

Utiliser les mélanges fourragers pour s'adapter au changement climatique : opportunités et défis

I. Litrico¹, K. Barkaoui², A. Barradas³, P. Barre¹, V. Béguier⁴, M. Birouste², P. Bristiel², D. Crespo³, C. Deléglise⁵, J.-L. Durand¹, L. Fernandez⁶, F. Gastal^{1,6}, M. Ghesquiere¹, B. Godinho³, P. Hernandez⁷, B. Julier¹, G. Louarn¹, M. Meisser⁵, E. Mosimann⁵, C. Picon-Cochard⁷, C. Roumet², F. Volaire²

Dans la perspective du changement climatique, il est nécessaire d'adapter les couverts prairiaux à des conditions hydriques limitantes. Les mélanges offrent des perspectives intéressantes mais posent des questions quant aux critères de sélection des variétés.

RÉSUMÉ

Différentes expérimentations récentes montrent la plus-value de la diversité spécifique et intraspécifique sur la production des prairies face au changement climatique et en particulier face aux épisodes de sécheresse. Mais le choix des espèces et des génotypes composant cette diversité nécessite de définir correctement les règles d'assemblage. Ces règles pourraient être basées sur des choix de traits (caractères) des espèces et des génotypes. La diversification de traits liés à des stratégies de croissance décalées dans le temps semble avoir un effet positif, contrairement aux traits racinaires. Ainsi, le choix de traits d'intérêt et de la valeur de ces traits dans les couverts prairiaux est à considérer dans les processus de sélection variétale.

SUMMARY

Using mixed-forage grasslands to deal with climate change: opportunities and challenges

In the context of climate change, grasslands will need to be populated with forage species that tolerate drought conditions. Planting forage mixtures is a possible solution, but questions remain regarding the specific varieties to use. Recently, different experiments have shown that both intra- and interspecific diversity could have a positive effect on grassland production under climate change and, more specifically, during droughts. However, to choose which species and genotypes to include, it is necessary to define the rules of assembly. These rules could be based on the choice of certain functional traits. For instance, research suggests that differences in growth-related traits among plants within the community, namely temporal differences in growth periods, have a positive effect. Defining the traits of greatest interest and their relative importance in grassland communities is a major consideration when selecting the plant varieties to include in forage mixtures.

AUTEURS

1 : URP3F - INRA, Le Chêne, RD 150, BP 86006, F-86600, Lusignan ; isabelle.litrico@lusignan.inra.fr

2 : CEFE - CNRS, Montpellier (France)

3 : FERTIPRADO, Vaiamonte (Portugal)

4 : Jouffray-Drillaud, Saint-Sauvant (France)

5 : Agroscope, Nyon (Suisse)

6 : FERLUS - INRA, Lusignan (France)

7 : UREP-INRA, Clermont Ferrand (France)

MOTS CLÉS : Association végétale, biodiversité, changement climatique, composition fonctionnelle, mélange fourrager, pérennité, prairie, sécheresse, sélection variétale, système racinaire, variabilité intraspécifique, variations saisonnières.

KEY-WORDS : Biodiversity, climatic change, cultivar breeding, drought, forage mixture, functional composition, genetic variation, grassland, persistency, plant association, root system, seasonal variations.

RÉFÉRENCE DE L'ARTICLE : Litrico I., Barkaoui K., Barradas A., Barre P., Béguier V., Birouste M., Bristiel P., Crespo D., Deléglise C., Durand J.L., Fernandez L., Gastal F., Ghesquiere M., Godinho B., Hernandez P., Julier B., Louarn G., Meisser M., Mosimann E., Picon-Cochard C., Roumet C., Volaire F. (2016) : "Utiliser les mélanges fourragers pour s'adapter au changement climatique : opportunités et défis", *Fourrages*, 225, 11-20.

1. Les prairies soumises au changement climatique

Les prairies et cultures fourragères sont parmi les agroécosystèmes les plus représentés à l'échelle du globe. Cependant, la pérennité des prairies permanentes et temporaires est aujourd'hui fortement menacée par les effets grandissants du changement climatique (TUBIELLO *et al.*, 2007). Les changements climatiques attendus sur le sud-ouest de l'Europe se caractérisent, outre par l'augmentation générale de concentration en CO₂ de l'atmosphère, par une augmentation de température annuelle (moyenne et variabilité) et un changement de régime hydrique. Cela se traduira par des hivers plus doux, avec un moindre risque de gel, des étés plus chauds avec des risques de températures journalières maximales excessives pour la végétation, et des déficits pluviométriques et hydriques plus marqués que dans le siècle précédent (IPCC, 2013). Dans le pourtour méditerranéen, ces modifications du climat pourraient conduire à l'extension de près d'un mois des conditions estivales (GIANNAKOPOULOS *et al.*, 2009) ainsi qu'à de plus forts déficits hydriques annuels (BINDI et OLESEN, 2011).

Ces changements climatiques auront des conséquences sur la production fourragère, en particulier **une modification significative de la répartition de la croissance des espèces**. Cela se caractérise essentiellement par a) une avancée dans l'année du pic de croissance de printemps et b) une réduction de la vitesse de croissance durant la période estivale (DURAND *et al.*, 2010). Des mesures réalisées depuis 15 ans sur les pâturages de l'ouest de la Suisse révèlent l'importance des effets de variation du climat, en particulier de la sécheresse, sur la croissance de l'herbe (MOSIMANN *et al.*, 2012). Ce type de données constitue des références importantes pour

améliorer la précision des prédictions de la réponse des couverts végétaux au changement climatique en termes de production fourragère (CALANCA *et al.*, 2016).

Face à la **fréquence grandissante des sécheresses** qui accompagnent le changement climatique, il est nécessaire d'adapter les systèmes de production à des conditions hydriques limitantes. Depuis plus de cinquante ans, l'agriculture est majoritairement basée sur l'installation de cultures abritant un faible nombre d'espèces (diversité interspécifique) et de génotypes (diversité intraspécifique), même si l'utilisation de variétés synthétiques ou de populations est généralement la règle chez les graminées et légumineuses fourragères. L'amélioration des plantes s'est toujours attachée à exploiter l'espèce la plus adaptée aux attentes en sélectionnant le génotype (au sein de l'espèce) le plus productif pour un milieu donné, correspondant souvent à des conditions assez intensives. Définir les caractéristiques des espèces et des génotypes qui permettent l'assurance d'une production efficace (quantité, qualité et stabilité) sous contrainte hydrique est une étape incontournable de l'amélioration génétique des espèces cultivées. Mais cette approche pourrait être complétée par l'introduction de diversité au sein des peuplements cultivés. En effet, de nombreuses études en écologie mettent en évidence la plus-value de la diversité sur la production et la stabilité des écosystèmes, et cela en particulier en conditions stressantes et en environnements variables. En conséquence, maintenir certains niveaux de diversité inter et intraspécifique au sein des peuplements semés pourrait être un levier important pour adapter les prairies au changement climatique.

2. La plus-value de la diversité spécifique sur la production fourragère

La production de fourrage plus importante induite par l'augmentation de la diversité spécifique du peuplement prairial semé (et que nous qualifierons de « surproduction ») est bien documentée dans la littérature (FINN *et al.*, 2013 ; KIRWAN *et al.*, 2007). C'est aussi ce que montrent les résultats obtenus sur des associations binaires de luzerne et dactyle installées en parcelles de 10 m² dans deux sites différents (INRA Lusignan en France et Vaïamonte au Portugal) et exploitées sur un rythme de 4 à 5 coupes par an (GASTAL *et al.*, 2015). La biomasse annuelle est le cumul des biomasses évaluées à chaque cycle de récolte. Les associations (non fertilisées en azote) ont montré une surproduction de biomasse en années 3 et 4 (cumul de biomasse produite durant ces 2 années s'élevant à + 10 % pour l'association comparative-ment à la luzerne pure non fertilisée en N, et +73% par rapport à la graminée fertilisée, $p < 0,05$) (figure 1). **Cette surproduction de l'association peut notamment être expliquée par une meilleure interception du rayonnement solaire et une meilleure nutrition azotée de la graminée associée**, au-delà de la phase d'installation et de mise en place efficace des transferts d'azote depuis la légumineuse durant les années 1 et 2 (LOUARN *et al.*,

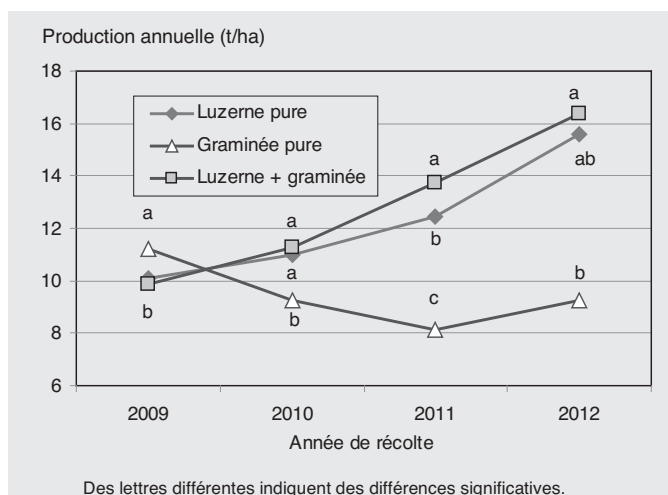


FIGURE 1 : Biomasse annuelle récoltée sur les associations luzerne-dactyle, la luzerne et la graminée (la seule fertilisée en N) au cours des 4 années suivant le semis en 2008.

FIGURE 1 : Annual biomass production over 4 years for lucerne monocultures, cocksfoot monocultures (fertilised with N), and lucerne-cocksfoot mixtures; the fields were planted in 2008.

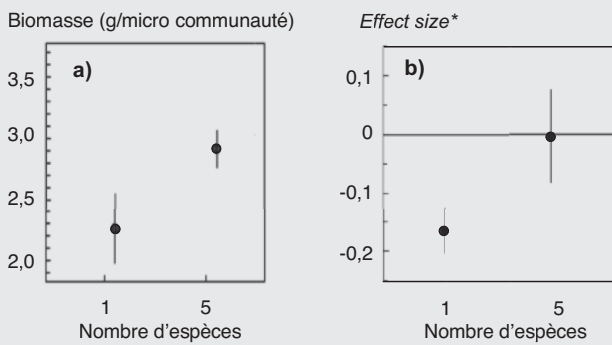


FIGURE 2 : Effet de la diversité spécifique sur a) la moyenne de la biomasse totale cumulée (mg par microcommunauté) sous contrainte hydrique et sur b) l'effect size (logarithme du rapport entre la biomasse sous contrainte hydrique et la biomasse en condition irriguée) de microcommunautés prairiales (d'après PRIETO *et al.*, 2015).

FIGURE 2 : Effect of species diversity in small grassland communities on a) the mean total biomass (mg per small community) accumulated under conditions of water stress and b) the log of the ratio between biomass production under water stress and biomass production under irrigated conditions (after PRIETO *et al.*, 2015).

2015). Ces résultats ont également été confirmés sur des microcommunautés de plantes plus complexes soumises à la contrainte hydrique (PRIETO *et al.*, 2015). Dans ce dispositif, installé à l'INRA de Lusignan, 124 microcommunautés, de 50 individus chacune, ont été disposées en bacs avec un substrat homogène et des apports d'eau et de minéraux contrôlés. Chaque microcommunauté était constituée soit de 5 espèces (les plus semées en zone tempérée : luzerne, fétuque élevée, dactyle, trèfle blanc et ray-grass anglais), soit d'une seule de ces espèces. Le dispositif a été reproduit en deux lots installés dans les mêmes conditions initiales. Durant l'essai, le lot 1 a été soumis à un régime hydrique non limitant alors que le lot 2 a été privé d'apport hydrique durant plusieurs semaines. Les microcommunautés composées de 5 espèces ont montré, sous contrainte hydrique, une plus grande production de biomasse cumulée sur une année que la moyenne des cultures pures (figure 2a). La diversité spécifique de ces microcommunautés a aussi permis une meilleure réponse à la sécheresse (figure 2b). A cette surproduction observée dans les peuplements diversifiés, vient s'ajouter une plus grande régularité de la production de biomasse au cours du temps. En effet, la variation au cours de l'année de la production de biomasse des microcommunautés abritant 5 espèces était inférieure à celle des microcommunautés composées d'une seule espèce (variation estimée à partir du coefficient de variation temporelle : 0,69 vs 0,87). Toutefois, cette stabilité de la production de biomasse au cours de l'année n'a été observée qu'en conditions hydriques non limitantes.

3. Le choix et l'assemblage des espèces

La mise en place des prairies temporaires en Europe est de plus en plus souvent réalisée avec des mélanges d'espèces fourragères. Cela s'appuie en partie sur le fait que de nombreuses études (ALLARD, 1961 ; RASMUSSEN *et al.*, 1967 ; TILMAN *et al.*, 1996 ; HOCKETT *et al.*, 1983 ; HECTOR *et al.*, 1999 ; FINCKH *et al.*, 2000 ; GRIME, 2006 ; NYFELER *et al.*, 2009) ont démontré la plus-value de la diversité spécifique des peuplements sur la production et sa stabilité. Toutefois cette surproduction n'est pas forcément systématique et le choix des espèces à associer doit être raisonné pour optimiser les bénéfices des associations. Le défi est donc de parvenir à identifier les bons agencements d'espèces végétales de sorte à concevoir des mélanges fourragers plurispécifiques résistants et résilients sous les sécheresses (RICHARDSON *et al.*, 2010 ; VOLAIRE *et al.*, 2014) induites par le changement climatique. Nous focaliserons notre propos sur la question de l'élaboration de ces mélanges d'espèces prairiales adaptés à des conditions de sécheresse, sécheresses pouvant être sévères sur le pourtour méditerranéen.

■ Différentes approches

En Suisse, l'assemblage des espèces s'inspire notamment des communautés végétales observées *in situ* dans des milieux présentant un stress hydrique fréquent, milieux caractéristiques de l'ouest du pays. Dans les conditions du Jura (1 200 m), les pâturages de type *Cynosurion* dominés par l'agrostide vulgaire et la fétuque rouge sont particulièrement bien adaptés aux fortes contraintes hydriques. Il a été démontré que les espèces subordonnées (*Trifolium pratense* L., *Achillea millefolium* L., *Leontodon* sp., *Cerastium fontanum* ssp. *vulgare*, *Veronica chamaedrys* L.) augmentent la résistance et la résilience face à la sécheresse, notamment par leur relation avec les microorganismes du sol (MARIOTTE *et al.*, 2015). Les mélanges standard suisses utilisés pour une durée supérieure à 3 ans contiennent du pâturin des prés et une graminée pérenne à large amplitude écologique (SUTER *et al.*, 2013). Mais, **parallèlement à l'approche empirique, une approche mécaniste** doit être conduite afin de déterminer les mécanismes sous-jacents à la plus-value de la diversité spécifique et d'optimiser les interactions. En écologie des communautés, deux mécanismes, non exclusifs, ont été proposés pour expliquer l'effet de la diversité spécifique (HOOPER, 2005). Le premier repose sur la **complémentarité d'utilisation des ressources** entre espèces : des espèces qui possèdent des niches écologiques différentes, et donc des façons différentes d'utiliser les ressources disponibles, ont plus de chance de coexister et de produire de la biomasse au sein d'une communauté (MACARTHUR et LEVINS, 1967 ; ABRAMS, 1983). Le second se base sur le **mécanisme de sélection**, qui traduit l'augmentation de la probabilité de la présence d'une espèce adaptée à l'environnement à un instant donné lorsque la diversité de la communauté augmente. La présence systématique d'une espèce adaptée aux contraintes dominantes permettrait d'avoir une bonne production de biomasse et un maintien d'une certaine régularité de la production de la communauté face aux

conditions variables du milieu. Ces mécanismes sont bien décrits au niveau des communautés d'espèces naturelles mais il existe encore peu de mises en évidence expérimentales de leur mise en œuvre et de leurs effets pour des communautés à vocation agricole. Dans l'étude précédemment décrite (PRIETO *et al.*, 2015), l'effet de la diversité spécifique sur la surproduction des microcommunautés est principalement interprété comme un effet de complémentarité entre les espèces. En effet, grâce à l'utilisation d'une méthodologie statistique adaptée (LOREAU et HECTOR, 2001), il a été mis en évidence que la plus-value de la diversité spécifique sur la production de biomasse était principalement due à des effets de complémentarité entre espèces. En se basant sur cette étude, il semble donc que la complémentarité entre espèces, bien que non exclusive du mécanisme de sélection, soit un mécanisme majeur pour expliquer l'effet de la diversité spécifique des peuplements prairiaux. Il reste cependant encore à approfondir les relations fonctionnelles entre la diversité des communautés et la complémentarité d'utilisation des ressources, et notamment la ressource hydrique. Dans cette optique, les traits fonctionnels des plantes sont particulièrement pertinents à considérer car ils capturent des aspects essentiels des stratégies écologiques des espèces (WESTOBY *et al.*, 2002).

■ D'un point de vue racinaire

Les différentes stratégies adaptatives permettent aux plantes d'éviter ou de tolérer la déshydratation des tissus et donc de survivre lors des épisodes de sécheresse. **Les caractéristiques fonctionnelles du système racinaire** comme la profondeur racinaire, la biomasse des racines profondes, la densité des tissus racinaires, ou encore la longueur spécifique ou le diamètre moyen des racines fines jouent un rôle crucial dans les processus d'acquisition de l'eau du sol (HERNANDEZ *et al.*, 2010 ; PÉREZ-RAMOS *et al.*, 2013). Bien qu'encore peu de données soient disponibles sur le rôle des racines dans des conditions de plein champ sous sécheresses sévères, elles **pourraient contribuer significativement à l'évitement de la déshydratation**

des plantes et à la résilience des couverts. De plus, associer des espèces végétales avec des caractéristiques fonctionnelles racinaires contrastées permettraient d'améliorer l'acquisition de l'eau sur l'ensemble du profil de sol et de conférer aux couverts plurispécifiques une plus grande stabilité vis-à-vis des épisodes de sécheresse plus ou moins intenses par rapport à des couverts monospécifiques. En s'appuyant sur des concepts et méthodologies issus de l'écologie fonctionnelle, BARKAOUI *et al.* (2015) ont analysé l'impact de la diversité fonctionnelle racinaire sur l'utilisation de l'eau du sol, la production de biomasse et la résilience de la productivité des couverts d'espèces natives et de cultivars soumis à deux niveaux de sécheresses estivales. Il a été fait l'hypothèse : i) que la diversité fonctionnelle racinaire permet d'augmenter l'utilisation de l'eau du sol et ainsi d'améliorer la production de biomasse et sa résilience et ii) que les effets de la diversité fonctionnelle seraient d'autant plus marqués au sein des couverts que les stress dus à la sécheresse estivale seraient intenses. Pour vérifier ces hypothèses, une expérimentation a été implantée en 2011 à Montpellier sur le terrain expérimental du CEFÉ-CNRS. Trois cultivars de graminées fourragères méditerranéennes (*Dactylis glomerata* var. Kasbah, *Dactylis glomerata* var. Medly et *Festuca arundinacea* var. Centurion) ont été installés en monoculture et en mélanges bi ou tri-spécifique dans 8 blocs. 4 de ces blocs ont été soumis en 2012 à une sécheresse estivale correspondant aux conditions moyennes sur les 30 dernières années (soit un déficit hydrique climatique correspondant à une différence entre précipitations et évapotranspiration potentielle de -380 mm) et les 4 autres blocs à une sécheresse estivale plus extrême (-500 mm). La même expérimentation a été simultanément conduite avec trois espèces de graminées pérennes natives des Grands Causses (*Bromus erectus*, *Carex humilis* et *Festuca cristiani-bernardii*). Des mesures d'humidité du sol ont permis d'estimer la quantité totale d'eau transpirable (TTSW) pour chaque communauté. La profondeur racinaire et la biomasse de racines profondes ainsi que les traits morphologiques des racines entre 0 et 20 cm ont été

Composante de la structure fonctionnelle du système racinaire*	Quantité d'eau transpirable du sol (TTSW)			Résilience		
	χ^2	Pente cultivars	Pente natives	χ^2	Pente cultivars	Pente natives
a) Valeur moyenne des traits racinaires (identité fonctionnelle)						
PC1-axe de profondeur + densité racinaires	10,70*	4,05	8,38	17,15***	0,368	0,226
PC2-axe de diamètre racinaire	7,058*	3,64	6,59	10,35*	0,380	0,220
b) Variance des traits racinaires en mélange (diversité fonctionnelle)						
PC1-axe de profondeur + densité racinaires	2,114 ns	-	-	1,043 ns	-	-
PC2-axe de diamètre racinaire	7,094*	0,026	0,029	0,632 ns	-	-

* Les variations de traits fonctionnels racinaires des cultivars et des espèces natives présents dans les communautés ont été au préalable caractérisées par une analyse en composante principale (ACP). Les deux premiers axes de l'ACP (PC1 et PC2) ont été retenus pour calculer les indices d'identité (= moyenne des coordonnées des espèces sur les axes) et de diversité (= variance des coordonnées des espèces sur les axes) fonctionnelle.

TABLEAU 1 : Part de la variance a) de la quantité d'eau totale transpirable du sol (TTSW) et de la résilience expliquée par l'identité fonctionnelle des systèmes racinaires et b) des écarts de la TTSW et de la résilience des mélanges par rapport aux monocultures expliquée par la diversité fonctionnelle des systèmes racinaires.

TABLE 1 : Proportion of variance in a) total transpirable soil water (TTSW) and resilience explained by root system functional identity and b) deviation in TTSW and the resilience of mixtures versus monocultures explained by root system functional diversity.

estimés pour chaque communauté sur la base des valeurs de traits racinaires de chaque espèce cultivée en monoculture. Nous avons cherché à savoir si, d'une part, les valeurs moyennes des traits racinaires des couverts (identité fonctionnelle) ont un rôle sur les performances de tous les couverts et, d'autre part, si les variances des traits racinaires au sein des mélanges (diversité fonctionnelle) améliorent leurs performances.

Cette expérimentation a mis en évidence que les communautés avec des enracinements plus profonds et plus développés en profondeur ont une meilleure capacité d'extraction de l'eau du sol (Chi^2 significatif, tableau 1). L'utilisation de l'eau des horizons profonds ne se fait pas au détriment de l'utilisation de l'eau des horizons de surface et les espèces à enracinement profond ont aussi globalement un système racinaire plus développé tout au long du profil de sol. La diversité fonctionnelle racinaire n'a pas permis d'améliorer les prélèvements hydriques des mélanges par rapport aux monocultures (Chi^2 non significatif, tableau 1). En revanche, des mélanges avec des racines à diamètre contrasté favorisent une augmentation de l'extraction d'eau. Concernant la production de biomasse aérienne, elle a varié au sein des espèces natives et au sein des cultivars d'un facteur trois, mais ni la valeur moyenne, ni la variance des traits racinaires au sein des couverts n'expliquent ces variations. La résilience des communautés après sécheresse estivale est associée à de fortes profondeurs et densités racinaires ainsi que des diamètres élevés de racines puisque de fortes relations positives et significatives sont observées (tableau 1). En revanche, la diversité fonctionnelle racinaire n'a aucun effet significatif sur la résilience des couverts.

En conclusion, cette expérimentation met en évidence **l'importance de la profondeur et des traits racinaires des espèces dans les mélanges** pour améliorer d'une part la quantité totale d'extraction d'eau du sol et d'autre part la résilience des couverts qu'ils soient constitués d'espèces natives ou de cultivars fourragers. Associer des espèces avec une forte diversité fonctionnelle racinaire ne semble pas améliorer les performances des mélanges quel que soit le niveau de sécheresse estivale.

Ce résultat est en partie confirmé par une autre expérimentation qui teste la résistance à un stress hydrique d'un mélange d'espèces avec des systèmes racinaires contrastés (PICON-COCHARD et HERNANDEZ, 2015). Dans cette étude, conduite à l'INRA (UREP Clermont-Ferrand), l'hypothèse posée était la suivante : les mélanges complexes à 5 espèces et les mélanges bispécifiques associant une espèce à enracinement superficiel et une espèce à enracinement profond (espèces à enracinements contrastés) ont plus de racines en profondeur. Cette augmentation de racines en profondeur, dans ce type de mélanges, devrait permettre une meilleure récupération après un stress hydrique sévère relativement aux mélanges composés d'espèces à enracinement similaire (mélange à deux espèces à racines profondes ou mélanges à deux espèces à racines superficielles). En effet, il est bien établi que les plantes utilisent préférentiellement l'eau de surface en conditions hydriques non limitantes

pour la croissance (PICON-COCHARD *et al.*, 2001 ; HOEKSTRA *et al.*, 2014). Alors qu'en conditions hydriques limitantes (stress modéré), les espèces prélèvent l'eau plus en profondeur, ce qui contribue à la stratégie d'évitement du stress hydrique (CHAVES, 2002 ; LUDLOW, 1989 ; ZWICKE *et al.*, 2015). SKINNER *et al.* (2006) ainsi que MUELLER *et al.* (2013) ont montré que la complémentarité de niche conduit à une capture plus complète des ressources du sol par les plantes en mélange grâce notamment à une augmentation de la biomasse racinaire en profondeur.

Quatre espèces de graminées prairiales issues de moyenne montagne (*Dactylis glomerata*, *Festuca arundinacea*, *Poa pratensis*, *Trisetum flavescens*) et une espèce de légumineuse (*Trifolium repens*) ont été implantées à l'automne 2012 dans des bacs contenant un sol prairial et de l'engrais retard (3,5 kg/m³, N-P-K : 14-7-14 Multicote 12, Haifa, Israël). Trois types de mélanges ont été constitués à 1, 2 et 5 espèces. La longueur des racines au contact de la surface de tubes transparents (5 cm diamètre) qui ont été placés horizontalement à 80 cm de profondeur a été mesurée avec un minirhizotron (BTC2, Bartztechnology, USA) pour caractériser la densité (mm/cm²) de la colonisation de cet horizon de sol par les racines. L'humidité du sol des bacs a été maintenue à 80 % de la capacité au champ (pluie + irrigation). De juin à août, toutes les pluies ont été interceptées par un écran de pluie mobile sur la moitié des bacs pour induire un stress hydrique sévère induisant la sénescence complète du couvert. Les bacs ont ensuite été réhydratés jusqu'au printemps suivant pour suivre la récupération à plus long terme des couverts prairiaux. La production relative de longueur racinaire dans les mélanges a été calculée comme le rapport entre la longueur mesurée du mélange et la longueur estimée du mélange à partir des longueurs des monocultures présentes dans chaque mélange pondérées par leur abondance relative dans la biomasse aérienne. Un ratio supérieur à 1 correspond à une surproduction de racines dans les mélanges par rapport à l'attendu basé sur les monocultures. Comme dans BARKAOUI *et al.* (2015), les espèces à enracinement le plus profond en monoculture

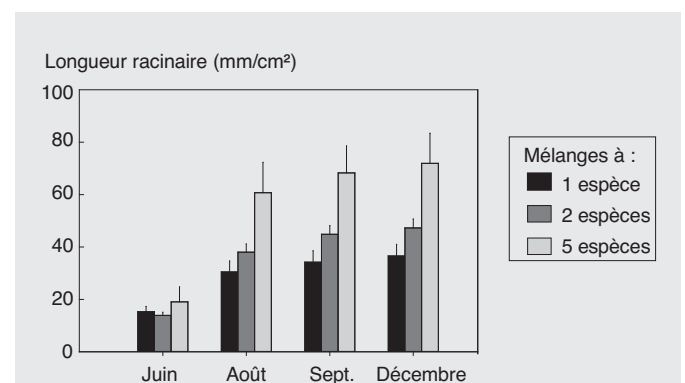


FIGURE 3 : Evolution de la longueur moyenne de racines profondes pour les mélanges à 1, 2 ou 5 espèces des bacs témoins (sans stress hydrique appliqué).

FIGURE 3 : Change in the mean length of deep roots in 1, 2, and 5-species communities under control conditions (i.e., no water stress).

sont le dactyle et la fétuque élevée, et les mélanges présentant la plus grande profondeur d'enracinement sont constitués de ces espèces. En conditions hydriques non limitantes, le mélange à 5 espèces a les valeurs les plus élevées de densité de racines profondes par rapport aux monocultures et aux mélanges à 2 espèces quelle que soit la période considérée (figure 3). Ceci s'accompagne d'une surproduction de racines (ratio=1,51) tandis que les mélanges à 2 espèces ont un ratio de 1,06. Ces résultats montrent donc un **effet positif de la diversité d'espèces sur la production de racines profondes en conditions hydriques non limitantes**. Mais cette surproduction de racines a été observée dans le traitement « sécheresse » uniquement lors de la phase de récupération en automne pour les mélanges ayant du dactyle. La similarité racinaire des espèces constituant un mélange pourrait donc jouer un rôle important. Ce qui va dans le sens du **faible effet relatif de la diversité racinaire pour la récupération des racines après un stress hydrique sévère** comme l'a démontré l'étude de BARKAOUI *et al.*, (2015).

Ainsi, dans un contexte d'amélioration des plantes pour les mélanges plurispécifiques soumis à la sécheresse, un trait racinaire comme la profondeur d'enracinement pourrait constituer un critère de sélection (directionnelle) avec un objectif d'enracinement profond. Les études éco-physiologiques de la réponse des plantes à la contrainte hydrique confortent cette conclusion (DURAND *et al.*, 2007).

4. La diversité génotypique (intraspécifique) des espèces est-elle une plus-value pour les mélanges plurispécifiques ?

Les différentes études, décrites ci-dessus, ont mis en évidence les effets de la diversité des espèces ; cette diversité peut être envisagée à des niveaux intraspécifiques. Beaucoup d'études (ALLARD, 1961 ; RASMUSSEN *et al.*, 1967 ; TILMAN *et al.*, 1996 ; HOCKETT *et al.*, 1983 ; HECTOR *et al.*, 1999 ; FINCKH *et al.*, 2000 ; GRIME, 2006 ; NYFELER *et al.*, 2009) se sont intéressées à l'effet de la diversité spécifique sur la production, notamment face aux aléas climatiques (TILAHUN, 1995 ; LESICA et ALLENDORF, 1999 ; TILMAN *et al.*, 2001). Mais l'effet de la diversité intraspécifique est rarement investi. Pourtant, l'importance potentielle de la diversité intraspécifique dans les performances des peuplements pourrait avoir des conséquences importantes en amélioration des plantes, notamment en ce qui concerne les espèces prairiales destinées à être utilisées en mélanges plurispécifiques et devant faire face aux aléas climatiques. Afin d'apporter des éléments sur l'importance de la diversité génétique abritée par chaque espèce installée en mélange plurispécifique, une des variables contrôlées de l'expérimentation de PRIETO *et al.* (2015) décrite plus haut, conduite à l'INRA de Lusignan, portait sur le nombre de génotypes par espèce composant le mélange. Sur les 74 microcommunautés plurispécifiques, 32 microcommunautés contenaient un seul génotype par espèce, 32 microcommunautés, 5 génotypes par espèce et

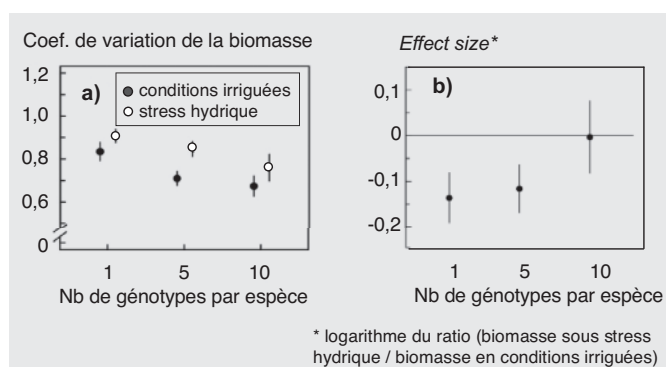


FIGURE 4 : Effet de la diversité génétique sur a) le coefficient de variation de la biomasse produite au cours du temps, avec ou sans stress hydrique, et sur b) l'effect size (d'après PRIETO *et al.*, 2015).

FIGURE 4 : Effect of genetic diversity on a) the coefficient of variation for biomass production over time under water stress versus under irrigated conditions and b) the log of the ratio between biomass production under water stress and biomass production under irrigated conditions (after PRIETO *et al.*, 2015).

10 microcommunautés, 10 génotypes par espèce. Ce dispositif n'a pas permis de montrer une plus-value de la diversité génotypique, donc de **la diversité intraspécifique**, sur la production, mais cette diversité intraspécifique a **eu un impact positif sur la stabilité de la production au cours de l'année** (figure 4a) **et la réponse à la sécheresse** (figure 4b). Cet impact positif de la diversité intraspécifique sur la production du couvert plurispécifique en termes de stabilité pourrait être dû à l'effet de cette diversité sur le décalage des pics de biomasse de chacune des espèces au cours du temps (asynchronie des espèces). En effet, la mesure de l'asynchronisme des espèces composant les microcommunautés montrait une valeur relative plus importante dans les microcommunautés comportant une plus grande diversité intraspécifique. La diversité intraspécifique des espèces composant le mélange permettrait donc une augmentation de l'asynchronie de croissance des espèces. Ce **mécanisme d'asynchronisme des espèces** est souvent mis en avant en écologie pour expliquer la stabilité des communautés végétales. Les traits pouvant être liés à la dynamique de croissance des espèces pourraient donc être des traits candidats pour raisonner la diversification

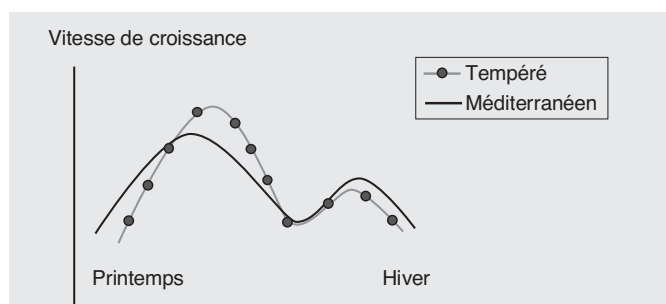


FIGURE 5 : Distribution annuelle de la vitesse de croissance des populations de type méditerranéen et tempéré.

FIGURE 5 : Speed of growth over the year for populations of temperate versus Mediterranean plant varieties.

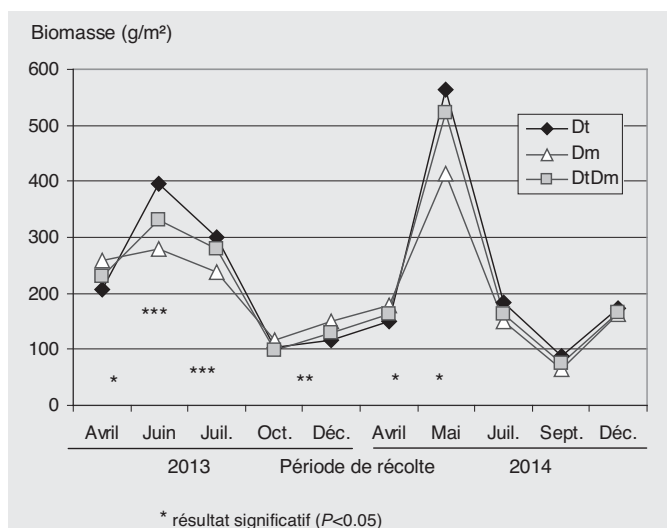


FIGURE 6 : Biomasse de variétés de dactyle méditerranéennes et tempérées (Dm et Dt) cultivées en pur et en mélange au cours des 5 récoltes de 2013 et 2014.

FIGURE 6 : Biomass production for temperate and Mediterranean varieties of cocksfoot (Dm et Dt) grown in monocultures or as part of mixtures; biomass was harvested 5 times between 2013 and 2014.

intraspécifique des mélanges interspécifiques. GASTAL *et al.* (2015) appuient cette hypothèse de diversification de dynamique de croissance à l'échelle intraspécifique sur des associations binaires graminées - légumineuses. En effet, dans cette expérimentation, la diversité génétique intraspécifique est représentée par l'utilisation de différentes variétés, des variétés de type méditerranéen et de type tempéré qui diffèrent notamment dans leur période de croissance (figure 5). Les populations méditerranéennes de fétuque élevée et de dactyle se caractérisent par une résistance à la sécheresse et une pérennité en climat chaud et sec plus grandes que les populations tempérées ou continentales (LELIEVRE et MANSAT, 1990). Les populations méditerranéennes ont une croissance plus élevée en automne, hiver et début de printemps. Au contraire, les populations d'origine tempérée maintiennent un potentiel de croissance plus élevé en été, mais une vitesse de croissance plus faible en hiver, qui s'exprime par une dormance hivernale dans le cas de la luzerne. Sur les mélanges monospécifiques de variétés méditerranéenne et tempérée, les résultats ont montré une production de biomasse systématiquement intermédiaire entre la production des deux types de variétés cultivées en pur (figure 6). Comme dans PRIETO *et al.* (2015), il n'apparaît donc pas de surproduction du mélange de variétés, mais une meilleure régularité de production entre cycles de récolte.

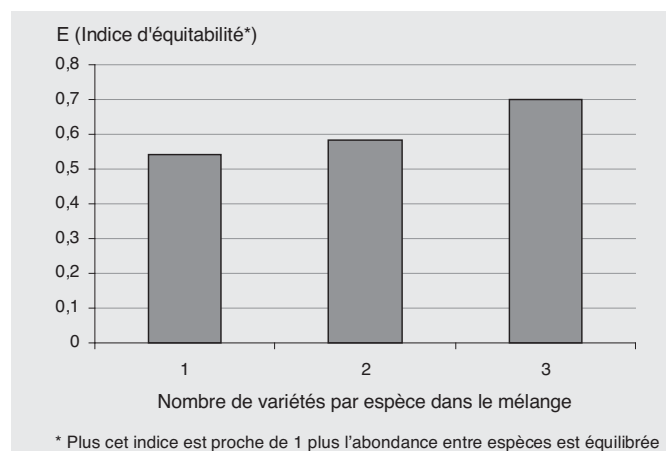
La mise en évidence de l'effet de l'asynchronie de croissance des génotypes/espèces sur la régularité, la stabilité de la production est un élément permettant d'expliquer la plus-value de la diversité intraspécifique des espèces composant le couvert. L'usage en mélange de populations au comportement méditerranéen et tempéré pourrait permettre aux zones fourragères du sud-ouest de l'Europe de s'adapter au moins en partie aux évolutions climatiques futures. De façon similaire, en Suisse, les variétés

de fétuque élevée issues du pied du Jura (BADOUX, 1993) ont conduit à une demande croissante de cette espèce dans les mélanges semés en zones sèches (MOSIMANN *et al.*, 2010).

5. La diversité intraspécifique pour maintenir l'équilibre des espèces dans le mélange

Les résultats obtenus vont dans le sens d'une plus-value de la diversité et de certaines stratégies de croissance tout en démontrant l'importance de l'identité fonctionnelle de certains traits, notamment racinaires, pour faire face à des épisodes de sécheresse. Mais il est important de considérer la dynamique des espèces composant le couvert dans le temps. Il est relativement bien établi que la composition spécifique du semis n'est pas forcément pérenne et que certaines espèces se développeront plus vite et plus intensément que d'autres qui pourront à terme disparaître. Par exemple, en Suisse, en zone sèche, les formules proposées pour la fauche souffrent du déséquilibre botanique provoqué par les graminées à touffes. De la même façon, une enquête conduite sur le terrain (par l'entreprise Jouffray-Drillaud) met en évidence la demande des agriculteurs d'améliorer le maintien de certaines espèces, en particulier les légumineuses, dans le couvert prairial plurispécifique.

BÉQUIER et LITRICO (2015) ont testé l'effet de la diversité intraspécifique (approchée par le nombre de variétés par espèce) sur l'équilibre des espèces dans les mélanges. Leur expérimentation contenant 15 mélanges, chacun composé de 7 espèces prairiales (ray-grass anglais, dactyle, fétuque, luzerne, lotier, trèfle blanc et trèfle violet), a été implantée en microparcelles en pleine terre (5x3 m) à Saint-Sauvant sur le site de l'entreprise Jouffray-Drillaud, avec 3 répétitions par modalité de mélange testé. Trois mélanges contenaient une seule variété par espèce (M-1) ; un mélange contenait jusqu'à 3 variétés par espèce (M-2) et un mélange contenait jusqu'à 6 variétés par espèce (M-3). Les variétés



* Plus cet indice est proche de 1 plus l'abondance entre espèces est équilibrée

FIGURE 7 : Indice d'équitabilité (E) de PIELOU (1966) de juin 2014 pour les différents mélanges prairiaux ensemencés avec des niveaux de diversité variétale variable.

FIGURE 7 : Value of evenness index (E, after PIELOU, 1966) in June 2014 for mixed grasslands with different levels of varietal diversity.

de chacune des espèces ont été choisies pour être contrastées sur leur phénologie, leur architecture et leur pool génétique originel. M-3 comportait en son sein une diversité plus contrastée que M-2. La biomasse produite par chaque mélange a été estimée trois fois par an et un tri des espèces a été systématiquement conduit sur un sous-échantillon de chaque microparcelle. Les résultats de cette expérimentation confirment l'effet positif de la diversité intraspécifique sur la stabilité temporelle de la production. La variation temporelle de la biomasse produite, mesurée par le coefficient de variation dans le temps, est plus faible dans le mélange M-3 abritant la plus grande diversité intraspécifique (coef=0,03) que dans les mélanges M-1 avec une seule variété par espèce (coef=0,18). Mais en plus de confirmer les résultats trouvés dans les autres dispositifs (GASTAL *et al.*, 2015 ; PRIETO *et al.*, 2015) décrits précédemment, l'analyse des données de cet essai a mis en évidence une **plus-value de la diversité intraspécifique sur l'équilibre d'abondance des différentes espèces** (figure 7) dans le couvert (mesuré avec l'indice d'équitabilité de PIELOU, 1966).

Conclusion

Ces différentes études mettent en évidence une plus-value de la diversité spécifique et intraspécifique sur la production des prairies face au changement climatique et en particulier face aux épisodes de sécheresse. La diversité spécifique et la diversité intraspécifique semblent avoir un effet positif complémentaire sur la production. La première agissant préférentiellement sur la surproduction et la seconde sur la stabilité de la production. Mais le choix des espèces et des génotypes à assembler reste une question prioritaire. En effet, nous avons vu que, dans le choix de l'assemblage, la diversification de certains traits, comme les traits fonctionnels racinaires, n'est pas forcément une plus-value. En revanche, la diversification des traits liés à des stratégies de croissance décalées dans le temps pourrait avoir un effet positif. Ce choix d'assemblage nécessite de définir correctement les règles, qui pourraient être basées sur les traits des espèces et des génotypes. Ces traits constitueraient alors des critères à introduire dans les processus de sélection en amélioration des plantes. La sélection de ces traits devra alors se faire autour de valeurs de diversité et de moyenne spécifique à chacun d'entre eux (LITRICO et VIOLLE, 2015). Cette approche, basée sur les critères de sélection, pourrait aussi être couplée à la définition de nouveaux schémas de sélection permettant de prendre en compte les interactions génotype x génotype de même espèce et d'espèces différentes sans maîtriser l'ensemble des règles d'assemblage. Pour ce faire, il sera sûrement nécessaire à l'avenir de développer de nouvelles méthodologies de sélection pour l'obtention de variétés dédiées spécifiquement à une utilisation en mélange, voire l'obtention directe de mélanges interspécifiques améliorés. Nos résultats ouvrent des pistes intéressantes pour l'amélioration des espèces destinées à une utilisation en mélange. Cependant, les implications réglementaires associées à ces types de couverts devront également être évaluées. Elles auront des impacts majeurs sur l'inscrip-

tion et la certification de ces variétés et mélanges commercialisés. En effet (STRAËBLER, cet ouvrage), ces mélanges représentent actuellement 23 % du marché des fourrages prairiaux.

Accepté pour publication,
le 23 février 2016

Remerciements : Ce travail a bénéficié de l'aide du projet CLIMAGIE du métaprogramme Adaptation au Changement Climatique de l'Agriculture et de la Forêt (ACCAF) de l'Institut National de la Recherche Agronomique (INRA).

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- ABRAMS P. (1983) : "The theory of limiting similarity", *Ann. Rev. Ecol. Evol. Syst.*, 14, 359-376.
- ALLARD R.W. (1961) : "Relationship between genetic diversity and consistency of performance in different environments", *Crop Science*, 1, 127-133.
- BADOUX S. (1993) : "Elфина, première variété suisse de fétuque élevée", *Revue suisse d'agriculture*, 25 (3), 177-180.
- BARKAQUI K., BIROUSTE M., BRISTIE P., ROUMET C., VOLAIRE F. (2015) : "La diversité fonctionnelle racinaire peut-elle favoriser la résilience des mélanges de graminées méditerranéennes sous sécheresses sévères ?", J.L. Durand *et al.* éd., *Adaptation des Prairies semées au changement climatique*, INRA, Poitiers, 16-17 novembre 2015.
- BÉGUIER V., LITRICO I. (2015) : "Mettre au point des mélanges d'espèces efficaces et stables en prairie semée", J.L. Durand *et al.* éd., *Adaptation des Prairies semées au changement climatique*, INRA, Poitiers, 16-17 novembre 2015.
- BINDI M., OLESEN J.E. (2011) : "The responses of agriculture in Europe to climate change", *Regional Environmental Change*, 11: S151-S158.
- CALANCA P., DELÉGLISE C., MARTIN R., CARRÈRE P., MOSIMANN E. (2016) : "Testing the ability of a simple grassland model to simulate the seasonal effects of drought on herbage growth", *Field Crops Res.*, 12-23, DOI information: 10.1016/j.fcr.2015.12.008
- CHAVES M.M. (2002) : "How plants cope with water stress in the field? Photosynthesis and growth", *Ann. Bot.*, 89, 907-916.
- DURAND J.L., BARIAC T., GHESQUIÈRE M., BIRON P., RICHARD P., HUMPHREYS M., ZWIERZYKOVSKI Z. (2007) : "Ranking of the depth of water extraction by individual grass plants, using natural 18O isotope abundance", *Environmental and Experimental Botany*, 60, 137-144.
- DURAND J.L., BERNARD F., LARDY R., GRAUX I. (2010) : "Changement climatique et Prairies: l'essentiel des impacts", Brisson et Levraud éd., *Livre vert du projet Climator. Changement climatique, agriculture et forêt en France : simulations d'impacts sur les principales espèces*, ADEME et INRA, 181-190.
- FINCKH M., GACEK E., GOYEAU H., LANNOU C., MERZ U., MUNDT C., MUNK L., NADZIAK J., NEWTON A. C., DE VALLAVIEILLE-POPE C., WOLFE M.S. (2000) : "Cereal variety and species mixtures in practice, with emphasis on disease resistance", *Agronomie*, 20, 813-837.
- FINN J.A., KIRWAN L., CONNOLLY J., SEBASTIÀ M.T., HELGADOTTIR A., BAADSHAUG O.H., BÉLANGER G., BLACK A., BROPHY C., COLLINS R.P., COP J., DALMANNSDÓTTIR S., DELGADO I., ELGERSMA A., FOTHERGILL M., FRANKOW-LINDBERG B.E., GHESQUIÈRE A., GOLINSKA B., GOLINSKI P., GRIEU P., GUSTAVSSON A., HÖGLIND M., HUGUENIN-ELIE O., JØRGENSEN M., KADZIULIENE Z., KURKI P., LLURBA R., LUNNAN T., PORQUEDDU C., SUTER M., THUMM U., LÜSCHER A. (2013) : "Ecosystem function enhanced by combining four functional types of plant species in intensively managed grassland mixtures: a 3-year continental-scale field experiment", *J. Applied Ecol.*, 50 (2), 365-375.

- GASTAL F., FERNANDEZ L., LOUARN G., JULIER B., BARRADAS A., CRESPO D., GODINHO B. (2015): "Les mélanges de variétés méditerranéennes/tempérées comme stratégie d'adaptation des espèces fourragères au changement climatique?", J.L. Durand *et al.* éd., *Adaptation des Prairies semées au changement climatique*, INRA, Poitiers, 16-17 novembre 2015.
- GIANNAKOPOULOS C., LE SAGER P., BINDI M., MORIONDO M., KOSTOPOULOU E., GOODNESS C.M. (2009): "Climatic changes and associated impacts in the Mediterranean resulting from a 2 degrees C global warming", *Global and Planetary Change*, 68, 209-224.
- GRIME J.P. (2006): "Trait convergence and trait divergence in herbaceous plant communities: mechanisms and consequences", *J. Veg. Sci.*, 17, 255-260.
- 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., HÖGGER P., HUSS-DANELL K., JOSHI J., JUMPPONEN A., KÖRNER C., LEADLEY P. W., LOREAU M., MINNS A., MULDER C.P.H., O'DONOVAN G., OTWAY S. J., PEREIRA J. S., PRINZ A., READ D. J., SCHERER-LORENZEN M., SCHULZE E.D., SIAMANTZIOURAS A.S.D., SPEHN E. M., TERRY A. C., TROUMBIS A. Y., WOODWARD F.I., YACHI S., LAWTON J.H. (1999): "Plant Diversity and Productivity Experiments in European Grasslands", *Sci.*, 5, 286, 1123-1127.
- HERNÁNDEZ E.I., VILAGROSA A., PAUSAS J.G., BELLOT J. (2010): "Morphological traits and water use strategies in seedlings of Mediterranean coexisting species", *Plant Ecology*, 207.
- HOCKETT E.A., ESLICK R.F., QUALSET C.O., DUBBS A.L., STEWART V.R. (1983): "Effects of natural selection in advanced generations of barley composite cross II", *Crop Sci.*, 23, 752-756.
- HOEKSTRA N.J., FINN J.A., HOFER D., LÜSCHER A. (2014): "The effect of drought and interspecific interactions on depth of water uptake in deep- and shallow-rooting grassland species as determined by D18O natural abundance", *Biogeosci.*, 11, 4493-4506.
- HOOPER D.U., CHAPIN III F.S., EWEL J.J., HECTOR A., INCHAUSTI P., LAVOREL S., LAWTON J.H., LODGE D., LOREAU M., NAEEM S., SCHMID B., SETÄLÄ H., SYMSTAD A.J., VANDERMEER J., WARDLE D.A. (2005): "Effects of biodiversity on ecosystem functioning: a consensus of current knowledge", *Ecol. Monogr.*, 75, 3-35.
- IPCC (2013): *Climate change 2013 : The physical Science Basis. Contribution of working group I to the Fifth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change* [Stocker T.F., Qin D., Plattner G.K., Tignor M., Allen S.K., Boschung J., Nauels A., Xia Y., Bex V., Midgley P.M. eds], Cambridge University Press, Cambridge, United Kingdom and New York, NY, USA.
- KIRWAN L., LUSCHER A., SEBASTIA M.T., FINN J.A., COLLINS R.P., PORQUEDDU C., HELGADÓTTIR Á., BAADSHAUG O.H., BROPHY C., CORAN C., DALMANNSDÓTTIR S., DELGADO I., ELGERSMA A., FOTHERGILL M., FRANKOW-LINDBERG B.E., GOLINSKI P., GRIEU P., GUSTAVSSON A., HÖGLIND M., HUGUENIN-ÉLIE O., ILIADIS C., JØRGENSEN M., KADZIULIENE Z., KARYOTIS T., LUNNAN T., MALENGIER M., MALTONI S., MEYER V., NYFELER D., NYKANEN-KURKI P., PARENTE J., SMIT H.J., THUMM U., CONNOLLY J. (2007): "Evenness drives consistent diversity effects in intensive grassland systems across 28 European sites", *J. Ecology*, 95 (3), 530-539.
- LELIÈVRE F., MANSAT P. (1990): "La production de semences fourragères et les recherches nécessaires pour l'améliorer dans les pays méditerranéens de la CEE", Caredda S., Roggerao P.P. éd., *Proc. Int. Conf.*, Sassari, Italy, 29-31 Oct., CNR-CSMPP, 83-108.
- LESICA P., ALLENDORF F.W. (1999): "Ecological Genetics and the Restoration of Plant Communities: Mix or Match?", *Restoration Ecology*, 7, 1, 42-50.
- LITRICO I., VIOLLE C. (2015): "Diversity in Plant Breeding: A New Conceptual Framework", *Trends in Plant Sci.*, 10/2015; DOI:10.1016/j.tplants.2015.07.007.
- LOREAU M., HECTOR A. (2001): "A. Partitioning selection and complementarity in biodiversity experiments", *Nature*, 412, 72-76.
- LOUARN G., PEREIRA-LOPES E., FUSTEC J., MARY B., VOISIN A.S., CARVALHO P.C.D., GASTAL F. (2015): "The amounts and dynamics of nitrogen transfer to grasses differ in alfalfa and white clover-based grass-legume mixtures as a result of rooting strategies and rhizodeposit quality", *Plant and Soil*, 389: 1-2, 289-305.
- LUDLOW M.M. (1989): "Strategies of response to water stress", K. Kreeb, H. Richter, T. Hinckley, eds, *Structural and functional responses to environmental stresses*, The Hague, The Netherlands: SPB Academic Publishers, 269-281.
- MACARTHUR R.H., LEVINS R. (1967): "The limiting similarity, convergence and divergence of coexisting species", *Am. Nat.*, 101, 377-385.
- MARIOTTE P., ROBROEK B., JASSEY V.E.J., BUTTLER A. (2015): "Subordinate plants mitigate drought effects on soil ecosystem processes by stimulating fungi", *Functional Ecology*, sous presse.
- MOSIMANN E., SCHMIED R., THUILLARD C.P., THOMET P. (2010): "Production de viande sur prairies temporaires: intérêt de la fétuque élevée", *Rech. Agron. Suisse*, 1(5), 194-201.
- MOSIMANN E., MEISSER M., DELÉGLISE C., JEANGROS B. (2012): "Potentiel fourrager des pâturages du Jura", *Rech. Agron. Suisse*, 3 (11-12), 516-523.
- MUELLER K.E., TILMAN D., FORNARA D.A., HOBBIE S.E. (2013): "Root depth distribution and the diversity-productivity relationship in a long-term grassland experiment", *Ecology*, 94, 787-793.
- NYFELER D., HUGUENIN-ÉLIE O., SUTER M., FROSSARD E., CONNOLLY J., LÜSCHER A. (2009): "Strong mixture effects among four species in fertilized agricultural grassland led to persistent and consistent transgressive overyielding", *J. Applied Ecology*, 46, 683-691.
- PÉREZ-RAMOS I.M., VOLAIRE F., FATTET M., BLANCHARD A., ROUMET C. (2013): "Tradeoffs between functional strategies for resource-use and drought-survival in Mediterranean rangeland species", *Env. and Exp. Botany*, 87, 126-136.
- PICON-COCHARD C., HERNANDEZ P. (2015): "Rôle des racines profondes dans la récupération après un stress hydrique sévère de mélanges prairiaux", J.L. Durand *et al.* éd., *Adaptation des Prairies semées au changement climatique*, INRA, Poitiers, 16-17 novembre 2015.
- PICON-COCHARD C., NSOUROU-OBAME A., COLLET C., GUEHL J.M., FERHI A. (2001): "Competition for water between walnut seedlings (*Juglans regia*) and rye grass (*Lolium perenne*) assessed by carbon isotope discrimination and d18O enrichment", *Tree Physiol.*, 21, 183-191.
- PIELOU E.C. (1966): "The measurement of diversity in different types of biological collections", *J. Theoretical Biology*, 13, 131-44.
- PRIETO I., VIOLLE C., BARRE P., DURAND J.L., GHESQUIERE M., LITRICO I. (2015): "Complementary effects of species and genetic diversity on productivity and stability of sown grasslands", *Nature Plants*, DOI: 10.1038/NPLANTS.2015.3.3
- RASMUSSEN D.C., BEARD B.H., JOHNSON F.K. (1967): "Effect of natural selection on performance of a barley population", *Crop Science*, 7, 543.
- RICHARDSON P.J., HORROCKS J., LARSON D.W. (2010): "Drought resistance increases with species richness in restored populations and communities", *Basic and Applied Ecology*, 11, 204-215.
- SKINNER R.H., SANDERSON M.A., TRACY B.F., DELL C.J. (2006): "Above- and belowground productivity and soil carbon dynamics of pasture mixtures", *Agron. J.*, 98, 320-326.
- SUTER D., HIRSCHI H.U., FRICK R., AEBI P. (2013): "Nouveaux essais sur le trèfle blanc et le pâturin des prés", *Rech. Agron. Suisse*, 4 (10), 416-423.
- TILAHUN A. (1995): "Yield gain and risk minimization in maize (*Zea mays*) through cultivar mixtures in semi-arid zones of the rift valley in Ethiopia", *Exp. Agric.*, 31, 161-168.
- TILMAN D., WEDIN D., KNOPS J. (1996): "Productivity and sustainability influenced by biodiversity in grassland ecosystems", *Nature*, 379, 718-720.

- TILMAN D., REICH P., KNOPS J. WEDIN D.A., MIELKE T., LEHMAN C. (2001) : "Diversity and productivity in a long-term grassland experiment", *Science*, 294, 843-845.
- TUBIELLO N., SOUSSANA J.F., HOWDEN S.M. (2007) : "Crop and pasture response to climate change", *Proc. National Acad. Sciences*, 104 (50), 19686-19690
- VOLAIRE F., BARAKAOU K., NORTON M. (2014) : "Designing resilient and sustainable grasslands for a drier future: Adaptive strategies, functional traits and biotic interactions", *Europ. J. Agronomy*, 52, 81-89.
- WESTOBY M., FALSTER D.S., MOLES A.T., VESK P.A., WRIGHT I.J. (2002) : "Plant ecological strategies: some leading dimensions of variation between species", *Annu. Rev. Ecol. Syst.*, 33, 125-159. doi:10.1146/annurev.ecolsys.33.010802.150452.
- ZWICKE M., PICON-COCHARD C., MORVAN-BERTRAND A., PRUD'HOMME M.P, VOLAIRE F. (2015) : "What functional strategies drive drought survival and recovery of perennial species from upland grassland? ", *Ann. Bot.*, 116, 1001-1015.



Association Française pour la Production Fourragère

La revue *Fourrages*

est éditée par l'Association Française pour la Production Fourragère

www.afpf-asso.org



AFPF – Centre Inra – Bât 9 – RD 10 – 78026 Versailles Cedex – France

Tél. : +33.01.30.21.99.59 – Fax : +33.01.30.83.34.49 – Mail : afpf.versailles@gmail.com

Association Française pour la Production Fourragère