

Typologie fonctionnelle de graminées fourragères pérennes : une classification multitraits

P. Cruz, J.-P. Theau, E. Lecloux, C. Jouany, M. Duru

Les outils destinés à la conduite de prairies permanentes dont le conseil technique dispose sont généralement basés sur une description botanique de la communauté. La notion de types fonctionnels de plantes permet de proposer une méthode de typologie plus générique, qui nécessite moins de temps et de connaissances botanique.

RÉSUMÉ

Cette typologie des graminées fourragères pérennes a été élaborée à partir de la valeur de 6 traits fonctionnels choisis pour leurs capacités discriminatoires des caractéristiques agronomiques des espèces. Ces traits, déterminés à l'échelle de la feuille (teneur en matière sèche, surface spécifique foliaire, durée de vie et résistance à la cassure) ou de la plante (date de floraison et hauteur maximale), ont permis de classer 38 espèces de graminées dans 6 groupes fonctionnels différenciés par leur valeur d'usage potentielle. Cette valeur décline les stratégies de croissance des plantes (capture ou conservation de ressources), leur phénologie (précoce ou tardive), leur capacité à accumuler la biomasse, leur fréquence d'utilisation et leur valeur alimentaire.

SUMMARY

Functional typology of perennial forage grasses : a classification based on several characteristics

The technical advises given for the management of perennial pastures are generally based on the botanical description of the plant community. The notion of functional plant types makes it possible to propose a more generic typological method, that is less time-consuming and necessitates less botanical knowledge. This typology of perennial forage grasses was built up using the values of 6 functional characteristics that discriminate among the agricultural qualities of the species. Thanks to these characteristics (for the leaves: dry matter content, specific foliar area, length of life duration, resistance to breakage; for the whole plants: flowering date, maximum height), 38 species of grasses could be distributed among 6 functional groups with different potential use values. These values regard the plants' growth strategies (capture or conservation of the resources), their phenology (early or late), their aptitudes for accumulating bio-mass, their frequency of use and their feeding values.

Introduction

■ Intérêts et limites des outils de diagnostic de la végétation prairiale

Le conseil technique, destiné à la conduite des prairies permanentes, manque d'outils opérationnels permettant de **diagnostiquer la valeur d'usage**¹ de ces surfaces, condition nécessaire pour la gestion de ces ressources fourragères. En effet, les outils dont la profession dispose ne sont pas bien adaptés. D'une part, ceux destinés aux prairies temporaires monospécifiques s'adressent à une végétation phénologiquement et structurellement homogène et, par conséquent, ne sont pas adaptés à des flores complexes. D'autre part, ceux

qui tiennent compte de la composition floristique des prairies permanentes décrivent mal leurs propriétés agronomiques et sont difficilement transposables à des flores de nature différente. D'autres méthodes de diagnostic agronomique de la végétation des prairies utilisent une entrée par les pratiques et les variables du milieu. C'est le cas de la typologie décrite par PLANTUREUX *et al.*, (1992) ; ce type de démarche a également une validité locale et n'est pas non plus transposable aux situations en dehors desquelles elle a été élaborée. Par ailleurs, les outils basés sur la description botanique ou phytosociologique de la végétation sont inapplicables dans le travail quotidien d'un conseiller agricole par manque de connaissances en taxonomie végétale ou, quand ils les possèdent, par manque de temps pour les exercer.

1 : Identification des caractéristiques de la végétation lui permettant de remplir une fonction donnée (JEANNIN *et al.*, 1991).

AUTEURS

INRA, UMR 1248 AGIR, BP 52627, F-31326 Castanet-Tolosan ; cruz@toulouse.inra.fr

MOTS CLÉS : Composition fonctionnelle, diagnostic, graminée, méthode d'estimation, prairie permanente, typologie de la végétation, valeur d'usage des prairies, végétation.

KEY-WORDS : Diagnosis, estimation method, functional composition, grass, permanent pasture, utilization value of grasslands, vegetation typology, vegetation.

RÉFÉRENCE DE L'ARTICLE : Cruz P., Theau J.-P., Lecloux E., Jouany C., Duru M. (2010) : Typologie fonctionnelle de graminées fourragères pérennes : une classification multitraits, *Fourrages*, 201, 11-17.

■ L'approche fonctionnelle... son apport et de nécessaires approfondissements

Afin de lever ces contraintes, une méthode basée sur une approche fonctionnelle de la végétation herbacée a été proposée (CRUZ *et al.*, 2002 ; ANSQUER *et al.*, 2004b). Pour une communauté végétale donnée, **cette approche permet de remplacer une liste plus ou moins longue de noms d'espèces par le ou les Types Fonctionnels de Plantes (TFPs) auxquels les espèces dominantes appartiennent.** Le classement dans des types fonctionnels permet de définir chaque espèce selon :

- sa préférence d'habitat, qui traduit sa réponse aux facteurs environnementaux (disponibilité de nutriments, adaptation à des rythmes de défoliation particuliers, etc.) et aux pratiques agricoles (modalités de pâturage et de fauche, fertilisation, etc.) ;

- sa valeur d'usage, qui est donnée par l'ensemble des propriétés agronomiques de l'espèce et qui lui confère une capacité particulière à remplir une fonction donnée dans le système fourrager d'un élevage.

L'identification des TFPs se base sur une **analyse des valeurs des traits fonctionnels** (attributs) partagés par les espèces au sein d'un même TFP. On entend par trait fonctionnel toute variable ou caractéristique mesurable qui renseigne directement (relations de cause à effet) ou indirectement (méthodes corrélatives) sur les processus de base du fonctionnement des plantes.

Ainsi, la connaissance de la composition botanique d'une prairie peut être remplacée, dans le cadre du conseil agricole, par l'identification du TFP auquel les espèces dominantes appartiennent, ce TFP étant préalablement défini et caractérisé par sa valeur d'usage. C'est le cas d'**une première caractérisation** des graminées des prairies permanentes (ANSQUER *et al.*, 2004b) qui ont été classées en quatre grands types de végétation : A, B, C et D. Cette typologie a été établie sur la base des valeurs d'un seul trait fonctionnel, **la Teneur en Matière Sèche des feuilles saturées en eau (TMS)**. Ce trait rend compte du niveau de fertilité et de la fréquence d'utilisation de la prairie, ce qui en fait un bon **trait de réponse** (LAVOREL et GARNIER, 2002) vis-à-vis des deux principaux facteurs qui pilotent la composition fonctionnelle des prairies. La TMS est aussi un bon **trait d'effet** (LAVOREL et GARNIER, 2002) car elle nous renseigne sur la valeur d'usage de la prairie, c'est-à-dire sur ses propriétés agronomiques (production, qualité, temporalité et flexibilité). A titre d'exemple, une prairie productive et précoce, souvent dominée par des espèces de Type A (*Lolium perenne* et/ou *Holcus lanatus*), présente les plus faibles valeurs de TMS foliaire. Ainsi, la valeur de ce trait pour ce TFP particulier est à la fois un indicateur de milieu fertile à très fertile et confère à la prairie une valeur d'usage caractérisée par une aptitude à être utilisée précocement et une tolérance aux défoliations fréquentes. Un tel diagnostic a été possible grâce à la bonne corrélation que la TMS montre d'une part avec la fertilité du sol (ANSQUER *et al.*, 2004a) et d'autre part avec les stades phénologiques et la durée de vie des feuilles (ANSQUER *et al.*, 2004b).

Cependant, la typologie ainsi établie présente deux inconvénients majeurs. Le premier est qu'elle se base sur un nombre restreint de graminées pérennes (17) représentatives des conditions de la moyenne montagne pyrénéenne. Le second est qu'elle est basée sur un seul et unique trait fonctionnel, la TMS, ce qui conduit au classement de certaines des 17 espèces utilisées pour établir la typologie dans un TFP différent de celui

qu'aurait prédit l'expertise agronomique. L'objectif principal de ce travail est donc d'**étendre la validité de cette approche à une gamme plus large de situations grâce à :**

- **l'élargissement à 38 espèces de graminées natives** (non sélectionnées) **pérennes** représentatives de plusieurs régions herbagères de France, ou de grande importance dans des dispositifs consacrés à l'étude de la dynamique de la végétation des prairies permanentes tels que celui mis en place pour le projet DivHerbe (Programme ECOGER) ;

- **la construction des groupes d'espèces sur la base d'une analyse multitraits** en incluant des "traits d'effet", ce qui permettra de mieux cerner la valeur d'usage des groupes établis.

Pour cela, **six traits ont été choisis** ; deux d'entre eux sont assimilables à des traits de réponse : la TMS et la surface spécifique foliaire (SSF), les quatre autres étant plus proches de la définition de traits d'effet : la durée de vie de feuilles (DVF), la date de floraison (FLO), la hauteur maximale de la plante (Hmax) et la résistance des feuilles à la cassure (RES). Leur participation commune au regroupement des espèces dans des TFP devrait permettre d'établir ces groupes en considérant d'une part leur réponse aux facteurs du milieu, d'autre part leurs propriétés agronomiques.

1. Matériels et méthodes

■ Les conditions de culture

Trente huit graminées pérennes (tableau 1) collectées auprès des partenaires du réseau national du projet DivHerbe (ECOGER) ont été cultivées dans des pots cylindriques de 20 cm de diamètre (quatre pots ou répétitions par espèce) contenant 6,2 litres de terre de l'horizon A d'une parcelle agricole (sol argilo-calcaire, pH 8) et recouverts en surface (5 cm d'épaisseur) par du terreau commercial pour permettre une dessiccation de la surface moins rapide.

Une fertilisation de base équivalente à 120 kg de P₂O₅ et 150 kg de K₂O par hectare a été réalisée au moment du remplissage des pots. La fertilisation azotée a consisté en deux apports correspondant à 100 unités d'azote par hectare lors de chaque cycle d'expérimentation. Pour quatre espèces cibles, *Lolium perenne*, *Deschampsia caespitosa*, *Festuca ovina* et *Danthonia decumbens*, un des quatre pots a été équipé de capteurs d'humidité Theta Probe ML2x (Delta T Devices, Londres, GB) pour contrôler l'état d'humectation du sol et déclencher l'irrigation goutte à goutte avec l'objectif de maintenir une teneur en eau pondérale comprise entre 22% (seuil minimum) et 27% (seuil maximum) afin que les cultures ne souffrent pas d'un stress hydrique.

■ Les traits mesurés

La teneur en matière sèche des feuilles saturées en eau (TMS) est le trait de référence de la première typologie. Il est très bien corrélé à la densité des tissus foliaires et, pour cette raison, permet de discriminer les stratégies d'acquisition de ressources (capture vs. conservation) chez les végétaux (RYSER et LAMBERS, 1995). Il est un bon indicateur des niveaux de fertilité dans lesquels la prairie a évolué (ANSQUER *et al.*, 2004a). Il informe également sur des caractéristiques d'importance agronomique telles que la digestibilité de la matière organique (DMO) des espèces (AL HAJ KHALED *et al.*, 2006 ; PONTES *et al.*, 2007) ou leur phénologie (ANSQUER *et al.*, 2008a).

Espèce	Nom commun	Origine	Code*
<i>Agropyron littorale</i> Dumort	Chiendent	Camargue	AGRLIT
<i>Elytrigia repens</i> L.	Chiendent	Pyrénées centrales	ELYREP
<i>Agrostis capillaris</i> L.	Agrostide	Pyrénées centrales	AGRCAP
<i>Alopecurus pratensis</i> L.	Vulpin des prés	Massif central	ALOPRA
<i>Anthoxanthum odoratum</i> L.	Flouve odorante	Pyrénées centrales	ANTODO
<i>Arrhenantherum elatius</i> L.	Fromental	Pyrénées centrales	ARRELA
<i>Brachypodium phoenicoides</i> Roem.et S.	Brachypode de Phénicie	Montpellier	BRAPHO
<i>Brachypodium pinnatum</i> P. Beauv.	Brachypode penné	Pyrénées centrales	BRAPIN
<i>Brachypodium sylvaticum</i> Roem et S.	Brachypode des bois	Pyrénées centrales	BRASYL
<i>Briza media</i> L.	Brize intermédiaire	Pyrénées centrales	BRIMED
<i>Bromus erectus</i> Huds.	Brome dressé	Causse du Larzac	BROERE
<i>Cynosurus cristatus</i> L.	Crételle	Pyrénées centrales	CYNCRI
<i>Dactylis glomerata</i> L.	Dactyle	Pyrénées centrales	DACGLO
<i>Dantonina decumbens</i> DC	Dantonie	Pyrénées centrales	DANDEC
<i>Deschampsia cespitosa</i> P.B.	Canche cespitose	Pyrénées centrales	DESCES
<i>Deschampsia flexuosa</i> Griseb.	Canche flexueuse	Alpes	DESFLE
<i>Festuca arundinacea</i> Schreb.	Fétuque élevée	Pyrénées centrales	FESARU
<i>Festuca duriuscula</i> L.	Durette	Causse du Larzac	FESDUR
<i>Festuca ovina</i> L.	Fétuque ovine	Massif central	FESovi
<i>Festuca pratensis</i> Huds.	Fétuque des prés	Pyrénées centrales	FESPRA
<i>Festuca rubra</i> L.	Fétuque rouge	Pyrénées centrales	FESRUB
<i>Helictotrichon sulcatum</i> Pilger.	Avoine sillonnée	Pyrénées centrales	HELSUL
<i>Holcus lanatus</i> L.	Houlque laineuse	Pyrénées centrales	HOLLAN
<i>Holcus mollis</i> L.	Houlque molle	Pyrénées centrales	HOLMOL
<i>Hordeum secalinum</i> Schreb.	Orge faux seigle	Marais de l'Ouest	HORSEC
<i>Koeleria vallesiana</i> Gaudin.	Koellerie du Valais	Causse du Larzac	KOEVAL
<i>Lolium perenne</i> L.	Ray-grass anglais	Pyrénées centrales	LOLPER
<i>Melica ciliata</i> L.	Mélique ciliée	Causse du Larzac	MELCIL
<i>Molinia coerulea</i> Moench.	Molinie bleue	Pyrénées centrales	MOLCAE
<i>Nardus stricta</i> L.	Nard raide	Alpes	NARSTR
<i>Phleum alpinum</i> L.	Fléole des Alpes	Alpes	PHILALP
<i>Phleum pratense</i> L.	Fléole des prés	Pyrénées centrales	PHLPRP
<i>Poa bulbosa</i> L.	Pâturin bulbeux	Causse du Larzac	POABUL
<i>Poa chaixii</i> Vill.	Pâturin de Chaix	Alpes	POACHA
<i>Poa pratensis</i> L.	Pâturin des prés	Pyrénées centrales	POAPRA
<i>Poa trivialis</i> L.	Pâturin commun	Pyrénées centrales	POATRI
<i>Stipa pennata</i> L.	Stipe penné	Causse du Larzac	STIPEN
<i>Trisetum flavescens</i> P. Beauv.	Trisète jaunâtre	Pyrénées centrales	TRIFLA

TABLEAU 1 : Liste des 38 espèces étudiées (noms latins et communs), origine géographique des prairies où elles ont été récoltées (en France) et codage utilisé.

TABLE 1 : List of the 38 species studied (with their scientific and their common French names), geographical location of their places of harvest (in France) and codes given.

* Ces codes sont composés des trois premières lettres du genre et des trois premières lettres de l'espèce

La surface spécifique foliaire (SSF) est bien corrélée à la productivité primaire de la prairie et c'est un bon descripteur du taux de croissance relatif des espèces (GARNIER, 1992).

La durée de vie foliaire (DVF) est le trait qui rend compte du recyclage (*turn-over*) des tissus foliaires, ce qui conditionne les pratiques de fauche et de pâturage de deux manières. D'une part, l'utilisation tardive d'espèces à courte DVF entraînera une forte perte de biomasse par sénescence et, d'autre part, l'utilisation précoce d'espèces ayant une DVF longue présente des risques quand à la survie de la population du fait d'un manque d'adaptation à des défoliations fréquentes.

La date de floraison (FLO) est un des traits phénologiques le plus facilement observables. Il permet de définir la précocité des espèces qui dominent dans une prairie et donc de piloter des pratiques telles que la fauche ou le déprimage de l'herbe. En pâturage, des stades repères plus précoces sont utilisés pour gérer le déprimage et l'étêtage de la prairie (GILLET, 1980). Cependant, ces repères nécessitent de connaître la date à laquelle le stade "épi à 10 cm" est atteint pour pouvoir éviter ou au contraire favoriser l'ablation des apex reproducteurs. La floraison est bien corrélée aux autres stades phénologiques et permet de classer les espèces selon leur précocité tout en évitant la mesure du stade "épi à 10 cm", très difficile à réaliser.

La hauteur maximale (Hmax) discrimine les espèces par leur capacité à accumuler la biomasse sur pied. Ce trait a un intérêt dans des modes d'exploitation pour lesquels une forte production de biomasse prime sur la qualité de l'herbe récoltée (reports sur pied, foin tardifs destinés à faire du stock). C'est aussi un trait qui peut être relié à une certaine aptitude compétitive (WESTOBY, 1998) car les espèces de grande taille peuvent exercer une forte concurrence pour la lumière envers d'autres espèces lors des cycles de croissance longs (fauches tardives).

La résistance des feuilles à la cassure (RES) est un indicateur qui traduit la proportion de tissus structuraux par rapport aux tissus métaboliques chez les graminées (WRIGHT et ILLIUS, 1995). De manière indirecte, il peut donc être utilisé pour classer les espèces selon leur qualité fourragère.

Il est important de noter que, à la différence des méthodes phytosociologiques, les espèces sont ici caractérisées selon leur valeur intrinsèque indépendamment de l'environnement dans lequel elles se développent. En effet, dans l'étude présentée, elles sont toutes cultivées dans des conditions standardisées, sans limitation d'éléments nutritifs, eau et/ou lumière, et la valeur des traits mesurée peut être considérée comme une "signature" propre à chaque espèce.

■ Le protocole de mesure des traits

La hauteur maximale de l'espèce (Hmax) est le seul trait non mesuré de l'essai. Elle a été obtenue en moyennant les valeurs données par les flores de COSTE (1988), BONNIER (1990) et FITTER *et al.* (1991). Les mesures des autres traits ont été réalisées sur deux années consécutives. Au cours des printemps 2007 et 2008 nous avons déterminé la durée de vie des feuilles (DVF) et noté les dates de floraison (FLO) respectives. Pour le suivi de la DVF, 20 feuilles récemment émises de chaque espèce (5 par pot) ont été baguées avec des anneaux en plastique. Les dates d'apparition et de sénescence totale ont été notées pour la feuille suivant celle qui a été baguée. La durée de vie moyenne de ces 20 feuilles, exprimée en jours, a été ensuite transformée en somme de températures moyennes journalières (base 0°C) selon la méthode de calcul décrite par THEAU et ZEROUROU (2008). La date de floraison a été notée quand environ 50% des inflorescences présentaient des étamines. Les trois traits restants (TMS, SSF et RES) ont été mesurés lors de la repousse d'automne 2007. Cela permet d'éviter le stade reproducteur lors de la mesure des traits tel que préconisé par GARNIER *et al.* (2001) et CORNELISSEN *et al.* (2003). Seize talles de chaque espèce (4 par pot) ont été prélevées et, leur base étant plongée dans de l'eau déminéralisée, placées une nuit en conditions de basse température (4°C) et d'obscurité, pour éviter des modifications de leur masse (poids sec) et permettre la réhydratation potentielle (saturation en eau) des tissus. Après réhydratation, le limbe intact de la dernière feuille adulte (dernière feuille ligulée) a été séparé, essuyé, pesé pour déterminer le poids frais (mg) et planimétré (cm²) pour déterminer sa surface. Après passage à l'étuve (60°C pendant au moins 48 heures), les limbes sont à nouveau pesés pour déterminer leur poids sec. La TMS est calculée comme étant le rapport entre le poids sec et le frais, exprimé en mg/g, et la SSF comme le rapport entre la surface du limbe et son poids sec, exprimé en m²/kg. Sur cinq feuilles similaires aux précédentes (dernière feuille adulte réhydratée), la résistance à la cassure a été déterminée en utilisant un appareil fabriqué *ad hoc* suivant le principe du modèle décrit par HENDRY et GRIME (1993), qui permet de calculer la force nécessaire pour casser une section d'un mètre carré de feuille (en mégaNewton/m², MN/m²). La section de la feuille est obtenue par le produit de sa largeur au point de rupture, mesuré au moyen d'un pied à coulisse digital, et son épaisseur moyenne mesurée avec un capteur de déplacement (GDL, modèle L2 ; IFELEC, T.N.C.), calibré avec des lamelles en métal d'épaisseur connue.

■ Le traitement statistique

Une classification des 38 espèces selon les valeurs des 6 variables (traits) a été réalisée suivant une classification hiérarchique ascendante (CHA) selon la méthode de Ward, méthode qui choisit à chaque étape le regroupement en classes de manière telle que l'augmentation de l'inertie intra-classe soit minimale. La CHA permet d'obtenir le "meilleur" regroupement possible d'espèces en un nombre choisi de classes. Le nombre de classes a été prédéterminé à 4, 5 ou 6 avec pour objectif de conserver un nombre de types d'espèces proche de celui de la typologie de ANSQUER *et al.* (2004b) déjà utilisée par un certain nombre d'agents de développement. Le **choix définitif du nombre de classes** a été déterminé par notre propre expertise **en fonction de la cohérence dans la valeur d'usage** que présentaient les espèces regroupées. Suite à cette première classification, les différences entre les classes ont été analysées par des ANOVAS réalisées premièrement sur les valeurs de traits qui différencient les classes d'espèces obtenues selon leurs réponses aux facteurs du milieu (TMS et SSF). Ainsi, on sépare les classes selon leur stratégie de croissance : espèces de type capture ou de type conservation de ressources. Par la suite et pour chacune de ces stratégies de croissance, les classes sont analysées par leurs différences dans la valeur de traits liés à des caractéristiques agronomiques. Ces analyses, réalisées sur Statgraphics 5.1 (Sigma Plus), ont permis de mieux cerner les différences entre classes au travers des traits qui les discriminent mais aussi en fonction de notre propre expertise (DURU *et al.*, 2008 ; ANSQUER *et al.* 2008a et 2009b ; MARTIN *et al.*, 2009).

2. Résultats et discussion

■ Une différence avec l'ancienne typologie : la gamme explorée de Teneurs en Matière Sèche des feuilles

La précédente typologie classait 17 graminées pérennes en 4 types (ANSQUER *et al.*, 2004b) : les espèces (voir tableau 1 pour les abréviations) de Type A : houlque laineuse (HOLLAN) et ray-grass anglais (LOLPER) ; de Type B : flouve odorante (ANTODO), fromental (ARRELA), dactyle (DACGLO), fétuque élevée (FESARU) et pâturin commun (POATRI) ; de Type C : agrostide (AGRCAP), brome dressé (BROERE), fétuque rouge (FESRUB), fléole des prés (PHLPRA)

	Classe 1	Classe 2	Classe 3	Classe 4	Classe 5	Classe 6
	ALOPRA ANTODO HOLLAN LOLPER PHLALP POABUL	ARRELA BROERE DACGLO FESARU FESPRA POAPRA	AGRCAP AGRLIT ELYREP HOLMOL HORSEC PHLPRA POATRI TRIFLA	BRIMED CYNCR1 DANDEC DESFLU FESDUR FESRUB FES0VI KOEVAL MELCIL	HELSUL BRAPHO BRAPIN BRASYL POACHA NARSTR STIPEN	DESCES MOLCAE
TMS (mg/g)	241,4 (36,8)	270,2 (11,4)	256,1 (20,8)	290,9 (25,8)	375,7 (42,0)	311,9 (28,6)
SSF (m ² /kg)	23,1 (4,2)	20,0 (3,1)	25,6 (7,0)	13,3 (4,4)	15,2 (6,9)	15,2 (8,2)
DVF (°·j)	807 (127)	1030 (193)	833 (139)	1118 (271)	1132 (177)	1684 (103)
FLO (°·j)	874 (174)	1227 (156)	1652 (240)	1316 (158)	1671 (354)	1834 (386)
STR (MN/m ²)	0,6 (0,3)	0,8 (0,2)	0,5 (0,1)	0,6 (0,2)	1,1 (0,2)	0,7 (0,03)
Hmax (cm)	67,6 (19,6)	123,2 (32,2)	93,1 (15,9)	67,0 (12,2)	86,6 (24,7)	142,1 (35,4)

TABLEAU 2 : Groupements d'espèces discriminées par la classification de Ward et valeurs moyennes des traits (et écarts types) pour chacune des 6 classes retenues (voir tableau 1 pour les abréviations des espèces).

TABLE 2 : Grouping of the species according to Ward's classification with average values of the characteristics (with standard deviations) for each of the 6 classes defined (for the abbreviations of the plants' names, cf. table 1).

et trisète jaunâtre (TRIFLA) ; et finalement celles de Type D : brachypode penné (BRAPIN), brize intermédiaire (BRIMED), crénelle (CYNCRI), canche cespiteuse (DESCES) et fétuque ovine (FESOVI). Les valeurs de TMS sur lesquelles ces types ont été construits varient entre 190 mg/g pour LOLPER et 313 mg/g pour BRAPIN (AL HAJ KHALED *et al.*, 2005). La gamme de valeurs de TMS des 38 espèces utilisées pour le présent travail varient entre 181 et 455 mg/g pour POABUL (pâturin bulbeux) et STIPEN (stipe penné) respectivement. La nouvelle typologie explore donc une gamme plus large de valeurs de TMS. Cet élargissement s'est fait de manière asymétrique par l'inclusion d'espèces ayant surtout une stratégie de conservation de ressources. En effet, la limite inférieure des valeurs de TMS était par ailleurs déjà presque atteinte par les espèces de Type A de la typologie précédente.

Suite à l'analyse multitraits par la méthode de Ward, nous avons retenu, par notre propre expertise, celle qui donne lieu à six classes d'espèces (tableau 2). L'analyse de la cohérence d'un tel regroupement, qui permet de définir le mieux les caractéristiques agronomiques de chaque classe, nous a guidé dans ce choix.

Les valeurs de deux traits de réponse (TMS et SSF) permettent de regrouper statistiquement (ANOVA) ces 6 classes en deux grandes catégories très différentes (tableau 3) : d'une part les classes 1, 2 et 3, dont on constate qu'elles regroupent les espèces à stratégies de capture de ressources, et d'autre part les classes 4, 5 et 6, avec les espèces à stratégie de conservation.

La même analyse (ANOVA) a ensuite été effectuée, pour chacune des stratégies, à partir des valeurs de traits qui discriminent une classe par rapport aux autres. Parmi les trois classes d'espèces disposant d'une stratégie de capture de ressources (classes 1, 2 et 3), la classe 2 se différencie par les valeurs de hauteur maximale des plantes, de durée de vie des feuilles et de résistance à la cassure des limbes (tableau 4). Par la suite, la classe 3 est à son tour discriminée des classes 1 et 2 par la précocité de floraison.

Ces mêmes traits permettent de séparer les trois classes d'espèces à stratégie de conservation des ressources (classes 4, 5 et 6). Dans un premier temps, la hauteur maximale de la plante et la durée de vie des feuilles discriminent la classe 6 des classes 4 et 5 (tableau 4, à droite). Par la suite, la classe 5 se différencie des autres par la résistance à la cassure des limbes.

	Stratégie de capture (Classes 1 + 2 + 3)	Stratégie de conservation (Classes 4 + 5 + 6)
TMS (mg/g)	256 (26) ^a	326 (51) ^b
SSF (m ² /kg)	23,2 (5,5) ^a	14,3 (5,6) ^b

Des lettres différentes indiquent une différence significative dans la valeur des traits (P < 0,001)

TABLEAU 3 : Regroupement des classes d'espèces selon la teneur en matière sèche des feuilles réhydratées (TMS) et la surface spécifique foliaire (SSF) (moyennes des espèces qui composent chaque stratégie et écarts types, entre parenthèses).

TABLE 3 : Grouping of the classes of species according to the dry-matter contents of their re-hydrated leaves (TMS) and their specific foliar area (SSF); average values of the species constituting each type of strategy, with standard deviations between brackets.

	Stratégie de capture		Stratégie de conservation	
	Classes 1 + 3	Classe 2	Classes 4 + 5	Classe 6
Hmax	82,2 (21,3) ^a	123,2 (32,2) ^b	Hmax 75,6 (20,5) ^a	142,1 (35,4) ^b
DVF	822 (129) ^a	1030 (193) ^b	DVF 1124 (228) ^a	1648 (102) ^b
RES	0,58 (0,21) ^a	0,8 (0,2) ^b	FLO 1471 (311) ^a	1837 (386) ^b
	Classes 1 + 2	Classe 3	Classes 4 + 6	Classe 5
FLO	1054 (243) ^a	1652 (240) ^b	RES 0,60 (0,18) ^a	1,1 (0,2) ^b

Pour un même trait et une même stratégie, des lettres différentes indiquent une différence significative dans la valeur des traits (P < 0,001)

TABLEAU 4 : Discrimination des groupes d'espèces à stratégie de capture et de conservation selon 4 traits : la hauteur maximale de la plante (Hmax, cm), la durée de vie de feuilles (DVF, °.j), la résistance des feuilles à la cassure (RES, MN/m²) et la date de floraison (FLO, °.j) (moyennes des espèces qui composent chaque groupe et écarts types, entre parenthèses).

TABLE 4 : Discrimination between the groups of species with a capture strategy and those with a conservation strategy according to 4 characteristics : maximum plant height (Hmax, cm), length of leaf life duration (DVF, °.j), resistance of leaves to breakage (RES, MN/m²), and flowering date (FLO, °.j); average values of the species constituting each type of strategy, with standard deviations between brackets.

■ Identification des Types fonctionnels de graminées

Les 6 types de graminées pérennes obtenus sont constitués par des espèces ayant des caractéristiques agronomiques différentes. Dans un souci de conservation des types fonctionnels décrits précédemment (ANSQUER *et al.*, 2004b) et déjà utilisés par le conseil technique, nous avons choisi de conserver la nomenclature qui sépare les espèces à stratégie de capture (Types A et B correspondant aux classes 1 et 2) des stratégies de conservation (Types C et D, correspondant aux classes 4 et 5). Les classes restantes (3 et 6) seront nommées b et d respectivement pour conserver la séparation entre les deux types de stratégies (tableau 5).

■ La valeur d'usage des Types fonctionnels de graminées

Le rattachement des espèces à des valeurs d'usage fourrager peut être déduit à partir des valeurs de traits qui identifient chaque type :

- **Type A** : Ce sont des espèces de milieux fertiles (faible TMS, fort SSF), plutôt de petite taille, de phénologie très précoce (floraison avant 900°.j) et une durée de vie des feuilles

Classe d'espèces	1	2	3	4	5	6
Type fonctionnel	A	B	b	C	D	d

TABLEAU 5 : Correspondance entre classes d'espèces (classification de Ward) et types fonctionnels de graminées.

TABLE 5 : Correspondence between classes of species (Ward's classification) and functional types of grasses.

courte (800°.j). Elles sont donc aptes à être pâturées précocement et fréquemment. Les espèces types sont : *Lolium perenne*, *Alopecurus pratensis*, *Holcus lanatus*.

- **Type B** : Il s'agit d'espèces de milieux fertiles (faible TMS, fort SSF), d'assez grande taille, présentant une phénologie moyennement précoce (floraison à 1 200°.j) et une durée de vie des feuilles plus longue que le Type A (environ 1 000°.j). Ces espèces sont aptes à une fauche assez précoce, de qualité (900°.j), mais leur capacité à accumuler de la biomasse sur pied (durée de vie des feuilles) leur procure une certaine souplesse d'exploitation en fauche tardive (1 200°.j, voire plus) lorsque c'est la quantité qui est privilégiée. Espèces types : *Dactylis glomerata*, *Festuca arundinacea*, *Arrhenatherum elatius*.

- **Type b** : Ce type est formé par des espèces préférant des milieux relativement fertiles mais se différenciant des deux groupes précédents par leur phénologie tardive (floraison moyenne après 1 600°.j). Il s'agit souvent d'espèces subordonnées de près de fauche ou d'espèces permettant un pâturage plus estival. Espèces types : *Trisetum flavescens* (près de fauche), *Agrostis capillaris* (pacages de fertilité moyenne à bonne), *Phleum pratense*.

- **Type C** : Ces sont des espèces de petite taille, typiques de pacages maigres (forte TMS et faible SSF), peu adaptées aux pratiques de fauche tant pour leurs caractéristiques de faible production que par les surfaces qu'elles occupent (souvent des pentes). Il s'agit d'espèces ayant une résistance à la cassure faible, caractéristique leur conférant une assez bonne valeur fourragère au stade végétatif. Leur phénologie est assez précoce par rapport aux TFP de type conservation (floraison à 1 300°.j). Espèces types : *Festuca rubra*, *Cynosurus cristatus*, *Briza media*.

- **Type D** : Espèces de taille moyenne, très tardives (floraison à environ 1 700°.j) et typiques des estives ou parcours peu fertiles et peu utilisés. Leur grande résistance à la cassure est un indicateur de leur faible valeur fourragère. Espèces types : *Brachypodium pinnatum*, *Helictotrichon sulcatum*.

- **Type d** : Espèces de taille assez grande et très tardives (floraison après 1 800°.j), rencontrées dans des sols peu riches. Elles présentent la plus longue durée de vie de feuilles (environ 1 700°.j). Espèces types : *Deschampsia cespitosa*, *Molinia coerulea*. Compte tenu des similitudes dans leur valeur d'usage et de leur qualité fourragère médiocre, dans la pratique de conseil, ces deux derniers types peuvent être confondus dans le seul Type D.

■ Apports de la nouvelle typologie

Un premier apport est celui d'avoir intégré plus du double d'espèces, ce qui permet d'**élargir le diagnostic de la valeur d'usage des prairies à une large gamme de situations**. Une comparaison entre les valeurs d'usage de la végétation obtenues avec la précédente typologie (ANSQUER *et al.*, 2004b) et avec celle qui est ici présentée n'est pas vraiment possible car le nombre d'espèces est très différent et certaines des espèces communes ne sont pas classées de la même manière. C'est en définitive notre propre expertise qui valide le bon classement que l'analyse multitrajet fait des espèces. En effet, le travail de ANSQUER *et al.* (2004b) était basé sur un seul trait, la TMS, ce qui limitait le pouvoir de discrimination des espèces en les classant d'une manière contestable dans l'une ou l'autre classe (par ex. *Anthoxanthum odoratum* ou encore *Agrostis capillaris*). Ce projet avait comme objectif d'**améliorer le pouvoir de discrimination et de classification de la valeur**

Type de graminée	Epi à 10 cm*	Floraison	Durée de vie des feuilles
Type A	500	900	800
Type B	600	1 200	1 000
Type b	1 000	1 600	830
Type C	900	1 300	1 100
Type D	1 300	1 700	1 100
Type d	1 400	1 800	1 600

* Estimé selon ANSQUER *et al.* (2004b), AL HAJ KHALED (2005) et données non publiées

TABEAU 6 : Seuils de sommes de températures estimées (°.j) pour 2 stades et durée de vie des feuilles des différents types de graminées.

TABLE 6 : Estimated threshold of cumulated temperatures (°.j) for 2 stages and length of leaf life duration in the various types of grasses.

d'usage des espèces en augmentant le nombre de traits liés à leurs caractéristiques agronomiques (par exemple la phénologie). Cet objectif a été rempli, puisque par exemple *Anthoxanthum odoratum*, espèce très précoce, est passée logiquement du Type B au Type A dès lors que l'on a intégré la précocité de floraison parmi les traits inclus dans l'analyse. Par la prise en compte de la phénologie un nouveau type (b), assez tardif, a aussi été créé avec l'intégration d'espèces tardives mais préférant des milieux plutôt fertiles comme *Agrostis capillaris* et *Phleum pratense*. Ce Type b s'est principalement formé à partir d'espèces précédemment classées dans le Type C de ANSQUER *et al.* (2004b), mais qui caractérisent un milieu riche et une végétation bien plus tardive que les espèces de Type C de la nouvelle typologie ici présentée. Le Type b est moins discriminant des fonctions de fauche ou coupe printanières, mais il pourrait mieux qualifier les prairies dans le cas de la caractérisation de leur fonction estivale (pâturage estival ou fauche du regain). Le caractère tardif de la floraison du Type b ainsi que sa durée de vie de feuilles assez courte peuvent être observés sur le tableau 6 où sont comparés les différents types de graminées.

■ Comment attribuer à une prairie son appartenance à un TFP ?

Nous proposons de limiter l'attribution d'un type fonctionnel de la prairie aux **seules graminées dominantes**. Ceci est basé sur la convergence de la réponse des traits chez les espèces subordonnées (ANSQUER *et al.*, 2009a), ce qui **permet une importante simplification de la méthode de détermination du type de prairie**. Lorsque l'on dispose des proportions des graminées dominantes d'une communauté donnée, il devient alors possible d'attribuer un type fonctionnel à la prairie. Dans le cas contraire, une méthode simplifiée de relevé botanique peut être appliquée (THEAU *et al.*, ce même numéro). Une fois obtenue l'information sur les proportions des graminées dominantes, on propose d'observer les règles suivantes établies en fonction du niveau de contribution des espèces dominantes :

- Si un TFP (c'est-à-dire la somme des graminées appartenant à ce TFP) représente plus de 66% de l'ensemble des graminées, la prairie sera considérée du même type que le TFP dominant. Par exemple : pour une prairie où les graminées de Type A, B, b, et C représentent respectivement, 21%, 8%, 68%, et 3% de la biomasse totale de la fraction graminée, on considère que la prairie est de Type b.

- Si le TFP dominant l'est en proportion inférieure à 66% et que d'autres types participent à l'ensemble des graminées dans une proportion d'au moins 20%, elles sont citées dans l'ordre décroissant. Exemple : pour le cas d'une prairie où les graminées de Type A, B, b, et C représentent respectivement, 9%, 47%, 31%, et 13% de la biomasse totale de la fraction graminée, on considère que la prairie est de Type Bb.

Conclusion

La typologie de graminées fourragères proposée dans ce travail a satisfait les objectifs fixés au départ, c'est-à-dire d'étendre le nombre d'espèces traitées mais aussi, grâce à une analyse multitraits, d'améliorer qualitativement la précédente typologie fonctionnelle en précisant la définition des différents types et la répartition des espèces au sein de ceux-ci. Elle a permis en particulier de définir un type d'espèce qui présente à la fois les caractéristiques d'une phénologie tardive et celles d'une stratégie de capture des ressources (le Type b).

L'utilisation d'une telle typologie, qui permet de rendre compte de différentes pratiques de gestion des prairies, peut être élargie à la caractérisation des communautés prairiales à partir de l'identification des types fonctionnels dominants dans leur flore de graminées. Ainsi, il est envisageable d'étendre à l'échelle des communautés les propriétés agronomiques identifiées à l'échelle des espèces. Cet outil laisse entrevoir une caractérisation de la valeur d'usage des prairies assez robuste, répondant aux attentes des agents du développement qui manquent souvent de temps et/ou de connaissances botaniques approfondies pour effectuer des relevés plus exhaustifs. Connaître l'appartenance d'une prairie à un type fonctionnel permet d'en déduire une valeur d'usage théorique de la végétation, connaissance nécessaire pour développer une certaine technicité au travail des conseillers.

Accepté pour publication,
le 17 mars 2010.

Remerciements : Les auteurs remercient A. BONIS, P. CARRERE, E. GARNIER, S. GAUCHERAND, A. FARRUGIA, S. LAVOREL, F. LOUALT, G. LOUCOUGARAY, F. MESLEARD, C. ROUMET et N. YAVERCOVSKI pour l'envoi d'une partie du matériel végétal inclus dans cette expérimentation.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

AL HAJ KHALED R., DURU M., THEAU J.P., PLANTUREUX S., CRUZ P. (2005) : "Variations in leaf traits through seasons and N-availability levels and its consequences for ranking grassland species", *J. of Vegetation Sci.*, 16, 391-398.

AL HAJ KHALED R., DURU M., DECRUYENAERE V., JOUANY C., CRUZ P. (2006) : "Using leaf traits to rank native grasses according to their nutritive value", *Rangeland Ecology and Management*, 59, 548-654.

ANSQUER P., CRUZ P., PRÉVOT P., THEAU J.P., JOUANY C. (2004a) : "Use of leaf traits to discriminate fertility and frequency of defoliation gradients ?", *Proc. 20th Europ. Grassland Fed.*, 21-24 Juin, Lucerne (Suisse), 760-762.

ANSQUER P., THEAU J.P., CRUZ P., VIEGAS J., AL HAJ KHALED R., DURU M. (2004b) : "Caractérisation de la diversité fonctionnelle des prairies à flore complexe. Vers la construction d'outils de gestion", *Fourrages*, 179, 353-368.

ANSQUER P., AL HAJ KHALED R., CRUZ P., THEAU J.P., THEROND O., DURU M. (2008a) : "Characterizing and predicting plant phenology in species-rich grasslands", *Grass and Forage Science*, 64, 57-70.

ANSQUER P., CETTOLO H., THEAU J.P., CRUZ P. (2008b) : "Quels outils pour le diagnostic et la gestion des surfaces en herbe pérennes? Enquête sur les pratiques et les attentes des utilisateurs", *Symp. Int. Vista-WP5, Outils pour la gestion des prairies naturelles*, Toulouse, 6-8 juillet 2005, 243-265.

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., DURU M., THEAU J.P., CRUZ P. (2009b) : "Functional traits as indicators of fodder provision over a short time scale in species-rich grasslands", *Annals of Botany*, 103, 117-126.

BONNIER G. (1990) : *La grande flore en couleurs*, Belin, Paris, tome 4, 1241-1346.

COSTE H. (1998) : *Flore descriptive et illustrée de la France de la Corse et des contrées limitrophes*, A. Blanchard Paris, tome III, 807 p.

CORNELISSEN J.H.C., LAVOREL S., GARNIER E., DIAZ S., BUCHMANN N., GURVICH D.E., REICH P., TER STEEGE H., MORGAN H.D., VAN DER HEIJDEN M.G.A., PAUSAS J.G., POORTER H. (2003) : "A handbook of protocols for standardised and easy measurement of plant functional traits worldwide", *Australian J. of Botany*, 51, 335-380.

CRUZ P., DURU M., THEROND O., THEAU J.P., DUCOURTIEUX C., JOUANY C., AL HAJ KHALED R., ANSQUER P. (2002) : "Une nouvelle approche pour caractériser les prairies naturelles et leur valeur d'usage", *Fourrages*, 172, 335-354.

DURU M., CRUZ P., AL HAJ KHALED R., DUCOURTIEUX C., THEAU J.P. (2008) : "Relevance of plant functional types based on leaf dry matter content for assessing digestibility of native species and species-rich grassland communities in spring", *Agronomy Journal*, 100, 1622-1630.

FITTER R., FITTER A., FARRER A. (1991) : *Guide des graminées, carex, joncs et fougères d'Europe*, Delachaux et Niestlé, Neuchâtel-Paris, 256 p.

GARNIER E. (1992) : "Growth analysis of congeneric annual and perennial grass species", *Journal of Ecology*, 80, 665-675.

GARNIER E., LAURENT G., BELLMANN A., DEBAIN S., BERTHELIER P., DUCOUT B., ROUMET C., NAVAS M.L. (2001) : "Consistency of species ranking based on functional leaf traits", *New Phytologist*, 152, 69-83.

GILLET M. (1980) : *Les graminées fourragères. Description, fonctionnement, applications à la culture de l'herbe*, Bordas éd., 306 p.

HENDRY G.A.F., GRIME J.P. (1993) : *Methods in comparative plant ecology. A laboratory manual*, Chapman & Hall Publishers, London, 121-123.

JEANNIN B., FLEURY F., DORIOZ M. (1991) : "Typologie régionale des prairies permanentes fondée sur leur aptitude à remplir des fonctions. I - Typologie des prairies d'altitude des Alpes du Nord : méthode et réalisation", *Fourrages*, 128, 379-398.

LAVOREL S., GARNIER E. (2002) : "Predicting changes in community composition and ecosystem functioning from plant traits: revisiting the Holy Grail", *Functional Ecology*, 16, 545-556.

MARTIN G., HOSSARD L., THEAU J.P., THEROND O., JOSIE E., CRUZ P., RELIER J.P., MARTIN-CLOUAIRE R., DURU M. (2009) : "Characterizing potential flexibility in grassland use. Application to the French Aubrac area", *Agronomy & Sustainable Development*, 29, 381-389.

PLANTUREUX S., BONISCHOT R., GUCKERT A. (1992) : "Utilisation d'une typologie des prairies permanentes du Plateau lorrain pour le diagnostic agronomique", *Fourrages*, 132, 381-394.

PONTES L.S., CARRERE P., ANDUEZA D., LOUALT 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.

RYSER P., LAMBERS H. (1995) : "Root and leaf attributes accounting for the performance of fast- and slow-growing grasses at different nutrient supply", *Plant and Soil*, 170, 251-265.

THEAU J.P., ZEROUROU A. (2008) : "Herb'âge, une méthode de calcul des sommes de températures pour la gestion des prairies", Cruz P., Jouany C., Theau J.-P. éd., *Outils pour la gestion des couverts prairiaux*, Toulouse, INRA - UMR AGIR, *Les cahiers d'Orphée*, 91-97.

THEAU J.P., CRUZ P., FALLOUR D., JOUANY C., LECLoux E., DURU M. (2010) : "Une méthode simplifiée de relevé botanique pour une caractérisation agronomique des prairies permanentes", *Fourrages*, 201 (ce numéro), 19-24.

WESTOBY M. (1998) : "A leaf-height-seed (LHS) plant ecology strategy scheme", *Plant and Soil*, 199, 213-227

WRIGHT W., ILLIUS A.W. (1995) : "A comparative study of the fracture properties of 5 grasses", *Functional Ecology*, 9, 269-278.

