



La revue francophone sur les fourrages et les prairies

*The French Journal on Grasslands and Forages*

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

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

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



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

**Association Française pour la Production Fourragère**

# Quelle pertinence du modèle diversité-productivité-perturbations pour analyser l'influence des pratiques agricoles sur la diversité des prairies permanentes du Massif central ?

R. Perronne<sup>1</sup>, B. Amiaud<sup>2, 3†</sup>, G. Benquey<sup>1</sup>, J. Bloor<sup>1</sup>,  
P. Choler<sup>4, 5</sup>, C. Jolivet<sup>6</sup>, C. Violle<sup>7</sup>, J. Pottier<sup>1</sup>

Dans le but d'évaluer l'impact des pratiques agricoles sur la diversité des prairies, les prédictions d'un modèle théorique d'écologie ont été testées. Ce modèle inclut les rôles de la productivité et des perturbations sur la structure des communautés végétales, deux facteurs pouvant être affectés par les pratiques de gestion des prairies.

## RÉSUMÉ

Pour tester les prédictions d'un modèle théorique d'écologie, le modèle d'équilibre dynamique, nous avons suivi 18 prairies permanentes du Massif central. Nous avons mis en évidence une diminution de la richesse spécifique liée à l'augmentation de la quantité de biomasse exportée (pâturée ou fauchée) et une diminution de la richesse fonctionnelle liée à l'augmentation de la productivité ; ces effets n'expliquent toutefois qu'une faible part de la variabilité observée entre sites. La quantité de biomasse exportée dépend du nombre de fauches et du chargement animal annuel ; la productivité était avant tout dépendante des précipitations durant la période d'étude, et non de la fertilisation. L'intérêt et les limites de l'utilisation du modèle pour la gestion de la diversité des prairies sont discutés.

## SUMMARY

### **Can a diversity-productivity-disturbance model help analyse the influence of agricultural practices on plant diversity in permanent grasslands in the Massif Central?**

We used a dynamic equilibrium model to assess the impact of agricultural practices on grassland plant diversity in the Massif Central. A set of 18 permanent grasslands characterised by various pedoclimatic conditions and management regimes were used to test the model's predictions. We found that decreases in species richness and functional richness were associated with an increase in disturbance intensity, and notably in the quantity of exported biomass and productivity, respectively. However, these effects explained only a small part of the observed variability among sites. We showed that the quantity of exported biomass was largely explained by grass use and that, during the study period, productivity was primarily dependent on rainfall but not fertilisation level. We discuss the relevance and limitations of using a dynamic equilibrium model to manage plant diversity in grasslands.

## AUTEURS

1 : UCA, INRA, VetAgro Sup, UMR Ecosystème Prairial, F-63000 Clermont-Ferrand ; julien.pottier@inra.fr

2 : Ecologie et Ecophysiologie Forestières, UMR 1137, Université de Lorraine, F-54500 Vandoeuvre-les-Nancy

3 : INRA, Ecologie et Ecophysiologie Forestières, UMR 1137, F-54280 Champenoux

4 : Université de Grenoble Alpes CNRS, LECA, F-38000 Grenoble

5 : LTER «Zone Atelier Alpes», F-38000 Grenoble

6 : INRA, US 1106 InfoSol, F-45000 Orléans

7 : Centre d'Ecologie Fonctionnelle et Evolutive (CEFE), CNRS, Université Paul Valéry Montpellier 3, Ecole Pratique des Hautes Etudes (EPHE), Institut de Recherche pour le Développement (IRD), F-34090 Montpellier

**MOTS CLÉS** : Agroécologie, biodiversité, composition fonctionnelle, écologie, facteur milieu, gestion des prairies, Massif central, modélisation, prairie permanente, richesse spécifique.

**KEY-WORDS** : Agroecology, biodiversity, ecology, environmental factor, functional composition, grassland management, Massif central, modelling, permanent pasture, species richness.

**RÉFÉRENCE DE L'ARTICLE** : Perronne R., Amiaud B., Benquey G., Bloor J., Choler P., Jolivet C., Violle C., Pottier J. (2019) : «Quelle pertinence du modèle diversité-productivité-perturbations pour analyser l'influence des pratiques agricoles sur la diversité des prairies permanentes du Massif central ?», *Fourrages*, 237, 47-55.

L'un des défis majeurs que doit relever l'agriculture est de concilier une demande alimentaire croissante tout en limitant les coûts environnementaux. L'objectif de l'agroécologie consiste alors à favoriser des services écosystémiques pour partie soutenus par la biodiversité végétale des systèmes agricoles, services tels que la qualité du fourrage (DURU *et al.*, 2008), la stabilité de la production face aux événements climatiques extrêmes (ISBELL *et al.*, 2015) ou le maintien de la fertilité des sols (LE ROUX *et al.*, 2008), et ce tout en maintenant la production agricole à un niveau acceptable (DURU *et al.*, 2015). Il est reconnu que les pratiques agricoles influencent la structure et la composition des communautés végétales des prairies permanentes, et donc leur diversité (GAUJOUR *et al.*, 2012 ; DA SILVEIRA PONTES *et al.*, 2015). Cependant, cette influence se manifeste de manière variable selon la situation de production et les modes de gestion mis en œuvre (par ex. SOCHER *et al.*, 2013 ; TALLE *et al.*, 2016). En effet, on observe une forte variation de l'amplitude et de la direction des effets des pratiques agricoles sur la diversité

D'un point de vue théorique, le modèle d'équilibre dynamique s'intéresse à la variation de la diversité en espèces d'une communauté en fonction du niveau de productivité et de l'intensité de perturbation que cette communauté subit. L'application de ce modèle aux prairies permanentes de notre étude nécessite de redéfinir ces deux variables.

La **productivité d'une parcelle** fait référence à la quantité de biomasse végétale produite au cours d'une durée donnée sur une surface donnée. Dans le cadre de cette étude, la productivité a été estimée comme la productivité primaire nette de la partie aérienne au cours de la période de croissance de la végétation au printemps (en  $g/(m^2 \cdot j)$ ), entre  $550 \pm 40^\circ j$  et  $1350 \pm 90^\circ j$ , considérant une température de base de  $0^\circ C$  et un cumul des degrés-jours débutant au 1<sup>er</sup> février. Nous avons ensuite calculé la productivité primaire nette de la partie aérienne (en  $g/(m^2 \cdot j)$ ) comme suit :

$$Productivité = (B2 - B1) / (t2 - t1) \quad [1]$$

où  $B1$  et  $B2$  correspondent aux biomasses sèches (en g MS/m<sup>2</sup>) récoltées aux dates  $t1$  et  $t2$  (en  $^\circ j$ ), à  $550 \pm 40^\circ j$  et  $1350 \pm 90^\circ j$  respectivement, considérant une hauteur de coupe de 5 cm.

L'**intensité de perturbation** a été estimée à partir de la biomasse de la partie aérienne exportée en moyenne au cours d'une année sur la base d'une gestion standard représentative de la prairie considérée. Afin d'estimer les niveaux d'intensité de perturbation auxquels les prairies sont soumises, nous avons calculé une quantité annuelle d'herbe exportée (en t MS/ha) sur la base des enquêtes réalisées. Cette quantité inclut la biomasse consommée au pâturage par le bétail et la quantité exportée suite à une ou plusieurs fauches (en t MS/ha), c.à.d. une destruction totale ou partielle de la biomasse aérienne. La biomasse consommée au pâturage a été estimée en tenant compte du chargement animal à chaque période de pâturage (UGB/j.ha), du nombre de jours et d'heures par jour de présence des bêtes dans le pâturage, de l'âge, du type de bête, de la production moyenne de lait et de la surface disponible par bête (en m<sup>2</sup>/j, AGABRIEL, 2010). La quantité exportée suite aux fauches se base sur la quantité moyenne évaluée par chaque agriculteur pour chaque fauche réalisée (en t MS/ha).

ENCADRÉ 1 : Méthodes d'estimation de la productivité et de l'intensité de perturbation.

SIDEBAR 1 : Methods for estimating productivity and disturbance intensity.

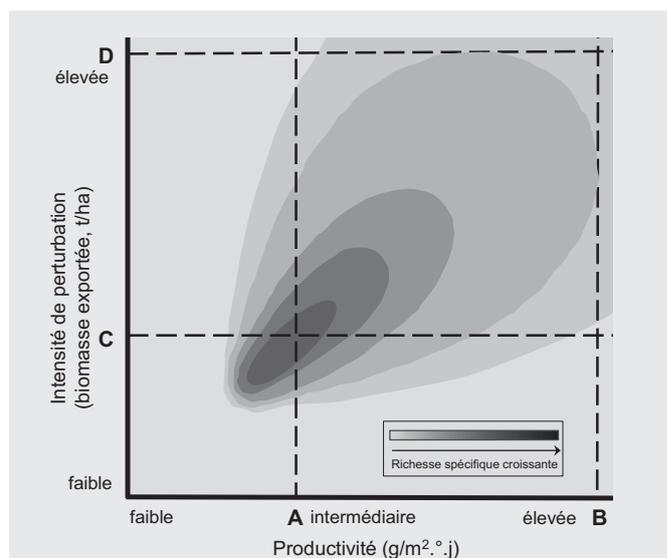


FIGURE 1 : Représentation schématique des variations de la richesse spécifique prédites par le modèle d'équilibre dynamique en fonction de la productivité et de l'intensité de perturbation (d'après HUSTON, 2014).

FIGURE 1 : Schematic representation of the variation in species richness predicted by the dynamic equilibrium model based on productivity and disturbance intensity (modified from HUSTON, 2014).

végétale. A titre d'exemple, il a été mis en évidence en Allemagne que l'augmentation du nombre de fauches peut conduire à une augmentation ou une diminution du nombre d'espèces inventoriées selon le contexte régional (SOCHER *et al.*, 2013).

Dans le but de **concilier des objectifs de production et de gestion de la biodiversité**, il convient de fournir des prédictions génériques de l'impact des pratiques agricoles sur les communautés végétales. Cependant, ces communautés ne répondent pas directement aux pratiques agricoles mais aux modifications que ces dernières occasionnent sur l'environnement de croissance des plantes. Partant de ce constat, nous proposons de nous appuyer sur un modèle théorique d'écologie qui vise à **déterminer le niveau de diversité d'un écosystème en fonction de sa productivité et de l'intensité de perturbation auquel cet écosystème est soumis**, deux aspects pouvant être modifiés par les pratiques agricoles (voir encadré 1 pour les définitions). Ce modèle, nommé **modèle d'équilibre dynamique** ou DEM - c.à.d. *dynamic equilibrium model* (HUSTON, 1979 et 2014) -, prédit une richesse spécifique maximale dans des systèmes caractérisés par une productivité et une intensité de perturbation de niveau intermédiaire (intersection (A,C) : figure 1). Par ailleurs, ce modèle prédit une diminution de la richesse spécifique d'une part à mesure que la productivité augmente et que l'intensité de perturbation diminue du fait d'une compétition interspécifique plus intense (intersection (B,C)) et d'autre part à mesure que la productivité diminue et que l'intensité de perturbation augmente du fait de la persistance des seules espèces capables de se maintenir dans un milieu à la fois très perturbé et peu productif (intersection (A,D)).

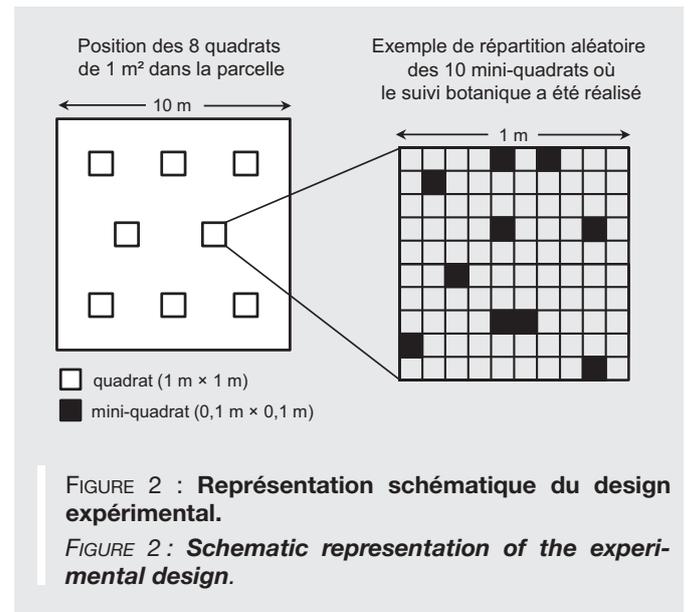
Jusqu'à présent, le DEM a été évalué avant tout dans le cadre d'expérimentations contrôlées (voir HUSTON, 2014) et peu étudié en prairies permanentes gérées (voir cependant LALIBERTÉ *et al.*, 2013 ; LORANGER *et al.*, 2016). Dans la formulation originelle du DEM (HUSTON, 1979), la diversité correspondait au nombre d'espèces observées sur une surface d'échantillonnage prédéfinie, ou richesse spécifique. Cependant, des études ultérieures ont cherché à **étendre ce modèle à d'autres composantes de la diversité, telles que la diversité fonctionnelle** en proposant des prédictions théoriques complémentaires (SVENSSON *et al.*, 2012 ; LORANGER *et al.*, 2016). Ainsi, LORANGER *et al.* (2016) suggèrent une diminution de la diversité fonctionnelle en cas d'augmentation de la productivité, celle-ci pouvant s'expliquer par une compétition accrue pour la ressource lumineuse qui favoriserait une unique stratégie écologique d'évitement de l'ombrage, induisant une similarité fonctionnelle entre espèces dominantes (NAVAS et VIOLLE, 2009). Une intensité de perturbation intermédiaire serait cependant à même de maintenir la coexistence d'espèces présentant des stratégies écologiques différentes, en particulier différentes stratégies d'acquisition des ressources. Les études citées plus haut ont été conduites dans un nombre limité de prairies et dans le cadre d'expérimentations contrôlées, ne visant donc pas à caractériser la variabilité des situations au sein d'exploitations agricoles, ni à identifier le lien entre les pratiques mises en œuvre et les perturbations associées.

Dans la suite de cette étude, nous nous proposons i) de **quantifier l'impact conjoint du niveau de productivité et de l'intensité de perturbation sur le niveau de diversité taxonomique et fonctionnelle des prairies permanentes**, et ii) de **relier ces niveaux de productivité et d'intensité de perturbation aux pratiques agricoles** mises en œuvre. Dans le cadre de cette étude, nous caractériserons d'une part la diversité taxonomique végétale (portant sur le nombre d'espèces ou la répartition de leurs abondances relatives) et d'autre part la diversité fonctionnelle (portant sur la diversité des stratégies écologiques, en s'intéressant à la hauteur de canopée, la surface spécifique foliaire et la teneur en matière sèche des feuilles). Ces composantes complémentaires permettent une meilleure compréhension de la manière dont les espèces s'assemblent au sein d'une prairie, tandis que l'étude de la composante fonctionnelle améliore la prédiction du fonctionnement des écosystèmes et des services fournis tels que la qualité du fourrage et la stabilité de la production fourragère (DÍAZ *et al.*, 2007). Pour ce faire, nous avons procédé au suivi d'un ensemble de prairies permanentes gérées réparties dans le Massif central.

## 1. Matériel et méthodes

### ■ Sites d'étude

L'étude a été conduite dans **18 prairies permanentes** réparties dans le Massif central et caractérisées par des conditions pédoclimatiques et des situations de production contrastées ; 8 font partie du Réseau de mesures de



la qualité des sols (RMQS<sup>1</sup> ; JOLIVET *et al.*, 2018), 6 du projet Prairies AOP (CARRÈRE *et al.*, 2012), 3 du projet AEOLE<sup>2</sup> et une est située sur le site de la ferme expérimentale INRA de Marcenat. Le cumul annuel des précipitations entre sites varie entre 710 et 1320 mm, et le cumul annuel des degrés-jours, entre 2500 et 4000 degrés-jours (température de base de 0°C et cumul des degrés-jours débutant au 1<sup>er</sup> février). Dans chaque site, une zone de 100 m<sup>2</sup> a été mise en exclos au printemps 2017 et maintenue jusqu'au pic de production de biomasse aérienne, c.à.d. entre 550 ± 40°j et 1350 ± 90°j. Cette période, d'une durée de deux mois environ, correspond à la période de croissance principale de la végétation dans le Massif central. Le pic de biomasse a été estimé *a priori* vers 1300°j pour l'ensemble des sites, puis révisé selon l'avancée observée de la végétation dans les différents sites au cours de la campagne.

### ■ Caractérisation de la diversité taxonomique et fonctionnelle

Dans la zone mise en exclos, 8 quadrats de 1 m<sup>2</sup> subdivisés chacun en 100 mini-quadrats de 0,01 m<sup>2</sup> ont été positionnés. Les espèces végétales présentes ont été inventoriées dans 10 mini-quadrats par quadrat environ 300°j avant le pic de biomasse estimé soit un total de **80 mini-quadrats par site** (figure 2). La liste complète des espèces observées dans au moins un des 80 mini-quadrats correspond à la richesse spécifique du site. Par ailleurs, la fréquence d'occurrence des espèces sur les 80 mini-quadrats a permis de calculer une fréquence d'occurrence relative ( $p_j$ ) de chaque espèce. Sur cette base, nous avons estimé l'équitabilité de PIELOU  $J'$  (PIELOU, 1966), qui correspond à une mesure de la répartition relative des abondances des espèces. Plus l'équitabilité taxonomique est élevée, plus les espèces présentent des abondances comparables au sein de la communauté. Nous avons par ailleurs mesuré **trois traits fonctionnels**

1 : <http://www.gissol.fr/le-gis/programmes/rmq3-34>

2 : <http://www.sidam-massifcentral.fr/projets/securisation-systemes/aeole>

Un trait fonctionnel se définit comme toute caractéristique morphologique, physiologique ou phénologique mesurable à l'échelle d'un individu et qui affecte la croissance, la survie ou/et la fécondité des plantes (VIOLE *et al.*, 2007). Trois traits fonctionnels ont été mesurés pour les espèces les plus fréquentes de chaque site, c.à.d. représentant au moins 80% des fréquences d'occurrence relative cumulées  $p_j$ . Entre 8 et 17 espèces par site ont ainsi fait l'objet de ces mesures. Les trois traits fonctionnels mesurés sont la hauteur de canopée (H, en m : la distance entre le sol et la feuille la plus haute sur plante étirée), la surface spécifique foliaire (SSF, en  $m^2/kg$  MS : la surface foliaire des feuilles fraîches divisée par la masse sèche des feuilles) et la teneur en matière sèche des feuilles (TMSF, en mg/g : la masse sèche des feuilles divisée par la masse fraîche). La hauteur de canopée a été mesurée sur 20 individus et les traits foliaires sur 10 individus par espèce, suivant des protocoles standardisés (PÉREZ-HARGUINDEGUY *et al.*, 2013).

Sur la base de ces valeurs de traits, nous avons calculé la **richesse fonctionnelle**. Celle-ci représente le volume occupé par les espèces les plus fréquentes de chaque site dans un espace multidimensionnel où chaque trait représente une dimension (CORNWELL *et al.*, 2006). Dans ce contexte, la valeur de chaque trait est comprise entre 0 et 1, ces limites correspondant respectivement aux valeurs minimales et maximales mesurées parmi l'ensemble des espèces des 18 prairies. Après report de la position de chaque espèce entre 0 et 1 pour l'ensemble des traits, il est possible de relier ces positions afin d'évaluer le volume minimal à même d'inclure l'ensemble des espèces observées. Plus le volume occupé est important, plus les stratégies écologiques représentées dans la communauté diffèrent, suggérant une plus grande **diversité fonctionnelle** de la communauté végétale. Nous avons également calculé l'**équité fonctionnelle**, qui correspond à l'entropie quadratique de Rao pondérée par les fréquences d'occurrence relatives des espèces caractérisées (RAO, 1982). La **similarité fonctionnelle** entre espèces a été évaluée comme le degré de recouvrement fonctionnel des distributions de valeurs de traits entre chaque paire d'espèces pour chaque trait suivant la formule proposée par MASON *et al.* (2011). En considérant l'ensemble des traits, le **degré de recouvrement fonctionnel** moyen total pondéré par la fréquence des espèces a été évalué (MOUILLOT *et al.*, 2005). Cette méthode permet de tenir compte, d'une part, de la similarité fonctionnelle entre espèces (deux espèces présentant de nombreuses caractéristiques comparables, telles qu'une même hauteur et une même SSF, seront considérées comme plus proches fonctionnellement) et, d'autre part, de la répartition relative des abondances des espèces au sein de la communauté (la comparaison de deux espèces abondantes aura un poids plus important dans l'estimation de la valeur d'équité fonctionnelle que la comparaison de deux espèces rares). Ainsi, **plus l'équité fonctionnelle est importante, plus les espèces abondantes présentent des stratégies écologiques distinctes** les unes des autres au sein du volume fonctionnel occupé.

ENCADRÉ 2 : **Définition et méthodes de calcul de la diversité fonctionnelle.**

SIDEBAR 2 : **Definition of functional diversity and the methods used to calculate it.**

pour les espèces les plus fréquentes de chaque site : **la hauteur** de canopée (H), **la surface spécifique foliaire** (SSF) **et la teneur en matière sèche des feuilles** (TMSF). Ces trois traits sont connus pour être associés à différentes stratégies de croissance des espèces végétales prairiales (DA SILVEIRA PONTES *et al.*, 2015) et à différentes valeurs d'usage agricole de ces espèces (CRUZ *et al.*, 2010). Sur la base de ces valeurs de traits, nous avons calculé

deux métriques de diversité fonctionnelle : **la richesse fonctionnelle et l'équité fonctionnelle** (voir encadré 2 pour les détails).

## ■ Caractérisation des pratiques agricoles et des conditions pédoclimatiques

Nous avons réalisé une enquête auprès des agriculteurs afin de caractériser la gestion standard de leurs prairies en utilisant des formulaires conçus pour le RMQS et complétés selon les besoins spécifiques de l'étude<sup>3</sup>. Dans la suite de cette étude, **quatre variables descriptives** simples ont été retenues, **rendant compte de la gestion standard moyenne** sur 10 ans : le nombre moyen de fauches réalisées au cours d'une saison de végétation, le nombre moyen de cycles de pâturage au cours d'une saison de végétation, la date d'entrée dans la parcelle en début de saison de végétation pour une fauche ou/et une mise en pâture (en °.j) et enfin le chargement animal annuel moyen (en UGB/j/ha). S'agissant d'une gestion moyenne, cette estimation inclut une certaine variabilité des pratiques dépendant des conditions météorologiques, ceci pouvant conduire à un nombre parfois variable de fauches ou de cycles de pâturage selon les années. Par ailleurs, les apports totaux d'azote au cours de l'année (en kg/ha) ont été estimés comme la somme des apports liés à la fertilisation minérale, la fertilisation organique et les rejets directs par les bêtes au pâturage (GIOVANNI et DULPHY, 2008).

**Six propriétés du sol** ont été caractérisées sur la base de procédures analytiques standards en utilisant des échantillons composites de sol prélevés dans l'horizon 0-20 cm : la texture (argile, limon et sable en %), le pH, la quantité totale de carbone, d'azote et de phosphore (en g/kg) et la capacité d'échange cationique (CEC). Les quantités totales de carbone, d'azote et de phosphore ont ensuite été exprimées comme stocks disponibles dans l'horizon 0-20 cm (en g/m<sup>2</sup>). De plus, la **réserve utile** dans l'horizon 0-60 cm a été déterminée (en mm) comme la différence entre la teneur en eau du sol à la capacité au champ et la teneur en eau du sol au point de flétrissement en se basant sur quatre échantillons de sol non perturbé par site, et en tenant compte de la densité apparente et de la profondeur du sol de chaque site. **Trois variables** ont par ailleurs été caractérisées afin de décrire les **normales climatiques** 2000-2015 : le cumul annuel des précipitations (en mm), la somme annuelle des degrés-jours, et le cumul annuel du rayonnement solaire quotidien (en MJ/m<sup>2</sup>).

Une analyse en composantes principales (ACP) a été appliquée à l'ensemble des données pédoclimatiques. L'axe principal de variation a été retenu (pédoclimat PC1), représentant 50,7% de la variance totale. Sur cet axe, les sites présentant des valeurs positives sont associés à une quantité totale de carbone et d'azote plus importante, ainsi qu'une CEC et une quantité d'argile dans le sol plus élevées. Les valeurs positives sont également associées, bien que moins fortement, à une réserve utile, un cumul

3 : [http://www.gissol.fr/publications/rmq2\\_formulaires\\_enquetes\\_2018-4372](http://www.gissol.fr/publications/rmq2_formulaires_enquetes_2018-4372)

annuel des précipitations et un cumul annuel du rayonnement solaire quotidien plus élevés. Le cumul des précipitations (en mm) au cours de la période d'étude en 2017 a également été retenu comme variable explicative. Les données ont été fournies par les stations météorologiques de MétéoFrance les plus proches (distances comprises entre 1,5 km et 13,5 km).

## ■ Analyses statistiques

### • Influence conjointe du niveau de productivité et de l'intensité de perturbation sur la diversité

Afin de tester les prédictions théoriques du DEM, nous avons évalué un ensemble de modèles de régression reliant le niveau de productivité ou/et l'intensité de perturbation aux métriques de diversité. Plus précisément, nous avons comparé un modèle complet à ses versions simplifiées, incluant seulement un sous-ensemble de ses termes. Dans le respect du modèle de HUSTON (1979), le modèle complet représente les effets supposés non linéaires de la productivité et de l'intensité de perturbation (ici testés sous la forme quadratique). Il est à noter que ces deux variables explicatives ne sont pas corrélées entre elles et donc ont pu être incluses ensemble dans un même modèle sans risque d'instabilité d'ajustement des coefficients de régression. Un premier niveau de simplification du modèle complet consiste à exclure les effets non linéaires. Un second niveau de simplification consiste à éliminer soit l'effet de la productivité, soit celui de l'intensité de perturbation. Cette procédure a abouti à la comparaison de 13 modèles différents pour chaque métrique de diversité. Cette comparaison s'est basée sur le critère d'information d'Akaike (AIC) qui permet de sélectionner le modèle le plus parcimonieux en pénalisant les modèles les plus complexes. La normalité des résidus (test de Shapiro) et la présence de points influents (distance de Cook) ont été vérifiées. Chaque modèle  $i$  a également été comparé au modèle dit nul (en considérant l'AIC<sub>0</sub>), c.à.d. correspondant à l'hypothèse nulle d'une absence d'effet des prédicteurs testés, suivant la formule  $\Delta_i = AIC_0 - AIC_i$ . Lorsque cette valeur est inférieure à 2, le modèle  $i$  est considéré comme équivalent au modèle nul (BURNHAM et ANDERSON, 2004). Les données de richesse spécifique correspondent à des comptages du nombre d'espèces et appartiennent donc à un ensemble d'entiers naturels. Nous avons calibré des régressions de Poisson. Les données d'équitabilité taxono-

mique et de richesse fonctionnelle sont des variables continues bornées entre 0 et 1. Nous avons calibré des régressions Beta. Les données d'équitabilité fonctionnelle sont des variables continues positives. Nous avons calibré des régressions linéaires. La qualité d'ajustement des modèles a été estimée à l'aide d'un R<sup>2</sup> pour les modèles linéaires et d'un pseudo-R<sup>2</sup> pour les modèles linéaires généralisés, ainsi qu'à l'aide de l'erreur absolue moyenne.

### • Influence des pratiques agricoles sur le niveau de productivité et l'intensité de perturbation

Afin de tester les effets des pratiques agricoles sur le niveau de productivité d'une part et l'intensité de perturbation d'autre part, nous avons appliqué une procédure de sélection de modèles similaire à celle présentée ci-dessus, mais en nous basant uniquement sur des modèles linéaires, présentant ou non des termes quadratiques. Concernant le niveau de productivité, le modèle complet incluait les effets des apports totaux d'azote au cours de l'année (sous forme organique ou minérale, par fertilisation ou rejet direct par les bêtes), des conditions pédoclimatiques normales (pédoclimat PC1) et du cumul des précipitations au cours de la période d'étude. Concernant l'intensité de perturbation, le modèle linéaire complet incluait les effets du nombre moyen de fauches réalisées, du nombre moyen de cycles de pâturage, de la date d'entrée dans la parcelle et du chargement animal annuel moyen. La vérification des prérequis et le choix des modèles se sont basés sur les mêmes critères que pour les analyses précédentes portant sur la diversité végétale. Cette procédure a abouti à la comparaison de 15 modèles différents pour la productivité et pour l'intensité de perturbation.

## 2. Résultats

### ■ Influence conjointe du niveau de productivité et de l'intensité de perturbation sur la diversité

Nous avons identifié des modèles significatifs uniquement pour la richesse spécifique et la richesse fonctionnelle, ceux-ci présentant cependant des qualités d'ajustement assez faibles (tableau 1, figure 3). L'intensité

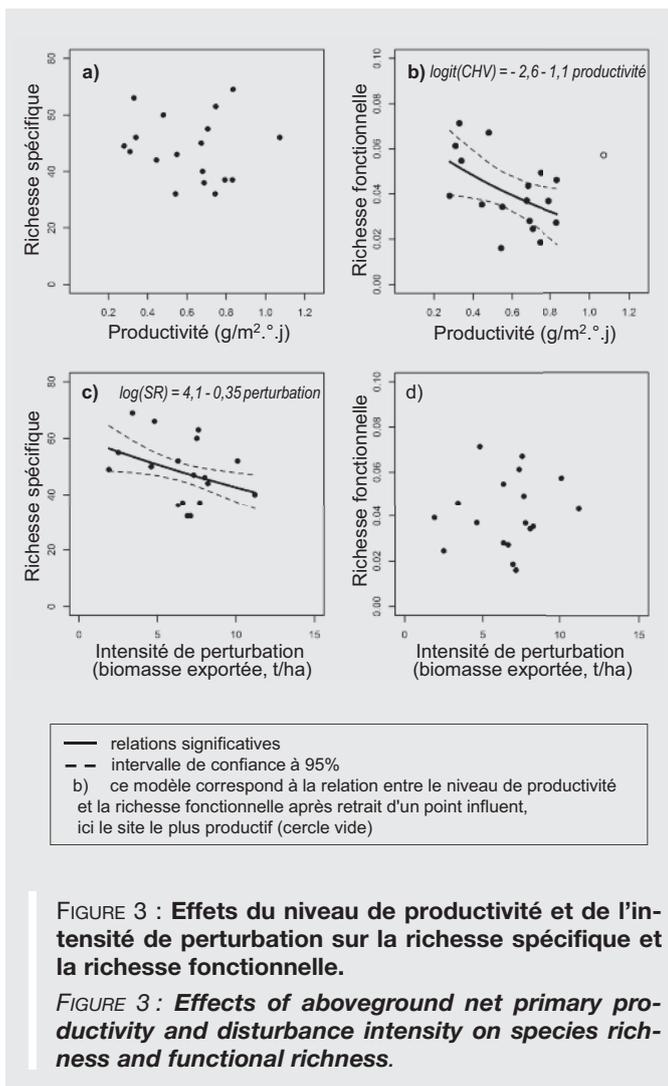
Métrique de diversité	$\Delta_i = AIC_0 - AIC_i$	R <sup>2</sup> ou pseudo-R <sup>2</sup>	erreur absolue moyenne	Equation du meilleur modèle*
Richesse spécifique (SR)	+ 3,8	0,13	8,26	$\log(SR) = 4,1 - 0,35 \text{ perturbation}$
Équitabilité taxonomique (J')	- 0,3	0,13	/	/
Richesse fonctionnelle** (CHV)	+ 2,4	0,28	0,011	$\text{logit}(CHV) = -2,6 - 1,1 \text{ productivité}$
Équitabilité fonctionnelle (Rao)	- 1,3	0,04	/	/

\* Seule l'équation du meilleur modèle par métrique, présentant un  $\Delta_i > 2$ , a été présentée

\*\* Pour la richesse fonctionnelle, la relation a été présentée après retrait du site le plus productif

TABLEAU 1 : Effets du niveau de productivité et de l'intensité de perturbation sur la diversité taxonomique et fonctionnelle.

TABLE 1: Effects of aboveground net primary productivity and disturbance intensity on species diversity and functional diversity.



de perturbation était liée négativement à la richesse spécifique (pseudo- $R^2=0,13$ ). **Le meilleur modèle pour la richesse fonctionnelle incluait l'effet de la productivité** sous la forme d'une relation quadratique (pseudo- $R^2=0,33$ ). Cependant, cette relation quadratique semblait uniquement dépendante du site le plus productif ; aussi, après retrait de ce site, une relation linéaire négative a été mise en évidence (pseudo- $R^2=0,28$  ; figure 3). Concernant l'équitabilité taxonomique et l'équitabilité fonctionnelle, aucun modèle n'a pu être identifié comme présentant une capacité de prédiction significative ( $AIC_0 - AIC_1 < 0$ , tableau 1).

### ■ Influence des pratiques agricoles et des conditions pédo-climatiques sur le niveau de productivité et l'intensité de perturbation

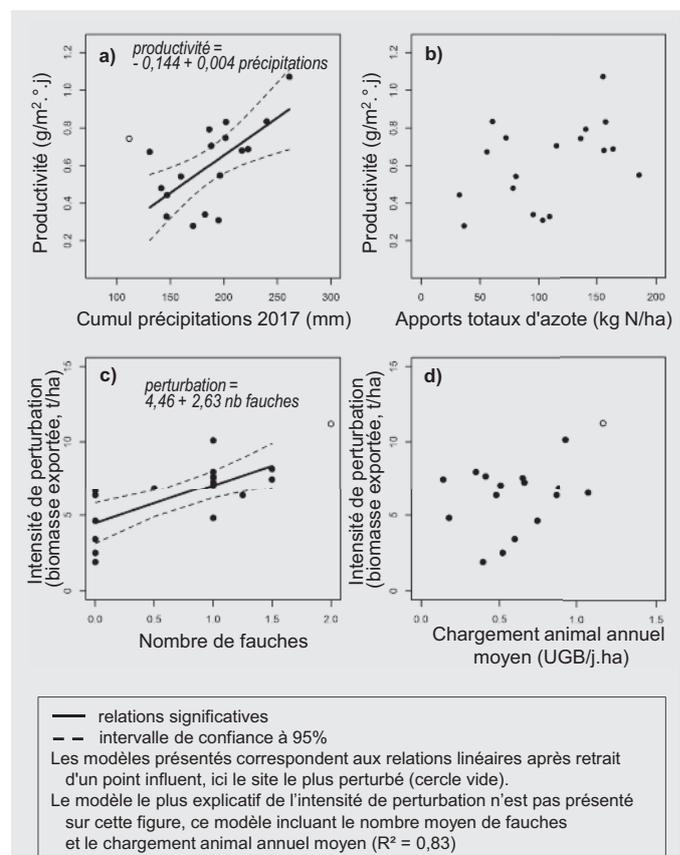
Le modèle **le plus explicatif du niveau de productivité incluait uniquement le cumul des précipitations** au cours de la période d'étude avec un effet linéaire positif ( $\Delta i=7,1$  ;  $R^2=0,41$  après exclusion d'un point influent ; figure 4). Les modèles incluant d'autres variables explicatives, telles que les apports totaux d'azote et les

conditions pédo-climatiques, n'étaient pas meilleurs, c.à.d. qu'inclure les apports totaux d'azote et les conditions pédo-climatiques basées sur les normales climatiques ne semble pas améliorer la prédiction du niveau de productivité estimé au cours de la période d'étude. Le modèle **le plus explicatif de l'intensité de perturbation incluait le nombre moyen de fauches et le chargement animal annuel moyen**, avec des effets additifs positifs ( $\Delta i=28,9$  ;  $R^2=0,83$  après exclusion d'un point influent correspondant au site exportant le plus de biomasse).

### 3. Discussion

Nos résultats ont révélé que le niveau de diversité des prairies permanentes dépend de la productivité et de l'intensité de perturbation. Ces effets n'expliquent cependant qu'une faible part de la variabilité observée entre les sites, mais apparaissent cohérents avec certaines prédictions du modèle d'équilibre dynamique.

Dans notre étude, **la richesse spécifique a été reliée négativement à l'intensité de perturbation uniquement**. D'autres études précédemment conduites en prairies ont cependant mis en évidence une influence conjointe du niveau de productivité et de l'intensité de perturbation



sur la richesse spécifique observée (LALIBERTÉ *et al.*, 2013 ; LORANGER *et al.*, 2016). LALIBERTÉ *et al.* (2013) mettent en évidence que, dans des prairies peu productives, une augmentation de l'intensité de perturbation peut diminuer la richesse spécifique, tendance potentiellement liée à un surpâturage favorisant de petites espèces dont les tissus sont difficiles d'accès pour le bétail. Cependant, LORANGER *et al.* (2016) montrent que, dans les sites plus riches en azote et phosphore du sol, une augmentation de l'intensité de perturbation peut également aboutir à une diminution de la richesse spécifique, tendance potentiellement expliquée par l'exclusion des espèces les moins compétitives, notamment les espèces annuelles dans des prairies dominées par les espèces pérennes. Nos résultats ont montré **une diminution de la richesse fonctionnelle avec l'augmentation de la productivité**. Cette relation, également observée par LORANGER *et al.* (2016), pourrait s'expliquer par une augmentation de la compétition pour la ressource lumineuse avec l'augmentation de la productivité. Cette compétition favoriserait une unique stratégie écologique d'évitement de l'ombrage se traduisant par une croissance en hauteur des plantes visant à intercepter la plus grande fraction de la lumière disponible (FRANKLIN et WHITELAM, 2005 ; NAGASHIMA et HIKOSAKA, 2011 ; VIOLLE *et al.*, 2009). Cette proposition d'interprétation est soutenue par des analyses conduites sur ces mêmes sites montrant que la croissance individuelle des plantes est avant tout contrainte par la disponibilité en lumière au cours de la période d'étude. Sachant que la richesse spécifique et la richesse fonctionnelle sont fortement corrélées dans notre étude, il apparaît que les niveaux de richesse tendent à diminuer avec une augmentation conjointe de la productivité et de l'intensité de perturbation pour la plupart des sites. Cependant, ces tendances n'apparaissent pas toujours statistiquement significatives, ceci pouvant s'expliquer par le fait que les gradients de productivité et d'intensité de perturbation n'expliquent qu'une faible part des différences de diversité observées entre les sites.

La faible capacité prédictive de nos modèles pourrait pour partie s'expliquer par **certaines limites de notre étude**. Premièrement, la productivité a été estimée au cours d'une seule année durant la période principale de croissance de la végétation, soit environ deux mois. Cette mesure pourrait ne pas être représentative du site considéré du fait de conditions météorologiques particulières à cette année d'étude. De même, l'intensité de perturbation a été estimée sur la base d'une enquête et rend compte de la quantité de biomasse exportée, mais sa mesure pourrait être plus pertinente si elle était évaluée au regard de la production annuelle cumulée, cette mesure étant cependant beaucoup plus complexe à quantifier, nécessitant un suivi fréquent de la pousse de l'herbe sur plusieurs années. Deuxièmement, si le cadre théorique général proposé par HUSTON (1979) vise à prédire la richesse spécifique pour l'ensemble des combinaisons d'un double gradient de productivité et d'intensité de perturbation, notre étude ne couvre probablement qu'une partie de ce double gradient. En particulier, les prairies permanentes gérées subissent au moins une perturbation

par an et présentent une productivité suffisante pour être exploitées. Dans notre étude, ceci implique une absence d'observation dans les conditions les moins perturbées et les moins productives de ces écosystèmes. Il a d'ailleurs été montré, pour des prairies de moyenne montagne du Massif central, une diminution de la richesse spécifique avec l'abandon de la gestion des prairies (LOUAULT *et al.*, 2017). Troisièmement, les changements de diversité prédits par le DEM valent pour une taille constante du pool local d'espèces des sites considérés, ce pool correspondant à l'ensemble des espèces de la flore régionale qui peuvent coloniser un habitat et se maintenir dans l'environnement local (HUSTON, 2014). Sachant que les sites de notre étude se distribuent le long d'un gradient pédoclimatique fortement lié à l'altitude, et que l'altitude affecte fortement la diversité végétale (RAHBEK, 1995), il est probable que la taille et la composition des pools d'espèces de nos 18 sites soient variables. Enfin, notre étude a permis de collecter de nombreuses informations répétées au cours de la saison de croissance au prix d'un nombre réduit de sites suivis. Ceci conduit à une puissance limitée de nos analyses statistiques.

Au-delà de ces limites, nos résultats suggèrent que **les variables explicatives du DEM ne sont peut-être pas les mécanismes dominants de l'assemblage et de la dynamique des communautés végétales** suivies. En effet, le niveau de diversité peut être influencé par un ensemble de processus définis comme une série de filtres (filtre de dispersion spatiale, filtres environnementaux liés aux pratiques, compétition) associés à des contingences historiques propres à chaque site. Combinés, ces éléments permettent d'expliquer l'assemblage des espèces en communautés (BELEYA et LANCASTER 1999 ; FUKAMI, 2015). Certains des processus évoqués, comme par exemple la dispersion spatiale des espèces, ne sont cependant *a priori* pas dépendants de la productivité ou de l'intensité de perturbation du site considéré. Par ailleurs, le DEM suppose une perturbation non sélective, c.à.d. affectant toutes les espèces de manière comparable. Ce n'est cependant pas le cas pour certains types de gestion des prairies : le pâturage continu peu intensif, par exemple, crée une hétérogénéité de composition du couvert végétal (BLOOR et POTTIER, 2014). La faible part des différences de diversité expliquée par les gradients de productivité et d'intensité de perturbation pourrait donc pour partie être liée aux conditions particulières de notre étude, conditions limitant la gamme d'évaluation des prédictions du DEM et nécessitant la prise en compte potentielle d'autres processus écologiques d'importance.

Après avoir identifié les facteurs qui structurent la diversité des prairies, nous avons quantifié l'impact des pratiques agricoles et des conditions pédoclimatiques sur l'intensité de perturbation et la productivité. Assez logiquement, l'intensité de perturbation, estimée comme la quantité totale d'herbe prélevée au cours de l'année, s'expliquait par le nombre moyen de fauches réalisées et le chargement animal annuel moyen. En revanche, les apports totaux d'azote n'expliquaient pas la productivité, de même que les pratiques de fertilisation sous forme

minérale et organique. La productivité apparaissait essentiellement dépendante du régime de précipitations de la période d'étude, comme observé dans d'autres contextes en prairies permanentes (par ex. CHOLLET *et al.*, 2014). Cette absence d'effet de la fertilisation sur la productivité peut s'interpréter de deux manières. Premièrement, à l'échelle d'une large région fourragère comme le Massif central, l'impact de la fertilisation sur la production d'herbe pourrait être largement inférieur à l'influence des différences pédoclimatiques entre sites, et plus particulièrement aux différences de régimes de précipitations. Deuxièmement, l'effet provoqué par les apports d'azote pourrait interagir de façon complexe avec les conditions pédoclimatiques locales. En effet, une même quantité d'azote apportée dans une prairie dont la croissance est limitée par ce nutriment ne présentera pas la même réponse en termes de productivité qu'une prairie dont la croissance est limitée par la durée de saison de végétation ou la disponibilité en phosphore. Par ailleurs, cette absence d'effet pourrait être expliquée par une absence de quantification de certaines sources d'azote et des pertes observées au cours de la saison de végétation. Au final, si, parmi les deux facteurs du DEM, seul le moins structurant de la diversité, c.à.d. l'intensité de perturbation, est clairement lié aux modalités de gestion, il n'est pas surprenant que les liens directs entre diversité et pratiques se soient révélés ténus ou/et très variables jusqu'à présent dans les études conduites (SOCHER *et al.*, 2013 ; TALLE *et al.*, 2016).

## Conclusion

En se référant à un modèle théorique d'écologie comme le DEM, nous pouvons entrevoir quelques principes généraux reliant les pratiques agricoles à la productivité et à l'intensité de perturbation, deux facteurs déterminant plus directement l'assemblage et la dynamique des communautés végétales. Cependant, notre étude souligne la **difficulté d'identifier un lien de causalité entre les pratiques agricoles et la diversité des prairies**. Afin d'améliorer les prédictions du niveau de diversité, il apparaît nécessaire de mieux comprendre comment les effets de la productivité et de l'intensité de perturbation peuvent être modulés par le contexte historique et géographique des parcelles (le pool d'espèces) et comment le mode d'utilisation de l'herbe et les intrants interagissent avec le pédoclimat pour modifier la productivité des prairies. Pour analyser ce type d'interaction, il serait nécessaire d'étendre cette étude à un réseau de parcelles beaucoup plus vaste qui inclurait une même variété de modalités de gestion répétée le long du gradient pédoclimatique qui caractérise le Massif central.

Accepté pour publication,  
le 31 janvier 2019

**Remerciements** : Ce travail a été financé par la Région Auvergne-Rhône-Alpes et le Fonds Européen de Développement Régional (FEDER) (projet FLORIS) et soutenu par l'initiative 16-IDEX-ISITE (CAP 20-25). Ce travail s'est appuyé sur le réseau de mesures de la qualité

des sols, un programme financé par le Groupement d'Intérêt Scientifique Sol (MTES, MAA, ADEME, INRA, IRD, IGN) et sur les projets Prairies AOP et AEOLE. Ce travail et le projet FLORIS plus largement sont dédiés à la mémoire de Bernard Amiaud et à sa contribution au développement de l'écologie des communautés prairiales.

## RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- AGABRIEL J. (2010) : *Alimentation des bovins, ovins et caprins. Besoins des animaux - Valeurs des aliments : Tables Inra 2010. Édition remaniée*, éd. Quae (Versailles), 312 p.
- BELYEA L.R., LANCASTER J. (1999) : «Assembly rules within a contingent ecology», *Oikos*, 402-416.
- BLOOR J., POTTIER J. (2014) : «Grazing and spatial heterogeneity: implications for grassland structure and function», *Grasslands Biodiversity and Conservation in a Changing World*, P. Mariotte, P Kardol, coord., Nova Science Publishers Inc., 135-162.
- BURNHAM K.P., ANDERSON D.R. (2004) : «Multimodel inference: understanding AIC and BIC in model selection», *Sociological Methods & Research*, 33, 261-304.
- CARRÈRE P., SEYTRE L., PIQUET M., LANDRIEUX J., RIVIÈRE J., CHABALIER C., ORTH D. (2012) : «Une typologie multifonctionnelle des prairies des systèmes laitiers AOP du Massif central combinant des approches agronomiques et écologiques», *Fourrages*, 209, 9-21.
- CHOLLET S., RAMBAL S., FAYOLLE A., HUBERT D., FOULQUIÉ D., GARNIER E. (2014) : «Combined effects of climate, resource availability, and plant traits on biomass produced in a Mediterranean rangeland», *Ecology*, 95, 737-748.
- CORNWELL W.K., SCHWILK D.W., ACKERLY D.D. (2006) : «A trait-based test for habitat filtering: convex hull volume», *Ecology*, 87, 1465-1471.
- CRUZ P., THEAU J.P., LECLoux E., JOUANY C., DURU M. (2010) : «Typologie fonctionnelle de graminées fourragères pérennes: une classification multitraits», *Fourrages*, 201, 11-17.
- DA SILVEIRA PONTES L., MAIRE V., SCHELLBERG J., LOUAULT F. (2015) : «Grass strategies and grassland community responses to environmental drivers: a review», *Agronomy for Sustainable Development*, 35, 1297-1318.
- DÍAZ S., LAVOREL S., DE BELLO F., QUÉTIER F., GRIGULIS K., ROBSON T.M. (2007) : «Incorporating plant functional diversity effects in ecosystem service assessments», *Proc. National Academy of Sciences*, 104, 20684-20689.
- DURU M., CRUZ P., AL HAJ KHALED 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 J.*, 100, 1622-1630.
- DURU M., THEROND O., MARTIN G., MARTIN-CLOUAIRE R., MAGNE M.A., JUSTES, E., JOURNET E.P., AUBERTOT J.N., SAVARY S., BERGEZ J.E., SARTHOU J.P. (2015) : «How to implement biodiversity-based agriculture to enhance ecosystem services: a review», *Agronomy for Sustainable Development*, 35, 1259-1281.
- FRANKLIN K.A., WHITELAM G.C. (2005) : «Phytochromes and shade-avoidance responses in plants», *Annals of botany*, 96, 169-175.
- FUKAMI T. (2015) : «Historical contingency in community assembly: integrating niches, species pools, and priority effects», *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 46, 1-23.
- GAUJOUR E., AMIAUD B., MIGNOLET C., PLANTUREUX S. (2012) : «Factors and processes affecting plant biodiversity in permanent grasslands. A review», *Agronomy for Sustainable Development*, 32, 133-160.

- GIOVANNI R., DULPHY J.P. (2008) : «Présentation de références Corpen simplifiées pour l'évaluation des rejets et des pressions d'azote et de phosphore des troupeaux bovins», *Fourrages*, 195, 357-372.
- HUSTON M.A. (1979) : «A general hypothesis of species diversity», *The American Naturalist*, 113, 81-101.
- HUSTON M.A. (2014) : «Disturbance, productivity, and species diversity: empiricism vs. logic in ecological theory», *Ecology*, 95, 2382-2396.
- ISELL F., CRAVEN D., CONNOLLY J., LOREAU M., SCHMID B., BEIERKUHNLEIN, BEZEMER T.M., BONIN C., BRUELHEIDE H., DE LUCA E., EBELING A., GRIFFIN J.N., GUO Q., HAUTIER Y., HECTOR A., JENTSCH A., KREYLING J., LANTA V., MANNING P., MEYER S.T., MORI A.S., NAEEM S., NIKLAUS P.A., POLLEY H.W., REICH P.B., ROSCHER C., SEABLOOM E.W., SMITH M.D., THAKUR M.P., TILMAN D., TRACY B.F., VAN DER PUTTEN W.H., VAN RUIJVEN J., WEIGELT, A., WEISSER W.W., WILSEY B., EISENHAEUER, N. (2015) : «Biodiversity increases the resistance of ecosystem productivity to climate extremes», *Nature*, 526, 574.
- JOLIVET C., ALMEIDA-FALCON J.L., BERCHÉ P., BOULONNE L., FONTAINE M., GOUNY L., LEHMANN S., MAÏTRE B., RATIÉ C., SCHELLENBERGER E. SOLER-DOMINGUEZ N. (2018) : *Manuel du Réseau de mesures de la qualité des sols. RMQS2 : deuxième campagne métropolitaine, 2016 - 2027*, INRA, US 1106 InfoSol, Orléans, France. <http://www.gissol.fr/publications/manuel-du-reseau-de-mesures-de-la-qualite-des-sols-rmq2-edition-2018-4352>
- LALIBERTÉ E., LAMBERS H., NORTON D.A., TYLIANAKIS J.M., HUSTON M.A. (2013) : «A long-term experimental test of the dynamic equilibrium model of species diversity», *Oecologia*, 171, 439-448.
- LE ROUX X., BARBAULT R., BAUDRY J., BUREL F., DOUSSAN I., GARNIER E., HERZOG F., LAVOREL S., LIFRAN R., ROGER-ESTRADE J., SARTHOU J.P., TROMMETTER M. (2008) : *Agriculture et biodiversité. Valoriser les synergies*, Expertise scientifique collective, synthèse du rapport, INRA, France.
- LORANGER J., VIOLLE C., SHIPLEY B., LAVOREL S., BONIS A., CRUZ P., LOUAULT F., LOUCOUGARAY G., MESLÉARD F., YAVERCOSKI N., GARNIER E. (2016) : «Recasting the dynamic equilibrium model through a functional lens: the interplay of trait-based community assembly and climate», *J. Ecology*, 104, 781-791.
- LOUAULT F., POTTIER J., NOTE P., VILE D., SOUSSANA J.F., CARRÈRE, P. (2017) : «Complex plant community responses to modifications of disturbance and nutrient availability in productive permanent grasslands», *J. Vegetation Science*, 28, 538-549.
- MASON N.W., DE BELLO F., DOLEAL J., LEP?AL J., LEP? J. (2011) : «Niche overlap reveals the effects of competition, disturbance and contrasting assembly processes in experimental grassland communities», *J. Ecology*, 99, 788-796.
- MOUILLOT D., STUBBS W., FAURE M., DUMAY O., TOMASINI J.A., WILSON J.B., CHI T.D. (2005) : «Niche overlap estimates based on quantitative functional traits: a new family of non-parametric indices», *Oecologia*, 145, 345-353.
- NAGASHIMA H., HIKOSAKA K. (2011) : «Plants in a crowded stand regulate their height growth so as to maintain similar heights to neighbours even when they have potential advantages in height growth», *Annals of botany*, 108, 207-214.
- NAVAS M., VIOLLE C. (2009) : «Plant traits related to competition: how do they shape the functional diversity of communities?», *Community Ecology*, 10, 131-137.
- PEREZ-HARGUINDEGUY N., DÍAZ S., GARNIER E., LAVOREL S., POORTER H., JAUREGUBERRY P. BRET-HARTE M.S., CORNWELL W.K., CRAINE J.M., GURVICH D.E., URCELAY C., VENEKLAAS E.J., REICH P.B., POORTER L., WRIGHT I.J., RAY P., ENRICO L., PAUSAS J.G., DE VOS A.C., BUCHMANN N., FUNES G., QUÉTIER F., HODGSON J.G., THOMPSON K., MORGAN H.D., TER STEEGE H., VAN DER HEIJDEN M.G.A., SACK L., BLONDER B., POSCHOLD P., VAIERETTI M.V., CONTI G., STAVER A.C., AQUINO S., CORNELISSEN J.H.C. (2013) : «New handbook for standardised measurement of plant functional traits worldwide», *Australian Journal of Botany*, 61, 167-234.
- PIELOU E.C. (1966) : «Species-diversity and pattern-diversity in the study of ecological succession», *J. theoretical biology*, 10, 370-383.
- RAHBEK C. (1995) : «The elevational gradient of species richness: a uniform pattern?», *Ecography*, 18, 200-205.
- RAO C.R. (1982) : «Diversity and dissimilarity coefficients - a unified approach», *Theoretical Population Biology*, 21, 24-43.
- SOCHER S.A., PRATI D., BOCH S., MÜLLER J., BAUMBACH H., GOECKEL S., HEMP A., SCHÖNING I., WELLS K., BUSCOT F., KALKO E.K.V., LINSSENMAIR K.E., SCHULZE E.D., WEISSER W.S., FISCHER M. (2013) : «Interacting effects of fertilization, mowing and grazing on plant species diversity of 1500 grasslands in Germany differ between regions», *Basic and Applied Ecology*, 14, 126-136.
- SVENSSON J.R., LINDEGARTH M., JONSSON P.R., PAVIA, H. (2012) : «Disturbance-diversity models: what do they really predict and how are they tested?», *Proc. Royal Society B*, 279, 2163-2170.
- TÄLLE M., DEÁK B., POSCHLOD P., VALKÓ O., WESTERBERG L., MILBERG, P. (2016) : «Grazing vs. mowing: A meta-analysis of biodiversity benefits for grassland management», *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 222, 200-212.
- VIOLLE C., NAVAS M.L., VILE D., KAZAKOU E., FORTUNEL C., HUMMEL I., GARNIER, E. (2007) : «Let the concept of trait be functional!», *Oikos*, 116, 882-892.
- VIOLLE C., GARNIER E., LECOEUR J., ROUMET C., PODEUR C., BLANCHARD A., NAVAS M.L. (2009) : «Competition, traits and resource depletion in plant communities», *Oecologia*, 160, 747-755.