



**HAL**  
open science

## Conséquences de la déprise agricole sur la végétation: vers une approche fonctionnelle

Eric Garnier, Sandra Lavorel, Pauline Ansquer, Pablo Cruz, Frédérique Louault, Marie-Laure Navas, Fabien Quétier, Jean Pierre J. P. Theau, Aurélie Thébault, Jean-François J.-F. Soussana

### ► To cite this version:

Eric Garnier, Sandra Lavorel, Pauline Ansquer, Pablo Cruz, Frédérique Louault, et al.. Conséquences de la déprise agricole sur la végétation: vers une approche fonctionnelle. Symposium international INRA-UMR AGIR (Agrosystèmes et développement territorial): Outils pour la gestion des prairies permanentes, Jul 2005, Castanet-Tolosan, France. hal-02758453

**HAL Id: hal-02758453**

**<https://hal.inrae.fr/hal-02758453v1>**

Submitted on 4 Jun 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.

# **Conséquences de la déprise agricole sur la végétation : vers une approche fonctionnelle**

*Eric Garnier\*,  
Sandra Lavorel,  
Pauline Ansquer,  
Pablo Cruz,  
Frédérique Louault,  
Marie-Laure Navas,  
Fabien Quétier,  
Jean-Pierre Theau,  
Aurélie Thébaud,  
Jean-François Soussana*

## **Introduction**

Les groupes fonctionnels végétaux sont définis comme des ensembles d'espèces, partageant un groupe de traits commun et ayant une réponse similaire aux facteurs du milieu et/ou un effet similaire sur le fonctionnement de l'écosystème (Gitay & Noble, 1997). Leur définition repose sur l'hypothèse selon laquelle les traits fonctionnels végétaux sont des prédicteurs à la fois de la réponse des populations et des communautés aux changements spatio-temporels du milieu, mais aussi des effets des végétaux sur le fonctionnement de l'écosystème. On distingue d'une part les "groupes de réponse", composés d'espèces ayant une réponse similaire à un facteur du milieu donné, d'autre part les "groupes d'effet" composés d'espèces qui ont les mêmes effets directs sur le fonctionnement de l'écosystème (Walker *et al.*, 1999 ; Lavorel & Garnier, 2002).

\*Auteur correspondant: garnier@cefe.cnrs-mop.fr

Les recherches récentes ont prouvé la validité des traits fonctionnels pour expliquer les variations floristiques le long de gradients simples (ressources : Reich *et al.*, 1999 ; perturbations : Lavorel & Cramer, 1999). Il existe des hypothèses solides concernant les traits morphologiques et foliaires expliquant la réponse aux gradients de disponibilité minérale du sol, en référence au mécanisme fondamental de compensation entre stratégies d'acquisition et de conservation des ressources (Chapin *et al.*, 1993). Cependant, malgré une connaissance générale des traits impliqués dans la réponse aux perturbations, connue comme « syndrome rudéral » (Grime, 1979), le rôle spécifique de différents traits de régénération des espèces (*sensu* Grubb, 1977) et les mécanismes en cause sont mal connus. Par exemple, si les auteurs s'accordent sur l'importance écologique et évolutive de la taille des graines pour expliquer la colonisation et la tolérance à la compétition ou au stress abiotique (Venable & Brown, 1988, Westoby, 1998), le rôle de ce trait dans la persistance des graines, la dispersion la croissance ou la survie des plantules reste débattu (Marañon & Grubb, 1993, Thompson *et al.*, 1993, Hughes *et al.*, 1994). De plus, dans le cas des gradients naturels complexes, les traits impliqués dans la réponse à différents gradients simples sous-jacents peuvent ne pas être convergents. La notion de stratégie végétale (Grime, 1979 ; Silvertown *et al.*, 1993 ; Westoby, 1998) propose de résoudre cette difficulté en utilisant un gradient unique de stress orthogonal à un gradient unique de perturbation, impliquant chacun des traits et des mécanismes distincts. Par ailleurs, l'hypothèse de compromis (généralement physiologique) entre traits relatifs à différentes réponses permet de progresser vers une compréhension des réponses aux gradients couplés pour plusieurs facteurs.

Dans ce travail, nous cherchons à identifier des groupes fonctionnels de réponse à une baisse ou un arrêt de l'activité agricole, ainsi que des groupes d'effet agissant sur certaines fonctions de l'écosystème liées à l'accumulation de la biomasse, sa qualité et la valeur d'usage agronomique qui en découle. Ceci est réalisé par des analyses quantitatives de traits fonctionnels d'espèces localisées le long de gradients de milieu correspondant à deux types de baisse de pression anthropique : un abandon des terres après culture et une extensification de l'utilisation des surfaces prairiales qui représentent des gradients complexes impliquant des modifications de niveaux de ressources et de perturbations. Les traits choisis rendent compte de la stratégie d'utilisation des ressources par les végétaux, de leur aptitude à la compétition, et de leur capacité de reproduction (Weiher *et al.*, 1999).

Sur la base de ces traits nous avons mis au point des indicateurs fonctionnels de la diversité des prairies permanentes. Ces indicateurs doivent permettre une lecture simple de la végétation de manière à être utilisés dans l'activité de conseil sur la conduite des surfaces herbagères semi-naturelles et naturelles. Dans ce but, une première étape a été de réaliser une typologie d'espèces fondée sur des bases fonctionnelles et de caractériser la relation existant entre cette typologie et les valeurs d'usage des communautés végétales étudiées pour évaluer ses qualités en tant qu'outil de diagnostic.

Enfin, parallèlement à ces expérimentations, des enquêtes ont été réalisées auprès de gestionnaires de milieux agricoles ou protégés afin d'identifier le type d'outils d'évaluation des prairies utilisés actuellement en fonction de familles d'objectifs et évaluer la pertinence de nouveaux outils basés sur les traits fonctionnels.

Le point fort de ce projet réside dans l'utilisation d'une démarche théorique (*cf.* partie bibliographique ci-dessus), méthodologique et analytique commune, appliquée à des situations agro-écologiques contrastées. Son second atout est de tenter de mettre cette démarche en relation avec la demande des gestionnaires.

## **Enquête auprès des gestionnaires**

### **Méthodes**

Cette enquête avait pour but de répertorier les outils actuellement utilisés par les gestionnaires d'espaces agricoles et naturels (à l'exclusion des agriculteurs). Ce travail a été réalisé par un groupe d'étudiants en dernière année d'AgroM de la formation « Gestion de l'espace rural et environnement » auprès d'un échantillon de gestionnaires des régions Languedoc-Roussillon et Midi-Pyrénées. L'enquête a été réalisée en deux temps : un premier entretien téléphonique auprès d'une quarantaine de personnes sélectionnées par des personnes ressources (enseignants AgroM, chercheurs, personnels IDE<sup>1</sup>, DIREN<sup>2</sup> et ATEN<sup>3</sup>) ce qui a permis d'identifier

---

<sup>1</sup> Institut de l'Élevage, <sup>1</sup> Direction Régionale de l'Environnement, <sup>1</sup> Atelier Technique des Espaces Naturels

la vingtaine de personnes intéressées par le projet, qui ont été ensuite rencontrées individuellement (Tab. 1). Ces entretiens ont permis d'identifier les milieux gérés, les objectifs de gestion et les moyens d'intervention, la description détaillée des méthodes utilisées y compris en terme de temps de réalisation et de coût, le niveau de satisfaction et de critiques par rapport à ces méthodes.

<b>Organisme</b>	<b>Personne rencontrée</b>
Biotope (34)	M.-A. Bouchet
Chambre d'Agriculture Ariège (09)	Y. Rauzy
Chambre d'Agriculture Aveyron (12)	M. Berthomieu
Chambre d'Agriculture Hérault (34)	M. Nicot
Chambre d'Agriculture Lozère (48)	M.-L. Barjou
Conservatoire Espaces Naturels – LR (34)	C. Houssard
Conservatoire du Littoral (antenne Montpellier)	G. Lollo
Ecologistes de l'Euzière (34)	Ph. Martin
Fédération Pastorale de l'Ariège (09)	L. Rousseau
Géodimensions (34)	S. Saïdi
GRIVE (34)	A. Rondeau
Institut de l'Elevage (34)	G. Guérin
ONF Caroux Espinouse (34)	V. Gautier
Parc National Cévennes (48)	C. Crosnier
Parc National des Pyrénées (65)	A. Valadon
Parc Naturel Régional Grands Causses (12)	L. Jacob
Réserve Naturelle Eyne (66)	R. Staats
Réserve Naturelle Nohèdes (66)	C. Meunier
Réserve Naturelle Py (66)	F. Covato
Service Interdépartemental Montagne Elevage (34)	M. Dimanche
Tour du Valat (13)	F. Mesleard

Tableau 1. Liste des personnes ayant répondu à l'enquête. Les nombres entre parenthèses indiquent le département où se situe l'organisme

## Résultats

Les questionnaires diffèrent dans leurs objectifs en fonction des milieux auxquels ils s'adressent mais également de la structure dans laquelle ils travaillent. On distingue les questionnaires d'espaces protégés qui ont pour objectif principal de conserver les espaces naturels, les espèces et les paysages ; les questionnaires d'espaces agricoles qui conseillent les agriculteurs pour la gestion de la ressource fourragère, tout en restant dans le cadre des politiques publiques ; les représentants de bureaux d'étude qui sont des experts agissant sur commande.

Groupe	Sous-groupe	Outils								
		Photo-	Transects	Quadrats	Aire minimale	Recouvrement	Appréciations visuelles			
							Détermination des	Espèces dominantes	Hauteur d'herbes	Indicateurs
OUI	Description des habitats									
	Effets de perturbations sur la végétation									
	Ressources pastorales									
PEU	Optique environnementale									
	Gestion de la ressource fourragère									
NON										

Tableau 2. Outils utilisés par les gestionnaires. Ils sont classés en fonction de la nécessité absolue (groupe oui), éventuelle (groupe peu) ou l'absence de nécessité (non) de procéder à une reconnaissance des espèces pour mener à bien leurs missions

Les entretiens ont permis d'identifier trois groupes d'outils en fonction de la nécessité de recourir ou pas à une identification préalable de la diversité taxonomique. Cette identification est annoncée par les

gestionnaires comme indispensable pour décrire des habitats, analyser l'effet des perturbations sur la végétation, recenser les ressources pastorales, elle l'est moins pour gérer la ressource pastorale et évaluer l'impact environnemental de pratiques ; elle ne l'est plus du tout pour évaluer *in situ* la valeur fourragère d'une parcelle (tab. 2). L'analyse des arguments donnés par les gestionnaires pour revendiquer ou pas cette identification préalable de la diversité taxonomique montre que (i) elle est obligatoire parce que réglementaire pour la mise en œuvre de certains zonages de protection (Natura 2000 ...), (ii) elle est perçue comme telle dans certains cercles par habitude culturelle mais sans réelle justification scientifique ni opérationnelle (pastoralisme), (iii) elle est ressentie comme superflue par les gestionnaires plus agricoles s'intéressant aux prairies ou aux dynamiques de végétation liées à des changements de pratiques.

Des indicateurs de fonctionnement de la végétation pourraient donc être utiles dans le cas de (i) prévision de dynamiques de végétation, (ii) choix de pratiques permettant d'atteindre un état de végétation en phase avec les objectifs de gestion, (iii) contrôle de l'adéquation entre état final et objectifs initiaux (ex modulation de la prime à l'herbe en fonction de la coïncidence entre végétation obtenue et végétation recherchée).

Les systèmes expérimentaux étudiés dans le cadre du présent projet concernent la description et la compréhension de l'évolution qualitative et quantitative de la végétation le long de gradients d'utilisation. Notre démarche de caractérisation des aspects fonctionnels de la diversité par l'approche traits est comparée aux informations données par une évaluation de la diversité spécifique. Cela revient en fait à justifier la pertinence scientifique des options du groupe « non » des gestionnaires.

## **Relations entre traits des espèces, structure des communautés et propriétés des écosystèmes**

### **Systèmes expérimentaux**

Quatre sites d'étude ont été retenus, l'un correspondant au cas de l'abandon des terres cultivées, les trois autres à l'extensification de l'utilisation des prairies. Après un bref rappel des principales caractéristiques de chacun des sites, les résultats seront présentés de façon commune.

*Abandon des terres cultivées (site des « Hautes Garrigues du Montpelliérais » : HGM) :* il s'agit d'un système de friches localisé à une trentaine de km au Nord-Est de Montpellier à une altitude variant de 100 à 160 m. Le climat y est méditerranéen subhumide. Douze friches (superficie moyenne : 3000 m<sup>2</sup>) ont été sélectionnées dans un périmètre maximum de 4 x 5 km, se répartissant sur quatre communes. L'âge d'abandon de ces friches, toutes précédemment cultivées en vigne, est compris entre 2 et 42 ans. Les parcelles ont été regroupées en trois groupes correspondant à des stades successionnels jeunes (2 ans d'abandon), intermédiaires (5-15 ans d'abandon) et avancées (25-45 ans d'abandon). Les communautés végétales sont constituées essentiellement d'espèces herbacées, même si quelques ligneux sont présents dans les friches les plus âgées.

*Extensification du pâturage dans les Pyrénées ariégeoises (site d'« Ercé » : ERC) :* les prairies étudiées font partie d'un réseau parcellaire d'élevages de bovins allaitants établis sur la commune d'Ercé, région du Couserans (Pyrénées ariégeoises), entre 580 et 1500 m d'altitude. Ces élevages sont fondés sur l'utilisation exclusive de la prairie permanente tant en foin qu'en pâturage. La gestion de la ressource fourragère s'organise autour de 4 grands types de surfaces : les fonds de vallées (terroirs d'anciens prés et d'anciens champs), les surfaces de versants (prés de fauche mais surtout pacages), les pacages communaux de demi-altitude et les estives d'altitude. Les expérimentations sont mises en œuvre sur certaines exploitations du réseau, en imposant 6 traitements différenciés par leur degré d'utilisation (rapport biomasse prélevée par fauche ou pâturage + fauche / biomasse brute produite) et la fertilité du milieu.

*Extensification du pâturage dans le nord du Massif Central (site de « Theix » : THE) :* les prairies permanentes étudiées font partie d'un dispositif de pâturage contrôlé implanté en moyenne montagne (Puy de Dôme) sur un domaine expérimental de l'Inra (Theix, 850 m alt., substrat granitique), afin d'étudier les conséquences d'une extensification par réduction du chargement animal. Un dispositif factoriel de pâturage ovin (0,4 à 1,5 UGB/ha), associé ou non à la fauche, a été conduit depuis 1989 sur des prairies permanentes, en comparant des parcelles bien utilisées témoin (4 passages d'animaux et une fauche) à des parcelles modérément (4 passages d'animaux) ou sous utilisées (un seul passage d'animaux). Ces conduites correspondent à une gamme de prélèvements allant de 15 à 70 % de ceux effectués sur les parcelles témoins.

*Extensification des pratiques dans les Alpes (site du « Lautaret » : LAU) : des prairies subalpines de la zone Natura 2000 du Combeynot-Lautaret, en zone périphérique du parc national des écrins sur la commune de Villar d'Arêne (Hautes-Alpes). Les 15 parcelles, situées entre 1800 et 2000 m en exposition d'adret, représentent différentes trajectoires historiques de gestion de la fauche et de la fertilisation, et correspondent à un gradient d'extensification des pratiques depuis leur intensité maximale au début du XIX<sup>e</sup> siècle. Les communautés végétales correspondantes représentent différents états successionnels des prairies subalpines, avec deux trajectoires selon que les parcelles ont été labourées ou non.*

Huit traits fonctionnels des espèces végétales dominantes (contribuant à plus de 80 % à la composition botanique des communautés) ont été déterminés selon des protocoles standardisés (Cornelissen *et al.*, 2003) sur les quatre sites. La hauteur végétative, mesurée au pic végétatif, est un indicateur de la compétitivité pour la lumière. La hauteur reproductive et la date de floraison caractérisent la reproduction des espèces. La masse moyenne des graines caractérise le potentiel de dispersion et la tolérance à la compétition ou au stress abiotique. Les traits foliaires caractérisent les stratégies d'acquisition et de conservation des ressources : ce sont la surface spécifique des feuilles (SSF : rapport entre surface et masse sèche), la teneur en matière sèche des feuilles (TMSF : rapport entre masse sèche et masse fraîche), les teneurs en azote (TNF) et phosphore (TPF). En plus des valeurs moyennes de ces traits par espèce, des valeurs agrégées (moyennes pondérées tenant compte de la proportion des espèces dans les différentes communautés) ont été calculées par communauté (*cf.* Grime, 1998 ; Garnier *et al.*, 2004).

Les propriétés écosystémiques présentées ici sont : les biomasses aériennes vivante et morte au pic de production (voir Scurlock *et al.*, 2002 pour les méthodes). Lors des récoltes, la biomasse vivante a été triée par espèce, ce qui nous a permis de déterminer la richesse spécifique des communautés, et la proportion de chaque espèce dans ces communautés.

## **Résultats**

### *Richesse spécifique*

Les variations de richesse spécifique sont très contrastées entre sites : le nombre d'espèces diminue significativement après une quinzaine d'années d'abandon sur le site HGM, il augmente pour les parcelles non fertilisées du

site ERC, et reste constant pour les parcelles fertilisées du site ERC et sur le site THE (Fig. 1).

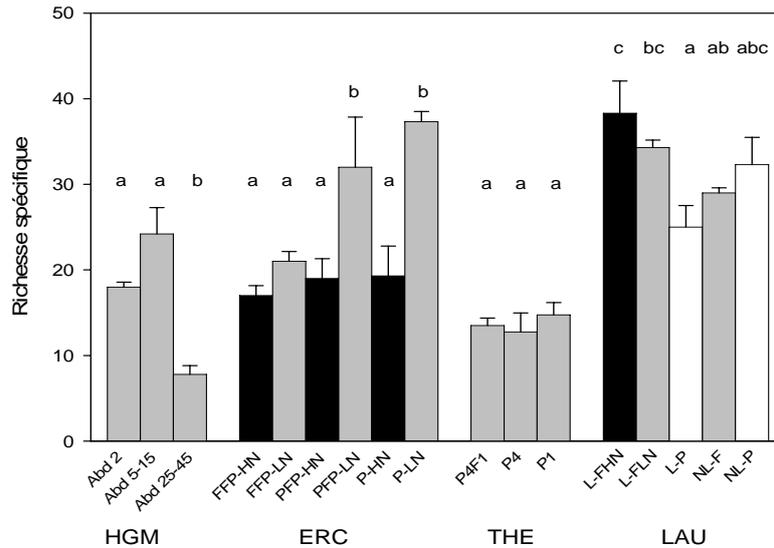


Figure 1. Changements de richesse spécifique en réponse à une modification d'utilisation des terres. HGM : Hautes Garrigues du Montpelliérais ; ERC : Ercé ; THE : Theix ; LAU : Lautaret.

Pour un même site, les traitements sont arrangés de gauche à droite selon un gradient décroissant d'utilisation. Des lettres différentes indiquent des différences significatives au seuil de 5% entre traitements au sein d'un même site (tests post-hoc quand une analyse de variance a montré des différences significatives). Traitements : site HGM : Abd 2, Abd 5-15, Abd 25-45, abandon de la culture de la vigne depuis 2 ans, 5-15 ans et 25-45 ans, respectivement ; site ERC : FFP, fauche, fauche, pâturage, PFP, pâturage, fauche, pâturage ; P, pâturage ; pour chacun de ces types d'utilisation, HN et LN correspondent à des parcelles fertilisées (barres noires) ou non fertilisées (barres grises), respectivement ; site THE : P4F1, quatre séquences de pâturage + 1 fauche ; P4, quatre séquences de pâturage ; P1, une séquence de pâturage ; site LAU : L-FHN, précédemment labouré, fauché + fertilisé ; L-FLN, précédemment labouré, fauché + non fertilisé ; L-P, précédemment labouré + pâturé ; NL-F, non labouré précédemment + fauché ; NL-P, non labouré précédemment + pâturé ; pour le site LAU, les barres blanches correspondent aux traitements pâturés non fauchés.

Sur le site LAU, la diversité chute entre les traitements fauché et pâturé sur parcelles précédemment labourées) et l'effet de la fertilisation est inverse

(mais non significatif) à ce qui est observé sur le site ERC. Cependant, lorsque le nombre d'espèces ne varie pas entre les traitements, cela correspond souvent à des différences importantes de composition spécifique (diversité  $\beta$ ). Cette différence illustre le fait que la richesse spécifique n'est pas forcément un bon indicateur des changements de diversité en réponse à la gestion.

### *Identification de traits de réponse à la baisse d'exploitation*

L'abandon des cultures et la baisse d'exploitation des milieux sont marqués par l'apparition d'espèces à floraison tardive et à grande taille de graine (deux sites) par rapport aux situations plus exploitées (Tab. 3). Cela va de pair avec une augmentation de la hauteur moyenne de la végétation : cette réponse est plus marquée pour la hauteur reproductrice que pour la hauteur végétative. Le fonctionnement de la végétation, appréhendé par les traits foliaires, change également : les espèces présentes juste après l'abandon ou dans les situations les plus exploitées présentent des valeurs fortes de SSF et faibles de TMSF, en relation avec une acquisition rapide des ressources, alors que dans les situations les moins exploitées, les espèces présentent des valeurs inversées de SSF et TMSF, correspondant à une stratégie de conservation des ressources. La réponse de la teneur en phosphore foliaire va dans le même sens que la SSF, alors que pour l'azote, ceci n'est vrai que dans deux des sites. On peut noter que la sous-exploitation de végétation en milieu initialement fertile n'est pas associée à une baisse de la teneur en azote foliaire (site de Theix), cette TNF tendant à se maintenir à son niveau d'origine malgré les changements d'espèces et de TMS. Ces changements de valeurs de traits à l'échelle de la communauté résultent surtout de modifications de la composition botanique, de nature et d'importance différentes entre sites.

Cette cohérence des réponses des traits à la baisse d'exploitation dans des situations très contrastées s'observe alors que la diversité spécifique varie de façons très différentes entre les systèmes (Fig. 1).

Site	Traitement	Hauteur Végét.	Hauteur Reprod.	Date Floraison	Masse Graine	SSF	TMSF	TNF	TPF
HGM	Abandon	ns	***	**	ns	***	**	***	*
ERC	Baisse Utilisation	**	a	**	*	*	ns	ns	*
THE	Sous-exploitation	ns	*	*	*	a	**	ns	a
LAU	Extensification	***	**	a	ns	***	***	***	**

Tableau 3: Résumé des variations des traits agrégés en réponse aux traitements pour les quatre sites expérimentaux.

Abréviations: SSF, surface spécifique des feuilles ; TMSF, teneur en matière sèche des feuilles ; TNF, teneur en azote foliaire ; TPF, teneur en phosphore des feuilles. ns: non significatif, a,  $P < 0.10$ ; \*,  $P < 0.05$ ; \*\*,  $P < 0.01$ ; \*\*\*,  $P < 0.001$ ; nd: données non disponibles.

### Réponse de la teneur en matière sèche et des propriétés écosystémiques à la baisse d'exploitation

Dans chaque site, une baisse d'exploitation a conduit à une augmentation de la teneur en matière sèche foliaire (Fig. 2). Les différences les plus marquées ont été obtenues pour les sites HGM et LAU, et dans une moindre mesure le site THE. Pour ERC, seuls les deux traitements extrêmes sont significativement différents.

Les biomasses vivantes des communautés varient d'un facteur 3 entre sites (Fig. 3a) : le site ERC apparaît le plus productif, même pour les parcelles non fertilisées, suivi des sites THE et LAU, puis du site HGM. Ces différences sont probablement liées à des différences climatiques entre sites, mais aussi à des écarts importants d'indices de nutrition azotés (INN, calculés d'après Lemaire et Meynard, 1997) : il existe en effet une relation générale inter-sites positive et fortement significative ( $P < 0.001$ ) entre les INN et la biomasse vivante maximale. En particulier, le site méditerranéen apparaît fortement limité en azote, en plus d'une probable limitation en eau. Une baisse d'exploitation a des effets différents sur la biomasse maximale dans les différents sites (Fig. 3a) ; ceci est particulièrement frappant sur le

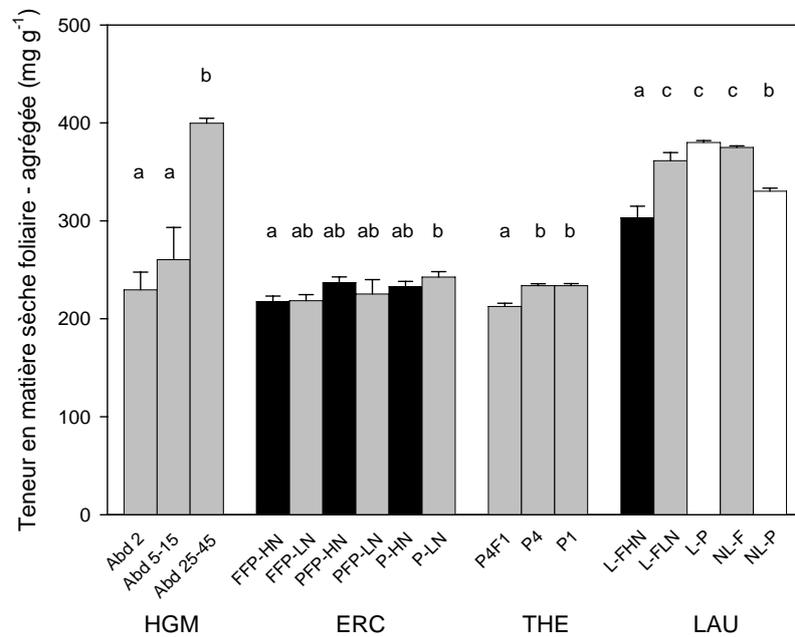


Figure 2. Changements de teneur en matière sèche foliaire (valeurs agrégées au niveau des communautés) en réponse à une modification d'utilisation des terres.

HGM : Hautes Garrigues du Montpelliérais ; ERC : Ercé ; THE : Theix ; LAU : Lautaret. Pour un même site, les traitements sont arrangés de gauche à droite selon un gradient décroissant d'utilisation. Des lettres différentes indiquent des différences significatives au seuil de 5% entre traitements au sein d'un même site (tests post-hoc quand une analyse de variance a montré des différences significatives). Traitements : site HGM : Abd 2, Abd 5-15, Abd 25-45, abandon de la culture de la vigne depuis 2 ans, 5-15 ans et 25-45 ans, respectivement ; site ERC : FFP, fauche, fauche, pâturage, PFP, pâturage, fauche, pâturage ; P, pâturage ; pour chacun de ces types d'utilisation, HN et LN correspondent à des parcelles fertilisées (barres noires) ou non fertilisées (barres grises), respectivement ; site THE : P4F1, quatre séquences de pâturage + 1 fauche ; P4, quatre séquences de pâturage ; P1, une séquence de pâturage ; site LAU : L-FHN, précédemment labouré, fauché + fertilisé ; L-FLN, précédemment labouré, fauché + non fertilisé ; L-P, précédemment labouré + pâturé ; NL-F, non labouré précédemment + fauché ; NL-P, non labouré précédemment + pâturé ; pour le site LAU, les barres blanches correspondent aux traitements pâturés non fauchés.

ERC, où les effets sont opposés à forte et faible disponibilité en éléments minéraux.

L'arrêt des cultures (site HGM) et la forte sous-exploitation (site THE) conduisent à une accumulation importante de biomasse morte sur les parcelles (cf Fig. 3b : jusqu'à 3 fois plus de matériel mort que vivant sur le site HGM). Ce n'est pas le cas sur le site ERC, où cette accumulation ne se produit pas, même pour le régime le moins exploité (P-LN). Pour le site LAU, ce sont les régimes pâturés comparés aux régimes fauchés qui présentent la plus forte accumulation de matière morte parce que le pâturage est peu intense et de courte durée (pâturage d'inter-saison).

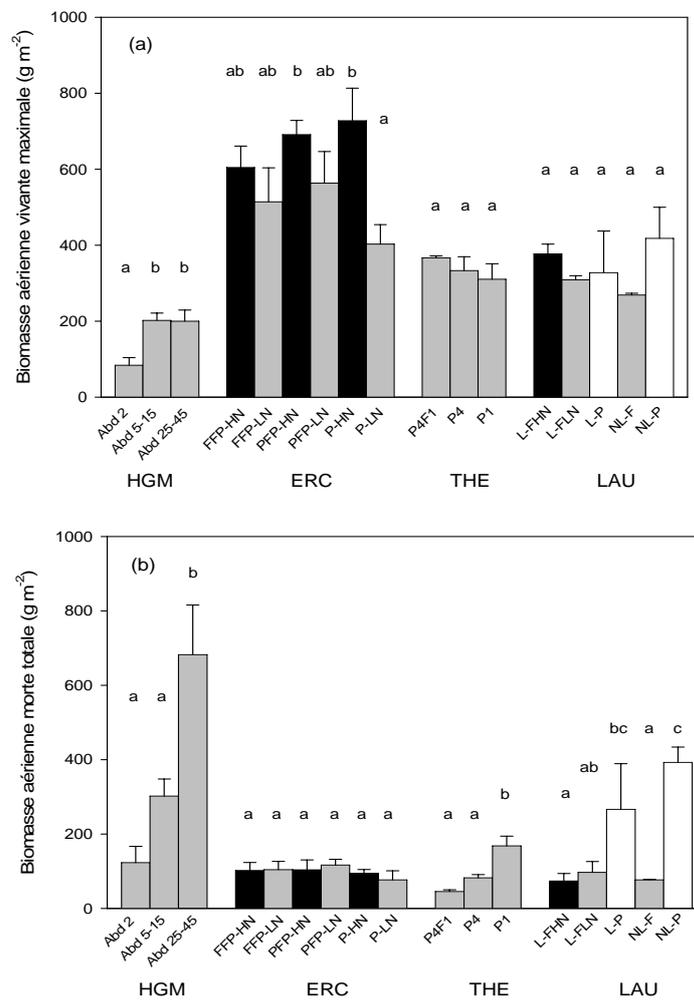


Figure 3. Changements de biomasse aérienne vivante (a) et morte (b) au pic de végétation en réponse à une modification d'utilisation des terres.

HGM : Hautes Garrigues du Montpelliérais ; ERC : Ercé ; THE : Theix ; LAU : Lautaret. Pour un même site, les traitements sont arrangés de gauche à droite selon un gradient décroissant d'utilisation. Des lettres différentes indiquent des différences significatives au seuil de 5% entre traitements au sein d'un même site (tests post-hoc quand une analyse de variance a montré des différences significatives). Traitements : site HGM : Abd 2, Abd 5-15, Abd 25-45, abandon de la culture de la vigne depuis 2 ans, 5-15 ans et 25-45 ans, respectivement ; site ERC : FFP, fauche, fauche, pâturage, PFP, pâturage, fauche, pâturage ; P, pâturage ; pour chacun de ces types d'utilisation, HN et LN correspondent à des parcelles fertilisées (barres noires) ou non fertilisées (barres grises), respectivement ; site THE : P4F1, quatre séquences de pâturage + 1 fauche ; P4, quatre séquences de pâturage ; P1, une séquence de pâturage ; site LAU : L-FHN, précédemment labouré, fauché + fertilisé ; L-FLN, précédemment labouré, fauché + non fertilisé ; L-P, précédemment labouré + pâturé ; NL-F, non labouré précédemment + fauché ; NL-P, non labouré précédemment + pâturé ; pour le site LAU, les barres blanches correspondent aux traitements pâturés non fauchés.

### Relations entre traits et propriétés des écosystèmes

L'accumulation de biomasse morte dépend de l'équilibre entre l'apport de matériel sénescé au cours du temps et de la vitesse de décomposition de ce matériel. Cette dernière dépend de la qualité de la litière produite : il existe sur le site HGM une relation négative entre vitesse de décomposition et teneur en matière sèche des feuilles, tant au niveau des espèces (Kazakou *et al.*, 2006) que des communautés (Garnier *et al.*, 2004). Les communautés à forte TMSF ont donc des litières qui se décomposent lentement, ce qui explique une accumulation importante de matériel mort dans ces communautés (Fig. 4).

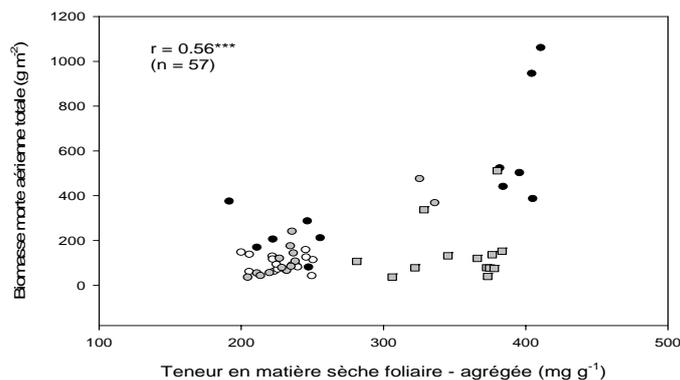


Figure 4. Relations entre teneur en matière sèche foliaire agrégée et biomasse morte aérienne totale des communautés pour les 4 sites expérimentaux. HGM : cercles noirs ; ERC : cercles blancs ; THE : cercles gris ; LAU : carrés gris. Chaque point est une parcelle.

## **Relations entre traits et valeur d'usage des prairies permanentes**

### **Situations sélectionnées**

Dans un premier volet expérimental, la fiabilité du classement des espèces sur le trait « teneur en matière sèche foliaire » a été testée à partir de comparaisons multiples. La TMSF d'un lot de graminées a été mesurée sur des individus cultivés en chambre de culture en conditions supposées « optimales de croissance » (détails donnés dans Poozech *et al.*, 2005), dans des parcelles expérimentales (1,2 m x 1,2 m) localisées sur le domaine expérimental de l'Inra de Toulouse, et enfin sur des individus présents dans des prairies permanentes localisées dans la vallée d'Ercé, dans les Pyrénées ariégeoises. Dans un second volet, une étude a été réalisée dans les bassins de récolte de lait de trois coopératives du Massif central, en Aubrac, Cantal et Margeride en reliant les traits des espèces aux fonctions agronomiques des parcelles de prélèvement.

### **Résultats**

Un préalable à toute action de transfert d'indicateurs et d'outils pour la gestion de communautés végétales naturelles est celui de tester leur pertinence, leur simplicité et leur robustesse dans des conditions diverses. Nous donnerons ici quelques exemples de ces travaux de généralisation établis en se focalisant sur les espèces de graminées. Les raisons qui nous amènent à nous intéresser à cette famille découlent de : (i) la dominance de cette famille botanique dans les prairies naturelles, (ii) leur importance en tant que ressource herbagère et (iii) la simplicité de mesure, liée à la possibilité de disposer d'un protocole unique et standardisé de détermination des traits.

#### ***Une typologie fonctionnelle de graminées***

Une typologie de graminées a été définie pour regrouper les espèces par grands types de fonctionnement, estimés sur la base de traits foliaires. 17 graminées ont été cultivées en conditions contrôlées à Toulouse. Une analyse hiérarchique a permis de les classer en quatre types (Tab. 4) sur la base de la TMSF, trait bien corrélé aux caractéristiques agronomiques (Tab. 5). Le type A se distingue de D par des TMSF plus faibles, une durée de vie des feuilles et une phénologie plus rapides, les deux autres types se retrouvant en position

intermédiaire. Cette typologie rend bien compte de stratégies différentes d'utilisation des ressources : les groupes A et B correspondent aux espèces à stratégie de capture de ressources (milieux riches, faible TMS, fort SSF, phénologie précoce) tandis que les C et D ont des stratégies de conservation des ressources (milieux pauvres, TMS élevée, SSF faible et phénologie tardive). Un travail d'extension et validation de cette typologie de graminées est actuellement réalisée sur plus de trente espèces.

Trait	Type A	Type B	Type C	Type D
	<i>Holcus lanatus</i> <i>Lolium perenne</i>	<i>Anthoxanthum odoratum</i> <i>Arrhenatherum elatius</i> <i>Dactylis glomerata</i> <i>Festuca arundinacea</i> <i>Poa trivialis</i>	<i>Agrostis capillaris</i> <i>Avena pubescens</i> <i>Festuca rubra</i> <i>Phleum pratense</i> <i>Trisetum flavescens</i>	<i>Brachypodium pinnatum</i> <i>Briza media</i> <i>Cynosurus cristatus</i> <i>Deschampsia cœspitosa</i> <i>Festuca ovina</i>
<b>TMSF (mg/g)</b>	<b>194 ± 4 a</b>	<b>221 ± 3,3 b</b>	<b>246 ± 3,6 c</b>	<b>283 ± 29,7 d</b>
DVF (°Cj)	502 ± 92 a	795 ± 247 ab	864 ± 305 ab	1 372 ± 418 b
"épi à 10 cm" (°Cj)	568 ± 57 a	665 ± 121 a	830 ± 67 ab	1 014 ± 264 b

Tableau 4. Typologie des graminées établie sur la base de la teneur en matière sèche des feuilles (TMSF) mesurée en collections. Moyennes par groupes de TMSF, durée de vie des feuilles (DVF) et date du stade "épi à 10 cm". Les différences entre groupes sont significatives au seuil 5 %

CAR. AGRONOMIQUE	TMS	SSF	DVF
DMO (%)	-0.71**	0..55*	-0.67**
FIBRE (%)	0.68**	-0.57*	0.41 ns
EPI 10 CM	0.8***	-0.72**	0.47*
FLORAISON	0.52*	-0.19 ns	0.33 ns
MATURATION GRAINES	0.63**	-0.23 ns	0.35 ns

Tableau 5. Relation entre les traits foliaires et des caractéristiques agronomiques liées à des critères de qualité de la biomasse (Digestibilité de la Matière Organique = DMO et Fibres) et aux stades phénologiques des graminées étudiées (Stades épi 10 cm, floraison et maturation des graines). (n=17). SSF : surface spécifique foliaire.

À partir de la typologie des graminées, une typologie des prairies peut être proposée en déterminant la proportion des 4 types dominants dans la prairie.

Lorsque la TMSF est utilisée comme seul indicateur, la perte d'information lors du passage de la valeur communautaire du trait à celle des seules populations de graminées, et même à celle des deux graminées dominantes, est négligeable (Tab. 6).

Trait	TMSF
Toutes espèces vs. graminées	0.83 *
Toutes espèces vs. 2 graminées principales	0.83 *

Tableau 6 : Coefficient de rangs entre valeurs pondérées par l'abondance de toutes les espèces versus celle des populations des graminées et toutes les espèces versus les deux graminées principales.

La robustesse de la teneur en matière sèche des feuilles en tant qu'indicateur a été établie par la constance de classement par ce trait de 11 espèces cultivées dans des conditions très diverses : phytotron, monocultures en collections expérimentales ou prairies permanentes dans les Pyrénées (Tab. 7).

Traitements	Coefficients de Corrélation.	Traits Foliaires	
		TMS	SSF
PHY-MON	Pearson	0.913 ***	0.658 *
	Spearman	0.884 ***	0.747 **
PHY-PP	Pearson	0.828 ***	0.794 **
	Spearman	0.886 ***	0.725 **
MON-PP	Pearson	0.874 ***	0.753 **
	Spearman	0.736 **	0.825 **

# \*\*\* P < 0.001; \*\* P < 0.01; \* P < 0.05

Tableau 7 : Corrélation entre la TMSF et la SSF mesurée dans des milieux contrastés (Poozech et al., 2005) : PHY, phytotron ; MON, monocultures en collections expérimentales à l'INRA de Toulouse ; PP, prairies permanentes dans les Pyrénées

### ***Pertinence de la TMSF et de la typologie des prairies pour décrire la diversité des prairies dans les élevages***

Lors d'une étude réalisée dans les bassins de récolte de lait de trois coopératives dans l'Aubrac, le Cantal et la Margeride, la pertinence de la TMSF comme indicateur du type de végétation a pu être testée. Pour chacune des trois zones, quatre élevages choisis pour leur diversité de stratégies de production ont été étudiés (six parcelles par élevage).

### ***Comparaison de deux approches : la TMSF mesurée in situ et l'application de la typologie des prairies.***

La composition en graminées de parcelles localisées dans les trois bassins de récolte a été déterminée par la méthode BOTANAL (Quadros *et al.*, 2008)<sup>4</sup>, et la TMSF de ces graminées a été mesurée. Disposant de la composition en graminées des parcelles, il a été possible, en utilisant la typologie de graminées proposée par Ansquer *et al.* (2004), d'affecter un type fonctionnel à chaque prairie. Pour cela, les abondances (en considérant seulement la biomasse des graminées de la parcelle) des espèces de chaque type A, B, C ou D sont additionnées afin d'obtenir la contribution de chacun des types. Le type fonctionnel de la parcelle est alors celui du type dont la proportion dans la biomasse des graminées est la plus élevée. Ainsi il a été possible de comparer le classement des types de végétation **au niveau parcellaire** obtenus selon : i) la typologie de graminées établie en conditions de croissance potentielle (Al Haj Khaled, 2005) et ii) les mesures de la TMSF réalisées *in situ*.

L'analyse de variance suivie d'une comparaison des moyennes sur l'ensemble de l'échantillon permettent de montrer que la TMSF mesurée sur des parcelles de type C (276mg/g en moyenne) est significativement plus forte ( $p < 0.001$ ) que celle des prairies de type A et B (respectivement 245 mg/g et 247 mg/g en moyenne). La différence entre les prairies de type A et B n'est pas ici significative mais l'ordre attendu est respecté (la TMS des types A est inférieure à celle des types B).

---

<sup>4</sup> Cette méthode réalise une évaluation de la proportion des espèces à partir d'une estimation visuelle de la biomasse (corrigée par régression avec des valeurs mesurées de biomasse) et une estimation des espèces dominantes basée sur leur abondance (contribution à la biomasse) déterminée à l'intérieur des cadres posés aléatoirement sur la végétation.

Ce résultat est confirmé par l'étude au niveau des espèces où l'analyse de variance suivie d'une comparaison de moyennes dans chaque région sur les mesures de TMSF réalisées lors de la campagne de prélèvement, confirme la concordance entre les valeurs obtenues et la typologie des graminées (Tableau 8). En effet, les types A et B se distinguent significativement des types C et D par leur TMSF et se distinguent également des espèces annuelles (sauf dans le Cantal où la différence entre type A et annuelles n'est pas significative).

Espèce	Aubrac	Cantal	Margeride	Moyenne	Type
<i>Bromus sp.</i>	213	214	225	217	Annuelle
<i>Holcus lanatus</i>	234	222	257	233	A
<i>Lolium perenne</i>	234	238	246	238	A
<i>Anthoxanthum</i>	228	241	270	245	B
<i>Dactylis</i>	240	268	261	247	B
<i>Poa trivialis</i>	223	242	272	249	B
<i>Avenula</i>			253	253	C
<i>Agropyron repens</i>	217		272	254	?
<i>Festuca</i>	254		256	255	B
<i>Phleum pratense</i>	252	263	289	260	C
<i>Holcus mollis</i>			261	261	?
<i>Agrostis</i>		264		264	?
<i>Poa pratensis</i>	264	261	269	265	?
<i>Alopecurus sp</i>			265	265	C
<i>Trisetum</i>	259	278	289	274	C
<i>Agrostis capillaris</i>	270	274	292	279	C
<i>Deschampsia</i>	279		308	298	D
<i>Cynosorus</i>		313	297	302	D
<i>Festuca rubra</i>	297	296	333	314	C
<i>Festuca ovina</i>			337	337	D

Tableau 8 : TMSF des graminées (moyenne et mesurée par zone) et type auquel elles correspondent. Les signes d'interrogation correspondent à des espèces non recensées sur le Tableau 5. Par leur classement elles semblent plutôt correspondre au type C.

Ce dernier type de graminées (*Bromus hordaceus* en majorité) présente des TMSF plus faibles que les espèces pérennes comme cela a déjà été montré par Garnier & Laurent (1994) dans un précédent travail. Leurs caractéristiques démographiques leur donnent en effet la possibilité de coloniser tous types de milieu, fertiles ou non, fortement défoliés ou non. C'est pourquoi, dans le calcul des TMSF moyennes et dans nos analyses, nous avons pris soin d'exclure ces espèces annuelles.

### ***Relation entre la TMS et la fonction parcellaire***

Une relation entre la TMSF mesurée et la fonction des parcelles dans les élevages laitiers a été mise en évidence (voir Quadros *et al.*, 2008, dans ce même ouvrage, Tabl. 6). On y observe que les types de végétation ayant les valeurs les plus fortes sont ceux utilisés pour des fonctions d'alimentation moins exigeantes, donc de conduite plus souple (pâturage avec des génisses), tandis que les parcelles les plus intensifiées sont celles présentant la TMSF la plus faible.

### **Conclusion et perspectives**

Alors que la diversité spécifique varie de façon très différente en réponse à une baisse d'utilisation des milieux, les analyses des réponses fonctionnelles de la végétation dans les quatre sites représentant des conditions climatiques et agronomiques contrastées ont mis en lumière des trajectoires fonctionnelles similaires. L'extensification de l'utilisation des prairies et l'abandon cultural, malgré des historiques et des trajectoires de gestion récentes différentes se traduit par une variation répétable de «syndromes» de traits fonctionnels (*sensu* Chapin *et al.*, 1993), qui reflètent en particulier les stratégies de gestion des nutriments par les plantes. En situation d'exploitation d'intensité modérée, les communautés sont dominées par des espèces de petite stature dont les traits foliaires, surface spécifique élevée et faible teneur en matière sèche, ainsi que de fortes teneurs en azote, permettent aux plantes une acquisition et un recyclage rapide des nutriments (Poorter & Garnier 1999). Au fur et à mesure que l'intensité d'utilisation diminue, ces espèces sont remplacées par des espèces de stature plus développée, ayant des stratégies de plus en plus conservatrices pour la gestion de leurs nutriments, associées à une diminution de leur surface spécifique foliaire et une augmentation de la teneur en matière sèche, mais des effets variables pour la teneur en azote foliaire (diminution ou maintien). Ces tendances constituent des généralisations d'étude antérieures (*e.g.* Bazzaz 1996, Prach *et al.* 1997, Pakeman 2004), et valident l'utilisation de notre « boîte à outils » de traits fonctionnels (*cf.* Weiher *et al.* 1999) pour détecter les changements de végétation en réponse aux modifications des facteurs du milieu («traits de réponse», *cf.* Lavorel, Garnier, 2002).

En termes de propriétés écosystémiques, nous avons pu montrer que la teneur en matière sèche des feuilles conditionnait l'accumulation de

biomasse morte. L'importance d'une telle accumulation de biomasse morte a déjà été montrée, tant dans la régulation de la productivité que de la composition spécifique des communautés (Facelli & Pickett, 1991). L'importance des effets à court terme de l'accumulation de biomasse morte dans les communautés peut être comparable à ceux de la compétition, de la prédation (Xiong & Nilsson, 1999) ou de la fertilité du milieu (Sydes & Grime 1981), et peut avoir des implications importantes pour les populations d'espèces à forte valeur patrimoniale (Lennartsson & Svensson 1996 ; Eriksson & Ehrlén, 2001).

Les études portant sur la valeur d'usage des prairies permanentes ont également montré que la teneur en matière sèche des feuilles de graminées constituait un outil puissant et robuste de classement des parcelles, validant la typologie proposée par Ansquer *et al.* (2004), et cela par des approches très différentes « potentielle » ou « réalisée ». Nous avons montré, pour la première fois à notre connaissance, que cette typologie correspondait effectivement à des modes de gestion des parcelles différentes. Ceci nous permet d'envisager l'utilisation de ce trait dans des actions de transfert et développement visant à construire des systèmes fourragers autonomes et économes, valorisant par le pâturage la prairie naturelle. Etant donné le peu de temps disponible pour le diagnostic dans l'activité des professionnels du conseil ainsi que l'expression de leurs besoins (Ansquer, 2006) cette démarche permettra construire des outils simples et rapides d'utilisation.

## Bibliographie

- Al Haj Khaled, R., Duru, M., Theau, J.P., Plantureux, S., Cruz, P., 2005. Variation in leaf traits through seasons and N-availability levels and its consequences for ranking grassland species. *Journal of Vegetation Science*, 16, 391-398.
- Ansquer P., Theau J.P., Cruz P., Viegas J., Al Haj Khaled R., Duru M. 2004. Caractérisation de la diversité fonctionnelle des prairies naturelles. Une étape vers la construction d'outils pour gérer les milieux à flore complexe. *Fourrages*, 179, 353-368.
- Ansquer, P., 2006. *Caractérisation agroécologique des végétations prairiales naturelles en réponse aux pratiques agricoles. Apports pour la construction d'outils de diagnostic.* Thèse INP de Toulouse.
- Bazzaz, F.A., 1996. *Plants in Changing Environments. Linking Physiological, Population, and Community Ecology.* Cambridge University Press, Cambridge.

- Chapin III, S.T.A., Autumn, K., Pugnaire, F., 1993. Evolution of suites of traits in response to environmental stress. *The American Naturalist*, 142, 578-592.
- Cornelissen, J.H.C., Lavorel, S., Garnier, E., Díaz, S., Buchmann, N., Gurvich, D.E., Reich, P.B., 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 Journal of Botany*, 51, 335-380.
- Eriksson, O., Ehrlén, J., 2001. Landscape fragmentation and the viability of plant populations. In J. Silvertown, J. Antonovics (eds). *Integrating ecology and evolution in a spatial context*, 157-175. Blackwell, Oxford.
- Facelli, J.M., Pickett, S.T.A., 1991. Plant litter : Its Dynamics and Effects on Plant Community Structure. *The Botanical Review*, 57, 1-32.
- Garnier, E., Laurent, G., 1994. Leaf anatomy, specific mass and water content in congeneric annual and perennial grass species. *New Phytologist*, 128, 725-736.
- Garnier, E., Cortez, J., Billès, G., Navas, M.L., Roumet, C., Debussche, M., Laurent, G., Blanchard, A., Aubry, D., Bellmann, A., Neill, C., Toussaint, J.-P., 2004. Plant functional markers capture ecosystem properties during secondary succession. *Ecology*, 85, 2630-2637.
- Gitay, H., Noble, I.R., 1997. What are functional types and how should we seek them? In Smith, T.M., Shugart, H.H., Woodward, F.I., (eds), *Plant Functional Types. Their Relevance to Ecosystem Properties and Global Change*. 3-19. Cambridge University Press, Cambridge.
- Grime, J.P., 1979. *Plant strategies and vegetation processes* John Wiley and Sons, Chichester.
- Grime, J.P., 1998. Benefits of plant diversity to ecosystems: immediate, filter and founder effects. *Journal of Ecology*, 86, 902-910.
- Grubb, P.J., 1977. The maintenance of species-richness in plant communities: the importance of the regeneration niche. *Biological Reviews*, 52, 107-145.
- Hughes, L., Dunlop, M., French, K., Leishman, M.R., Rice, B., Rodgerson, L., Westoby, M., 1994. Predicting dispersal spectra: a minimal set of hypotheses based on plant attributes. *Journal of Ecology*, 82, 933-950.
- Kazakou, E., Vile, D., Shipley, B., Gallet, C., Garnier, E., 2006. Co-variations in litter decomposition, leaf traits and plant growth in species from a mediterranean old-field succession. *Functional Ecology*, 20, 21-30.
- Lavorel, S., Cramer, W., (eds) 1999. Plant functional types and disturbance dynamics. *Journal of Vegetation Science (Numéro Spécial)*, 10, 603-730.

- 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.
- Lemaire, G., Meynard, J.M., 1997. Use of the nitrogen nutrition index for the analysis of agronomical data. In Lemaire, G., (ed.). *Diagnosis of the Nitrogen Status in Crops* (. Heidelberg, Springer-Verlag, 45-55.
- Lennartsson, T., Svensson, R., 1996. Patterns of decline of three species of *Gentianella* (*Gentianaceae*) in Sweden, illustrating the deterioration of semi-natural grasslands. *Symbolae Botanicae Upsaliensis*, 31, 169-184.
- Louault, F., Pillar, V.D., Aufrère, J., Garnier, E., Soussana, J.F., 2005. Plant traits and functional types in response to reduced disturbance in a semi-natural grassland. *Journal of Vegetation Science*, 16, 151-160.
- Marañón, T., Grubb, P.J., 1993. Physiological basis and ecological significance of the seed size and relative growth rate relationship in Mediterranean annuals. *Funct. Ecol.*, 7, 591-599.
- Pakeman, R., 2004. Consistency of plant species and trait responses to grazing along a productivity gradient: a multi-site analysis. *Journal of Ecology*, 92.
- Pillar, V.D., Sosinski, E., 2003. An improved method for searching plant functional types by numerical analysis. *Journal of Végétation Sciences*, 14,323-332.
- Poorter, H., Garnier, E., 1999. Ecological significance of inherent variation in relative growth rate and its components. In Pugnaire, F.I., Valladares, F. (eds), *Handbook of Functional Plant Ecology*, Marcel Dekker, Inc., New-York, 81-120.
- Poozesh, V., Al Haj Khaled, R., Ansquer, P., Theau, J.P., Duru, M., Bertoni, G., Cruz, P., 2005. Are leaf traits stable enough to rank native grasses in contrasting growth conditions? IGC, Dublin, Juin 2005.
- Prach, K., Pysek, P., Smilauer, P., 1997. Changes in species traits during succession: a search for pattern. *Oikos*, 79, 201-205.
- Quadros, F.L.F., Cruz, P., Theau, J.P., Lecloux, E., Guitard, J.P., 2008. Mise au point d'un protocole d'évaluation de la diversité fonctionnelle des prairies naturelles. Outils pour la gestion des prairies naturelles, Toulouse, 6-7-8/7/2005
- Reich, P.B., Ellsworth, D.S., Walters, M.B., Vose, J.M., Gresham, C., Volin, J.C., Bowman, W.D., 1999. Generality of leaf trait relationships: a test across six biomes. *Ecology*, 80, 1955-1969.
- Scurlock, J.M.O., Johnson, K., Olson, R.J., 2002. Estimating net primary productivity from grassland biomass dynamics measurements. *Global Change Biology*, 8, 736-753.

- Silvertown, J., Franco, M., Pisanty, I., Mendoza, A., 1993. Comparative plant demography - relative importance of life-cycle components to the finite rate of increase in woody and herbaceous perennials. *Journal of Ecology*, 81, 465-476.
- Sydes, C., Grime, J.P., 1981. Effects of tree leaf litter on herbaceous vegetation in deciduous woodland: II. An experimental investigation. *Journal of Ecology*, 69, 249-262.
- Thompson, K., Band, S.R., Hodgson, G., 1993. Seed size and shape predict persistence in soil. *Functional Ecology*, 7, 236-241.
- Venable, D.L., Brown, J.S., 1988. The selective interaction of dispersal, dormancy, and seed size as adaptations for reducing risk in variable environments. *American Naturalist*, 131, 361-384.
- Walker, B.H., Kinzig, A., Langridge, J., 1999. Plant attribute diversity, resilience and ecosystem function : the nature and significance of dominant and minor species. *Ecosystems*, 2, 95-113.
- Weiher, E., Van Der Werf, A., Thompson, K., Roderick, M., Garnier, E., Eriksson, O., 1999. Challenging Theophrastus: A common core list of plant traits for functional ecology. *Journal of Vegetation Science*, 10, 609-620.
- Westoby, M., 1998. A leaf-height-seed (LHS) plant ecology strategy scheme. *Plant and Soil*, 199, 213-227.
- Xiong, S., Nilsson, C., 1999. The effects of plant litter on vegetation: a meta-analysis. *Journal of Ecology*, 87, 984-994.