



Effet de la diversité spécifique et fonctionnelle sur la récupération racinaire après un stress hydrique sévère pour des mésocosmes prairiaux

Antoine Vernay

► To cite this version:

Antoine Vernay. Effet de la diversité spécifique et fonctionnelle sur la récupération racinaire après un stress hydrique sévère pour des mésocosmes prairiaux. Milieux et Changements globaux. 2014. hal-02793820

HAL Id: hal-02793820

<https://hal.inrae.fr/hal-02793820>

Submitted on 5 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.

Effet de la diversité spécifique et fonctionnelle sur la récupération racinaire après un stress hydrique sévère pour des mésocosmes prairiaux



par Antoine VERNAY

Sous la Direction de :

Catherine PICON COCHARD, chargée de recherche à l'INRA UREP
catherine.cochard@clermont.inra.fr

Laboratoire d'accueil :

INRA UREP
5 chemin de Beaulieu
63039 CLERMONT FERRAND cedex 2

SOMMAIRE

1. Introduction.....	p1
2. Matériels et Méthodes.....	p3
2.1. Expérimentation au mini-rhizotron sur les racines en profondeur.....	p4
2.2. Méthode « In-growth core » sur les racines de surface.....	p5
3. Résultats.....	p5
3.1. Densité de racine en profonde.....	p5
3.2. Méthode « In-growth core », étude des racines superficielles.....	p9
3.2.1 Humidité du sol, azote inorganique du sol et masse racinaire en surface mesurés au printemps suivant la sécheresse.....	p9
3.2.2 Teneur en matière sèche des racines de surface.....	p9
3.2.3 Croissances potentielles des racines de surface.....	p11
3.2.4 Masse racinaire produite au printemps 2014.....	p13
4. Discussion.....	p14
4.1 Les systèmes racinaires dans les associations non stressées.....	p14
4.2 Conséquences d'une sécheresse édaphique sévère.....	p15
5. Conclusion.....	p17
6. Remerciements.....	p18
7. Références.....	p18
Annexe A.....	pI
Résumé/Abstract.....	pIV

1. Introduction

Les prairies forment, après les forêts, un des biomes terrestres les plus importants. Elles recouvrent en effet environ 30% de la surface du globe (FAO, 2005). Cet écosystème rassemble des paysages très divers, de la toundra aux savanes tropicales en passant par les prairies alpines, tempérées et les steppes, ayant en commun une composition floristique à grande majorité herbacée dans laquelle peut s'insérer quelques ligneux (<http://www.cnrs.fr>). En région tempérée, on distingue d'une part, les prairies permanentes, naturelles ou semées depuis au moins 6 ans et d'autre part les prairies temporaires, semées depuis moins de 6 ans et composées de graminées en monoculture ou avec des légumineuses. L'intérêt des prairies pour l'Homme n'est plus à démontrer car, outre la production de fourrage de qualité, elles fournissent de nombreux services écosystémiques comme un pool de biodiversité, une activité puits de carbone dans le sol, la stabilisation des sols et une limitation du lessivage des ressources édaphiques (Amiaud et Carrère 2012).

Les sécheresses sont un phénomène climatique avec un effet nuisible sur les prairies. Elles sont le fruit d'une baisse statistique significative des précipitations (FAO, 2005 ; IPCC, 2012) et modifient l'intégrité de ces écosystèmes lorsqu'elles dépassent un certain seuil. On parle de sécheresse agricole lorsque la baisse d'humidité du sol entraîne une sécheresse édaphique au niveau de la zone de développement racinaire (FAO, 2005 ; IPCC, 2012). La tendance actuelle est à une augmentation de la fréquence et de l'ampleur des sécheresses (IPCC, 2012). L'intensité et la durée de ce type d'évènement permettent de les caractériser et de les distinguer des évènements climatiques extrêmes, évènements statistiquement rares entraînant une réponse écologique du milieu (Smith et al. 2011). Concernant la réponse écologique, il est nécessaire de définir un certain nombre de termes caractérisant différentes phases de réaction des individus et communautés face à la sécheresse. La stabilité de l'écosystème est définie par l'ampleur, l'intensité de l'altération qu'il subit (résistance) et le temps nécessaire après perturbation pour un retour à l'état initial (résilience). On parle de système stable si ces processus de fonctionnement retrouvent leur état initial après un stress ou une perturbation (Pimm, 1984). Un stress limite la production de matière sèche d'une plante alors qu'une perturbation altère l'intégrité physique des plantes (Grime, 1979). Stress et perturbations vont avoir un effet sur les plantes dont l'ampleur dépendra des caractéristiques de chaque individu. La résistance est la capacité à maintenir la croissance pendant la perturbation tandis que la résilience est définie comme la capacité à retrouver les performances pré-sécheresse après perturbation. La récupération, délai entre la fin de la sécheresse et le retour à un état stable, sera alors plus ou moins longue selon les espèces (Holling, 1973 ; Van Ruijven et Berendse 2010 ; Vogel et al. 2012).

On peut étudier la résistance, la récupération et la résilience des prairies à différentes échelles, et selon plusieurs caractéristiques comme la croissance des plantes, la productivité, la qualité fourragère à plus ou moins long terme au niveau des communautés. Beaucoup d'études montrent une diminution de productivité des prairies pendant et après une sécheresse (Gilgen et al. 2009 ; Arnone et al. 2011; Zwicke et al. 2013 ; Picon-Cochard et al. 2013). Des effets rémanents ont également été observés, parfois jusqu'à plus d'une dizaine d'années après l'évènement (Knapp et al. 2001; Haddad et al. 2002). Cela suppose que la résilience d'un écosystème prairial doit s'évaluer sur du long terme.

Dans les régions tempérées, les individus mettent en place deux principales stratégies de résistance : l'évitement et la tolérance (Ludlow, 1989). On parle ici de différentes stratégies de résistance, compromis entre un fonctionnement écophysologique optimal en condition hydrique non limitante et des périodes de sécheresse. Au niveau racinaire, l'évitement permet d'économiser la ressource en eau : la croissance racinaire est alors ralentie voire stoppée (Franck, 2007), la profondeur d'enracinement, qui permet d'éviter le stress en puisant l'eau en profondeur (Dong et al. 2014) peut être ainsi augmentée. Cette stratégie est principalement présente lors de stress modérés. En stress plus sévère, les plantes

adoptent des stratégies plutôt de tolérance. Elles continuent de croître, maintiennent la turgescence des cellules via les osmotocums (Chaves et al. 2004), le diamètre des racines peut également devenir plus important.

Les caractéristiques des communautés que sont la richesse spécifique (nombre d'espèces présentes) et la richesse fonctionnelle (diversité d'utilisation des ressources) confèrent une large gamme de performances à cette communauté. En effet, l'« insurance hypothesis » (Yachi et Loreau, 1999) prédirait une meilleure performance des prairies à forte richesse spécifique, comparée à des monocultures ou des parcelles à faible diversité. Chaque espèce, groupe fonctionnel, répondrait chacun à des temps différents (asynchronie), l'impact négatif subi par une partie de la communauté étant compensé par l'autre partie non encore impactée. L'asynchronie de réponses intra et interspécifique permettrait un maintien de la production au cours du temps (Loreau et al. 2010). La sécheresse impacte de manière négative les propriétés de résistance, de récupération et de résilience des prairies, ces effets négatifs pouvant être atténués ou exacerbés de par l'existence d'interactions biotiques de type compétition, facilitation (Loreau et al. 1999 ; Michalet et al. 2006 ; Gilgen et al. 2010 ; Jentsch et al. 2011). La diversité permettrait de toujours maintenir une production constante, chose impossible en monoculture où l'ensemble de la communauté répondrait simultanément, entraînant des pics et baisses de production. Expérimentalement, cette hypothèse est mise à mal dans certaines études montrant une baisse de productivité, de résistance malgré une forte biodiversité (Pfisterer et al. 2002 ; Zwicke et al. 2013 ; Picon-Cochard et al. 2013). De plus, certaines études tendent à montrer l'importance d'un autre aspect de la diversité, les groupes fonctionnels (Amon et al. 2011). Cependant, elle peut être vérifiée, même dans des cas de sécheresse sévère : la résilience augmente avec la diversité spécifique (Vogel et al. 2012), ou avec la diversité fonctionnelle (Holling, 1973 ; Van Ruijven et Berendse 2010 ; Vogel et al. 2012).

Dans un contexte hors sécheresse, certaines études montrent que la complémentarité de niche des différents systèmes racinaires, soit une utilisation de ressources différentes évitant la compétition entre plantes, sensée améliorer les performances de la communauté prairiale, n'est pas vérifiée. Si la plasticité racinaire permet effectivement d'augmenter la profondeur racinaire quand une ressource comme l'eau vient à manquer, il a néanmoins été démontré que la différence de performance des espèces, en monocultures ou mélanges, est plutôt due à un développement du volume racinaire superficiel (Von Felten et al. 2008, Mommer et al. 2010). L'investissement des plantes en racines profondes serait trop coûteux comparé aux bénéfices nutritifs. La complémentarité verticale de niche racinaire ne serait donc pas un vecteur d'amélioration des performances de l'écosystème prairial. Concernant l'aspect diversité, certaines études mettent en évidence l'absence de corrélation entre diversité et biomasse racinaire. La présence de légumineuses entraîne même une baisse de cette biomasse. La présence d'azote inorganique (ammonium et nitrate) est dépendante des groupes fonctionnels, les légumineuses augmentant significativement leur quantité (Gastine et al. 2003). Dans ces cas là, la diversité, fonctionnelle ou de stratégie, n'est pas gage de stimulation de la production racinaire. Il s'avère toutefois que de nombreuses études valident l'« insurance hypothesis », la diversité spécifique impliquant une meilleure performance écologique (Tilman et al. 2001 ; Kirwan et al. 2007).

Après un épisode de sécheresse, certaines études montrent une augmentation de la biomasse racinaire par réallocation du carbone de la partie aérienne à la partie souterraine (Gilgen et al. 2009 ; Chaves et al. 2002). Il est possible, dans le cas de sécheresse édaphique, d'envisager plusieurs stratégies pour les plantes afin de faire face à ce type d'évènement (Dong et al. 2014). Elles peuvent développer un système racinaire pour chercher l'eau en profondeur ou augmenter la surface d'absorption via la densité de racines superficielles (Mommer et al. 2010). La ressource hydrique devient alors l'élément limitant. L'augmentation de l'intensité et la diminution de la fréquence des pluies entraîneraient une augmentation des racines fines (Pilon et al. 2013), capables de prospecter plus efficacement les ressources édaphiques (Picon-Cochard et al. 2012). Cela rejoint les résultats hors sécheresse. Ce résultat s'observe notamment pour

les graminées mais pas pour les dicotylédones (Padilla et al. 2013). Cependant, les études menées par Franck (2007) et Weibhuhn et al (2011), présentent des résultats opposés avec, par exemple, un déclin de la biomasse racinaire qui s'amplifie en profondeur. L'augmentation des précipitations favorise la production racinaire, la sécheresse n'a pas d'effet voire diminue la biomasse souterraine (Fiala et al. 2012). Cet aspect ne fait donc pas consensus. L'enracinement profond et la complémentarité de niche pourraient devenir des facteurs clés de récupération voire de résilience des prairies tempérées après une sécheresse.

Ce stage s'inscrit dans le cadre de la thèse de Pauline HERNANDEZ, intitulée «Effet de sécheresses extrêmes sur l'écosystème prairial : évaluation du rôle tampon de la diversité végétale et de la complémentarité fonctionnelle entre espèces par approche expérimentale». L'expérimentation mise en place dans ce travail se propose d'évaluer l'impact d'une sécheresse édaphique sévère sur des mélanges prairiaux issus de prairies de moyenne montagne. L'étude porte sur la comparaison d'un traitement de type sécheresse sévère et d'un traitement témoin en mésocosme en conditions semi-contrôlées. Un éventuel pouvoir tampon est également évalué grâce à différents niveaux de richesse spécifique et fonctionnelle. On s'intéressera particulièrement à la phase de récupération des prairies. La sécheresse appliquée pendant deux mois en été 2013 a induit une sénescence totale et rapide de l'ensemble des mélanges. Suite à la réhydratation, une récupération a été observée, cependant la biomasse aérienne a été diminuée de 79% par la sécheresse.

Ce sujet de stage s'attache à regarder plus attentivement le système racinaire des mélanges prairiaux tempérés. Les racines participent à la protection de la plante lors d'un stress hydrique via des systèmes profonds, des rhizosphères plus étendues pour capter un maximum d'eau dans le sol (McDowell et al. 2008).

L'objectif est donc de répondre aux questions suivantes : (i) quelles sont les différentes stratégies racinaires de chaque espèce avant et après une pénurie d'eau ? (ii) la diversité augmente-t-elle la capacité de récupération des communautés prairiales après une sécheresse ? (iii) quelles associations (nombre d'espèces et/ou espèces ou groupes fonctionnels mis en jeu) ont un effet bénéfique ou délétère sur la production de la communauté prairiale ? (iv) y a-t-il une différence de récupération racinaire entre les couches superficielles et profondes ?

L'hypothèse générale est que la diversité aurait un effet tampon permettant une meilleure récupération des écosystèmes prairiaux en termes de production. Les différences entre espèces pour l'enracinement en surface et en profondeur, pourraient être complémentaires et favoriser certaines associations d'espèces. L'enracinement profond permettrait une récupération plus efficace après une période de sécheresse.

2. Matériels et méthodes

Les expérimentations ont eu lieu à Clermont-Ferrand, sur le site de l'INRA UREP du Crouel (45°47'N, 03°05'E, 350 m a.s.l.). Le site est placé sous un climat semi continental avec des précipitations annuelles moyennes de 575 mm et une température moyenne de 12.4 °C. Une station météorologique enregistre la température de l'air, les radiations solaires, la vitesse du vent et l'humidité de l'air durant l'expérimentation. Les mésocosmes permettent une étude de mécanismes plus fins que des études de terrain notamment grâce à la disposition de sondes d'humidité, d'un dispositif mini-rhizotron, d'une maîtrise de la composition spécifique et fonctionnelle des individus étudiés.

Le dispositif est composé de 101 bacs cylindriques de 102 dm³ (93cm de profondeur et 37,5cm de diamètre). Ils sont remplis de sol prairial et contiennent des monocultures ou des mélanges. Les espèces utilisées sont les suivantes : *Dactylis glomerata* (dactyle = dg), *Festuca arundinacea* (fétuque = fa), *Poa pratensis* (poa = pp), *Trisetum flavescens*

(triseté = tf) et *Trifolium repens* (trèfle blanc = tr). Ces espèces ont été choisies car représentatives des écosystèmes prairiaux de moyenne montagne. Le trèfle, *Trifolium repens*, est la seule légumineuse de l'expérimentation, les autres espèces appartenant au groupe des graminées. Les mélanges sont composés de 2 ou 5 espèces (10 combinaisons de mélanges binaires et 1 combinaison à 5 espèces avec les mêmes espèces que précédemment). Chaque bac contient initialement 30 individus matures de moyenne montagne, en proportions égales au moment de leur plantation en automne 2012.

En comparant les résultats entre les différents niveaux de diversité spécifique, il est possible de tester l'effet de cette diversité sur la capacité de récupération de chacun des mésocosmes après un événement de sécheresse extrême. Les mélanges contenant du trèfle blanc permettront éventuellement de mettre en lumière un effet de la composition fonctionnelle. L'objectif étant d'estimer un effet sécheresse sur les communautés prairiales, chaque type de mélange et de monoculture est répliqué 3 fois par traitement (sécheresse et témoin). Au total, 81 bacs sont mis en place sur des balances, et 20 bacs supplémentaires ont été installés en traitement témoin. Les balances permettent un suivi en continu de l'évapotranspiration.

Les plantules ont été plantées à l'automne 2012 afin de donner un temps d'installation aux plantes dans les mésocosmes. Tous les bacs ont été irrigués de manière à atteindre 80% de leur capacité au champ. L'irrigation a ensuite été stoppée durant 2 mois environ (du 13 juin au 9 août 2013) sur les bacs destinés au traitement sécheresse. On a alors observé 100% de sénescence foliaire, entraînant une chute drastique de l'efficacité d'utilisation de l'eau. L'humidité du sol a été considérablement diminuée.

Des coupes à 5 cm de hauteur ont également été réalisées durant l'expérimentation avant, pendant et après la sécheresse. La biomasse aérienne a ensuite été triée par espèce, organes reproductifs, et vert/sec. Les échantillons ont ensuite été séchés à l'étuve (48h minimum à 60°) et pesés.

L'humidité du sol était mesurée en continu grâce à des sondes (ECHO-5, Decagon, USA) positionnées à 3 profondeurs (15, 30 et 50cm). L'efficacité d'utilisation de l'eau ($\text{g de matière sèche.kg}^{-1}$ d'eau transpirée) a également été évaluée comme le rapport entre la biomasse et l'évapotranspiration cumulée lors des différentes coupes, le 25/05/2013 (avant sécheresse) et le 06/10/2013 (après la sécheresse). Ces données ont été mises en relation avec les données racinaires afin de mettre en lumière une éventuelle corrélation de production entre la partie aérienne et la partie souterraine.

2.1 Expérimentation au mini-rhizotron sur les racines en profondeur

Nous avons utilisé le mini-rhizotron afin d'étudier la densité de racines en profondeur des différentes communautés par bac. Au moment de l'implantation des espèces en 2012, des tubes (diamètre 5cm, longueur 37.5cm) transparents ont été insérés horizontalement à 80 cm de profondeur dans les bacs. Avant, pendant et après le stress, une caméra mini-rhizotron (Bartztechnology, USA) a permis d'enregistrer des images tous les mois pendant les périodes de faible croissance végétative et tous les 10-12j lors des périodes de croissance. L'ensemble des images a été traité afin d'évaluer sur une surface observée constante, la longueur racinaire observée avec le logiciel WinRhizotronMF (Régent Instrument, Ca). Les données recueillies permettent donc d'évaluer la densité racinaire, en profondeur au cours du temps.

Pour les analyses, les données ont été regroupées en différentes périodes : la période avant sécheresse (du 07/05/2013 au 12/06/2013), et après la sécheresse (du 15/08/2013 au 13/12/2013). La période après sécheresse a elle-même été subdivisée en deux sous parties, la récupération immédiate du 15/08/2013 au 13/09/2013 (récupération 1) et la

récupération automnale et hivernale du 24/09/2013 au 13/12/2013 (récupération 2). Avant l'application de la sécheresse, les traitements « sec » et « témoin » ont été réunis, les conditions expérimentales étant les mêmes.

Grâce à ses données, les longueurs de racines vivantes et mortes sont mesurées à chaque session sur une surface prédéfinie et constante ; on évalue alors la densité racinaire comme la longueur de racine par unité de surface. Les données seront ensuite analysées selon les traitements (sécheresse/témoin), le type de mélange (1, 2 ou 5 espèces), les périodes définies précédemment ou les différentes espèces ou association d'espèces. La croissance journalière a été calculée entre chaque session.

2.2 Méthode « In-growth core » sur les racines de surface

Cette méthode permet de mesurer la croissance potentielle des racines de l'horizon 0-20cm au cours du temps. Pour cela, deux in-growth cores (diamètre de 3.2cm, longueur moyenne de 23.35cm, volume moyen total de 375.61cm³) par bac ont été installés le 6 Mars 2014. Le premier carottage (0-20cm) a permis de laver les racines et de mesurer leurs masses racinaires fraîches (MF) et sèches (MS) (60°C, 48h, g m⁻²). Les deux trous ont été remplis avec du sol prairial tamisé sans racine, placé dans un filet permettant le passage des racines (surface de la maille : 0.2cm²).

Après un mois d'incubation, les in-growth cores sont prélevés, les racines sont lavées, pesées, séchées (60°C, 48h) et repesées. Cette opération est répétée tous les mois. La teneur en matière sèche (root dry matter content, RDMC) est calculée par le ratio MS/MF (g g⁻¹), est un trait racinaire relié à la densité des tissus racinaires (Birouste et al. 2014).

La croissance potentielle a été calculée lors de chaque prélèvement comme la production de matière sèche par jour pour chaque bac. Les moyennes par période, traitement, type de mélange et espèces ou association d'espèces ont été utilisées pour les analyses.

Des analyses nitrates/ammonium ont été effectuées. Des échantillons de terre tamisés à 2mm de 5g ont été prélevés lors du premier carottage (13/03/2014) pour chaque bac. Ces échantillons sont ensuite mélangés à 20mL d'une solution de KCl (74g.L⁻¹) puis agités pendant 40min. Chaque échantillon est ensuite filtré. Une détection par colorimétrie est ensuite opérée afin de déterminer les quantités d'ammonium et de nitrate dans le sol de chaque mésocosme. L'azote inorganique totale (NO₃⁻ + NH₄⁺) est présenté dans ce rapport.

Les analyses statistiques ont été effectuées grâce au logiciel R. Nous avons utilisé un modèle mixte (bibliothèque nlme) avec les différents bacs comme facteurs aléatoires et les facteurs « traitement », « mélanges » et « espèces » en facteurs fixes selon les tests. Les comparaisons multiples entre espèces et type de mélange ont été réalisées grâce à la bibliothèque lsmeans, du fait d'un plan d'échantillonnage non balancé.

3. Résultats

3.1 Densité de racines en profondeur

Sur l'ensemble de la période étudiée, on observe une plus forte densité de racines dans les mélanges à cinq espèces par rapport aux monocultures en condition non stressée (p-value = 0.01) (fig 1). De plus on observe une tendance allant dans le même sens entre les mélanges binaires et à cinq espèces (p-value = 0.06). En revanche, sur l'ensemble de la phase de récupération, on ne note pas de différence, ni d'effet des mélanges sur les traitements « sécheresse ».

Un mois après réhydratation (récupération 1), la densité de racines du traitement sécheresse est inférieure de 37% (dl = 1, F-value = 19,62, p-value < 0,0001) par rapport au traitement témoin. Cependant, pendant l'automne et le début de l'hiver (récupération 2), cet écart s'est réduit bien que la moyenne soit toujours plus faible (p-value = 0,075). En effet, on observe, entre ces deux périodes, une augmentation de la densité racinaire plus importante pour le traitement sécheresse que pour le témoin, +63% vs +8%, respectivement (p-value < 0,0001) (fig1).

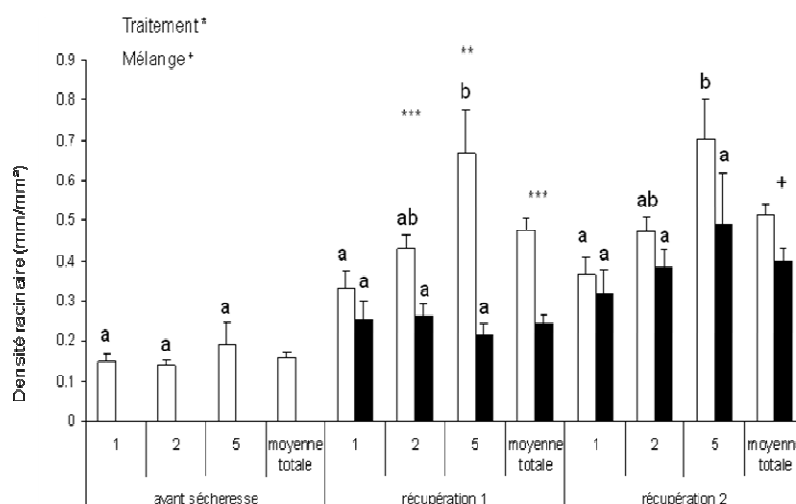


Fig 1 : Comparaison de la densité de racines profondes entre les différents types de mélanges (1, 2 ou 5 espèces par bac) mesurée avant (barres blanches) et après sécheresse (barres noires). Deux phases de récupération (après sécheresse) sont distinguées, la récupération 1 (35j après réhydratation) et la récupération 2 (92j après réhydratation). La densité racinaire est exprimée en mm de racines produites par mm². Les barres d'erreur représentent l'erreur standard. Les astérisques signalent une différence significative entre traitement par espèce au sein de chaque phase : 0,051 < P < 0,1 ; *P < 0,05 ; **P < 0,001 ; ***P < 0,0001. Les lettres (a, b) montrent, dans un même traitement et au sein de la même période, des différences significatives entre mélanges.

Dans les différents traitements, les espèces des monocultures ont des densités de racines profondes significativement différentes, quelle que soit la période considérée (dl = 4, F-value = 37.3, p-value < 0.0001) (fig 2). Le dactyle (dg) et la fétuque (fa) ont des densités supérieures à celles du poa (pp), la triseté (tf) et le trèfle (tr). Le trèfle ayant une densité supérieure à celles du poa et la triseté. On observe les mêmes patterns à chaque date, néanmoins la densité racinaire est significativement plus forte lors des deux phases de récupération par rapport à la période pré sécheresse (p-values < 0.0001), concernant les témoins.

En revanche, les patterns entre espèces dans le traitement sec diffèrent (p-values < 0.0001 comparés à l'avant sécheresse et p-value = 0.02 entre les deux périodes de récupération). Le traitement sécheresse a beaucoup impacté le trèfle dont la densité racinaire devient similaire aux valeurs de densité du poa et de la triseté. La densité de racines du trèfle est inférieure d'environ 45% pour les deux phases de récupération (p-value < 0,0001) par rapport à sa valeur témoin. On note pour le dactyle, une inversion du ratio (traitement sec/témoin) entre la première et la deuxième phase de récupération, 0.82 à 1.16, respectivement (fig 2).

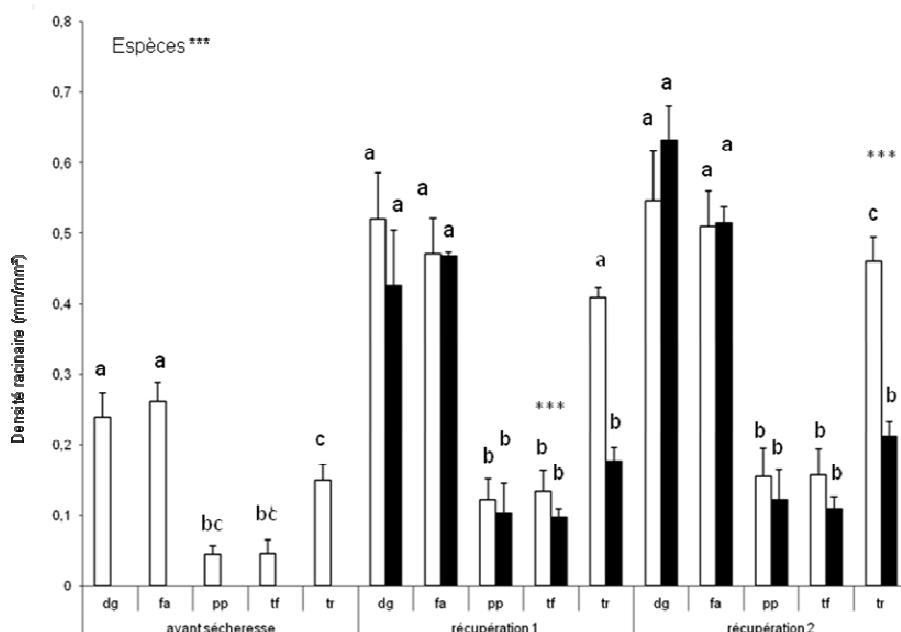
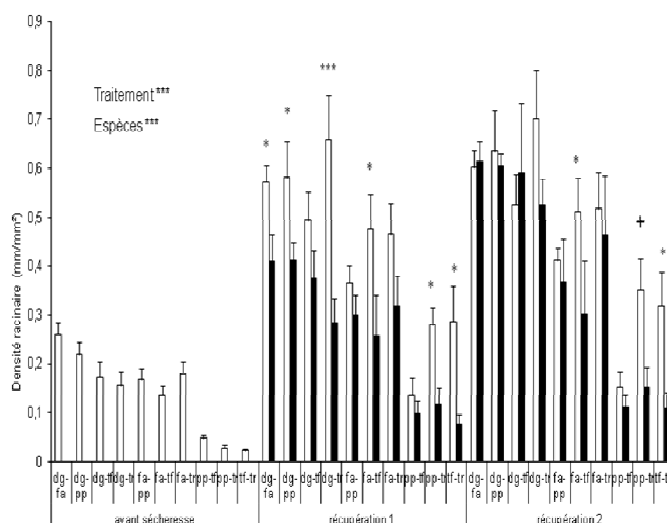


Fig 2 : Comparaison de la densité de racines profondes des monocultures (dactyle = dg, fétuque = fa, poa = pp, trisète =tf, trèfle = tr) mesurée avant (barres blanches) et après sécheresse (barres noires). Deux phases de récupération sont distinguées, la récupération 1 (35j après réhydratation) et la récupération 2 (92j après réhydratation). La densité racinaire est exprimée en mm de racines produites par mm². Les barres d'erreur représentent l'erreur standard. Les astérisques signalent une différence significative entre traitement par espèce au sein de chaque phase : 0,051<+P<0,1 ; *P<0,05 ; **P<0,001 ; ***P<0,0001. (a, b, c) montrent, dans un même traitement et dans la même période, des différences significatives entre mélanges.

Concernant les mélanges binaires non soumis au stress, sur chaque période, l'influence des espèces est significative (dl = 9, F-value = 4.5, p-value = 0.003) (fig 3). On discerne trois associations, pp-tf, pp-tr, tf-tr dont la densité racinaire est plus faible que celle des autres associations. Les mélanges avec le dactyle présentent des densités de racines les plus élevées. La sécheresse a diminué significativement la densité de racines profondes (p-value<0.0001). Cet effet est visible en récupération 1 (dl = 1, F-value = 45, p-value<0.0001) ainsi qu'en récupération 2 (dl = 1, F-value = 7.3, p-value = 0.0102). Lors de la récupération 1, les mélanges dg-fa, dg-pp, dg-tr, fa-tf, fa-tr, pp-tr et tf-tr montrent une baisse significative de la densité des racines profondes, de même pour les mélanges fa-tf et tf-tr lors de la récupération 2. Certains mélanges comme dg-fa, dg-pp, dg-tf, fa-pp et fa-tr montrent une densité de racine supérieure ou égale à celle du témoin en récupération 2 (fig 3).

Fig 3 : Comparaison de la densité de racines profondes entre les mélanges binaires (dactyle = dg, fétuque = fa, poa = pp, trisète =tf, trèfle = tr) mesurée avant (barres blanches) et après sécheresse (barres noires). Deux phases de récupération (après sécheresse) sont distinguées, la récupération 1 (35j après réhydratation) et la récupération 2 (92j après réhydratation). La densité racinaire est exprimée en mm de racines produites par mm². Les barres d'erreur représentent l'erreur standard. Les astérisques signalent une différence significative entre traitement par espèce au sein de chaque phase : 0,051<+P<0,1 ; *P<0,05 ; **P<0,001 ; ***P<0,0001.



Sur les mélanges à cinq espèces, la densité de racines profondes est 3.5 fois supérieure (p -values<0.0001) entre juin (avant sécheresse) et septembre (récupération 1) (fig 4).

L'effet traitement sécheresse est observé uniquement pendant la première phase de récupération où on observe une baisse de 68% ($dl = 1$, F -value = 16,8, p -value = 0,0149). Lors de la phase de récupération 2, la différence entre témoins et secs n'est plus que de 30% et la différence est non significative (fig 4).

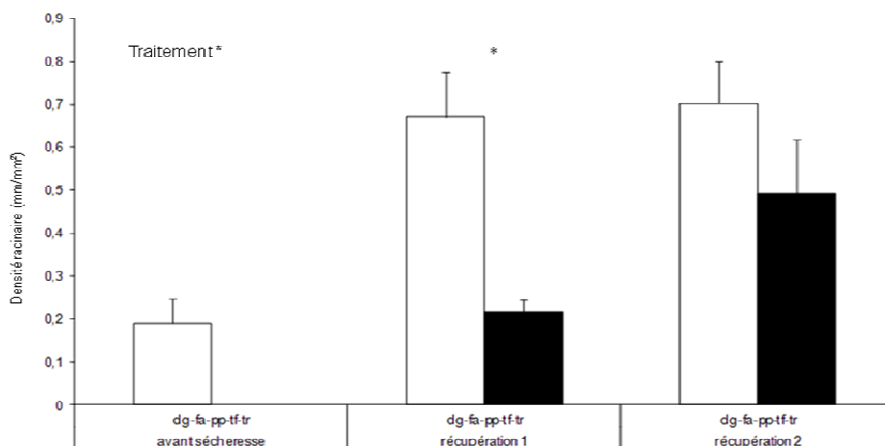


Fig 4 : Comparaison de la densité de racines profondes entre les différents types de mélanges à cinq espèces (dactyle = dg, fétuque = fa, poa = pp, trisetè = tf, trèfle = tr) mesurée avant (barres blanches) et après (barres noires) sécheresse. Deux phases de récupération (après sécheresse) sont distinguées, la récupération 1 (35j après réhydratation) et la récupération 2 (92j après réhydratation). La densité racinaire est exprimée en mm de racines produites par mm². Les barres d'erreur représentent l'erreur standard. Les astérisques signalent une différence significative entre traitement par espèce au sein de chaque phase : 0,051<+P<0,1 ; *P<0,05 ; **P<0,001 ; ***P<0,0001.

Des indices de comparaison de densités racinaires ont été calculés afin de savoir si les mélanges montrent une plus forte densité de racines par rapport à une prédiction basée sur les données des monocultures correspondantes. Globalement, on voit une sous-production des mélanges par rapport aux prédictions (valeurs négatives). Les bacs ayant subi la sécheresse montrent toutefois une sous-production plus faible que les témoins (fig 5).

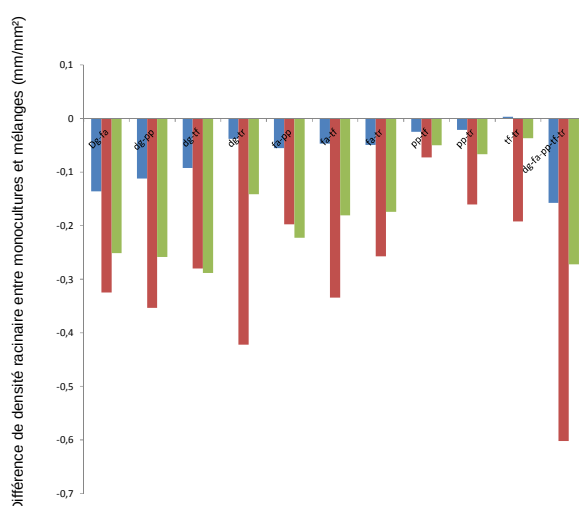


Fig 5 : comparaison de la densité de racine des mélanges entre valeurs observées et attendues. L'indice est calculé comme la différence entre la moyenne de production des monocultures concernées et la valeur réelle observée dans le mélange. Une valeur négative témoigne d'une sous production. Les barres bleues représentent la période avant sécheresse (du 07/05/2013 au 12/06/2013), les barres rouge, la récupération 1 (du 20/06/2013 au 13/09/2013) et les barres vertes, la récupération 2 (du 24/09/2013 au 13/12/2013)

3.2 Méthode « In-growth core », étude des racines superficielles

3.2.1 Humidité du sol, azote inorganique du sol et masse racinaire en surface mesurés au printemps suivant la sécheresse

Si l'on s'attarde sur la teneur en eau du sol lors du prélèvement du stock, on observe globalement une humidité du sol plus élevée dans les bacs « témoin » comparés aux bacs « sécheresse ». Les mélanges à cinq semblent malgré tout maintenir une humidité constante entre les deux traitements (fig 5). Le poids sec du stock de racine n'est pas différent entre traitement malgré quelques mélanges pour lesquels il est plus fort dans les bacs « sécheresse » (pp, tf-tr, pp-tr) ; pp-tf a lui cependant une masse racinaire plus forte dans les témoins (fig 6).

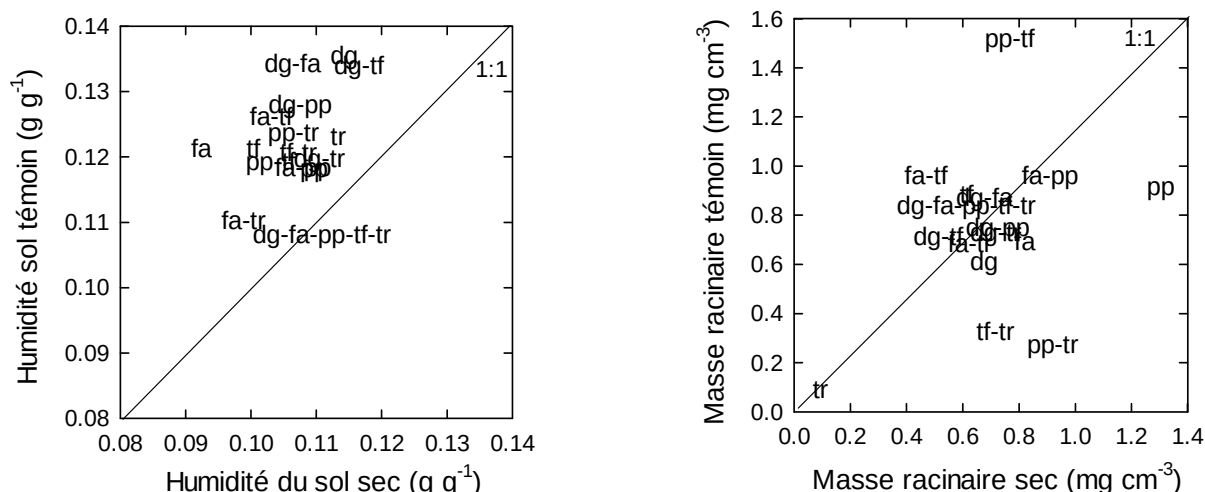


Fig 6 : Relation entre l'humidité du sol mesurée dans le sol du traitement témoin et l'humidité du sol mesurée dans le traitement sec (à gauche) et relation entre la masse racinaire mesurée en mars du traitement témoin et la masse racinaire mesurée en mars dans le traitement sec (à droite), pour les différents types de mélange. La droite représente la première bissectrice.

La teneur en N inorganique totale change selon les mélanges et le traitement. Néanmoins, la plupart des espèces évolue autour de valeurs d'azote très proches $< 0.5 \text{ gN.g}^{-1} \text{ MS rac.cm}^{-3}$. Le trèfle se détache nettement avec une faible masse racinaire pour une concentration d'azote plus importante, résultat amplifié dans les bacs « témoin » (fig 7).

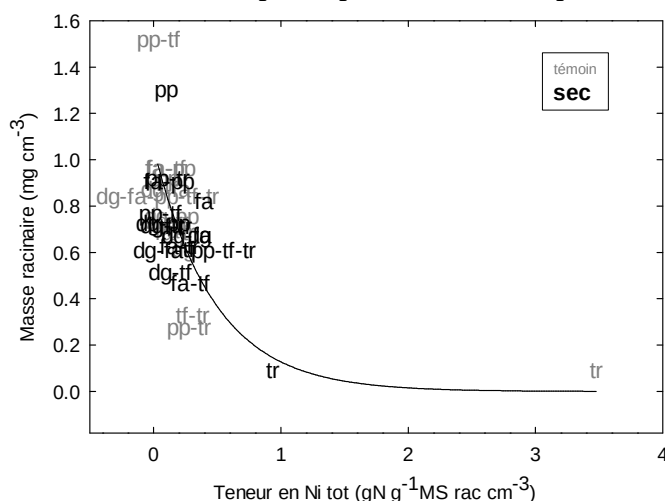


Fig 7 : Relation entre la masse racinaire (mg cm^{-3}) mesurée en mars et la teneur en Ni totale (gN g^{-1} MS rac cm^{-3}) pour les différents types de mélanges et les deux traitements témoin (gris) et sec (noir). La courbe représente un ajustement exponentiel des données, Masse racine = $1.05 \cdot \exp(-2.11 \cdot \text{Nitot})$, $R^2 = 0.54$.

3.2.2 Teneur en matière sèche des racines de surface

La teneur en matière sèche racinaire ne varie significativement qu'au 5 mai en réponse à la sécheresse ($dl = 1$, $F\text{-value} = 16.5$, $p\text{-value} = 0.0001$). Les témoins ne montrent pas de différences significatives entre mélanges. Les mésocosmes impactés par la sécheresse ont aussi sensiblement les mêmes teneurs en matière sèche quelque soit le mélange (fig 8).

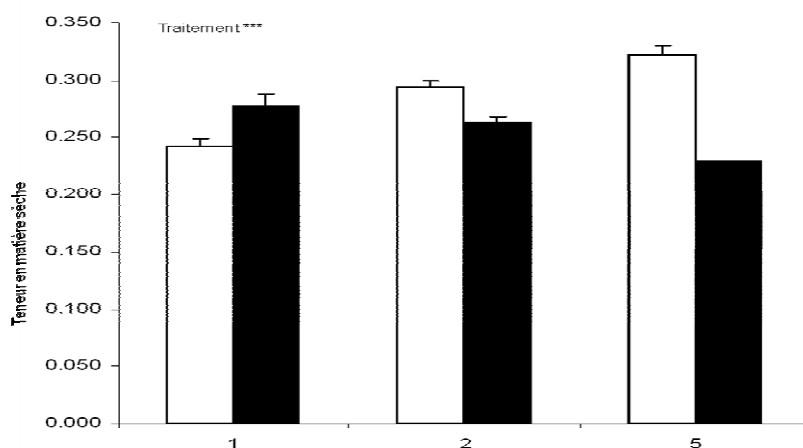


Fig 8 : Comparaison de la teneur en matière sèche des racines superficielles dans le prélèvement du 5 mai 2014. La teneur en matière sèche est calculée comme le ratio poids sec/ poids frais. Les barres blanches représentent le traitement « témoin », les noires le traitement « sécheresse ». Les barres d'erreur représentent l'erreur standard. Les astérisques signalent une différence significative entre traitement par espèce au sein de chaque phase : $0,051 < +P < 0,1$; $*P < 0,05$; $**P < 0,001$; $***P < 0,0001$.

Au sein des monocultures, les témoins ne sont pas significativement différents les uns des autres, excepté le trèfle qui diffère de toutes les autres espèces ($p\text{-values} < 0,0001$). Il n'y a plus de différence pour les traitements « sécheresse ». Les différences sont visibles au niveau des monocultures de dactyle ($p\text{-value} = 0.045$) et de trèfle ($p\text{-value} = 0.02$) (fig 9).

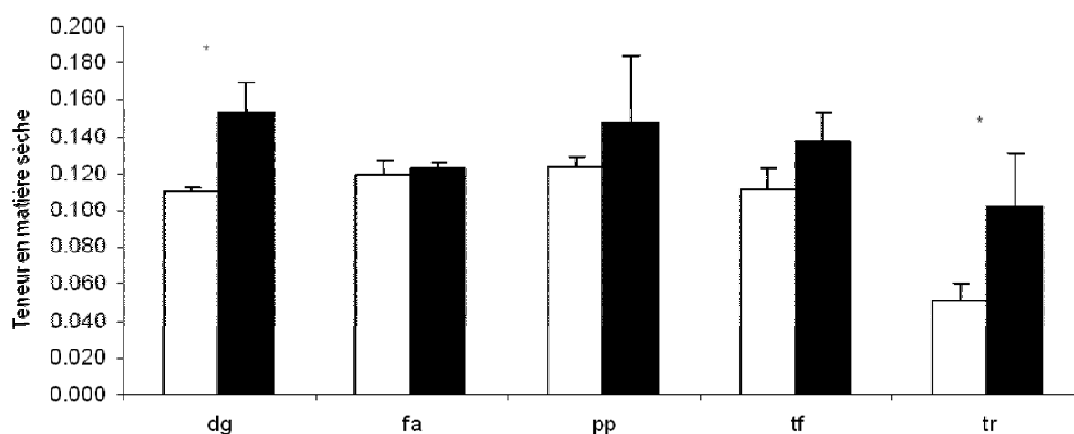


Fig 9 : Comparaison de la teneur en matière sèche des racines superficielles des monocultures dans le prélèvement du 5 mai 2014. La teneur en matière sèche est calculée comme le ratio poids sec/ poids frais. Les barres blanches représentent le traitement « témoin », les noires le traitement « sécheresse ». Les barres d'erreur représentent l'erreur standard. Les astérisques signalent une différence significative entre traitement par espèce au sein de chaque phase : $0,051 < +P < 0,1$; $*P < 0,05$; $**P < 0,001$; $***P < 0,0001$.

Dans le cas des mélanges binaires « témoin », le mélange tf-tr est celui qui se différencie le plus des autres avec des teneurs en matière sèche plus faibles ($p\text{-values} < 0.0001$). En revanche, l'effet espèce s'estompe au sein du traitement « sécheresse » et toutes les teneurs en matière sèche sont relativement semblables. Dans la mise en relation des deux traitements, les mélanges fa-pp ($p\text{-value} = 0.046$) et tf-tr ($p\text{-value} = 0.0007$) montrent des écarts importants, la teneur en matière sèche y est plus importante dans les bacs ayant subi la sécheresse que dans les témoins (fig 10).

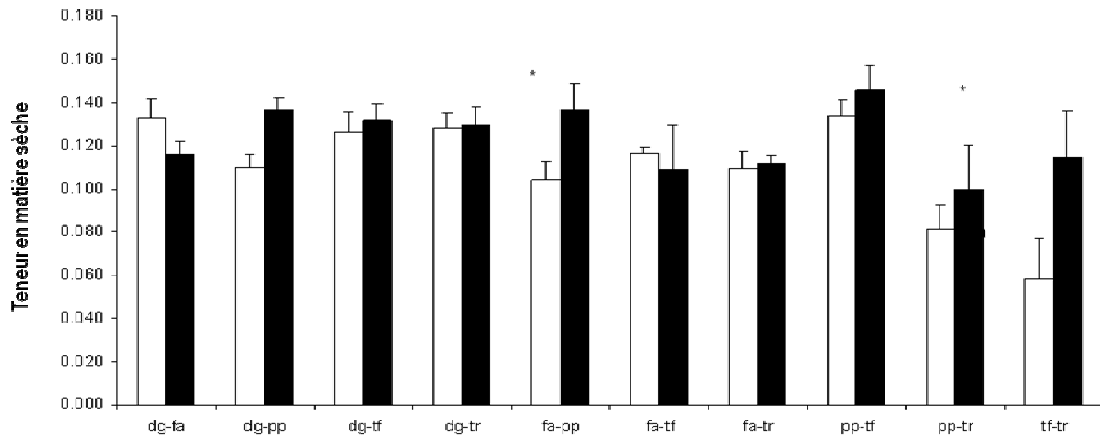


Fig 10 : Comparaison de la teneur en matière sèche des racines superficielles des mélanges binaires dans le prélèvement du 5 mai 2014. La teneur en matière sèche est calculée comme le ratio poids sec/ poids frais. Les barres blanches représentent le traitement « témoin », les noires le traitement « sécheresse ». Les barres d'erreur représentent l'erreur standard. Les astérisques signalent une différence significative entre traitement par espèce au sein de chaque phase : $0,051 < P < 0,1$; * $P < 0,05$; ** $P < 0,001$; *** $P < 0,0001$

Dans les mésocosmes à cinq espèces, le traitement n'a pas d'effet sur les mélanges et les teneurs en matière sèche sont donc semblables entre témoin et sécheresse.

3.2.3 Croissances potentielles des racines de surface

La croissance potentielle a pu être estimée lors des différents prélèvements. Dans les données sur la croissance 1 et la croissance 2, en se fixant sur les témoins, on ne décèle aucune différence significative entre mélanges. On retrouve le même résultat en ne regardant que les bacs « sécheresse ». En comparant les deux traitements, on s'aperçoit que les monocultures (p -value = 0.0145) et mélanges binaires (p -value = 0.0478) ont une plus forte croissance dans les bacs stressés que dans les témoins.

Les mélanges n'ont pas de différences significatives de croissance lors de la deuxième période entre témoins et bacs « sécheresse » (fig 11).

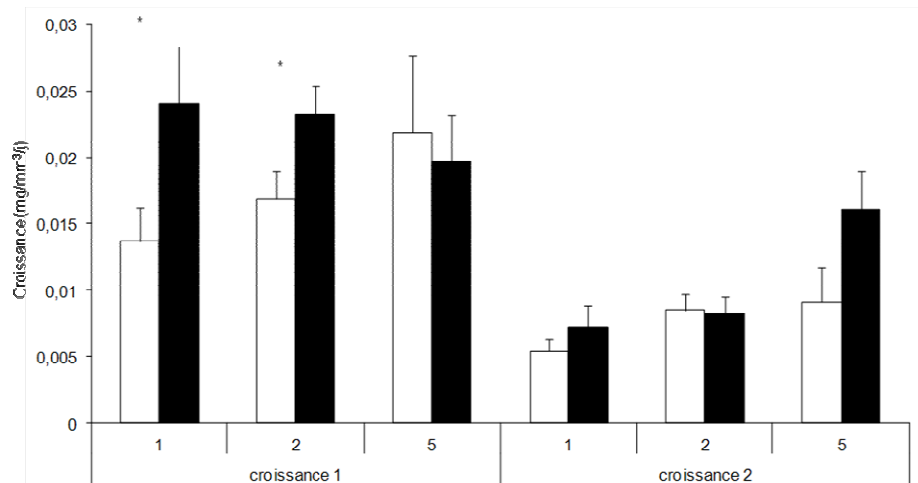


Fig 11 : Comparaison de la croissance des racines superficielles des mélanges. Les barres blanches représentent le traitement « témoin », les noires le traitement « sécheresse ». Les barres d'erreur représentent l'erreur standard. La croissance 1 correspond à la période 13/03/2014-08/04/2014 et la croissance 2 correspond à la période 08/04/2014-05/05/2014. Les astérisques signalent une différence significative entre traitement par espèce au sein de chaque phase : $0,051 < P < 0,1$; * $P < 0,05$; ** $P < 0,001$; *** $P < 0,0001$

Les monocultures témoins montrent des différences significatives entre espèces lors de la première phase de croissance ($dl = 4$, F -value = 4.1, p -value = 0.02) et la seconde phase ($dl = 4$, F -value = 6.6, p -value = 0.003) : le trèfle a

une croissance plus faible que le dactyle, la fétuque et le poa. Dans les bacs qui ont enduré un stress hydrique, on trouve un effet « espèce » en croissance 1 ($dl=4$, F-value = 19.7, p-value = 0.0001) et en croissance 2 ($dl=4$, F-value = 11.3, p-value = 0.001). Si l'on confronte les résultats des deux traitements, la croissance 1 montre une tendance à la hausse pour le dactyle (p-value = 0.07), effet beaucoup plus prononcé pour la fétuque (p-value <0.0001). En croissance 2, seul le dactyle maintient une croissance plus importante dans les bacs impactés par le stress (p-value = 0.0004) (fig 12).

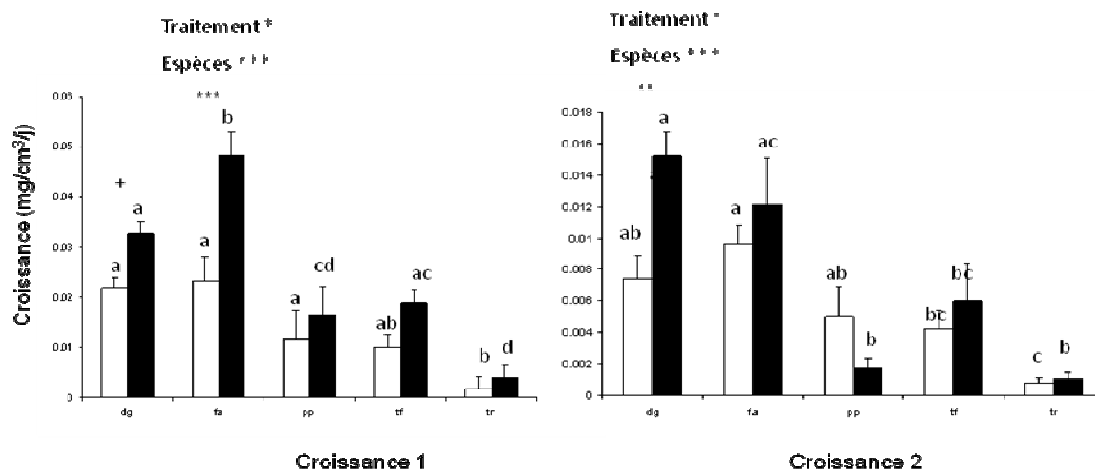


Fig 12 : Comparaison de la croissance des racines superficielles des monocultures. Les barres blanches représentent le traitement « témoin », les noires le traitement « sécheresse ». Les barres d'erreur représentent l'erreur standard. La croissance 1 correspond à la période 13/03/2014-08/04/2014 et la croissance 2 correspond à la période 08/04/2014-05/05/2014. Les astérisques signalent une différence significative entre traitement par espèce au sein de chaque phase : 0,051<+P<0,1 ; *P<0,05 ; **P<0,001 ; ***P<0,0001

Dans les mélanges binaires, les valeurs des témoins en croissance 1 témoignent d'une variabilité due aux espèces ($dl=9$, F-value = 2.9, p-value = 0.0239). Les traitements « sécheresse » donnent également un effet « espèces » ($dl=9$, F-value = 2.8, p-value = 0.027). Chaque période montre des associations d'espèces avec des valeurs de croissance significativement différentes. Après comparaison des traitements, lors de la première phase de croissance, le couple dg-tr a une plus forte croissance après une sécheresse (p-value = 0.02), le couple dg-fa irait dans le même sens (p-value = 0.09) et il semblerait que ce soit l'inverse pour le couple fa-tf (p-value = 0.08).

En deuxième période de croissance, la différence la plus nette se voit dans le couple fa-tf (p-value = 0.014) et dans une moindre mesure dans le couple dg-fa (p-value = 0.07) (fig 13).

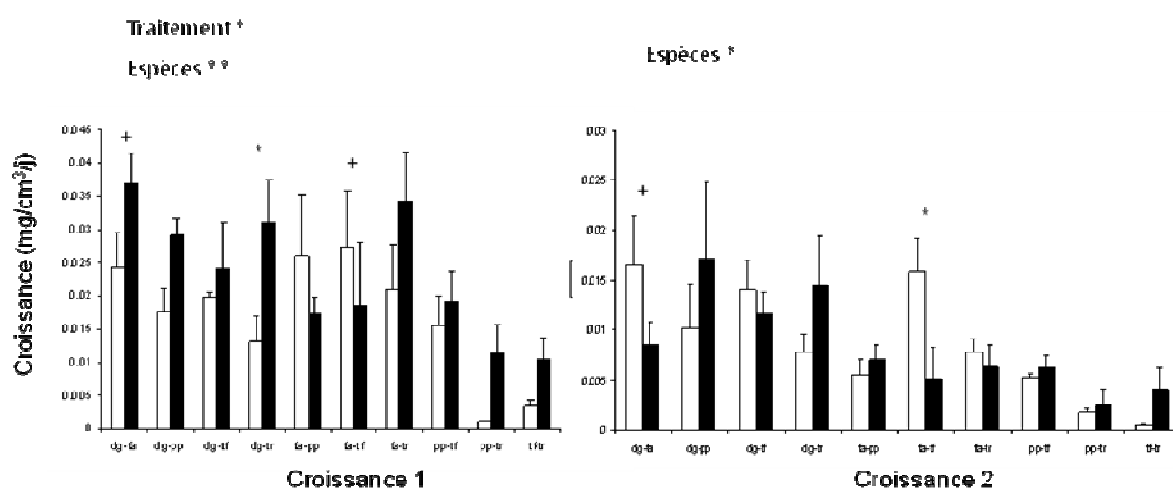


Fig 13 : Comparaison de la croissance des racines superficielles des monocultures. Les barres blanches représentent le traitement « témoin », les noires le traitement « sécheresse ». Les barres d'erreur représentent l'erreur standard. La croissance 1 correspond à la période 13/03/2014-08/04/2014 et la croissance 2 correspond à la période 08/04/2014-05/05/2014. Les astérisques signalent une différence significative entre traitement par espèce au sein de chaque phase : 0,051<+P<0,1 ; *P<0,05 ; **P<0,001 ; ***P<0,0001

Enfin, les mélanges à cinq espèces, sur toute la période de récupération étudiée (mars-mai 2014), conservent une croissance similaire entre traitement, on ne note pas de différence significative. La tendance est néanmoins à une plus forte croissance des plants touchés par la sécheresse lors de la deuxième période (p-value = 0.07) (fig 14).

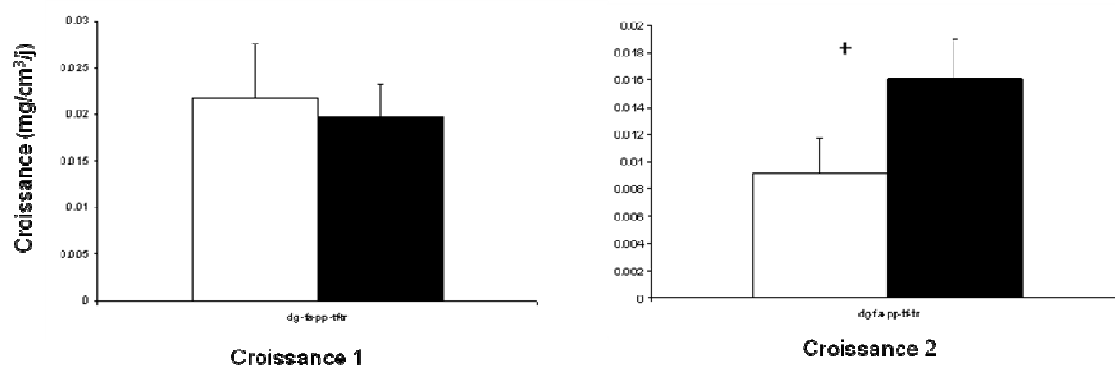


Fig 14 : Comparaison de la croissance des racines superficielles des mélanges à cinq espèces. Les barres blanches représentent le traitement «témoin», les noires le traitement «sécheresse». Les barres d'erreur représentent l'erreur standard. La croissance 1 correspond à la période 13/03/2014-08/04/2014 et la croissance 2 correspond à la période 08/04/2014-05/05/2014. Les astérisques signalent une différence significative entre traitement par espèce au sein de chaque phase : 0,051<+P<0,1 ; *P<0,05 ; **P<0,001 ; ***P<0,0001

3.2.4 Masse racinaire produite au printemps 2014

Deux prélèvements d'in-growth cores ont été réalisés. Les racines ont été pesées en poids sec puis l'analyse a été réalisée sur la somme des deux prélèvements par cm³. Les valeurs des «témoins» comme la valeur des bacs «sécheresse» ne montrent pas de différence significatives entre elles. On note une plus forte valeur de poids sec pour les bacs «sécheresse» comparés aux bacs «témoin» (dl = 1, F-value = 6.8, p-value = 0.01) mais seules les monocultures ont une différence significative (p-value = 0.023) (fig 15).

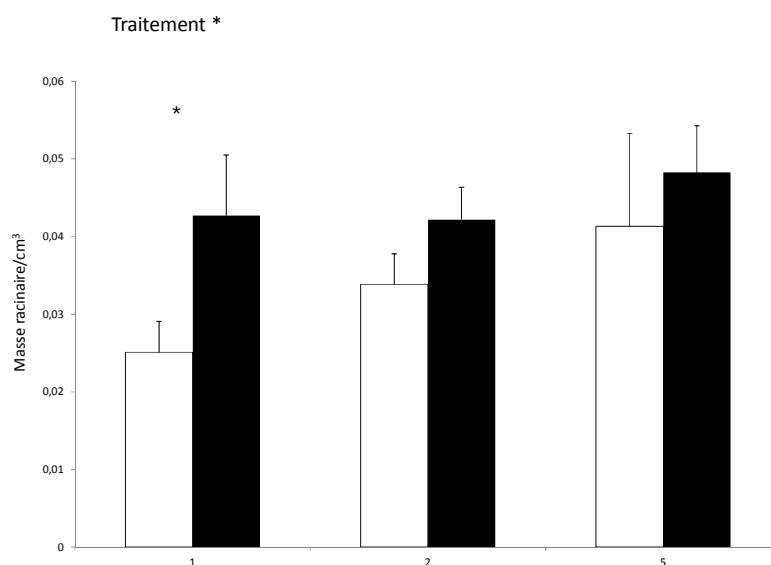


Fig 15 : Comparaison de la somme des masses de racines produites par cm³ des mélanges lors des deux prélèvements. Cela correspond aux deux périodes de croissance (du 13/03/2014 au 05/05/2014). Les barres blanches représentent le traitement «témoin», les noires le traitement «sécheresse». Les astérisques signalent une différence significative entre traitement par espèce au sein de chaque phase : 0,051<+P<0,1 ; *P<0,05 ; **P<0,001 ; ***P<0,0001

Au sein des monocultures, on a un fort effet « espèce » chez les témoins (dl = 4, F-value = 7.1, p-value = 0.002) ainsi que pour le traitement « sécheresse » (dl = 4, F-value = 29.5, p-value < 0.0001). Dans chaque traitement, le trèfle montre des masses plus faibles (p-values < 0.0001). On observe des masses plus importantes entre les deux traitements pour le dactyle (p-value = 0.004), la fétuque (p-value < 0.0001) et une tendance pour la trisète (p-value = 0.08) (fig 16).

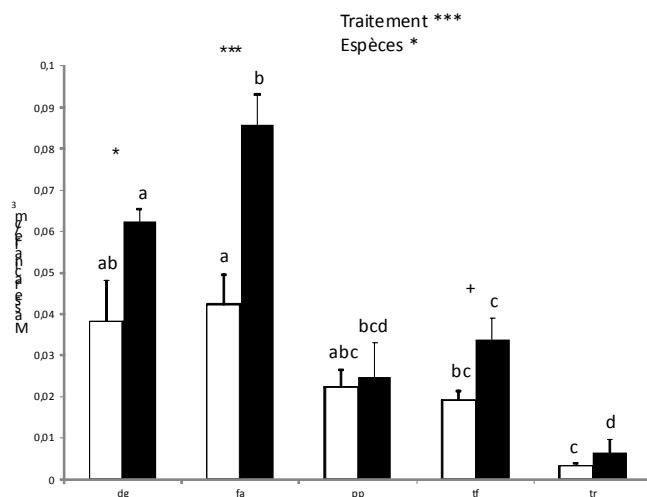
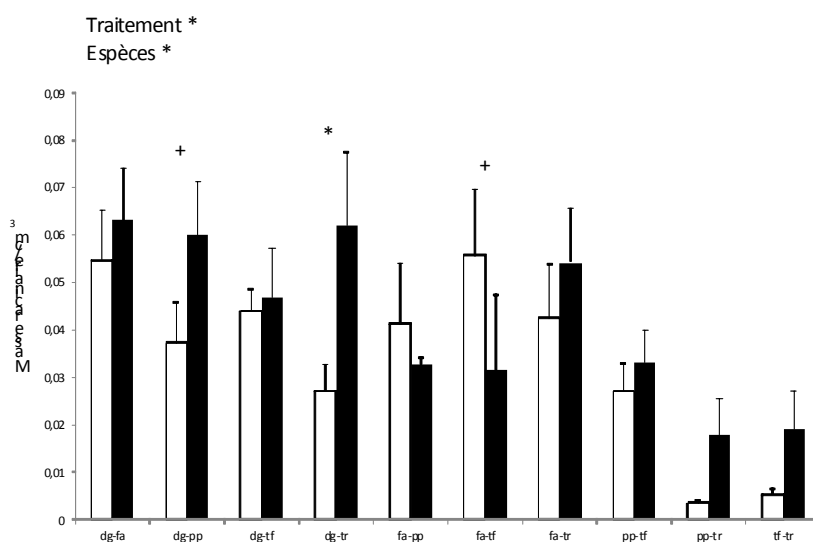


Fig 16 : Comparaison de la somme des masses de racines produites par cm³ des monocultures lors des deux prélèvements (dactyle = dg, fétuque = fa, poa = pp, trisète = tf, trèfle = tr). Cela correspond aux deux périodes de croissance (du 13/03/2014 au 05/05/2014). Les barres blanches représentent le traitement « témoin », les noires le traitement « sécheresse ». Les astérisques signalent une différence significative entre traitement par espèce au sein de chaque phase : 0,051 <+P<0,1 ; *P<0,05 ; **P<0,001 ; ***P<0,0001

De même, les témoins binaires présentent un effet « espèce » (dl = 9, F-value = 4.4, p-value = 0.003), un peu moins prononcé dans le traitement « sécheresse » (dl = 9, F-value = 2.7, p-value = 0.031). Deux mélanges montrent une tendance, une masse racinaire supérieure en traitement sec par rapport au témoin pour dg-pp (p-value = 0.09) et inférieure fa-tf (p-value = 0.08), c'est significatif pour dg-tr (p-value = 0.01), le traitement « sécheresse » présentant une plus forte masse (fig 17).

Fig 17 : Comparaison de la somme des masses de racines produites par cm³ des mélanges binaires lors des deux prélèvements (dactyle = dg, fétuque = fa, poa = pp, trisète = tf, trèfle = tr). Cela correspond aux deux périodes de croissance (du 13/03/2014 au 05/05/2014). Les barres blanches représentent le traitement « témoin », les noires le traitement « sécheresse ». Les astérisques signalent une différence significative entre traitement par espèce au sein de chaque phase : 0,051 <+P<0,1 ; *P<0,05 ; **P<0,001 ; ***P<0,0001



Dans les mélanges à cinq espèces, on ne remarque aucune différence significative entre les deux traitements.

4 Discussion

4.1 Les systèmes racinaires dans les associations non stressées

La communauté prairiale est caractérisée par la diversité spécifique qui la compose. Cette étude souligne les différentes caractéristiques de chaque espèce, notamment quand il n'y a pas eu de stress hydrique. Le dactyle, la fétuque et le trèfle, montrent une densité de racines en profondeur plus élevée que le poa et la triseté, ces différences sont essentiellement liées à la taille des plantes, ce qui concorde avec les analyses d'autres travaux (Kutschera et al. 1982, Zwicke 2013, Fort 2014). La stratégie d'utilisation des ressources profondes comme l'eau est donc différente selon les espèces en présence. Cette différence n'est pas visible en surface, excepté pour le trèfle qui n'a qu'une faible masse racinaire dans cet horizon, c'est la zone la plus riche en nutriments et on y trouve donc la plus forte densité de racines. La compétition y est plus intense. Dans le cas du trèfle blanc, il y a une nette différenciation entre les racines de surface qui ont une faible masse et une densité élevée des racines profondes. L'association symbiotique avec *Rhizobium* le rend moins dépendant de l'azote minéral du sol et peut investir plus de carbone en profondeur. Cette stratégie ne peut pas être mise en place par les graminées qui toutes ont des densités élevées de racines de surface (Poorter et al. 2011).

La variabilité interspécifique s'explique par la capacité des plantes à pouvoir développer des racines en profondeur ou non car toutes les graminées présentent une masse de racines superficielles similaires. Le trèfle, seule légumineuse présente une masse moindre en surface. L'humidité du sol restant relativement constante au cours du temps en profondeur (données sondes, non retranscrites), ce potentiel de ressource hydrique serait donc inaccessible même lorsque la ressource en eau devient limitante en surface pour certaines espèces.

Dans le cas d'association d'espèces, ce qui est le cas le plus courant dans les prairies permanentes en milieu tempéré, l'« insurance hypothesis » (Yachi et Loreau, 1999) prédirait une meilleure production qu'en monoculture. Nous avons bien mis en évidence dans ce travail une augmentation de la densité de racines profondes dans les mélanges les plus riches en espèces. Ceci a pour conséquence d'augmenter l'efficacité d'utilisation des ressources via des processus de complémentarité. Ce résultat confirme l'hypothèse émise par Hernandez et Picon-Cochard (2014) qui ont observé une baisse de l'humidité du sol à 50 cm pour les mélanges les plus diversifiés. Toutefois, les changements de proportion observés, peut s'expliquer aussi par la présence d'espèces dominantes comme le dactyle (annexe A).

En conditions optimales, la présence d'une légumineuse ne semble pas modifier le système racinaire des autres espèces. Tous les mélanges, en présence ou non de trèfle, témoignent d'une sous production par rapport aux estimations déduites des monocultures. On ne peut cependant pas conclure sur l'efficacité ou non d'un mélange graminée-légumineuse, car la présence du trèfle dans ces mésocosmes a été considérablement réduite voire a disparu du fait de la dominance des autres espèces (annexe A).

4.2 Conséquences d'une sécheresse édaphique sévère

La sécheresse induit d'abord un arrêt de la croissance des racines (Franck, 2007), puis si le stress perdure longtemps, une mortalité des racines peut être observée (Zwicke, 2013). Dans notre étude, nous avons suivi la densité des racines profondes (80cm) avant et après la sécheresse. Nous avons observé une récupération lente des racines en profondeur, puisque la densité était plus faible dans le traitement sécheresse lors de la première phase de récupération lorsqu'environ 31% du couvert était sénescant, malgré la réhydratation depuis environ 1 mois. L'arrière effet de la sécheresse est plus important dans les mélanges qu'en monoculture à court terme. Pour la deuxième phase de récupération, on a observé une récupération quasi complète ce qui est cohérent avec l'absence de sénescence des couverts pour cette période. L'humidité du sol en profondeur (50cm) augmente également entre la récupération 1 et la récupération 2, permettant d'accélérer la récupération grâce à une ressource plus importante. Lors de la récupération 2, la densité racinaire retrouve, dans les mélanges les valeurs des témoins, voir les dépassent. Cela met en évidence une

plasticité racinaire pour améliorer l'acquisition de l'eau liée à une augmentation des besoins hydriques des plantes (on assiste à une augmentation de la transpiration, données non retranscrites). Certains mélanges en sont néanmoins incapables à cette échelle de temps (pp-tf, pp-tr, tf-tr). La récupération des racines profondes se mettrait donc en place après un temps de latence. Ceci suggère aussi des différences de récupération pour les tissus aériens en termes de croissance et de transpiration. Ce temps de latence est plus long pour certains couples, une compétition plus intense pouvant être un frein à une récupération rapide du fait d'espèces ne développant pas de racines profondes. Elle peut aussi dépendre du pourcentage de sénescence aérien qui diffère selon les bacs. La présence du trèfle aurait dû, dans ce cas, compenser cette différence. Les données aériennes montrent que les proportions initiales des espèces ne sont plus respectées (annexe A), le poa et la trisète sont deux espèces qui dominent les bacs où elles se trouvent après sécheresse. Comme ces deux espèces ont un enracinement superficiel, cela met en évidence que l'enracinement profond n'est pas suffisant pour expliquer une bonne récupération. Les racines de surface sont très efficaces pour la prospection de nutriments, d'eau. La présence de rhizome est également un avantage. La structure aérienne peut favoriser l'absorption de lumière. L'ensemble de ces éléments permet une capture rapide des ressources et peut expliquer l'efficacité de la récupération.

En surface presque un an après le début de la sécheresse, la masse racinaire est équivalente aux témoins notamment dans les mélanges. Le début du printemps (croissance 1) montre une croissance plus importante qu'en fin de printemps (croissance 2). Ceci peut s'expliquer par une différence de phénologie entre la partie aérienne et racinaire, les plantes investissant dans un second temps dans l'aérien, car les données météorologiques sont les mêmes pour les deux périodes. Les mélanges ont une meilleure capacité de récupération en surface et malgré le stress hydrique la récupération s'opère au niveau superficiel, plutôt qu'en profondeur (Mommers et al. 2010). Nous observons malgré tout dans notre étude, une récupération des racines profondes ainsi que dans la zone proche de la surface. L'ensemble des espèces et mélanges récupèrent au niveau des racines superficielles, elles sont plus à même de trouver, eau et nutriments en surface, une fois le stress terminé plutôt qu'en profondeur où l'investissement énergétique est important.

Le trèfle nécessite de grandes quantités d'azote comparé aux autres espèces et sa capacité fixatrice d'azote atmosphérique est un atout dans sa croissance de racines superficielles malgré le coût énergétique de la symbiose. Il n'est pas dépendant de l'azote minéral du sol et peut faire abstraction d'une éventuelle compétition concernant ce facteur. La capacité de colonisation du milieu après un stress est donc un paramètre extrêmement influent sur la production racinaire et la production aérienne. Si la disponibilité en ressources devient trop faible, on peut assister à de l'exclusion compétitive. Dans notre étude, les mélanges à cinq espèces sont devenus des mélanges à trois ou quatre espèces après la sécheresse par exclusion du trèfle et de la fétuque (Hernandez et Picon-Cochard 2014). Les couples uniquement composés d'espèces ne produisant pas de racines profondes montrent également une densité de racine plus faible dans cette strate comparée aux autres couples. Il n'a pas été possible de discerner à quelles espèces appartenaient les racines visibles mais on peut y voir peut-être un manque de plasticité racinaire permettant d'atteindre les couches profondes du sol.

Le dactyle prend très souvent le dessus sur les autres espèces, la trisète a également de bonne capacité de colonisation. Ces espèces sont majoritairement responsables des changements de proportions (annexe A) au sein des bacs allant jusqu'à éliminer d'autres espèces initialement présentes. Le stress hydrique déclenche une réduction drastique du couvert, éliminant toute compétition pour la lumière. Selon la résistance des plantes au niveau racinaire et les capacités de repousse après un stress, certaines espèces vont « envahir » le milieu au détriment des autres. Les espèces les plus compétitrices se développent plus rapidement mais la diversité est alors réduite. Le trèfle est très vite éliminé et devient parfois inexistant. Son avantage quant à la fixation d'azote est alors perdu et ne profite plus aux graminées associées car il est sensible à l'ombrage induit par les autres espèces.

Les mélanges présentent une sous production par rapport aux prédictions mais les bacs qui ont enduré la sécheresse récupèrent rapidement et de manière efficace. La sous-production observée est plus faible que pour les témoins. Ces résultats sont différents de ceux rapportés par Mueller et al. 2013, qui sans stress hydrique, montrent une sur-production de racines profondes dans les mélanges, néanmoins, la tendance à l'augmentation de cette densité de racine en profondeur est la même dans les deux études. Cela soulignerait une meilleure utilisation de l'eau afin de compenser la sénescence totale observée dans ces bacs lors de la sécheresse.

La récupération peut donc se faire via l'utilisation de ressources profondes ou en augmentant le potentiel d'absorption au niveau des racines superficielles. Néanmoins, les métabolites présents dans les plantes sont également des paramètres importants pour la récupération: le saccharose et les fructanes permettraient notamment de maintenir les membranes cellulaires intactes et de limiter ainsi la déshydratation des tissus vivants. Une bonne acquisition des ressources au printemps associée à une masse racinaire élevée ainsi qu'un stress hydrique limité seraient deux arguments de taille pour engendrer une récupération efficace après un stress (Zwicke, 2013)

L'ensemble de ces résultats suggère une meilleure récupération racinaire après un stress sévère quand la diversité interspécifique augmente. La densité racinaire profonde ainsi que la masse de racines superficielles augmentent lors de la récupération. La complémentarité de niche peut alors être un avantage permettant le développement de chaque espèce quand le milieu le permet (Dimitrakopoulos et Schmid, 2004) contrairement à Cahill (2003) qui a proposé, que la compétition soit indépendante de la diversité. Le fait de parfois dépasser les valeurs témoins témoignerait d'un arrière effet de la sécheresse entraînant cette sur production des plantes. Cette surproduction dans les mélanges les plus riches peut être liée à la réaction d'une seule espèce comme le dactyle (annexe A), peut être plus compétitrice (Grime, 1979). Mommer et al (2010) trouvent le même type de réponse avec *Anthoxanthum odoratum*. La plasticité racinaire est mise à contribution afin de garantir un approvisionnement en eau. L'abondance soudaine de ressource peut aussi stimuler la croissance et la production racinaire. Cette récupération plus efficace quand la diversité est forte, peut être le fruit d'un effet tampon de cette diversité pendant la sécheresse. En effet, la teneur en eau du sol diminue fortement en profondeur dans les mélanges indiquant des racines profondes actives (Hernandez et Picon-Cochard 2014). On peut y voir une meilleure résistance de ces communautés, maintenant l'état du système racinaire de manière à récupérer plus efficacement à la fin du stress d'autant que la teneur en azote n'est pas affectée par l'interaction mélange x sécheresse et n'influe donc pas sur la réponse des communautés.

La récupération des prairies se fait à deux niveaux, au niveau racinaire et aérien. La phénologie serait échelonnée dans le temps, les plantes ont besoin de carbone pour créer de la matière organique, capté par le système aérien mais également d'eau et de nutriments, puisés grâce aux racines. Les organes de réserve sont également important, le poa et la triseté possède respectivement des stolons et rhizomes ce qui leur permet une bonne récupération malgré l'absence de racine profonde. La fétuque n'a pas d'organe de réserve et malgré des racines profondes, récupère moins bien après un stress hydrique. Le dactyle est aussi dépourvu d'organe de réserve mais accumule de nombreux métabolite évitant la déshydratation. Les racines profondes seraient un atout dans le cas où l'eau en surface se raréfie mais leur importance est moindre quand le sol est réhydraté ce qui justifie la récupération des espèces sans enracinement profond. La distinction de niches verticale et horizontale dans les écosystèmes prairiaux est justifiée et semble être un facteur permettant aux communautés de récupérer. Les racines superficielles sont plus efficaces que les racines profondes.

5. Conclusion

Cette étude a permis de mettre en évidence des stratégies différentes entre chaque espèce. Certaines sont capables de développer des racines en profondeur alors que d'autres se limitent aux strates superficielles du sol. Les racines profondes donnent accès à une ressource en eau relativement constante mais nécessitent un investissement de la plante pour mettre en place ces tissus. Le développement de racines superficielles reste toutefois un caractère partagé par l'ensemble des graminées étudiées, seul le trèfle investit très peu cette zone du sol. On peut voir qu'en phase de récupération les stratégies ne sont pas bouleversées mais beaucoup d'espèces montrent une plasticité racinaire permettant d'augmenter la densité racinaire profonde et/ou la masse superficielle.

Plus la diversité est forte, plus la récupération est efficace dans la partie souterraine, on atteint parfois des performances supérieures aux témoins. On ne peut pas encore parler de résilience. Une étude sur plusieurs années serait nécessaire au regard des effets rémanents d'une sécheresse (Haddad et al. 2002). La complémentarité de niche verticale et horizontale entre espèces puisant l'eau en profondeur ou en surface peut être un facteur justifiant cette efficacité. Cependant, la diversité a varié au cours de l'expérience et la récupération peut alors être le fruit d'un sur développement des espèces les plus compétitrices.

Le trèfle, malgré sa capacité à fixer l'azote, ne semble pas exacerber les capacités de récupération des mélanges auxquels il appartient. Cependant, il a été victime de sa faible capacité de colonisation et a, peu à peu, été remplacé dans les mésocosmes. Le dactyle quant à lui, a pris le dessus dans de nombreux bacs. Il est alors difficile d'estimer dans ces conditions un mélange plus pertinent qu'un autre en vue du changement climatique. L'étude souligne cependant l'importance de l'enracinement profond et de la capacité des plantes à coloniser le milieu. Une augmentation de la densité de racines profondes pourrait aussi dynamiser l'activité microbienne profonde et induire une limitation du stock de carbone dans le sol.

L'appauvrissement des sols, le réchauffement climatique amènent à repenser l'agriculture et envisager des solutions durables, notamment pour les prairies, afin de maintenir une production fourragère de qualité, un pool de carbone non négligeable et une biodiversité conséquente. L'association de culture et la diversité favorisent la récupération et vont dans le sens d'une amélioration des techniques agroécologiques pour faire face au changement global.

6. Remerciements

Je tiens à remercier particulièrement certaines personnes qui m'ont permis d'effectuer ce stage et d'y prendre plaisir. Tout d'abord je remercie Mme Catherine PICON COCHARD, mon maître de stage, pour m'avoir accepté en tant que stagiaire, m'avoir aidé, expliqué, avoir pris du temps pour moi pendant ce stage.

Un grand merci également à Melle Pauline HERNANDEZ, doctorante à l'INRA UREP, qui m'a accepté pour que j'effectue certaines expérimentations de sa thèse, dans le cadre de mon stage. Là encore merci pour le temps qui m'a été consacré, les conseils et l'aide apportée pendant les expérimentations, coupes, lavages, « séances photos »... . Le travail est beaucoup plus agréable quand il est fait à plusieurs.

Je remercie également Julien POTTIER pour son soutien, son aide salubre et sa pédagogie lors de l'analyse des résultats.

Je n'oublie pas tout le personnel de l'UREP, les scientifiques, les techniciens, l'administration, tous très sympathiques et avec qui j'ai passé de bons moments. Ils ont su se rendre disponible, répondre à mes questions et m'aider quand j'en avais besoin. Je mets une mention toute particulière à mon groupe de travail RPS qui, je l'espère réussira à mettre une boule à facettes dans la salle café...

Enfin, hors INRA je remercie mes exceptionnels colocataires pour ces 6 mois fantastiques en pays Arverne, avec qui j'ai pu partager de très bons moments, découvrir plein de choses et couper de la diversité fonctionnelle ou de la complémentarité de niche ! Le groupe des Incroyables Comestibles de Clermont Ferrand mérite aussi que je les remercie pour ces moments de détente, à semer, arroser, faire des pancartes, discuter.

7. Références

Amiaud B, Carrère P (2012) La multifonctionnalité de la prairie pour la fourniture de services écosystémiques. *Fourrages*, The French Journal on Grasslands and Forages, 211, 229–238.

Amone, J. A. et al. A climatically extreme year has large impacts on C4 species in tallgrass prairie ecosystems but only minor effects on species richness and other plant functional groups: Effects of a climatically extreme year on tallgrass prairie. *Journal of Ecology* 99, 678–688 (2011).

Birouste M, Zamora-Ledesma E, Bossard C, Pérez-Ramos I, Roumet C, Measurement of fine root tissue density: a comparison of three methods reveals the potential of root dry matter content, *Plant and Soil*, January 2014, Volume 374, Issue 1-2

Cahill, J. F. Neighbourhood-scale diversity, composition and root crowding do not alter competition during drought in a native grassland. *Ecology Letters* 6, 599–603 (2003).

Chaves, M. M. Mechanisms underlying plant resilience to water deficits: prospects for water-saving agriculture. *Journal of Experimental Botany* 55, 2365–2384 (2004).

- Dimitrakopoulos, P. G. & Schmid, B. Biodiversity effects increase linearly with biotope space: Diversity effects increase with biotope space. *Ecology Letters* 7, 574–583 (2004).
- Dong, X., Patton, J., Wang, G., Nyren, P. & Peterson, P. Effect of drought on biomass allocation in two invasive and two native grass species dominating the mixed-grass prairie. *Grass and Forage Science* 69, 160–166 (2014).
- FAO report 2005
- Felten S von, Schmid B (2008) Complementarity among species in horizontal versus vertical rooting space. *Journal of Plant Ecology*, 1, 33–41.
- Fiala, K. et al. Interannual Variation in Root Production in Grasslands Affected by Artificially Modified Amount of Rainfall, *The ScientificWorld Journal* Volume 2012, Article ID 805298
- Fort, Stratégies d'acquisition des ressources des plantes prairiales sous contraintes hydrique et minérale - Rôle du système racinaire dans la réponse aux facteurs structurant les communautés, 2013
- Frank, D. A. Drought effects on above- and belowground production of a grazed temperate grassland ecosystem. *Oecologia* 152, 131–139 (2006).
- Gastine A, Scheder-Lorenzen M, Leadley PW, No consistent effects of plant diversity on root biomass, soil biota and soil abiotic conditions in temperate grassland communities, *Applied Soil Ecology* Volume 24, Issue 1, September 2003.
- Gilgen, A. K. & Buchmann, N. Response of temperate grasslands at different altitudes to simulated summer drought differed but scaled with annual precipitation. *Biogeosciences Discussions* 6, 5217–5250 (2009).
- Gilgen, A. K., Signarbieux, C., Feller, U. & Buchmann, N. Competitive advantage of *Rumex obtusifolius* L. might increase in intensively managed temperate grasslands under drier climate. *Agriculture, Ecosystems & Environment* 135, 15–23 (2010).
- Grime JP, *Plant Strategies and Vegetation Processes*. Wiley. (1979) ISBN 0-471-99692-0
- Haddad, N. M., Tilman, D. & Knops, J. M. Long-term oscillations in grassland productivity induced by drought. *Ecology Letters* 5, 110–120 (2002).
- Hernandez P and Picon-Cochard C, Effects of extreme drought on grasslands, Evaluation of the buffering effect of plant diversity using an experimental approach, accepté, 2014
- Holling C (1973) Resilience and stability of ecological systems. *Annual review of ecology and systematics*, 4, 1–23.
- IPCC report 2012
- Jentsch A, Kreyling J, Elmer M, et al. (2011) Climate extremes initiate ecosystem-regulating functions while maintaining productivity. *Journal of Ecology*, 99, 689–702
- Kirwan, L. et al. Evenness drives consistent diversity effects in intensive grassland systems across 28 European sites. *Journal of Ecology* 95, 530–539 (2007).
- Knapp, A. K. Variation Among Biomes in Temporal Dynamics of Aboveground Primary Production. *Science* 291, 481–484 (2001).
- Kutschera et Lichtenegger, E, *Wurzelatlas mitteleuropäischer Gruenlandpflanzen*, Bd. 1: Monocotyledoneae, Fischer, 1982-1992
- Loreau, M. Linking biodiversity and ecosystems: towards a unifying ecological theory. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences* 365, 49–60 (2010).
- Ludlow MM (1989) Strategies of response to water stress. In: *Structural and functional responses to environmental stresses* (eds: Kreeb K, Richter H, Hinckley T), pp269–281. SPB Academic Publishers, The Hague, The Netherlands.
- Michalet, R. et al. Do biotic interactions shape both sides of the humped-back model of species richness in plant communities? *Ecology Letters* 9, 767–773 (2006).

- Mommer, L., Van Ruijven J, Caluwe H, Smit-Tiekstra AE, Wagemaker CAM, Ouborg NJ, Bögemann GM, Van der Weerden GM, Berendse F, Kroon H, Unveiling below-ground species abundance in a biodiversity experiment: a test of vertical niche differentiation among grassland species: Below-ground species distributions in a biodiversity experiment. *Journal of Ecology* 98, 1117–1127 (2010).
- Mueller KE, Tilman D, Fomara DA, Hobbie SE, Root depth distribution and the diversity-productivity relationship in a long-term grassland experiment, *Ecology*, 94(4), 2013
- Padilla, F. M. et al. Root plasticity maintains growth of temperate grassland species under pulsed water supply. *Plant and Soil* 369, 377–386 (2013).
- Pfisterer, A. B. & Schmid, B. Diversity-dependent production can decrease the stability of ecosystem functioning. *Nature* 416, 84–86 (2002).
- Picon-Cochard, C. et al. Effect of species, root branching order and season on the root traits of 13 perennial grass species. *Plant and Soil* 353, 47–57 (2011).
- Pilon, R. et al. Grassland root demography responses to multiple climate change drivers depend on root morphology. *Plant and Soil* 364, 395–408 (2012).
- Pimm SL (1984) The complexity and stability of ecosystems. *Nature*, 307, 321–326.
- Poorter, H., Niklas, K.J., Reich, P.B., Oleksyn, J., Poot, P., & Mommer, L. (2011) Biomass allocation to leaves, stems and roots: meta-analyses of interspecific variation and environmental control. *New Phytologist*, doi: 10.1111/j.1469-8137.2011.03952.x
- R Development Core Team, 2009. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria.
- Smith, M. D. The ecological role of climate extremes: current understanding and future prospects: Ecological role of climate extremes. *Journal of Ecology* 99, 651–655 (2011).
- Tilman, D. Diversity and Productivity in a Long-Term Grassland Experiment. *Science* 294, 843–845 (2001).
- Van Ruijven, J. & Berendse, F. Diversity enhances community recovery, but not resistance, after drought: Diversity promotes community recovery. *Journal of Ecology* 98, 81–86 (2010).
- Vogel, A., Scherer-Lorenzen, M. & Weigelt, A. Grassland Resistance and Resilience after Drought Depends on Management Intensity and Species Richness. *PLoS ONE* 7, e36992 (2012).
- Weißhuhn, K., Auge, H. & Prati, D. Geographic variation in the response to drought in nine grassland species. *Basic and Applied Ecology* 12, 21–28 (2011).
- Yachi, S. & Loreau, M. Biodiversity and ecosystem productivity in a fluctuating environment: the insurance hypothesis. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 96, 1463–1468 (1999).
- Zwicke, M. et al. Lasting effects of climate disturbance on perennial grassland above-ground biomass production under two cutting frequencies. *Global Change Biology* n/a–n/a (2013). doi:10.1111/gcb.12317
- Zwicke, Impacts d’une canicule sécheresse sur le fonctionnement et la structure des communautés végétales de l’écosystème prairial, 2013

ANNEXE A

Tableau récapitulatif des proportions de chaque espèce observée dans chaque bac. La proportion avant sécheresse a été calculée à partir d'une coupe effectuée le 21/05/2013, celle après sécheresse à partir de la coupe du 06/10/2013. Dactyle = dg, fétuque = fa, poa = pp, trisète =tf, trèfle =tr.

bac	type culture	espèces	Proportions avant sécheresse					Proportions après sécheresse				
			dg	fa	pp	tf	tr	dg	fa	pp	tf	tr
1	2	fa-tr	0,00	0,97	0,00	0,00	0,03	0,00	0,81	0,00	0,00	0,19
2	2	dg-fa	0,50	0,50	0,00	0,00	0,00	0,78	0,22	0,00	0,00	0,00
3	2	dg-tf	0,81	0,00	0,00	0,19	0,00	0,26	0,00	0,00	0,74	0,00
4	1	tf	0,00	0,00	0,00	1,00	0,00	0,00	0,00	0,00	1,00	0,00
5	2	tf-tr	0,00	0,00	0,00	0,97	0,03	0,00	0,00	0,00	0,77	0,23
6	2	fa-tr	0,00	0,98	0,00	0,00	0,02	0,00	0,78	0,00	0,00	0,22
7	2	pp-tf	0,00	0,00	0,15	0,85	0,00	0,00	0,00	0,11	0,89	0,00
8	1	dg	1,00	0,00	0,00	0,00	0,00	1,00	0,00	0,00	0,00	0,00
9	1	tf	0,00	0,00	0,00	1,00	0,00	0,00	0,00	0,00	1,00	0,00
10	1	tr	0,00	0,00	0,00	0,00	1,00	0,00	0,00	0,00	0,00	1,00
11	1	tr	0,00	0,00	0,00	0,00	1,00	0,00	0,00	0,00	0,00	1,00
12	2	dg-tr	0,96	0,00	0,00	0,00	0,04	0,49	0,00	0,00	0,00	0,51
13	2	dg-tf	0,40	0,00	0,00	0,60	0,00	0,86	0,00	0,00	0,14	0,00
14	2	pp-tf	0,00	0,00	0,20	0,80	0,00	0,00	0,00	0,14	0,86	0,00
15	1	dg	1,00	0,00	0,00	0,00	0,00	1,00	0,00	0,00	0,00	0,00
16	5	dg-fa-pp-tf-tr	0,32	0,29	0,06	0,30	0,03	0,47	0,25	0,01	0,07	0,21
17	2	fa-pp	0,00	0,83	0,17	0,00	0,00	0,00	0,96	0,04	0,00	0,00
18	2	tf-tr	0,00	0,00	0,00	0,98	0,02	0,00	0,00	0,00	0,51	0,49
19	2	dg-tr	0,98	0,00	0,00	0,00	0,02	0,97	0,00	0,00	0,00	0,03
20	2	pp-tr	0,00	0,00	0,94	0,00	0,06	0,00	0,00	0,10	0,00	0,90
21	1	fa	0,00	1,00	0,00	0,00	0,00	0,00	1,00	0,00	0,00	0,00
22	2	fa-tf	0,00	0,62	0,00	0,38	0,00	0,00	0,68	0,00	0,32	0,00
23	1	pp	0,00	0,00	1,00	0,00	0,00	0,00	0,00	1,00	0,00	0,00
24	2	dg-fa	0,27	0,73	0,00	0,00	0,00	0,69	0,31	0,00	0,00	0,00
25	2	dg-pp	0,85	0,00	0,15	0,00	0,00	0,98	0,00	0,02	0,00	0,00
26	5	dg-fa-pp-tf-tr	0,27	0,35	0,08	0,30	0,00	0,76	0,00	0,05	0,19	0,00
27	2	pp-tr	0,00	0,00	0,94	0,00	0,06	0,00	0,00	0,01	0,00	0,99
28	1	fa	0,00	1,00	0,00	0,00	0,00	0,00	1,00	0,00	0,00	0,00
29	2	fa-tf	0,00	0,71	0,00	0,29	0,00	0,00	0,78	0,00	0,22	0,00
30	1	pp	0,00	0,00	1,00	0,00	0,00	0,00	0,00	1,00	0,00	0,00
31	2	dg-pp	0,68	0,00	0,32	0,00	0,00	0,95	0,00	0,05	0,00	0,00
32	2	fa-pp	0,00	0,85	0,15	0,00	0,00	0,00	0,94	0,06	0,00	0,00
33	1	tf	0,00	0,00	0,00	1,00	0,00	0,00	0,00	0,00	1,00	0,00

bac	type culture	espèces	Proportions avant sécheresse					Proportions après sécheresse				
			dg	fa	pp	tf	tr	dg	fa	pp	tf	tr
34	1	tf	0,00	0,00	0,00	1,00	0,00	0,00	0,00	0,00	1,00	0,00
35	1	tr	0,00	0,00	0,00	0,00	1,00	0,00	0,00	0,00	0,00	1,00
36	1	dg	1,00	0,00	0,00	0,00	0,00	1,00	0,00	0,00	0,00	0,00
37	1	pp	0,00	0,00	1,00	0,00	0,00	0,00	0,00	1,00	0,00	0,00
38	1	pp	0,00	0,00	1,00	0,00	0,00	0,00	0,00	1,00	0,00	0,00
39	1	tf	0,00	0,00	0,00	1,00	0,00	0,00	0,00	0,00	1,00	0,00
40	1	tr	0,00	0,00	0,00	0,00	1,00	0,00	0,00	0,00	0,00	1,00
41	1	tr	0,00	0,00	0,00	0,00	1,00	0,00	0,00	0,00	0,00	1,00
42	1	pp	0,00	0,00	1,00	0,00	0,00	0,00	0,00	1,00	0,00	0,00
43	2	dg-pp	0,81	0,00	0,19	0,00	0,00	0,90	0,00	0,10	0,00	0,00
44	1	fa	0,00	1,00	0,00	0,00	0,00	0,00	1,00	0,00	0,00	0,00
45	1	tf	0,00	0,00	0,00	1,00	0,00	0,00	0,00	0,00	1,00	0,00
46	1	tr	0,00	0,00	0,00	0,00	1,00	0,00	0,00	0,00	0,00	1,00
47	1	dg	1,00	0,00	0,00	0,00	0,00	1,00	0,00	0,00	0,00	0,00
48	1	pp	0,00	0,00	1,00	0,00	0,00	0,00	0,00	1,00	0,00	0,00
49	1	fa	0,00	1,00	0,00	0,00	0,00	0,00	1,00	0,00	0,00	0,00
50	2	dg-pp	0,76	0,00	0,24	0,00	0,00	0,97	0,00	0,03	0,00	0,00
51	2	dg-pp	0,83	0,00	0,17	0,00	0,00	0,91	0,00	0,09	0,00	0,00
52	2	pp-tf	0,00	0,00	0,15	0,85	0,00	0,00	0,00	0,33	0,67	0,00
53	2	pp-tf	0,00	0,00	0,24	0,76	0,00	0,00	0,00	0,38	0,62	0,00
54	2	pp-tf	0,00	0,00	0,22	0,78	0,00	0,00	0,00	0,14	0,86	0,00
55	2	pp-tf	0,00	0,00	0,21	0,79	0,00	0,00	0,00	0,12	0,88	0,00
56	2	dg-pp	0,85	0,00	0,15	0,00	0,00	0,93	0,00	0,07	0,00	0,00
57	1	fa	0,00	1,00	0,00	0,00	0,00	0,00	1,00	0,00	0,00	0,00
58	2	dg-tf	0,54	0,00	0,00	0,46	0,00	0,91	0,00	0,00	0,09	0,00
59	1	fa	0,00	1,00	0,00	0,00	0,00	0,00	1,00	0,00	0,00	0,00
60	2	fa-tf	0,00	0,58	0,00	0,42	0,00	0,00	0,70	0,00	0,30	0,00
61	1	dg	1,00	0,00	0,00	0,00	0,00	1,00	0,00	0,00	0,00	0,00
62	2	dg-tf	0,63	0,00	0,00	0,37	0,00	0,89	0,00	0,00	0,11	0,00
63	2	dg-tf	0,63	0,00	0,00	0,37	0,00	0,80	0,00	0,00	0,20	0,00
64	2	fa-tf	0,00	0,57	0,00	0,43	0,00	0,00	0,78	0,00	0,22	0,00
65	2	fa-tf	0,00	0,65	0,00	0,35	0,00	0,00	0,04	0,00	0,96	0,00
66	2	fa-tf	0,00	0,53	0,00	0,47	0,00	0,00	0,00	0,00	1,00	0,00
67	2	pp-tr	0,00	0,00	0,98	0,00	0,02	0,00	0,00	0,18	0,00	0,82

bac	type culture	espèces	Proportions avant sécheresse					Proportions après sécheresse				
			dg	fa	pp	tf	tr	dg	fa	pp	tf	tr
68	2	pp-tr	0,00	0,00	0,95	0,00	0,05	0,00	0,00	0,72	0,00	0,28
69	2	pp-tr	0,00	0,00	0,99	0,00	0,01	0,00	0,00	0,94	0,00	0,06
70	2	fa-pp	0,00	0,77	0,23	0,00	0,00	0,00	0,96	0,04	0,00	0,00
71	2	fa-pp	0,00	0,79	0,21	0,00	0,00	0,00	0,29	0,71	0,00	0,00
72	2	tf-tr	0,00	0,00	0,00	0,99	0,01	0,00	0,00	0,00	0,86	0,14
73	2	fa-pp	0,00	0,79	0,21	0,00	0,00	0,00	0,29	0,71	0,00	0,00
74	2	dg-tf	0,58	0,00	0,00	0,42	0,00	0,88	0,00	0,00	0,12	0,00
75	2	pp-tr	0,00	0,00	0,96	0,00	0,04	0,00	0,00	0,59	0,00	0,41
76	2	fa-tr	0,00	0,96	0,00	0,00	0,04	0,00	0,85	0,00	0,00	0,15
77	2	dg-tr	0,99	0,00	0,00	0,00	0,01	1,00	0,00	0,00	0,00	0,00
78	1	dg	1,00	0,00	0,00	0,00	0,00	1,00	0,00	0,00	0,00	0,00
79	2	dg-tr	0,98	0,00	0,00	0,00	0,02	0,69	0,00	0,00	0,00	0,31
80	2	dg-tr	0,97	0,00	0,00	0,00	0,03	0,75	0,00	0,00	0,00	0,25
81	1	tr	0,00	0,00	0,00	0,00	1,00	0,00	0,00	0,00	0,00	1,00
82	2	dg-fa	0,60	0,40	0,00	0,00	0,00	0,75	0,25	0,00	0,00	0,00
83	1	dg	1,00	0,00	0,00	0,00	0,00	1,00	0,00	0,00	0,00	0,00
84	2	tf-tr	0,00	0,00	0,00	1,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,92	0,08
85	2	dg-fa	0,53	0,47	0,00	0,00	0,00	0,85	0,15	0,00	0,00	0,00
86	2	dg-tr	0,98	0,00	0,00	0,00	0,02	1,00	0,00	0,00	0,00	0,00
87	2	fa-tr	0,00	0,98	0,00	0,00	0,02	0,00	0,53	0,00	0,00	0,47
88	2	fa-tr	0,00	0,99	0,00	0,00	0,01	0,00	0,68	0,00	0,00	0,32
89	1	pp	0,00	0,00	1,00	0,00	0,00	0,00	0,00	1,00	0,00	0,00
90	2	tf-tr	0,00	0,00	0,00	0,98	0,02	0,00	0,00	0,00	0,41	0,59
91	2	tf-tr	0,00	0,00	0,00	0,99	0,01	0,00	0,00	0,00	0,96	0,04
92	2	fa-tr	0,00	0,99	0,00	0,00	0,01	0,00	0,64	0,00	0,00	0,36
93	1	tf	0,00	0,00	0,00	1,00	0,00	0,00	0,00	0,00	1,00	0,00
94	2	dg-fa	0,51	0,49	0,00	0,00	0,00	0,75	0,25	0,00	0,00	0,00
95	2	dg-fa	0,58	0,42	0,00	0,00	0,00	0,79	0,21	0,00	0,00	0,00
96	5	dg-fa-pp-tf-tr	0,37	0,23	0,11	0,25	0,04	0,56	0,00	0,03	0,41	0,00
97	5	dg-fa-pp-tf-tr	0,29	0,19	0,11	0,41	0,00	0,46	0,23	0,02	0,17	0,11
98	5	dg-fa-pp-tf-tr	0,30	0,25	0,06	0,39	0,00	0,52	0,00	0,08	0,39	0,00
99	5	dg-fa-pp-tf-tr	0,51	0,20	0,11	0,18	0,00	0,59	0,11	0,21	0,08	0,01
100	2	fa-pp	0,00	0,86	0,14	0,00	0,00	0,00	0,73	0,27	0,00	0,00
101	1	fa	0,00	1,00	0,00	0,00	0,00	0,00	1,00	0,00	0,00	0,00

Résumé

Le changement climatique, avec l'augmentation d'événements extrêmes climatiques, est une problématique globale ayant un impact négatif sur les écosystèmes prairiaux. Il entraîne notamment une baisse de production, diminue la biodiversité et le stock de carbone qu'ils représentent. Nous avons étudié la récupération de mésocosmes prairiaux après une sécheresse sévère au niveau racinaire afin d'évaluer l'effet de la biodiversité et de son éventuel effet positif sur cette phase post stress. Des mésocosmes de monoculture, de mélange à 2 ou 5 espèces ont été mis en place avec les espèces suivantes : *Dactylis glomerata* (dactyle = dg), *Festuca arundinacea* (fétuque = fa), *Poa pratensis* (poa = pp), *Trisetum flavescens* (trisète = tf) et *Trifolium repens* (trèfle blanc = tr). Deux expérimentations ont été mises en place afin d'étudier les racines profondes et les racines superficielles. Le mini-rhizotron nous a permis d'évaluer la densité de racine profonde lors de la phase de récupération automnale (15/08/2013-13/12/2013). Nous avons prélevé également des in-growth cores pour mesurer la masse racinaire produite dans des intervalles d'un mois (entre le 13/03/2014 et le 05/05/2014). Les résultats montrent des différences de stratégie entre espèces, dactyle, fétuque et le trèfle s'enracinent plus profondément que la trisète et le poa. Seul le trèfle possède peu de racines superficielles. Après un stress hydrique, les mélanges récupèrent plus efficacement que les monocultures. La plasticité racinaire entraîne un enracinement plus profond et la complémentarité de niche pourrait expliquer une bonne récupération. La dominance de certaines espèces comme le dactyle, lors de la recolonisation après stress est un paramètre à prendre en compte. L'aspect fonctionnel avec les mélanges contenant des légumineuses (trèfle) est difficile à interpréter du fait de sa disparition des mélanges.

Mots-clés : prairie, diversité spécifique, diversité fonctionnelle, sécheresse sévère, récupération, système racine

Abstract

Climate change, including weather climatic extremes, is a whole problem having negative impacts on grassland ecosystem. It triggers a decrease of productivity, of biodiversity richness and of carbon pool. We studied the recovery mesocosms of temperate grassland after severe drought at root level in order to assess the role of biodiversity and see how it could improve recovery after drought.

Mesocosms with monocultures, binary and five species mixtures were set with: *Dactylis glomerata* (dg), *Festuca arundinacea* (fa), *Poa pratensis* (pp), *Trisetum flavescens* (tf) et *Trifolium repens* (tr). We measured deep root density thanks to mini-rhizotron system during fall recovery (2013/08/15-2013/12/13). We also sampled in-growth cores to measure root mass at soil surface. We weighed mass produced during almost two months (between 2014/03/13 and 2014/05/05). Results show strategy differences between species, some of them having deep root system, like *Dactylis glomerata*, *Festuca arundinacea* and *Trifolium repens*, whereas *Poa pratensis* and *Trisetum flavescens* develop mainly the top soil layer. Only *Trifolium repens* doesn't develop many shallow roots. After water stress, mixtures recover more efficiently than monocultures. Root plasticity allows a deeper root system according to each species characteristics and niche complementarity could explain a better recovery. Dominance of some species like *Dactylis glomerata*, for recolonisation period after stress, is a parameter that we have to take into account. Functional diversity, with mixtures containing *Trifolium repens* is hard to analyze because of its disappearing from mixtures.

Key words: grassland, specific diversity, functional diversity, severe drought, recovery, root system