HAL
open science

Université Picardie Jules Verne

Mélanie Colombier

To cite this version:

Mélanie Colombier. Université Picardie Jules Verne. Biodiversité et Ecologie. 2019. hal-02944377

HAL Id: hal-02944377

https://hal.inrae.fr/hal-02944377v1

Submitted on 21 Sep 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.

Université Picardie Jules Verne
UFR des Sciences
33 rue Saint-Leu
80000 AMIENS
Année 2018-2019

Mémoire de stage de Master 2

Agrosciences, Environnement, Territoires, Paysage, Forêt

Parcours **Agroécologie**

COLOMBIER Mélanie

Rôle de la variabilité spatiale et temporelle de l'environnement, induite par les pratiques agricoles, sur la diversité des prairies

---

Maîtres de stage : POTTIER Julien (UREP) et NOTE Priscilla (Herbipôle)
Tuteur : SUAREZ Alfredo
Stage effectué du 04 mars au 30 août 2019

INRA – UMR 0874
Unité Mixte de Recherche
sur l'Ecosystème Prairial

Site de Crouel
5 chemin de Beaulieu
63000 Clermont-Ferrand

Université Picardie Jules Verne
UFR des Sciences
33 rue Saint-Leu
80000 AMIENS
Année 2018-2019

Mémoire de stage de Master 2

Agrosciences, Environnement, Territoires, Paysage, Forêt

Parcours **Agroécologie**

COLOMBIER Mélanie

Rôle de la variabilité spatiale et temporelle de l'environnement, induite par les pratiques agricoles, sur la diversité des prairies

---

Maîtres de stage : POTTIER Julien (UREP) et NOTE Priscilla (Herbipôle)
Tuteur : SUAREZ Alfredo
Stage effectué du 04 mars au 30 août 2019

INRA – UMR 0874
Unité Mixte de Recherche
sur l'Ecosystème Prairial

Site de Crouel
5 chemin de Beaulieu
63000 Clermont-Ferrand

REMERCIEMENTS :

A l'issu de ces 6 mois de stage à l'INRA de Crouel, je tiens tout d'abord à remercier Julien POTTIER, mon maître de stage à l'UREP, pour m'avoir proposé ce stage et pour m'avoir accompagnée sur toute sa durée. Merci pour son soutien sur le terrain, ses conseils pour la rédaction du mémoire et pour son aide précieuse pour le traitement des données sur R.

Je tiens à remercier Priscilla NOTE, ma maître de stage à l'Herbipôle de l'INRA de Theix, pour m'avoir formée et fait confiance pour les suivis de pousse de l'herbe HERDECT. Je remercie également Isabelle BOSIO et Jean-Marie VALLEE, techniciens supérieurs de recherche, de m'avoir accompagnée sur les exploitations agricoles afin de réaliser ces suivis. Je remercie aussi Vincent GUILLOT, Olivier DARSONVILLE et Patrick PICHON, techniciens, pour le prêt de matériel de terrain.

Je souhaite remercier Célia POUGET, doctorante, pour les nombreuses informations fournies à propos de mon sujet de stage, pour m'avoir épaulée dans le travail de laboratoire et pour son aide indispensable pour le traitement des données.

Je tiens à remercier les personnes qui m'ont aidée à rédiger ce mémoire, les professeurs de l'UPJV pour leur disponibilité, notamment mon tuteur de stage Alfredo SUAREZ. Je souhaite également remercier Florie RAGOT, secrétaire du master, et Laurence BENEDIT, secrétaire de l'unité, pour leur réactivité.

Enfin, je remercie tous les autres stagiaires de l'UREP, Guillaume ZORDAN, Clément DESTRADE, Matthieu DE LAMARRE et Dehia HADJ SAADI, ainsi que les techniciens, Brice DEREPAS, Pierre POUSSARD, Alexandre SALCEDO et Jean-Noël GALLIOT, ingénieur d'étude, pour leur soutien et leur bonne humeur durant tout ce stage.

SOMMAIRE :

Remerciements

Table des matières

INTRODUCTION GENERALE……1

Présentation de l'entreprise…….……4

SYNTHESE BIBLIOGRAPHIQUE : ...……6

I- Contexte……...6
II- Multifonctionnalité des prairies……...7
III- Effets des pratiques agricoles sur la diversité et l'hétérogénéité spatiale des prairies……...10

MATERIELS ET METHODES : ……15

I- Site d'étude et dispositif expérimental……..15
II- Design d'échantillonnage……..16
III- Les variables mesurées……..17
IV- Traitement des données……19

RESULTATS : ……...……..22

I- Le traitement a un effet sur la variabilité spatiale et temporelle du NDVI.....22
II- Le traitement n'a pas d'effet sur les diversités spatiale et temporelle bêta, gamma et alpha……..27
III- La diversité spatiale est expliquée à majorité par l'environnement et la diversité temporelle est expliquée à majorité par la distance temporelle……...……...28

DISCUSSION……...30

CONCLUSION……34

Bibliographie

Bilan personnel

Glossaire

Annexes

TABLE DES MATIERES :

INTRODUCTION GENERALE……1

Présentation de l'entreprise…….……4

Figure 1 : Organigramme de l'UREP en date du 30 juin 2019…….……6

SYNTHESE BIBLIOGRAPHIQUE : ...……6

I- Contexte……...6

II- Multifonctionnalité des prairies……...7

1) L'apport de services écosystémiques……7

Figure 2 : Schéma de l'organisation des services écosystémiques des agroécosystèmes (Le Roux *et al.*, 2008, modifié d'après Zhang *et al*., 2007)……8

2) La diversité des prairies……9

III- Effets des pratiques agricoles sur la diversité et l'hétérogénéité spatiale des prairies…...……10

1) Impact du pâturage sur les prairies……..10

Figure 3 : Effets du pâturage sur l'hétérogénéité spatiale de la végétation. Les différentes nuances de gris représentent le motif de la végétation, les tâches noires indiquent la répartition du pâturage. A gauche, la distribution du pâturage est générée indépendamment du type de végétation, cela montre comment le pâturage dépend de l'échelle observée : un échantillonnage spatial étendu révélerait un « pâturage en patch », alors que l'échantillonnage très fin d'une zone pâturée (indiqué par la case en pointillé) révèlerait un « pâturage homogène » (Adler *et al.*, 2001)……..12

2) Impact de la fauche et de la fertilisation……..13

MATERIELS ET METHODES : ……15

I- Site d'étude et dispositif expérimental……..15

Figure 4 : Plan du site d'étude avec les 3 blocs de répétition : Blatière, Moine 1 et Moine 2 (représentés en rouge). Les fauches sont notées *npk*, les parcelles en pâturage intensif *Bo+* et les parcelles en pâturage extensif *Bo-*……15

Tableau 1 : Quantité d'engrais apportée lors de la fertilisation des fauches……..16

II- Design d'échantillonnage……..16

Figure 5 : Vue aérienne de l'emplacement des quadrats dans les parcelles……...17

III- Les variables mesurées……..17
1) Composition spécifique……...17
2) Ressource en lumière……...18
3) Ressource en eau……..18
4) Ressource en azote……...18

IV- Traitement des données……19
1) Estimation de la diversité beta et test des effets des traitements….19
2) Analyse de l'effet de l'hétérogénéité environnementale sur les changements de composition……...20

RESULTATS : ……...……..22

I- Le traitement a un effet sur la variabilité spatiale et temporelle du NDVI.....22

Figure 6 : Représentation spatiale de la teneur en eau du sol (SWC), la lumière pénétrant jusqu'au sol (Tau), du NDVI et du NBI pour les quadrats de la pâture extensive Moine 1. Les données sont moyennées sur les dates……..……23

Figure 7 : Représentation graphique de la teneur en eau du sol (SWC), la lumière pénétrant jusqu'au sol (Tau), du NDVI et du NBI en fonction du temps pour les quadrats de la pâture extensive Moine 1. Les données sont moyennées sur les quadrats……..……..24

Figure 8 : Représentation des coefficients de variation spatiaux de SWC, Tau, NDVI et NBI (les numéros sont les identifiants des parcelles)…….…...25

Figure 9 : Représentation des coefficients de variation temporels de SWC, Tau, NDVI et NBI (les numéros sont les identifiants des parcelles)……25

II- Le traitement n'a pas d'effet sur les diversités spatiale et temporelle bêta, gamma et alpha……..27

Figure 10 : Histogrammes des diversité alpha, bêta et gamma de chaque parcelle à chaque date……..27

Figure 11 : Histogrammes des diversité alpha, bêta et gamma spatiales de chaque parcelle…….28

Figure 12 : Histogrammes des diversité alpha, bêta et gamma temporelles de chaque parcelle……28

III- La diversité spatiale est expliquée majoritairement par la variabilité des données environnementales et la diversité temporelle est expliquée par la distance temporelle entre chaque observation……...28

Figure 13 : Représentation graphique de la partition de variance spatiale. La part de la variance expliquée par les données environnementales est en noir, par la distance spatiale en gris clair et par les deux composantes en gris foncé…….29

Figure 14 : Représentation graphique de la partition de variance temporelle. La part de la variance expliquée par les données environnementales est en noir, par la distance temporelle en gris clair et par les deux composantes en gris foncé……..……..29

DISCUSSION……...30

CONCLUSION…….34

Bibliographie

Bilan personnel

Glossaire

Annexes :

Annexe 1 : Représentation graphique de : (a) la teneur en eau du sol (SWC) ; (b) la lumière pénétrant jusqu'au sol (Tau) ; (c) du NDVI et (d) du NBI en fonction du temps dans chaque quadrat pour chaque parcelle. Les précipitations sont représentées par l'histogramme bleu, les sessions de pâturage sont comprises entre les lignes verticales grises et les fauches sont symbolisées par la ligne verticale rouge. Chaque quadrat correspond à une couleur de courbe.

Annexe 2 : Représentation spatiale à chaque date de mesure de : (a) la teneur en eau du sol (SWC) ; (b) la lumière pénétrant jusqu'au sol (Tau) ; (c) du NDVI et (d) du NBI. On a choisi pour exemple la parcelle 17. Chaque point correspond à un quadrat.

Annexe 3 : Données météorologiques du site expérimental (Source : Station météorologique de Theix, logiciel Climatik). Sont représentées : (a) les températures maximales et minimales (°C), l'évapotranspiration de Penman (mm), les précipitations (mm) et le rayonnement global ($J.cm^{-2}$) sur notre période d'étude et (b) la balance hydrique (mm) et les moyennes de températures (°C) sur ces 20 dernières années, avec l'année 2019 en rouge.

INTRODUCTION GENERALE :

Mon stage s'inscrit dans un contexte d'agroécologie qui peut être définie comme l'ensemble des pratiques visant à amplifier les processus naturels pour concevoir des systèmes productifs respectueux de l'environnement, et moins dépendants des intrants. Les principales stratégies en agroécologie sont d'exploiter les complémentarités et les synergies qui résultent de la combinaison entre plantes cultivées, arbres, animaux, dans l'espace et dans le temps, ces arrangements sont mis en œuvre dans la polyculture ou l'agroforesterie (Altieri, 1999 ; Pretty, 2008 ; Stassart *et al*., 2012 ; Thomas *et al*., 2014). En prairies permanentes, l'agroécologie vise à renforcer la résilience des services écosystémiques soutenus en partie par la diversité végétale (Thomas *et al*., 2014). La diversité, en particulier fonctionnelle, peut se traduire par une complémentarité d'utilisation des ressources entre espèces et si les ressources sont mieux utilisées, certains intrants comme les fertilisants peuvent être réduits (Zwicke *et al.*, 2015). Par ailleurs, la diversité des espèces peut aboutir à une meilleure stabilité de la production si les espèces sont asynchrones, c'est-à-dire qu'elles ont des réponses différentes aux variations de l'environnement (Hooper *et al.*, 2005 ; Loreau, 2010). Les prairies renferment une diversité végétale importante qui constitue un avantage pour la conservation des espèces, la production d'un fourrage de qualité et qui permet aussi la création d'habitat pour l'entomofaune par exemple (Noss *et al.*, 1990 ; Gibon, 2005 ; Hopkins & Holz, 2006 ; Gaujour *et al*., 2012). On peut la décomposer en diversités spécifique, fonctionnelle et génétique. La diversité spécifique peut être évaluée par une liste exhaustive des espèces présentes et leur abondance, elle renseigne sur les conditions écologiques, la dynamique des communautés et permet de caractériser l'habitat. La diversité fonctionnelle informe sur la valeur agronomique des prairies, plus cette diversité sera forte, plus l'écosystème aura une grande capacité à résister aux perturbations (Tilman *et al*., 1997 ; Loreau *et al.*, 2001 ; Pfisterer & Schmid, 2002 ; Hopkins & Holz, 2006). Enfin la diversité génétique renseigne sur les variétés présentes et peut être utile dans le domaine de la sélection. L'agroécologie se développe en partie sur l'idée de mettre à profit cette diversité végétale pour la production agricole tout en contribuant à la conservation de la biodiversité qui est le support de nombreux services écosystémiques (Hector & Bagchi, 2007 ; Zhang *et al.*, 2007 ; Le Roux *et al*., 2008 ; Power, 2010 ; Quijas *et al.*, 2010 ; Amiaud & Carrère, 2012 ; Peyraud *et al*., 2014).

Nous savons que cette diversité végétale est impactée par la gestion agricole (Collins *et al.*, 1998 ; Isselstein *et al*., 2005 ; Norris 2008 ; Gaujour *et al.*, 2012 ; Louault *et al*., 2017). En

effet, les espèces végétales se séparent selon divers axes de niches, incluant des gradients de lumière, d'humidité du sol et de nutriments (Barot & Gignoux, 2004 ; Silvertown 2004 ; Angert *et al*., 2009 ; Tamme *et al*., 2010 ; Wilson, 2011). Si une perturbation ou une fertilisation altèrent ses paramètres, la coexistence des espèces sera également modifiée (Geerstema *et al*., 2002 ; Jung *et al*., 2010). Afin d'adopter un mode de gestion capable de servir de levier de conservation de la biodiversité, il faut comprendre par quels mécanismes les pratiques agricoles influencent la dynamique des communautés. Nous savons que certaines pratiques comme le pâturage peuvent occasionner une hétérogénéité spatiale bénéfique au maintien de la diversité des espèces végétales. Dans les prairies, l'hétérogénéité spatiale de la végétation est déterminée par la répartition des ressources, comme par exemple l'eau, les nutriments du sol, et par la capacité des plantes à prélever et utiliser ses ressources (Afzal & Adams, 1992 ; Bogaert *et al*., 2000 ; Adler *et al*., 2001 ; Hutchings *et al.*, 2003 ; Deleglise, 2011 ; Bloor & Pottier, 2014). Cette hétérogénéité existe à toutes les échelles, de l'échelle du globe à celle de la communauté (Levin, 1992). L'environnement physique se structure à diverses échelles, avec des variations très fines (<1m²) pour ce qui concerne la disponibilité de l'azote par exemple (Afzal & Adams, 1992 ; Bogaert *et al*., 2000 ; Hutchings *et al.*, 2003), ou beaucoup plus larges (plusieurs hectares) pour ce qui concerne la topographie et les caractéristiques pédologiques générales (Geerstema *et al*., 2002 ; Gibon, 2005). Ces éléments de l'environnement, ainsi que toutes les perturbations liées à cet environnement (anthropiques ou non), constituent l'hétérogénéité exogène. L'hétérogénéité peut être endogène, elle provient alors des interactions biotiques, d'une dispersion limitée et de la phénologie (Barot & Gignoux, 2004). Elle dépend des interactions plante-plante qui se manifestent à des échelles très fines (quelques cm²) et de la dispersion limitée par propagation végétative ou la dispersion des graines (Primack *et al*., 1992 ; Jakobsson & Eriksson, 2000 ; Moore & Elmendorf, 2006). Ces processus biologiques sont alors responsables de la formation de patchs de quelques centimètres carrés à plusieurs hectares (De Witte & Stöcklin, 2010 ; Pottier & Evette, 2011). L'hétérogénéité exogène et endogène d'une parcelle se manifeste également dans le temps sous l'effet des variations climatiques saisonnières ou des régimes de perturbations (naturelles ou imposées par les pratiques) pour les facteurs exogènes et de la phénologie ou de la dispersion des plantes pour les facteurs endogènes.

La diversité de la parcelle est donc modulée par les variations spatio-temporelles. La diversité des prairies s'exprime à toutes les échelles et se décompose en trois composantes. La diversité alpha est la diversité au sein des unités d'échantillonnage, à échelle locale, ces unités

d'échantillonnage peuvent se répartir dans l'espace ou dans le temps. La diversité bêta s'exprime entre les unités d'une parcelle, elle s'exprime également dans l'espace et dans le temps. Enfin, la diversité gamma est la somme des deux précédentes et témoigne de la diversité à l'échelle du champ (Whittaker *et al.*, 2001 ; Legendre *et al*., 2005 ; Tuomisto *et al*., 2012, 2006 ; Tuomisto, 2010). De nombreuses études théoriques comme empiriques montrent l'importance de l'hétérogénéité spatio-temporelle pour le maintien de la biodiversité (Chesson, 2000 ; Alder *et al*., 2001 ; Amarasekare, 2004 ; Adler *et al*., 2006). Ceci se traduit à travers la composante bêta de la diversité. Il est reconnu que les pratiques de gestion des prairies modifient l'état de l'herbe et les conditions environnementales de manière plus ou moins hétérogène au sein des parcelles et au fil des saisons. Cependant, peu d'études ont explicitement analysé les conséquences des pratiques sur la composante bêta de la diversité et leurs origines restent majoritairement inexplorées (Bloor & Pottier, 2014 ; Huston, 2014 ; Lohier *et al*., 2016).

Pour pallier ce manque d'information, nous nous proposons de répondre à la question : quel est le rôle de la variabilité spatiale et temporelle de l'environnement, induite par les pratiques agricoles, sur la diversité des prairies ? Nous souhaitons savoir quelle est la part de la diversité bêta, c'est-à-dire du changement de diversité dans l'espace au sein de la parcelle et dans le temps entre chaque date de mesure, et dans la diversité gamma, diversité totale à l'échelle de la parcelle. Et quelles sont les sources de variations spatiales et temporelles de l'hétérogénéité.

Nous faisons l'hypothèse que les pratiques agricoles induisent une variabilité spatiale et temporelle plus ou moins forte selon l'hétérogénéité de la perturbation. On s'attend à avoir une variabilité spatiale et temporelle des variables de l'environnement comme la lumière, l'azote et la disponibilité en eau, modulée par le pâturage (Adler *et al.*, 2001 ; Xi *et al*., 2015). On s'attend par exemple à de fortes variations de la lumière disponible à la surface du sol dans les parcelles en pâturage extensif avec des patchs ras et d'autres non-consommés. Les disponibilités en eau et en lumière au cours de la saison de croissance pourraient expliquer une variabilité temporelle. Ainsi, dans les pâtures, plusieurs conditions environnementales vont varier dans l'espace, alors que dans les fauches ces conditions sont censées être plus homogènes dans l'espace mais plus hétérogènes dans le temps. Par conséquent, nous faisons l'hypothèse que la diversité gamma sera plus importante dans les pâtures que dans les fauches. On s'attend aussi à observer une diversité bêta spatiale plus forte que la diversité bêta temporelle.

Afin de répondre à cette problématique, nous avons quantifié les composantes alpha, bêta et gamma spatiales et temporelles des différents traitements et nous les avons comparés. Nous

avons caractérisé la variabilité temporelle (au cours d'une saison de croissance) et spatiale (au sein de différents quadrats dans des parcelles soumises à différents traitements) des trois grandes ressources des plantes : la lumière, l'humidité du sol et la disponibilité en azote du sol. Ensuite nous avons tenté de trouver un lien entre ces variations spatio-temporelles et la composante bêta de la diversité des parcelles.

L'enjeu scientifique est donc de déterminer le degré de variation spatiale et temporelle des ressources nécessaires à la croissance des plantes (eau, azote, lumière), de comparer ses deux dimensions et de les relier aux variations de la structure des communautés végétales au sein des parcelles soumises à plusieurs modalités de gestion distinctes pour identifier leur origine.

PRESENTATION DE L'ENTREPRISE :

L'UREP, Unité Mixte de Recherche sur l'Ecosystème Prairial est située sur le site de l'INRA de Crouel à Clermont-Ferrand (Puy-de-Dôme). Dirigée par Catherine Picon-Cochard, l'UREP compte 25 agents permanents dont 13 chercheurs et ingénieurs, 2 maîtres de conférence, 8 techniciens, 2 adjoints techniques et 8 agents non titulaires (Fig. 1). L'INRA de Crouel fait partie du Centre Auvergne-Rhône-Alpes (ARA) qui représente 10% de l'effectif total de l'INRA. Le Centre ARA a un budget annuel total d'environ 72 millions d'euros, ce qui en fait un acteur majeur de la recherche pour la région. L'UREP est rattachée au département EFPA (Département Ecologie des Forêts, Prairies et milieux Aquatiques), l'un des 14 départements de recherche de l'INRA. Ces objectifs sont de gérer durablement, conserver, restaurer les écosystèmes forestiers, prairiaux et aquatiques, leurs ressources physiques et biologiques ainsi que la production de biens et services qui leur sont associées.

De plus, pour compléter son dispositif de recherche dans le domaine de l'écologie fonctionnelle des prairies permanentes, l'UREP est en partenariat avec VetAgro SUP pour former l'Unité Mixte de Recherche en écosystème prairial. VetAgro SUP (Institut d'enseignement supérieur et de recherche en alimentation, santé animale, sciences agronomiques et de l'environnement) est né de la fusion entre l'Ecole Nationale Vétérinaire de Lyon (ENVL), l'Ecole Nationale d'ingénieurs des travaux Agricoles de Clermont-Ferrand (ENITA) et l'Ecole Nationale des services vétérinaires (ENSV). Il a pour mission de développer

l'enseignement et la recherche sur les enjeux du vivant par une approche animale, végétale, environnementale et humaine.

L'UREP possède une expertise internationale dans le domaine de l'écologie prairiale. Elle vise à comprendre le fonctionnement des prairies sous l'impact de la gestion anthropique et sous les contraintes du changement climatique. Elle associe observations, expérimentations et modélisations afin de comprendre le fonctionnement et la régulation de cet écosystème et produire des connaissances pour proposer des modes de gestion adaptés et pérennes assurant une exploitation raisonnée des ressources du territoire.

La recherche à l'UREP s'organise en 3 thèmes :

- Thème 1 : « Assemblage et dynamique des communautés »
- Thème 2 : « Régulation biologique des cycles »
- Thème 3 : « Réponses des agroécosystèmes aux changements globaux »

L'UREP contribue au travers de ses deux dispositifs expérimentaux de Theix et de Laqueuille, au Système d'Observation et d'Expérimentation de Recherches en Environnement sur des Agro-écosystèmes, Cycles Biogéochimiques et Biodiversité (SOERE – ACBB). L'objectif est d'analyser sur le long terme les effets de la gestion agricole sur les propriétés et les services fournis par les écosystèmes et les conséquences environnementales. Ce dispositif fait également partie d'une infrastructure française pour Analyses et Expérimentations pour les Ecosystèmes (AnaEE) et européenne pour des analyses de cycles du carbone (ICOS, *Integrated Carbon Observation System*). La gestion du site, en collaboration avec l'unité de recherche Herbipôle, porte sur 2 gradients : (i) niveau de chargement animal au pâturage et (ii) niveau de fertilisation minérale sur des parcelles conduites en fauche.

Le site expérimental de Theix est dédié aux mesures de dynamique des services écosystémiques. Ce site de 3 ha se compose de 30 parcelles expérimentales (de 400 à 2200 m²) implantées sur prairies permanentes fertiles. Le site de Laqueuille est lui, dédié aux mesures sur les cycles du carbone et de l'azote, notamment les échanges plantes-sol-atmosphère.

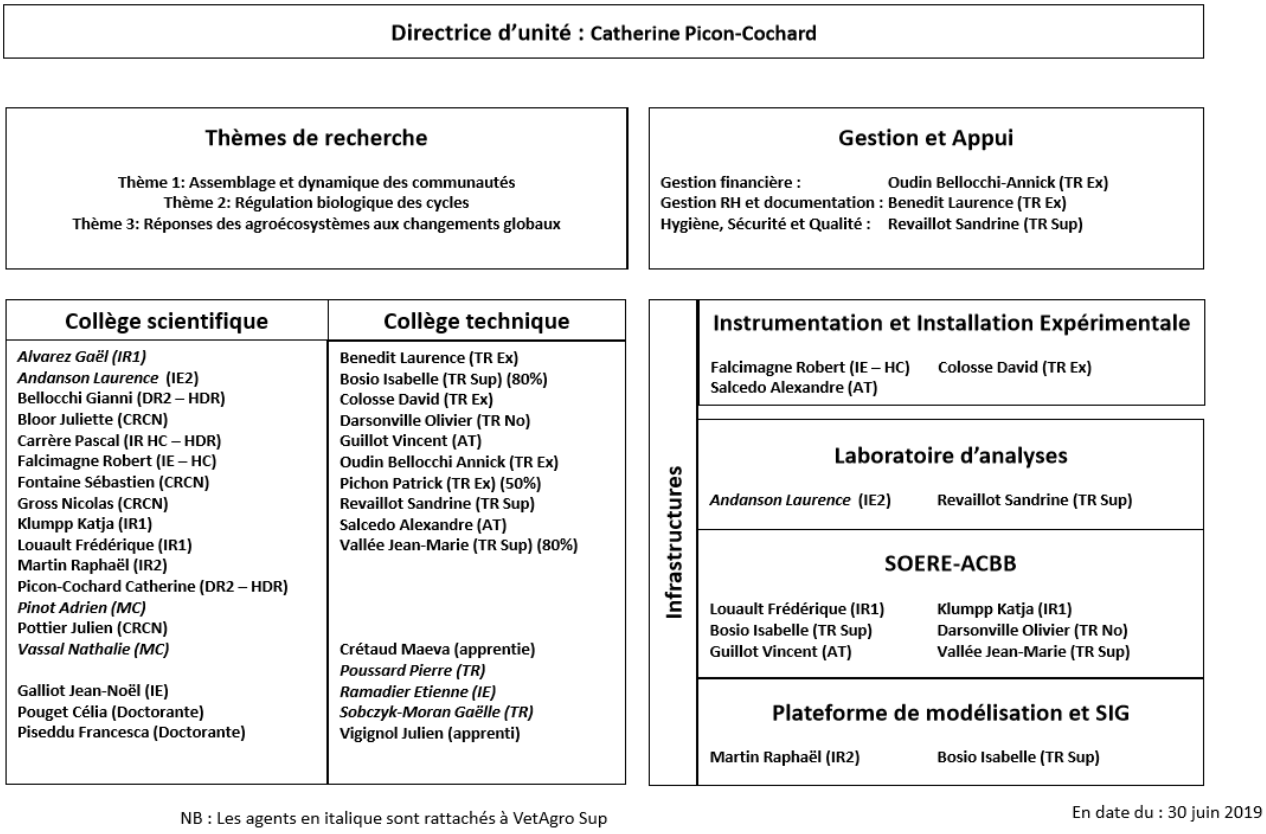


Figure 1 : Organigramme de l'UREP en date du 30 juin 2019

SYNTHESE BIBLIOGRAPHIQUE :

I- Contexte

La prairie représente 22% de la superficie de l'Europe et en France la prairie permanente couvre 35% de la SAU (Bloor & Pottier, 2014 ; Peyraud *et al.*, 2014). Une prairie permanente est une étendue d'herbe, composée principalement de graminées et de légumineuses, qui n'a pas été retournée depuis au moins cinq ans et qui peut servir au pâturage ou à la récolte de fourrage. Les prairies permanentes possèdent la plus grande diversité végétale parmi les différents types d'agricultures, elles possèdent une flore riche et développent une diversité très importante à petite échelle, ce qui est reflété par une forte diversité des animaux et champignons ayant la prairie pour habitat (Grime, 1998 ; Pärtel *et al*., 2005). Elles représentent un réservoir de biodiversité utile à l'équilibre et la résistance de l'écosystème face aux perturbations biotiques ou abiotiques (Hooper & Vitousek, 1997 ; Hector *et al.*, 1999 ; Hooper *et al*., 2005 ; Gaujour *et al.*, 2012).

Cependant, malgré leurs atouts, les prairies d'Europe sont confrontées à une perte de superficie considérable depuis ces quarante dernières années (Pärtel *et al*., 2005 ; Peyraud *et al*., 2014). La principale raison de cette diminution est que la gestion de prairies cultivées est plus rentable que la gestion des prairies naturelles permanentes. En effet, la productivité des espèces céréalières est élevée et le prix des céréales attractif, assurant ainsi une sécurité de production pour l'agriculteur. Mais l'urbanisation joue aussi un rôle clé dans la réduction de la SAU. Pour pallier ce déclin, des politiques d'extensification ont été mises en place comme par exemple la clause de non-retournement des prairies permanentes imposée par la PAC, pour préserver ces prairies qui sont des couverts multifonctionnels (Gibon, 2005 ; Peyraud *et al*., 2014).

II- Multifonctionnalité des prairies

La multifonctionnalité est un concept qui vise à prendre en compte la diversité des utilités économiques, sociales et environnementales de l'agriculture. Les prairies permanentes ont une fonction économique de production de biens et de services, une fonction sociale d'occupation du territoire et d'emplois, une fonction d'animation du monde rural et de transmission d'un patrimoine culturel spécifique et une fonction écologique de gestion de l'environnement et d'entretien de l'espace rural (Landais, 1998).

1) L'apport de services écosystémiques

La prairie est un écosystème multifonctionnel capable de fournir de multiples services écosystémiques (Béranger *et al*., 2002 ; Hector & Bagchi, 2007 ; Zhang *et al.*, 2007 ; Power, 2010 ; Amiaud & Carrère, 2012 ; Carrère *et al*., 2012). De manière générale les services écosystémiques sont les avantages que les populations humaines tirent, directement ou indirectement, des fonctions de l'écosystème, leur valeur a été estimée à 232 US$ / ha / an (Costanza *et al.*, 1997 ; Reid *et al*., 2005). Ces services se classent en quatre catégories : approvisionnement (production de fourrages, de fibres…) ; régulation (des ravageurs, du climat…) ; culturel (esthétique du paysage, tourisme) et de support (cycles biogéochimiques). Ils représentent donc un enjeu socio-économique majeur (Cruz *et al*., 2010 ; Hulin *et al*., 2012 ; Carrère *et al*., 2015 ; Loucougaray *et al*., 2014).

Dans le cas des agroécosystèmes prairiaux, l'INRA a réalisé l'expertise collective *Agriculture et Biodiversité* (Le Roux *et al*., 2008) et a classé les services en trois catégories : les services intrants, les services produits et les services environnementaux. Les services intrants contribuent à l'apport de ressources pour la production et au maintien des supports de production agricole (stabilité du sol assurée par les racines, fertilité du sol garanti par la dynamique de décomposition de la litière et donc par les communautés microbiennes, etc…) (Fig. 2). Les services produits contribuent directement à la production agricole et englobe la fourniture de nourriture pour les animaux (production de fourrage, production animale, etc…) (Le Roux *et al.*, 2008 ; Amiaud & Carrère, 2012). Enfin les processus de maintien de la qualité de l'environnement sont assurés par les services environnementaux, ils ne contribuent pas directement à la production agricole (purification de l'eau, etc…) (Le Roux *et al.*, 2008 ; Amiaud & Carrère, 2012 : Loucougaray *et al*., 2014). La conservation de la diversité ordinaire et patrimoniale ainsi que des habitats et des ressources sont également des services environnementaux assuré par l'écosystème prairial (Le Roux *et al.*, 2008 ; Power, 2010).

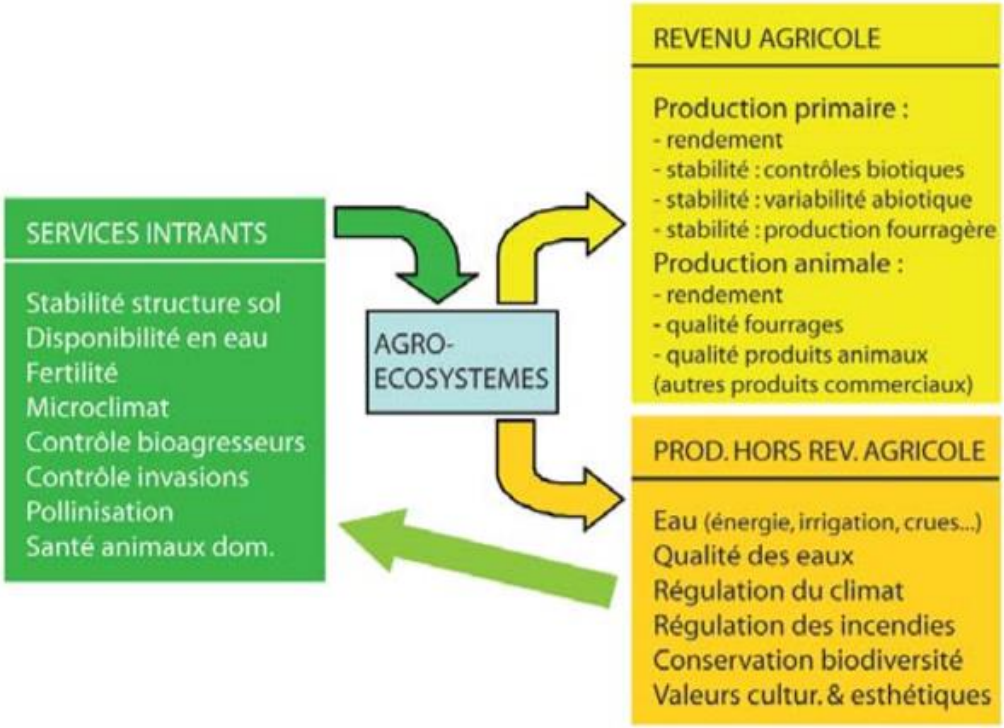


Figure 2 : Schéma de l'organisation des services écosystémiques des agroécosystèmes (Le Roux *et al*., 2008, modifié d'après Zhang *et al*., 2007)

2) La diversité des prairies

La diversité des prairies s'exprime à tous les niveaux d'organisation : du paysage régional, communautés, espèces à la génétique (Noss, 1990). A toutes les échelles cette diversité peut être de trois natures différentes : de composition (richesse spécifique), de structure (organisation physique de l'écosystème) et de fonction (diversité des processus) (Franklin *et al.*, 1981). La diversité a un impact majeur sur les services écosystémiques et notamment sur la productivité de l'écosystème. En effet, de nombreux processus écologiques inhérents à l'agriculture sont stimulés par la diversité et reposent sur les caractéristiques fonctionnelles des organismes, leur distribution et leur abondance dans l'espace et dans le temps (Tilman *et al*., 1996 ; Tilman *et al*., 1997 ; Hector *et al*., 2005 ; Sanderson *et al*., 2007 ; Fisher *et al*., 2008).

La diversité de composition et de fonction est un des principaux facteurs expliquant la productivité des écosystèmes. En effet, des études montrent que pour un nombre d'espèces donné, les communautés avec le moins de groupes fonctionnels sont les moins productives (Tilman *et al*., 1997 ; Fisher *et al.*, 2008 ; Le Roux *et al.*, 2008). Les expériences de manipulation de la diversité végétale révèlent également un impact de la diversité sur des services écosystémiques tels que le contrôle de l'érosion, la régulation des ravageurs ou la fertilité du sol (Hickman *et al.*, 2004 ; Quijas *et al*., 2010 ; Loucougaray *et al*., 2010). Une plus grande diversité des plantes mène aussi à une meilleure stabilité de l'écosystème (Tilman *et al*., 1996 ; Pfisterer & Schmid, 2002 ; Hopkins & Holz, 2006 ; Sanderson *et al*., 2007), c'est-à-dire une meilleure résistance et résilience face à une perturbation. Cette stabilité est gagnée grâce à la redondance des fonctions assurées par les espèces de cet écosystème : lorsque plusieurs espèces assurent la même fonction écologique et qu'elles sont asynchrones, la perte d'une des espèces entrainera un déséquilibre moins important pour l'écosystème que si une seule espèce assurait une seule fonction (Loreau *et al*., 2001 ; Pfisterer & Schmid, 2002 ; Hector & Bagchi, 2007 ; Sanderson *et al.*, 2007 ; Loreau, 2010 ; Quijas *et al*., 2010).

La diversité d'une prairie est primordiale pour sa productivité et sa stabilité, il est donc nécessaire de savoir la caractériser afin de l'étudier. Au sein d'une prairie, elle peut se décomposer en trois composantes : alpha, bêta et gamma. On parle de diversité alpha pour la diversité au sein des unités d'échantillonnage, à échelle locale, ces unités d'échantillonnage peuvent se répartir dans l'espace ou dans le temps. La diversité bêta s'exprime entre les unités d'une parcelle, elle s'exprime également dans l'espace et dans le temps. Enfin, la diversité

gamma est la somme des deux précédentes et témoigne de la diversité à l'échelle du champ (Whittaker *et al.*, 2001 ; Legendre *et al*., 2005 ; Tuomisto *et al*., 2012 ; Tuomisto, 2010).

III- Effets des pratiques agricoles sur la diversité et l'hétérogénéité spatiale des prairies

L'hétérogénéité de la végétation existe à toutes les échelles, du voisinage de la plante à l'échelle du globe et est régie entre autre par les conditions climatiques, la pédologie ou encore l'altitude (Whittaker *et al*., 2001). L'échelle choisie est donc primordiale pour caractériser l'hétérogénéité (Adler *et al*., 2001). L'hétérogénéité spatiale des communautés résulte de nombreux facteurs endogènes, intrinsèques à la végétation, comme les interactions biotiques ou la dispersion des plantes, et de facteurs exogènes liés ou non aux pratiques agricoles (conditions physiques du milieu, perturbations…) (Deleglise, 2011). Dans les prairies, l'hétérogénéité spatiale de la végétation est déterminée par la répartition des ressources (facteur exogène), comme par exemple les nutriments du sol, et la capacité de ses plantes à prélever et utiliser ses ressources (facteur endogène) (Adler *et al.*, 2001 ; Hutchings *et al*., 2003 ; Isselstein *et al*., 2005). Les pratiques agricoles peuvent avoir des effets délétères sur la diversité et sur cette hétérogénéité des prairies.

1) Impact du pâturage sur les prairies

Dans le cas des prairies pâturées, les plantes sont soumises à des perturbations liées à la présence et aux actions du bétail : l'herbivorie, le piétinement et les déjections. Ces facteurs exogènes déterminent l'hétérogénéité spatiale d'une parcelle (Parsons & Dumont, 2003 ; Rook & Tallowin, 2003 ; Mikola *et al.*, 2009 ; Bloor & Pottier, 2014). Le bétail va donc avoir un impact direct sur la végétation mais aussi un impact indirect sur le sol, le microclimat et la litière.

La présence des animaux et leur piétinement exercent une contrainte mécanique sur le sol, cela entraine la compaction du sol et réduit la taille et le nombre de pores (Drewry *et al.*, 2008 ; Gaujour *et al*., 2012 ; Bloor & Pottier, 2014). Cela a pour conséquence une limitation de l'infiltration de l'eau mais aussi de la pénétration des racines et donc de l'accès aux nutriments, ce qui rend les plantes plus vulnérables en situation de stress biotique ou abiotique (ravageurs, sécheresse…) (Mikola *et al.*, 2009 ; Crush & Thom, 2011). Cela peut aussi créer des fossés pauvres en végétation, qui vont constituer des zones à recoloniser par d'autres espèces végétales

(Bullock *et al*., 2001). Le piétinement crée ainsi de l'hétérogénéité spatiale sur la parcelle, au niveau de la végétation et du sol.

L'herbivorie est une autre conséquence du pâturage, elle a l'impact le plus significatif sur la végétation des prairies, il s'agit de la source principale d'hétérogénéité spatiale (Bakker *et al*., 1983 ; Cid & Brizuela, 1998 ; Schwinning & Parsons, 1999 ; Parsons & Dumont, 2003 ; Mikola *et al.,* 2009). Les herbivores sont reconnus comme influençant la structure des communautés végétales, la croissance des plantes et la productivité primaire (Collins *et al*., 1998 ; Olf & Ritchie, 1998 ; Chase *et al*., 2000 ; Frank *et al*., 2002). Par exemple, la défoliation maintient les plantes consommées au stade végétatif. Elle entraine aussi une modification de la compétition pour la lumière, en créant des percées dans le couvert végétal (Gibson & Brown, 1991 ; Rook & Tallowin, 2003). Les herbivores ont également une action sur les microorganismes du sol qui contrôlent la décomposition de la matière organique du sol et donc la minéralisation des nutriments (Mikola *et al.,* 2009). En effet, la défoliation réduit aussi l'apport de litière au sol et donc réduit le retour de matière organique dans le sol (Ferraro & Oesterheld, 2002). La défoliation peut avoir des effets sur l'allocation du carbone dans les différents organes de la plante à cause du prélèvement de matière végétale aérienne, ce qui peut influencer l'exsudation du carbone par les racines et donc les communautés microbiennes du sol.

Une autre source d'hétérogénéité structurelle de l'herbe est la nature sélective ou non de la défoliation. L'effet immédiat du pâturage sur l'hétérogénéité dépend de l'interaction entre les motifs spatiaux du pâturage et la préexistence de motifs spatiaux de la végétation, il s'agit de l'hétérogénéité endogène de la parcelle (Adler *et al*., 2001) (Fig. 3). Si l'hétérogénéité spatiale du pâturage est plus forte que l'hétérogénéité spatiale de la végétation, l'hétérogénéité spatiale de la végétation augmentera à la suite du pâturage, c'est le pâturage en patch (« *patch-grazing* »). Si l'hétérogénéité spatiale du pâturage est faible par rapport à l'hétérogénéité spatiale de la végétation, alors l'hétérogénéité spatiale de la végétation diminuera, c'est le pâturage homogène (« *homogeneous grazing* »). Une interaction différente se produit lorsque les modèles de pâturage suivent de près les modèles de végétation ou lorsque le pâturage et la végétation répondent aux mêmes contraintes, tel que la topographie, c'est le pâturage sélectif (« *selective grazing* ») (Senft *et al.,* 1987 ; Adler *et al*., 2001). Le broutage sélectif est déterminé par l'appétence, l'effort consacré à la prise alimentaire, la physiologie et le comportement de l'animal (Adler *et al*., 2001 ; Rook & Tallowin, 2003). Cependant, il ne peut pas toujours avoir lieu, par exemple si les ressources sont limitantes ou si le taux de chargement de la parcelle est

trop élevé, les animaux vont tout consommer sans distinction. Des études montrent qu'un pâturage modéré peut augmenter la diversité bêta d'une parcelle en créant de nouveaux patchs de végétation, en modifiant la pénétration lumineuse, et l'apport de nutriments aux sols (Hickman *et al.*, 2004 ; Gaujour *et al.*, 2012). L'obtention d'un pâturage modéré passe par la modération du taux de chargement. Une meilleure diversité alpha est également trouvée pour des intensités de pâturage intermédiaires (Gibson & Brown, 1991).

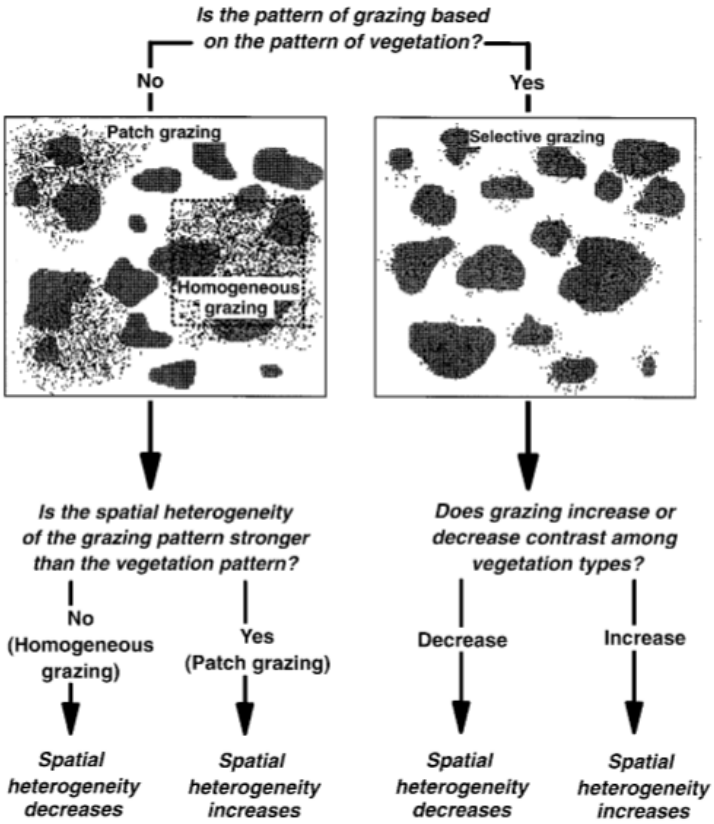


Figure 3 : Effets du pâturage sur l'hétérogénéité spatiale de la végétation. Les différentes nuances de gris représentent le motif de la végétation, les tâches noires indiquent la répartition du pâturage. A gauche, la distribution du pâturage est générée indépendamment du type de végétation, cela montre comment le pâturage dépend de l'échelle observée : un échantillonnage spatial étendu révélerait un « pâturage en patch », alors que l'échantillonnage très fin d'une zone pâturée (indiqué par la case en pointillé) révèlerait un « pâturage homogène » (Adler *et al.*, 2001).

Un autre impact du bétail sur les prairies est le retour d'excréments. Le bétail rejette de la matière organique sous forme de fèces et d'urine qui vont, par l'apport d'azote, favoriser la croissance des plantes à cet endroit (Bloor & Pottier, 2014). Ces zones souillées deviennent des zones de refus où la hauteur d'herbe sera plus importante et par la suite, lorsque la bouse sera

entièrement décomposée, cette zone sera préférée en raison de la disponibilité accrue en biomasse (Afzal & Adams, 1992 ; Cid & Brizuela, 1998 ; Adler *et al*., 2001 ; Steinauer & Collins, 2001). La répartition des nutriments est modifiée car les herbivores consomment un matériel végétal à haut rapport C/N (carbone sur azote) sur de larges étendues et rejettent de la matière à faible rapport C/N sur une petite surface : cela va stimuler l'activité bactérienne et donc augmenter la transformation des nutriments sur les zones de déjections. Ainsi, le retour irrégulier des excréments dans les pâtures engendre une hétérogénéité spatiale de l'azote minéral du sol.

Le premier rôle du bétail dans la gestion de la biodiversité des prairies est ainsi de maintenir et améliorer l'hétérogénéité structurelle de l'herbe, et potentiellement la diversité de la flore et de la faune (Rook & Tallowin, 2003).

2) Impact de la fauche et de la fertilisation

La fauche représente une perturbation pour l'écosystème prairial qui, avec la fertilisation peuvent modifier les services écosystémiques (Le Roux *et al*., 2008 ; Amiaud & Carrère, 2012 ; Louault *et al*., 2017). La fauche réduit l'hétérogénéité spatiale en maintenant toutes les plantes de la même espèce à un stade phénologique relativement identique et à des hauteurs similaires. La fertilisation azotée a un impact sur la composition de la prairie, elle favorise la croissance des plantes au port dressé qui prélèvent rapidement et efficacement les nutriments du sol. En revanche elle défavorise les légumineuses en inhibant la formation de nodosité par symbiose et en augmentant la compétitivité des autres espèces. De même l'apport de phosphore peut faire diminuer la richesse spécifique en augmentant la compétitivité des plantes prélevant mieux le phosphore. L'impact de la fauche dépend de la fréquence de coupe et de la date de la première coupe. Si elle a lieu après la floraison, elle va permettre de disperser les graines. Une fauche trop précoce empêche la production de graines, trop tardive elle empêche l'établissement de nouveaux individus à cause d'un couvert trop dense. Enfin, des fauches trop fréquentes favorisent les espèces avec des feuilles proches du sol (Gaujour *et al*., 2012).

Ce travail de bibliographie nous a permis de montrer que les prairies sont des couverts multifonctionnels apportant des services écosystémiques variés et nécessaires à la production agricole. La diversité influence probablement la stabilité et la productivité de l'écosystème prairial, or cette diversité peut être impactée par des pratiques agricoles telles que le pâturage ou la fauche. Ces perturbations créent de l'hétérogénéité spatiale au sein de la parcelle, cependant, peu d'études ont explicitement analysé les conséquences des pratiques sur la composante bêta de la diversité et leurs origines restent majoritairement inexplorées. Dans le cadre de mon stage nous avons répondu à la question : quel est le rôle de la variabilité spatiale et temporelle de l'environnement, induite par les pratiques agricoles, sur la diversité des prairies ? Nous souhaitions identifier les sources de variation spatiale et temporelle qui pourraient expliquer les différences de diversité observées entre les parcelles et dans quelles mesures les différentes modalités de gestion (pâturage, fauche, fertilisation) en sont responsables. Nous avons fait l'hypothèse que les pratiques agricoles induisent une variabilité spatiale et temporelle plus ou moins forte selon l'hétérogénéité de la perturbation. On s'attendait à avoir une variabilité spatiale et temporelle des variables de l'environnement comme la lumière, l'azote et la disponibilité en eau, modulée par le pâturage. On s'attendait par exemple à de fortes variations de la lumière disponible à la surface du sol dans les parcelles en pâturage extensif avec des patchs ras et d'autres non-consommés. Les disponibilités en eau et en lumière au cours de la saison de croissance pourraient expliquer une variabilité temporelle. Ainsi, dans les pâtures, plusieurs conditions environnementales vont varier dans l'espace, alors que dans les fauches ces conditions sont censées être plus homogènes. Par conséquent, nous avons fait l'hypothèse que la diversité gamma sera plus importante dans les pâtures que dans les fauches. On s'attendait aussi à observer une diversité bêta spatiale plus forte que la diversité bêta temporelle. Les principaux objectifs sont de (i) combler un manque de connaissances sur la caractérisation, dans l'espace et au cours d'une saison de croissance, de la variabilité des trois grandes ressources des plantes : la lumière, l'eau et l'azote, au sein de parcelles soumises à différentes modalités de gestion, de (ii) relier ces variations spatio-temporelles observées aux composantes alpha, bêta et gamma de la diversité des parcelles, et de (iii) comparer ces résultats entre les trois traitements.

MATERIELS ET METHODES :

I- Site d'étude et dispositif expérimental

Les mesures et les prélèvements ont été réalisés dans le Massif Central, sur des parcelles expérimentales du dispositif SOERE-ACBB de l'INRA à Theix en Auvergne (45°43'23" N ; 3°1'21" E ; 880 m au-dessus du niveau de la mer) du 15 mars 2019 au 15 juillet 2019. Le climat est semi-continental avec une température moyenne annuelle de 8,7°C et une pluviométrie moyenne annuelle de 770 mm. Les prairies permanentes étudiées sont implantées depuis 2005 sur un sol développé à partir d'un substrat rocheux granitique. L'horizon supérieur du sol montre une hétérogénéité spatiale, avec une partie du site expérimental caractérisé par un cambisol eutrique et une autre partie par un cambisol colluvique granitique (Louault *et al.*, 2017).

Afin de comprendre le rôle de la variabilité spatiale et temporelle de l'environnement, induite par les pratiques agricoles, sur la diversité des prairies, notre dispositif expérimental se compose de trois conditions de gestion différentes. Chaque traitement est répété 3 fois, ces 3 répétitions se présentent sous la forme de 3 blocs : Blatière, Moine 1 et Moine 2 (Fig. 4). 9 parcelles sont donc suivies au total. Le choix des blocs s'est basé sur la disposition géographique des parcelles et sur les différences de composition botanique observées.

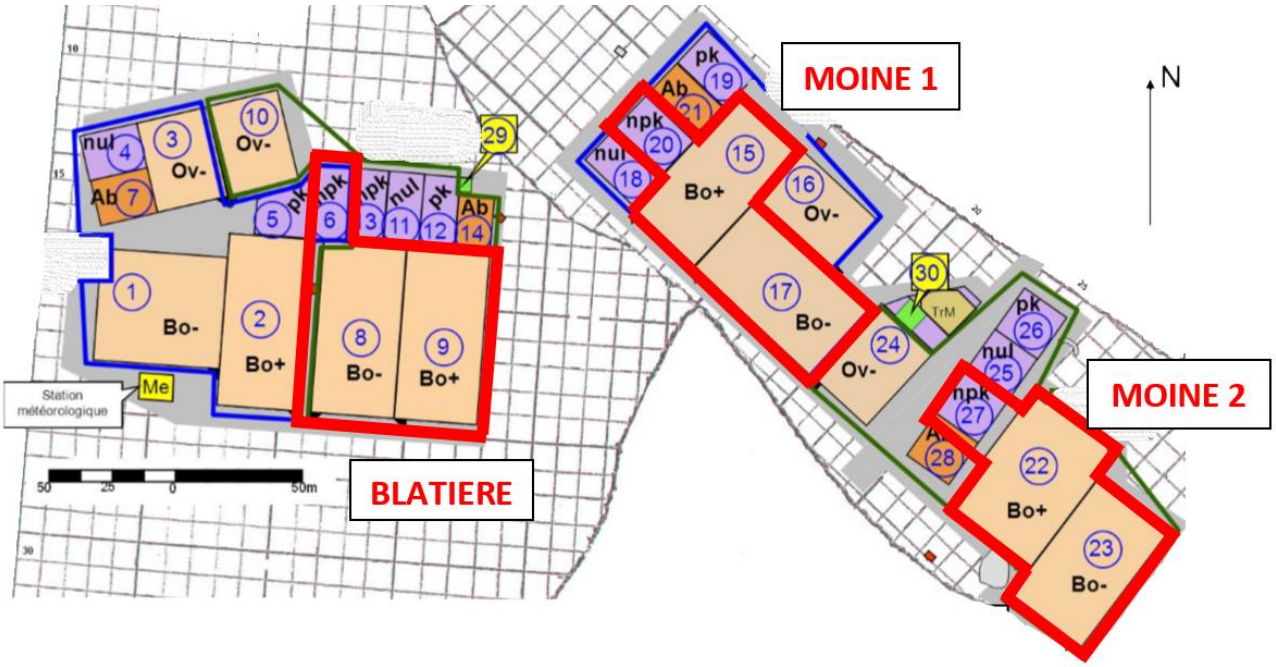


Figure 4 : Plan du site d'étude avec les 3 blocs de répétition : Blatière, Moine 1 et Moine 2 (représentés en rouge). Les fauches sont notées *npk*, les parcelles en pâturage intensif *Bo+* et les parcelles en pâturage extensif *Bo-*.

Les 3 traitements consistent en :

- Fauche fertilisée en azote, phosphore et potassium (NPK) : 3 parcelles de 350 m²
- Pâturage bovin intensif (Bo+) : 3 parcelles de 1100 m²
- Pâturage bovin extensif (Bo-) : 3 parcelles de 1100 m²

Bien que les parcelles soient de tailles différentes, la taille du domaine d'échantillonnage a été fixé à 350m² par parcelle pour éviter tout biais de l'étendu d'échantillonnage sur l'estimation de la biodiversité (Güler *et al.*, 2016).

Pour les parcelles NPK, les fauches puis la fertilisation sont réalisées fin mai, fin juillet et mi-octobre (Tab. 1). Les parcelles sont soumises à un régime de pâturage en rotation avec cinq passages à l'année : mi-avril, mi-mai, fin juin, début septembre et début novembre. Les deux traitements diffèrent par le chargement animal si bien qu'à l'année le chargement est de 1,46 UGB/ha/an pour le traitement Bo+ et 0,73 UGB/ha/an pour le Bo-.

Tableau 1 : Quantité d'engrais apportée lors de la fertilisation des fauches

	Unité de N	Unité de P_2O_5	Unité de K_2O
Mai	96	40	133
Juillet	72	20	67
Octobre	72	0	0
Apport total annuel	240	60	200

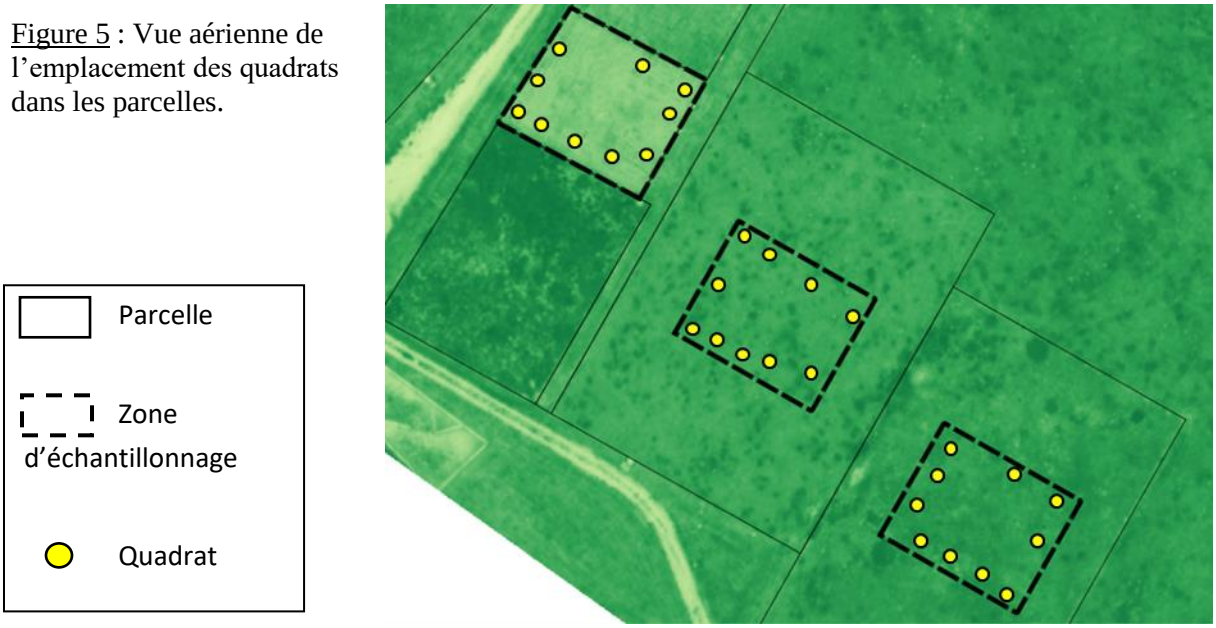
II- Design d'échantillonnage

Afin de mettre en évidence le rôle de la variabilité temporelle sur la dynamique des communautés végétales au cours d'une saison de croissance, les mesures sur le terrain se sont réparties en 7 dates à intervalle régulier entre le 15 mars 2019 et le 15 juillet 2019.

Pour caractériser la variabilité spatiale, 10 quadrats de 50x50 cm ont été établis dans chaque parcelle. La méthode des quadrats a été sélectionnée car elle est raisonnable en temps et n'omet pas d'espèces qui pourraient être remarquables (contrairement à la méthode des points de contact par exemple). Afin d'optimiser la représentation de la variabilité spatiale au sein des parcelles, les points d'échantillonnage ont été sélectionnés selon une démarche de « space-

filling ». Cette méthode permet d'éviter d'échantillonner plusieurs fois les mêmes patchs tels que renseignés par des analyses d'autocorrélation de la réflectance de la végétation (NDVI, Différence Normalisée d'Indice de Végétation) réalisées en 2017 et 2018 sur le site de l'ORE. Cela évite les biais d'échantillonnage de la diversité, qui est fortement impactées par la distance des points d'échantillonnage (Güler *et al.*, 2016). Le choix de l'emplacement des quadrats a donc été fait de façon à avoir le maximum d'information sur la parcelle, sans interférer avec les autres manipulations en cours (Fig. 5). Les mesures ont été effectuées en prenant soin de ne pas piétiner la végétation de nos quadrats pour ne pas créer de perturbations supplémentaires.

Figure 5 : Vue aérienne de l'emplacement des quadrats dans les parcelles.



Pour chaque quadrat et à chaque date, des relevés botaniques ont été réalisés, ainsi que des mesures de la disponibilité des 3 grandes ressources des plantes : la lumière, l'eau du sol et l'azote.

III- Les variables mesurées

1) Composition spécifique

La composition floristique et l'abondance relative de chaque espèce par quadrat a été établie pour calculer par la suite des indices de diversité et déterminer les composantes alpha, bêta et gamma de la diversité des parcelles. Le stade phénologique a été déterminé : pour chaque espèce on estime la proportion d'individus au stade « végétatif », en « montaison », « épiaison »

ou « bourgeon », « anthèse » et « sénescence ». Ces données ne sont pas utilisées dans le cadre de ce mémoire mais serviront par la suite à identifier l'importance de la phénologie des espèces dans l'évolution des communautés au cours de la saison de végétation.

2) Ressource en lumière

La variabilité dans le temps et l'espace de la disponibilité en lumière est estimée grâce au ceptomètre AcuPar qui fournit le Rayonnement Photosynthétiquement Actif (PAR) et l'interception de la lumière par la végétation (Tau). Trois mesures par quadrat sont effectuées au ras du sol à chaque passage. Une calibration de l'appareil grâce au capteur externe est réalisée régulièrement afin d'obtenir la différence de disponibilité lumineuse entre le haut du couvert végétal et le sol.

3) Ressource en eau

Pour caractériser les variations spatiotemporelles de la disponibilité en eau du sol, nous avons fait des micro-prélèvements sous forme de carottes de sol de 20 mm de diamètre et 15 cm de profondeur, de -5cm à -20cm de profondeur, zone où se trouve la majorité des racines (Knapp *et al.*, 2002). Les prélèvements sont réalisés avec une gouge, à proximité de chaque quadrat, pour ne pas impacter la végétation du quadrat.

Les échantillons de sol prélevés sur le terrain sont pesés frais puis mis à l'étuve 24h à 105°C. Ils sont ensuite pesés secs afin de calculer la teneur en eau du sol (humidité pondérale).

$$Teneur\ en\ eau = \frac{Masse\ fraiche - Masse\ sèche}{Masse\ sèche} \times 100$$

4) Ressource en azote

Il est difficile de mesurer la disponibilité en azote de nos parcelles au cours du temps (Lemaire, 1997). Nous avons ainsi sélectionné une méthode non destructive indicatrice du niveau de stress azoté : le chlorophylle-mètre. Pour chaque quadrat, 10 individus représentatifs de la communauté du quadrat sont prélevés autour du quadrat pour ne pas perturber la végétation à l'intérieur. Ces individus serviront pour les analyses du niveau de stress azoté en laboratoire. Pour cela, la dernière feuille formée par l'individu est mise à réhydrater pendant

48h en chambre froide à 4°C dans un tube à essai rempli d'eau. Trois mesures par feuille ont été réalisées à l'aide du chlorophylle-mètre Dualex pour obtenir le statut azoté de la plante NBI (Nitrogen Balance Index) qui est calculé à partir de la teneur en différents pigments : chlorophylle, flavonols et anthocyanes. La teneur en chlorophylle reflète la teneur en azote car une molécule de ce pigment est composée de quatre atomes d'azote. De plus, lorsqu'une plante se trouve dans des conditions optimales de nutrition azotée, elle favorise son métabolisme primaire et synthétise des molécules comme la chlorophylle, et peu de flavonols. En revanche, quand la plante se retrouve situation de carence en azote, elle oriente alors son métabolisme vers la production de flavonols (*réf*. Notice du Dualex).

En complément de ces prélèvements, des mesures directes sur la végétation des quadrats sont réalisées à l'aide du Greenseeker pour obtenir le NDVI (Différence Normalisée d'Indice de Végétation). Il informe sur la réflectance de la végétation donc l'intensité du vert des plantes et donc sur la teneur en chlorophylle et ainsi en azote.

IV- Traitement des données

Le traitement statistique a été réalisé à l'aide du logiciel R (version 3.6.0.). Les données environnementales (respectivement les données botaniques) de chaque date sont compilées dans un tableau avec les paramètres mesurés (respectivement les espèces observées) en colonne et l'identité de la parcelle et du quadrat en ligne ainsi que la date de mesure.

Les analyses spatiales ont été menées en parallèle des analyses temporelles, c'est-à-dire que les données ont été moyennées dans l'espace (moyenne de toutes les visites) et respectivement dans le temps (moyennes des dix quadrats par parcelle).

1) Estimation de la diversité bêta et test des effets des traitements

Nous avons choisi d'utiliser l'indice de diversité de Rao car il a la capacité de décomposer la diversité en trois composantes alpha, bêta, gamma. De plus, cet indicateur se base sur des différences entre espèces et est le seul indice qui permette ensuite de comparer diversité taxonomique, phylogénétique ou fonctionnelle suivant la matrice de distance des espèces. C'est un avantage qui se manifestera dans les analyses qui seront faites après le stage.

Pour calculer quelle est la part de la diversité bêta dans la diversité gamma (diversité à l'échelle du champ), l'indice de Rao est calculé pour chaque parcelle et à chaque date (De Bello *et al*., 2010 ; Tuomisto, 2010 ; Anderson *et al*., 2011 ; De Cáceres *et al*., 2013 ; Jabot *et al*., 2018). Pour cela, nous avons utilisé la formule de Lande (Lande, 1996) :

$$\beta_{additif} = \gamma - \bar{\alpha}$$

Avec $\bar{\alpha} = \sum_{i=1}^{N} \frac{\alpha_i}{N}$ où i est une espèce et N est le nombre total d'espèces.

Jost (2007) a démontré que la diversité bêta s'approche de zéro à mesure que la diversité alpha augmente. Cela signifie que quel que soit le taux de remplacement (turnover) d'espèces et la diversité d'une unité d'échantillonnage à l'autre, la diversité bêta sera toujours faible. Cette limitation des indices de diversité peut être résolue en appliquant la correction de Jost dérivée de nombres équivalents :

$$\alpha_{Eqv} = \frac{1}{1-\alpha} \quad \text{et} \quad \gamma_{Eqv} = \frac{1}{1-\gamma}$$

Enfin, la diversité gamma de l'indice de Rao a été calculée grâce à la formule (De Bello *et al*., 2010) :

$$\gamma_{Rao} = \sum_{i=1}^{N} \sum_{j=1}^{N} d_{ij} P_i P_j$$

Avec N le nombre total d'espèces
i et j deux espèces de la communauté
d la dissimilarité entre les deux espèces (d_{ij} = 1 si j≠i et d_{ij} = 0 sinon)
P la proportion d'espèce i ou j dans la communauté

On a ensuite testé l'effet du traitement sur la diversité grâce à un test non-paramétrique de Kruskal-Wallis sur les parcelles regroupées par traitement.

2) Analyse de l'effet de l'hétérogénéité environnementale sur les changements de composition

Les données environnementales (SWC, Tau, NDVI et NBI) ont été représentées dans l'espace et dans le temps. Les coefficients de variation spatial et temporel ont été calculés pour chacune d'entre elles. Ils nous renseignent sur la dispersion relative de nos données entre chaque parcelle et entre chaque date. Ensuite, un test non-paramétrique de Kruskal-Wallis a été réalisé pour tester l'effet du traitement sur la variabilité spatiale et temporelle de l'environnement.

Pour identifier les différentes sources de l'hétérogénéité spatiale (ou temporelle), et savoir si la diversité bêta observée est expliquée par des différences environnementales, des distances spatiales (ou temporelles) ou les deux, nous avons réalisés une extension du test de Mantel : la MRM (Multiple Regression on distance Matrices) (Borcard *et al.,* 1992 ; Pottier *et al.,* 2009 ; Legendre *et al.,* 2015). Il existe deux approches pour analyser les sources de variation de la composition (diversité bêta) entre différents sites ou dates et les statisticiens discutent beaucoup pour déterminer laquelle est la plus appropriée (Tuomisto & Ruokolainen, 2006 ; Legendre *et al*., 2008 ; *Pélissier et al*., 2008). La première approche est basée sur la mise en relation de matrices de distances (Tuomisto & Ruokolainen, 2006 ; Lichstein, 2007 ; Krasnov *et al*., 2010 ; Tuomisto *et al.,* 2012) et la seconde sur une décomposition canonique des données brutes (Borcard *et al.,* 1992 ; Pottier *et al.,* 2009 ; Dray *et al.,* 2012). La première différence entre les deux approches concerne la nature des questions qu'elles permettent d'adresser : (i) qu'elle est l'origine des différences de structure des communautés entre sites ou dates ? (ii) Quelle est l'origine de la structure des communautés dans les différents sites ou aux différentes dates ? Certains auteurs, dont Legendre, argumentent que les deux méthodes permettent d'atteindre le premier objectif mais que seul la seconde permet de traiter le deuxième objectif. Nous nous situons bien dans le premier cas. Ensuite les deux approches diffèrent sur des aspects purement statistiques. La première approche se base sur des tests de Mantel (partiels) dont l'hypothèse nulle est que les distances entre les objets d'une matrice D ne sont pas reliées linéairement à la matrice de diversité bêta (paires entre sites ou dates). Autant cette approche est intéressante car simple à mettre en œuvre et flexible quant au choix des indices de diversité bêta, autant elle présente des inconvénients majeurs. Le premier est le problème de linéarité, si on cherche à expliquer la diversité bêta par une source de variation spatiale cette hypothèse de linéarité induit une faible puissance d'analyse. En effet la structure d'autocorrélation est rarement linéaire. Néanmoins, on peut adopter une approche un peu plus sophistiquée en transformant la matrice de distance en matrice binaire qui représente des liens de voisinages à différentes échelles (différentes distances géographiques) à l'aide d'un corrélogramme de Mantel (Legendre, 1998).

Le second problème est que la statistique de Mantel ne peut pas être utilisée pour faire une décomposition de la variance. Cependant, une extension du test de Mantel, la MRM, permet de calculer un R^2 ajusté qui lui permet cette décomposition (Lichstein, 2007 ; Legendre, 2008, Krasnov *et al*., 2010 ; Legendre, 2014 ; Legendre & Condit, 2019). La seconde approche est plus puissante notamment parce qu'elle permet de mieux capter la structure d'autocorrélation spatiale ou temporelle des données.

RESULTATS :

I- Le traitement a un effet sur la variabilité spatiale et temporelle du NDVI

Afin de montrer une éventuelle variabilité spatiale et temporelle des données environnementales, les différentes variables de l'environnement (humidité pondérale du sol SWC ; pénétration de la lumière Tau ; réflectance de la végétation NDVI et statut azoté NBI) ont été comparées dans le temps et l'espace pour chaque quadrat de chacune des parcelles aux différentes dates (Annexe 1 et 2). On peut ainsi constater que globalement les quadrats assez humides (SWC élevé) le restent dans le temps et inversement, même si l'humidité a tendance à diminuer au cours de la saison à cause des conditions climatiques (Annexe 3). Sur la période d'étude l'évapotranspiration tend à être supérieure aux précipitations, on a donc un assèchement du sol, qui est supérieur à la normale en cette année 2019. On peut voir que la pénétration de la lumière est très variable d'un quadrat à l'autre dans les pâtures. Dans les fauches elle évolue de la même façon dans le temps sur l'ensemble de la parcelle : elle diminue progressivement jusqu'à la fauche puis augmente brutalement lors de la fauche. Le NDVI est relativement stable dans le temps dans les pâtures avec une légère baisse après chaque session de pâturage et dans les fauches, il chute après la fauche. Le NBI, lui, semble plus stable au cours du temps et dans l'espace pour toutes les parcelles.

Les données ont ensuite été agrégées dans l'espace (moyenne de toutes les visites) et dans le temps (moyennes des dix quadrats par parcelle) pour séparer les analyses des variations environnementales dans l'espace d'une part (Fig. 6) puis dans le temps d'autre part (Fig. 7).

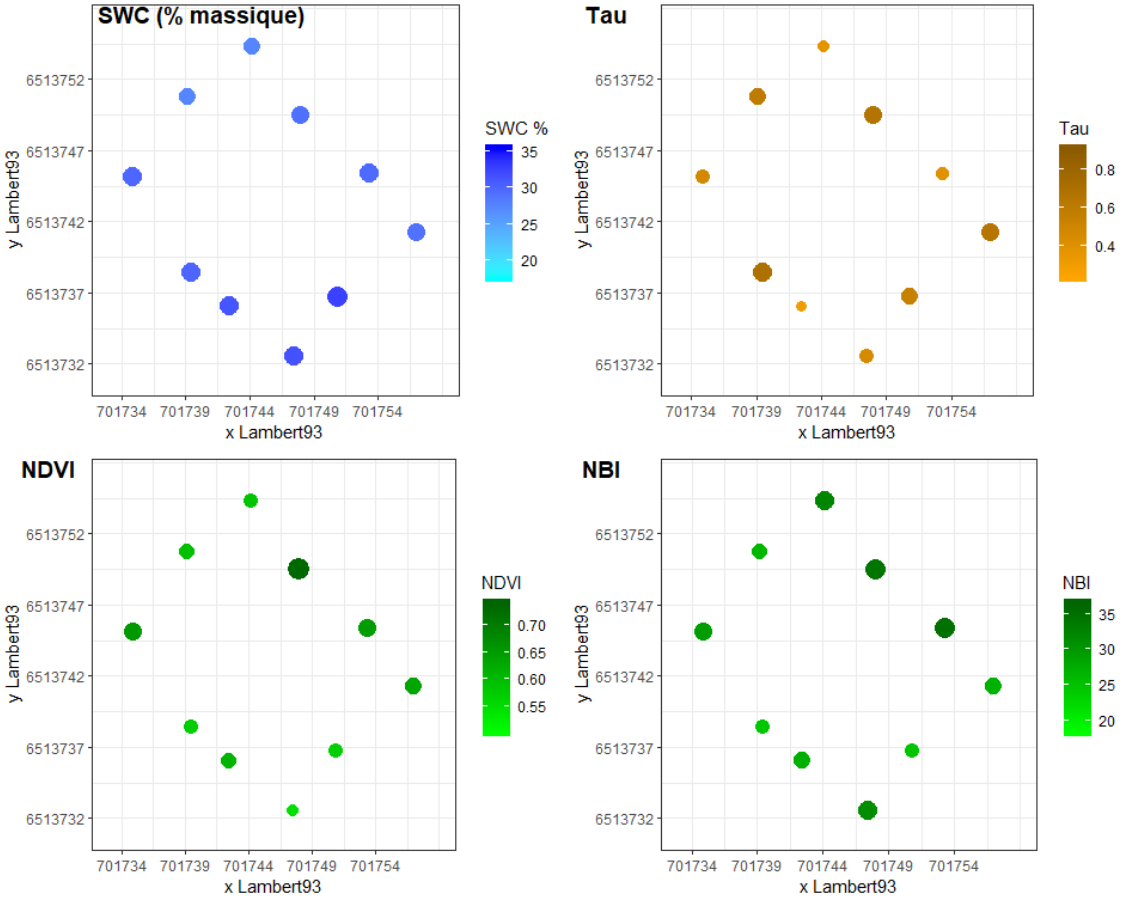


Figure 6 : Représentation spatiale de la teneur en eau du sol (SWC), la lumière pénétrant jusqu'au sol (Tau), du NDVI et du NBI pour les quadrats de la pâture extensive Moine 1. Les données sont moyennées sur les dates.

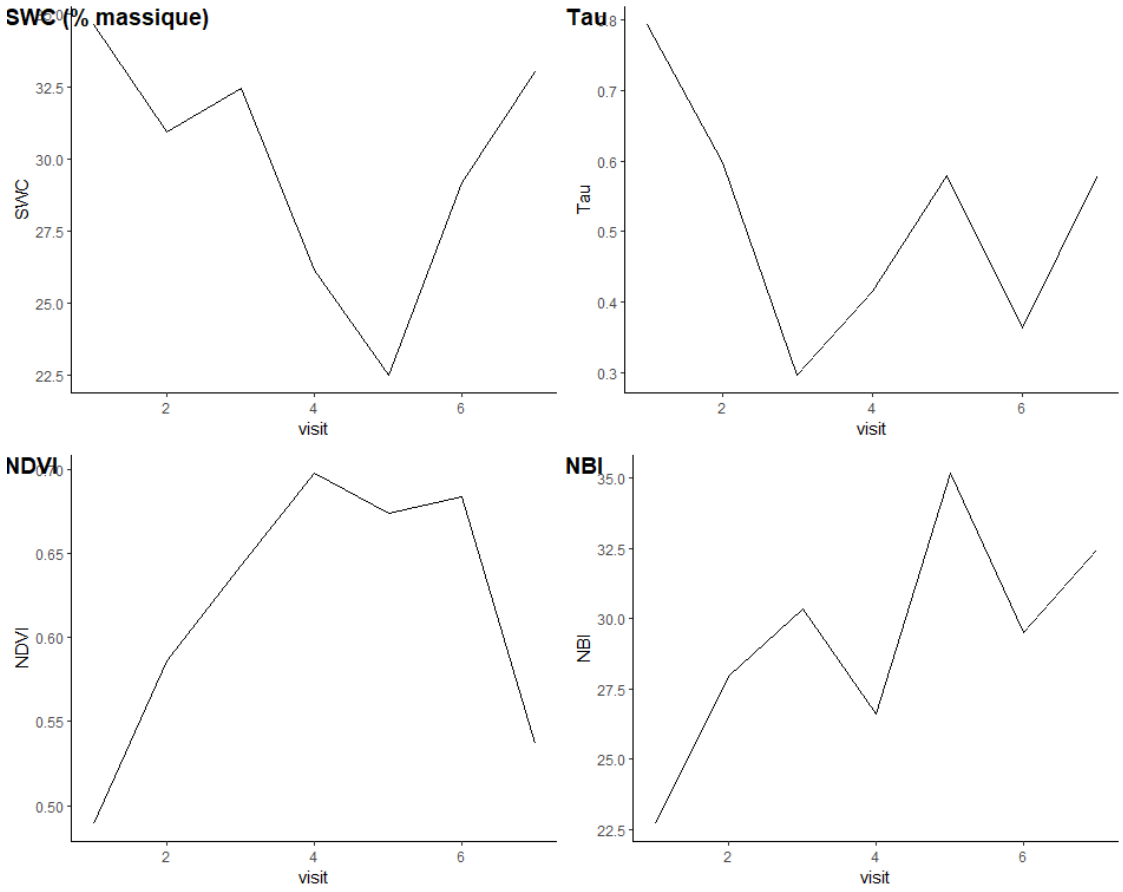


Figure 7 : Représentation graphique de la teneur en eau du sol (SWC), la lumière pénétrant jusqu'au sol (Tau), du NDVI et du NBI en fonction du temps pour la pâture extensive Moine 1. Les données sont moyennées sur les quadrats.

Les coefficients de variation spatiaux (Fig. 8) et temporels (Fig. 9) de chacune des données environnementales ont ensuite été calculés pour chaque parcelle au sein des trois traitements (*cutting* = fauche ; *grazing_high* = pâturage intensif ; *grazing_low* = pâturage extensif).

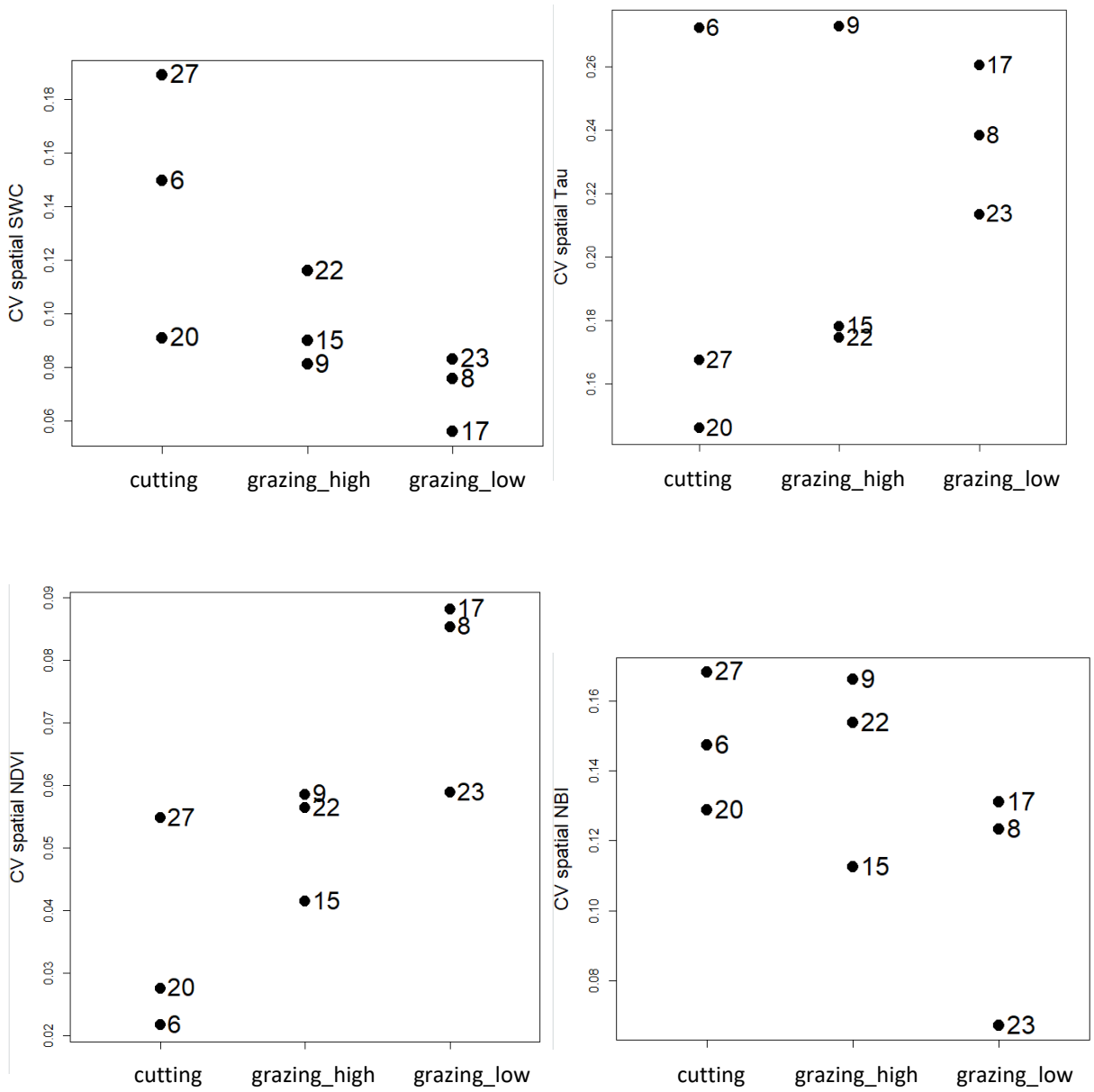


Figure 8 : Représentation des coefficients de variation spatiaux de SWC, Tau, NDVI et NBI (les numéros sont les identifiants des parcelles).

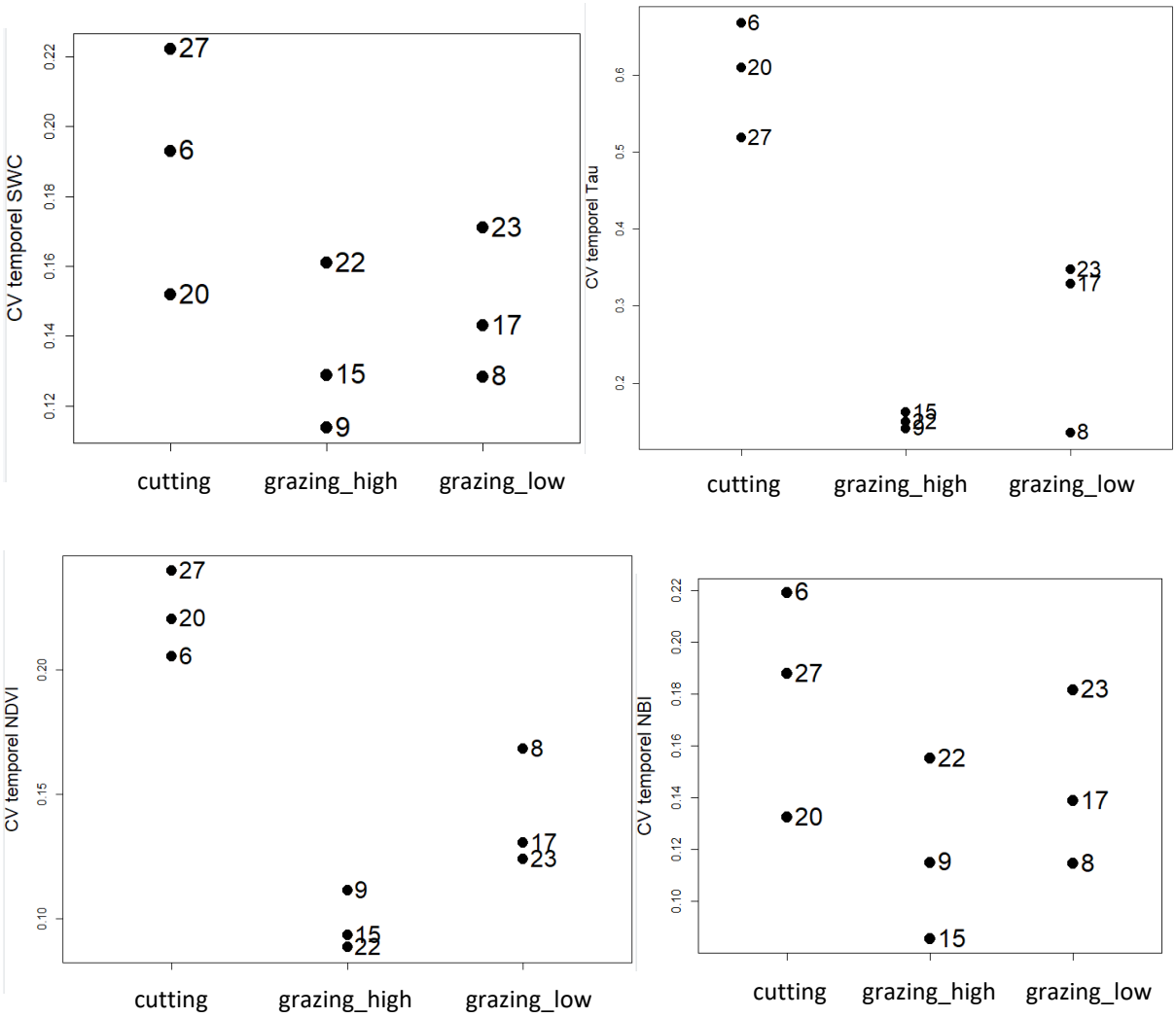


Figure 9 : Représentation des coefficients de variation temporels de SWC, Tau, NDVI et NBI (les numéros sont les identifiants des parcelles).

Les tests de Kruskal-Wallis sur les données environnementales spatiales dans chaque traitement indiquent que seul le NDVI est significativement différent entre les quadrats des trois traitements (p-value = 0.03899) : il y a plus de variabilité du NDVI dans l'espace pour les pâtures extensives que pour les fauches (et que pour les pâtures intensives dans une moindre mesure). Le NDVI est aussi significativement différent entre les trois traitements (p-value = 0.02732) d'une date à l'autre : il y a plus de variabilité du NDVI dans le temps pour les fauches que pour les pâtures intensives (et que pour les pâtures extensives dans une moindre mesure). Le traitement a donc un effet significatif sur la variabilité spatiale et temporelle du NDVI sur nos parcelles.

II- Le traitement n'a pas d'effet sur les diversités spatiale et temporelle β, γ et α

Afin de caractériser les différentes composantes de la diversité, les indices de Rao ont été calculés pour chaque parcelle et à chaque date (Fig. 10). On peut constater que les diversités bêta et gamma sont plus faibles dans les fauches des blocs Blatière et Moine 2 par rapport à la parcelle de fauche du bloc Moine 1 et par rapport aux pâtures.

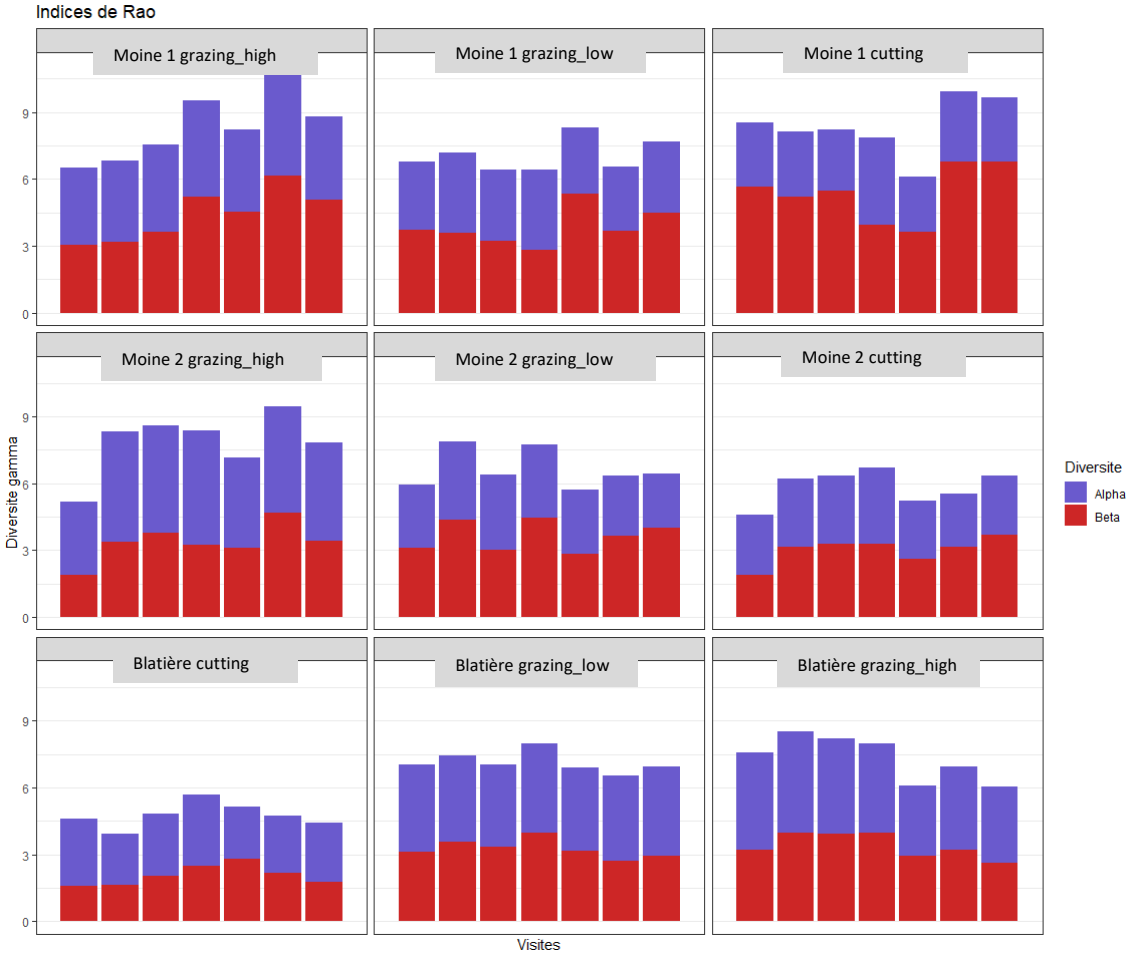


Figure 10 : Histogrammes des diversité alpha, bêta et gamma de chaque parcelle à chaque date.

Les mêmes analyses ont ensuite été menées sur les données agrégées dans l'espace et le temps pour constater un éventuel effet du traitement sur les diversités spatiales (Fig. 11) et temporelles (Fig. 12).

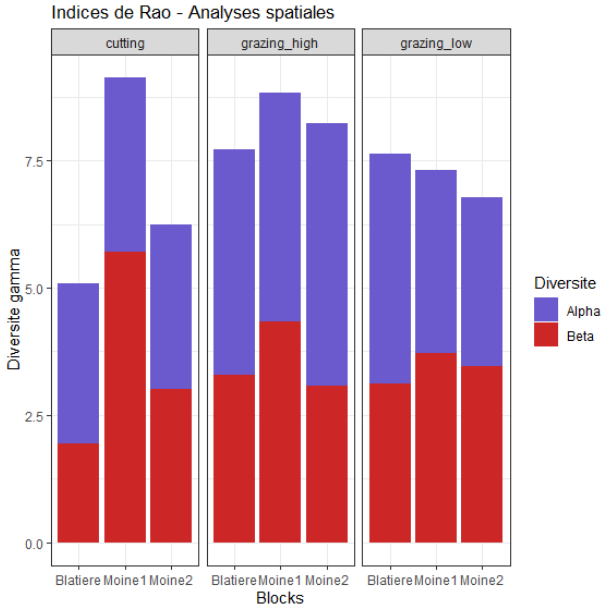


Figure 11 : Histogrammes des diversité alpha, bêta et gamma spatiales de chaque parcelle.

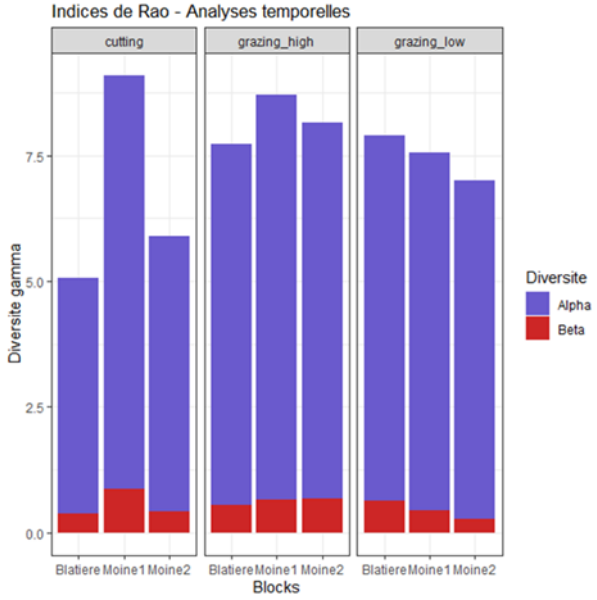


Figure 12 : Histogrammes des diversité alpha, bêta et gamma temporelles de chaque parcelle.

On constate que la diversité bêta spatiale (Fig. 11) est beaucoup plus élevée que la diversité béta temporelle (Fig. 12). La composition floristique est donc variable dans l'espace mais peu dans le temps.

Le test de Kruskal-Wallis comparant les diversités bêta et gamma spatiales entre les différents traitements indiquent qu'il n'y a pas d'effet traitement (β : p-value = 0.5611 ; γ : p-value = 0.3012) et le même test sur les diversités bêta et gamma temporelles ne montre pas non plus d'effet traitement (β : p-value = 0.4298 ; γ : p-value = 0.4298). Le traitement ne semble donc pas avoir d'effet significatif sur la diversité spécifique de nos parcelles.

III- La diversité spatiale est expliquée à majorité par l'environnement et la diversité temporelle est expliquée à majorité par la distance temporelle

Pour savoir si les différences observées de diversités bêta dans l'espace (Fig. 13) et dans le temps (Fig. 14) sont expliquées par les données environnementales, la distance spatiale ou temporelle ou les deux, nous avons réalisé une partition de variance sur les données agrégées.

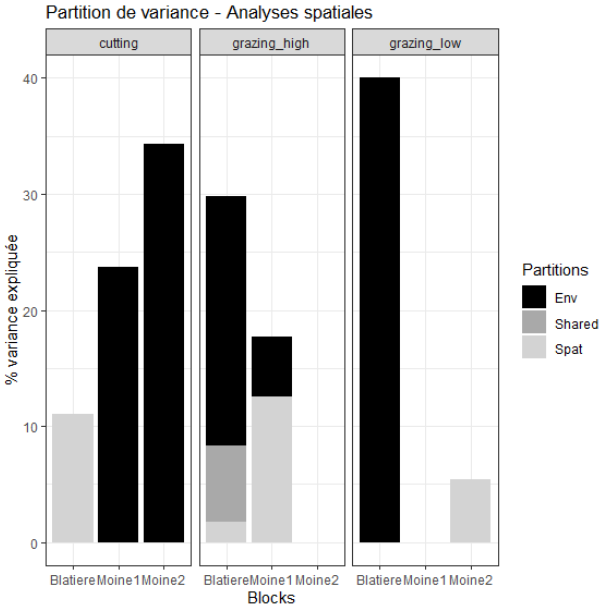


Figure 13 : Représentation graphique de la partition de variance spatiale. La part de la variance expliquée par les données environnementales est en noir, par la distance spatiale en gris clair et par les deux composantes en gris foncé.

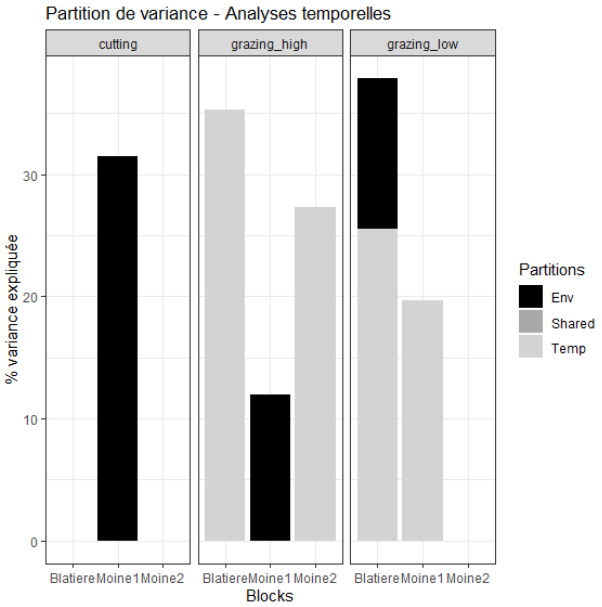


Figure 14 : Représentation graphique de la partition de variance temporelle. La part de la variance expliquée par les données environnementales est en noir, par la distance temporelle en gris clair et par les deux composantes en gris foncé.

La partition de variance spatiale (Fig. 13) montre que les différences de diversité bêta dans l'espace sont expliquées majoritairement par les données environnementales dans la fauche du bloc Moine 1 à 24 % et celle du bloc Moine 2 à 34 %. La variabilité spatiale de la diversité bêta des parcelles en pâturage intensif et extensif du bloc Blatière est également expliquée par l'environnement à 20 % et respectivement 40 %. La variabilité spatiale de la diversité bêta de parcelle du bloc Blatière en pâturage intensif est également expliquée à 2 % par la distance spatiale entre les unités d'échantillonnage et à 8 % par l'environnement et le spatial ensemble (« *shared* »). Cela veut dire que l'effet spatial est dû au fait que l'environnement est lui-même structuré dans l'espace à l'échelle d'observation. On observe donc des patchs de végétation qui s'expliquent par une structure en patch de l'environnement. La variabilité spatiale de la parcelle en pâturage intensif du bloc Moine1 est expliquée à 5 % par les données environnementales et 13 % par la distance spatiale. Cette distance spatiale explique aussi la variance dans la fauche Blatière et dans la pâture extensive Moine 2, le reste est indéterminé.

La partition de variance temporelle (Fig. 14) montre que les différences de diversité bêta dans le temps sont expliquées majoritairement par la distance temporelle séparant les dates d'observation (c'est-à-dire le nombre de jours) dans les pâtures intensives de Blatière (35 %) et Moine 2 (27 %), et extensives de Blatière (26 %) et Moine 1 (20 %). La variabilité temporelle de la diversité bêta est aussi expliquée par l'environnement à 31 % et 12 % dans la fauche et respectivement la pâture intensive du bloc Moine 1, et 12 % pour la parcelle en pâturage extensif du bloc Blatière. Le reste est indéterminé.

La diversité spatiale est donc expliquée majoritairement par la variabilité des données environnement et la diversité temporelle est expliquée principalement par la distance temporelle entre chaque visite. Lorsque la variance est expliquée par les données environnementales (SWC, Tau, NDVI et NBI), ce n'est pas toujours la même variable qui est responsable. Par exemple pour les données spatiales (Fig. 13), la pénétration de la lumière explique la variabilité de la diversité bêta pour les parcelles de fauche des blocs Blatière et Moine 1 alors que c'est le NBI qui explique cette variabilité pour la fauche du bloc Moine 2, et les pâtures intensives des blocs Blatière et Moine 1. Dans les analyses temporelles (Fig. 14), pour la fauche du bloc Moine 1 la pénétration de la lumière explique la variabilité alors que pour la parcelle en pâturage intensif de Moine 1 c'est l'environnement total, donc l'ensemble des données environnementales : la disponibilité en lumière, eau et azote.

DISCUSSION :

L'enjeu scientifique était de déterminer le degré de variation spatiale et temporelle des ressources nécessaires à la croissance des plantes (eau, azote, lumière), de comparer ses deux dimensions et de les relier aux variations de la structure des communautés végétales au sein des parcelles soumises à plusieurs modalités de gestion distinctes pour identifier leur origine.

Cette étude a permis dans un premier temps d'apporter des éléments nouveaux sur la variabilité spatiale et temporelle des trois grandes ressources nécessaires à la survie des plantes, en réponse aux pratiques agricoles. En effet les espèces végétales coexistent grâce à une différenciation de leur niche le long des axes de ressources en lumière, eau, azote, phosphore, etc… et contrent ainsi le principe d'exclusion compétitive (deux populations ne peuvent subsister sur la même niche écologique) (Whittaker *et al.*, 2001 ; Barot & Gignoux, 2004 ;

Leibold *et al.*, 2004 ; Wilson, 2011). Une hétérogénéité de ces ressources peut favoriser la coexistence. Si une perturbation modifie ses paramètres, la coexistence des espèces sera également modifiée (Geerstema *et al*., 2002 ; Jung *et al*., 2010). Nous avons constaté un effet du traitement sur le NDVI, un indicateur complexe relié entre autre au statut azoté des feuilles (Munoz-Huerta *et al*., 2013). Il y a plus de variabilité du NDVI dans l'espace pour les pâtures extensives que pour les fauches (et que pour les pâtures intensives dans une moindre mesure) d'une part et il y a plus de variabilité du NDVI dans le temps pour les fauches que pour les pâtures intensives (et que pour les pâtures extensives dans une moindre mesure) d'autre part. On s'attendait à avoir la même influence du traitement sur le NBI car il estime lui aussi la teneur en azote des plantes. Le NDVI est mesuré grâce au Greenseeker qui intègre l'effet litière dans la mesure de la greenness du quadrat (intensité du vert du couvert végétale). Le NBI est lui mesuré sur des feuilles qui ont été choisies selon leur état global (taille, intégrité, homogénéité de la coloration) pour pouvoir être analysées par la suite en laboratoire grâce au Dualex. L'effet litière n'est donc pas intégré et devrait mieux représenter le statut azoté des plantes en croissance. De plus, il s'agit ici d'une utilisation innovante du NBI, normalement utilisé pour obtenir directement le statut azoté d'une plante sur pied, il est efficace sur la mesure de la teneur en azote pour une espèce donnée mais nous testons ici son utilisation sur des individus de plusieurs espèces confondues. Cette méthode a nécessité une calibration dont la réalisation se poursuit à l'issu du stage. Dans la littérature, des facteurs exogènes liés aux pratiques agricoles peuvent expliquer une hétérogénéité de la disponibilité de l'azote. Dans les parcelles de fauche, elle sera très homogène alors qu'en pâturage, les retours d'azote via les pissats et les bouses tendent à augmenter la teneur en azote disponible pour les plantes à ces endroits (Afzal & Adams, 1992 ; Parsons & Dumont, 2003 ; Bloor & Pottier, 2014). Ces patchs riches en azote vont favoriser la croissance des plantes et ainsi créer des touffes de végétation qui vont elles aussi augmenter l'hétérogénéité de la parcelle car le bétail ne consomme pas l'herbe souillée. L'hétérogénéité peut être modifiée par l'interaction entre les motifs spatiaux du pâturage et la préexistence de motifs spatiaux de la végétation, créant des patchs consommés ou non (Adler *et al*., 2001). Ces derniers proviennent soit de l'hétérogénéité endogène de la parcelle, soit de l'hétérogénéité exogène comme les propriétés physiques du sol ou une perturbation par le passé. Ces patchs de refus et ces patchs ras vont créer une hétérogénéité dans la ressource lumineuse. Dans notre étude, nous n'avons pas trouvé de différence significative du degré de variation de la disponibilité en lumière entre les parcelles des trois traitements. Cela peut provenir du fait qu'il n'y a que trois répétitions de chaque traitement, le design expérimental ne permet peut-être pas de conduire des analyses suffisamment puissantes. Ce résultat ne correspond pas à nos

attentes, d'une part car les facteurs exogènes liés à la défoliation seraient en faveur d'une hétérogénéité de la hauteur d'herbe et donc de la pénétration de la lumière. D'autre part, les facteurs endogènes comme la phénologie indiqueraient des différences entre les fauches et les pâtures : dans les fauches on s'attendait à avoir une disponibilité en lumière homogène dans l'espace, comme les plantes de même espèce sont globalement au même stade phénologique au même moment, au contraire, on s'attend à plus d'hétérogénéité dans les pâtures. Dans le temps, on s'attendait à avoir une disponibilité en lumière hétérogène à cause des coupes régulières. Des facteurs exogènes liés à la topographie ou au climat peuvent aussi entrer en jeu dans l'exposition à la lumière. La topographie peut être responsable de certains gradients, par exemple un gradient d'humidité. Cela peut être une des raisons pour laquelle nous n'avons pas trouvé d'effets du traitement sur la disponibilité en eau du sol (SWC). En effet sur certaines des parcelles étudiées nous avons constaté grâce aux images de télédétection la présence d'un gradient d'humidité. Ensuite, le SWC est majoritairement dépendant des conditions de précipitations, ce facteur exogène étant le même sur toute notre zone d'étude, cela peut expliquer l'absence d'un effet traitement. La variabilité spatiale et temporelle du SWC dépend aussi de l'hétérogénéité des propriétés du sol, indépendamment du traitement : relief, capacité à retenir l'eau… On s'attendait à voir une variabilité spatio-temporelle du SWC à cause d'une variation de la porosité du sol, due au piétinement. Il semblerait qu'on ait une différence d'hétérogénéité spatiale entre les trois traitements mais elle reste difficile à capter à l'aide de tests comme Kruskal-Wallis ou des Anova car le design d'échantillonnage n'est peut-être pas assez puissant du fait qu'on ait que trois répétitions ou à cause du lissage des données. Mais cela peut également venir de la nature des variables choisies, on n'explique pas cette hétérogénéité avec nos variables mais elle peut probablement être expliquée avec d'autres variables non étudiées comme le phosphore ou le potassium par exemple.

Nous avons quantifié et comparé les composantes alpha, bêta et gamma spatiales et temporelles des différents traitements pour répondre à notre problématique sur l'impact des pratiques agricoles sur la diversité des prairies. Nous avons constaté une plus grande diversité gamma spatiale et temporelle pour les pâtures par rapport aux fauches, ce résultat est en accord avec nos hypothèses. Dans les pâtures, l'hétérogénéité des facteurs exogènes liés à la défoliation et aux déjections est la plus structurante alors que les fauches sont plus homogènes (Cid & Brizuela, 1998 ; Schwinning & Parsons, 1999 ; Parsons & Dumont, 2003 ; Mikola *et al.*, 2009). Néanmoins, la parcelle de fauche du bloc Moine 1 montre une diversité exceptionnelle, cela peut s'expliquer par le fait qu'au sein de cette parcelle se retrouvent plusieurs espèces rares ou

annuelles, caractéristiques de zones perturbées, apparues par le passé. Nos résultats témoignent aussi d'une diversité bêta spatiale plus importante que la diversité bêta temporelle, comme prédit dans nos hypothèses. La composition varie plus d'un quadrat à l'autre qu'entre deux dates d'observation car les espèces sont relativement conservées sur une saison de croissance et il n'y a pas d'évènement majeurs de dispersion. En revanche, les tests de Kruskal-Wallis indiquent qu'il n'y a pas d'effet traitement significatif sur les diversités spatiales et les diversités temporelles, contrairement à nos attentes (Collins *et al.*, 1998 ; Isselstein *et al.*, 2005 ; Norris 2008 ; Gaujour *et al.*, 2012 ; Louault *et al.*, 2017). Le fait que nous n'ayons pas trouvé d'effet du traitement peut provenir de la perte d'information résultant de l'aggrégation des données, la puissance du design expérimental n'est peut-être pas suffisante, avec un schéma d'échantillonnage trop grossier pour voir les différences de diversité. Pour cette première analyse de nos données, nous avons utilisé l'indice de Rao pour décomposer la diversité en composantes bêta, gamma et alpha, cependant cet indice ne prend pas en compte la décomposition de la diversité bêta en « nestedness » et « turnover » (Baselga, 2010 ; Anderson *et al.*, 2011). Le « turnover » est la différence de composition botanique par remplacement d'espèces entre deux unités d'échantillonnage et la « nestedness » est le fait que la diversité bêta des unités d'échantillonnage peut différer par la perte d'une ou plusieurs espèces. L'analyse avec une telle décomposition peut constituer une perspective pour approfondir l'analyse de nos données. De même, les analyses spatiales ont été menées en parallèle des analyses temporelles cette première exploitation des données c'est révélée intéressante pour comparer l'hétérogénéité spatiale et temporelle. Une analyse spatio-temporelle couplée constitue une perspective d'analyse, ce travail complexe sera poursuivi avec les données de l'ensemble des répétitions (visites jusqu'en octobre) dans le cadre d'une thèse. Enfin, le fait de moyenner les données dans l'espace (moyenne de toutes les visites) et dans le temps (moyennes des dix quadrats par parcelle) peut représenter une certaine perte d'information par un lissage des données mais cela va aussi lisser les potentielles erreurs de l'observateur, par exemple un biais sur l'attribution des abondances relatives. Plusieurs constatations nous ont poussées à faire ce choix. Globalement les patchs de végétation sont stables dans le temps : un patch consommé va rester ras au cours de la saison et inversement, les touffes de refus vont persister. Les variations exogènes du terrain sont stables dans le temps car elles relèvent du climat et de la topographie qui n'évoluent pas sur des pas de temps aussi courts, cela ne pose donc pas de problèmes si les données sont moyennées dans le temps. De plus, il y a peu de chance qu'il y ait une propagation par clonage entre nos sept dates de terrain. Pour ce qui est des variations temporelles endogènes, ce lissage ne va pas faire perdre beaucoup d'informations car les plantes

de même espèce dans les fauches ont une phénologie relativement synchrone, et dans les pâtures, on retrouve les mêmes tendances pour l'évolution du stade phénologique.

Pour révéler un lien éventuel entre les variations spatio-temporelles de l'environnement et la composante bêta de la diversité des parcelles nous avons fait une partition de variance. Nous avons trouvé que la diversité bêta spatiale de nos parcelles est expliquée majoritairement par les données environnementales et plus précisément la pénétration de la lumière et le NBI. La pénétration de la lumière est responsable de la diversité bêta temporelle pour la plupart de nos parcelles, celle de la pâture intensive de Moine 1 étant expliquée par l'ensemble des variables de l'environnement. La diversité bêta d'une parcelle dans le temps et l'espace est donc influencer principalement par la disponibilité en lumière.

CONCLUSION :

L'enjeu scientifique était de déterminer le degré de variation spatiale et temporelle des ressources nécessaires à la croissance des plantes (eau, azote, lumière) au sein de prairies permanentes. De comparer ses deux dimensions et de les relier aux variations de la structure des communautés végétales au sein des parcelles soumises à plusieurs modalités de gestion distinctes pour identifier leur origine.

Les prairies permanentes sont les agrosystèmes les plus diversifiés, elles représentent un réservoir de biodiversité considérable pour la planète. Cette diversité peut soutenir de nombreux processus écologiques utiles à l'exploitation des prairies par l'Homme. Elle peut avoir un impact positif sur la productivité de l'agrosystème et sur sa stabilité dans le temps grâce à une meilleure résistance et résilience face à une perturbation. Les prairies sont soumises à différents facteurs endogènes et exogènes, liés ou non aux pratiques agricoles, ils sont la source d'une hétérogénéité spatiale de la parcelle. Dans les facteurs endogènes, c'est-à-dire intrinsèques au fonctionnement de la végétation, on retrouve par exemple les interactions biotiques ou la dispersion des plantes. La topographie et le climat sont des facteurs exogènes indépendants des pratiques agricoles mais qui peuvent influencer la répartition des ressources et notamment la disponibilité en eau du sol. Enfin, les facteurs exogènes liés aux pratiques agricoles sont multiples et sont également sources d'hétérogénéité spatiale : compaction du sol par piétinement, défoliation sélective, augmentation de la teneur en azote locale par retours de fèces

en pâturage. En revanche dans les fauches, les facteurs exogènes (coupe à hauteur d'herbe égale, fertilisation de la parcelle entière) tendraient à homogénéiser la structure de végétation au sein des parcelles.

C'est dans ce contexte que nous nous sommes demandé quel est le rôle de la variabilité spatiale et temporelle de l'environnement, induite par les pratiques agricoles, sur la diversité des prairies. Pour répondre à cette problématique nous avons mis en place un suivi dans le temps de notre dispositif expérimental se composant de trois traitements répétés trois fois dans l'espace : fauche, pâturage intensif, pâturage extensif. Nous avons mesuré la variabilité, dans le temps et l'espace au sein des parcelles, de la disponibilité des ressources de l'environnement : la lumière (Tau), l'eau (SWC) et l'azote (NDVI et NBI). Dans le but de relier ses variations environnementales aux variations de la structure des communautés végétales dans les différents traitements, les composantes alpha, bêta et gamma de la diversité ont été quantifiées grâce à l'indice de Rao.

D'après nos hypothèses basées sur la littérature, on s'attendait à voir un environnement variable dans le temps et l'espace, notamment au niveau de la disponibilité en lumière dans les pâtures. Nos résultats montrent un effet significatif du traitement sur la variabilité spatiale et temporelle du NDVI, un indicateur pouvant être relié à la disponibilité en azote. Il y a plus de variabilité du NDVI dans l'espace pour les pâtures que pour les fauches et il y a plus de variabilité du NDVI dans le temps pour les fauches que pour les pâtures. En revanche, les différences de pratiques n'ont pas d'effet sur les autres variables environnementales. Ensuite on s'attendait à voir des fauches de composition plus homogène que les pâtures or aucun effet significatif du traitement sur les diversités spatiales et temporelles n'a été mis en évidence. Cependant on observe, conformément à nos hypothèses, la diversité bêta spatiale est plus importante que la temporelle. Enfin, bien qu'une grande partie de la variance reste inexpliquée, la partition de variance indique que la diversité spatiale des parcelles est expliquée à majorité par la variabilité de l'environnement et notamment par la disponibilité en lumière et en azote estimé par le NBI. Pour la partition de variance temporelle, c'est la distance temporelle entre les dates d'échantillonnage qui explique la diversité temporelle.

En conclusion, l'effet des traitements, s'il existe, est faible. En effet on observe tout de même des tendances dans nos résultats qui vont dans le sens des hypothèses et seulement une parcelle répond différemment (la fauche du bloc Moine 1). Des analyses plus puissantes sont requises pour caractériser ces effets. Ils sont d'ailleurs probablement en interaction avec des effets endogènes ou exogènes indépendants des pratiques, ce qui peut expliquer l'absence

d’effet constant sur toutes les répétitions. Il semble donc difficile de dégager des tendances générales et le choix des modalités de gestion devraient se réfléchir localement, pour une perspective plus agroécologique, en considérant au préalable la structure initiale de la végétation et de l’environnement.

BIBLIOGRAPHIE :

Adler, P.B., Raff, D.R., Lauenroth, W.K. (2001). The effect of grazing on the spatial heterogeneity of vegetation. *Oecologia*. 128:465-479.

Adler, P.B., HilleRisLambers, J., Kyriakidis, P.C., Guan, Q., Levine, J.M. (2006). Climate variability has a stabilizing effect on coexistence of prairie grasses. *PNAS*. 34:12793-12798.

Afzal, M., Adams, W.A. (1992). Heterogeneity of soil mineral nitrogen in pasture grazed by cattle. *Soil Science Society of America Journal*. 56:1160-1166.

Altieri, M.A. (1999). The ecological role of biodiversity in agroecosystems. *Agriculture, Ecosystems and Environment*. 74:19-31.

Amarasekare, P. (2004). Spatial dynamics of mutualistic interactions. *Journal of Animal Ecology*. 73:128-142.

Amiaud, B., Carrère, P. (2012). La multifonctionnalité de la prairie pour la fourniture de services écosystémiques. *Fourrages*. 211:229-238.

Anderson, M.J., Crist, T.O., Chase, J.M., Vellend, M., Inouye, B.D., Freestone, A.L., Sanders, N.J., Cornell, H.V., Comita, L.S., Davies, K.F., Harrison, S.P., Kraft, N.J.B., Stegen, J.C., Swenson, N.G. (2011). Navigating the multiple meanings of b diversity: a roadmap for the practicing ecologist. *Ecology Letters*. 14:19-28.

Angert, A.L., Huxman, T.E., Chesson, P., Venable, D.L. (2009). Functional tradeoffs determine species coexistence via storage effect. *PNAS*. 106:11641-11645.

Bakker, J.P., De Leeuw, J, Van Wieren S.E. (1983). Micro-patterns in grassland vegetation created and sustained by sheep-grazing. *Vegetatio*. 55:153-161.

Barot, S., Gignoux, J. (2004). Mechanisms promoting plant coexistence: can all the proposed processes be reconciled? *OIKOS*. 106:1.

Baselga, A. (2010). Partitioning the turnover and nestedness components of beta diversity. *Global Ecology and Biogeography*. 19:134-143.

Béranger, C. (2002). La multifonctionnalité des prairies : les acquis et les interrogations du 19ème Congrès européen des herbages. *Fourrages*. 171:227-237.

Bloor, J.M.G., Pottier, J. (2014). Grazing and spatial heterogeneity: implications for grassland structure and function. In “Grasslands Biodiversity and Conservation in a Changing World”, Mariotte, P., Kardol, P., p135-162, *Nova Science Publishers, Inc*. ISBN:978-1-61761-619-8.

Bogaert, N., Salomez, J., Vermoesen, A., Hofman, G., Van Cleemput, O., Van Meirvenne, M. (2000). Within-field variability of mineral nitrogen in grassland. *Biology and Fertility of Soils*. 32:186-193.

Borcard, D., Legendre, P., Drapeau, P. (1992). Partialling out the spatial component of ecological variation. *Ecology*. 73:1045-1055.

Bullock, J.M., Franklin, J., Stevenson, M.J., Silvertown, J., Coulson, S.J., Gregory, S.J., Tofts, R. (2001). A plant trait analysis of responses to grazing in a long-term experiment. *Journal of Applied Ecology*. 38:253-267.

Carrère, P., Plantureux, S., Pottier, E. (2012). Concilier les services rendus par les prairies pour assurer la durabilité des systèmes d'élevage herbagers. *Fourrages*. 211:213-218.

Carrère, P., Farrugia, A., Theau, J.P., Valadier, C., Sipan, O., Rugraff, G., Arranza, J.M., Pauthenet, Y., Hulin, S. (2015). Upgrade livestock systems by the diversity of services provided by grasslands across small upland areas. *Rencontres autour des Recherches sur les Ruminants*. 22.

Chase, J.M., Leibold, M.A., Downing, A.L., Shurin, J.B. (2000). The effects of productivity, herbivory, and plant species turnover in grassland food webs. *Ecology*. 81:2485-2497.

Chesson, P. (2000). Mechanisms of maintenance of species diversity. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*. 31:343-366.

Cid, M.S., Brizuela M.A. (1998). Heterogeneity in tall fescue pastures created and sustained by cattle grazing. *Journal of Range Management*. 51:644-649.

Collins, S.L., Knapp, A.K., Briggs, J.M., Blair, J.M., Steinauer, E.M. (1998). Modulation of diversity by grazing and mowing in native tallgrass prairie. *Science*. 280:745-747.

Costanza, R., d'Arge, R., de Groot, R., Farberk, S., Grasso, M., Hanno, B., Limburg, K., Naeem, S., O'Neill, V.O., Paruelo, J., Raskin, R.G., Suttonkk, P., Van den Belt, M. (1997). The value of the world's ecosystem services and natural capital. *Nature*. 387:253-260.

Crush, J.R., Thom, E.R. (2011). Review: The effects of soil compaction on root penetration, pasture growth and persistence. *Pasture Persistence – Grassland Research and Practice*. 15:73-78.

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

De Bello, F., Lavergne, S., Meynard, C.N., Lepš, J., Thuiller, W. (2010). The partitioning of diversity: showing Theseus a way out of the labyrinth. *Journal of Vegetation Science*. 21:992-1000.

De Cáceres, M., Legendre, P., He, F. (2013). Dissimilarity measurements and the size structure of ecological communities. *Methods in Ecology and Evolution*. 4:1167-1177.

De Witte, L., Stöcklin, J. (2010). Longevity of clonal plants: why it matters and how to measure it. *Annals of Botany*. 106:859-870.

Deleglise, C. (2011). Hétérogénéité spatiale des composantes spécifiques et fonctionnelles des communautés prairiales subalpines dans un contexte de déprise pastorale. *Thèse à l'école doctorale EDISCE*.

Dray, S., Pélissier, R., Couteron, P., Fortin, M.J., Legendre, P., Peres-Neto, P.R., Bellier, E., Bivand, R., Blanchet, F.G., De Cáceres, M., Dufour, A.B., Heegaard, E., Jombart, T., Munoz, F., Oksanen, J., Thioulouse, J., Wagner, H.H. (2012). Community ecology in the age of multivariate multiscale spatial analysis. *Ecological Monographs*. 82:257–275.

Drewry, J.D., Cameron, K.C., Buchan, G.D. (2008). Pasture yield and soil physical property responses to soil compaction from treading and grazing - A review. *Australian Journal of Soil Research*. 46.

Ferraro, D.O., Oesterheld, M. (2002). Effect of defoliation on grass growth. A quantitative review. *OIKOS*. 98:125-133.

Fisher, M., Rottstock, T., Marquard, E., Middelhoff, C., Roscher, C., Temperton, V.M., Oelmann, Y., Weigelt, A. et le consortium de l'expérience de Jena. L'expérience de Jena démontre les avantages de la diversité végétale pour les prairies agricoles. *Journées AFPF – Intérêts des prairies multispécifiques*. 26-27 Mars 2008.

Frank, D.A., Kuns, M.M., Guido, D.R. (2002). Consumer control of grassland plant production. *Ecology*. 83:602-606.

Franklin, J.F., Cromack, K., Denison, W., McKee, A., Maser, C., Sedell, J., Swanson, F., Juday, G. (1981). Ecological characteristics of old-growth Douglas-fir forests. *USDA For. Serv. Gen.Tech. Rep.* 118:pp 48.

Gaujour, E., Amiaud, B., Mignolet, C., Plantureux, S. (2012). Factors and processes affecting plant biodiversity in permanent grasslands. A review. *Agronomy for Sustainable Development.* 32:133-160.

Geerstema, W., Opdam, P., Kropff, M.J. (2002). Plant strategies and agricultural landscapes: survival in spatially and temporally fragmented habitat. *Landscape Ecology*. 17:263-279.

Gibon, A. (2005). Managing grassland for production, the environment and the landscape. Challenges at the farm and the landscape level. *Livestock Production Science*. 96:11-31.

Gibson, C.W.D., Brown, V.K. (1991). The effects of grazing on local colonisation and extinction during early succession. *Journal of Vegetation Science*. 2:291-300.

Grime, J.P. (1998). Benefits of plant diversity to ecosystems: immediate, filter and founder effects. *Journal of Ecology*. 86:902-910.

Güler, B., Jentsch, A., Apostolova, I., Bartha, S., Bloor, J.M.G., Campetella, G., Canullo, R., Házi, J., Kreyling, J., Pottier, J., Szabó, G., Terziyska, T., Ugurlu, E., Wellstein, C., Zimmermann, Z., Dengler, J. (2016). How plot shape and spatial arrangement affect plant species richness counts: implications for sampling design and rarefaction analyses. *Journal of Vegetation Science*. 27:692-703.

Hector, A., Bagchi, R. (2007). Biodiversity and ecosystem multifunctionality. *Nature*. 448:188-191.

Hector, A., Schmid, B., Beierkuhnlein, C., Caldeira, M.C., Diemer, M., Dimitrakopoulos, P.G., Finn, J.A., Freitas, H., Giller, P.S., Good, J., Harris, R., Högberg, P., Huss-Danell, K., Joshi, J., Jumpponen, A., Körner, C., Leadley, P.W., Loreau, M., Minns, A., Mulder, C.P.H., O'Donovan, G., Otway, S.J, Pereira, J.S., Prinz, A., Read, D.J., Scherer-Lorenzen, M., Schulze, E.D., Siamantziouras, A.S.D., Spehn, E.M., Terry, A.C., Troumbis, A.Y., Woodward, F.I., Yachi, S., Lawton, J.H. (1999). Plant diversity and productivity experiments in european grasslands. *Science*. 286:1123-1127.

Hickman, K.R., Hartnett, D.C., Cochran, R.C., Owensby, C.E. (2004). Grazing management effects on plant species diversity in tallgrass prairie. *Journal of Range Management.* 57:58-65.

Hooper, D.U., Vitousek, P.M. (1997). The effects of plant composition and diversity on ecosystem processes. *Science*. 277:1302-1305.

Hooper, D.U., Chapin, F.S.C., Ewel, J.J., Hector, A., Inchausti, P., Lavorel, S., Lawton, J.H., Lodge, D.M., Loreau, M., Naeem, S., Schmid, B., Setälä, H., Symstad, A.J., Vandermeer, J., Wardle, D.A. (2005). Effects of biodiversity on ecosystem functioning: a consensus of current knowledge. *Ecological Monographs*. 75:3-35.

Hopkins, A., Holz, B. (2006). Grassland for agriculture and nature conservation: production, quality and multi-functionality. *Agronomy Research*. 4:3-20.

Hulin, S., Farruggia, A., Carrère, P. (2012). Valorisation de la diversité des prairies au sein des systèmes fourragers : une approche appliquée pour les territoires AOP du Massif Central. *Innovations Agronomiques*. 25:71-84.

Huston, M.A. (2014). Disturbance, productivity, and species diversity: empiricism vs. logic in ecological theory. *Ecology*. 95:2382-2396.

Hutchings, M.J., John, E.A., Wijesinghe, D.K. (2003). Toward understanding the consequences of soil heterogeneity for plant populations and communities. *Ecology*. 84:2322-2334.

Isselstein, J., Jeangros, B., Pavlu, V. (2005). Agronomic aspects of biodiversity targeted management of temperate grasslands in Europe – a review. *Agronomy Research*. 3:139-151.

Jabot, F., Laroche, F., Massol, F., Arthaud, F., Crabot, J., Dubart, M., Munoz, F., David, P., Datry, T. (2018). Assessing metacommunity processes through signatures in spatiotemporal turnover of community composition. *bioR*.

Jakobsson, A., Eriksson, O. (2000). A comparative study of seed number, seed size, seedling size and recruitment in grassland plants. *OIKOS*. 88:494-502.

Jost, L. (2007). Partitioning diversity into independent alpha and beta components. *Ecology*. 88:2427-2439.

Jung, V., Violle, C., Mondy, C., Hoffman, L., Muller, S. (2010). Intraspecific variability and trait-based community assembly. *Journal of Ecology*. 98:1134-1140.

Knapp, A.K., Fay, P.A., Blair, J.M., Collins, S.L., Smith, M.D., Carlisle, J.D., Harper, C.W, Danner, B.T., Lett, M.S., McCarron, J.K. (2002). Rainfall variability, carbon cycling, and plant species diversity in a mesic grassland. *Science*. 298:2202-2205.

Krasnov, B.R., Mouillot, D., Shenbrot, G.I., Khokhlova, I.S., Poulin, R. (2010). Deconstructing spatial patterns in species composition of ectoparasite communities: the relative contribution of host composition, environmental variables and geography. *Global Ecology and Biogeography*. 19:515-526.

Landais, E. (1998). Agriculture durable : les fondements d'un nouveau contrat social ? *Courrier de l'environnement de l'INRA n°33*.

Lande, R. (1996). Statistics and partitioning of species diversity, and similarity among multiple communities. *OIKOS*. 76:5-13.

Le Roux, X., Barbault, R., Baudry, J., Burel, F., Doussan, I., Garnier, E., Herzog, F., Lavorel, S., Lifran, R., Roger-Estrade, J., Sarthou, J.P., Trommetter, M. (2008). Agriculture et biodiversité. Valoriser les synergies. *Expertise scientifique collective, synthèse du rapport, INRA (France).*

Legendre, P., Legendre, L. (1998). Chapters 13.5: Causal modelling: partial canonical analysis and 13.6: Causal modelling: partial Mantel analysis. In "Numerical Ecology, second English edition". *Elsevier*. p769-783. ISBN:0-444-89250-8.

Legendre, P., Borcard, D., Peres-Neto, P.R (2005). Analyzing beta diversity: partitioning the special variation of community composition data. *Ecological Monographs*. 74:435-450.

Legendre, P. (2008). Studying beta diversity: ecological variation partitioning by multiple regression and canonical analysis. *Journal of Plant Ecology*. 1:3-8.

Legendre, P., Borcard, D., Peres-Neto, P.R. (2008). Analyzing or explaining beta diversity? Comment. *Ecology*. 89:3238-3244.

Legendre, P. (2014). Interpreting the replacement and richness difference components of beta diversity. *Global Ecology and Biogeography*. 23:1-11.

Legendre, P., Fortin, M.J., Borcart, D. (2015). Should the Mantel test be used in spatial analysis? *Methods in Ecology and Evolution*. 6:1239-1247.

Legendre, P., Condit, R. (2019). Spatial and temporal analysis of beta diversity in the Barro Colorado Island forest dynamics plot, Panama. *Forest Ecosystems*. 6:7.

Leibold, M.A., Holyoak, M., Mouquet, N., Amarasekare, P., Chase, J.M., Hoopes, M.F., Holt, R.D., Shurin, J.B., Law, R., Tilman, D., Loreau, M., Gonzalez, A. (2004). The metacommunity concept: a framework for multi-scale community ecology. *Ecology Letters*. 7:601-613.

Lemaire, G. (1997). Diagnosis of the nitrogen status in crops. *Springer Ed.*.

Levin, S.A. (1992). The problem of pattern and scale in ecology. *Ecology*. 73:1943-1967.

Lichstein, J.W. (2007). Multiple regression on distance matrices: a multivariate spatial analysis tool. *Plant Ecology*. 188:117-131.

Lohier, T., Jabot, F., Weigelt, A., Schmid, B., Deffuant, G. (2016). Predicting stochastic community dynamics in grasslands under the assumption of competitive symmetry. *Journal of Theoretical Biology*. 399:53-61.

Loreau, M., Naeem, S., Inchausti, P., Bengtsson, J., Grime, J.P., Hector, A., Hooper, D.U., Huston, M.A., Raffaelli, D., Schmid, B., Tilman, D., Wardle, A. (2001). Biodiversity and ecosystem functioning: current knowledge and future challenges. *Science*. 294:804-808.

Loreau, M. (2010). Linking biodiversity and ecosystems: towards a unifying ecological theory. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*. 365:49-60.

Louault, F., Pottier, J., Note, P., Vile, D., Soussana, J.F., Carrère, P. (2017). Complex plant community responses to modifications of disturbance and nutrient availability in productive permanent grasslands. *Journal of Vegetation Science*. 28:538-549.

Loucougaray, G., Gos, P., Dobremez, L., Nettier, B., Pauthenet, Y., Lavorel, S. (2013). Pratiques agricoles et propriétés agro-écologiques des prairies dans un processus d'intensification écologique : le cas de l'élevage bovin dans le Vercors. *Séminaire « Forêts et écosystème cultivés : vers une intensification écologique »*. 3-4 décembre 2013, Grenoble, France.

Mikola, J., Setälä, H., Virkajärvi, P., Saarijärvi, K., Ilmarinen, K., Voigt, W., Vestberg, M. (2009). Defoliation and patchy nutrient return drive grazing effects on plant and soil properties in a dairy cow pasture. *Ecological Monographs*. 79:221-244.

Moore, K.A., Elmendorf, S.C., (2006). Propagule vs. niche limitation: untangling the mechanisms behind plant species' distributions. *Ecology Letters*. 9:797-804.

Muñoz-Huerta, R.F., Guevara-Gonzalez, R.G., Contretas-Medina, L.M., Torres-Pacheco, I., Prado-Olivarez, J., Ocampo-Velazquez, R.V. (2013). A review of methods for sensing the nitrogen status in plants: advantages, disadvantages and recent Advances. *Sensors*. 13:10823-10843.

Norris, K. (2008). Agriculture and biodiversity conservation: opportunity knocks. *Conservation Letters*. 1:2-11.

Noss, R.F. (1990). Indicators for monitoring biodiversity: a hierarchical approach. *Conservation Biology*. 4:355-364.

Olff, H., Ritchie, M.E. (1998). Effects of herbivores on grassland plant diversity. *Trends in Ecology and Evolution.* 13:261-265.

Parsons, A.J., Dumont, B. (2003). Spatial heterogeneity and grazing processes. *Animal Research*. 52:161-179.

Pärtel, M., Bruun, H.H., Sammul, M. (2005). Biodiversity in temperate European grasslands: origin and conservation. In "*Grassland Science in Europe*". 10:1-14.

Pélissier, R., Couteron, P., Dray, S. (2008). Analyzing or explaining beta diversity? Comment. *Ecology*. 89:3227-3232.

Peyraud J.L., Delaby L., Delagarde R., Pavie J. (2014). Les atouts sociétaux et agricoles de la prairie. *Fourrages.* 218:115-124.

Pfisterer, A.B., Schmid, B. (2002). Diversity-dependent production can decrease the stability of ecosystem functioning. *Nature*. 416:84-86.

Pottier, J., Bédécarrats, A., Marrs, R.H. (2009). Analysing the spatial heterogeneity of emergent groups to assess ecological restoration. *Journal of Applied Ecology*. 46:1248-1257.

Pottier, J., Evette, A. (2011). Spatial pattern and process at the plant neighbourhood scale: insights from communities dominated by the clonal grass *Elymus repens* (L.) Gould. *Journal of Vegetation Science*. 22:973-982.

Power, A.G. (2010). Ecosystem services and agriculture: tradeoffs and synergies. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*. 365:2959-2971.

Pretty, J. (2008). Agricultural sustainability: concepts, principles and evidence. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*. 363:447-465.

Primack, R.B., Miao, S.L. (1992). Dispersal can limit local plant distribution. *Conservation Biology*. 6:513-519.

Quijas, S., Schmid, B., Balvaneraa, P. (2010). Plant diversity enhances provision of ecosystem services: a new synthesis. *Basic and Applied Ecology*. 11:582-593.

Reid, W.V., Mooney, H.A., Cropper, A., Capistrano, D., Carpenter, S.R., Chopra, K., Dasgupta, P., Dietz, T., Duraiappah, A.K., Hassan, R., Kasperson, R., Leemans, R., May, R.M., McMichael, T.A.J., Pingali, P., Samper, C., Scholes, R., Watson, R.T., Zakri, A.H., Shidong, Z., Ash, N.J., Bennett, E., Kumar, P., Lee, M.J., Raudsepp-Hearne, C., Simons, H., Thonell, J., Zurek, M.B. (2005). Millennium Ecosystem Assessment. Ecosystems and Human Well-being: Synthesis. *Island Press*, Washington, DC.

Rook, A.J., Tallowin, J.R.B. (2003). Grazing and pasture management for biodiversity benefit. *Animal Research*. 52:181-189.

Sanderson, M.A., Goslee, S.C., Soder, K.J., Skinner, R.H., Tracy, B.F., Deak, A. (2006). Plant species diversity, ecosystem function, and pasture management - A perspective. *Canadian Journal of Plant Science*. 479-487.

Schwinning, S., Parsons, J. (1999). The stability of grazing systems revisited: spatial models and the role of heterogeneity. *Functional Ecology*. 13:737-747.

Senft, R.L., Coughenour, M.B., Bailey, D.W., Rittenhouse, L.R, Sala, O.E., Swift, D.M. (1987). Large herbivore foraging and ecological hierarchies. *BioScience*. 37:789-799.

Silvertown, J. (2004). Plant coexistence and the niche. *Trends in Ecology and Evolution*. 11:605-611.

Stassart, P.M., Baret, P., Grégoire, J.C., Hance, T., Mormont, M., Reheul, D., Stilmant, D., Vanloqueren, G., Visser, M. (2012). L'agroécologie : trajectoire et potentiel pour une transition vers des systèmes alimentaires durables. In « *Agroécologie entre pratiques et sciences sociales* ». Van Dam, D., Nizet, J., Streith, M., Stassart P.M.

Steinauer, E.M., Collins, S.L. (2001). Feedback loops in ecological hierarchies following urine deposition in tallgrass prairie. *Ecology*. 82:1319-1329.

Tamme, R., Hiiesalu, I., Laanisto, L., Szava-Kovats, R., Pärtel, M. (2010). Environmental heterogeneity, species diversity and co-existence at different spatial scales. *Journal of Vegetation Science.* 21:796-801.

Thomas, M., Fortun-Lamothe, L., Jouvens, M., Tichit, M., Gonzalez-Garcia, E., Dourmad, J.Y., Dumont, B. (2014). Agro-écologie et écologie industrielle: deux alternatives complémentaires pour les systèmes d'élevage de demain. *INRA Productions Animales*. 27 :89-100.

Tilman, D., Wedin, D., Knops, J. (1996). Productivity and sustainability influenced by biodiversity in grassland ecosystems. *Nature*. 379:718-720.

Tilman, D., Knops, J., Wedin, D. (1997). The influence of functional diversity and composition on ecosystem processes. *Science*. 277:1300-1302.

Tuomisto, H. (2010). A diversity of beta diversities: straightening up a concept gone awry. Part 1: Defining beta diversity as a function of alpha and gamma diversity. *Ecography*. 33:2-22. **&** Part 2: Quantifying beta diversity and related phenomena. *Ecography*. 33:23-45.

Tuomisto, H., Ruokolainen, K. (2006). Analyzing or explaining beta diversity? Understanding the targets of different methods of analysis. *Ecology*. 87:2697-2708.

Tuomisto, H., Ruokolainen, L., Ruokolainen, K. (2012). Modelling niche and neutral dynamics: on the ecological interpretation of variation partitioning results. *Ecography*. 35:961-971.

Whittaker, J., Willis, K.J., Field, R. (2001). Scale and species richness: towards a general, hierarchical theory of species diversity. *Journal of Biogeography*. 28:453-470.

Wilson, J.B. (2011). The twelve theories of co-existence in plant communities: the doubtful, the important and the unexplored. *Journal of Vegetation Science*. 22:184-195.

Xi, N., Carrère, P., Bloor, J.M.G. (2015). Plant community responses to precipitation and spatial pattern of nitrogen supply in an experimental grassland ecosystem. *Oecologia*. 178:329-338.

Zhang, W., Ricketts, T.H., Kremen, C., Carney, K., Swinton, S.M. (2007). Ecosystem services and dis-services to agriculture. *Ecological Economics*. 64:253-260.

Zwicke, M., Picon-Cochard, C., Morvan-Bertrand, A., Prud'Homme, M.P., Volaire, F. (2015). What functional strategies drive drought survival and recovery of perennial species from upland grassland? *Annals of Botany*. 116:1001-1015.

Notice du Dualex : http://www.force-a.com/wp-content/uploads/PLAQUETTE-DUALEX-SCIENTIFIC-FR.pdf

BILAN PERSONNEL :

Au cours de ce stage de fin d'étude de 6 mois à l'INRA de Clermont-Ferrand, j'ai pu exploiter les notions acquises au cours de l'année et approfondir mes connaissances en agroécologie des prairies. Au travers un travail de bibliographie, j'ai pu apprendre le fonctionnement de l'écosystème prairial dont de nombreux processus dépendent de la diversité de la végétation. J'ai également pu étudier l'effet des pratiques agricoles sur l'hétérogénéité spatiale. Ensuite sur le terrain j'ai acquis des compétences en botanique et sur le fonctionnement des différents appareils utilisés. J'ai pu me rendre compte qu'un planning de terrain peut être compliqué à respecter en raison de multiple causes : conditions météorologiques (pluie, canicule…), décalage des périodes de pâturage, dépendance de la date de réalisation des fauches, du passage du drone pour la télédétection… Enfin, il m'a clairement manqué des compétences pour le traitement statistique sur le logiciel R et il fut compliqué de mettre en place seule un design d'analyse. Le point positif est que de cette façon j'ai pu accumuler de nouvelles compétences dans le domaine de l'analyse des données.

Mes missions pendant ce stage :

- Recherche bibliographique (90%)
- Terrain :
    - Prise de notes des données de botanique (espèces, abondance, stade phénologique, hauteur) (100%)
    - Mesure des différentes variables à l'aide du Grasshopper (30%), Greenseeker (30%), ceptomètre (15%) et prise de notes de données (100%)
    - Récolte des individus pour les analyses en laboratoire au Dualex (et pour la calibration) (30%)
- Laboratoire :
    - Réhydratation des feuilles en vue des analyses au Dualex (50%)
    - Analyse au Dualex (100%)
- Traitement des données sur R
- Rédaction du mémoire de stage

Mon stage comportait également une deuxième mission indépendante de mon sujet de stage, rattachée à l'unité Herbipôle de l'INRA de Theix (63) et en collaboration avec les conseillers agricoles de la Chambre de l'Agriculture (CA) et l'Etablissement Départemental de l'Elevage (EDE). Toutes les deux semaines je me suis rendue sur des exploitations agricoles du réseau HERDECT pour suivre la pousse de l'herbe et participer à la collecte d'informations pour le Bulletin info-prairie. Pour chaque exploitation, 5 parcelles en pâturage ou fauche sont suivies. Dans chaque parcelle, 4 zones sont géolocalisées en servent à faire les prélèvements. Le quadrat est déposé dans la zone, à chaque passage j'ai estimé la proportion de graminées, de légumineuses et de diverses dans le quadrat, leur stade phénologique ainsi que le pourcentage de litière et de sol nu. Les hauteurs ont été mesurées avant et après coupe à l'aide du Grasshopper. L'échantillon d'herbe tondue est récolté et stocké dans un sac hermétique. Ces sacs ont ensuite été pesés pour avoir le poids frais de la végétation, puis les échantillons sont séchés à l'étuve pendant 48h à 60°C et pesés une fois sec. De cette façon, avec l'ensemble des données, on obtient la densité en kg MS/ha/cm qui est ensuite utilisé pour établir le Bulletin info-prairie. Cette mission m'a permis d'en apprendre davantage sur les systèmes d'élevage bovins laitiers et allaitants et d'acquérir une autonomie sur le terrain.

Mon projet professionnel reste à l'heure actuel assez flou, je ne suis pas encore fixée sur le métier que je veux exercer par la suite. Ayant changé de parcours entre ma première et ma deuxième année de Master, ce stage était un bon moyen pour moi d'avoir une première expérience professionnelle dans le domaine de l'agroécologie. En effet, j'ai fait mon Master 1 en écologie et éthologie et mon stage de M1 s'était donc orienté en conséquence (CNRS de Montpellier, unité CEFE, stage à dominante écologie chimique). Ce stage de M2 m'a permis de découvrir le domaine de la recherche en agroécologie dans tous ces aspects : terrain, bureau, laboratoire. Bien que je ne souhaite pas m'orienter vers la recherche, j'ai pu découvrir grâce à ce stage les différents acteurs du monde agricole en rencontrant par exemple les conseillers agricoles sur les suivis HERDECT.

GLOSSAIRE :

IC : Indice de Confiance

Diversité alpha : diversité au sein des unités d'échantillonnage, à échelle locale.

Diversité bêta : diversité entre les unités d'une parcelle.

Diversité gamma : diversité à l'échelle du champ (somme des deux précédentes des différences alpha et bêta).

MRM : Multiple Regression on distance Matrices

NBI : Nitrogen Balance Index

NDVI : Différence Normalisée d'Indice de Végétation

PAR : Rayonnement Photosynthétiquement Actif

SWC : Soil Water Content

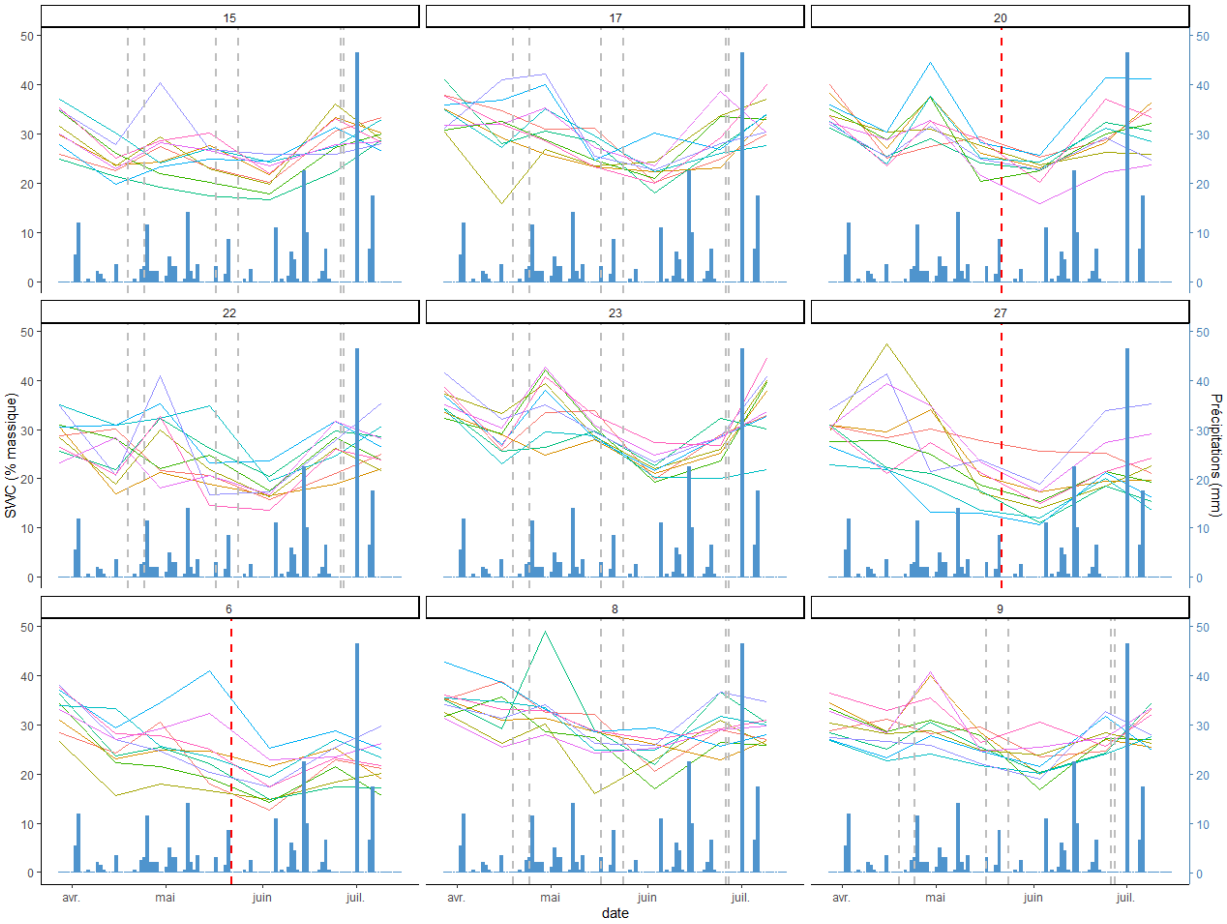
Tau : rapport entre le PAR mesuré au sol, sous le couvert et le PAR au-dessus du couvert

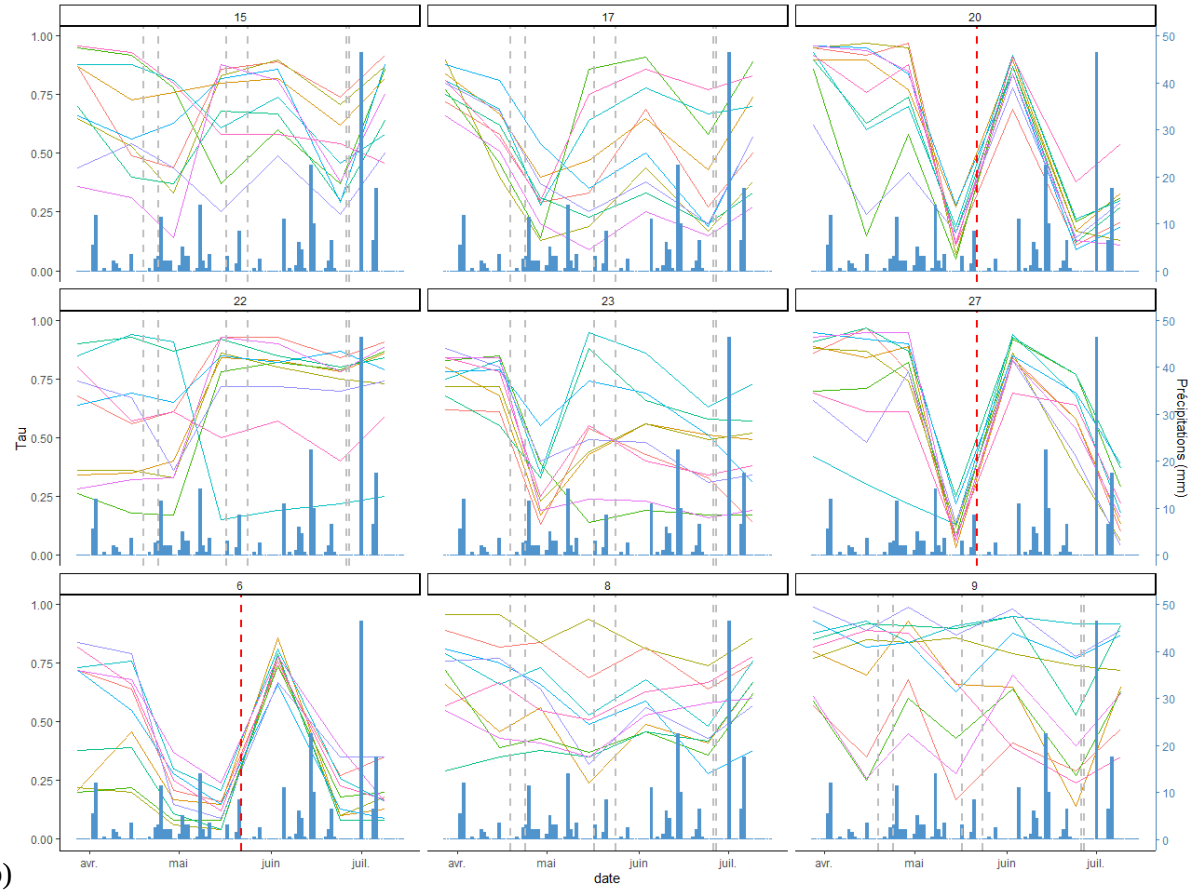
Traitements : npk = fauche + fertilisation ; Bo+ = pâturage intensif ; Bo- = pâturage extensif

ANNEXES :

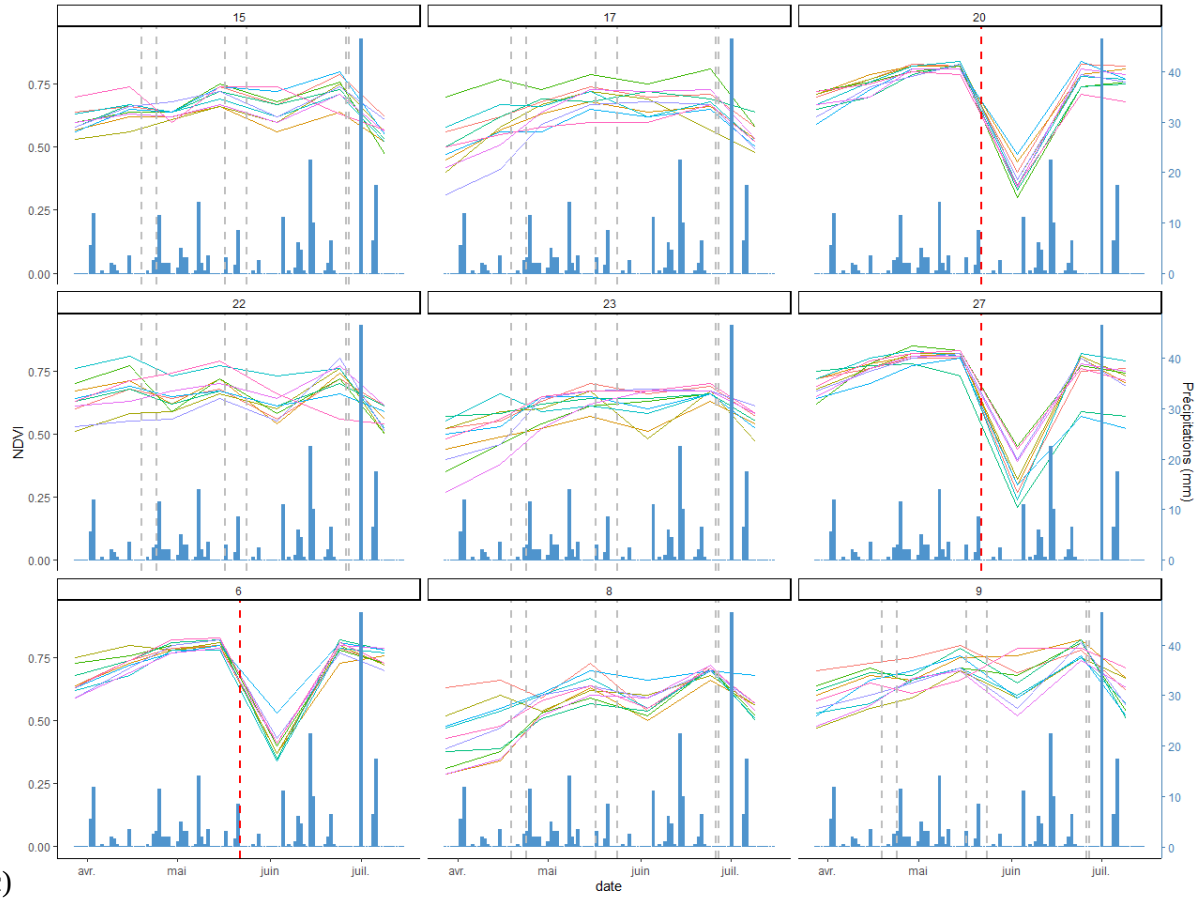
Annexe 1 : Représentation graphique de : (a) la teneur en eau du sol (SWC) ; (b) la lumière pénétrant jusqu'au sol (Tau) ; (c) du NDVI et (d) du NBI en fonction du temps dans chaque quadrat pour chaque parcelle. Les précipitations sont représentées par l'histogramme bleu, les sessions de pâturage sont comprises entre les lignes verticales grises et les fauches sont symbolisées par la ligne verticale rouge. Chaque quadrat correspond à une couleur de courbe.

a)

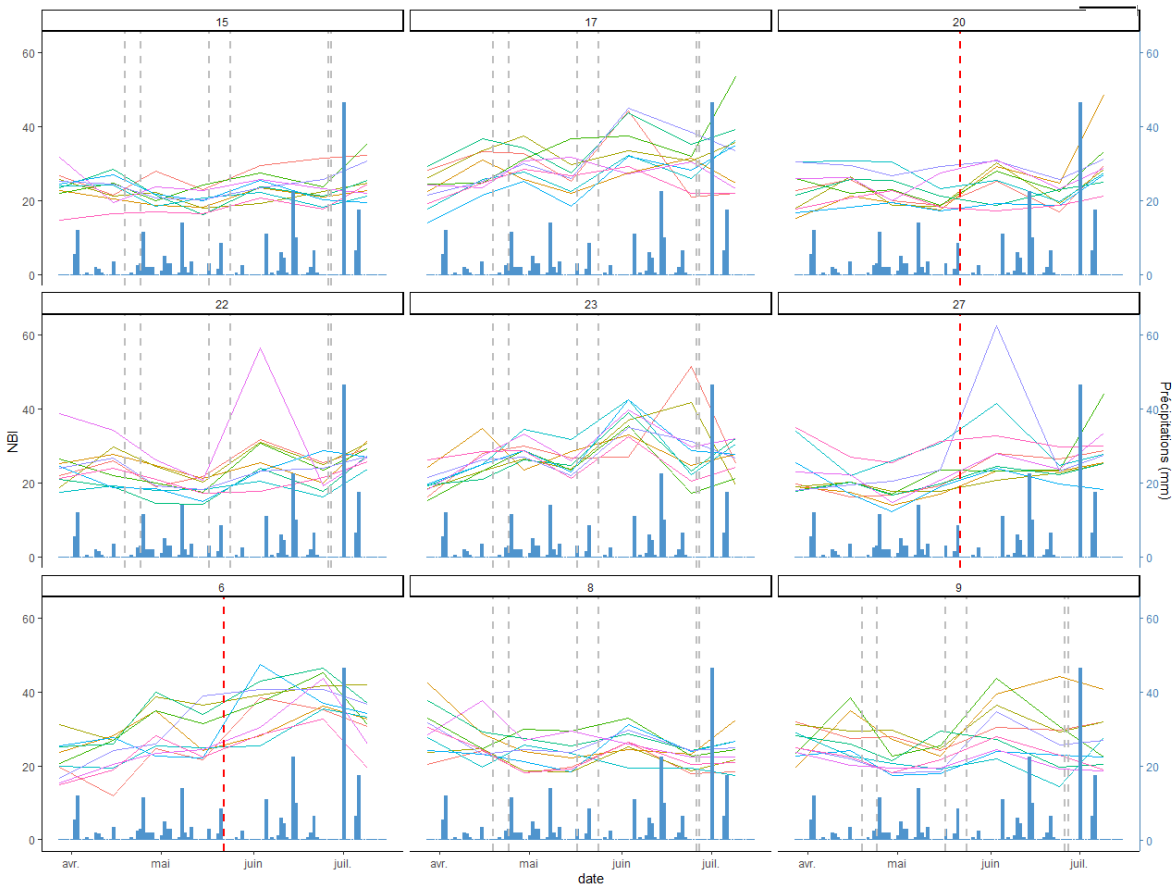



15
17
20
22
23
27
6
8
9
Tau
Précipitations (mm)
avr.
mai
juin
juil.
date

b)

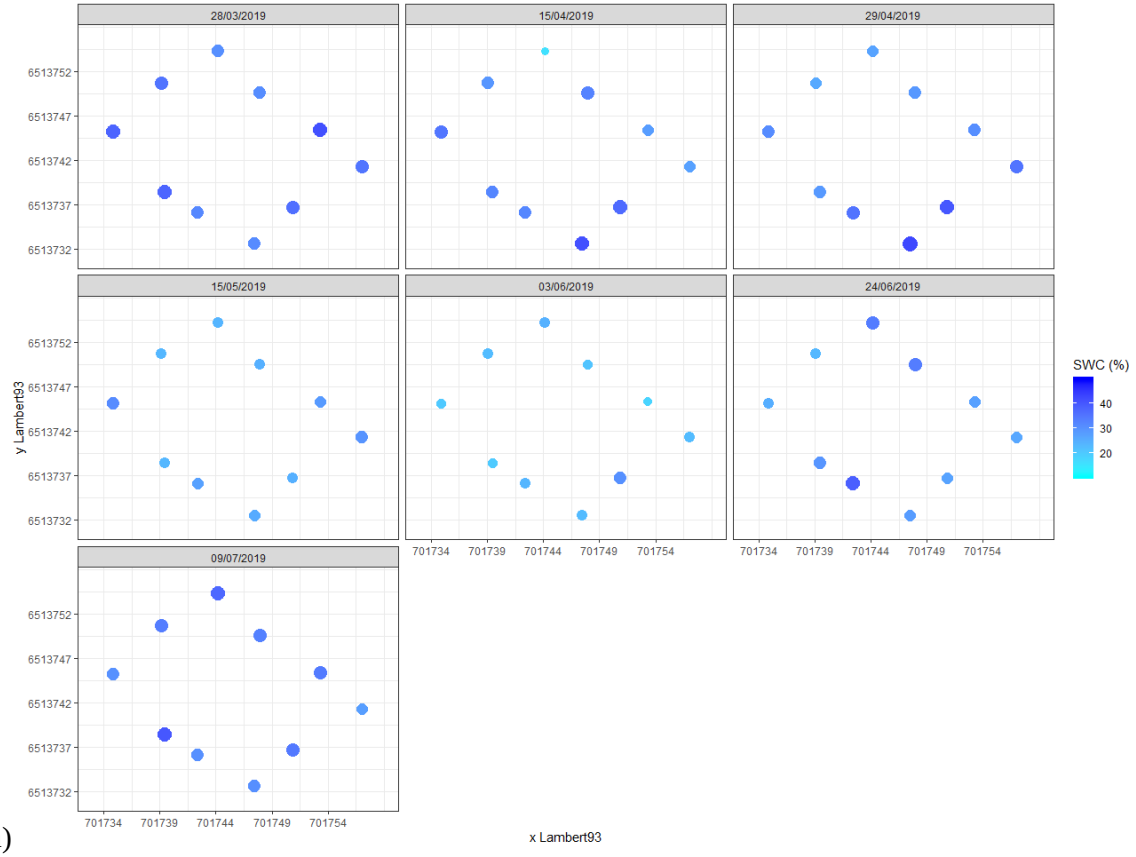

15
17
20
22
23
27
6
8
9
NDVI
Précipitations (mm)
avr.
mai
juin
juil.
date

c)

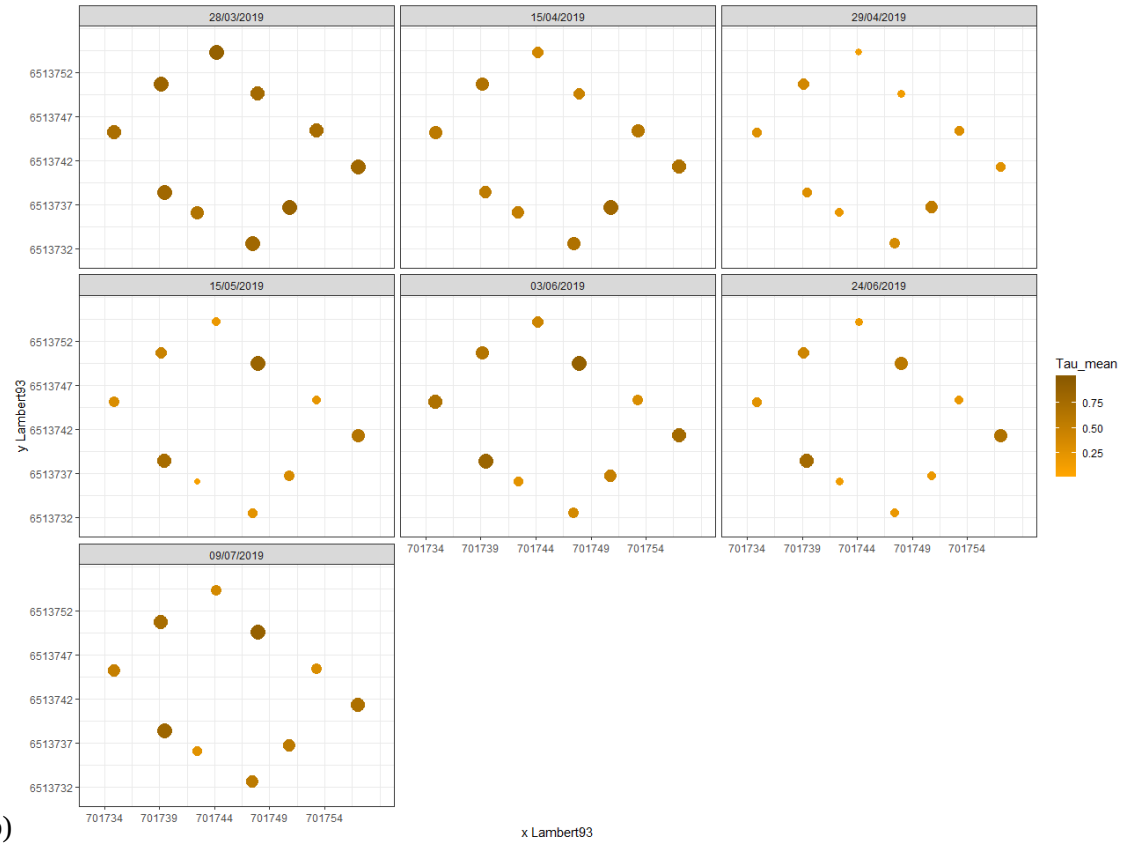

15
17
20
22
23
27
6
8
9
NBI
Précipitations (mm)
0
20
40
60
avr.
mai
juin
juil.
date

d)

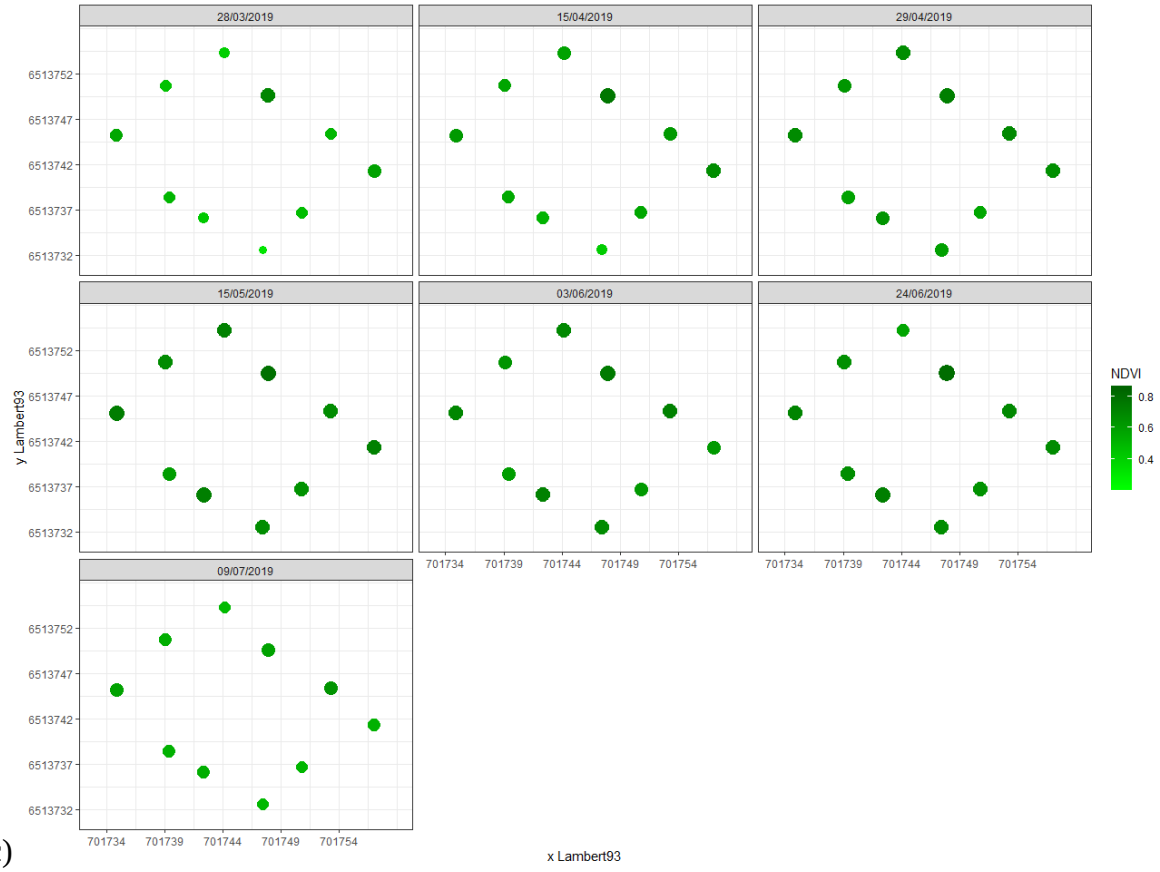
Annexe 2 : Représentation spatiale à chaque date de mesure de : (a) la teneur en eau du sol (SWC) ; (b) la lumière pénétrant jusqu'au sol (Tau) ; (c) du NDVI et (d) du NBI. On a choisi pour exemple la parcelle 17. Chaque point correspond à un quadrat.



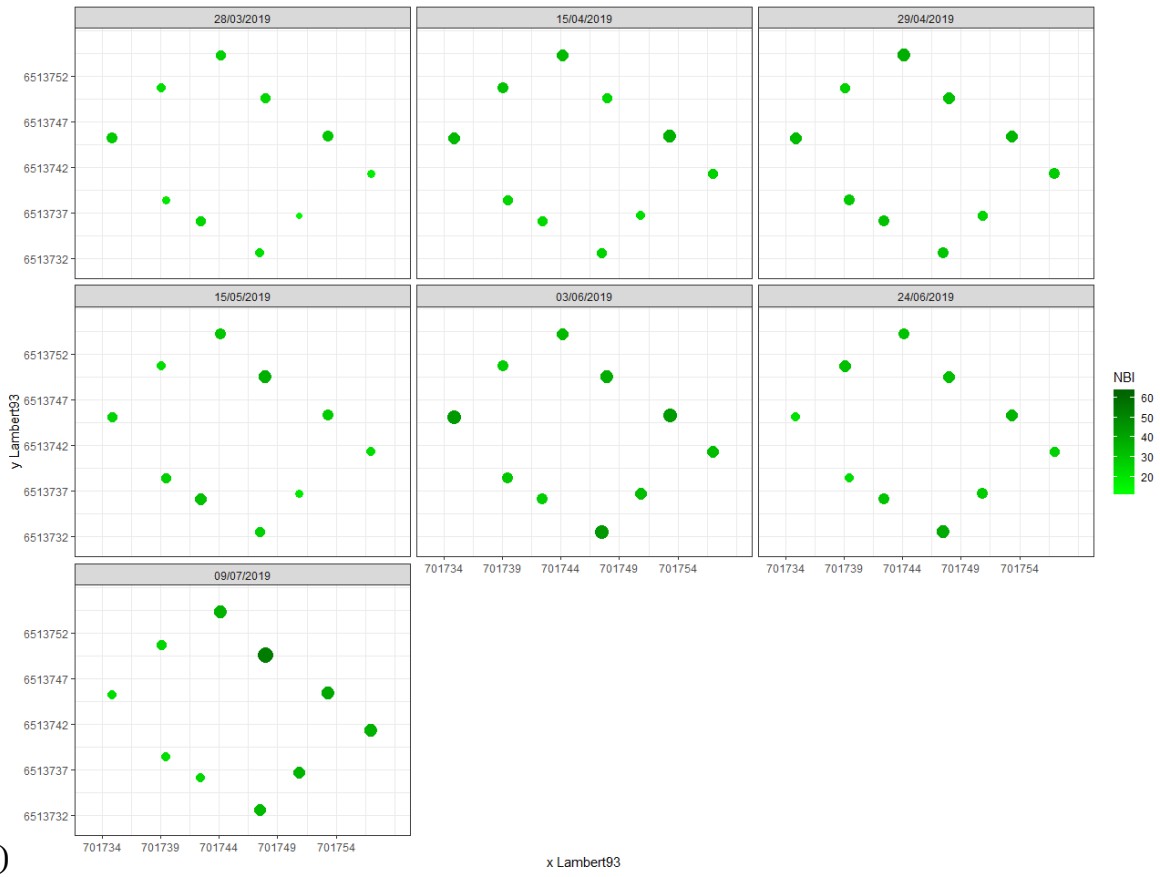
a)



b)


28/03/2019
15/04/2019
29/04/2019
15/05/2019
03/06/2019
24/06/2019
09/07/2019
6513752
6513747
6513742
6513737
6513732
y Lambert93
701734
701739
701744
701749
701754
x Lambert93
NDVI
0.8
0.6
0.4

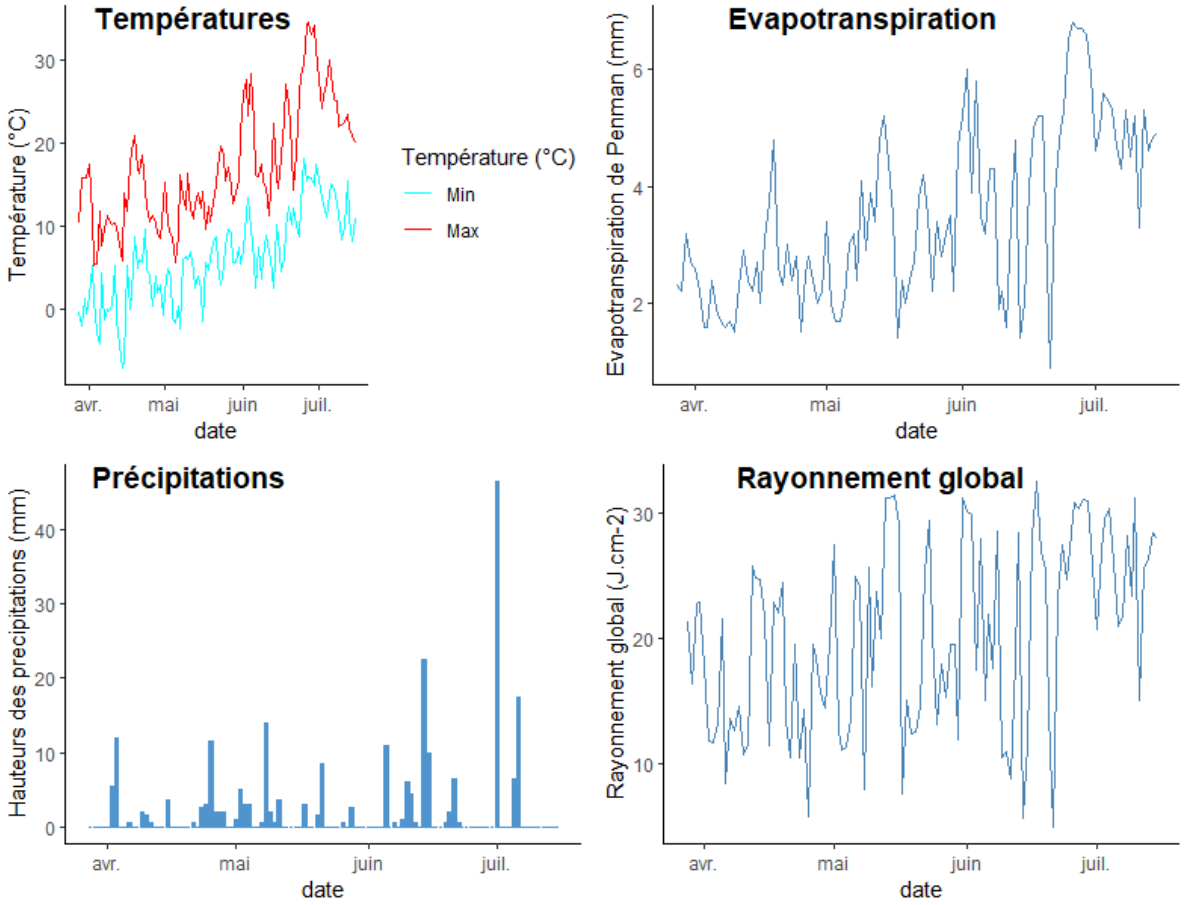
c)

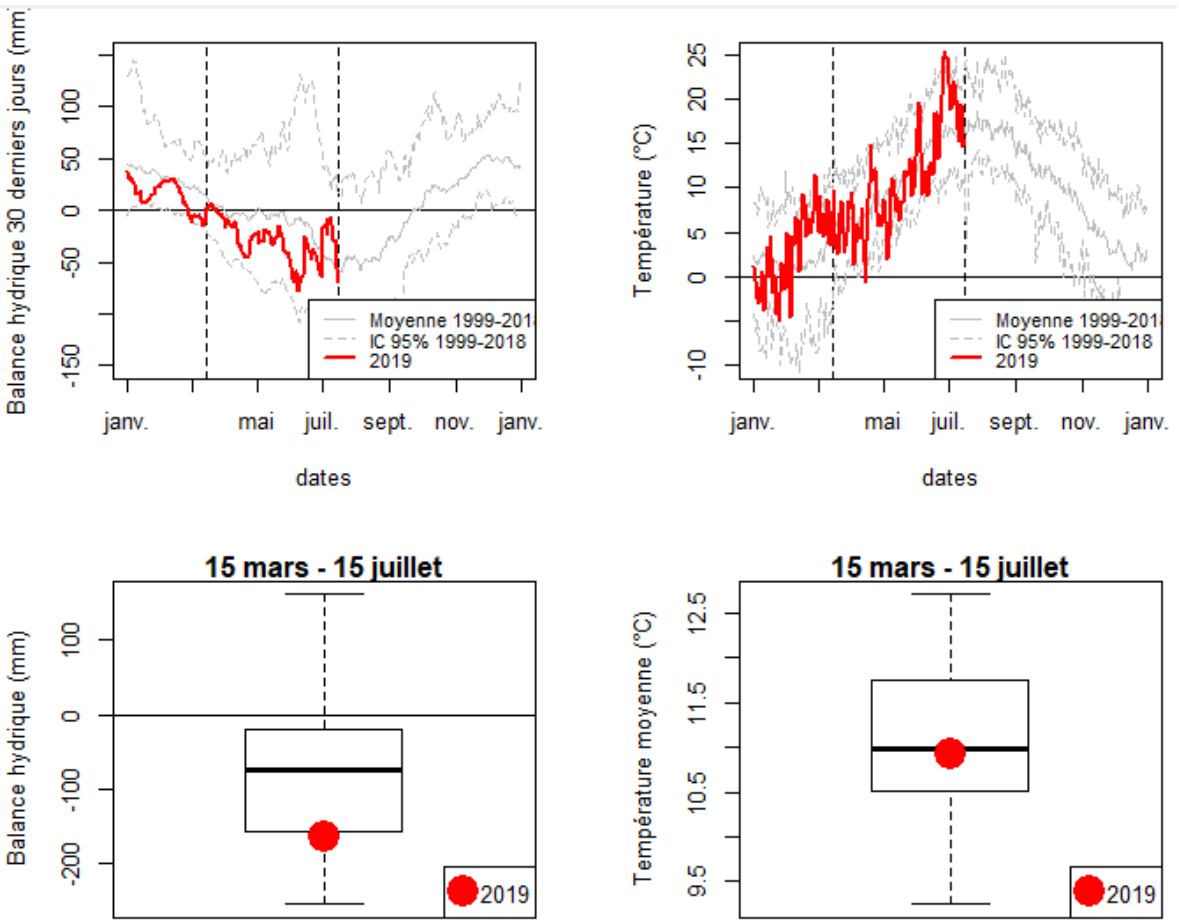

28/03/2019
15/04/2019
29/04/2019
15/05/2019
03/06/2019
24/06/2019
09/07/2019
6513752
6513747
6513742
6513737
6513732
y Lambert93
701734
701739
701744
701749
701754
x Lambert93
NBI
60
50
40
30
20

d)

Annexe 3 : Données météorologiques du site expérimental (Source : Station météorologique de Theix, logiciel Climatik). Sont représentées : (a) les températures maximales et minimales (°C), l'évapotranspiration de Penman (mm), les précipitations (mm) et le rayonnement global ($J.cm^{-2}$) sur notre période d'étude et (b) la balance hydrique (mm) et les moyennes de températures (°C) sur ces 20 dernières années, avec l'année 2019 en rouge.

a)




Balance hydrique 30 derniers jours (mm)
100
50
0
-50
-150
janv.
mai
juil.
sept.
nov.
janv.
dates
Moyenne 1999-201
IC 95% 1999-2018
2019
Température (°C)
25
20
15
10
5
0
-10
janv.
mai
juil.
sept.
nov.
janv.
dates
Moyenne 1999-201
IC 95% 1999-2018
2019
15 mars - 15 juillet
Balance hydrique (mm)
100
0
-100
-200
2019
15 mars - 15 juillet
Température moyenne (°C)
12.5
11.5
10.5
9.5
2019

b)

RESUME : Les prairies permanentes abritent une très grande diversité végétale à l'origine de nombreux processus écologiques responsables de la stabilité de l'écosystème et de sa performance agronomique. Une parcelle possède une hétérogénéité spatiale de sa végétation due à la répartition en patch de ses ressources, en particulier la lumière, l'eau et l'azote. Elle dépendrait des facteurs endogènes (capacité de dispersion, phénologie…) et de facteurs exogènes (topographie, climat…) ou d'autres facteurs exogènes sont liés aux pratiques agricoles : le pâturage, la fauche ou la fertilisation. Il y a trois composantes de la diversité : alpha (au sein des unités d'échantillonnage), bêta (entre les unités d'une parcelle) et gamma (somme des deux précédentes, à l'échelle du champ). Peu d'études ont explicitement analysé les conséquences des pratiques agricoles sur la composante bêta de la diversité. L'objectif de cette étude est de répondre à la question : quel est le rôle de la variabilité spatiale et temporelle de l'environnement, induite par les pratiques agricoles, sur la diversité des prairies ? Nous avons suivi des parcelles soumises à trois traitements : fauche (et fertilisation), pâturage intensif et extensif. Nous avons mesuré la variabilité dans le temps et l'espace de la disponibilité des ressources de l'environnement : lumière (Tau), eau (SWC) et azote (NDVI et NBI). Les composantes alpha, bêta et gamma de la diversité ont été quantifiées grâce à l'indice de Rao pour relier les variations environnementales aux variations de la structure des communautés végétales dans les différents traitements. On a trouvé un effet significatif du traitement sur la variabilité du NDVI : la variabilité spatiale du NDVI est plus grande pour les pâtures que pour les fauches et variabilité temporelle du NDVI est plus grande pour les fauches que pour les pâtures. Les différences de pratiques n'ont pas eu d'effet sur les autres variables environnementales. Aucun effet du traitement sur les diversités spatiales et temporelles n'a été trouvé mais la diversité bêta spatiale était plus importante que la temporelle. La partition de variance a indiqué que la diversité spatiale est expliquée à majorité par la variabilité de l'environnement et la diversité temporelle par la distance temporelle entre les dates de mesure, qui peut simplement être liée à la phénologie des espèces. Il est difficile de dégager des tendances générales et le choix des modalités de gestion devraient se réfléchir localement en considérant la structure initiale de la végétation et de l'environnement.

Mots-clés : prairies permanentes – diversité – hétérogénéité spatiale – agroécologie – gestion des prairies

ABSTRACT: Permanent grasslands have a high plant diversity which supports many ecological processes linked to ecosystem stability and agronomic value. Vegetation in grassland paddocks is spatially and temporally heterogeneous due to patchy resources, especially light, water and nitrogen. Heterogeneity is either endogenous (dispersal ability, phenology ...) exogenous (topography, climate ...) or some exogenous factors are linked to agriculture practices: grazing, mowing or fertilization. Diversity separates in space and time into three components: alpha (diversity within sampling units), beta (between units of a plot) and gamma (sum of the two previous ones, it is diversity at the field scale). Few studies have explicitly analysed the consequences of farming on the beta component of diversity. In this study we addressed the following question: what is the role of the spatial and temporal variability of the environment, induced by agricultural practices, on grassland diversity? We followed in space and time vegetation plots within three treatments repeated three time: mowing (and fertilization), intensive and extensive grazing. We measured the variability in time and space of resource availability: light (Tau), water (SWC), and nitrogen (NDVI and NBI). In order to relate environmental variations to changes in plant community structure in different treatments, the alpha, beta and gamma components of diversity were quantified using the Rao index. Our results showed a treatment effect on the spatial and temporal variability of nitrogen availability (NDVI), according to our assumptions. We did not show any effect of treatments for other environmental variables. We did not show any effect of the treatment on spatial and temporal diversity, but spatial beta diversity was more important than temporal. The partition of variance suggested that spatial diversity was mainly explained by the variability of the environment, and the temporal diversity by the temporal distance between the measurement dates, which could simply be linked to species differentiation in their phenology. It is difficult to identify general trends and the choice of management methods should be thought locally, considering the initial structure of the vegetation and the environment.

Keywords: permanent grasslands – diversity – spatial heterogeneity – agroecology – grassland management