



Cet article de la revue **Fourrages**,
est édité par l'Association Francophone pour les Prairies et les Fourrages

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

www.afpf-asso.fr

Utilisation de la diversité végétale pour réduire la vulnérabilité et accroître la résilience à la sécheresse des prairies productives permanentes et semées

A. Lüscher^{1,2}, K. Barkaoui^{3,4}, J. A. Finn⁵, D. Suter¹, M. Suter¹, F. Volaire⁶

RESUME

Le changement climatique est associé à une plus grande variabilité des sécheresses inter et intra-annuelles et à la survenue d'événements extrêmes, qui menacent la résilience des prairies productives semi-naturelles et semées en Europe. Les stratégies des plantes dépendent de l'intensité du stress. Sous stress modéré, la résistance à la sécheresse permet d'assurer le maintien de la croissance des feuilles par évitement de déshydratation. Sous stress intense, les plantes ne peuvent plus pousser ; la survie à la sécheresse dépend de la tolérance à la déshydratation. Il existe donc un compromis fonctionnel entre croissance sous stress modéré et survie sous stress sévère. Une forte variabilité intraspécifique existe au sein des principales graminées fourragères en fonction de leur origine, de la Méditerranée jusqu'aux climats tempérés froids, et représente un grand potentiel pour l'adaptation des futurs écotypes et cultivars à une plus grande gamme d'intensités de sécheresse. La variabilité interspécifique via la diversité des espèces végétales offre aussi une opportunité pour stabiliser la production de fourrage de deux manières. Premièrement, la réduction de la croissance en cas de stress est nettement plus faible pour les communautés végétales diversifiées que pour les communautés mono ou bi-spécifiques, car les premières offrent la possibilité d'inclure des espèces résistantes à la sécheresse (ou qui survivent à la sécheresse). Deuxièmement, les interactions positives entre les espèces améliorent le fonctionnement de l'écosystème des communautés végétales diversifiées en cas de sécheresse modérée, leur permettant de compenser les réductions de rendement induites par la sécheresse. Actuellement, les cultivars disponibles d'espèces fourragères pérennes adaptées au climat sec sont encore rares, et seules quelques espèces fourragères sont utilisées dans les systèmes de production. Ainsi, la diversité végétale intra et interspécifique devrait être mieux valorisée pour réduire la vulnérabilité et augmenter la résilience des prairies productives.

SUMMARY

Using plant diversity to reduce vulnerability and increase drought resilience of permanent and sown productive grasslands

Climate change associated with a greater variability of inter- and intra-annual droughts and the occurrence of extreme events act in combination to challenge semi-natural and sown productive grasslands in Europe. Successful plant strategies under drought strongly depend on stress intensity. Drought resistance to maintain leaf growth under moderate stress presents trade-offs with drought survival after growth cessation under life-threatening drought. Substantial intra-specific variability exists in key forage grasses originating from the Mediterranean to the cool-temperate climates and represents a great potential for adaptation of future ecotypes and cultivars to a larger range of drought intensities. Plant species diversity offers an opportunity to stabilize forage production in two ways. First, growth reduction under stress is significantly smaller for diverse compared to simple plant communities because the former offers the opportunity to include drought-resistant (or drought-surviving) species. Second, positive interactions among species increase ecosystem functioning of more diverse plant communities under moderate drought, allowing them to compensate for drought-induced yield reductions. Currently, available cultivars of perennial forage species adapted to dry climate are still rare and only a few forage species are used in productive systems. Thus, both intra- and inter-specific plant diversity should be better valued to reduce vulnerability and increase resilience of productive grasslands.

AUTEURS

1 : Agroscope, Forage Production and Grassland Systems, 8046 Zurich, Switzerland

2 : AGFF, Swiss Grassland Society, 8046 Zurich, Switzerland

3 : CIRAD, UMR ABSys, F-34398 Montpellier, France

4 : ABSys, Univ Montpellier, CIHEAM-IAMM, CIRAD, INRAE, Institut Agro, Montpellier, France

5 : Teagasc, Environment Research Centre, Johnstown Castle, Wexford, Ireland

6 : Univ Montpellier, CEFE, CNRS, INRAE, EPHE, IRD, 1919 Route de Mende, Montpellier, France

MOTS-CLES : sévérité du stress hydrique, résistance, survie, effet d'assurance, fonctionnement de l'écosystème, complémentarité

KEY-WORDS: drought stress severity, resistance, survival, insurance effect, ecosystem functioning, complementarity

REFERENCE DE L'ARTICLE : Lüscher A., Barkaoui K., Finn J. A., Suter D., Suter M., Volaire F., (2023). « Utilisation de la diversité végétale pour réduire la vulnérabilité et accroître la résilience à la sécheresse des prairies productives permanentes et semées ». *Fourrages* 253, 61-74

Cet article a été publié en anglais dans la revue *Grass and Forage Science* (Volume 77, Issue 4), et traduit en français pour la revue *Fourrages*, avec l'aimable autorisation des auteurs et de la revue *Grass and Forage Science*.

Article d'origine : Lüscher A., Barkaoui K., Finn J. A., Suter D., Suter M., & Volaire F., (2022). Using plant diversity to reduce vulnerability and increase drought resilience of permanent and sown productive grasslands. *Grass and Forage Science*, 77(4), 235-246. <https://doi.org/10.1111/qfs.12578>

La vaste gamme environnementale de la distribution mondiale des prairies démontre leur grand potentiel d'adaptation.

Les prairies couvrent environ 40 % de la surface terrestre mondiale (White *et al.*, 2000) et font partie des agroécosystèmes les plus importants, fournissant des services allant de l'approvisionnement en fourrage pour les ruminants et du stockage du carbone dans le sol à des habitats de grande biodiversité. Réflétant les conditions pédo-climatiques, ces prairies comprennent une grande variété d'écosystèmes tels que la végétation de steppe, la savane, la toundra, la prairie alpine et les prairies tempérées (Whittaker, 1975 ; Reich *et al.*, 1997). De plus, dans les régions tempérées, de vastes étendues de terres qui seraient autrement couvertes d'arbustes et d'arbres sont maintenues en tant que prairies par des coupes et/ou des pâturages réguliers. En bref, les prairies peuvent prospérer dans une vaste gamme de conditions pédoclimatiques et extrêmes, là où les arbustes et les arbres ne peuvent pas pousser et/ou les autres systèmes agricoles ne sont pas économiquement rentables. Cela suggère fortement que les prairies bénéficient de stratégies végétales et de processus écologiques qui leur permettent de croître, de survivre, de résister, de se rétablir et/ou de s'adapter à des conditions environnementales moyennes très différentes et à une multitude de conditions environnementales extrêmes rencontrées à différents endroits. Avec le changement climatique mondial, la moyenne et la variation des conditions météorologiques devraient changer (Orlowsky et Seneviratne, 2012), ce qui entraînera une modification des stress biotiques (par exemple les adventices, les maladies, les nuisibles) et abiotiques (par exemple, le calendrier des saisons, l'incidence accrue d'événements météorologiques graves, tels que la sécheresse estivale, la canicule, l'engorgement en eau des sols).

Objectifs

Bien que le changement climatique affecte également les prairies naturelles et semi-naturelles (gérées à faible intensité, moins productives, souvent riches en espèces), nous nous concentrons ici sur les effets du stress hydrique sur les prairies productives qui sont fortement modifiées et généralement fertilisées pour maximiser la production de fourrage et sa qualité (valeur nutritive). Les études sur les prairies semi-naturelles sont référencées pour étayer la théorie écologique et pour souligner certaines spécificités des prairies productives. Les prairies productives sont en général semées avec une faible diversité (voire en monoculture) d'espèces (et de cultivars) sélectionnées, ou sont des prairies permanentes avec une diversité végétale relativement faible : elles offrent toutes deux une possible adaptation par le biais de changements dans (i) la composition des espèces et (ii) des génotypes ainsi que (iii) leur diversité. Nous nous sommes concentrés sur toute la gamme de déficit hydrique, de

sévère et prévisible sous les climats méditerranéens à modérée et moins prévisible dans les climats tempérés à frais, suggérant qu'une gamme de stratégies adaptatives est nécessaire.

1. Une diversité de stratégies végétales pour faire face à la sécheresse

Une meilleure compréhension des stratégies adaptatives des plantes fourragères face à la sécheresse est cruciale pour gérer efficacement les prairies et sélectionner des cultivars qui améliorent la résilience des prairies, c'est-à-dire une récupération post-stress suffisante pour atteindre une productivité post-sécheresse comparable à celle avant sécheresse. Les deux principales performances des plantes en cas de déficit hydrique modéré et sévère sont la « résistance à la sécheresse », c'est-à-dire le maintien de la croissance des feuilles et de la production de biomasse, et la « survie à la sécheresse », c'est-à-dire la capacité de la plante à survivre et repartir en production après un arrêt de croissance dû à une sécheresse sévère (Volaire, 2018). La résistance à la sécheresse est plus pertinente en cas de stress hydrique modéré, tandis que la survie à la sécheresse est essentielle en cas de stress hydrique sévère (Figure 1), mais elles peuvent toutes deux améliorer la récupération post-sécheresse et donc la résilience des communautés végétales.

En ce qui concerne les stratégies des plantes (Figure 1), « l'échappement de la déshydratation » permet aux plantes de raccourcir et d'achever leur cycle de reproduction avant l'apparition de la sécheresse. Par exemple les plantes annuelles surmontent la sécheresse grâce à leurs graines tolérantes à la dessiccation. Pour les plantes pérennes soumises à un déficit hydrique, la résistance à la sécheresse est principalement associée à une stratégie « d'évitement de la déshydratation », qui maximise l'absorption d'eau et/ou minimise la perte d'eau pour maintenir une teneur en eau et une turgescence élevées des feuilles, assurant ainsi le maintien de la croissance. En revanche, la survie à la sécheresse est associée à une stratégie de tolérance à la déshydratation, permettant aux plantes de tolérer une déshydratation modérée des tissus dans les feuilles et les méristèmes. Dans certains cas, la tolérance à la déshydratation repose sur la dormance estivale, stratégie endogène contrôlée qui réduit ou arrête l'activité du méristème pour le rendre relativement insensible aux signaux favorisant la croissance (Volaire et Norton, 2006). Enfin, la stratégie de « résistance à l'embolie » empêche les conduits du xylème de se remplir d'air sous l'effet d'une pression négative (défaillance hydraulique), ce qui évite à la plante de 'mourir de soif' et contribue à la survie des plantes lorsque la sécheresse s'intensifie fortement.

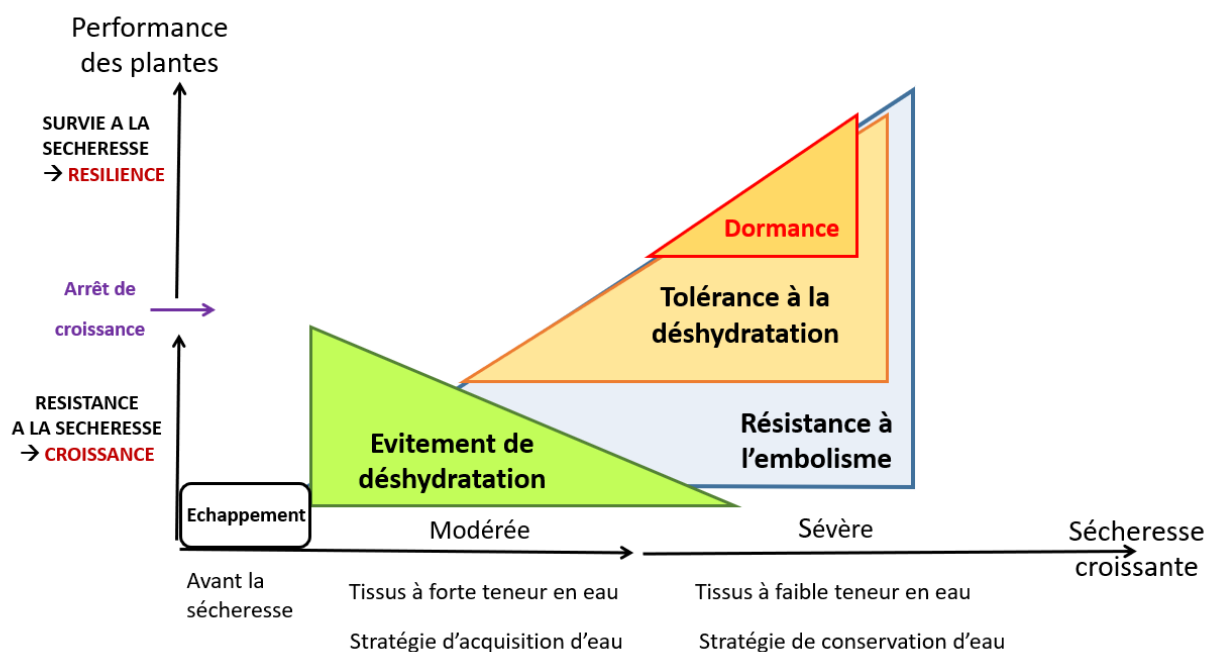


FIGURE 1 : Stratégies végétales pour faire face à un déficit hydrique croissant. L'évitement de la déshydratation renforce la résistance à la sécheresse (maintien de la croissance sous une sécheresse modérée), tandis que la tolérance à la déshydratation, la dormance et la résistance à l'embolie renforcent la survie à la sécheresse (Volaire, 2018)

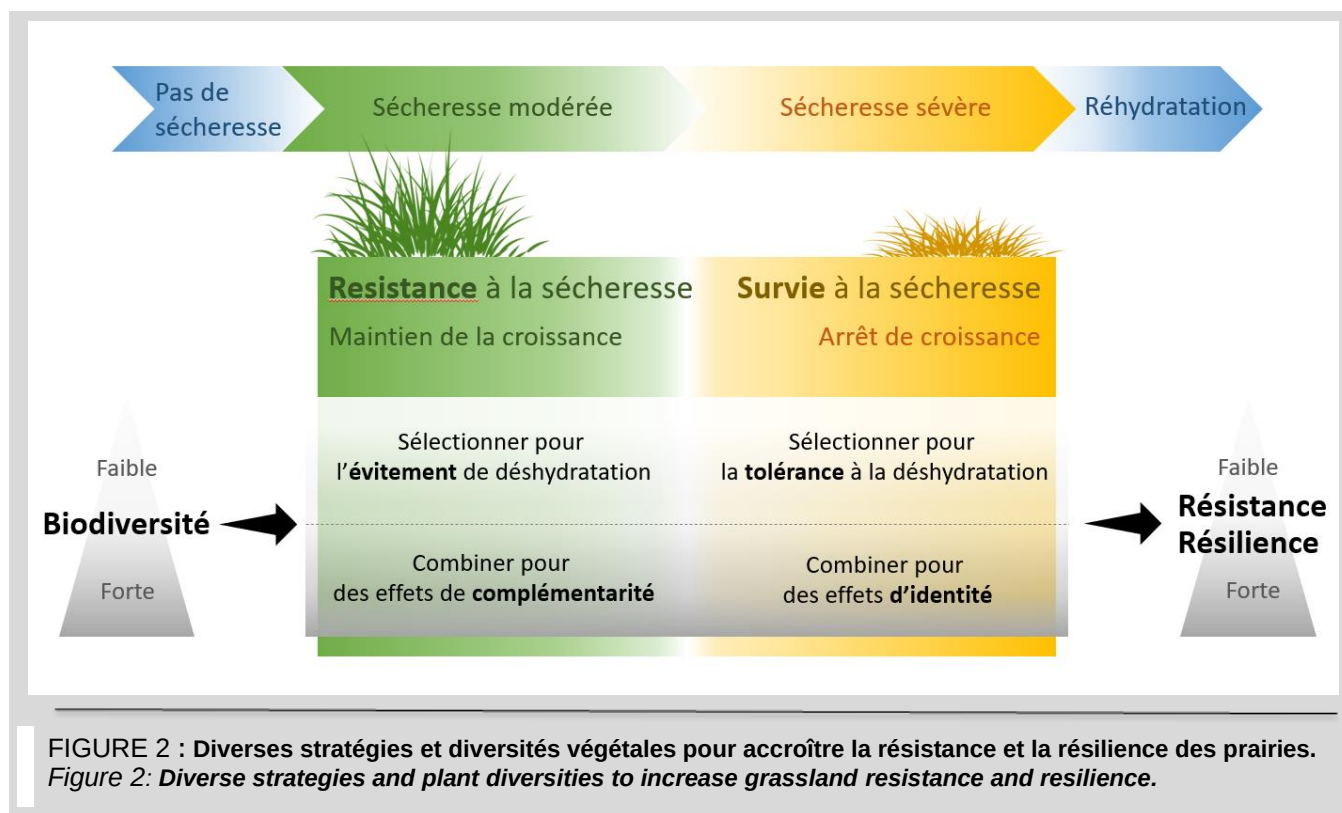
Figure 1: Plant strategies to face increasing water deficit. Dehydration avoidance enhances drought resistance (maintenance of growth at moderate drought), while dehydration tolerance, dormancy and embolism resistance enhance drought survival (Volaire, 2018).

1.1 Croître ou survivre : un compromis entre la résistance à la sécheresse et la survie à la sécheresse

La plupart des stratégies peuvent être combinées dans une certaine mesure, variant en fonction des espèces et des populations. Le maintien de la croissance (évitement de la déshydratation) est associé à une utilisation rapide de l'eau en cas de sécheresse modérée - stratégie de « dépense d'eau » - tandis que la survie des plantes après l'arrêt de la croissance (tolérance à la déshydratation et à l'embolie, dormance) est associée à une utilisation lente de l'eau en cas de sécheresse sévère - stratégie « d'économie d'eau » (Figure 2). « Rester vert » et continuer à croître dans des conditions de sécheresse peut contribuer à épuiser l'eau du sol et donc rendre les plantes extrêmement vulnérables à une sécheresse prolongée et extrême (Zhao *et al.*, 2017). Par conséquent, éviter la déshydratation est une stratégie qui ne permet pas la survie des plantes en cas de sécheresse sévère. (Yates *et al.*, 2019). Savoir « quand ne pas pousser » ou « quand sacrifier les feuilles par sénescence » améliore la survie face à des conditions potentiellement mortelles. C'est le cas de la dormance estivale, qui confère aux génotypes de certaines espèces de graminées la capacité endogène de cesser ou de réduire la croissance aérienne et la sénescence, indépendamment de l'apport hydrique

en été (Gillespie and Volaire, 2017). La dormance estivale confère une survie supérieure après des sécheresses estivales sévères et répétées (Norton *et al.*, 2006a; 2006b), révélant que la capacité endogène et programmée de réduire fortement ou d'arrêter la croissance pendant la période de sécheresse, est la réponse la plus efficace pour maximiser la survie des plantes à ce stress.

Le découplage des réponses des plantes, c'est-à-dire la capacité à croître lors des étés/hivers favorables et à survivre sous des étés/hivers rigoureux, a montré un compromis général entre le potentiel de croissance saisonnier et la survie à la déshydratation saisonnière dans 385 populations européennes de ray-grass anglais (*Lolium perenne* L.) (Keep *et al.*, 2021). Trois groupes de populations de ray-grass ont été identifiés, en fonction de leur origine et de stratégies contrastées mises en œuvre pour faire face aux stress saisonniers, révélant un compromis entre les stratégies d'évitement de la déshydratation et de tolérance à la déshydratation. Les populations des sites du nord, où la sécheresse estivale est faible à modérée, avaient pour la plupart une stratégie d'évitement de la déshydratation avec un fort potentiel de croissance pendant un été humide. Ce sont ces populations qui survivaient le moins bien en cas de sécheresse sévère. En revanche, les populations des sites du sud, où la sécheresse estivale est intense, avaient un faible potentiel de croissance en été humide.



Ce sont ces populations qui survivaient le mieux aux étés très secs du fait de leur stratégie de tolérance à la déshydratation. Les potentiels de croissance saisonniers réduits sont donc des adaptations phénologiques qui peuvent être considérées comme des niveaux de dormance déterminant le niveau de tolérance à la déshydratation des populations. Des potentiels de croissance saisonniers variant similairement selon l'origine ont également été identifiés au sein des populations européennes de dactyle (*Dactylis glomerata* L.) (Bristiel et al., 2017), évoquant un possible modèle saisonnier adaptatif généralisé chez les plantes (Volaire et al., 2022). Ainsi, l'équilibre entre productivité et survie au stress devient une question centrale dans l'amélioration des plantes pour la survie à la sécheresse et au gel (Volaire et al., 2014; Ergon et al., 2018) et donc pour la résistance et la résilience des prairies (Figure 2).

2 La diversité des espèces végétales offre des opportunités pour stabiliser la production fourragère en cas de stress hydrique

2.1 Les enseignements tirés des prairies semi-naturelles illustrent l'effet stabilisateur de la diversité

Le rôle de la diversité végétale dans la résistance et la résilience des communautés face aux perturbations environnementales est bien établi sur la base de prairies expérimentales semi-naturelles (Craven et al., 2016). Par exemple, une méta-analyse de 46 expériences

d'associations de plantes par Isbell et al. (2015) a révélé que la biomasse des « communautés à faible diversité ayant une ou deux espèces de plantes prairiales, variait d'environ 50 % pendant les événements météorologiques [sévéres], contre 25 % environ seulement pour les communautés à forte diversité avec 16-32 espèces ».

Quels processus écologiques sous-tendent ces avantages conférés par la biodiversité ? « L'effet d'assurance » fait référence à de multiples processus biologiques qui engendrent l'effet stabilisateur de la biodiversité sur le fonctionnement des écosystèmes soumis à des stress et perturbations environnementales. L'effet d'assurance comprend : (i) « l'effet de portfolio » qui résulte de fluctuations indépendantes (ou suffisamment découplées) de l'abondance des espèces au fil du temps ; (ii) les effets bénéfiques de la biodiversité sur la valeur moyenne et la variabilité des propriétés des écosystèmes ; et (iii) la variabilité spatiale entre les parcelles ou les emplacements dans les paysages hétérogènes (adapté de Loreau et al., 2021). Une question clé se pose : les effets d'assurance se produisent-ils dans les prairies productives ?

2.2 La diversité des espèces dans les prairies productives améliore la fonction de l'écosystème en cas de sécheresse

Dans les prairies tempérées productives, où la résistance à des stress hydriques modérés est principalement visée, il existe peu d'expérimentations testant le rôle de la diversité dans le maintien de la

fonction de l'écosystème en cas de stress. Sous une sécheresse imposée expérimentalement, la diversité en espèces a amélioré la stabilité des rendements (Haughey *et al.*, 2018 ; Grange *et al.*, 2022), reflétant les effets d'assurance de la diversité par la réduction de la variance temporelle ou du rapport moyenne-variance. Certains éléments indiquent que l'effet stabilisateur dans les communautés plus diversifiées était causé par les décalages de phénologie et de croissance des espèces (Haughey *et al.*, 2018). Une meilleure stabilité du rendement des mélanges par rapport aux monocultures a également été constatée sur 16 sites aux climats différents dans l'expérience AgroDiversity (Schaub *et al.*, 2020). Dans la méta-analyse d'Isbell *et al.* (2015), 24 des 46 expériences impliquaient des monocultures et des mélanges de deux graminées et de deux légumineuses, de sorte que leur conclusion, selon laquelle la diversité confère une résistance et une stabilité plus élevées de la productivité de la biomasse, est également pertinente pour des mélanges simples de prairies productives.

En période de sécheresse, les mélanges fourragers plus diversifiés ont permis des rendements égaux ou plus élevés que ceux de monocultures et de mélanges peu diversifiés (Skinner *et al.*, 2004 ; Hofer *et al.*, 2016 ; Komainda *et al.*, 2020), ce qui montre que des effets positifs de complémentarité entre espèces sur la production de biomasse sont observés également en condition de sécheresse. Certaines études ont même montré que ces effets positifs étaient si forts que les mélanges soumis à la sécheresse atteignaient au moins le rendement de la moyenne des monocultures sans traitement sécheresse (Hofer *et al.*, 2016 ; Finn *et al.*, 2018 ; Grange *et al.*, 2021). Ainsi, la culture en mélanges peut atténuer les effets négatifs d'une sécheresse modérée. L'utilisation d'espèces fourragères résistantes à la sécheresse dans ces mélanges permet de surmonter en partie les limitations de l'absorption des nutriments découlant de la limitation de l'eau dans le sol. Il a été démontré que la résistance à une sécheresse modérée se produit grâce au maintien de la fixation symbiotique de l'azote par les légumineuses (Hofer *et al.*, 2017) ou en accroissant l'absorption des ressources en eau et minéraux dans les couches du sol plus profondes (Hoekstra *et al.*, 2015). Il est important de noter que les interactions bénéfiques entre espèces et les différences phénologiques de croissance et développement des espèces ne sont pas mutuellement exclusives et peuvent agir simultanément pour augmenter le rendement et la stabilité du rendement dans des communautés plus diversifiées (Haughey *et al.*, 2018), y compris dans des conditions de stress ou perturbation environnementale.

L'amélioration de la résistance à la sécheresse résultant des mélanges d'espèces peut également se produire grâce à « l'effet portfolio ». Si les mélanges contiennent au moins une espèce qui contribue de manière substantielle au rendement de la communauté et qui peut faire face aux réductions de croissance induites par le stress (découplées des performances des autres espèces), la performance globale de la

communauté face à la sécheresse est améliorée. Il peut s'agir d'un processus important de stabilisation du rendement dans les mélanges de légumineuses qui se sont avérées être résistantes à la sécheresse et de graminées qui ont montré une forte reprise après l'arrêt de la sécheresse (Hofer *et al.*, 2016 ; Haughey *et al.*, 2018 ; Hahn *et al.*, 2021). Il est intéressant de noter que l'effet portfolio peut résulter uniquement de la moyenne (statistique) des performances des espèces dans le temps (Loreau *et al.*, 2021). Ce phénomène a été peu étudié dans les prairies productives. Un changement de l'ordre de classement des rendements des monocultures dans le temps (et/ou l'espace) a été observé et en particulier le changement de l'identité de la monoculture la plus performante. Il a été démontré que de tels effets de permutation étaient importants dans l'expérience AgroDiversity, menée sur 31 sites internationaux différents avec un large gradient climatique (Finn *et al.*, 2013). Cette étude a révélé qu'il y avait 52 % de chance pour que l'espèce la plus performante en monoculture change au cours d'années successives (tableau S8 dans Finn *et al.*, 2013), et les auteurs ont conclu : « Le changement dans le classement d'une année sur l'autre des performances des espèces en monoculture est très important par rapport à la stabilité du rendement agronomique et pour les stratégies d'aversion au risque associées au choix des espèces en monoculture ». Bien que les processus conduisant à de tels changements restent inconnus - comme les conditions climatiques favorisant une espèce distincte une année mais pas une autre - l'effet portfolio, qui fait tendre les résultats vers la moyenne, se produit encore. Fait important, étant donné que de nombreuses études agronomiques comparent les performances des mélanges à celles de la monoculture la plus performante (identifiée rétrospectivement), et si les permutations se poursuivent sur plusieurs années (et sur plusieurs sites), alors le bénéfice relatif des mélanges devrait augmenter par rapport à la monoculture la plus productive sur cette période (et à l'échelle spatiale). Dans ces comparaisons rétrospectives, la sélection de la monoculture « la plus performante » bénéficie de l'avantage du recul ; cependant, les performances passées ne sont pas toujours un bon prédicteur des performances futures, et encore moins si l'avenir présente des conditions plus variables.

Enfin, les effets positifs de la diversité en espèces sur la productivité et la stabilité dépendent du contexte et peuvent s'affaiblir en cas de stress hydrique sévère. Par exemple, les effets de complémentarité (Barry *et al.*, 2018) qui permettent aux mélanges riches en espèces d'obtenir des rendements plus élevés que les monocultures pendant une sécheresse modérée n'ont pas été détectés pour la récupération et la résilience des communautés de graminées soumises à une sécheresse sévère (Barkaoui *et al.*, 2016). De faibles niveaux d'eau dans le sol peuvent empêcher la répartition des ressources entre les espèces. La plupart des hypothèses sont basées sur la ségrégation verticale des systèmes

racinaires (Oram *et al.*, 2018), en supposant que les horizons profonds du sol représentent un pool de ressources « inutilisé » par les espèces à racines peu profondes, ce qui donne la possibilité d'utiliser de l'eau supplémentaire avec des espèces à racines profondes. Cependant, les horizons profonds du sol peuvent s'assécher complètement en cas de sécheresse sévère, faisant des horizons de surface les seuls à pouvoir être rechargés en eau par des pluies épisodiques, sélectionnant ainsi uniquement les espèces à racines superficielles et limitant les effets de complémentarité. De même la facilitation, une autre facette de la complémentarité (Wright *et al.*, 2017), généralement censée affecter positivement la productivité avec des conditions environnementales de plus en plus sévères (He *et al.*, 2013), peut s'effondrer parmi les espèces herbacées dans les zones sujettes à une sécheresse sévère (Michalet et Pugnaire, 2016). Néanmoins, l'effet portfolio devrait soutenir la capacité de récupération et la résilience des mélanges riches en espèces soumis à une sécheresse sévère (Kreyling *et al.*, 2017).

3. Saturation de l'effet diversité dans les expériences sur les prairies semi-naturelles

Les preuves présentées ci-dessus suggèrent que la diversité des espèces est essentielle pour accroître la résistance à la sécheresse et la résilience des prairies productives permanentes et semées. Dans les sections suivantes, nous évaluerons de plus près la relation entre la diversité et le fonctionnement de l'écosystème. Nous discuterons de stratégies spécifiques pour maximiser « l'effet d'amélioration des performances » de la diversité et le degré de diversité nécessaire à l'adaptation des mélanges au stress hydrique.

3.1 Quelle relation entre diversité d'espèces et gain de production en cas de stress hydrique en prairies semi-naturelles ?

Dans toute une série d'études menées dans des prairies expérimentales semi-naturelles, les avantages en termes de production de l'ajout d'espèces plafonnent à un nombre relativement faible (Tilman *et al.*, 1997 ; Tilman *et al.*, 2014). La théorie (Tilman *et al.*, 1997) et les recherches empiriques (Hector *et al.*, 1999 ; Naeem *et al.*, 1994 ; Isbell *et al.*, 2017) ont démontré un taux décroissant d'augmentation de l'effet de la diversité globale avec l'augmentation de la richesse en espèces. Par exemple, dans l'expérience BIODEPTH (Hector *et al.*, 1999), l'augmentation moyenne de la biomasse résultant du doublement du nombre d'espèces était d'environ 80 g par m². Cela signifie que l'ajout d'une espèce à une monoculture augmente les rendements d'environ 23 %, mais que l'ajout d'une espèce à un mélange de quatre espèces n'augmente les rendements

que de 5 %, et que l'ajout d'une autre espèce à un mélange de huit espèces améliore les rendements de 2 %. Le même principe dans la relation performance-diversité a également été démontré dans deux des expériences de biodiversité les plus importantes et les plus anciennes, qui sont à Jena (Scherber *et al.*, 2010 ; Weisser *et al.*, 2017) et à Cedar Creek (Tilman *et al.*, 2001), et pour des processus écosystémiques tels que la respiration de la communauté, la décomposition des matières végétales, la rétention des nutriments et de l'eau (Naeem *et al.*, 1994 ; Tilman *et al.*, 2014). Une première raison pour expliquer la saturation de la performance globale est « l'effet de sélection ». Dans le cas d'une sélection aléatoire d'espèces pour l'assemblage de communautés expérimentales, les mélanges avec un plus grand nombre d'espèces ont une probabilité plus élevée de contenir les espèces les plus productives, ce qui déplace la performance vers le maximum potentiel (en supposant que l'espèce la plus productive devienne dominante dans cette communauté). Une deuxième raison de la saturation provient de la théorie des niches (Tilman *et al.*, 1997 ; Tilman *et al.*, 2014). Bien que les communautés plus diversifiées aient plus de chances d'avoir une complémentarité de niche entre des espèces particulières, la quantité de ressources inutilisées devient de plus en plus petite. Ainsi, le bénéfice potentiel des interactions entre espèces devient plus faible avec l'augmentation de la richesse en espèces. En outre, les interactions entre espèces peuvent également être neutres ou négatives (par exemple, Hofer *et al.*, 2016 ; Husse *et al.*, 2017), et la probabilité que ces dernières se produisent peut également augmenter avec la richesse des espèces.

3.2 Dans les mélanges de prairies productives, les effets de la diversité seaturent encore plus rapidement.

Compte tenu des différences considérables qui existent entre prairies semi-naturelles et prairies à haute productivité, il ne va pas de soi que les principes démontrés avec les premières s'appliquent également aux deuxièmes. Cependant, au cours des 20 dernières années, la recherche sur les mélanges fourragers pour prairies productives a fourni des preuves solides que les prairies productives peuvent montrer de fortes réponses à la diversité : les performances des mélanges à base de légumineuses comprenant jusqu'à cinq espèces égalent ou surpassent celles des monocultures respectives.

Cela a été observé dans plusieurs réponses, notamment la production en biomasse et en protéines, la suppression des mauvaises herbes, la stabilité du rendement, la qualité du fourrage, l'intensité des émissions d'oxyde nitreux et la multifonctionnalité globale (Gierus *et al.*, 2012 ; Küchenmeister *et al.*, 2012 ; Finn *et al.*, 2013 ; Lüscher *et al.*, 2014 ; Suter *et al.*, 2015 ; 2017 ; 2021c ; Cong *et al.*, 2018 ; Connolly *et al.*, 2018 ; Cummins *et al.*, 2021). Cet effet de la diversité

sur l'amélioration des performances est l'un des effets d'assurance clés pour générer un effet stabilisateur de la diversité sur le fonctionnement de l'écosystème dans un environnement fluctuant, comme des épisodes de sécheresse sévère (Hofer *et al.*, 2016 ; Haughey *et al.*, 2018). La plupart des recherches récentes sur les avantages des mélanges utilisent un nombre modeste d'espèces et on en sait moins sur les gains des mélanges plus riches, avec plus de 10 espèces (mais voir Sanderson *et al.*, 2004 ; Tracy et Sanderson, 2004a ; Jing *et al.*, 2017).

Dans le contexte appliqué des systèmes orientés vers la production, la saturation du rendement devrait se produire encore plus rapidement que dans les expériences avec des communautés de prairies semi-naturelles, où les assemblages d'espèces sont composés de manière aléatoire. En effet, les mélanges fourragers peuvent être conçus selon les principes suivants : (i) sélectionner les espèces les plus performantes - généralement évaluées en monoculture - pour les utiliser dans les mélanges, ce qui garantit des performances élevées avec un nombre d'espèces faible ; (ii) cibler les espèces qui maximisent la complémentarité pour les fonctions souhaitées, ce qui améliore les performances sans qu'il soit nécessaire d'utiliser un grand nombre d'espèces ; (iii) sélectionner les espèces qui maintiennent une composition stable de la communauté dans le temps ou qui répondent bien à une gestion adaptée (Lüscher *et al.*, 2011). En effet, la saturation a été maintes fois démontrée pour les mélanges fourragers. Le rendement n'a été que légèrement augmenté dans les mélanges comportant neuf espèces par rapport à deux espèces (Grace *et al.*, 2018), huit espèces par rapport à trois (Lorenz *et al.*, 2020), neuf espèces par rapport à trois (Sanderson, 2010), cinq espèces par rapport à quatre (Moloney *et al.*, 2020a), six espèces par rapport à quatre (Grange *et al.*, 2021) et 15 espèces par rapport à six (Tracy et Sanderson, 2004a). Conformément à la tendance à la saturation rapide, l'effet d'interaction bénéfique moyen dans un mélange de six espèces contenant des dicotylédones non légumineuses n'était que légèrement supérieur à celui d'un mélange de quatre espèces de graminées et de légumineuses (Grange *et al.*, 2021). Des résultats contradictoires montrent également des augmentations de rendement en passant de deux espèces à un mélange à cinq espèces (Skinner *et al.*, 2004 ; Skinner et Dell, 2016), et de dix espèces à douze, en raison de la luzerne à haut rendement dans le mélange à douze espèces (Jing *et al.*, 2017).

Il est important de noter que toutes ces études se sont concentrées sur le seul rendement et que, toutes choses étant égales par ailleurs, une plus grande diversité d'espèces est probablement nécessaire pour soutenir simultanément de multiples fonctions de l'écosystème i) autres que le rendement, ii) sur des échelles de temps plus longues et iii) dans des conditions environnementales plus

variables (Isbell *et al.*, 2011 ; 2015 ; 2017 ; Lefcheck *et al.*, 2015 ; Skinner et Dell, 2016 ; Suter *et al.*, 2021c ; Grange *et al.*, 2022). Bien que les rendements fourragers ne diffèrent souvent pas, ou très légèrement, entre les prairies de trèfle à haut rendement et les mélanges plus complexes, la stabilité des rendements intra-annuels (Lorenz *et al.*, 2020), la suppression des adventices (Tracy et Sanderson, 2004b) et la disponibilité des ressources pour les pollinisateurs (Cong *et al.*, 2020) peuvent être améliorées par une plus grande diversité. Les analyses de la qualité du fourrage provenant de mélanges plus complexes indiquent que, bien qu'elle puisse être réduite par rapport aux peuplements de graminées-légumineuses (Jing *et al.*, 2017), il existe de multiples exemples où les mélanges complexes ont une qualité de fourrage similaire ou supérieure en ce qui concerne, entre autres, les protéines brutes et la digestibilité (Sanderson, 2010 ; Grace *et al.*, 2018 ; Moloney *et al.*, 2020b). Sur des prairies multi-espèces pâturées, l'ingestion en matière sèche, la production laitière et l'accumulation de carbone dans le sol ont été améliorés et les pertes d'azote réduites par rapport à des prairies plus simples (voir Jaramillo *et al.*, 2021).

Face à l'ampleur du défi posé par le changement climatique et à la demande de pratiques agricoles plus respectueuses de l'environnement, la science qui étudie les avantages potentiels des mélanges d'espèces multiples devrait devenir un axe de recherche plus important dans le futur. Il y a encore beaucoup à apprendre sur la mesure dans laquelle les avantages des mélanges sont affectés par des combinaisons ciblées d'espèces plutôt que par la richesse en espèces, les pratiques de gestion (en particulier le pâturage), la diversité des cultivars, ainsi que la variation des conditions environnementales telles que le type de sol, la fertilité et le niveau d'humidité. La sélection des cultivars et la gestion adaptative visant à promouvoir la persistance des mélanges méritent également une attention particulière. Il n'est pas encore bien établi si davantage d'espèces, et combien, sont nécessaires dans les prairies orientées vers la production pour maintenir simultanément plusieurs fonctions de l'écosystème, telles que la résistance et la résilience aux événements climatiques extrêmes, la séquestration du carbone dans le sol ou la conservation de la diversité de la faune. Il semble que des compromis puissent être faits entre les différentes fonctions (Grange *et al.*, 2022), et qu'un mélange et une gestion distincts puissent maximiser soit la production, soit une variété de services écosystémiques liés à la durabilité (Savage *et al.*, 2021).

4. Quelles clés pour concevoir les mélanges prairiaux productifs et résilients ?

Pour les espèces productives avec une bonne qualité fourragère, la gamme de traits pour la complémentarité fonctionnelle et l'adaptation à la

sécheresse est assez limitée. L'une des clés d'une meilleure performance des mélanges est la conception de combinaisons ciblées d'espèces présentant une complémentarité fonctionnelle, en termes de traits pertinents, dans le but d'augmenter l'efficacité totale d'acquisition et d'utilisation des ressources (Gross *et al.*, 2007 ; Frankow-Lindberg, 2012 ; Tilman *et al.*, 2014 ; Mason *et al.*, 2020). Dans les prairies fourragères, des gains de production substantiels peuvent être obtenus en associant des graminées, qui ont une absorption efficace des ressources, en particulier de l'azote, et des légumineuses avec leur capacité de fixation symbiotique de l'azote atmosphérique N₂ (Nyfeler *et al.*, 2011 ; Frankow-Lindberg et Dahlin, 2013 ; Pirhofer-Walzl *et al.*, 2013). Un autre moyen d'atteindre la complémentarité a été identifié dans le développement temporel différent des espèces au fil des années (Nyfeler *et al.*, 2009 ; Finn *et al.*, 2013) et au cours de la saison de croissance (Husse *et al.*, 2016). En ayant une succession des périodes pendant lesquelles les espèces acquièrent des ressources, la production totale de biomasse des mélanges est améliorée avec une utilisation plus complète des ressources dans le temps. Enfin, la combinaison d'espèces ayant des profondeurs d'enracinement différentes permet d'augmenter les rendements grâce à la complémentarité spatiale de l'absorption des ressources (Husse *et al.*, 2017), bien que les résultats concernant le gain de rendement par différenciation verticale des niches soient contradictoires (Mommer *et al.*, 2010 ; Pirhofer-Walzl *et al.*, 2013 ; Hoekstra *et al.*, 2015 ; Oram *et al.*, 2018).

En comparant les avantages de la complémentarité de combinaisons spécifiques de traits fonctionnels ou de types fonctionnels de plantes (l'identité des espèces présentes) avec ceux obtenus par la richesse en espèces (le nombre d'espèces présentes), les effets de l'identité étaient généralement au moins aussi importants ou nettement plus importants que ceux de la richesse (Skinner *et al.*, 2004 ; Mokany *et al.*, 2008 ; Komainda *et al.*, 2020). Cela a conduit plusieurs auteurs à conclure que des niveaux faibles à intermédiaires de richesse en espèces sont suffisants pour atteindre un équilibre optimal de multiples services écosystémiques, mais que ces espèces devraient présenter des rythmes contrastés de développement et de croissance (Tracy et Sanderson, 2004a ; Lüscher *et al.*, 2011 ; Küchenmeister *et al.*, 2012 ; Storkey *et al.*, 2015).

Etablir des combinaisons distinctes de nombreuses espèces fourragères avec des traits complémentaires pour optimiser la performance du mélange en termes de rendement et de qualité du fourrage semble être un défi, probablement en raison de la complexité croissante d'isoler l'effet d'un seul trait dans un mélange avec un nombre croissant d'espèces possédant des traits multiples. On en sait encore moins sur la façon dont la complémentarité fonctionnelle des espèces peut aider à adapter les mélanges au stress environnemental causé par les phénomènes météorologiques violents. La complémentarité

fonctionnelle devrait être pertinente en cas de stress environnemental modéré et dans les environnements productifs, où le partage des ressources permet aux espèces de réduire les interactions compétitives (Gross *et al.*, 2007). À l'inverse, en cas de fortes perturbations environnementales ou d'environnements pauvres en nutriments, il a été démontré que l'importance de la complémentarité fonctionnelle diminue (Mason *et al.*, 2011) et que les processus de facilitation entre les espèces deviennent plus pertinents (Maestre *et al.*, 2009 ; He *et al.*, 2013). Par exemple, les plantes nurses peuvent faire de l'ombre et réduire la transpiration des plantes voisines en cas de chaleur et de sécheresse (Holmgren *et al.*, 2010). Cependant, les preuves de tels effets dans les prairies sont rares (Martorell *et al.*, 2015), et nous n'avons connaissance d'aucune étude démontrant une facilitation en cas de sécheresse sévère pour les plantes fourragères des prairies productives.

5. Valorisation et application de la variabilité inter- et intra-spécifique

5.1 Valoriser la variabilité intraspécifique

Pour évaluer l'importance relative de l'évitement de la déshydratation par rapport à la tolérance de chaque espèce, les plantes doivent être comparées en combinant des tests dans des sols peu profonds (expression de la tolérance à la déshydratation) et des sols profonds (évitement de la déshydratation par l'absorption d'eau), sous différentes intensités de sécheresse. Par exemple, la tolérance à la déshydratation du dactyle est plus élevée que celle de la fétuque élevée (*Festuca arundinacea* Schreb.), qui repose principalement sur l'évitement de la déshydratation par un système d'enracinement efficace et profond (Poirier *et al.*, 2012). Cependant, la variabilité intraspécifique était comparable, voire supérieure, à la variabilité interspécifique pour ces deux espèces de graminées pérennes en conditions de terrain. De plus, chez les deux espèces, la tolérance à la déshydratation était plus grande pour les populations méditerranéennes et semi-arides, dormantes en été, que pour les populations tempérées non dormantes (Volaire, 2008). La variabilité intraspécifique du dactyle (Shihan *et al.*, 2022) et du ray-grass anglais (Keep *et al.*, 2021) analysée le long de gradients environnementaux a permis de cartographier les zones actuelles et futures d'adaptation des populations méditerranéennes dans le cadre de scénarios climatiques. Les zones propices à l'expression de la dormance estivale, et à l'adaptation à celle-ci, devraient s'étendre vers le nord dans le cadre du changement climatique pour le dactyle et les types méditerranéens de ray-grass anglais (Keep *et al.*, 2021 ; Shihan *et al.*, 2022). Les cultivars disponibles d'espèces fourragères pérennes méditerranéennes adaptées à un climat sec sont rares (< 2 %) (Lelièvre et Volaire, 2009). Il est donc nécessaire de mieux identifier et valoriser le rôle de cette diversité génétique en (i) exploitant les

ressources génétiques méditerranéennes et semi-arides, (ii) testant le matériel végétal pour le potentiel de croissance estivale (niveaux de dormance estivale) éventuellement associé à la tolérance à la déshydratation, et (iii) mesurant les seuils de tolérance à la déshydratation en conditions standardisées, c'est-à-dire le potentiel hydrique du sol conduisant à une mortalité de 50 % des plantes (Volaire *et al.*, 2014 ; Norton *et al.*, 2016) ou la résistance à l'embolie (Volaire *et al.*, 2018).

5.2 Valoriser la variabilité interspécifique

Une enquête a été menée afin d'évaluer la manière dont la diversité des espèces est utilisée dans les prairies semées européennes actuelles et d'exploiter l'adaptation à des conditions plus sèches de la production de fourrage dans les systèmes d'exploitation en rotation avec des cultures annuelles. Nous avons choisi la valeur indicatrice d'Ellenberg pour l'humidité (F : 'Feuchte' en allemand ; Ellenberg et Leuschner, 2010) comme

indicateur facile à déduire de l'aptitude des espèces végétales à se développer dans des conditions humides *vs* sèches. Les valeurs ont été dérivées de la base de données TRY (Kattge *et al.*, 2020), qui comprenait les valeurs indicatrices de l'Europe centrale (Ellenberg et Leuschner, 2010), du Royaume-Uni et de l'Irlande (Fitter et Peat, 1994 ; Hill *et al.*, 2004). La médiane a été calculée lorsqu'on disposait de plus d'une valeur par espèce. Nous sommes conscients que, pour des analyses plus quantitatives, les valeurs indicatrices d'Ellenberg seraient une approximation trop grossière ; ici, cependant, nous utilisons ces valeurs pour visualiser une caractéristique spécifique des espèces fourragères. La figure 3 compare les moyennes et les fourchettes des valeurs de l'indicateur F pour des ensembles distincts d'espèces végétales. La gamme potentielle des valeurs de l'indicateur F des espèces de prairies disponibles sur le marché est illustrée par les deux ensembles d'espèces « Espèces sauvages d'Europe centrale » (116 espèces) et « Catalogue commun de l'UE » (33 espèces). Ces deux ensembles couvrent une gamme de sept unités allant

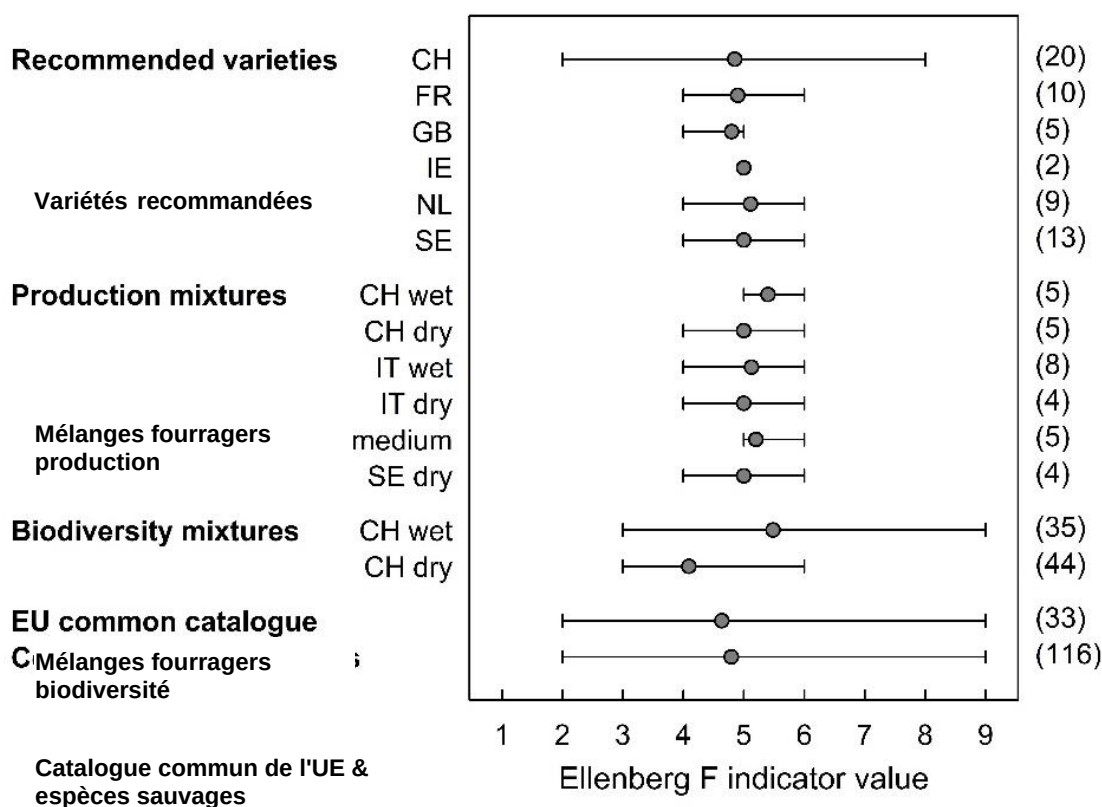


FIGURE 3 : Valeurs de l'indicateur d'Ellenberg pour l'humidité (F : 'Feuchte') pour différents ensembles d'espèces végétales : listes nationales recommandées de variétés d'espèces fourragères (six pays disponibles), mélanges fourragers commercialisés pour la production (trois pays sélectionnés), mélanges pour le maintien de la biodiversité en Suisse, et le catalogue commun des variétés agricoles de l'UE ainsi que les espèces sauvages commercialisées en Europe centrale. Moyenne (•) et fourchette affichées ; nombre d'espèces incluses à droite. 1 = extrêmement sec, sols qui se dessèchent souvent ; 9 = humide, souvent saturé d'eau.

Figure 3 : Ellenberg indicator values for moisture (F: 'Feuchte') for different sets of plant species: as national recommended lists of forage species varieties (six countries available), traded forage mixtures for production (three selected countries), mixtures to sustain biodiversity in Switzerland, and the EU common catalogue of agricultural varieties as well as the traded wild type species in Central Europe. Mean (•) and range displayed; number of species included on the right. 1 = extremely dry, soils that often dry out; 9 = wet, often water-saturated.

d'une valeur F de deux (très sec) à neuf (humide, souvent saturé d'eau). Toutefois, si l'on compare les ensembles d'espèces des variétés recommandées de six pays (où de telles listes étaient disponibles), seule une petite fraction du potentiel de diversité est actuellement utilisée dans les prairies semées orientées vers la production. C'est ce qu'indiquent à la fois le petit nombre d'espèces figurant sur les listes recommandées (souvent inférieur à 10) et la gamme étroite des valeurs de leur indicateur F (à l'exception de la Suisse, Suter *et al.*, 2021a). De manière surprenante, la même image est évidente avec les « mélanges de production » (mélanges multi-espèces qui sont recommandés pour les prairies productives). Même si ces mélanges ont été spécifiquement conçus pour répondre à des conditions de croissance distinctes (humides ou sèches, mais principalement dans des environnements tempérés), les moyennes des valeurs de l'indicateur F pour les mélanges diffèrent peu (0,40 unité au maximum) et se situent à peu près au centre de l'échelle totale (conditions équilibrées). En outre, les plages couvertes par les espèces composant le mélange sont petites, couvrant au maximum deux unités (4 à 6). La seule exception était les « mélanges de biodiversité » conçus pour améliorer la biodiversité plutôt que la production de fourrage : ils contiennent un nombre élevé d'espèces, présentent des différences distinctes dans la valeur moyenne de l'indicateur F des mélanges (1,40 unité entre humide et sec), et les espèces de chaque mélange couvrent une large gamme de valeurs de l'indicateur F (jusqu'à 7 unités).

L'enquête décrite ci-dessus suggère fortement qu'actuellement seule une petite partie de la variabilité interspécifique par rapport aux conditions d'humidité est utilisée dans les prairies semées. Cela peut être dû à plusieurs raisons telles que (i) la saturation des effets positifs de la diversité dès un faible nombre d'espèces dans le mélange (voir ci-dessus), (ii) les compromis entre le maintien de la croissance en cas de sécheresse modérée et la survie de la plante en cas de sécheresse sévère (discuté ci-dessus), entre la résistance à la sécheresse et la qualité du fourrage (par exemple, ray-grass anglais *vs* fétuque élevée), ou la résistance à la sécheresse et l'aptitude à des objectifs de gestion spécifiques tels que le pâturage (par exemple, trèfle blanc (*Trifolium repens* L.) *vs* luzerne (*Medicago sativa* L.)). Une raison importante et plus générale expliquant l'ensemble relativement restreint et très spécifique d'espèces végétales utilisées dans la production fourragère intensive est que les espèces végétales doivent être adaptées à des fréquences élevées de défoliation (fauche ou pâturage), condition préalable à une qualité de fourrage élevée et à des rendements élevés en énergie digestible et en protéines (Huguenin-Elie *et al.*, 2018). Ainsi, nous estimons jusqu'ici, que seules les espèces présentant des traits végétaux caractéristiques d'une forte acquisition de ressources (Reich *et al.*, 1997) semblent convenir aux prairies orientées vers la production dans les climats tempérés.

Cette étude suggère fortement que la pénurie de matériel végétal adapté aux zones où les sécheresses sévères se multiplient n'est pas encore suffisamment abordée.

Nous voyons deux stratégies possibles pour exploiter la diversité interspécifique afin d'augmenter la résistance à la sécheresse et la résilience des prairies productives à l'échelle de l'exploitation. Une première stratégie consisterait à augmenter la « diversité au sein du champ » en concevant des mélanges plus complexes qui puissent s'adapter à différentes conditions de sécheresse. Cela pourrait être réalisé en combinant des espèces ayant des besoins en humidité nettement différents (c'est-à-dire un mélange avec une large gamme dans la figure 3). Cependant, dans la pratique, il est difficile d'envisager une combinaison adéquate de nombreuses espèces qui réponde aux multiples exigences des prairies productives en matière de concurrence interspécifique (persistance), de complémentarité (Suter *et al.*, 2021c) ainsi que d'aptitude à la gestion (pour le pâturage, la coupe, l'ensilage) (Suter *et al.*, 2021b). Une deuxième stratégie consisterait à augmenter la « diversité entre champs » permettant un effet d'assurance en cultivant une variété de mélanges plus simples (ou monocultures), chacun étant adapté à différentes conditions de sécheresse (c'est-à-dire différentes moyennes de mélange dans la figure 3). Dans cette stratégie, il peut être plus facile de combiner et de maintenir la persistance d'un ensemble approprié d'espèces dans chaque mélange en ce qui concerne les exigences de gestion des plantes, mais la gestion des différents champs peut être plus complexe. Ces stratégies peuvent être mises en œuvre avec les prairies semées grâce à la composition ciblée du ou des mélanges de semences semés et avec les prairies productives permanentes en gérant la composition et la richesse en espèces par le sursemis, l'auto-ensemencement, et/ou le type et l'intensité de la gestion. Les deux stratégies peuvent être appliquées non seulement à l'échelle de l'exploitation mais aussi à l'échelle de la micro-région.

Conclusions

Les prairies couvrent un large éventail de conditions pédoclimatiques dans le monde. Elles peuvent prospérer dans des conditions de croissance difficiles, là où d'autres systèmes agricoles ne sont pas économiquement viables, ce qui démontre leur potentiel d'adaptation considérable. La littérature examinée ici prouve que la diversité intra- et interspécifique peut grandement contribuer à l'adaptation des prairies productives, permanentes et semées, au stress hydrique et à la variabilité des conditions météorologiques. Le choix d'une stratégie efficace d'adaptation à la sécheresse dépend fortement du type de stress. Sous un stress sévère qui se produit régulièrement (comme dans l'été méditerranéen), la survie à la sécheresse est accompagnée de l'arrêt de la croissance pendant la

période de stress, processus clé pour permettre une récupération rapide après la fin du stress. En cas de sécheresse moins sévère et de conditions météorologiques imprévisibles (comme dans les climats tempérés), deux types de complémentarités sont d'une importance primordiale : la complémentarité dans l'utilisation des ressources augmente le fonctionnement de l'écosystème pendant les périodes de stress modéré et la complémentarité dans les besoins en eau permet la robustesse face aux fluctuations de la disponibilité en eau. **Néanmoins, la variabilité intra- et inter-spécifique ne semble pas être suffisamment valorisée aujourd'hui et devrait constituer sans aucun doute un pilier de l'adaptation des prairies productives aux conditions futures. Dans ce contexte, un point crucial est que même une petite augmentation de la diversité, en passant de monocultures à des mélanges de deux à six espèces, apporte déjà des avantages substantiels.** La diversité des génotypes et/ou des espèces dans une exploitation agricole ou une région peut être obtenue de deux manières : soit « à l'intérieur des champs » en cultivant une même communauté végétale complexe sur toutes les parcelles, soit « entre les champs » en cultivant des communautés végétales différentes (plus simples) sur différentes parcelles. Ces deux stratégies sont facilement réalisables avec les prairies semées grâce à la composition ciblée du mélange de semences. À long terme, elles sont également applicables dans les prairies permanentes productives. Les recherches futures sur la valeur de la diversité dans les prairies productives doivent inclure les interactions du stress de la sécheresse avec d'autres facteurs (autres stress, type de sol, gestion), et améliorer la mesure de l'effet de la diversité sur les services écosystémiques multiples (multifonctionnalité) qui incluent les réponses agronomiques, environnementales et socio-économiques.

Accepté pour publication le 06 mars 2023

REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- Barry K.E., Mommer L., van Ruijven J., Wirth C., Wright A. J., Bai Y., ... Weigelt A., (2018). « The future of complementarity: disentangling causes from consequences ». *Trends in Ecology and Evolution*, 34, 167-180. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2018.10.013>
- Barkaoui K., Roumet C., & Volaire F., (2016). « Mean root trait more than root trait diversity determines drought resilience in native and cultivated Mediterranean grass mixtures ». *Agriculture, Ecosystems and Environment*, 231, 122-132. <https://doi.org/10.1016/j.agee.2016.06.035>
- Bristiel P.M., Gillepsie L., Østrem L., Balachowski J.A., Violle C., & Volaire F., (2017). « Experimental evaluation of the robustness of the growth-stress tolerance trade-off within the perennial grass *Dactylis glomerata* ». *Functional Ecology*, 32, 1944-1958. <https://doi.org/10.1111/1365-2435.13112>
- Cong W., Dupont Y.L., Sjøgaard K., & Eriksen J., (2020). « Optimizing yield and flower resources for pollinators in intensively managed multi-species grasslands ». *Agriculture, Ecosystems and Environment*, 302, 107062. <https://doi.org/10.1016/j.agee.2020.107062>
- Cong W.-F., Suter M., Lüscher A., & Eriksen J., (2018). « Species interactions between forbs and grass-clover contribute to yield gains and weed suppression in forage grassland mixtures ». *Agriculture, Ecosystems and Environment*, 268, 154-161. <https://doi.org/10.1016/j.agee.2018.09.019>
- Connolly C., Sebastià M.-T., Kirwan L., Finn J.A., Llorba R., Suter M., ... Lüscher A., (2018). « Weed suppression greatly increased by plant diversity in intensively managed grasslands: A continental-scale experiment ». *Journal of Applied Ecology*, 55, 852-862. <https://doi.org/10.1111/1365-2664.12991>
- Craven D., Isbell F., Manning P., Connolly J., Bruehlheide H., Ebeling A., ... Eisenhauer N., (2016). « Plant diversity effects on grassland productivity are robust to both nutrient enrichment and drought ». *Philosophical Transactions of the Royal Society B-Biological Sciences*, 371, 20150277. <https://doi.org/10.1098/rstb.2015.0277>
- Cummins S., Finn J.A., Richards K.G., Lanigan G.J., Grange G., Brophy C., ... Krol D.J., (2021). « Beneficial effects of multi-species mixtures on N₂O emissions from intensively managed grassland swards ». *Science of the Total Environment*, 792, 148163. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2021.148163>
- Ellenberg H., & Leuschner C., (2010). « *Vegetation Mitteleuropas mit den Alpen* ». 6th edn. Stuttgart, Deutschland: Ulmer.
- Ergon A., Seddaiu G., Korhonen P., Virkajarvi P., Bellocchi G., Jorgensen M., ... Volaire F., (2018). « How can forage production in Nordic and Mediterranean Europe adapt to the challenges and opportunities arising from climate change? ». *European Journal of Agronomy*, 92, 97-106. <https://doi.org/10.1016/j.eja.2017.09.016>
- Finn J.A., Kirwan L., Connolly J., Sebastià M.-T., Helgadottir A., Baadshaug O.H., ... 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 ». *Journal of Applied Ecology*, 50, 365-375. <https://doi.org/10.1111/1365-2664.12041>
- Finn J.A., Suter M., Haughey E., Hofer D., & Lüscher A., (2018). « Greater gains in annual yields from increased plant diversity than losses from experimental drought in two temperate grasslands ». *Agriculture, Ecosystems and Environment*, 258, 149-153. <https://doi.org/10.1016/j.agee.2018.02.014>
- Fitter A.H., & Peat H.J., (1994). « The ecological flora database ». *Journal of Ecology*, 82, 415-425. <https://doi.org/10.2307/2261309>
- Frankow-Lindberg B.E., (2012). « Grassland plant species diversity decreases invasion by increasing resource use ». *Oecologia*, 169, 793-802. <https://doi.org/10.1007/s00442-011-2230-7>
- Frankow-Lindberg B.E., & Dahlin A.S., (2013). « N₂ fixation, N transfer, and yield in grassland communities including a deep-rooted legume or non-legume species ». *Plant and Soil*, 370, 567-581. <https://doi.org/10.1007/s11104-013-1650-z>
- Gierus M., Kleen J., Loges R., & Taube F., (2012). « Forage legume species determine the nutritional quality of binary mixtures with perennial ryegrass in the first production year ». *Animal Feed Science and Technology*, 172, 150-161. <https://doi.org/10.1016/j.anifeeds.2011.12.026>
- Gillespie L., & Volaire F., (2017). « Are winter and summer dormancy symmetrical seasonal adaptive strategies? The case of temperate herbaceous perennials ». *Annals of Botany*, 119, 311-323. <https://doi.org/10.1093/aob/mcw264>
- Grace C., Boland T.M., Sheridan H., Lott S., Brennan E., Fritch R., & Lynch M.B., (2018). « The effect of increasing pasture species on herbage production, chemical composition and utilization under intensive sheep grazing ». *Grass and Forage Science*, 73, 852-864. <https://doi.org/10.1111/gfs.12379>
- Grange G., Brophy C., & Finn J.A., (2022). « Drought and plant diversity effects on temperate grassland multifunctionality ». *Grassland Science in Europe* (in press).
- Grange G., Finn J.A., & Brophy C., (2021). « Plant diversity enhanced yield and mitigated drought impacts in intensively managed grassland communities ». *Journal of Applied Ecology*, 58, 1864-1875. <https://doi.org/10.1111/1365-2664.13894>
- Gross N., Suding K.N., Lavorel S., & Roumet C., (2007). « Complementarity as a mechanism of coexistence between functional groups of

- grasses ». *Journal of Ecology*, 95, 1296-1305. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2745.2007.01303.x>
- Hahn C., Lüscher A., Ernst-Hasler S., Suter M., & Kahmen A., (2021). « Timing of drought in the growing season and strong legacy effects determine the annual productivity of temperate grasses in a changing climate ». *Biogeosciences*, 18, 585-604. <https://doi.org/10.5194/bg-18-585-2021>
- Haughey E., Suter M., Hofer D., Hoekstra N.J., McElwain J.C., & Lüscher A., (2018). « Higher species richness enhances yield stability in intensively managed grasslands with experimental disturbance ». *Scientific Reports*, 8, 15047. <https://doi.org/10.1038/s41598-018-33262-9>
- He Q., Bertness M.D., & Altieri A.H., (2013). « Global shifts towards positive species interactions with increasing environmental stress ». *Ecology Letters*, 16, 695-706. <https://doi.org/10.1111/ele.12080>
- Hector A., Schmid B., Beierkuhnlein C., Caldeira M.C., Diemer M., Dimitrakopoulos P.G., ... Lawton J.H., (1999). « Plant diversity and productivity experiments in European grasslands ». *Science*, 286, 1123-1127. <https://doi.org/10.1126/science.286.5442.1123>
- Hill M.O., Preston C.D., & Roy D.B., (2004). « PLANTATT - Attributes of British and Irish Plants: Status, Size, Life History, Geography and Habitats ». *Huntingdon: Centre for Ecology and Hydrology*.
- Hoekstra N.J., Suter M., Finn J.A., Husse S., & Lüscher A., (2015). « Do belowground vertical niche differences between deep- and shallow-rooted species enhance resource uptake and drought resistance in grassland mixtures? ». *Plant and Soil*, 394, 21-34. <https://doi.org/10.1007/s11104-014-2352-x>
- Hofer D., Suter M., Buchmann N., & Lüscher A., (2017). « Nitrogen status of functionally different forage species explains resistance to severe drought and post-drought overcompensation ». *Agriculture, Ecosystems and Environment*, 236, 312-322. <https://doi.org/10.1016/j.agee.2016.11.022>
- Hofer D., Suter M., Haughey E., Finn J.A., Hoekstra N.J., Buchmann N., & Lüscher A., (2016). « Yield of temperate forage grassland species is either largely resistant or resilient to experimental summer drought ». *Journal of Applied Ecology*, 53, 1023-1034. <https://doi.org/10.1111/1365-2664.12694>
- Holmgren M., & Scheffer M., (2010). « Strong facilitation in mild environments: the stress gradient hypothesis revisited ». *Journal of Ecology*, 98, 1269-1275. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2745.2010.01709.x>
- Huguenin-Elie O., Delaby L., Klumpp K., Lemaufiel-Lavenant S., Ryschawy J., & Sabatier R., (2018). « The role of grasslands in biogeochemical cycles and biodiversity conservation ». In A. Marshall & R. Collins (Eds.), *Improving Grassland and Pasture Management in Temperate Agriculture* (pp. 1-29). Cambridge, UK: Burleigh Dodds Science Publishing. <https://doi.org/10.19103/AS.2017.0024.01>
- Husse S., Huguenin-Elie O., Buchmann N., & Lüscher A., (2016). « Larger yields of mixtures than monocultures of cultivated grassland species match with asynchrony in shoot growth among species but not with increased light interception ». *Field Crops Research*, 194, 1-11. <https://doi.org/10.1016/j.fcr.2016.04.021>
- Husse S., Lüscher A., Buchmann N., Hoekstra N.J., & Huguenin-Elie O., (2017). « Effects of mixing forage species contrasting in vertical and temporal nutrient capture on nutrient yields and fertilizer recovery in productive grasslands ». *Plant and Soil*, 420, 505-521. <https://doi.org/10.1007/s11104-017-3372-0>
- Isbell F., Adler P.R., Eisenhauer N., Fornara D., Kimmel K., Kremen C., ... Scherer-Lorenzen M., (2017). « Benefits of increasing plant diversity in sustainable agroecosystems ». *Journal of Ecology*, 105, 871-879. <https://doi.org/10.1111/1365-2745.12789>
- Isbell F., Calcagno V., Hector A., Connolly J., Harpole W.S., Reich P.B., ... Loreau M., (2011). « High plant diversity is needed to maintain ecosystem services ». *Nature*, 477, 199-202. <https://doi.org/10.1038/nature10282>
- Isbell F., Craven D., Connolly J., Loreau M., Schmid B., Beierkuhnlein C., ... Eisenhauer N., (2015). « Biodiversity increases the resistance of ecosystem productivity to climate extremes ». *Nature*, 526, 574-577. <https://doi.org/10.1038/nature15374>
- Jaramillo D.M., Sheridan H., Soder K., & Dubeux J.C.B., (2021). « Enhancing the sustainability of temperate pasture systems through more diverse swards ». *Agronomy*, 11, 1912. <https://doi.org/10.3390/agronomy11101912>
- Jing J., Soegaard K., Cong W.-F., & Eriksen J., (2017). « Species diversity effects on productivity, persistence and quality of multispecies swards in a four-year experiment ». *PLOS ONE*, 12, e0169208. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0169208>
- Kattge J., Bönsch G., Díaz S., Lavorel S., Prentice I.C., Leadley P., ... The Nutrient Network, (2020). « TRY plant trait database – enhanced coverage and open access ». *Global Change Biology*, 26, 119-188. <https://doi.org/10.1111/gcb.14904>
- Keep T., Sampoux J.P., Barre P., Blanco-Pastor J.L., Dehmer K.J., Durand J.L., ... Volaire F., (2021). « To grow or survive: Which are the strategies of a perennial grass to face severe seasonal stress? ». *Functional Ecology*, 35, 1145-1158. <https://doi.org/10.1111/1365-2435.13770>
- Komanda M., Küchenmeister F., Küchenmeister K., Kayser M., Wrage-Mönning N., & Isselstein J., (2020). « Drought tolerance is determined by species identity and functional group diversity rather than by species diversity within multi-species swards ». *European Journal of Agronomy*, 119, 126116. <https://doi.org/10.1016/j.eja.2020.126116>
- Kreyling J., Dengler J., Walter J., Velev N., Ugurlu E., Sopotlieva D., ... Jentsch A., (2017). « Species richness effects on grassland recovery from drought depend on community productivity in a multisite experiment ». *Ecology Letters*, 20, 1405-1413. <https://doi.org/10.1111/ele.12848>
- Küchenmeister F., Küchenmeister K., Wrage M., Kayser M., & Isselstein J., (2012). « Yield and yield stability in mixtures of productive grassland species: Does species number or functional group composition matter? ». *Grassland Science*, 58, 94-100. <https://doi.org/10.1111/j.1744-697X.2012.00242.x>
- Lefcheck J.S., Byrnes J.E.K., Isbell F., Gamfeldt L., Griffin J.N., Eisenhauer N., ... Duffy J.E., (2015). « Biodiversity enhances ecosystem multifunctionality across trophic levels and habitats ». *Nature Communications*, 6, 6936. <https://doi.org/10.1038/ncomms7936>
- Lelièvre F., & Volaire F., (2009). « Current and potential development of perennial grasses in rainfed Mediterranean farming systems ». *Crop Science*, 49, 2371-2378. <https://doi.org/10.2135/cropsci2009.06.0324>
- Loreau M., Barbier M., Filotas E., Gravel D., Isbell F., Miller S.J., ... Thompson P.L., (2021). « Biodiversity as insurance: from concept to measurement and application ». *Biological Reviews*, 96, 2333-2354. <https://doi.org/10.1111/brv.12756>
- Lorenz H., Reinsch T., Kluß C., Taube F., & Loges R., (2020). « Does the admixture of forage herbs affect the yield performance, yield stability and forage quality of a grass clover ley? ». *Sustainability*, 12, 5842. <https://doi.org/10.3390/su12145842>
- Lüscher A., Soussana J.F., & Huguenin-Elie O., (2011). « Role and impacts of legumes in grasslands for high productivity and N gain from symbiotic N₂ fixation ». In G. Lemaire, J. Hodgson & A. Chabbi (Eds.), *Grassland Productivity and Ecosystem Services* (pp. 101-107). Oxfordshire, UK: CABI.
- Lüscher A., Mueller-Harvey I., Soussana J.F., Rees R.M., & Peyraud J.L., (2014). « Potential of legume-based grassland-livestock systems in Europe: A review ». *Grass and Forage Science*, 69, 206-228. <https://doi.org/10.1111/gfs.12124>
- Maestre F.T., Callaway R.M., Valladares F., & Lortie C.J., (2009). « Refining the stress-gradient hypothesis for competition and facilitation in plant communities ». *Journal of Ecology*, 97, 199-205. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2745.2008.01476.x>
- Martorell C., Almanza-Celis C.A.I., Pérez-García E.A., & Sánchez-Ken J.G., (2015). « Co-existence in a species-rich grassland: Competition, facilitation and niche structure over a soil depth gradient ». *Journal of Vegetation Science*, 26, 674-685. <https://doi.org/10.1111/jvs.12283>
- Mason N.W.H., de Bello F., Dolezal J., & Leps J., (2011). « Niche overlap reveals the effects of competition, disturbance and contrasting assembly processes in experimental grassland communities ». *Journal of Ecology*, 99, 788-796. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2745.2011.01801.x>

- Mason N.W.H., Orwin K.H., Lambie S., Waugh D., Pronger J., Carmona C.P., & Mudge P., (2020). « Resource-use efficiency drives overyielding via enhanced complementarity ». *Oecologia*, 193, 995-1010. <https://doi.org/10.1007/s00442-020-04732-7>
- Michalet R., & Pugnaire F.I., (2016). « Facilitation in communities: underlying mechanisms, community and ecosystem implications ». *Functional Ecology*, 30, 3-9. <https://doi.org/10.1111/1365-2435.12602>
- Mokany K., Ash J., & Roxburgh S., (2008). « Functional identity is more important than diversity in influencing ecosystem processes in a temperate native grassland ». *Journal of Ecology*, 96, 884-893. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2745.2008.01395.x>
- Moloney T., Sheridan H., Grant J., O'Riordan E.G., & O'Kiely P., (2020a). « Yield of binary- and multi-species swards relative to single-species swards in intensive silage systems ». *Irish Journal of Agricultural and Food Research*, 59, 12-26. <https://doi.org/10.2478/ijaf-2020-0002>
- Moloney T., Sheridan H., Grant J., O'Riordan E.G., & O'Kiely P., (2020b). « Conservation efficiency and nutritive value of silages made from grass-red clover and multi-species swards compared with grass monocultures ». *Irish Journal of Agricultural and Food Research*, 59, 150-166. <https://doi.org/10.15212/ijaf-2020-0110>
- Mommer L., van Ruijven J., de Caluwe H., Smit-Tiekstra A.E., Wagemaker C.A.M., Ouborg N.J., ... de Kroon H., (2010). « Unveiling below-ground species abundance in a biodiversity experiment: a test of vertical niche differentiation among grassland species ». *Journal of Ecology*, 98, 1117-1127. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2745.2010.01702.x>
- Naeem S., Thompson L.J., Lawler S.P., Lawton J.H., & Woodfin R.M., (1994). « Declining biodiversity can alter the performance of ecosystems ». *Nature*, 368, 734-737. <https://doi.org/10.1038/368734a0>
- Norton M., Malinowski D., & Volaire F., (2016). « Plant drought survival under climate change and strategies to improve perennial grasses. A review ». *Agronomy for Sustainable development*, 36, 29. <https://doi.org/10.1007/s13593-016-0362-1>
- Norton M.R., Lelievre F., & Volaire F., (2006a). « Summer dormancy in *Dactylis glomerata* L., the influence of season of sowing and a simulated mid-summer storm on two contrasting cultivars ». *Australian Journal of Agricultural Research*, 57, 565-575. <https://doi.org/10.1071/AR05237>
- Norton M.R., Volaire F., & Lelievre F., (2006b). « Summer dormancy in *Festuca arundinacea* Schreb., the influence of season of sowing and a simulated mid-summer storm on two contrasting cultivars ». *Australian Journal of Agricultural Research*, 57, 1267-1277. <https://doi.org/10.1071/AR06082>
- Nyfer D., Huguenin-Elie O., Suter M., Frossard E., & Lüscher A., (2011). « Grass-legume mixtures can yield more nitrogen than legume pure stands due to mutual stimulation of nitrogen uptake from symbiotic and non-symbiotic sources ». *Agriculture Ecosystems and Environment*, 140, 155-163. <https://doi.org/10.1016/j.agee.2010.11.022>
- Nyfer D., Huguenin-Elie 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 ». *Journal of Applied Ecology*, 46, 683-691. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2664.2009.01653.x>
- Oram N.J., Ravenek J.M., Barry K.E., Weigelt A., Chen H., Gessler A., ... Mommer L., (2018). « Below-ground complementarity effects in a grassland biodiversity experiment are related to deep-rooting species ». *Journal of Ecology*, 106, 265-277. <https://doi.org/10.1111/1365-2745.12877>
- Orlowsky B., & Seneviratne S.I., (2012). « Global changes in extreme events: regional and seasonal dimension ». *Climatic Change*, 110, 669-696. <https://doi.org/10.1007/s10584-011-0122-9>
- Pirhofer-Walzl K., Eriksen J., Rasmussen J., Høgh-Jensen H., Sørensen K., & Rasmussen J., (2013). « Effect of four plant species on soil ¹⁵N access and herbage yield in temporary agricultural grasslands ». *Plant and Soil*, 371, 313-325. <https://doi.org/10.1007/s11104-013-1694-0>
- Poirier M., Durand J.L., & Volaire F., (2012). « Persistence and production of perennial grasses under water deficits and extreme temperatures: importance of intraspecific vs. interspecific variability ». *Global Change Biology*, 18, 3632-3646. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2486.2012.02800.x>
- Reich P.B., Walters M.B., & Ellsworth D.S., (1997). « From tropics to tundra: Global convergence in plant functioning ». *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 94, 13730-13734. <https://doi.org/10.1073/pnas.94.25.13730>
- Sanderson M., (2010). « Nutritive value and herbage accumulation rates of pastures sown to grass, legume, and chicory mixtures ». *Agronomy Journal*, 102, 728-733. <https://doi.org/10.2134/agronj2009.0374>
- Sanderson M.A., Skinner R.H., Barker D.J., Edwards G.R., Tracy B.F., & Wedin D.A., (2004). « Plant species diversity and management of temperate forage and grazing land ecosystems ». *Crop Science*, 44, 1132-1144. <https://doi.org/10.2135/cropsci2004.1132>
- Savage J., Woodcock B.A., Bullock J.M., Nowakowski M., Tallwin J.R.B., & Pywell R.F., (2021). « Management to support multiple ecosystem services from productive grasslands ». *Sustainability*, 13, 6263. <https://doi.org/10.3390/su13116263>
- Schaub S., Buchmann N., Lüscher A., & Finger R., (2020). « Economic benefits from plant species diversity in intensively managed grasslands ». *Ecological Economics*, 168, 106488. <https://doi.org/10.1016/j.ecolecon.2019.106488>
- Scherber C., Eisenhauer N., Weisser W.W., Schmid B., Voigt W., Fischer M., ... Tschamke T., (2010). « Bottom-up effects of plant diversity on multitrophic interactions in a biodiversity experiment ». *Nature*, 468, 553-556. <https://doi.org/10.1038/nature09492>
- Shihan A., Barre P., Copani V., Kallida R., Østrem L., Testa G., ... Volaire F., (2022). « Induction and potential role of summer dormancy to enhance persistence of perennial grasses under warmer climates ». *Journal of Ecology* (in press). <https://doi.org/10.1111/1365-2745.13869>
- Skinner R.H., & Dell C.J., (2016). « Yield and soil carbon sequestration in grazed pastures sown with two or five forage species ». *Crop Science*, 56, 2035-2044. <https://doi.org/10.2135/cropsci2015.11.0711>
- Skinner R.H., Gustine D.L., & Sanderson M.A., (2004). « Growth, water relations, and nutritive value of pasture species mixtures under moisture stress ». *Crop Science*, 44, 1361-1369. <https://doi.org/10.2135/cropsci2004.1361>
- Storkey J., Doering T., Baddeley J., Collins R., Roderick S., Jones H., & Watson C., (2015). « Engineering a plant community to deliver multiple ecosystem services ». *Ecological Applications*, 25, 1034-1043. <https://doi.org/10.1890/14-1605.1>
- Suter D., Frick R., & Hirschi H.U., (2021a). « Liste der empfohlenen Sorten von Futterpflanzen 2021-2022 ». *Agroscope Transfer*, 360, 16 pp. <https://doi.org/10.34776/at360g>
- Suter D., Rosenberg E., & Frick R., (2021b). « Standardmischungen für den Futterbau. Revision 2021-2024 ». *AGFF, Zürich*, 16 pp.
- Suter M., Connolly J., Finn J.A., Loges R., Kirwan L., Sebastià M.-T., & Lüscher A., (2015). « Nitrogen yield advantage from grass-legume mixtures is robust over a wide range of legume proportions and environmental conditions ». *Global Change Biology*, 21, 2424-2438. <https://doi.org/10.1111/gcb.12880>
- Suter M., Hofer D., & Lüscher A., (2017). « Weed suppression enhanced by increasing functional trait dispersion and resource capture in forage ley mixtures ». *Agriculture, Ecosystems and Environment*, 240, 329-339. <https://doi.org/10.1016/j.agee.2017.01.007>
- Suter M., Huguenin-Elie O., & Lüscher A., (2021c). « Multispecies for multifunctions: combining four complementary species enhances multifunctionality of sown grassland ». *Scientific Reports*, 11, 3835. <https://doi.org/10.1038/s41598-021-82162-y>
- Tilman D., Isbell F., & Cowles J.M., (2014). « Biodiversity and ecosystem functioning ». *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 45, 471-493. <https://doi.org/10.1146/annurev-ecolsys-120213-091917>
- Tilman D., Lehman C.L., & Thomson K.T., (1997). « Plant diversity and ecosystem productivity: Theoretical considerations ». *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 94, 1857-1861. <https://doi.org/10.1073/pnas.94.5.1857>
- Tilman D., Reich P.B., Knops J., Wedin D., Mielke T., & Lehman C., (2001). « Diversity and productivity in a long-term grassland experiment ». *Science*, 294, 843-845. <https://doi.org/10.1126/science.1060391>
- Tracy B.F., & Sanderson M.A., (2004a). « Productivity and stability relationships in mowed pasture communities of varying species

- composition ». *Crop Science*, 44, 2180-2186. <https://doi.org/10.2135/cropsci2004.2180>
- Tracy B.F., & Sanderson M.A., (2004b). « Forage productivity, species evenness and weed invasion in pasture communities ». *Agriculture, Ecosystems and Environment*, 102, 175-183. <https://doi.org/10.1016/j.agee.2003.08.002>
- Volaire F., (2008). « Plant traits and functional types to characterise drought survival of pluri-specific perennial herbaceous swards in Mediterranean areas ». *European Journal of Agronomy*, 29, 116-124. <https://doi.org/10.1016/j.eja.2008.04.008>
- Volaire F., (2018). « A unified framework of plant adaptive strategies to drought: Crossing scales and disciplines ». *Global Change Biology*, 24, 2929-2938. <https://doi.org/10.1111/gcb.14062>
- Volaire F., & Norton M., (2006). « Summer dormancy in perennial temperate grasses ». *Annals of Botany*, 98, 927-933. <https://doi.org/10.1093/aob/mcl195>
- Volaire F., Barkaoui K., & Norton M., (2014). « Designing resilient and sustainable grasslands for a drier future: Adaptive strategies, functional traits and biotic interactions ». *European Journal of Agronomy*, 52, 81-89. <https://doi.org/10.1016/j.eja.2013.10.002>
- Volaire F., Lens F., Cochard H., Xu H., Chacon Doria L., Bristiel P., ... Picon-Cochard C., (2018). « Embolism and mechanical resistances play a key-role in dehydration tolerance of a perennial grass *Dactylis glomerata* L. ». *Annals of Botany*, 122, 325-336. <https://doi.org/10.1093/aob/mcy073>
- Volaire F., Barkaoui K., Grémillat D., Charrier G., Dangles O., Lamarque L. Martin-StPaul N., Chuine I., (2022). « Is a seasonally reduced growth potential a convergent strategy to survive drought and frost in plants? ». *Annals of Botany*, 2022;, mcac153, <https://doi.org/10.1093/aob/mcac153>
- Weisser W.W., Roscher C., Meyer S.T., Ebeling A., Guangjuan A., Allan E., ... Tschamtk T., (2017). « Biodiversity effects on ecosystem functioning in a 15-year grassland experiment: Patterns, mechanisms, and open questions ». *Basic and Applied Ecology*, 23, 1-73. <https://doi.org/10.1016/j.baae.2017.06.002>
- White R.P., Murray S., & Rohweder M., (2000). « Pilot Analysis of Global Ecosystems: Grassland Ecosystems ». Washington, DC: *World Resources Institute*.
- Whittaker R.H., (1975). « *Communities and Ecosystems* ». 2nd edn. New York: Macmillan.
- Wright A.J., Wardle D.A., Callaway R., & Gaxiola A., (2017). « The overlooked role of facilitation in biodiversity experiments ». *Trends in Ecology and Evolution*, 32, 383-390. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2017.02.011>
- Yates S., Jaskune K., Liebisch F., Nagelmüller S., Kirchgessner N., Kölliker R., ... Studer B., (2019). « Phenotyping a dynamic trait: leaf growth of perennial ryegrass under water limiting conditions ». *Frontiers in Plant Science*, 10, 9. <https://doi.org/10.3389/fpls.2019.00344>
- Zhao Y., Gao J.H., Kim J.I., Chen K., Bressan R.A., & Zhu J.K., (2017). « Control of plant water use by ABA induction of senescence and dormancy: an overlooked lesson from evolution ». *Plant and Cell Physiology*, 58, 1319-1327. <https://doi.org/10.1093/pcp/pcx086>