité fonctionnelle** a été examinée en considérant toutes les parcelles, puis en comparant la valeur moyenne des parcelles regroupées en fonction des trois usages principaux (fauche, pâturage des vaches et pâturage des génisses). La relation avec la diversité spécifique a été examinée.

2. Résultats

■ Caractérisation de la composition fonctionnelle à l'échelle de l'élevage et par grand type d'usage des prairies

La proportion de chacun des 5 TFG est très variable selon les parcelles ; elle varie de 0 à 96, 97, 80, 75 et 28% respectivement pour A, B, b, C et D. Sa représentation pour chacun des élevages par grand type d'utilisation (fauche, pâturage des vaches et des génisses) (figure 2a, b, c) montre que le nombre de TFG le plus fréquemment observé est de 4. Il varie de 3 pour la fauche (VL3 et VL4) et pour le pâturage des vaches (VL3 et VA4) à 5 pour la fauche (VA4), le pâturage des vaches (VA3, VA4) et des génisses (VL3). Cette représentation permet en outre de distinguer les élevages et types d'utilisation où il n'y a que des TFG à stratégie de capture (fauche et pâture vache de VL3) ou à conservation (pâturage des vaches de VA4 et des génisses de VL4). Sur la base des caractéristiques des TFG pour la hauteur et la date de floraison (*cf.* annexe 2), cette caractérisation qualitative permet aussi d'évaluer le degré d'hétérogénéité de la végétation en termes de

structure (association d'espèces de hauteurs différentes) et de texture (association d'espèces de couleurs différentes pour une même date du fait des décalages dans la réalisation des stades phénologiques). De cette manière, on peut s'attendre à ce que les prairies spécialisées en un nombre réduit de TFG (prairies fauchées de VL3 et pâturées par les génisses pour VL4) apparaissent beaucoup plus homogènes que celles où les 5 TFG sont représentés (pâturage des génisses en VL3).

La caractérisation de la végétation à l'échelle de l'exploitation ou par grand type d'usage montre que les exploitations se distinguent significativement pour la proportion des types B, b, C et D (tableau 2), mais qu'il n'y a ni effet de l'orientation (lait *vs* viande), ni effet du niveau d'intensification estimé par le chargement moyen (non présenté). En revanche, l'analyse par grand type d'utilisation montre des différences entre élevages, surtout pour le pâturage des génisses, un peu pour le pâturage des vaches laitières, et dans une moindre mesure pour le pâturage des vaches allaitantes et la fauche.

TFG	Composition fonctionnelle en graminées (% de chacun des 5 TFG)					Composition fonct. simplifiée (% de graminées)	
	A	B	b	C	D	A+B	G
Exploitation ⁽¹⁾		***	**	**	*	**	***
Mode d'exploitation							
- parcelles fauchées			*	*			***
- pâturage VL		***	***			***	
- pâturage VA	*		*			**	
- pâturage génisses		***	**	***	**	***	**

*, ** et *** : significatif aux seuils de 0,05, 0,01 et 0,001%
 1 : ici est testé l'effet exploitation agricole ; l'analyse de variance pour tester l'effet orientation (lait *vs* viande) ou chargement (> ou < 1 pour les exploitations laitières, ou 0,9 pour les exploitations allaitantes) ne montre aucun effet significatif

TABEAU 2 : Analyse de variance de la composition fonctionnelle par grand mode d'utilisation.

TABLE 2 : Analysis of the variance of grass functional group composition based on main land uses.

Elevage	Fauche	Pâturage des génisses	Pâturage des vaches	P
VL1	71	52	38	0,15
VL2	67	34	50	0,006
VA1	68	53	25	0,01
VA2	55	39	53	0,18
VA3	63	19	11	0,003
VA4	38	18	1	0,0002
VL3	84	12	87	0,0007
VL4	58	10	39	0,08

TABLEAU 3 : Analyse de variance de la proportion des types fonctionnels de graminées A+B pour comparer les 3 usages principaux des prairies par élevage.

TABLE 3 : Analysis of the variance of functional types A+B ratio as a means of comparing the 3 main land uses for each farm.

Le pourcentage de TFG A+B varie de 37 (± 1) à 85 (± 1) pour la fauche et le pâturage des vaches laitières, de 0 à 53 pour le pâturage des vaches allaitantes et de 10 à 53 pour le pâturage des génisses (tableau 3). La comparaison des 3 principaux usages par élevage pour le pourcentage de TFG A+B montre des résultats significatifs ($p < 0,1$) pour 6 d'entre eux (tableau 3). Ceci signifie que les différences entre parcelles d'un même usage sont généralement plus faibles qu'elles ne le sont entre parcelles ayant des usages différents (contrastes entre groupes de parcelles). Pour 4 élevages (VL1, VA1, VA3, VA4), les écarts sont les plus grands entre la fauche et le pâturage des génisses, alors que c'est entre la fauche et le pâturage des vaches pour 3 autres (VL2, VA2, VL3). L'élevage VL4 est le seul où cette proportion est similaire entre la fauche et le pâturage des vaches.

En résumé, la composition fonctionnelle des prairies varie beaucoup entre élevages et grands types d'usage, mais il n'y a pas d'effet significatif de l'orientation (lait vs viande) ni du chargement moyen (élevé vs faible). C'est pour ces raisons que les analyses suivantes sont faites à l'échelle de la parcelle et par grand type d'usage.

■ Réponse de la composition fonctionnelle aux pratiques et au milieu à l'échelle de la parcelle

L'effet du mode d'exploitation et de la fertilisation sur le pourcentage de types A et C est significatif. Ces deux facteurs considérés seuls ou en interaction ont un effet significatif sur toutes les composantes de la composition fonctionnelle, excepté pour les types b et D (tableau 4). En considérant séparément les parcelles fauchées et pâturées, on obtient des résultats similaires, excepté pour le type C où l'effet azote est très significatif au pâturage (non présenté dans cet article). Le pourcentage de types A+B ainsi que le pourcentage de graminées dépendent significativement du niveau de fertilisation azotée et du mode d'exploitation. L'altitude de la prairie considérée en covariable a un effet significatif sur les TFG, excepté pour la proportion de graminées.

Des régressions ont été établies pour analyser et quantifier l'effet des pratiques et de l'environnement (altitude) sur la composition fonctionnelle complète à l'échelle de la parcelle. Excepté le type B, les 4 autres répondent significativement à la fertilité (positivement pour A, b et négativement pour C et D) et à l'altitude (signe inverse). Concernant les composantes des modes d'exploitation, la proportion des types A et C est associée négativement à la hauteur maximale du couvert, et la proportion de type b augmente significativement avec la date de première utilisation exprimée en somme de températures (tableau 5).

L'analyse de la proportion de types A+B montre des résultats convergents à différentes échelles, en termes d'effet de facteurs (indice de fertilité d'ELLENBERG, hauteur maximale du couvert et altitude de la parcelle) et de sens de variation (tableau 6). C'est aux échelles parcelles et mode d'exploitation par élevage que les coefficients de régression sont les plus proches. L'analyse séparée par mode d'exploitation montre un effet non significatif sur la proportion de TFG A+B de l'indice N d'ELLENBERG pour la fauche, et de la hauteur du couvert pour le pâturage. Sur la base des régressions établies à l'échelle de la parcelle, on simule qu'une différence de hauteur de 50 cm (différence moyenne entre la hauteur de fauche et celle de pâturage) se traduit par une augmentation de 13% de

Mode d'exploitation	Variables	n ⁽¹⁾	Composition fonctionnelle en graminées (% de chacun des 5 TFG)					Composition fonctionnelle simplifiée (% de graminées)		
			A	B	b	C	D	A+B	G	
Prairies fauchées	Fertilisation N (kg N/ha)	149	26	29	42	26	3	0	71	81
		87	19	23	36	37	2	0	60	75
		42	30	35	27	32	6	0	62	75
Prairies pâturées	Fertilisation N (kg N/ha)	63	31	22	38	32	8	0	60	75
		33	25	21	24	36	16	1	45	70
		9	38	12	16	28	41	4	28	60
ANOVA :	Effet fertilisation		+		**	+		*	+	
Mode d'exploitation	Effet mode d'exploitation		***	*		***		***	***	
x Fertilisation	Interaction		+	+		***				
	Altitude (co variable)		***	*		***	***	***	***	

TABLEAU 4 : Composition fonctionnelle par grand mode d'utilisation des prairies, selon le niveau de fertilisation N, et résultat de l'analyse de variance.

TABLE 4 : Grass functional group composition per land use, based on nitrogen fertilization level and analysis of variance results.

1 : nombre de parcelles

+, *, ** et *** : significatif aux seuils de 0,1, 0,05, 0,01 et 0,001%

Variable	Composition fonctionnelle en graminées ⁽¹⁾				
	A	B	b	C	D
Indice N d'ELLENBERG	+ **		+ *	- ***	- ***
Hauteur maximale du couvert	- *			- ***	
Somme de températures à la première utilisation			+ *		
Altitude de la parcelle	- **		- *	+ ***	+ ***
R ²	0,27***		0,22***	0,62***	0,35***

1 : les signes + et - indiquent le sens de variation de la composition fonctionnelle en réponse à un changement de la variable

TABLEAU 5 : Analyse de variance de la composition fonctionnelle pour les variables des pratiques et de l'environnement.

TABLE 5 : Analysis of variance of grass functional group composition based on the variable factors of farming practices and environmental conditions.

Variables	Toutes parcelles (n=169)	Parcelles fauchées (n=82)	Parcelles pâturées (n=87)	Mode d'exploitation ⁽¹⁾ (n=16)
Indice N d'ELLENBERG	15***	7,1	10,2**	20,8**
Hauteur du couvert (cm)	0,26***	0,52**	0,06	0,22**
Altitude de la parcelle (m)	-0,057***	-0,06	-0,03*	-0,06**
R ²	0,59***	0,18***	0,32***	0,93***

1 : 1 pour le pâturage, 2 pour la fauche

TABLE 6 : Analyse de régression de la proportion de type A+B en fonction de l'indice N d'Ellenberg, de la hauteur du couvert et de l'altitude, pour les parcelles considérées individuellement ou agrégées au niveau de l'exploitation (dernière colonne).

TABLE 6 : Regression analysis of grass functional types A+B ratio based on the Ellenberg N Index, canopy height and altitude, for individual and aggregated plots on a farm scale (last column).

TFG A+B ; une différence de 0,2 de l'indice N d'ELLENBERG (différence entre les parcelles pâturées recevant respectivement moins et plus de 40 kg N/ha) se traduit par une augmentation de 12% de TFG A+B ; et une différence d'altitude de 200 m (différence fréquemment constatée au sein d'une exploitation hors estive) se traduit par un diminution de 11,4 de TFG A+B.

La composition fonctionnelle estimée synthétiquement par le pourcentage de types A+B dépend de facteurs du milieu non modifiables (altitude et pour partie fertilité) **et des pratiques** (fertilisation, modes d'exploitation).

■ La diversité des types fonctionnels au sein des parcelles et entre parcelles

L'analyse des TFG A+B pour chacun des 3 principaux types d'usage montre que leur proportion est cohérente avec l'aptitude de la végétation à produire beaucoup et tôt en saison. Pour cela, nous avons considéré le chargement comme un indicateur de productivité et la date de mise à l'herbe (corrigée de la date de fin de déprimage ou de distribution de foin) comme indicateur de précocité du départ en végétation (figure 3).

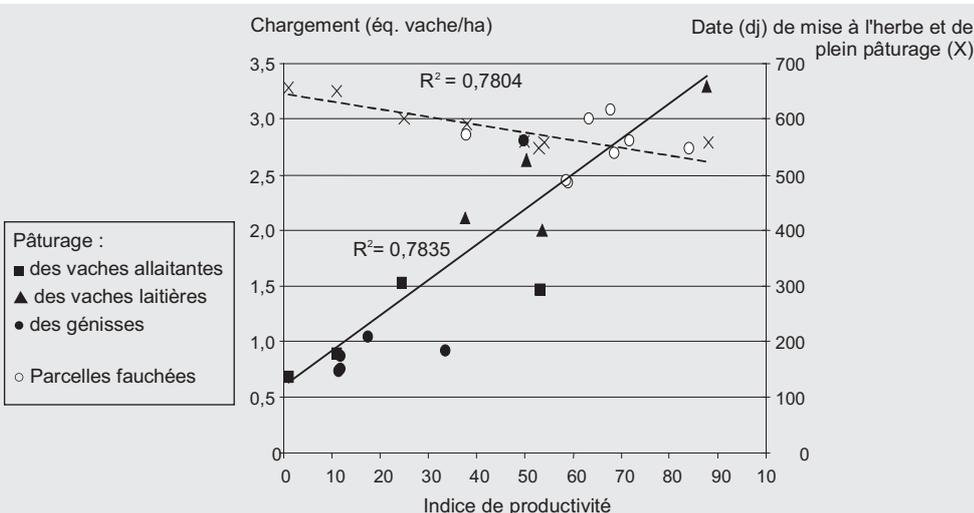


FIGURE 3 : En fonction de l'indice de productivité (proportion de TFG A+B), chargement des parcelles fauchées, pâturées par les vaches et les génisses, et date de mise à l'herbe des vaches.

FIGURE 3 : Based on the productivity index (GFT A+B ratio): stocking rate of harvested parcels, grazed by cows and heifers, plus turnout date.

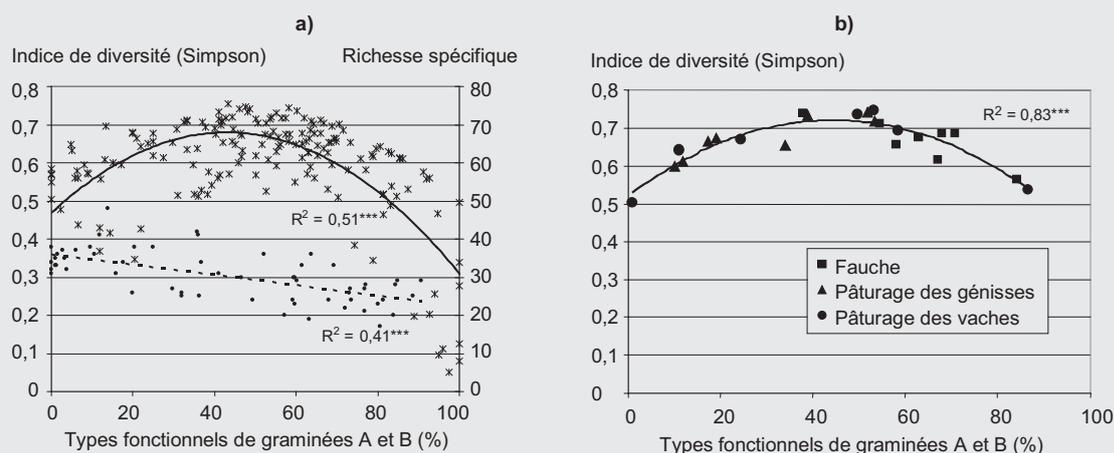


FIGURE 4 : Relation entre le pourcentage de TFG A+B et la diversité fonctionnelle (indice de Simpson, courbe en trait plein) a) pour l'ensemble des parcelles ou b) par mode d'usage principal et par exploitation ; et a) relation avec la richesse spécifique (courbe en trait pointillé).

FIGURE 4 : Correlation between GFT A+B percentage and functional diversity (Simpson index, full-line curve) for a) all parcels and b) per main land use and per farm, and a) correlation with specific diversity (dashed-line curve).

La diversité fonctionnelle au sein d'une prairie, calculée sur la base de la proportion de chacun des cinq types, dépend du pourcentage de TFG A+B. En effet, par construction, la diversité maximale est attendue pour des valeurs moyennes de TFG A+B, et minimale pour des valeurs extrêmes. On observe ainsi une relation parabolique entre la diversité fonctionnelle et le pourcentage de TFG A+B (figure 4a) ; la diversité est maximale lorsque le pourcentage de TFG A+B est d'environ 45%, que cette estimation soit faite sur la base des 176 parcelles, ou pour chacun des trois usages principaux par élevage (figure 4b). Pour les prairies fauchées, la diversité fonctionnelle décroît quand le pourcentage de TFG A+B augmente, et l'inverse est observé pour les prairies pâturées. Compte tenu de cette relation parabolique, pour tester l'hypothèse selon laquelle la diversité fonctionnelle dépend des niveaux de stress et de perturbation (figure 1d), nous avons établi deux régressions linéaires, selon que le pourcentage de TFG A+B est inférieur ou supérieur à 45%. On montre un effet significatif ($p < 0,001$) positif de la fertilisation azotée et négatif de l'altitude pour TFG A+B < 45 et des effets avec le signe contraire pour TFG A+B > 45. Pour la gamme de milieux et de pratiques observée dans cette étude, la richesse spécifique diminue linéairement avec la proportion de types A+B (figure 4a). Il n'est pas observé de maximum pour des niveaux intermédiaires de TFG A+B, comme montré ci-dessus pour la diversité fonctionnelle.

L'analyse du positionnement des exploitations dans le référentiel - indice de diversité et % TFG A+B - pour les données calculées par grand usage (figure 4b) montre qu'on observe des situations d'élevage conformes aux 3 configurations types identifiées en figure 1e, f, g (voir tableau 3 pour positionner nommément les élevages sur l'axe des abscisses) ; par exemple, pour VL1, il existe un contraste important entre groupes de parcelles mais une faible diversité intraparcelle (selon figure 1e) ; pour VA2 : contraste moyen entre groupes de parcelles et diversité

intraparcelle fonction du groupe (selon figure 1f) ; pour VA4 : contraste entre groupes de parcelles faible et diversité élevée entre parcelles (selon figure 1g). Les autres élevages présentent des situations hybrides entre ces 3 types.

D'une manière générale, les parcelles ayant un même usage ont une composition fonctionnelle semblable. Les élevages se différencient selon que les parcelles d'usages différents (fauche, pâtures des vaches et des génisses) ont des compositions voisines ou contrastées. C'est lorsque les contrastes sont les plus importants entre groupes de parcelles ayant un même usage que les types fonctionnels sont les plus spécialisés à l'échelle de la parcelle.

4. Discussion : intérêt et limites de la méthode

■ **La caractérisation de la composition fonctionnelle de la végétation : un moyen simple pour évaluer sa valeur d'usage et comprendre les facteurs qui la déterminent**

● **La composition fonctionnelle répond à la fois aux pratiques et au milieu**

Le remplacement de la TMS, une donnée abstraite pour la plupart des utilisateurs potentiels de la méthode (DURU et al., 2010c), par une proportion de types fonctionnels de plantes aboutit à des résultats convergents concernant la réponse de la végétation aux caractéristiques des pratiques et du milieu. On vérifie ainsi que les TFG A+B (espèces présentant la stratégie à exploitation de ressources la plus marquée) répondent positivement à la fertilisation (et la fertilité estimée par les indices d'ELLENBERG), à la fauche et négativement à

l'altitude (considérée comme un substitut de la température), tout comme nous l'avons observé pour d'autres dispositifs en considérant la TMS comme descripteur de la stratégie (MARTIN *et al.*, 2009 ; DURU *et al.*, 2010a). Une analyse de données complémentaire montre que dans notre étude l'acidité et l'humidité du sol, estimées par les indices d'ELLENBERG, n'ont pas d'effet significatif sur la composition fonctionnelle (résultats non présentés). Il semble que, pour des végétations mésophiles, ces facteurs peuvent être ignorés pour notre objectif. Mais ce ne serait pas le cas pour des objectifs environnementaux ou une gamme d'habitats plus grande que celle considérée ici (PEETERS, 2004 ; WELLSTEIN *et al.*, 2007 ; MARINI *et al.*, 2007).

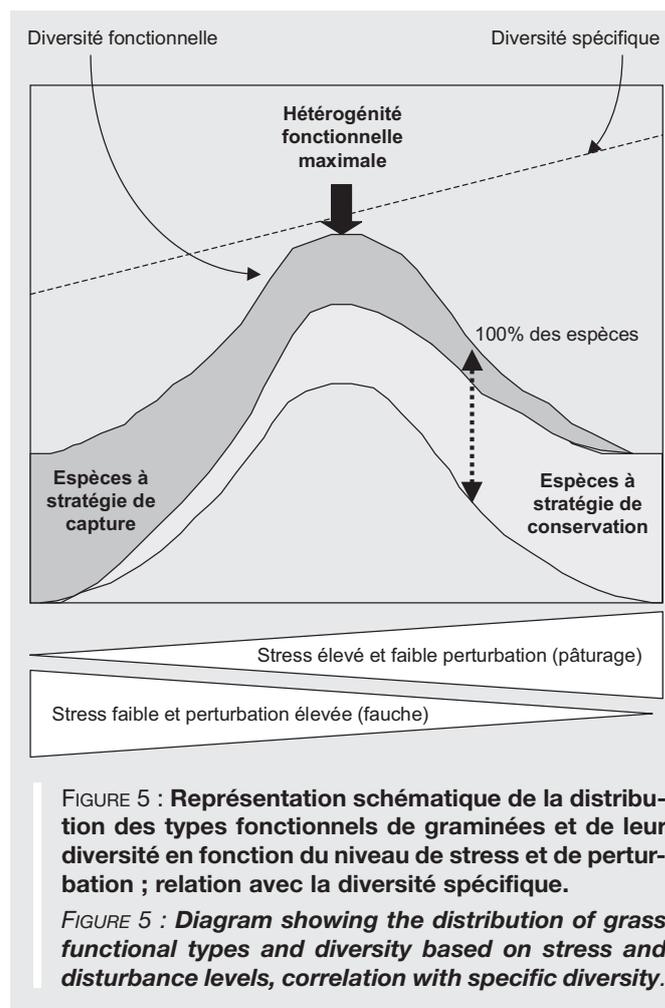
Au-delà de la caractérisation des prairies par les stratégies de plante en fonction du compromis acquisition - conservation de ressources (TFG A+B), l'examen d'autres types fonctionnels renseigne sur leur réponse à d'autres caractéristiques des pratiques que celles considérées précédemment. Ainsi, le TFG b augmente avec la date de la première utilisation (considérée comme un indicateur de fréquence d'utilisation). Ce résultat est cohérent avec la caractérisation faite de ce TFG à partir des attributs qui ont permis de le définir, à savoir une date de floraison tardive (CRUZ *et al.*, 2010).

La proportion de TFG A+B apparaît donc comme un indicateur synthétique du degré de stress (fertilité, température) **et du type de perturbation** (fauche *vs* pâturage). **Elle permet ainsi de distinguer ce qui relève des facteurs du milieu non modifiables** (la température) **ou bien des pratiques**. Ce résultat doit être validé et enrichi en tenant compte d'un plus grand nombre de situations pédoclimatiques.

• La composition fonctionnelle permet d'évaluer la valeur d'usage des prairies

Les relations par type d'usage entre proportion de TFG A+B et chargement et la date de mise à l'herbe (figure 3) sont cohérentes avec celles établies à l'échelle de la parcelle entre proportion de TFG A+B, précocité du départ en végétation et productivité (DURU *et al.*, 2010b). **La proportion de TFG A+B apparaît donc comme un indicateur synthétique et robuste de productivité et de temporalité de la production des prairies.**

L'expression de la diversité fonctionnelle en fonction de la proportion de TFG A+B montre une relation parabolique, que l'analyse porte sur toutes les parcelles ou sur leur agrégation par exploitation et type d'usage. Nous trouvons, comme observé précédemment (GROSS *et al.*, 2007), qu'un faible niveau de la diversité fonctionnelle correspond à des espèces ayant une stratégie d'acquisition (par exemple, *Lolium perenne* L. et *Dactylis glomerata* L.) ou d'espèces ayant une stratégie de conservation (par exemple, *Festuca rubra* L.). Un niveau élevé de diversité résulte de la coexistence d'espèces de chaque stratégie (figure 5). Dans la partie droite de la figure, les espèces à stratégie d'acquisition dominant en raison de l'exclusion compétitive alors que, dans la partie gauche, les espèces



tolérantes au stress peuvent exister en raison de la facilitation (MICHALET *et al.*, 2006). Ce résultat observé sur d'autres sites (DURU *et al.*, soumis) montre aussi qu'à l'échelle de la parcelle, il n'est pas possible de maximiser conjointement la souplesse d'utilisation et la productivité. Une forte diversité fonctionnelle confère une aptitude à la **souplesse d'utilisation** de ces végétations du fait d'un mélange de types ayant des phénologies et des compositions de tissus (digestibilité) différentes ; il en résulte une plus grande lenteur dans la diminution de la qualité, et des dynamiques d'accumulation de biomasse plus amorties autour du pic de biomasse. Ce type de végétation est bien adapté à des parcelles dont l'usage varie d'une année à l'autre (fonction de "soudure") dans le système fourrager ou bien pour remplir une fonction comme "de l'herbe pour offrir un repas diversifié". En outre, une diversité fonctionnelle élevée permet de mieux utiliser les ressources (nutriments, eau, lumière) dans la mesure où la végétation combine des types de plantes ayant des spécificités pour l'acquisition et l'utilisation de ces ressources (FORNARA et TILMAN, 2009).

A la différence de la composition fonctionnelle, la richesse spécifique, indicateur de diversité patrimoniale, n'atteint pas son maximum pour la gamme de variation des facteurs considérés. Il y a bien convergence dans le sens de variation des deux types de diversité pour les milieux les plus riches ou les plus perturbés (fauche),

mais les dynamiques sont inverses pour les milieux les plus pauvres et les moins perturbés comme observé par FLYNN *et al.* (2009). Ceci montre qu'il n'y a pas nécessairement recouvrement entre les pratiques pour tous les composants de la valeur d'usage.

Compte tenu des fortes spécificités des TFG pour les dates de floraison et les hauteurs (*cf.* annexe 2), il est attendu un niveau d'hétérogénéité de structure (hauteur) et de couleur (en relation avec l'importance des tissus sénescents et des organes reproducteurs mûrs) élevé lorsque la diversité fonctionnelle est la plus grande.

La composition fonctionnelle permet d'évaluer plusieurs composants de la valeur d'usage agricole ; l'évaluation plus complète des services environnementaux nécessiterait de prendre en compte les dicotylédones de manière détaillée.

■ La caractérisation de la composition fonctionnelle au niveau du système fourrager permet d'analyser l'assemblage des parcelles

Des études récentes soulignent que l'hétérogénéité de l'habitat à plusieurs échelles spatiales (parcelle, exploitation, paysage) est bénéfique à la biodiversité en fournissant une diversité d'organismes capables d'exploiter ces habitats (BENTON *et al.*, 2003). Pour les prairies, la plupart des études sont réalisées aux échelles de la parcelle ou du paysage. Rares sont celles effectuées à l'échelle de la ferme (*p. ex.* FARRUGGIA *et al.*, 2006). A cette échelle, nous avons montré que la diversité dépend d'abord des usages (fauche *vs* pâture) et de la fertilité, et qu'au niveau de chaque mode d'exploitation la diversité dépendait des composants du mode d'exploitation (hauteur du couvert, date d'utilisation). Ce résultat est en accord avec d'autres études montrant aussi que le maintien d'une diversité végétale dans le paysage nécessite une grande diversité de types d'utilisation des parcelles intra et interexploitations (RUDMANN-MAURE *et al.*, 2008 ; DAHMS *et al.*, 2010). Nous examinons ci-dessous en quoi la caractérisation des TFG apporte un regard neuf sur les contraintes pesant sur les pratiques agricoles dans une exploitation et sur les fonctions des prairies.

● Un nouveau regard sur les relations composition x fonctions des prairies dans des élevages

Comme WHITE *et al.* (2004) l'ont suggéré, nous constatons que les éleveurs peuvent tirer profit de la diversité fonctionnelle. Cette analyse peut être faite à 3 niveaux : diversité intraparcellaire, diversité entre parcelles ayant un même usage et diversité entre parcelles d'usages différents. Nous nous limiterons aux premier et troisième types dans la mesure où la diversité entre parcelles ayant un même usage est la plus faible.

Dans cette étude, nous n'avons pas été en mesure d'évaluer le sens qu'avait pour les éleveurs une forte diversité fonctionnelle à l'échelle de la parcelle ; autrement

dit, il faudrait des études complémentaires pour évaluer si l'aptitude à la souplesse d'utilisation que confère une végétation à forte diversité fonctionnelle est perçue et exploitée. Cependant, les données recueillies nous permettent de discuter de la diversité entre groupes de parcelles d'usages différents (MCINTYRE et LAVOREL, 2007). Une diversité de configurations telle que résumée sur la figure 1g est observée entre élevages. Ainsi, cette méthode de catégorisation des prairies met en évidence une grande diversité de façons de produire, que ce soit pour la réalisation de stock ou le pâturage. Elle permet d'établir un lien explicite entre les types de végétation et les fonctions observées ou attendues dans un système fourrager. Par exemple, "produire du lait au pâturage quand la production est plafonnée à 6 000 kg par an" peut être assuré avec moins de 40% de TFG A+B (VL1), mais nécessite du déprimage pour compenser un retard de départ en végétation, ainsi qu'un chargement plus faible par rapport à un type A (VL3). En revanche, avoir 50% de TFG A+B pour faire pâturer des vaches allaitantes (VA2) ou des génisses (VA1, VL1) n'est pas justifié sauf à être contraint par la surface disponible impliquant un chargement élevé. Dans des régions non sujettes à l'enneigement hivernal, des végétations de types C et D à forte durée de vie des feuilles (*cf.* annexe 3) sont adaptées à une fonction du type "de l'herbe tard dans l'année pour des animaux peu exigeants", surtout si ce sont des parcelles portantes en cas d'excès d'eau.

● Les contraintes de milieu structurent la diversité des prairies à l'échelle de l'exploitation

En zones défavorisées, de nombreuses contraintes sont dues à la topographie et à la topologie (ANDRIEU *et al.*, 2007 ; MARTIN *et al.*, 2009). Toutefois, l'impact de ces contraintes dépend beaucoup de l'exploitation. Certaines caractéristiques clés semblent déterminer la distribution des TFG à cette échelle. Il s'agit de :

- la part de parcelles situées à proximité des bâtiments d'élevage ; cette caractéristique influe sur le chargement au pâturage, au moins pour les vaches laitières, comme observé pour d'autres systèmes d'élevage (CROS *et al.*, 2001). De cette manière, VL3, qui a moins de surfaces à pâturer à proximité de l'étable, a une proportion de TFG A+B et un chargement plus élevés que VL4 (3,29 *vs* 2 éqv/ha) ;

- la disponibilité en pâturages d'été (estive principalement) pour les animaux ayant une exigence alimentaire faible (vaches taries, génisses de remplacement), car ces surfaces, généralement non fertilisées, élargissent la gamme des TFG rencontrés au niveau des exploitations. Ainsi, les élevages laitiers VL3 et VL4 ont, en comparaison de VL1 et VL2, la possibilité d'utiliser les pâturages d'été qui habituellement ne reçoivent jamais d'engrais ;

- la topographie : les effets de la pente sur l'utilisation des terres ne sont pas considérés ici, bien qu'il ait été montré par ailleurs qu'ils peuvent être considérables (MOTTET *et al.*, 2006) ;

- les équipements de récolte modernes, en permettant de s'affranchir de mauvaises conditions météorologiques, raccourcissent la durée des chantiers et, par là, la gamme des végétations observées (BENTON *et al.*, 2003). On note effectivement une faible variabilité de composition fonctionnelle entre parcelles fauchées, excepté pour VA4 qui fauche aussi des estives.

En résumé, **les contraintes sur les ressources** (proximité des parcelles), **ainsi que les opportunités** (estives) **participent largement à structurer la diversité des végétations à l'échelle de l'exploitation**. En se limitant aux surfaces fauchées et pâturées par les vaches, on observe que certaines exploitations ont des profils de TFG similaires entre les 2 soles (VL2, 3, 4 et VA2), alors que ces profils sont très différents pour les autres élevages (figure 2). Le premier type de configuration signifie que les usages des parcelles pourraient être interchangeables en cas de besoin. Cette interchangeabilité ne serait possible dans le second type de configuration qu'à certaines conditions (déprimage...).

Conclusion

La prédiction de la valeur d'usage des prairies à partir de la caractérisation de la composition fonctionnelle est, en l'état des connaissances, **possible avec une bonne précision**. Néanmoins, ces résultats seraient à enrichir par une prise en compte plus détaillée des dicotylédones. Sur la base des résultats présentés ici, et de ceux établis précédemment (DURU *et al.*, 2010c), la proportion d'espèces qui sont le plus à stratégie de capture de ressources (A et B) permet d'estimer la productivité, la précocité du départ en végétation, ainsi que la temporalité de production et la digestibilité au stade feuillu. La proportion de chacun des types (diversité fonctionnelle) est un indicateur de souplesse d'utilisation. Elle fournit aussi quelques indications sur l'aptitude à fournir des aménités paysagères, comme l'aspect esthétique (l'hétérogénéité de structure) et la richesse en espèces.

Vouloir prédire la composition fonctionnelle et par conséquent la valeur d'usage d'une prairie à partir de la connaissance des pratiques mises en œuvre et de son milieu est prématuré à l'heure actuelle. En effet, les facteurs susceptibles d'avoir un effet sur la composition fonctionnelle ne sont pas tous bien identifiés et mesurés (régime hydrique par exemple). Afin de s'assurer du domaine de validité des relations établies entre pratiques agricoles, milieu et composition fonctionnelle des prairies, il conviendrait également de réaliser des analyses multi-sites comme initié récemment (MARTIN *et al.*, 2009). Néanmoins, il y a d'ores et déjà deux acquis. D'une part, la composition fonctionnelle répond, outre aux pratiques agricoles, aux facteurs du milieu non modifiables comme l'altitude ; d'autre part, la précision et la généricité des résultats peuvent être accrus en remplaçant dans les analyses les descripteurs primaires des pratiques et du milieu par d'autres plus proches des

processus : altitude *vs* température ; fauche-pâturage *vs* hauteur maximale du couvert (DURU *et al.*, 2010a).

La méthode proposée permet deux grands types d'application. D'une part **il est possible de mieux anticiper l'effet de changements de pratiques** : dans quel sens va varier le pourcentage de tel ou tel type fonctionnel ? Est ce que les changements seront similaires pour des prairies exploitées en fauche ou en pâturage ? Comment vont varier la diversité fonctionnelle et le niveau d'hétérogénéité ? D'autre part, il est possible d'entamer **l'examen de la correspondance entre les fonctions des prairies dans le système fourrager et la composition fonctionnelle des végétations**. La méthode permet d'examiner l'intérêt d'avoir une forte diversité fonctionnelle intraprairie accompagnée d'une faible diversité fonctionnelle interprairies ou, au contraire, d'avoir une faible diversité fonctionnelle intraprairie accompagnée d'une forte diversité fonctionnelle interprairies. **La méthode n'est donc pas prescriptive. Elle invite à l'observation et à la discussion**. Cette façon d'apprendre en observant et en discutant est un moyen d'améliorer la gestion à travers l'apprentissage par la pratique pour faire face à notre connaissance incomplète (SCHREIBER *et al.*, 2004) de l'effet des pratiques de gestion sur les types de végétation (SUDING *et al.*, 2008).

Accepté pour publication,
le 1^{er} mars 2011.

Remerciements : Ce travail a été financé par l'ANR, projet VALIDATE (*Vulnerability Assessment of Livestock and grasslands to climate change and extreme Events*, ANR-07-VULN-011) et SYSTERRA O2LA (*Organismes et Organisations Localement Adaptés*, ANR-09-STRA-09).

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

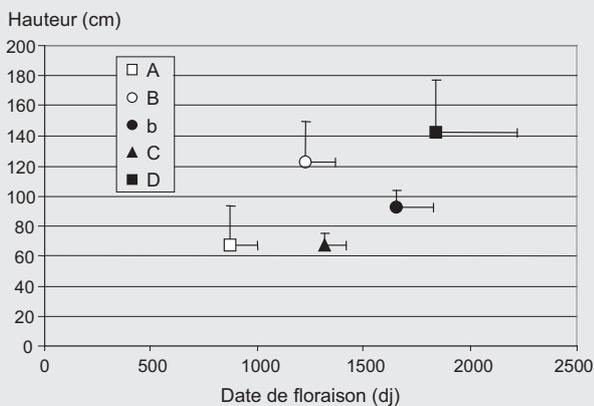
- ANDRIEU N., JOSIEN E., DURU M. (2007) : "Relationships between diversity of grassland vegetation, field characteristics and land use management practices assessed at the farm level", *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 120, 359-369.
- ANSQUER P., DURU M., THEAU J.P., CRUZ P. (2009) : "Convergence in plant traits between species within grassland communities simplifies their monitoring", *Ecological Indicators*, 9, 1020-1029.
- BENTON T.G., VICKERY J.A., WILSON J.D. (2003) : "Farmland biodiversity: is habitat heterogeneity the key? ", *Trends in Ecology & Evolution*, 18, 182-188.
- BOSSUET L., DURU M. (1992) : "Estimation de la masse d'herbe par le sward-stick", *Fourrages*, 131, 283-300.
- BRAUN-BLANQUET J. (1928) : *Pflanzensoziologie. Grundzüge der Vegetationskunde*, Biologische Studienbücher 7, Berlin, 330 p.
- CROS M.J., DURU M., PEYRE D. (2001) : "SEPATOU: simulation de conduites du pâturage - exemple des "menus" bretons", *Fourrages*, 153-165.
- CRUZ P., THEAU J.P., LECLoux E., JOUANY C., DURU M. (2010) : "Typologie fonctionnelle de graminées fourragères pérennes : une classification multitraits", *Fourrages*, 401, 11-17.
- DAHMS H., MAYR S., BIRKHOFFER K., CHAUVAT M., MELNICHNOVA E., WOLTERS V., DAUBER J. (2010) : "Contrasting diversity patterns of epigeic arthropods between grasslands of high and low agronomic potential", *Basic and Applied Ecology*, 11, 1, 6-14.

- DURU M., CRUZ P., AL HAJ KALED R., DUCOURTIEUX C., THEAU J.P. (2008) : "Relevance of plant functional types based on leaf dry matter content for assessing digestibility of native grass species and species-rich grassland communities in spring", *Agronomy Journal*, 100, 6, 1622-1630.
- DURU M., ANSQUER P., JOUANY C., THEAU J.P., CRUZ P. (2010A) : "Comparaison of methods for assessing the impact of different disturbances and nutrient conditions upon functional characteristics of grassland communities", *Ann Bot. London*, 106, 823-831.
- DURU M., CRUZ P., THEAU J.P. (2010B) : "Designing a simplified method for characterizing the agricultural value of species-rich grasslands through the functional composition of the vegetation", *Crops and pastures*, 61, 420-433.
- DURU M., CRUZ P., JOUANY C., THEAU J.P. HERB'TYPE © (2010C) : "Un nouvel outil pour évaluer les services de production fournis par les prairies permanentes", *Productions Animales* (à paraître).
- ELLENBERG H. (1952) : "Wiesen und weiden und ihre standörtliche Bewertung", *Landwirtschaftliche Pflanzensoziologie*, II. 1-143, Ulmer.
- ERSTEN A.C.D., ALKEMADE J.R.M., WASSEN M.J. (1998) : "Calibrating Ellenberg indicator values for moisture, acidity, nutrient availability and salinity in the Netherlands", *Plant Ecology*, 135, 113-124.
- FARRUGGIA A., DUMONT B., JOUVEN M., BAUMONT R., LOISEAU P. (2006) : "La diversité végétale à l'échelle de l'exploitation en fonction du chargement dans un système bovin allaitant du Massif central", *Fourrages*, 188, 477-493.
- FLYNN D.F.B., GOGOL-POKURAT M., NOGEIRE T., MOLINARI N., TRAUTMAN-RICHERS B., LIN B.B., SIMPSON N., MAYFIELD M.M., DECLERCK F. (2009) : "Loss of functional diversity under land use intensification across multiple taxa", *Ecology Letters* 12, 22-33.
- FORNARA D.A., TILMAN D. (2009) : "Ecological mechanisms associated with the positive diversity-productivity relationship in an N-limited grassland", *Ecology*, 90, 408-418.
- GRIME J.P. (1973) : "Competition and Diversity in Herbaceous Vegetation", *Nature*, 244, 310-311.
- GROSS N., SUDING K.N., LAVOREL S., ROUMET C. (2007) : "Complementarity as a mechanism of coexistence between functional groups of grasses", *Journal of Ecology*, 95, 1296-1305.
- LAVOREL S., GRIGULIS K., MCINTYRE S., WILLIAMS N.S.G., GARDEN D., DORROUGH J., BERMAN S., QUETIER F., THEBAULT A., BONIS A. (2008) : "Assessing functional diversity in the field - methodology matters!", *Functional Ecology*, 22, 134-147.
- MARINI L., SCOTTON M., KLIMEK S., ISSELSTEIN J., PECILE A. (2007) : "Effects of local factors on plant species richness and composition of Alpine meadows", *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 119, 281-288.
- MARTIN G., CRUZ P., THEAU J.P., JOUANY C., FLEURY P., GRANGER S., FAIVRE R., BALENT G., LAVOREL S., DURU M. (2008) : "A multi-site study to classify semi-natural grassland types", *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 129, 508-515.
- MCINTYRE S., LAVOREL S. (2007) : "A conceptual model of land use effects on the structure and function of herbaceous vegetation", *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 119, 11-21.
- MICHALET R., BROOKER R.W., CAVIERES L.A., KIKVIDZE Z., LORTIE C.J., PUGNAIRE F.I., VALIENTE-BANUET A., CALLAWAY R.M., RAGAN M. (2006) : "Do biotic interactions shape both sides of the humped-back model of species richness in plant communities ? ", *Ecology letters*, 9, 7, 767-773.
- MOTTET A., LADET S., COQUE N., GIBON A. (2006) : "Agricultural land-use change and its drivers in mountain landscapes: A case study in the Pyrenees", *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 114, 296-310.
- PEETERS A. (2004) : *Wild and sown grasses. Profiles of a temperate species selection: ecology, biodiversity and use*, FAO & Blackwell Publishing, Italy, 311 p.
- RUDMANN-MAURE K., WEYAND A., FISCHER M., STÖCKLIN J. (2008) : "The role of landuse and natural determinants for grassland vegetation composition in the Swiss Alps", *Basic and Applied Ecology*, 9, 94-503.
- SCHAFFERS A.P., SYKORA K.V. (2000) : "Reliability of Ellenberg indicator values for moisture, nitrogen and soil reaction: a comparison with field measurements", *J. of Vegetation Science*, 11, 225-244.
- SCHREIBER E.S., BEARLIN A.R., NICOL S.J., TODD C.R. (2004) : "Adaptive management: a synthesis of current understanding and effective application", *Ecological Management and Restoration*, 5, 177-182.
- SUDING K.N., LAVOREL S., CHAPIN III, F.S., CORNELISSEN J.H., DIAZ S., GARNIER E., GOLDBERG D.E., HOOPER D.U., JACKSON S.T., NAVAS M.L. (2008) : "Scaling environmental change through the community-level: a trait-based response-and-effect framework for plants", *Global Change Biology*, 14, 1125-1140.
- THEAU J.P., CRUZ P., FALLOUR D., JOUANY C., LECLoux E., DURU M. (2010) : "Une méthode simplifiée de relevé botanique pour une caractérisation agronomique des prairies permanentes", *Fourrages*, 201, 19-25.
- DE VRIES, DE BOER (1959) : "Methods used in botanical grassland research in the Netherlands and their application", *Herbage Abstracts*, 29, 1.
- WELLSTEIN C., OTTE A., WALDHARDT R. (2007) : "Impact of site and management on the diversity of central European mesic grassland", *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 122, 203-210.
- WHITE T.A., BARKER D.J., MOORE K.J. (2004) : "Vegetation diversity, growth, quality and decomposition in managed grasslands", *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 101, 73-84.

TFG	A	B	b	C	D
Milieu	Fertile	Fertile	Assez fertile	Peu fertile	Pauvre
Précocité	Très précoce	Précoce	Tardive	Assez précoce	Très tardive
Epiaison (dj)	700	1 000	1 400	1 100	1 600
Digestibilité au stade feuillu	Forte	Assez forte	Intermédiaire	Faible	Très faible
Principales espèces rencontrées	<i>Lolium perenne</i> <i>Holcus lanatus</i> <i>Anthoxanthum odoratum</i> <i>Alopecurus pratensis</i>	<i>Dactylis glomerata</i> <i>Arrhenatherum elatius</i> <i>Festuca pratensis</i> <i>F. arundinacea</i> <i>Poa pratense</i>	<i>Agrostis capillaris</i> <i>Poa trivialis</i> <i>Trisetum flavescens</i> <i>Holcus mollis</i> <i>Phleum pratense</i> <i>Elytrigia repens</i>	<i>Festuca rubra</i> <i>Festuca ovina</i> <i>Briza media</i> <i>Cynosurus cristatus</i>	<i>Nardus stricta</i> <i>Poa chaixii</i> <i>Deschampsia cespitosa</i>

ANNEXE 1 : Rappel des principales caractéristiques des types fonctionnels de graminées (TFG).

APPENDIX 1 : Main grass traits (GFT) within functional types.



ANNEXE 2 : Relation entre la date de floraison (degrés-jours depuis le 1^{er} février) et la hauteur maximale pour les 5 types fonctionnels de graminées.

APPENDIX 2 : Correlation between flowering date (degree-day from the 1st of February) and maximum canopy height for all 5 GFTs.

TFG	A	B	b	C	D
Indice de productivité ⁽¹⁾	1 (0,9-1,1)	0,8 (0,7-0,9)	0,6 (0,5-0,7)	0,4 (0,3-0,5)	0,2 (0,1-0,3)
Epi 10 cm (dj)	500	600	1000	900	1300
Durée de vie des feuilles (dj) et écart type	800 (127)	1000 (193)	830 (139)	1100 (271)	1200 (177)
Digestibilité au stade feuillu ⁽²⁾ (g/kg) et écart type	839 (7)	808 (28)	797 (24)	749 (21)	707 (41)

1 : d'après DURU *et al.* (2010c)

2 : digestibilité estimée par analyse de spectrométrie dans le proche infra rouge (adapté de DURU *et al.*, 2008)

ANNEXE 3 : Caractérisation des types fonctionnels de graminées (adapté de CRUZ *et al.*, 2010).

APPENDIX 3 : Characterisation of plant functional types (after CRUZ *et al.*, 2010).