



Évaluer la souplesse d'utilisation des prairies permanentes par la caractérisation de la composition fonctionnelle de la végétation et la phénologie des espèces

Michel M. Duru, Pablo Cruz, Jean Pierre J. P. Theau

► To cite this version:

Michel M. Duru, Pablo Cruz, Jean Pierre J. P. Theau. Évaluer la souplesse d'utilisation des prairies permanentes par la caractérisation de la composition fonctionnelle de la végétation et la phénologie des espèces. *Fourrages*, 2010, 201, pp.3-10. hal-02666696

HAL Id: hal-02666696

<https://hal.inrae.fr/hal-02666696v1>

Submitted on 31 May 2020

HAL is a multi-disciplinary open access archive for the deposit and dissemination of scientific research documents, whether they are published or not. The documents may come from teaching and research institutions in France or abroad, or from public or private research centers.

L'archive ouverte pluridisciplinaire **HAL**, est destinée au dépôt et à la diffusion de documents scientifiques de niveau recherche, publiés ou non, émanant des établissements d'enseignement et de recherche français ou étrangers, des laboratoires publics ou privés.

Copyright

Évaluer la souplesse d'utilisation des prairies permanentes par la caractérisation de la composition fonctionnelle de la végétation et la phénologie des espèces

M. Duru, P. Cruz, J.-P. Theau

La souplesse d'utilisation des prairies permanentes est une composante importante mais mal connue de leur valeur d'usage. Au-delà de l'acception usuelle concernant le temps écoulé entre le départ en végétation et le stade épiaison, comment la caractériser ? Quel lien avec la diversité fonctionnelle ?

RÉSUMÉ

Deux dispositifs (concernant d'une part 19 graminées de prairies permanentes, d'autre part 18 communautés prairiales fauchées et pâturées) fournissent des résultats concernant les stades phénologiques et les formes de courbes de croissance. L'indice de diversité fonctionnelle, basé sur un trait de vie, la teneur en matière sèche des limbes (TMS), et sur la proportion de dicotylédones s'avère être un bon indicateur de la souplesse d'exploitation. Pour les communautés, les dates du départ en végétation, du pic de biomasse et de floraison, pondérées par l'abondance des espèces sont corrélées à la TMS calculée à partir de l'abondance des graminées. Le pic de croissance est d'autant moins "brutal" que la diversité des graminées est grande, avec la présence de dicotylédones.

SUMMARY

Evaluation of the flexibility of management of permanent pastures by characterizing their functional composition and the phenology of their species

The flexibility of management is an important but little-known part of the utilization value of the permanent pastures. Apart from the usual sense of 'length of time elapsed from the start of vegetative growth to the date of heading', is there a definition to characterize it? What is its link with functional diversity? Two experimental lay-outs, the one with 19 grass species from permanent pastures, the other with 18 grassland communities, mown and grazed, yielded data on the phenological stages and the shapes of the growth curves. The index of functional diversity, based on the dry matter contents of leaf blades (DMC) and on the proportion of dicotyledons, is a good indicator of the flexibility of management. For the grassland communities, the dates of the start of growth, of the peak of bio-mass production, and of the peak of flowering, weighted by the abundance of the species, are correlated with the DMC, as calculated from the abundance of the grasses. The peak of growth is all the less abrupt as the diversity of the grasses, with the presence of dicotyledons, is larger.

Les aléas climatiques génèrent des variations dans les dates de pâturage et les dates de récolte dont l'incidence sur les performances agronomiques sont mal connues. La souplesse d'utilisation permet de qualifier l'aptitude d'une végétation à un changement de date de récolte sans modifier de manière pénalisante la valeur d'usage agricole (DURU *et al.*, 2008a). **La souplesse est en quelque sorte une potentialité de la végétation qui confère de la flexibilité pour son utilisation.** Dans le cas des prairies de graminées monospécifiques, cette caractéristique est **estimée par le temps séparant le départ en végétation du stade épiaison** qui sont des **caractéristiques intrinsèques à l'espèce** (voire à la variété pour les espèces sélectionnées). Pour recouvrir une grande diversité de modes d'exploitation, il conviendrait de considérer aussi la durée de vie des feuilles qui rythme la

dynamique d'accumulation du poids de feuille lors des pousses végétatives (LEMAIRE, 1991a). **Pour les prairies permanentes**, cette définition de la souplesse n'est plus suffisante car la végétation est composée d'une diversité d'espèces dont les phénologies ne sont pas synchrones. Nous postulons que cette caractéristique participe à la souplesse. **Il est alors considéré implicitement que la diversité permet d'augmenter la souplesse.** Toutefois, peu de travaux de recherche permettent de quantifier et de vérifier cette propriété. L'objectif de ce papier est de fournir de premiers résultats et de présenter une méthode d'estimation de la souplesse par des relevés de végétation simplifiés.

Une première voie est de constituer une base de données contenant les informations nécessaires pour chaque espèce (CARRÈRE *et al.*, 2009). Mais, dans la pratique, cette approche

AUTEURS

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

MOTS CLÉS : Composition fonctionnelle, courbe de croissance, cycle végétatif, dicotylédones, graminée, prairie permanente, souplesse d'exploitation, végétation.

KEY-WORDS : Cycle duration, dicotyledon, flexibility of management, functional composition, grass, growth curve, permanent pasture, vegetation.

RÉFÉRENCE DE L'ARTICLE : Duru M., Cruz P., Theau J.-P. (2010) : Évaluer la souplesse d'utilisation des prairies permanentes par la caractérisation de la composition fonctionnelle de la végétation et la phénologie des espèces, *Fourrages*, 201, 3-10.

n'est pas facile à mettre en œuvre car il est nécessaire de faire appel à plusieurs indicateurs selon que l'on considère la phase reproductive (le départ en végétation et les stades phénologiques) ou végétative (durée de vie des feuilles).

En vue de simplifier le plus possible la caractérisation de la souplesse, nous sommes partis d'acquis récents concernant l'écologie d'espèces prairiales, comparées en cultures pures ou au sein d'une communauté. Nous avons montré précédemment que **la teneur en matière sèche des limbes de graminées (TMS) établie en conditions standardisées est corrélée significativement aux différents stades phénologiques (stades épi à 5, 10 cm, épiaison, floraison ; ANSQUER et al., 2009b), à la durée de vie des feuilles (DURU et al., 2008c), à la digestibilité des organes (DURU et al., 2008b, 2008d), à la vitesse de croissance et à ses changements en fonction de la phénologie (ANSQUER et al., 2009c).** Ces traits d'espèces étudiés en culture pure **permettent d'évaluer les caractéristiques des communautés qui rythment les dynamiques d'accumulation de biomasse et de digestibilité** : la montaison et la floraison pour la pousse de printemps (respectivement accélération puis ralentissement de l'accumulation de biomasse), la durée de vie des feuilles pour les repousses végétatives. D'autre part, nous avons montré que les dicotylédones avaient le même patron de fonctionnement que les graminées avec lesquelles elles cohabitent : par exemple, les valeurs de TMS sont systématiquement plus faibles (ANSQUER et al., 2009a) et les dates de floraison souvent plus précoces (ANSQUER et al., 2009b) dans des milieux fertiles. Ces deux raisons nous ont amenés à qualifier la **composition fonctionnelle de la végétation** à partir de deux critères : (i) la proportion des différentes formes de vie (graminées vs dicotylédones), (ii) la TMS des graminées pondérée par l'abondance des espèces (VILE et al., 2006) et la distribution des valeurs de TMS afin de caractériser la composition fonctionnelle en graminées (DIAZ et al., 2007). La diversité fonctionnelle est alors d'autant plus grande que la distribution de TMS est large et que les proportions de graminées et de dicotylédones sont proches.

La première partie traite de la phénologie des espèces. Nous comparons les stades phénologiques de graminées, et nous examinons si les écarts entre stades sont similaires ou non entre espèces. Pour chacun des deux dispositifs, nous examinons la possibilité de rendre compte des stades phénologiques par la TMS. Dans une deuxième partie, nous étudions les deux composantes de la souplesse : (i) le temps écoulé entre le départ en végétation (fixé par convention à 1,5 t MS/ha ; LEMAIRE, 1991b) et la date du pic de biomasse, (ii) la forme de la courbe de croissance autour du pic, l'hypothèse étant que cette forme est d'autant plus aplatie que la diversité fonctionnelle est grande. Nous étudions ensuite la dynamique d'accumulation de biomasse pour différents types de végétation et nous analysons la possibilité de prédiction des deux composantes de la souplesse à partir de la TMS et de la part des graminées dans la végétation. En discussion, nous synthétisons les caractéristiques de la végétation qui sont sources de souplesse, et nous indiquons comment concrètement procéder pour la caractériser à partir de relevés de végétation.

1. Matériel et méthodes

■ Dispositifs et mesures

Nous mobilisons les données de **deux dispositifs** dont les caractéristiques ont été détaillées précédemment (DURU et al., 2007). Le premier consiste en **une expérimentation d'écologie comparative de 17 graminées fourragères natives des Pyrénées** (village d'Ercé), **cultivées en cultures pures**, en conditions de nutrition azotée non limitante et très limitante à Toulouse (indice azote respectivement de 1 et 0,4). Elles ont été classées en 4 catégories (A, B, C, D) en fonction de leur adaptation à la fertilité¹ (ANSQUER et al., 2004). Le second est **une étude de terrain portant sur 18 communautés prairiales** situées entre 650 et 900 m à Ercé (Ariège), dans les Pyrénées centrales. Sur chacun des dispositifs ont été mesurés les stades phénologiques selon une grille proche de celle proposée par MOORE et al. (1991) pour les graminées et JEANGROS et AMAUDRUZ (2005) pour les dicotylédones.

À Toulouse, deux fois par semaine, 15 talles par espèce étaient prélevées au ras du sol, coupées longitudinalement pour déterminer la hauteur de l'apex (du sol à la base de l'inflorescence) et estimer ainsi les dates où l'apex atteint 5 et 10 cm. Ensuite les dates d'épiaison, floraison et maturation de graines de chaque espèce ont été notées quand 50% des talles reproductrices arrivaient à ces stades. Sur ce même dispositif, la teneur en matière sèche des limbes saturés en eau de graminées a été mesurée à 3 saisons (voir détail dans ANSQUER et al., 2009c).

Sur le site Pyrénéen, les **stades phénologiques** (épiaison, floraison et maturation des graines) ont été notés au cours de 25 visites sur le terrain, étalées entre le 2 avril et le 16 septembre 2003. La floraison et la maturation des graines ont été notées quand environ 10% des individus en état reproducteur étaient arrivés à 50% de fleurs ouvertes ou de graines mûres. Sur ce même site, des **courbes de croissance** ont été établies à partir de 9 à 10 prélèvements étalés de la fin de l'hiver au début de l'été. La **nature et l'abondance pondérale de toutes les espèces** (celles contribuant au moins à 80% de la biomasse des échantillons) ont été calculées au moment du **pic de biomasse** après tri d'un sous-échantillon et passage à l'étuve jusqu'à poids constant. Les **indices de nutrition en N et P**, qui sont une mesure du degré de satisfaction de la demande en nutriments pour des conditions de croissance potentielle, ont été respectivement calculés selon LEMAIRE et GASTAL (1997) et DURU et DUCROCQ (1997), sur la base de 3 prélèvements de biomasse effectués au cours de la pousse de printemps.

■ Calculs

À l'échelle de la communauté, la **phénologie "moyenne"** a été calculée en pondérant la valeur de chaque espèce par son abondance, pour les graminées seulement, ou bien pour l'ensemble des espèces observées. La teneur en matière sèche des limbes de graminées a été calculée en pondérant les valeurs obtenues à Toulouse en conditions de nutrition azotée non limitante par l'abondance des graminées observées sur chacune des 18 communautés. La variabilité de ce trait au sein de la

1 : Type A : ray-grass anglais, houlque laineuse ; type B : dactyle, flouve, fromental, fétuque élevée, pâturin commun, pâturin des prés ; type C : agrostis capillaire, fétuque rouge, triset, brome érigé, fléole ; type D : brize, crételle, danthonie, molinie.

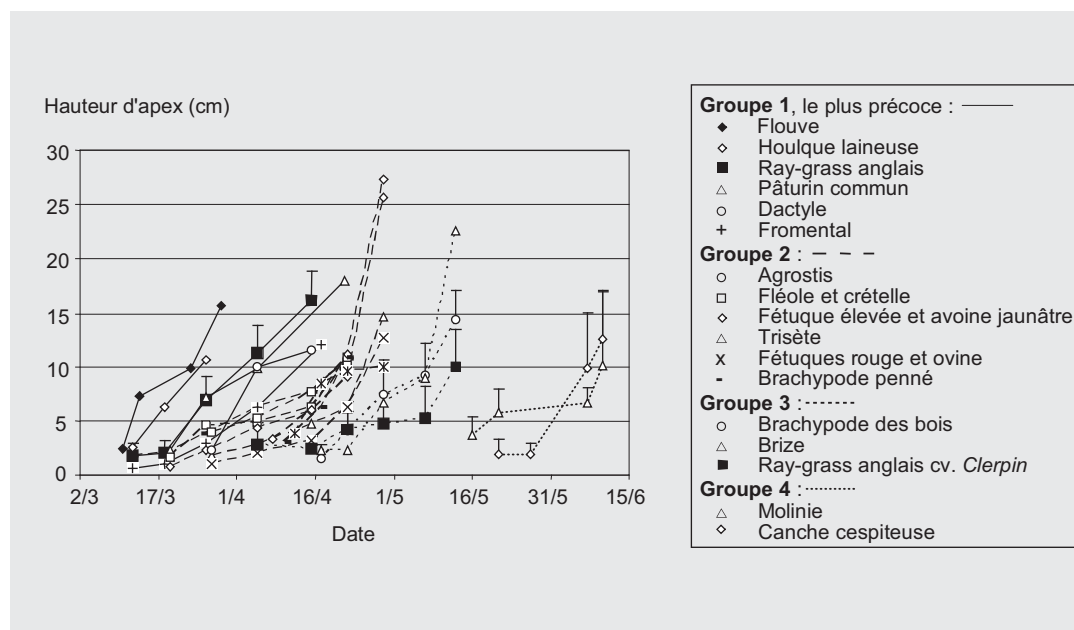


FIGURE 1 : Montée des apex de 19 graminées natives et du cultivar de ray-grass anglais Clerpin répartis en 4 groupes de précocité (traitement fertilisé en azote).

FIGURE 1 : Growth of apices (within the leaf-sheaths) of 19 native grasses and of the Perennial Ryegrass cultivar Clerpin distributed among 4 groups of earliness (treatment with nitrogen fertilization).

communauté a été calculée à partir de l'indice de MASON (MASON *et al.*, 2003). Cet **indice de diversité fonctionnelle** sera considéré comme un indicateur de la souplesse. Le deuxième **indicateur de souplesse** considéré est la **proportion de dicotylédones** (légumineuses incluses), ces dernières ayant généralement des stades phénologiques décalés par rapport à ceux des graminées (JEANGROS et AMAUDRUZ, 2005 ; ANSQUER *et al.*, 2009b). Pour comparer les dates auxquelles les différents stades phénologiques sont atteints au sein des communautés prairiales, nous avons retenu la médiane par espèce sur la base des observations faites sur les 18 communautés, après avoir vérifié qu'il n'y a pas d'effet de l'altitude sur la température moyenne.

Dans la mesure où les observations de phénologie n'ont été faites qu'une année par site, les résultats ont été exprimés en fonction des jours juliens. Toutefois, la **modélisation des courbes d'accumulation de biomasse** en fonction des sommes de températures moyennes journalières (initialisées au 1^{er} février, et bornées à 0 et 18°C) est plus facile qu'en fonction des jours (ANSQUER *et al.*, 2009c). Les calculs ont donc été faits avec cette échelle, mais les résultats ont aussi été exprimés en jours juliens. Les courbes ayant une forme sigmoïde ont été ajustées par un polynôme du troisième degré ce qui nous permet de calculer : (i) le départ en végétation estimé par la somme de températures pour atteindre une biomasse de 1,5 t MS/ha, (ii) la date à laquelle le pic de biomasse est atteint, (iii) la variabilité de biomasse autour du pic ; nous avons choisi de calculer la baisse relative de biomasse à $\pm 200^\circ\text{J}$ autour du pic sur la base des courbes ajustées.

Des régressions ont été effectuées **pour relier les stades phénologiques entre eux et à la TMS, de même que pour exprimer les états clefs de la végétation** (date du pic de biomasse...) **en fonction de la TMS**. En outre, pour synthétiser les résultats, nous avons caractérisé les indicateurs de souplesse par type de végétation défini sur la base de la TMS. Toutefois, compte tenu des effets des modes d'exploitation et de la nutrition minérale sur ce trait (MARTIN *et al.*, 2009), nous avons construit empiriquement des groupes comprenant au moins trois parcelles semblables et vérifié par une ANOVA qu'ils étaient significativement différents par l'un des deux indicateurs : TMS et indice de nutrition minérale. Ceci nous a conduit à retenir 13 des 18 parcelles, les 5 autres se caractérisant par des relations très variées entre TMS et indice de nutrition.

2. Résultats

■ De grands écarts entre espèces dans les dates de réalisation des stades phénologiques

• Phénologie des graminées en culture pure

La montée des apex des graminées cultivées en conditions de nutrition azotée non limitante (à Toulouse) intervient à des dates très différentes selon les espèces, et les courbes de phénologie au cours du temps suivent des trajectoires relativement parallèles, de telle sorte qu'une espèce plus précoce à un stade épi à 5 cm l'est aussi au stade 10 cm (figure 1). L'atteinte des stades apex à 5 ou 10 cm s'étale sur plus de 2 mois. Le ray-grass cv. Clerpin se singularise par une montée très tardive des apex en comparaison du ray-grass natif ou du dactyle (plus d'un mois d'écart).

Les dates auxquelles sont atteints les différents stades sont corrélées entre elles significativement ($p < 0,001$), de proche en proche : $r = 0,96$ entre les stades épi à 5 et 10 cm, $r = 0,71$ entre épi 10 cm et épiaison, $r = 0,81$ entre épiaison et floraison et $r = 0,93$ entre floraison et maturation des graines. Toutefois, quelques espèces se singularisent par une accélération des stades (flouve) ou un ralentissement (agrostis, fléole) (non montré). Ceci signifie que **classer les différentes espèces dans une communauté peut être fait à un seul stade**.

L'effet de la fertilisation azotée sur les dates auxquelles les différents stades sont atteints **n'est significatif que pour les stades apex à 5 et 10 cm** ($p < 0,05$), alors que les différences de niveau de nutrition azotée sont très élevées entre traitements (figure 2).

Les dates auxquelles les stades épi à 10 cm, floraison et maturation des graines sont atteints augmentent significativement avec la TMS des limbes de graminées (figure 3). Il n'y a pas de différence significative de pente (p au moins supérieur à 0,26). Ceci montre que **les écarts entre stades sont peu différents quelle que soit la TMS des espèces**.

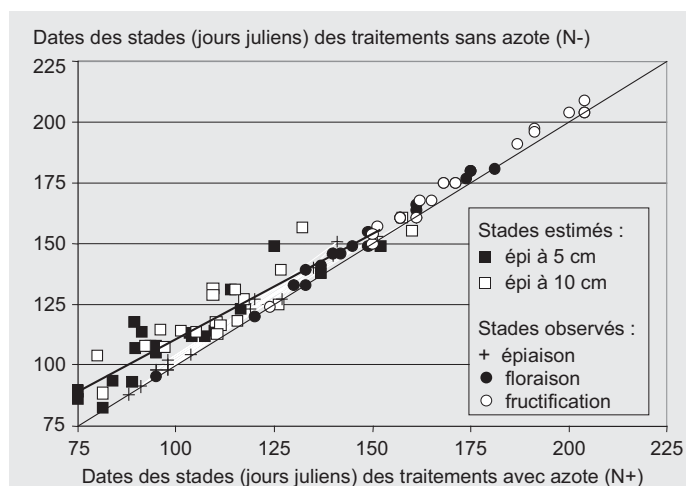


FIGURE 2 : Comparaison, entre traitements avec et sans apport d'azote, des dates auxquelles les stades de 17 graminées sont estimés ou observés (droite d'ajustement pour le stade épi à 5 cm).

FIGURE 2 : Comparison between treatments with and without nitrogen fertilization for the estimated and observed dates of phenological stages in 17 grass species (line adjusted for the 5 cm high apex-stage).

• Comparaison des dates de floraison entre graminées et dicotylédones au sein d'une même communauté végétale

Les dates auxquelles les différents stades de développement sont atteints (dispositif des Pyrénées) varient considérablement (de plus de 50 jours) au sein des graminées et des dicotylédones. La hiérarchie des dates de stades de développement entre espèces est généralement conservée tout au long du développement. Une espèce précoce pour un stade l'est pour les suivants, comme illustré figure 4 pour quelques espèces.

A l'échelle de la communauté, la date de floraison moyenne des graminées est toujours plus tardive que celle des dicotylédones associées (figure 5). Cependant, les différences entre ces deux formes de vie sont d'autant plus grandes que la date de floraison des graminées est précoce. Cette différence vient du fait que les végétations constituées de graminées précoces sont associées à des espèces comme le pissenlit et le rumex *Acetosa* qui fleurissent tôt (figure 4). A contrario, peu de différences sont observées entre espèces tardives de graminées (*agrostis*) et de dicotylédones (*Centaurea sp.*, *Stachys officinalis* et *Picris hieracioides*) souvent associées dans une même communauté (figure 4).

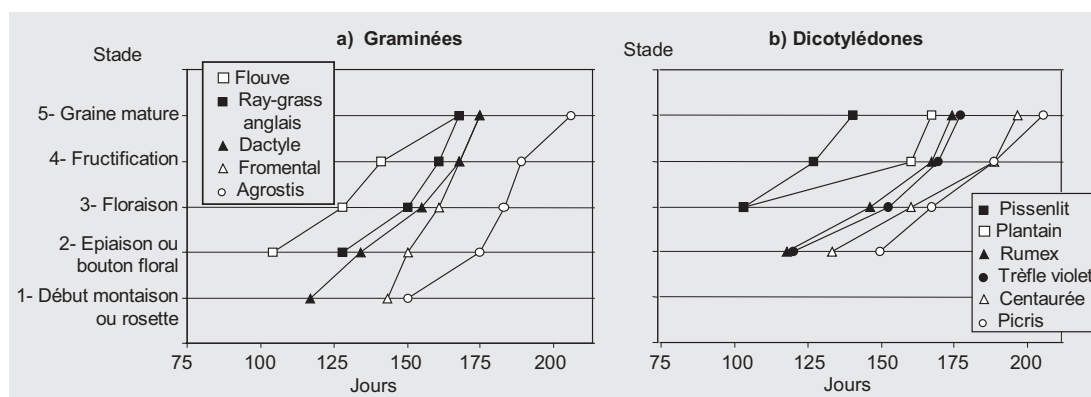


FIGURE 4 : Réalisation des stades (valeurs médianes) de quelques espèces couramment rencontrées dans plusieurs des 18 parcelles.

FIGURE 4 : Median values of the dates of phenological stages in a few species often found in several of the 18 experimental plots.

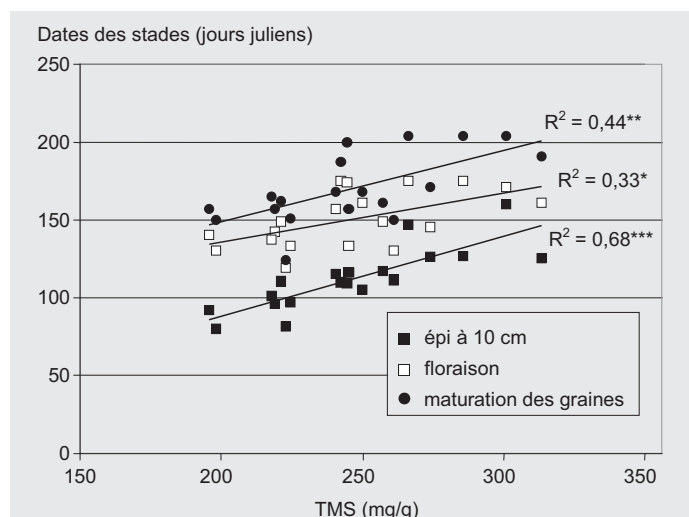


FIGURE 3 : Relation entre 3 stades phénologiques (droites d'ajustement) et la teneur en matière sèche des feuilles (TMS) de 17 graminées (niveau de nutrition azotée non limitant).

FIGURE 3 : Relationship between 3 phenological stages (adjusted lines) and the dry-matter content of leaves (TMS) in 17 grass species (non-limiting nitrogen nutrition).

■ Etude de la dynamique d'accumulation de biomasse et applications

• Evaluer la souplesse d'exploitation d'une prairie : relation entre teneur en matière sèche des feuilles, stades phénologiques et dynamique de croissance

Dans le dispositif des Pyrénées on constate que la somme des degrés-jours correspondant aux stades de croissance "départ en végétation" (estimé à 1,5 t MS/ha) et "pic de biomasse" est corrélée positivement avec la teneur en matière sèche pondérée des feuilles de graminées (figure 6). **Plus la teneur en matière sèche des feuilles est élevée, plus ces stades sont atteints tardivement.** Les différences entre communautés précoces et tardives estimées par les courbes de la figure 6 atteignent 350°j pour le départ en végétation et 400°j pour le pic de biomasse ce qui, compte tenu des températures moyennes journalières, représente plus d'un mois d'écart pour le départ en végétation et presque un mois pour le pic de biomasse.

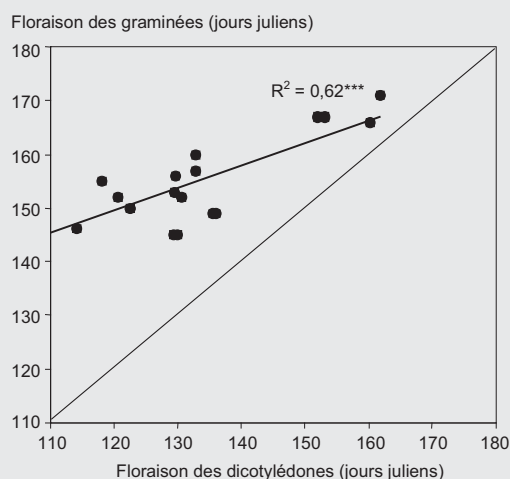


FIGURE 5 : Relation entre dates de floraison des graminées et des dicotylédones (dates pondérées par l'abondance des espèces) associées au sein d'une même communauté végétale.

FIGURE 5 : Relationship between the flowering dates of the grasses and of the dicotyledons (weighted by the abundance of the species) found in the same plant community.

Les dates moyennes de floraison sont antérieures aux dates auxquelles les pics de croissance sont atteints, d'environ 120°.j pour les dates de floraison moyenne de la communauté et de 70°.j pour les dates de floraison des graminées.

La forme de la courbe de croissance autour du pic a été estimée par la baisse relative de biomasse à 200°.j avant et après le pic de biomasse sur la base de la modélisation des courbes d'accumulation de biomasse en fonction des sommes de températures. Cette variation est d'autant plus grande que l'indice de diversité fonctionnelle des graminées est faible (figure 7). La

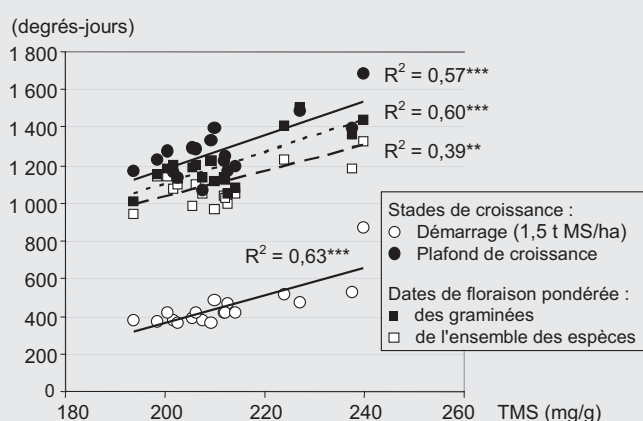


FIGURE 6 : Relation entre stades de croissance ou phénologiques (dates de floraison) et teneur en matière sèche des limbes de graminées (TMS) pondérée par l'abondance des espèces.

FIGURE 6 : Relationship between the growth stages or the phenological stages (flowering dates) and the dry-matter contents of grass blades (TMS), weighted by the abundance of the species.

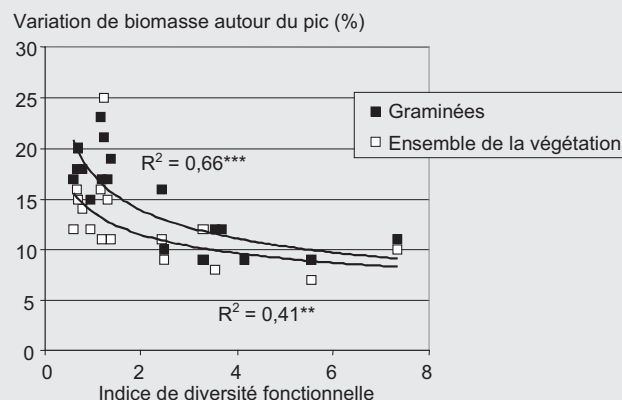


FIGURE 7 : Variation de biomasse autour du pic de biomasse (% entre biomasse à + 200°.j et biomasse à - 200°.j autour du pic) pour les graminées et l'ensemble de la végétation en fonction de la diversité fonctionnelle (indice de Mason x 10², voir texte pour définition).

FIGURE 7 : Variation of the bio-mass around its peak production (% between bio-mass at + 200°.day and at - 200°.day around the peak) in the grasses and the whole vegetation as a function of the functional diversity (Mason index x 10² ; see text for the definition).

comparaison des régressions exprimant la variation de la biomasse autour du pic et le logarithme de l'indice de diversité fonctionnelle (pour linéariser les courbes) pour la biomasse totale et la biomasse de graminées montre qu'il y a une différence significative de l'ordonnée à l'origine ($p < 0,03$) mais pas de différence significative des pentes ($p = 0,26$). **La forme de la courbe de croissance est donc d'autant plus aplatie que les graminées sont diverses, et ce phénomène est accentué par la présence des dicotylédones.**

• Prédire la souplesse d'exploitation d'une prairie : relation entre teneur en matière sèche des feuilles, nutrition minérale et dynamique de croissance

Les communautés ont été réparties en 4 groupes pour leur ressemblance en termes de type de végétation estimée par la TMS et de niveau de nutrition estimé par les indices de nutrition minérale (tableau 1). **13 des 18 communautés ont pu être ainsi classées en 4 groupes homogènes.** Les deux premiers groupes diffèrent par la TMS et ont des niveaux de nutrition minérale similaires. Ils sont respectivement composés majoritairement d'espèces de types A et B. Les groupes 2 et 3 diffèrent uniquement par les niveaux de nutrition. Les groupes 3 et 4 diffèrent surtout par la TMS, le quatrième étant majoritairement composé d'espèces de type C. On note une augmentation de la diversité fonctionnelle du groupe 1 au groupe 4, l'écart aux autres groupes étant le plus élevé pour ce dernier.

Pour chacun des groupes, nous avons tracé 3 courbes de biomasse : la biomasse sur pied, la biomasse verte et, par différence, la biomasse sénescence. L'ajustement des données en fonction du temps (figure 8) a permis de calculer les sommes de températures ou le jour julien pour atteindre 1,5 t MS/ha et les pics de biomasse totale ou verte, et les variations de biomasse autour du pic (tableau 1).

Groupes (nb de parcelles)	Type de végétation	Nb d'espèces	Mode d'exploit- ation	Indice de nutrition	Indicateur de souplesse			Dates des stades (° j et jours juliens)					Biomasse : variation autour du pic (%)
					Grami- nées (%)	TMS (mg/g)	Indice de diversité fonction.*	Biomasse = 1,5 t/ha [1]	Pic de biomasse totale [2]	Pic de biomasse verte [3]**	Différence [2] - [1]	Différence [3] - [1]	
1 (4)	A(B)	17 ^c	Fauche	78 ^a	76 ^a	199 ^c	0,9 ^d	320 - 90	1250 - 172	1174 - 167	930 - 82	854 - 77	19
2 (3)	B(A)	20 ^{bc}	Fauche - pâturage	73 ^a	79 ^a	209 ^b	1,4 ^c	360 - 97	1325 - 175	1192 - 168	965 - 78	832 - 71	18
3 (3)	B(A)	25 ^b	Fauche (déprimage)	58 ^b	65 ^{ab}	209 ^b	1,9 ^b	470 - 112	1376 - 178	1295 - 174	906 - 66	825 - 62	16
4 (3)	C	36 ^a	Pâturage	55 ^b	54 ^b	234 ^a	5,7 ^a	580 - 125	1849 - 208	1476 - 185	1269 - 83	896 - 60	10

* Indice de diversité fonctionnelle ($\times 10^2$)

** Valeurs très voisines observées pour la fraction graminées

Les lettres a, b, c et d indiquent que les moyennes sont significativement différentes entre groupes ($p < 0,05$)

TABLEAU 1 : Caractéristiques de 4 groupes de végétation et de leur souplesse d'utilisation caractérisée par le temps écoulé entre le départ en végétation et la date du pic, ainsi que par la variation de biomasse autour du pic.

TABLE 1 : Characteristics of 4 groups of vegetation as regards their flexibility of management, defined by the length of time elapsed between the start of growth and the date of the peak production, together with the variation of the biomass production around the peak.

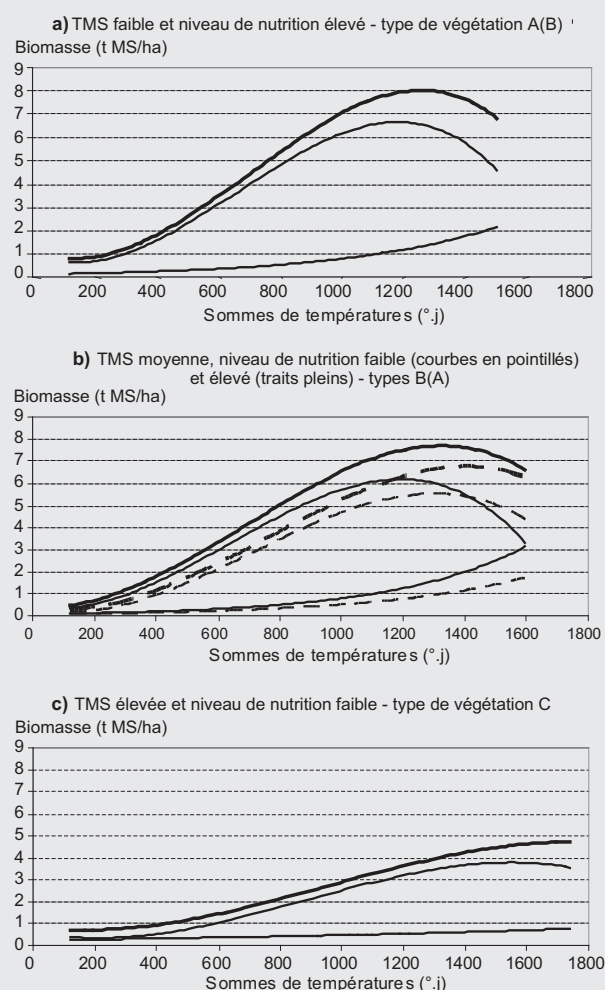


FIGURE 8 : Pour 4 types de prairies, accumulation de biomasse (en fonction du cumul des températures moyennes journalières à partir du 1^{er} février) : biomasse sur pied (courbe supérieure), biomasse verte (courbe intermédiaire) et biomasse sénescente (courbe inférieure).

FIGURE 8 : For 2 types of pastures, accumulated biomass (as a function of cumulated mean daily temperatures from 1st February onwards) : standing biomass (upper curve), green biomass (intermediate curve), senescent biomass (lower curve).

Ces données montrent que la précocité de départ en végétation et que la date du pic sont retardées en passant du groupe 1 au groupe 4. Toutefois, l'écart entre ces deux dates varie peu selon les types, excepté pour le groupe 4 lorsque les données sont exprimées en somme de températures. Les groupes 1 et 2 diffèrent principalement par la temporalité de la croissance (environ 100° j) mais peu par la quantité de biomasse totale au pic (figure 8). Les groupes 2 et 3 diffèrent par la production au pic (1 t/ha), mais peu par la temporalité de croissance. Les groupes 3 et 4 diffèrent par la production au pic (7 et 5 t/ha respectivement) et surtout par la temporalité (plus de 350° j).

En définitive, c'est pour les végétations de type C (groupe 4) que la souplesse est la plus élevée, du moins lorsqu'on se focalise sur la forme de croissance autour du pic de biomasse, et ce pour 2 raisons : la plus forte proportion de dicotylédones et la plus forte variabilité de la TMS des graminées. Pour les autres groupes, les différences portent surtout sur l'amplitude des variations de biomasse autour du pic et sur les dates auxquelles les stades clés sont atteints.

3. Discussion

■ Les caractéristiques des communautés qui sont sources de souplesse

Un premier enseignement de cette étude est que le temps écoulé entre le départ en végétation et le pic de biomasse est similaire entre les différents types de végétation (figure 6), ce qui corrobore le constat fait pour les stades phénologiques entre types de graminées (ANSQUER et al., 2009b). Autrement dit, la souplesse de ces végétations provient principalement de la diversité intra-communauté qui a deux composantes. Il s'agit d'une part de la diversité des graminées que nous avons estimée par l'indice de Mason calculé sur les valeurs de TMS. L'étalement des différents stades phénologiques qui résulte de cette diversité se traduit par un aplatissement de la courbe de croissance autour du pic d'accumulation de biomasse. D'autre part, nous avons montré que les dicotylédones, de par les décalages phénologiques qu'elles introduisent avec les graminées auxquelles elles sont associées, augmentent cet aplatissement. La souplesse est

alors une caractéristique potentielle de la communauté qui permet de connaître à l'avance les variations relatives de biomasse auxquelles on peut s'attendre lorsqu'on fait varier les dates de récolte. Cette propriété peut être étendue aux composantes de la valeur alimentaire, notamment la digestibilité de l'herbe offerte puisque celle-ci est régie d'une part par les stades phénologiques (PONTÈS *et al.*, 2007) et d'autre part par les différences de composition entre graminées (DURU *et al.*, 2008c) ou bien entre graminées et dicotylédones associées (DURU, 1997). Nous avons montré ici quel était l'effet de la diversité fonctionnelle de la teneur en matière sèche au sein d'une communauté. Plusieurs études montrent qu'il n'est pas nécessaire d'avoir un grand nombre d'espèces pour cela compte tenu de la redondance entre certaines d'entre elles (DE BELLO *et al.*, 2006).

Le deuxième enseignement de cette étude est que **les fortes différences de phénologie observées** à l'échelle des espèces ou des communautés, de même que les propriétés agronomiques associées (dates du pic de biomasse), **peuvent présenter un intérêt à l'échelle de la sole pâturée ou fauchée pour étaler les interventions.**

■ Comment concrètement caractériser la souplesse ?

Ces résultats montrent qu'il n'est pas nécessaire de caractériser la floraison au champ pour qualifier la souplesse des végétations, ce qui dispense d'une tâche très lourde (plusieurs journées...). A partir du moment où la phénologie des espèces peut être caractérisée par une constante en somme de températures (ANSQUER *et al.*, 2009b), on pourrait utiliser une base de données floraison, comme cela a été initié par ailleurs (CARRÈRE *et al.*, 2009). Sachant que la caractérisation de la souplesse ne se réduit pas à l'évaluation de la date de floraison, **nous avons opté pour un classement des espèces par un trait, la TMS**, qui permet aussi de les classer relativement bien pour d'autres caractéristiques comme le début montaison, ainsi que la durée de vie des feuilles qui confère de la souplesse pour les repousses végétatives (ANSQUER *et al.*, 2009c). A cet effet, la base de données TMS (AL HAJ KHALED, 2005) permet de **calculer la TMS moyenne pondérée et l'indice de diversité**. Nos données n'ont permis d'estimer que globalement l'effet de la présence de dicotylédones sur la date de floraison (figure 6) et la forme de la courbe de croissance autour du pic de biomasse (figure 7). Les différences observées entre performances des graminées ou de l'ensemble de la végétation correspondent à une proportion moyenne de 64% de graminées. Des recherches complémentaires seraient à effectuer pour quantifier plus précisément cet effet.

Les résultats présentés proviennent de compositions botaniques établies par le tri d'espèces qui contribuent à au moins 80% de la biomasse totale des échantillons prélevés. Pour alléger ce travail, cette procédure peut être simplifiée **en effectuant un relevé botanique succinct**. A cet effet, nous avons montré qu'une méthode d'observation simplifiée permet d'obtenir des résultats de qualité (FALLOUR *et al.*, 2008). Nous savons en outre que réduire le nombre d'espèces observées n'aura qu'un impact limité sur la valeur de la TMS pondérée si les espèces non observées sont peu abondantes (VILE *et al.*, 2006).

Cette recherche fait aussi apparaître que les espèces sélectionnées pour la tardivité des stades phénologiques (ray-grass anglais cv. Clerpin) se distinguent très fortement du génotype natif (figure 1), alors que les autres caractéristiques

(TMS, durée de vie des feuilles) ne sont pas significativement différentes. Ce résultat montre que **le critère TMS ne peut être transposé tel quel aux génotypes sélectionnés, du moins pour estimer les composantes de la souplesse.**

■ Les pratiques qui régissent la diversité

L'analyse des pratiques qui régissent la composition fonctionnelle de la végétation n'est pas l'objet de cette note. Cependant, les données présentées fournissent quelques indications sur les principaux facteurs en jeu. Les données du tableau 1 montrent clairement que l'augmentation du **niveau de nutrition minérale** se traduit par une diminution de l'indice de diversité fonctionnelle des graminées et de la proportion de dicotylédones ; deux caractéristiques qui confèrent de la souplesse potentielle et donc de la flexibilité pour l'utilisation. Enfin, la **conjonction d'un faible niveau de nutrition et du pâturage** se traduit par une valeur très élevée de l'indice de diversité des graminées et par des proportions voisines en biomasse entre graminées et dicotylédones. Ces résultats sont en cohérence avec ce qui est connu. La compétition pour les ressources tend à réduire la diversité (GRIME, 1973). **Les prairies pâturées ont**, à niveau de nutrition minérale équivalent, une TMS plus forte que les prés de fauche (cas des parcelles du groupe 4 en comparaison de celles du groupe 3), comme observé dans 8 régions (MARTIN *et al.*, 2009). Cette caractéristique leur confère de fait **une plus grande flexibilité d'utilisation**. D'une manière générale, **la diversité fonctionnelle est corrélée positivement à la diversité spécifique, mais ce n'est pas systématiquement le cas, notamment dans les situations où le niveau des ressources est très élevé ou très faible** (DIAZ et CABIDO, 2001).

Conclusion

Cette étude montre que, pour les prairies permanentes riches en espèces, la souplesse de la végétation, c'est-à-dire la possibilité de faire varier les dates de récolte sans trop modifier la valeur d'usage, provient beaucoup plus de la forme de croissance autour du pic de biomasse que du temps écoulé entre le départ en végétation et un stade phénologique (épiaison par exemple). La forme de la courbe de croissance autour du pic est d'autant plus aplatie que les graminées sont diverses. En outre, les dicotylédones associées à chacun des types de graminées étant plus précoces, leur présence dans une communauté renforce la souplesse. Enfin, compte tenu des grands décalages entre communautés pour les dates auxquelles sont atteints les stades phénologiques, la combinaison de plusieurs types de prairies à l'échelle du système fourrager peut aussi conférer de la souplesse pour l'organisation des chantiers de fenaison ou d'une stratégie de pâturage.

Accepté pour publication,
le 8 juillet 2009.

Remerciements : Ce projet a bénéficié de financements du Conseil Régional Midi-Pyrénées (projet PSDR Climourel).

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- AL HAJ KHALED R. (2005) : *L'évaluation agronomique d'espèces prairiales par leurs traits de vie comme préalable au diagnostic des communautés riches en espèces*, thèse INP Toulouse 260 pp + annexes.
- ANSQUER P., THEAU J.P., CRUZ P., VIEGAS J., AL HAJ KHALED R., DURU M. (2004) : "Caractérisation de la diversité fonctionnelle des prairies à flore complexe : vers la construction d'outils de gestion", *Fourrages*, 179, 353-368.
- ANSQUER P., DURU M., THEAU J.P., CRUZ P. (2009a) : "Convergence in plant traits between species within grassland communities simplifies their monitoring", *Ecological Indicators*, 9, 1020-1029.
- ANSQUER P., AL HAJ KHALED R., CRUZ P., THEAU J.P., THEROND O., DURU M. (2009b) : "Characterizing and predicting plant phenology in species-rich grasslands", *Grass & Forage Sci.*, 64, 57-70.
- ANSQUER P., DURU M., THEAU J.P., CRUZ P. (2009c) : "Functional traits as indicators of fodder provision over a short time scale in species-rich grasslands", *Annals of Botany*, 103, 117-126.
- CARRÈRE P., DA S. PONTES L., ANDUEZA D., LOUAULT F., ROSSEEL D., TAINI E., PONS B., TOILLON S., SOUSSANA J.F. (2010) : "Evolution de la valeur nutritive de graminées prairiales au cours de leur cycle de développement", *Fourrages*, 201, ce numéro.
- DE BELLO F., LEPS J., SEBASTIA M.T. (2006) : "Variations in species and functional plant diversity along climatic and grazing gradients", *Ecography*, 29, 801-810.
- DIAZ S., CABIDO M. (2001) : "Vive la différence : plant functional diversity matters to ecosystem processes", *Trends in Ecology & Evolution*, <http://www.sciencedirect.com/science/journal/01695347>, 16, 11, 646-655.
- DIAZ S., LAVOREL S., DE BELLO F., QUETIER F., GRIGULIS K., ROBSON T.M. (2007) : "Land Change Science Special Feature: Incorporating plant functional diversity effects in ecosystem service assessments", *Proc. National Academy of Sci.*, 104, 20684-20689.
- DURU M. (1997) : "Leaf and stem in vitro digestibility for grasses and dicotyledons of meadow plant communities in spring", *J. Sci. Food Agric.*, 74, 175-185.
- DURU M., DUCROCQ H. (1997) : "A nitrogen and phosphorus herbage nutrient index as a tool for assessing the effect of N and P supply on the dry matter yield for permanent pastures", *Nutrient Cycling in Agroecosystems*, 47, 59-69.
- DURU M., CRUZ P., THEAU J.P., JOUANY C., ANSQUER P., AL HAJ KHALED R., THEROND O. (2007) : "Typologies des prairies riches en espèces en vue d'évaluer leur valeur d'usage : bases agro-écologiques et exemples d'applications", *Fourrages*, 192, 453-475.
- DURU M., CRUZ P., MAGDA D. (2008a) : "La conduite des couverts prairiaux, source de flexibilité", Dedieu B., Chia E., Leclerc B., Moulin C.H., Tichit M. éds., *L'élevage en mouvement. Flexibilité et adaptation des exploitations d'herbivores*, Quae, 57-72.
- DURU M., CRUZ P., AL HAJ KHALED R., DUCOURTIEUX C., THEAU J.P. (2008b) : "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., AL HAJ KHALED R., DUCOURTIEUX C., THEAU J.P., QUADROS F.L.F.D., CRUZ P. (2008c) : "Do plant functional types based on leaf dry matter content allow characterizing native grass species and grasslands for herbage growth pattern ?", *Plant Ecology*, 201, 421-433.
- DURU M., CRUZ P., THEAU J.P. (2008d) : "Un modèle générique de digestibilité des graminées des prairies semées et permanentes pour raisonner les pratiques agricoles", *Fourrages*, 193, 79-102.
- FALLOUR D., THEAU J.P., CORLER K., HOSSARD L., MARTIN G., JOUANY C., DURU M., CRUZ P. (2008) : "A simplified method to determine the abundance of grass functional groups in natural grasslands", *Proc. 22th Gen. Meeting of the European Grassland Fed., Biodiversity and animal feed - Future challenges of grassland production*, Uppsala (Sweden), 93-95.
- GRIME J.P. (1973) : "Competition and diversity in herbaceous vegetation", *Nature*, 244, 310-311.
- JEANGROS B., AMAUDRUZ M. (2005) : "Dix ans d'observations sur la phénologie des prairies permanentes en Suisse romande", *Revue Suisse Agric.*, 37, 5, 201-209.
- LEMAIRE G. (1991a) : "Productivité des peuplements prairiaux : caractérisation et diagnostic", *Fourrages*, 127, 259-272.
- LEMAIRE G. (1991b) : "Précocité de croissance d'une prairie au printemps. Importance de la densité de tiges", *Fourrages*, 127, 313-320.
- LEMAIRE G., GASTAL F. (1997) : "N Uptake and distribution in plant canopies", G. Lemaire éd., *Diagnosis of the nitrogen status in the crops*, Springer Verlag, Berlin, 3-44.
- MARTIN G., CRUZ P., THEAU J. P., JOUANY C., FLEURY P., GRANGER S., FAIVRE R., BALENT G., LAVOREL S., DURU M. (2009) : "A multi-site study to classify semi-natural grassland types", *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 129, 508-515.
- MASON W.H., MACGILLIVRAY K., STEEL J.B., WILSON J.B. (2003) : "An index of functional diversity", *J. of Vegetation Sci.*, 14, 571-578.
- MOORE K.J., MOSER L.E., VOGEL K.P., WALLER S.S., JOHNSON B.E., PEDERSEN J.F. (1991) : "Describing and quantifying growth stages of perennial forage grasses", *Agronomy J.*, 83, 1073-1077.
- PONTES L.S., CARRERE P., ANDUEZA D., LOUAULT F., SOUSSANA J.F. (2007) : "Seasonal productivity and nutritive value of temperate grasses found in semi-natural pastures in Europe: responses to cutting frequency and N supply", *Grass and Forage Sci.*, 62, 485-496.
- VILE D., SHIPLEY B., GARNIER E. (2006) : "Ecosystem productivity can be predicted from potential relative growth rate and species abundance", *Ecol. Lett.*, 9, 1061-1067.