

L' évaluation des caractéristiques agronomiques d'espèces prairiales par leurs traits de vie comme étape préalable au diagnostic des communautés à flore complexe :

Raouda Al Haj Khaled

▶ **To cite this version:**

Raouda Al Haj Khaled. L' évaluation des caractéristiques agronomiques d'espèces prairiales par leurs traits de vie comme étape préalable au diagnostic des communautés à flore complexe :. Autre. Institut National Polytechnique de Lorraine, 2005. Français. NNT : 2005INPL080N . tel-01752539

HAL Id: tel-01752539
https://hal.univ-lorraine.fr/tel-01752539

Submitted on 29 Mar 2018

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.

AVERTISSEMENT

Ce document est le fruit d'un long travail approuvé par le jury de soutenance et mis à disposition de l'ensemble de la communauté universitaire élargie.

Il est soumis à la propriété intellectuelle de l'auteur. Ceci implique une obligation de citation et de référencement lors de l'utilisation de ce document.

D'autre part, toute contrefaçon, plagiat, reproduction illicite encourt une poursuite pénale.

Contact : ddoc-theses-contact@univ-lorraine.fr

LIENS

Code de la Propriété Intellectuelle. articles L 122. 4
Code de la Propriété Intellectuelle. articles L 335.2- L 335.10
http://www.cfcopies.com/V2/leg/leg_droi.php
http://www.culture.gouv.fr/culture/infos-pratiques/droits/protection.htm

Ecole Nationale Supérieure d'Agronomie et des Industries Alimentaires

Institut National Polytechnique de Lorraine

U.M.R INRA-ENSAT AgRosystèmes Cultivés et HErbagers

Ecole Doctorale - Sciences et Ingénierie des Ressources, Procédés, Produits et Environnement

THÈSE

En vue de l'obtention du grade de

DOCTEUR DE L'INSTITUT NATIONAL POLYTECHNIQUE DE LORRAINE

Discipline : **Sciences agronomiques**

Présentée et soutenue par

Raouda AL HAJ KHALED

Le 26 octobre 2005

L'évaluation des caractéristiques agronomiques d'espèces prairiales par leurs traits de vie comme étape préalable au diagnostic des communautés à flore complexe

Directeurs de thèse : Michel DURU, Pablo CRUZ et Sylvain PLANTUREUX

JURY

Président :	
M. Philippe COZIC	Directeur de Recherches, Cemagref, Grenoble, France
Rapporteurs :	
M. Philippe COZIC	Directeur de Recherches, Cemagref, Grenoble, France
M. Fernando QUADROS	Professeur, Université Fédérale de Santa Maria, Brésil
Examinateurs :	
Mlle Frédérique LOUAULT	Ingénieur de Recherches, INRA, Clermont-Ferrand, France
M. Michel DURU	Directeur de Recherches, INRA, Toulouse, France
M. Sylvain PLANTUREUX	Professeur, INPL-ENSAIA-INRA Nancy, France

INRA de Toulouse, UMR 1248 ARCHE (AgRosystèmes Cultivés et HErbagers) – Equipe ORPHÉE B.P. 52627 – 31326 Castanet - Tolosan cedex France

Ecole Nationale Supérieure d'Agronomie et des Industries Alimentaires

Institut National Polytechnique de Lorraine

U.M.R INRA-ENSAT AgRosystèmes Cultivés et HErbagers

Ecole Doctorale - Sciences et Ingénierie des Ressources, Procédés, Produits et Environnement

THÈSE

En vue de l'obtention du grade de

DOCTEUR DE L'INSTITUT NATIONAL POLYTECHNIQUE DE LORRAINE

Discipline : **Sciences agronomiques**

Présentée et soutenue par

Raouda AL HAJ KHALED

Le 26 octobre 2005

L'évaluation des caractéristiques agronomiques d'espèces prairiales par leurs traits de vie comme étape préalable au diagnostic des communautés à flore complexe

Directeurs de thèse : Michel DURU, Pablo CRUZ et Sylvain PLANTUREUX

JURY

Président :	
M. Philippe COZIC	Directeur de Recherches, Cemagref, Grenoble, France
Rapporteurs :	
M. Philippe COZIC	Directeur de Recherches, Cemagref, Grenoble, France
M. Fernando QUADROS	Professeur, Université Fédérale de Santa Maria, Brésil
Examinateurs :	
Mlle Frédérique LOUAULT	Ingénieur de Recherches, INRA, Clermont-Ferrand, France
M. Michel DURU	Directeur de Recherches, INRA, Toulouse, France
M. Sylvain PLANTUREUX	Professeur, INPL-ENSAIA-INRA Nancy, France

INRA de Toulouse, UMR 1248 ARCHE (AgRosystèmes Cultivés et HErbagers) – Equipe ORPHÉE B.P. 52627 – 31326 Castanet - Tolosan cedex France

AVANT – PROPOS

Ce travail a été réalisé à Institut National de la Recherche Agronomique de Toulouse (INRA UMR ARCHE) en collaboration avec l'Institut National Polytechnique de Lorraine (INPL). Je voudrais remercier Messieurs Michel Duru et Pablo Cruz pour m'avoir accueillie au sein de leur laboratoire pour leurs nombreux conseils, leur grande disponibilité, et leur soutien. Mes remerciements vont également à Monsieur Sylvain Plantureux pour m'avoir encadrée durant mon DEA et ma thèse.

Tous mes plus vifs remerciements vont à l'Université de DAMAS pour le financement de cette thèse et m'avoir donné une grande chance pour continuer mes études en France.

REMERCIEMENTS

Le présent travail a été réalisé à l'Institut National de la Recherche Agronomique de Toulouse, UMR ARCHE, équipe ORPHÉE (Outils et Références Pour la gestion des systèmes HErbagErs), et à l'UMR INPL - ENSAIA - INRA Agronomie et Environnement de Nancy.

Je remercie Monsieur Michel Duru, directeur de l'UMR ARCHE - INRA de Toulouse et Monsieur Pablo Cruz, Chargé de Recherches, pour m'avoir accueillie au sein de leur équipe et m'avoir encadrée durant les années de ma thèse. Je tiens à leur exprimer ma reconnaissance pour leurs conseils et le soutien qu'ils m'ont accordés. Mes remerciements vont également à Monsieur le professeur Sylvain Plantureux, Directeur de l'UMR, INPL – ENSAIA - INRA Nancy, pour m'avoir encadrée durant ma thèse et pour ses conseils avisés.

Je tiens à adresser toute ma gratitude à M. Eric Garnier, CEFE - CNRS de Montpellier et M. François Gastal, INRA de Poitou Charentes, membres du comité de pilotage de la thèse pour leurs conseils précieux, leur soutien et leur disponibilité.

Un grand merci à Sandra Lavorel, Laboratoire d'Ecologie Alpine du CNRS de Grenoble, Eric Garnier, CEFE - CNRS de Montpellier et Daniel Wallach, Directeur de Recherches, UMR ARCHE - INRA de Toulouse pour leur aide précieuse et les améliorations qu'ils ont apportées sur le texte de ma première publication.

Mes remerciements s'adressent également à M. Philippe Cozic, directeur de Recherche, Cemagref - Grenoble, M. Fernando Quadros, Professeur à l'Université Fédérale de Santa Maria au Brésil et à Mlle Frédérique LOUAULT, Ingénieur de Recherches, INRA - Clermont-Ferrand, pour avoir accepté d'évaluer ce travail de thèse. Je leur exprime toute ma vive reconnaissance.

Je tiens à remercier Monsieur le professeur Armand Guckert de l'ENSAIA-INPL, qui m'a offert une grande chance en me permettant de poursuivre mes études en France.

J'exprime également toute ma sympathie et mon amitié à Béatrice Vannier et Geneviève Santoro, pour m'avoir apporté leur soutien aussi bien technique que moral. J'ai beaucoup apprécié les moments de bonne humeur et nos sympathiques discussions.

Merci à Jean-Pierre Theau, Benoît Gleizes, Laurent Hazard, Philippe Debaeke, Ponniah Tharmakulasingam, Eric Lecloux, Areski Zerourou, Patrick Petibon, Denis Baudet et toutes les personnes qui à un moment ou à un autre m'ont soutenue et aidée.

Maman, papa, merci pour tout. Sans vous, je n'y serai pas arrivée. J'espère que vous êtes tout simplement fiers de moi, et je vous dédie ce travail. Merci à toute ma famille et à mes amis sur qui je peux toujours compter.

Merci à l'amour de ma vie qui m'a donné l'énergie et la patience, surtout dans les moments difficiles, pour mener à bien ce travail.

Je voudrais sincèrement remercier le gouvernement syrien, et plus précisément l'Université de DAMAS, qui m'ont donné l'opportunité de venir en France pour préparer mes études supérieures (le DEA et cette thèse).

Je finirai par ces quelques mots de Françoise Dolto : « Tout groupe humain prend sa richesse dans la communication, l'entraide et la solidarité visant à un but commun : l'épanouissement de chacun dans le respect des différences ».

AUTEUR : Mlle Raouda AL HAJ KHALED
TITRE : L'évaluation des caractéristiques agronomiques d'espèces prairiales par leurs traits de vie comme préalable à la gestion des communautés à flore complexe.
DIRECTEURS DE THÈSE : M. Michel DURU et Pablo CRUZ
Lieu et date de soutenance : Nancy, le 26 octobre 2005.

RÉSUMÉ :
Le conseil technique pour la gestion des prairies semi naturelles se heurte depuis longtemps à la difficulté de mise en œuvre des méthodes de diagnostic génériques basées sur l'étude floristique de la végétation. Très consommatrices en temps, nécessitant une bonne connaissance en botanique et difficilement généralisables, ces méthodes sont de fait peu appliquées par les conseillers agricoles. Une méthode alternative, basée sur l'identification de groupes fonctionnels d'espèces présentes dans la prairie, permet une lecture différente de la végétation sans faire appel à une reconnaissance botanique exhaustive. Les groupes fonctionnels constitués sont qualifiés de réponse ou d'effet selon qu'ils sont établis en fonction de la réponse des espèces aux variations de facteurs du milieu ou de leur effet sur le fonctionnement de l'écosystème prairial. Des traits foliaires tels que la surface spécifique foliaire (SSF), la teneur en matière sèche (TMS), et la durée de vie des feuilles (DVF) ont été proposés pour classer les espèces selon leur stratégie de croissance, notamment en fonction de la disponibilité en éléments minéraux. Cependant, leur relation avec les caractéristiques agronomiques définissant la valeur d'usage des communautés n'a pas été étudiée.
L'application d'une telle démarche aux végétations complexes nécessite en préalable une étude approfondie au niveau des espèces. L'objectif de ce travail est d'évaluer la pertinence des traits (particulièrement les traits foliaires) pour classer les espèces selon leur stade de développement phénologique, leur valeur nutritive et leur croissance. Dans ce but, une collection de 37 espèces (21 graminées et 16 dicotylédones dont 3 légumineuses) a été mise en place sur le site d'Auzeville, Centre de Recherche du Toulouse. Ces espèces ont été semées en monoculture dans des minis parcelles disposées en blocs aléatoires avec trois répétitions et deux niveaux d'azote (limitant et non limitant pour la croissance). Elles n'ont subi aucune limitation en phosphore, potassium et eau.
L'étude menée sur les traits foliaires a montré que les valeurs de TMS et SSF varient selon les périodes de mesures. Ces mêmes traits et la DVF varient en réponse à la disponibilité en azote. La TMS distingue très significativement les graminées des dicotylédones en rosettes, contrairement à la SSF et à la DVF. Malgré cette variabilité temporelle et cette plasticité en réponse à l'N dans les valeurs des traits, le classement des espèces est resté conservé. Ces observations ont été confirmées lorsque l'analyse a été conduite sur les seules graminées. Les données permettent de classer les espèces, notamment les graminées, pour chacun des trois traits foliaires caractérisant les stratégies de croissance.
En ce qui concerne la phénologie des espèces, nous avons trouvé que le classement établi par la TMS a été assez proche de celui établi pour la date de floraison et celle de début de maturation des graines et que cette corrélation était particulièrement élevée au stade de début d'allongement de tige chez les graminées.
L'étude de la croissance comparée des graminées en conditions non limitantes a confirmé une efficience de conversion du rayonnement solaire significativement plus élevée des espèces ayant une stratégie de capture. En outre, ces mêmes espèces montrent une mise en place plus précoce de l'indice foliaire, ont des valeurs supérieures de digestibilité de la matière organique, des teneurs inférieures en fibres et ses composantes, une DVF courte et une phénologie précoce.
En discussion, nous émettons l'hypothèse selon laquelle l'extension de cette approche spécifique au niveau de la communauté est possible. La seule connaissance de la TMS des graminées qui la composent devrait alors nous renseigner sur sa phénologie, sa croissance et sa valeur nutritive. Dans l'état présent de la recherche, le classement des espèces selon leur stratégie de croissance (constitution et utilisation d'une base de données), ou bien la mesure des traits foliaires *in situ* pourrait être un outil simple permettant de classer les communautés prairiales selon leur valeur d'usage, outre selon leur position dans un gradient écologique.

MOTS CLES :
Traits de vie, traits foliaires, teneur en matière sèche, surface spécifique foliaire, durée de vie des feuilles, valeur agronomique, stades phénologiques, digestibilité, composition chimique des tissus, prairies naturelles, graminées, dicotylédones, indicateurs de gestion.

Thèse de doctorat de l'Institut National Polytechnique de Lorraine, Spécialité Science Agronomie, préparée à Institut National de la Recherche Agronomique de Toulouse

INRA TOULOUSE - UMR 1248 ARCHE (AgRosystèmes Cultivés et HErbagers) – Equipe ORPHÉE (Outils et Références Pour la gestion des systèmes HErbagErs)
B.P. 52627 – 31326 Castanet - Tolosan cedex - France

ABSTRACT:

Technical advising in management of native meadows deal for a long time with the difficulty of stake in work of the generic methods of diagnosis based on the floristic study of plant communities. Time consuming and needing botanical expertise these methods are actually little applied by the farming consultants. An alternative method, based on the identification of dominant plant functional types (TFPs) in the meadow, allows a simple reading and diagnosis of the vegetation without appealing to botanic skills. TFPs can be define response or effect groups of species established according respectively to the response of the species towards gradients of environment factors or to their effect on the productive or environmental functions of the meadow ecosystem. Leaf traits such as Specific Leaf Area (SLA), Leaf Dry Matter Content (LDMC) and Leaf Life Span (LLS) have been proposed to identify the growth strategy of species, principally according to their use of soil available nutrients. However, their relation with the agronomic characteristics defining the value of use of the communities has not been studied.

The application of this approach to riche species communities requires a preliminary study at the species level. The objective of this work is to asses the relevance of the plant traits (particularly the leaf traits) to classify the species according to their phenology, their nutritive value and their growth. In this purpose, at the INRA research centre of Auzeville, Toulouse mini plots of pure stands of 37 species (21 grasses and 16 dicotyledonous which 3 legumes) were sowed in a 3 replicates split-split plot design in which the species and the level of N availability were respectively the principal and the secondary factors. N treatments were considered as levels of N availability limiting or not limiting the grass growth. Levels of phosphorous, potassium and water were not limiting during the experimental time.

Contrarily to SLA and LLS, the LDMC allows separating grasses from the others species. Values of LDMC and SLA vary according to the periods of measures. These same traits and the LLS vary in response to the availability in nitrogen. In spite of the temporal variability and the plasticity of trait values in response to N availability, the rank of the species remained similar for every of three leaf traits characterizing the strategies of growth. These observations were also observed when the analysis was only done on the grass populations.
As regards the phenology of the species, the classification established by the LDMC was closer to that established by the flowering stage, the seed ripening stage and principally the start of the stem elongation.

The comparative study of grass growth under not limiting conditions confirmed an efficiency of conversion of the radiation significantly higher in species having a resource capture strategy. These species show an earlier development of the leaf area index, higher values of the digestibility of the organic matter, lower contents in fibbers and its components, shorter LLS and an earlier phenology.

A discussion on the possibility to extent this specific approach at the level of the community is done. The only knowledge of the LDMC of grasses populations (measured or provided by a traits data-base) inform about the phenology, the growth and the nutritive value of the community an it could be used to asses meadow and grassland value of uses.

KEYWORDS:

Traits of life, leaf traits, leaf dry matter content, specific leaf area, leaf life span, agronomic value, phenological stages, digestibility, chemical composition of tissues, natural grasslands, grasses, dicotyledonous, indicators of management.

TABLE DES MATIERES

CHAPITRE I. INTRODUCTION GENERALE

I. Importance des prairies permanentes et problématiques de leur gestion : 43
II. Les outils existants pour évaluer la valeur agronomique des prairies et leurs limites : 45
III. Une nouvelle approche : « les Types Fonctionnels de Plantes (TFP) » 50
IV. Hypothèse et objectifs généraux du travail : 54
IV.1. HYPOTHESE : 54
IV.2. OBJECTIFS GENERAUX DE LA THESE : 55

CHAPITRE II. ETATS DES CONNAISSANCES

I. Les groupes fonctionnels et la sélection des traits de vie : 59
II. Traits foliaires et fonctionnement de la plante : 63
III. Les relations entre les traits foliaires étudiés : les stratégies de gestion des éléments nutritifs 64
IV. Les caractéristiques agronomiques retenues : 65
IV.1. LES TRAITS PHENOLOGIQUES : 66
IV.1.1. Définition et importance des connaissances sur la phénologie des plantes : 66
IV.1.2. Les tentatives précédentes dans la prédiction du développement phénologique des plantes : 67
IV.1.3. Les stades phénologiques étudiés : 68
IV.2. LES CARACTERISTIQUES AGRONOMIQUES DE LA QUANTITE ET LA QUALITE DE LA BIOMASSE : 72

IV.2.1. La croissance des espèces : ... *72*
IV.2.2. La valeur nutritive : ... *77*
V. L'effet de la disponibilité en azote sur les traits foliaires et les caractéristiques agronomiques : 79
V.1. EFFET DE L'N SUR LES TRAITS FOLIAIRES : ... 79
V.2. EFFET DE L'N SUR LES CARACTERISTIQUES AGRONOMIQUES : ... 79
V.2.1. Sur les stades phénologiques : ... *79*
V.2.2. Sur les caractéristiques agronomiques de la quantité et la qualité de la biomasse ... *80*
VI. Les relations entre traits foliaires et caractéristiques agronomiques : ... 82
VI.1. LES RELATIONS ENTRE TRAITS FOLIAIRES ET TRAITS PHENOLOGIQUES : ... 82
VI.2. LES RELATIONS ENTRE TRAITS FOLIAIRES ET LA CROISSANCE DES ESPECES : ... 83
VI.3. LES RELATIONS ENTRE TRAITS FOLIAIRES ET LA VALEUR NUTRITIVE : ... 84

CHAPITRE III. MATERIELS & METHODES

I. Choix des espèces étudiées : ... 87
II. Site expérimental et interventions techniques : ... 91
III. Les échantillonnages des plantes et les mesures des traits foliaires et des caractéristiques agronomiques : ... 94
III.1. LES TRAITS FOLIAIRES : ... 94
III.2. LES CARACTERISTIQUES AGRONOMIQUES : ... 99
III.2.1. Les stades phénologiques : ... *99*
III.2.2. La production de biomasse et le rapport feuilles / tiges : ... *100*
III.2.3. La valeur nutritive : ... *103*
IV. Estimation de la variabilité des traits foliaires : ... 104
V. Les analyses des données : ... 105
V.1. DEFINITION DES DIFFERENTS NIVEAUX DE CARACTERISATION DES ESPECES : ... 105
V.2. LES ANALYSES STATISTIQUES : ... 106
V.2.1. Pour les traits foliaires, les traits phénologiques et la valeur nutritive : ... *106*
V.2.2. Pour la croissance des espèces : ... *110*

CHAPITRE IV. RESULTATS & DISCUSSIONS

Partie 1 : LES TRAITS FOLIAIRES

I. Rappel des objectifs et hypothèse : 119
II. Résultats : 123
II.1. LES VARIATIONS DANS LES VALEURS DES TRAITS : 123
II.1.1. Variations entre espèces et entre formes de vie : 123
II.1.2. Entre les périodes de mesures (variation temporelle) : 130
II.1.3. Entre les traitements azotés : 132
II.2. COMPARAISON DU CLASSEMENT DES ESPECES : 138
II.2.1. Pour chaque trait entre les traitements azotés et entre les périodes de mesures : 138
II.2.2. Entre les différents traits foliaires (TMS, SSF et DVF) : 141
II.2.3. Entre traits foliaires et indices Ellenberg : 143
II.3. CORRELATIONS ENTRE TRAITS FOLIAIRES : 144
III. Discussion 148
III.1. LES FACTEURS AFFECTANT LES VALEURS DES TRAITS ET LEUR EFFET SUR LE CLASSEMENT DES ESPECES : 148
III.2. RELATIONS ENTRE TRAITS FOLIAIRES ET LA RICHESSE EN AZOTE DU MILIEU 152
III.3. ÉVALUATION DES DIFFERENTS TRAITS ETUDIES POUR CLASSER LES ESPECES 158

Partie 2 : LA PHENOLOGIE DES ESPECES

I. Rappel des Objectifs et hypothèse : 165
II. Résultats : 168

II.1. EFFET ESPECES ET AZOTE SUR LES STADES PHENOLOGIQUES ETUDIES : 168
II.2. LES CORRELATIONS ENTRE STADES PHENOLOGIQUES ET LA COMPARAISON DU CLASSEMENT DES ESPECES SELON CES STADES : 172
II.3. ETABLISSEMENT DES GROUPES PHENOLOGIQUE BASES SUR LE STADE EPI A 10 CM, FLORAISON ET DEBUT MATURATION DES GRAINES : 174
II.4. CORRELATIONS ENTRE STADES PHENOLOGIQUES ET TRAITS FOLIAIRES : 176
III. Discussion 178
III.1. LA STABILITE DU CLASSEMENT DES ESPECES : 178
III.1.1. Comparaison du classement collection vs. In situ : 178
III.1.2. Concordance entre stades phénologiques et traits foliaires : 179
III.2. LES FACTEURS AFFECTANT LE DEVELOPPEMENT PHENOLOGIQUE DES PLANTES .. 179
III.2.1. Les facteurs abiotiques affectant la date de floraison : 180
III.3. IMPORTANCE DES CORRELATIONS ENTRE STADES PHENOLOGIQUES POUR LA CONSTITUTION DE GROUPES PHENOLOGIQUES 181

Partie 3 : LA CROISSANCE COMPAREE DES ESPECES

I. Rappel des objectifs et hypothèse : 185
II. Résultats : 188
II.1. L'ANALYSE DE LA CROISSANCE : 188
II.2. L'INDICE FOLIAIRE « IF » : 192
II.3. RAPPORT FEUILLES /TIGES « F/T » 194
III. Discussion : 197
III.1. EFFET DE L'AZOTE SUR LA BIOMASSE ET SA COMPOSITION 197
III.2. FAUT-IL CONSIDERER L'EFFET DE STRATEGIE LORS DE L'ETUDE DE LA CROISSANCE ? 199

Partie 4 : LA VALEUR NUTRITIVE

I. Rappel des objectifs et hypothèse : ... 203
II. Résultats : ... 206
II.1. EFFET AZOTE, ESPECES ET ORGANES DE PLANTE SUR LA COMPOSITION CHIMIQUE ET LA DIGESTIBILITE DES TISSUS : ... 206
II.2. LES RELATIONS ENTRE LA COMPOSITION CHIMIQUE ET LA DIGESTIBILITE ET LA STABILITE DU CLASSEMENT DES ESPECES : ... 206
II.2.1. Les relations entre différentes composantes chimiques et la DMO : ... 206
II.2.2. Classement des espèces pour les différentes caractéristiques de composition ... 207
II.3. RELATIONS ENTRE TRAITS FOLIAIRES, COMPOSITION CHIMIQUE ET DMO ... 212
II.4. ETABLISSEMENT DE GROUPES DE DIGESTIBILITE : ... 217
II.5. RELATIONS DE LA TENEUR EN FIBRES ET DE LA DIGESTIBILITE DES LIMBES AUX INDICES SPECIFIQUES DES PLANTES : ... 218
III. Discussion ... 219
III.1. PERTINENCE DE TRAITS FOLIAIRES POUR CLASSER LES ESPECES SELON LEURS VALEURS NUTRITIVES : ... 219
III.2. VARIABILITE DANS LA COMPOSITION DES TISSUS ET LEUR DIGESTIBILITE ENTRE LES DEUX EXPERIMENTATIONS : ... 220
III.3. ROBUSTESSE DU CLASSEMENT DES ESPECES SELON LEUR VALEUR NUTRITIVE ... 221

CHAPITRE V. DISCUSSION GENERALE

I. Rappel des objectifs principaux du travail : ... 225
II. Synthèse des résultats acquis : ... 225
III. Une analyse intégrée des résultats : ... 227
IV. Bilan & Perspectives : ... 238
IV.1. LE BILAN DE CE TRAVAIL ... 238

IV.2. PERSPECTIVES 239
IV.2.1. Sur les populations d'espèces 239
IV.2.2. Sur des prairies riches en espèces : 239

REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES……243
ANNEXES……..261
PUBLICATIONS……287

TABLE DES ILLUSTRATIONS

CHAPITRE I. INTRODUCTION GENERALE

FIGURES :

Figure 1 : Typologie des prairies permanentes basée sur leur positionnement dans le modèle [Balent et al., 1997]. 47

CHAPITRE II. ETATS DES CONNAISSANCES

FIGURES :

Figure 1 : Illustration de la stabilité du classement des espèces par un cas théorique de deux espèces croissant dans deux environnements différents d'après Garnier *et al*. [2001a]. 62
Figure 2 : Effet de la précocité du déprimage sur le pourcentage de talles qui continueront à monter [Gillet, 1980]. 70
Figure 3 : Effet du déprimage sur la longueur de la tige et la date d'épiaison et de floraison [Gillet, 1980]. 70

CHAPITRE III. MATERIELS & METHODES

FIGURES :

Figure 1 : Plan de la collection des espèces étudiées. Pour les codes des espèces voir tableau 1. N+ et N- sont respectivement le traitement azoté non limitant et limitant pour la croissance 92
Figure 2 : Protocole de détermination des traits foliaires..... 97

TABLEAUX :

Tableau 1 : Liste des espèces étudiées et leurs codes 88

CHAPITRE IV. RESULTATS & DISCUSSIONS

Partie 1 : LES TRAITS FOLIAIRES

FIGURES :

Figure 1 : Classement des espèces en fonction des valeurs moyennes (i.e., les trois périodes de mesures groupés) de la teneur en matière sèche (TMS), la surface spécifique foliaire (SSF) et la durée de vie des feuilles (DVF) dans des conditions non limitants pour l'azote (N+) 125
Figure 2 : Comparaison des valeurs de traits entre les formes de vie, ceci est pour chaque saison de mesure et ses ensembles ainsi dans chaque niveau d'azote. 127
Figure 3 : Le regroupement des espèces de graminées selon les valeurs moyennes, dans le traitement N+, de la teneur en matière sèche (TMS), la surface spécifique foliaire (SSF) enregistrées durant les trois périodes de mesure et la durée de vie des feuilles au printemps129
Figure 4 : Variations temporelles des valeurs de TMS et SSF mesurées dans le traitement N+, pour l'ensemble des espèces ainsi pour chacune de forme de vie 131
Figure 5 : Typologie des espèces étudiées (ayant des mesures disponibles dans le traitement N+ au moins à 2 périodes) en fonction de la teneur en matière sèche (TMS), la surface spécifique foliaire (SSF) et la durée de vie des feuilles (DVF) 146
Figure 6 : Variations des températures et du rayonnement global durant les périodes de mesure. 151
Figure 7 : Les interactions entre la stratégie d'exploitation des ressources des espèces et le traitement azoté pour la teneur en matière sèche (TMS), la surface spécifique foliaire (SSF) et la durée de vie des feuilles (DVF)..... 155

TABLEAUX :

Tableau 1 : Les valeurs moyennes de traits foliaires (TMS, SSF et DVF) mesurés dans le traitement N+ durant les trois périodes de mesure 121
Tableau 2 : Comparaison de la plasticité des traits, (TMS, SSF et DVF), en réponse à la disponibilité de l'azote pour l'ensemble des espèces et pour chacune de forme de vie 134
Tableau 3 : Comparaison de la plasticité des traits, (TMS, SSF et DVF), en réponse à la disponibilité de l'azote au sein des formes de vie pour chacune et mélange des périodes de mesure 136
Tableau 4 : La plasticité des traits foliaires en réponse à la disponibilité de l'azote au sein des espèces (moyenne de trois périodes de mesure pour la TMS et SSF et la DVF du printemps) 137
Tableau 5 : Comparaison du classement des espèces (test Spearman de corrélation du rang) établis par la TMS, SSF et DVF entre traitements azotés (5 - a) et périodes de mesure (5 - b) pour l'ensemble des espèces et chaque forme de vie 139
Tableau 6 : Les coefficients du test de rang de Spearman calculés entre les différents traits pour l'ensemble des espèces et chaque forme de vie dans le traitement N+ 142
Tableau 7 : Comparaison des classements des espèces établis par la TMS, SSF, DVF et indices Ellenberg pour l'azote (1-9 rangs), et la tolérance à la défoliation fréquente..... 143
Tableau 8 : Les coefficients du test de Pearson calculés entre les différents traits pour l'ensemble des espèces et chaque forme de vie dans le traitement N+..... 147

Partie 2 : LA PHENOLOGIE DES ESPECES

FIGURES :

Figure 1 : Classement des espèces de graminées (Figure 1 - a) et les ensembles des espèces (Figure 1 - b) selon les différents stades phénologiques étudiés (i.e., stade épi à 10 cm, la date de la floraison et de début de maturation des graines) dans le traitement N+..... 169
Figure 2 : Classement des espèces de graminées selon la plasticité de leur stade épi à 10 cm en réponse à la disponibilité de l'azote. 171
Figure 3 : Les interactions entre le stade épi à 10cm et le traitement azoté selon les stratégies de croissance 171
Figure 4 : Corrélations entre les différents traits phénologiques (stade épi à 10 cm, les dates de floraison et début de maturation des graines) dans les ensembles des espèces ainsi chaque forme de vie, et dans le traitement N+. 173

TABLEAUX :

Tableau 1 : Les dates moyennes auxquelles se réalisent des différents stades phénologiques des espèces (exprimées en somme de degré jours depuis le 1er janvier) notées durant le printemps de 2002 dans le traitement N+..... 167
Tableau 2 : Les coefficients des comparaisons du rang du Spearman entre les différents traits phénologiques..... 172
Tableau 3 : Les groupes de précocité phénologique des espèces identifiés par l'analyse de classification ascendante hiérarchique basée sur la date de la floraison 175
Tableau 4 : Les coefficients de corrélations calculés entre les traits foliaires (SSF, TMS mesurés au printemps 2002, été 2001 et automne 2002, et la DVF suivie au printemps 2002)

et les stades phénologiques des espèces (stade épi à10 cm, floraison et début maturation des graines), et dans des conditions non limitants en azote (N+ 177
Tableau 5 : Les coefficients de comparaisons des rangs de Spearman pour la date de floraison de début de maturation des graines entre la collection (notre étude) et le terrain (in situ) 178

Partie 3 : LA CROISSANCE COMPAREE DES ESPECES

FIGURES :

Figure 1 : Effet de la disponibilité en azote (1 - a) et de la stratégie de croissance des espèces (1 - b) sur la biomasse accumulée au cours de temps 189
Figure 2 : Effet de la disponibilité en azote (2 - a) et de la stratégie de croissance des espèces (2 - b) sur l'efficience de conversion des espèces 191
Figure 3 : La variation dans l'efficience potentielle des espèces en réponse à la disponibilité en azote selon leur stratégie de croissance distinguées par la TMS 191
Figure 4 : Effet de la limitation en azote et de la stratégie de croissance sur la mise en place de l'indice foliaire « IF » 193
Figure 5 : Evolution de la fraction des feuilles au cours de la croissance et effet de la limitation en azote sur la diminution du rapport F/ (F+T) avec l'accumulation de la matière sèche au sein des stratégies de croissance des espèces étudiées 195
Figure 6 : Effet de la limitation en azote sur le ratio de surface foliaire « LAR » au sein des stratégies de croissance 196

TABLEAUX :

Tableau 1 : Liste des graminées dont leur croissance a été suivie durant le printemps de 2003 187

Partie 4 : LA VALEUR NUTRITIVE

FIGURES :

Figure 1 : Relations entre la digestibilité de matière organique (DMO) et la teneur en fibres des limbes de 14 espèces de graminées communes dans les deux expérimentations. 211

TABLEAUX :

Tableau 1 : La base de données de la valeur nutritive des espèces de graminées obtenue durant l'expérimentation 1 dans le traitement N+ 204
Tableau 2 : La base de données de la valeur nutritive des espèces de graminées obtenue durant l'expérimentation 2 dans le traitement N+ 205
Tableau 3 : Les corrélations entre les différentes composantes chimiques et la digestibilité de la matière organique (DMO) des tissus obtenues dans les deux expérimentations dans N+ . 207
Tableau 4 : Comparaison des classements des espèces (test Spearman de corrélation du rang) établis par les différentes composantes chimiques et la digestibilité de la matière organique, obtenues durant l'expérimentation 2. 208

Tableau 5 : Comparaison du classement des espèces établi selon la DMO des limbes ainsi celle des tiges + gaines au classement établis par les différentes composantes chimiques obtenues dans l'expérimentation 1 et 2 séparément et dans le traitement N+. 209
Tableau 6 : Comparaison du classement des espèces établi selon la teneur des limbes, dans le traitement N+, des composantes chimiques ainsi la digestibilité de leurs tissus entre les deux expérimentations 212
Tableau 7 : Les coefficients de corrélations de tests Pearson et Spearman du rang calculés entre les traits foliaires (SSF, TMS et DVF) mesurés dans N+ durant l'été 2001, printemps 2002 et l'automne 2002, et la teneur des limbes en fibres, ses composantes, en azote et leur digestibilité de matière organique (IVDMO) obtenus dans l'expérimentation – 1 dans N+. 214
Tableau 8 : Les coefficients de corrélations de tests Pearson et Spearman du rang calculés entre les traits foliaires (SSF, TMS et DVF) mesurés dans N+ durant l'été 2001, printemps 2002 et l'automne 2002, et la teneur des limbes en fibres, ses composantes, en azote et leur digestibilité de matière organique (NIRS-DMO) obtenus dans l'expérimentation-2 dans N+. 215
Tableau 9 : Les coefficients de test Spearman du rang de corrélations entre les traits foliaires (moyenne de trois périodes de mesures de SSF, TMS et DVF) et la teneur en fibres, ses composantes, la digestibilité de matière organique, et la teneur en azote des limbes obtenus dans les deux designs séparément. 216
Tableau 10 : Les groupes de qualité des espèces identifiés par l'analyse de classification ascendante hiérarchique selon la digestibilité de la matière organique des limbes obtenue dans les deux expérimentations étudiées. 218

CHAPITRE V. DISCUSSION GENERALE

FIGURES :

Figure 1 : Les corrélations des traits foliaires (la SSF et la TMS) aux différentes caractéristiques agronomiques étudiées (i.e., la durée de vie des feuilles « DVF », la digestibilité « DMO », la phénologie des espèces : stade épi à 10 cm et la floraison) au sein des graminées distinguées par leurs stratégies de croissance et dans les deux niveaux d'azote. 230

Figure 2 : Corrélation de la TMS au stade épi à 10 cm, à la date de floraison, à la durée de vie des feuilles (DVF), et à la digestibilité de matière organique 237

TABLEAUX :

Tableau 1 : Effet de la stratégie de croissance et de la disponibilité en azote sur les valeurs du trait foliaire choisi (i.e., la TMS) et les caractéristiques agronomiques retenues sur 19 graminées 231

ANNEXES

TABLEAUX :

Tableau A1. 1 : Les groupes de qualité des prairies basés sur leur composition botanique. . 263
Tableau A1. 2 : Les indices spécifiques définis par Daget et Poissonnet 264
Tableau A2. 1 : Les dates de levée des espèces étudiées 267
Tableau A3. 1 : Une partie de feuille Excele pour calculer le coefficient de correction de la surface des limbes cylindriques..... 270
Tableau A4. 1 : Les valeurs moyennes de traits foliaires (TMS, SSF et DVF) mesurés dans le traitement N- durant les trois périodes de mesure..... 271
Tableau A4. 2 : Les variations temporelles dans les valeurs de TMS et SLA pour chaque espèce et dans le traitement N+..... 273
Tableau A5. 1°: Les dates moyennes auxquelles se réalisent des différents stades phénologiques des espèces (exprimées en somme de degré jours depuis le 1er janvier) notées durant le printemps de 2002 dans le traitement N- 275
Tableau A5. 2 : Les groupes de précocité phénologique des espèces identifiés par l'analyse de classification ascendante hiérarchique basée la date à laquelle elles arrivent à positionner leurs méristèmes apicaux à 10 cm de hauteur moyenne 276
Tableau A6. 1 : Les groupes de précocité phénologique des espèces identifiés par l'analyse de classification ascendante hiérarchique basée sur les dates moyennes de début de maturation des graines..... 277
Tableau A7. 1 : Coefficients de corrélations de Pearson calculés entre les traits foliaires (SSF, TMS mesurés au printemps 2002, été 2001 et automne 2002, et la DVF suivie au printemps 2002) et les stades phénologiques des espèces (stade épi à10 cm, floraison et début maturation des graines), et dans des conditions non limitants en azote (N+..... 279
Tableau A7. 2 : Coefficients de corrélations de Spearman calculés entre les traits foliaires (SSF, TMS mesurés au printemps 2002, été 2001 et automne 2002, et la DVF suivie au printemps 2002) et les stades phénologiques des espèces (stade épi à10 cm, floraison et début maturation des graines), et dans des conditions non limitants en azote (N+ 280

Tableau A7. 3 : Coefficients de corrélations de Pearson calculés entre les traits foliaires (SSF, TMS mesurés au printemps 2002, été 2001 et automne 2002, et la DVF suivie au printemps 2002) et les stades phénologiques des espèces (stade épi à10 cm, floraison et début maturation des graines), et dans des conditions limitants en azote (N-..... 281
Tableau A7. 4 : Coefficients de corrélations de Spearman calculés entre les traits foliaires (SSF, TMS mesurés au printemps 2002, été 2001 et automne 2002, et la DVF suivie au printemps 2002) et les stades phénologiques des espèces (stade épi à10 cm, floraison et début maturation des graines), et dans des conditions limitants en azote (N- 282
Tableau A7. 5 : Coefficients de corrélations calculés entre les traits foliaires (SSF, TMS mesurés au printemps 2002, été 2001 et automne 2002, et la DVF suivie au printemps 2002) et les stades phénologiques des espèces (stade épi à10 cm, floraison et début maturation des graines), et dans des conditions limitants en azote (N- 283
Tableau A8. 1 : La base de données de la valeur nutritive des espèces de graminées obtenue durant l'expérimentation 2 dans le traitement N-..... 285

CHAPITRE I

INTRODUCTION GENERALE

I. Importance des prairies permanentes et problématiques de leur gestion :

En France, les prairies naturelles ou semi naturelles de longue durée revêtent une importance particulière. Ces végétations représentent 70% de la surface fourragère totale (d'après AGRESTE 1999). Outre, leur rôle pour alimenter les herbivores domestiques, elles ont différentes fonctions :

1) Elles constituent un patrimoine génétique de par la diversité des espèces présentes. Outre son intérêt strictement écologique, la diversité des espèces peut être un atout pour permettre des évolutions de la composition botanique des prairies au sein d'une petite région en fonction des caractéristiques agronomiques ou environnementales recherchées [Duru *et al*., 1998].

2) De par leur distribution spatiale, ou bien par leur association avec d'autres usages du sol (grandes cultures, forêts), les prairies contribuent à la définition de caractéristiques du paysage [Di Piedro & Balent, 1997] dont certaines peuvent être recherchées ou au contraire évitées. Cette distribution résulte le plus souvent de logiques individuelles d'utilisation de l'espace qui toutefois peuvent être coordonnées et orientées dans le cadre d'opérations d'aménagement (parcs naturels,…).

3) Enfin, elles ont connu un regain d'intérêt comme conséquence des événements qui ont atteint la santé publique (exemple, la crise de la vache folle) et de la demande sociale pour des produits "naturels" qui l'a suivie, avec comme conséquence un regain d'intérêt pour ces couverts porteurs d'une image "nature".

Face à ce regain d'importance, il est nécessaire de mettre au point des outils de gestion génériques et simples d'emploi pour optimiser cette ressource et entretenir au mieux le paysage.

Du point de vue agronomique, il s'agit de disposer d'une ressource en quantité et qualité donnée (nature des espèces, digestibilité) au moment voulu, mais les exigences quant à

ce niveau varient beaucoup selon les systèmes d'élevage et les périodes de l'année. Il en résulte une diversité de fonction des prairies, souvent au sein d'une même exploitation agricole. Cette diversité de fonctions est permise par des prairies présentant des caractéristiques différentes. Il s'avère toujours difficile de gérer des couverts à flore complexe. C'est pourquoi, les besoins d'outils /de méthodes, permettant un diagnostic agronomique et proposant des mesures de gestion adaptées aux objectifs recherchés, se font sentir aussi bien chez les éleveurs que chez les conseillers agricoles [Bellon *et al*., 1999]. Dans le contexte actuel de l'agriculture, il est fréquent que les éleveurs cherchent à optimiser l'utilisation de la végétation soit en maintenant les caractéristiques, soit en les changeant via les pratiques agricoles. Selon le cas, les objectifs peuvent consister, par exemple, à intensifier la production de telle parcelle ou au contraire à l'extensifier. La réussite de ces modifications demande des **bonnes connaissances des facteurs de variations des caractéristiques agronomiques**[1] des végétations prairiales [Scehovic, 1979 ; Jeangros *et al*., 2001], cela constitue l'étape essentielle dans la conception d'itinéraires techniques bien adaptés à chaque type de situation (i.e., maintien ou changement d'une valeur d'usage[2] donnée).

Cependant, les recherches menées sur l'analyse des caractéristiques agronomiques des prairies ont été jusqu'au présent conduites surtout pour des prairies mono spécifiques à base d'espèces sélectionnées. Par exemple : la qualité des fourrages (composition chimique, digestibilité) est assez bien connue pour les espèces fourragères cultivées [Demarquilly, 1989], sélectionnées par l'homme. Par contre, l'étude des prairies plurispécifiques est plus récente. En fait, peu de données sont disponibles pour les espèces qui constituent les prairies naturelles. Ces espèces correspondent à un plus grand nombre de familles botaniques que les espèces sélectionnées, et dans le cas des graminées à un nombre de genres bien plus important que ceux concernés par les programmes de sélection. Ces prairies, de par leur diversité d'espèces, peuvent présenter un atout dans des systèmes où des fonctions[3] variées de la ressource sont recherchées. Leur gestion par le choix des itinéraires techniques (e.g.,

[1] Les caractéristiques agronomiques des prairies sont des propriétés du couvert ayant sens par rapport à son utilisation dans l'alimentation des herbivores : la digestibilité, la masse volumique, la souplesse d'exploitation le rapport feuilles/tiges, la vitesse de croissance, l'accumulation de biomasse,…etc.

[2] Ensemble des caractéristiques de la végétation lui permettant de remplir une fonction donnée [Jeannin *et al*., 1991].

[3] La fonction de parcelle d'après Bellon *et al*. [1999] permet de caractériser le rôle attendu d'elle (faire du foin, du pâturage de plein printemps ou d'automne…).

défoliation et fertilisation) peut permettre des évolutions de la composition botanique et par conséquent de la qualité de la ressource fourragère [Groot & Neuteboom, 1997] et des périodes de production en fonction de l'usage recherché. Dans ce contexte, la conduite des prairies a pour objectif de conserver, de modifier ou d'éviter une végétation et des caractéristiques associées afin d'obtenir des types de prairie correspondant aux besoins des élevages.

II. Les outils[4] existants pour évaluer la valeur agronomique des prairies et leurs limites :

Les caractéristiques agronomiques de la végétation qui permettent de définir leurs valeurs d'usage sont difficilement estimables à partir de la connaissance de la seule composition botanique des communautés. Différentes méthodes de caractérisation de la végétation sont basées sur une notation[5] des espèces et de leur abondance. Des applications agronomiques issues de ces méthodes ont été mises au point. Elles permettent de calculer la valeur pastorale[6] (VP) pour estimer un chargement animal annuel supposé adapté à la flore, elle-même étant adaptée au milieu [Daget & Poissonnet, 1971 ; Plantureux *et al*., 1992]. Outre le fait que les notations d'espèces peuvent être contestées, cette notation intègre sans hiérarchie la production de biomasse, la qualité de cette biomasse et l'appétibilité [Duru, 1997a]. Cette méthode a cependant été largement utilisée dans les études agroécologiques [Loiseau, 1983 ; Balent & Duru, 1984 ; Dorioz & Party, 1987].

[4] Le mot « outil », objet fabriqué qui sert à faire un travail (Dictionnaire Robert), fait d'après Cerf & Meynard, [2004] simultanément référence : i) à un support matériel, qui peut être par exemple un logiciel, une réglette, un analyseur, un kit de détection de maladie ou un piège à insectes…,
ii) aux procédures de recueil des informations ou des échantillons de plantes ou de sol qui alimentent le logiciel, la réglette, le kit, l'analyse…,
iii) et aux règles d'interprétation du résultat de la mesure et d'agrégation des informations, qui participent très largement à la fiabilité de l'outil.

[5] Les espèces ont été notées à partir d'indices prenant en compte empiriquement la production de biomasse aérienne attendue et sa valeur présumée (digestibilité) pour l'alimentation des animaux [De Boer, 1954 ; Andries, 1956 ; Delpech, 1960].

[6] Pour calculer la valeur pastorale d'un herbage, on évalue en premier lieu les contributions des diverses espèces, puis elles sont multipliées par les indices spécifiques correspondants ; les valeurs obtenues sont additionnées et exprimées sur 100. Pour plus d'informations voir Annexe-1.

Balent *et al.* [1997] ont modélisé les relations entre la disponibilité des éléments minéraux et l'intensité d'utilisation de la végétation d'une part et les caractéristiques de la végétation d'autre part en effectuant des relevés botaniques de 70 parcelles de la vallée d'Ôo (Pyrénées Centrales). Un classement relatif des différentes espèces prairiales (environ 200), a été réalisé en fonction de leur gamme d'habitats ainsi définis. Les méthodes statistiques utilisées (AFC, Analyse Factorielle de Correspondance) pour classer les espèces et définir leurs optimums écologiques, permettent parallèlement de positionner les parcelles le long des axes représentant chacun des deux facteurs à partir de la position de chacune des espèces qui composent la végétation et de son abondance. Ce modèle, essentiellement qualitatif, représente les trajectoires d'évolution possible de la composition botanique d'une parcelle à plus ou moins long terme en fonction de son type d'utilisation (Figure 1). Le classement des communautés obtenu est partiellement corrélé à la valeur pastorale déterminée par Daget et Poissonnet [1971]. Bien que ce modèle montre les relations entre les pratiques agricoles et les assemblages des espèces au sein des communautés il présente les limites suivantes :

- La mise en œuvre sur le terrain de la méthode de diagnostic est relativement lourde et demande beaucoup de temps pour la reconnaissance des espèces et l'estimation de leur abondance relative. De plus, cet outil ne peut être utilisé que par des conseillers. Or, l'expérience montre que l'apprentissage de la reconnaissance taxonomique des espèces est un véritable frein à l'utilisation et la diffusion d'une telle démarche [Cruz *et al*., 2002a],

- Ce modèle n'est pas généralisable au-delà de prairies de massifs montagneux humides, du fait même de son mode de construction : l'analyse de la végétation des prairies d'une vallée des Pyrénées [Cruz *et al*., 2002a]. En outre, les prairies de la vallée d'Ôo étaient dans une situation particulière d'équilibre dynamique de longue durée entre pratiques agricoles et végétation. Cette situation ne semble pas représentative des situations classiques d'exploitation de prairies naturelles où le modèle de Balent [1987] ne fonctionnerait pas correctement [Cruz *et al*., 2002a],

- Cette approche ne fournie que très peu d'éléments sur les caractéristiques agronomiques des prairies et donc sur les potentialités d'utilisation.

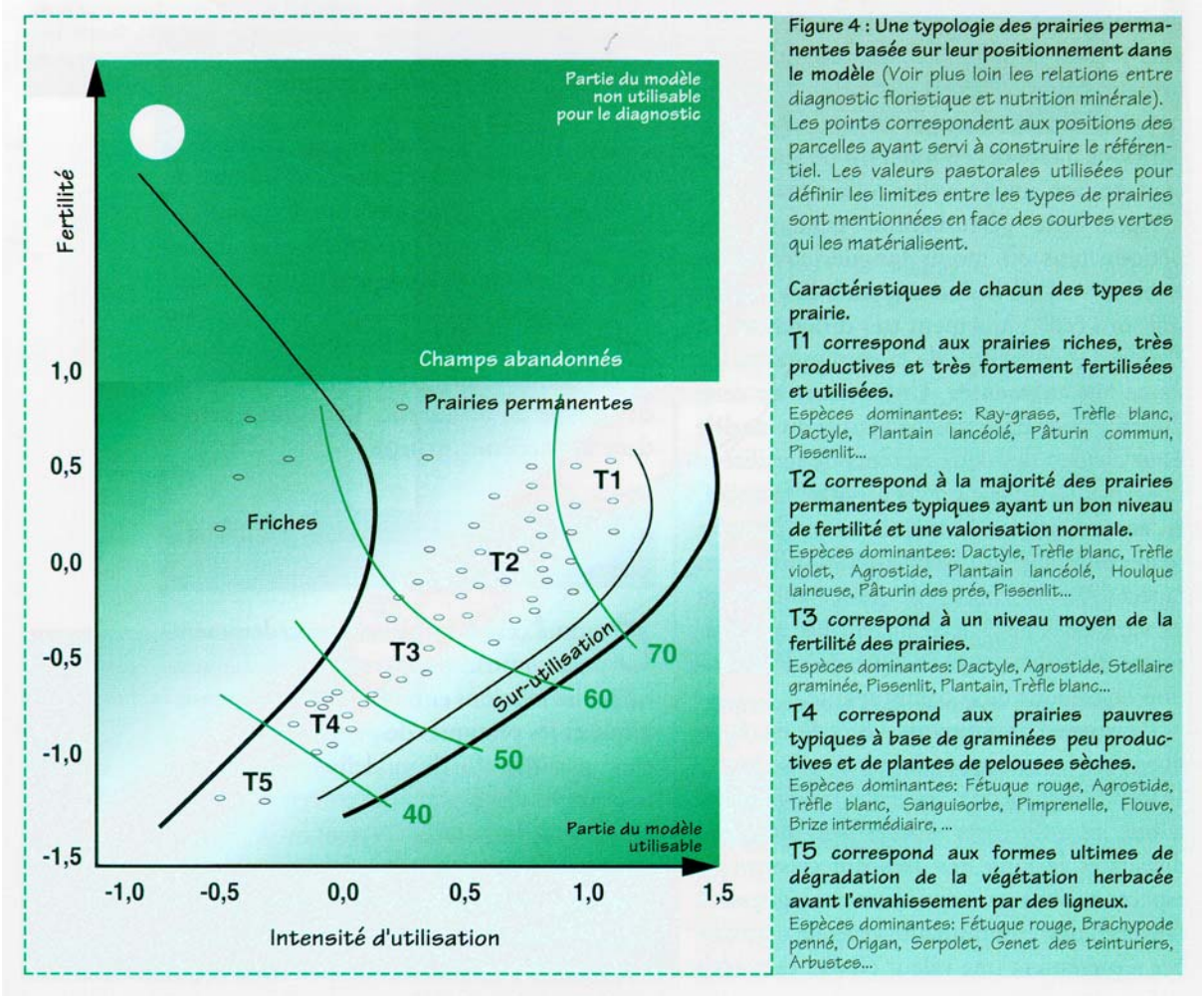


Figure 1 : Typologie des prairies permanentes basée sur leur positionnement dans le modèle [Balent et al., 1997].

De nombreux résultats expérimentaux indiquent qu'il n'est généralement pas possible d'établir une relation directe entre la végétation d'une prairie permanente (composition floristique ou composition de la biomasse) et ses caractéristiques agronomiques (production de matière sèche ou qualité du fourrage). De multiples raisons expliquent ce fait [Plantureux *et al*., 1992] :

- La composition floristique d'une prairie ne change que rarement au cours de l'année alors que la structure du couvert, la production nette de biomasse et surtout la qualité du fourrage varient fortement dans le temps.

- Pour une même composition floristique ou pour une même structure du couvert, la production de la prairie dépend des facteurs trophiques dont la disponibilité hydrique et nutrition minérale, le rayonnement intercepté et la température.

En fait, les prairies permanentes présentent :

1. Une flore complexe. Or, chaque espèce prairiale est caractéristique d'une gamme d'habitats représentant ses préférences écologiques, lesquelles sont fonction d'un certain nombre de caractéristiques physiologiques, morphologiques et phénologiques [Nelson & Moser, 1994 ; Duru *et al*., 1998]. Par conséquent, une description taxonomique simple de la végétation n'apparaît pas suffisante. Par contre, la détermination de l'abondance relative des espèces constitue la première échelle de diagnostic [Duru *et al*., 1998],
2. Le niveau de fertilité du milieu, avec le degré d'intensité d'utilisation de la prairie, sont les facteurs déterminants de la dynamique de végétation des formations herbacées naturelles de milieux humides de moyenne montagne [Balent & Duru, 1984 ; Balent, 1987]. La composition botanique des prairies diffère selon qu'elles se situent dans des milieux pauvres ou fertiles et qu'elles subissent une forte ou un faible pression d'utilisation [Buxton & Fales, 1994]. Toute variation de ces deux facteurs entraînera une modification de la composition botanique de la prairie qui, au-delà de la préférence écologique de chaque espèce, est la résultante des relations de compétition entre les espèces [Duru *et al.*, 1998 ; Lemaire *et al*., 1999]. Ces relations sont

fortement déterminées par l'adaptation morphologique, physiologique ou démographique de chaque espèce à la nouvelle situation. Ces changements concernent d'abord les variations d'abondance des espèces, puis le recrutement de nouvelles espèces ou leur disparition [Loiseau, *et al*., 1998].

3. De plus, à l'échelle des systèmes de production, une diversité d'usage au sein d'un même élevage en relation avec la diversité de fonctions nécessaires à l'alimentation du bétail. Ces fonctions concernent la production d'herbe (qualité et quantité) pour un usage immédiat ou différé aussi que pour une utilisation systématique ou occasionnelle, etc. [Duru *et al*., 2000],

La question centrale qui motive notre travail est la suivante **: Comment et avec quel(s) outil(s) peut-on prédire les caractéristiques agronomiques des prairies permanentes et comment peut-on les classer les unes par rapport aux autres ?. Cet(s) outil(s) doit être plus informatif, plus générique, et plus opérationnel que ceux disponibles à l'heure actuelle, mais aussi plus simple à mettre en œuvre**. Pour toutes ces raisons **une nouvelle approche a été développée.** Dans le cadre de la thèse, cette question est traitée pour des espèces prairiales issues de prairies naturelles. Autrement dit la communauté n'est pas abordée dans le cadre de ce travail.

III. Une nouvelle approche : « les Types Fonctionnels de Plantes (TFP)[7] »

Une approche **issue des travaux d'écologie**, consistant en une **lecture simplifiée et fonctionnelle de la végétation**, est développée depuis une dizaine d'années. Il s'agit de construire une **typologie des végétations** via des regroupements des espèces qui les composent **sur la base de types fonctionnels de plantes (TFP)** ou encore appelée **groupes fonctionnels**. Un TFP peut être considéré comme un ensemble d'espèces qui accomplissent une fonction similaire dans l'écosystème, sans forcément présenter de liens phylogénétiques [Gitay & Noble, 1997] et qui peut être caractérisés par un ou des traits biologiques communs. Ces traits peuvent être définis comme des caractéristiques biologiques des espèces (morphologiques, physiologiques, phénologiques, démographiques, etc.) constituant des indicateurs de fonctionnement ou d'évolution.

Les groupes fonctionnels d'espèces peuvent être considérés comme des groupes de réponse ou groupes d'effet [McIntyre & Lavorel, 2001 ; Lavorel & Garnier, 2002]. Dans le premier cas, ils rassemblent des espèces présentant une même réponse aux variations des facteurs du milieu ou des pratiques tels que la disponibilité en éléments minéraux et le mode d'exploitation ; les traits qui permettent de les définir seront appelés **traits de réponse**. Dans le second, les espèces d'un même groupe ont un effet similaire sur les processus de l'écosystème prairial et déterminent ses propriétés (la qualité et la quantité d'herbage dans notre cas) et seront donc décrites par des **traits d'effet**.

La classification de la végétation en groupes d'espèces, caractérisés par des traits biologiques pertinents et communs dans une situation de production donnée, pourrait donc permettre de trouver des solutions aux problèmes révélés dans l'approche basée sur les relevés botaniques.

[7] Un type fonctionnel est un ensemble d'espèces présentant des caractéristiques biologiques communes, leur permettant d'accomplir des fonctions spécifiques dans l'écosystème de façon similaire [MCIntyre, 1999 ; Navas, 2000].

Partant des deux facteurs identifiés comme majeur dans la dynamique de végétation (i.e., fertilité du milieu et intensité d'utilisation), le regroupement des espèces en fonction de leurs stratégies d'acquisition des ressources (lumière, eau et éléments minéraux) et d'adaptation aux perturbations identifiées (ici essentiellement la défoliation) devrait aboutir à :

1) Une caractérisation de la valeur agronomique des groupes fonctionnels par les valeurs des trais [Duru *et al*., 2000],

2) Une lecture simplifiée de la végétation des prairies naturelles : l'approche taxonomique (niveau des espèces) pourrait être remplacée par l'approche fonctionnelle (niveau stratégies). Le principal intérêt de l'approche fonctionnelle *vs* taxonomique est son caractère opérationnel pour l'analyse de végétations complexes [Diaz *et al*., 1999a],

3) Une traduction des caractéristiques biologiques de la végétation en types de fonctionnement,

4) Une meilleure compréhension de l'écologie des espèces et des communautés prairiales [Diaz *et al*., 1999a,b].

Dans la mesure où il n'existe pas des TFP universels, leur détermination est directement liée aux objectifs de l'étude [McIntyre, 1999]. De plus, l**a pertinence de cette approche dans le cadre de la gestion agronomique des prairies naturelles demande à être testée**. En effet, dans ce contexte, les échelles spatiales, la végétation et les objectifs, sont différents de ceux pour lesquels ce concept a été initialement mobilisé, c'est à dire des végétations naturelles à la fois herbacée, arbustive et arborée au delà de tout objectif de production. Or, **dans une perspective agronomique, notre objectif est de construire une méthode générique de diagnostic et de gestion de la végétation appropriée pour l'ensemble des prairies en milieu océanique ou montagnard tout en favorisant une meilleure compréhension de l'écologie des espèces se limitant aux prairies herbacées**. En

outre, il convient de signaler que les gradients de fertilité des prairies naturelles ou semi naturelles, ainsi que la diversité des formes de vie[8], sont plus réduits que ceux traités par les écologues [Reich *et al*., 1997] dans l'étude des milieux naturels. Ceci oblige à s'assurer de la pertinence des traits choisis pour l'élaboration d'outils de diagnostic et gestion de la végétation.

Dans une optique de construction d'outils de diagnostic et de gestion de la végétation des prairies naturelles sur la base des groupes fonctionnels, les traits utilisés doivent remplir certaines conditions : ils doivent être liés ou corrélés à des fonctions et avoir donc une valeur informative sur le fonctionnement de la plante. Ils doivent classer les espèces dans le même ordre sur tout le gradient de variation des facteurs agissant sur la dynamique de végétation. Enfin, ils doivent être corrélés aux caractéristiques agronomiques utilisées pour définir la valeur d'usage. Un trait, qui satisfait à ces exigences, peut alors être considéré comme un bon marqueur biologique du fonctionnement des espèces.

C'est pourquoi dans notre contexte nous devons tout d'abord **identifier les traits des espèces qui sont corrélés au niveau trophique et aux pratiques de défoliation**. Sur le terrain, il n'existe pas ou peu de situations de faible fertilité qui soient utilisées intensivement par la défoliation ou au contraire de situations présentant une fertilité élevée et qui soient utilisées d'une manière extensive. Compte tenu de cette interdépendance des deux facteurs (i.e., fertilité du milieu et intensité d'utilisation), nous avons choisi de mener une étude sur **une collection d'espèces, cultivées en conditions semi contrôlées permettant de traiter la fertilité[9] indépendamment de la défoliation**. Ce dispositif expérimental servira à :

1) **Examiner l'existence et la nature des relations entre traits et caractéristiques agronomiques**.

[8] Nous entendons par forme de vie des regroupements d'espèces qui peuvent être basés sur des critères taxonomiques (ex. Graminées), morphologiques (ex. Espèces en rosette) et physiologiques (ex. Espèces fixatrices de l'azote atmosphérique) ou mixtes.

[9] La disponibilité de l'azote est le seul facteur « trophique » concerné dans cette étude car il est l'élément nutritif le plus limitant dans les prairies des Pyrénées. Par ailleurs, le sol du domaine de l'INRA d'Auzeville étant bien pourvu en P et K permettait seulement l'étude des variations de N.

2) La construction d'une **base de données sur les traits biologiques et les caractéristiques agronomiques**. Or, dans le but de déterminer les réponses des espèces à un facteur donné en terme précis « ***valeurs référentielles*** », il est formellement conseillé d'après Ingestad et Agren [1992, 1995] de suivre ce type d'expérimentation[10].

Dans le chapitre Résultats et Discussions de ce document **nous traiterons tout d'abord des traits foliaires** (i.e., La Surface Spécifique Foliaire « SSF », la Teneur en Matière Sèche « TMS » et la Durée de Vie des Feuilles « DVF ») **considérés comme de bons indicateurs de la préférence des espèces par rapport à la fertilité de leur habitat**[11]. La variabilité de la valeur des traits lors de différentes périodes de mesure et lors des variations dans la disponibilité en azote ainsi que la stabilité du classement des espèces basé sur ces traits seront détaillées dans la première partie de chapitre résultats et discussion. Ces résultats nous permettront de qualifier ces traits foliaires en tant que « traits de réponse ». Par la suite, la phénologie des espèces, leur production de biomasse et leur qualité fourragère seront analysées.

Les corrélations entre les caractéristiques agronomiques et les traits foliaires permettront de qualifier ces derniers en tant que "traits d'effet". **Les caractéristiques agronomiques concernées dans cette étude peuvent être distinguées en deux catégories** : **La première comprend *les traits phénologiques*** (i.e., stade épi à 10 cm[12], dates de la floraison et de début de maturation des graines). Compte tenu de l'importance agronomique de ce type de traits notamment pour la planification de gestion des prairies, l'étude de leur sensibilité à l'azote, de leurs degrés de corrélation avec les traits foliaires et le regroupement d'espèces sur des bases phénologiques constitue le cœur de la partie - 2 du chapitre Résultats et Discussions. **La deuxième catégorie**, correspond à des ***variables reflétant la quantité et la qualité de la biomasse produite*** : La production (accumulation de biomasse) et sa composition (rapport feuilles/(tiges+gaines) ou « F/T »), constitue la troisième partie du chapitre Résultats et Discussions qui dans sa quatrième et dernière partie traite la valeur nutritive. Celle-ci est caractérisée par la composition chimique (i.e., la teneur en fibre et ses composantes de cellulose, hémicellulose et lignine), et la digestibilité des matières organiques des limbes et des tiges de la plante.

[10] Des végétaux poussant en conditions contrôlées et pendant une période assez longue.
[11] Pour plus de détails voir chapitre suivant.
[12] Date à laquelle les apex reproducteurs atteignent une hauteur de 10 cm au dessus de la surface du sol.

Une analyse synthétique et intégrée des résultats acquis durant ce travail constitue le cœur du dernier chapitre de ce document (Discussion générale). Les corrélations entre traits foliaires et variables agronomiques, ainsi leur sensibilité à l'azote, seront présentées et discutées en détail avec pour objectif l'identification des meilleurs traits de réponse et d'effet dans la perspective de leur utilisation en tant qu'indicateurs des gradients de fertilité du milieu et de la valeur d'usage des espèces.

IV. Hypothèse et objectifs généraux du travail :

IV.1. Hypothèse :

Des travaux précédents en écologie ont montré que les traits foliaires des espèces sont des bons descripteurs des caractéristiques de leurs habitats, notamment la fertilité du milieu. Nous faisons l'hypothèse que ces mêmes traits sont capables de nous renseigner sur la valeur agronomique des espèces (objectif de la thèse) et par extension de leurs communautés prairiales qui les composent (objectif de l'équipe ORPHÉE) par leurs éventuelles corrélations avec ces caractéristiques agronomiques et par leur capacité maintenir le classement des espèces, l'une par rapport à l'autre. Si cela était vérifié, ces traits pourraient donner lieu à des indicateurs permettant de prédire la présence, et dans une certaine mesure l'abondance, des TFP dans des situations différenciées par les facteurs liées à la disponibilité de l'azote.

Par la suite, le potentiel prédictif de ces traits devra être testé sur des communautés dans leurs milieux naturels ce qui n'est pas l'objet de ce document. L'utilisation de cet(s) outil(s) sur le terrain, par la mesure des traits *in situ* ou tout simplement par la mobilisation d'une base de données spécialement construite, permettra d'évaluer la valeur d'usage actuelle des prairies données. Par conséquent, l'écart entre la valeur d'usage recherchée et celle actuelle permettra d'évaluer l'adéquation entre la fonction attribuée à la prairie et la végétation en place. Cet écart peut être réduit, par le jeu des pratiques de l'éleveur (fertilisation, changement des dates d'exploitation, etc.), en choisissant les conduites adaptées

à chaque prairie selon sa composition botanique ou gérer la dynamique de végétation pour obtenir le type de prairie désirée.

IV.2. Objectifs généraux de la thèse :

Les objectifs sont les suivants :

1) Déterminer les caractéristiques biologiques « traits de vie » des espèces étudiées sans limitation de nutriments (conditions reproductibles) pour les classer. Ceci aboutira à une construction d'une base de données de traits de vie des espèces prairiales examinées où les valeurs de ces traits pourraient être assimilées à des "marqueurs fonctionnels" pour chacune d'entre elles,

2) Analyser l'effet de la disponibilité de l'azote sur les valeurs des traits foliaires mesurés appelé autrement « la plasticité[13] », et la stabilité des classements des espèces établis par ces traits, pour des niveaux de disponibilité de l'azote et de périodes de mesures différents. Ceci nous permettra d'identifier les traits de réponse,

3) Tester l'existence des corrélations entre les traits foliaires des espèces prairiales et :

- Leurs stades de développement phénologique,
- Leur croissance et type de stratégie d'acquisition et utilisation de ressources,
- La valeur nutritive des espèces.

La validation de telles relations permettra de déterminer les traits d'effet pertinents pour classer les espèces étudiées selon leurs valeurs agronomiques (objectif de la thèse) et par extension les communautés végétales qui les composent (objectif de l'équipe ORPHÉE).

[13] Nous entendons par plasticité, l'aptitude d'une espèce donnée à modifier la valeur de leur trait de vie face à des variations des facteurs du milieu et des pratiques d'utilisation des prairies. Elle correspond au niveau de l'individu à une modification morphologique, physiologique ou chimique en réponse à des variations environnementales.

CHAPITRE II

ETAT DES CONNAISSANCES

I. Les groupes fonctionnels et la sélection des traits de vie :

Le concept « groupes fonctionnels ou types fonctionnels des plantes (TFP) » est issu des études en écologie fonctionnelle des plantes. Les objectifs principaux de ces études sont de comprendre les contraintes et les opportunités à l'origine de l'évolution des espèces [Diaz *et al*., 1999b ; Peter *et al*., 1999], et de prédire le comportement des espèces, de la communauté végétale et plus largement de l'écosystème en réponse aux changements d'utilisation des terres et de climat [Westoby, 1998 ; Cornelissen *et al*., 1999 ; Lavorel *et al*., 1999 ; Navas *et al*., 1999]. Ces objectifs peuvent être atteints par la caractérisation et la classification des espèces en **groupes fonctionnels** [McIntyre *et al*., 1999] en utilisant **des traits fonctionnels**[14] des espèces. Il s'agit d'une démarche proposée par les écologues pour faire face à la complexité de l'analyse du fonctionnement de la végétation à l'échelle des communautés et des paysages. Les espèces les plus caractéristiques de ces groupes correspondent aux espèces dominantes puisqu'elles représentent la plus grande quantité de matière et d'énergie dans un écosystème et ont un impact prédominant sur sa structure et son fonctionnement [Golberg, 1997]. Le TFPs est considéré comme un concept permettant la compréhension et l'identification de principes généraux du fonctionnement des organismes qui peuvent être utilisés pour faire des prédictions, mais aussi comme un outil pratique pour réduire une large diversité d'espèces à un petit nombre d'entités [McIntyre, 1999].

Westoby [1998] rappelle que la construction d'une **base de données de traits fonctionnels** constitue une étape essentielle, nécessaire pour comprendre et prédire la distribution des espèces dans les environnements actuels et futurs. Elle permet aussi de relier les fonctions des espèces à celles des écosystèmes [Chapin *et al*., 2000]. Il reste à savoir quelles caractéristiques doivent être mesurées pour fournir cette base de données.

[14] Les traits fonctionnels sont des caractéristiques biologiques des plantes directement liées à la croissance et à la fonction de développement ou fortement corrélés à d'autres variables qui peuvent expliquer ces fonctions [Weiher *et al*., 1999].

Les opinions des écologues convergent autour de trois axes principaux reflétant les contraintes auxquels la plante doit faire face. ***1) la capacité pour la dominance compétitive***. Elle est estimée par exemple par la taille de la plante ou la hauteur spécifique de la plante (SSH : Specific Shoot Height, calculée comme la hauteur de la plante rapportée à la racine cubique de son poids sec [Schippers & Olff, 2000]) et la surface spécifique foliaire (SSF : La surface de feuille saturée en eau par unité de matière sèche, exprimée en $m^2\ kg^{-1}$). ***2) la réponse à la perturbation***. Il y a consensus pour considérer que les traits majeurs sont le nombre, la taille et la capacité de dispersion des graines. D'après Weiher *et al*. [1999], le début de floraison peut nous renseigner sur la capacité de la plante à éviter les éventuelles perturbations (ex : La température, la défoliation, etc…). ***3) la capacité des espèces à exploiter des environnements riches ou pauvres en ressources***. Les traits foliaires ont été proposés pour représenter cet axe [Westoby, 1998 ; Weiher *et al*., 1999]. Ces traits sont :

i- **La surface spécifique foliaire** (**SSF :** La proportion de surface / le poids sec du limbe estimé en $m^2\ kg^{-1}$) la plus apte pour décrire cet axe pour des nombreux auteurs [Cornelissen *et al*., 1996 ; Poorter & Remkes, 1990 ; Lambers & Poorter, 1992 ; Reich *et al*., 1992 ; Wilson *et al*., 1999],

ii- **La teneur en matière sèche des feuilles** (**TMS** : La relation entre le poids sec de la feuille et sa masse fraîche saturée en eau, exprimée en $mg.g^{-1}$), Considérée le meilleur indicateur pour prédire la stratégie écologique de l'espèce [Wilson *et al*., 1999], largement utilisée dans des différents programmes de recherche en écologie, et

iii- **La durée de vie des feuilles** (**DVF**[15], trait difficile à mesurer, mais largement informatif sur le fonctionnement de la plante par ses corrélations aux autres traits liés à la croissance »). Ces traits seront successivement présentés dans ce travail.

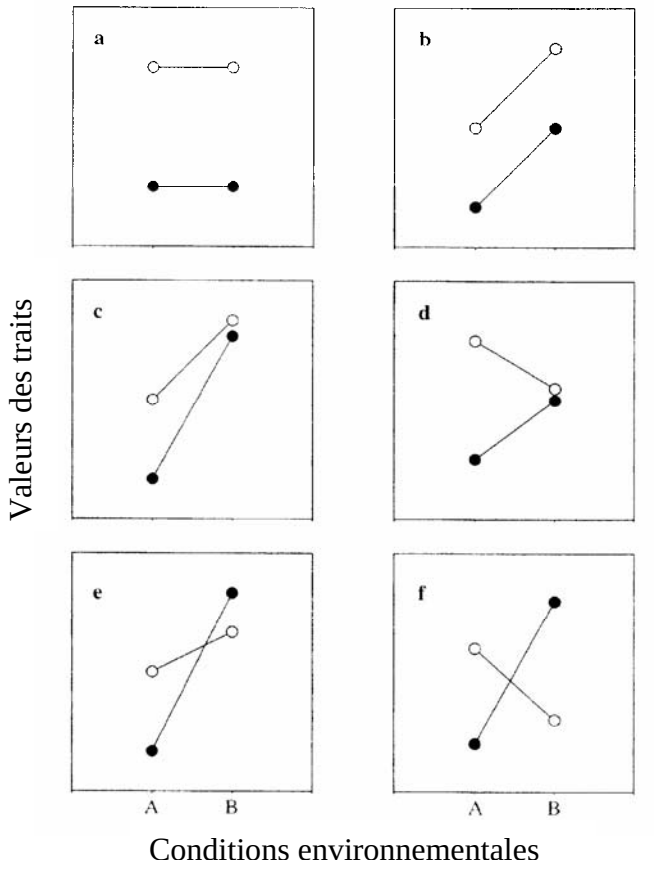
En même temps, certains auteurs ont commencé à se rendre compte que les objectifs, cités ci-dessus, ne vont probablement pas être réalisés sans une certaine forme de simplification dans leur approche (i.e., groupes fonctionnels). Ceci a conduit à rechercher un ***nombre limité des traits clefs*** qui permettront à de longues listes des noms latins d'être réduits à des courtes listes de traits des plantes, tout en conservant la plus grande fraction possible de l'information de la liste originale [Westoby, 1998 ; Weiher *et al*., 1999]. En fait, les plantes

[15] DVF est période de temps écoulé entre l'apparition de la feuille et sa sénescence (exprimée en jours ou somme de degrés jours).

montrent une grande variabilité de « trade-offs » et des corrélations entre les traits. Ces connaissances nous permettent d'acquérir des informations sur le **fonctionnement** et la **stratégie écologique des plantes** à travers la mesure d'un nombre réduit de traits de vie [Weiher *et al*., 1999]. Des listes de traits, qui tiennent compte de beaucoup d'aspects du fonctionnement de la végétation, ont été proposées [Westoby, 1998 ; Weiher *et al*., 1999 ; Garnier *et al*., 2001a].

En outre, les traits candidats doivent être ***faciles à mesurer*** et ce de ***manière standardisée***, afin que les résultats obtenus lors des travaux différents sur des végétations différentes soient comparables [Westoby, 1998 ; Weiher *et al*., 1999]. Lorsque les traits proposés sont difficiles à mesurer, appelés « traits hard », les études d'écologie comparatives ont suggéré un certain nombre de traits analogues, fortement corrélés aux premiers et plus faciles à mesurer appelés « traits soft » [Weiher *et al*., 1999]. Certains traits hard n'ont pas d'analogues en traits soft.

De plus, les traits choisis doivent aboutir à des ***classifications robustes des espèces*** (i.e., répétitivité de classification) dans différentes conditions de milieu et à différentes périodes de mesure [Garnier *et al*., 2001a]. La stabilité de classement des espèces pour un trait donné dans des environnements différents dépend de la direction de réponse de ce trait à ces variations environnementales et de l'amplitude relative de la variabilité interspécifique *vs* à celle intra spécifique pour ce trait. Ceci peut être illustré par un cas théorique de deux espèces appartenant à deux environnements différents (Figure 1). Le classement est stable dans trois situations, lorsque les traits ne varient pas ou qu'ils varient dans le même sens pour toutes les espèces ou encore lorsque la plasticité intra spécifique du ou des traits support de la classification est inférieure à la variabilité interspécifique. Enfin, la ***mesure des traits sélectionnés doit être reproductible*** (i.e., la différence observée entre les espèces revient plutôt à la différence des valeurs des traits entre ces espèces qu'aux erreurs commises ou aux d'autres causes).



Le classement des espèces reste stable lorsque :

- Les traits ne sont pas plastiques ou le sont de la même façon pour toutes les espèces (Fig. 1a, b) ; il y a alors peu de différence entre espèces dans la réponse des traits à l'environnement.

- Les traits montrent des plasticités différentes dans la réponse aux changements dans l'environnement, mais :

  -les différences sont faibles de telle sorte que le classement des espèces reste inchangé (Fig. 1c) ou,

  -les réponses sont inversées mais le classement reste inchangé entre les 2 espèces (Fig. 1d).

Dans les autres (Fig. 1e, f) le classement des espèces n'est pas conservé.

Figure 1 : Illustration de la stabilité du classement des espèces par un cas théorique de deux espèces croissant dans deux environnements différents d'après Garnier *et al*. [2001a].

II. Traits foliaires et fonctionnement de la plante :

Les trois traits foliaires retenus sont des indicateurs du fonctionnement de la plante à différentes échelles :

Au niveau des feuilles, une corrélation positive est constatée entre la surface spécifique foliaire (SSF) et le taux photosynthétique net estimé par unité de masse de feuille [Reich *et al*., 1997]. Cette corrélation est négative pour la DVF [Reich *et al*., 1991, 1992, 1997] et la TMS [Niinemets, 1999]. La SSF est importante dans la photosynthèse [Reich *et al*., 1992 ; Cunningham *et al*., 1999 ; Wright *et al*., 2001]. Or, ce trait, exprimant combien de surface foliaire est exposée par unité de masse, donne une indication de la stratégie de la plante par rapport à la capture de la lumière. La corrélation entre la TMS et l'assimilation photosynthétique est moins nette [Garnier *et al*., 2001a]. Selon ces auteurs, le lien causal avec TMS peut être dû au fait que la fraction du volume de la feuille occupée par le mésophylle (le tissu où se fait la fixation de CO_2) est plus élevée dans les feuilles ayant une faible TMS. La corrélation négative de la DVF au taux photosynthétique indique que les espèces investissent les ressources dans un taux d'assimilation photosynthétique élevé pour une durée courte dans le temps, ou dans la construction des tissus de soutien qui aboutit à un taux d'assimilation du carbone faible qui dure longtemps, mais pas tous les deux ensembles [Reich *et al*., 1991]. D'autres études suggèrent que cette plus grande longévité de feuille, associée à une SSF basse [Reich *et al*., 1997], favorise la rétention des nutriments et améliore à long terme l'efficience photosynthétique et l'usage de l'azote [Chapin *et al*., 1993].

Au niveau de la plante entière, les trois traits étudiés sont corrélés à la vitesse relative de croissance « RGR » [Reich *et al*., 1992 ; Shipley, 1995 ; Reich *et al*.,1997 ; Schippers & Olff, 2000 ; Wright & Westoby, 2001]. Or, la surface spécifique foliaire, le déterminant principal du taux de croissance relative maximum [Pooter & Remkes 1990 ; Garnier, 1992] est corrélé positivement au RGR tandis que la durée de vie des feuilles (DVF) et la teneur en matière sèche (TMS) le sont négativement [Niemann *et al*. 1992 ; Reich *et al*., 1992]. De plus, la SSF est un facteur important dans la détermination de la capacité compétitive des espèces le long de gradients de fertilité du sol [Knops & Reinhart, 2000]. Ces

trois traits sélectionnés (TMS, SSF et DVF) sont impliqués dans le trade-off au niveau du fonctionnement de plante entière, entre la rapidité de production de biomasse (RGR, SSF élevées et TMS faible et DVF courte) et l'efficience de la conservation des nutriments (RGR, SSF basses et TMS élevée et DVF longue). La variation de DVF est une conséquence du trade-off entre l'acquisition et la conservation de ressources. Or, la durée courte chez les espèces caractérisant les milieux productifs est une caractéristique indispensable pour assurer une croissance rapide [Ryser & Urbas, 2000]. Une DVF longue, chez les espèces caractérisant les milieux peu productifs, permet d'augmenter le temps de conservation de nutriment dans la plante [Aerts, 1995 ; Escudero *et al*., 1999 ; Eckstein *et al*., 1999 ; Aerts & Chapin, 2000 ; Ryser & Urbas, 2000].

III. Les relations entre les traits foliaires étudiés : les stratégies de gestion des éléments nutritifs

Il est possible de regrouper les espèces en fonction des stratégies qu'elles mettent en œuvre pour s'adapter aux habitats différenciés par la disponibilité des éléments nutritifs. Les espèces adaptées aux milieux riches ont des ***stratégies de capture de ressources*** [Cunningham *et al*., 1999 ; Schippers & Olff, 2000]. Ces espèces sont capables de produire une plus grande surface foliaire avec un investissement minimum en carbone (i.e., des feuilles minces, à surface spécifique foliaire élevée (SSF) de faible coût (tissus de densité faible) et de durée de vie (DVF) courte [Reich, 1993 ; Knops & Reinhart, 2000], ce qui est un avantage dans une situation de compétition. Or, la caractéristique essentielle qui rend une plante compétitrice (capable de capter les ressources aussi bien en dessous qu'au dessus du sol), est l'aptitude à produire des tissus avec un moindre investissement en matière sèche (e.g., tissu de faible densité) [Ryser & Lambers, 1995]. Cette faible densité de tissus est une caractéristique commune aux espèces à RGR élevé, comme l'ont montré les résultats de Poorter & Remkes [1990] ; Garnier [1992] ; Garnier & Laurent [1994] et Van Arendonk & Poorter [1994]. Ces espèces investissent le carbone dans l'élaboration de tissus d'assimilation (mésophylles) qui favorise un taux de croissance plus important [Garnier & Laurent, 1994], mais au détriment de la durée de vie de feuilles [Reich, 1993].

A l'inverse, les espèces à ***stratégie de conservation***, adaptées aux milieux pauvres en nutriments, ont une SSF faible, une TMS élevée et une durée de vie des feuilles (DVF) longue [Chapin, 1980 ; Craine *et al*., 1999]. Le renouvellement lent des organes leur permet d'accumuler plus de biomasse dans leurs feuilles [Reich *et al*., 1992, 1997], et minimise les besoins nutritifs de la plante [Berendse & Aerts, 1987]. Autrement dit, la DVF longue chez ces espèces contribue à une meilleure efficience d'utilisation des nutriments (EUN[16]), [Ryser, 1996]. Cette efficience est la résultante de deux composantes : i) la productivité d'un nutriment en particulier (quantité nécessaire à la fabrication d'une unité de biomasse), ii) son temps moyen de résidence dans les feuilles [Berendse & Aerts, 1987]. Des études précédentes ont montré que les plantes ne peuvent pas maximiser les deux composantes de l'EUN. Ceci indique que les espèces de milieux pauvres en nutriments ont une productivité de nutriment faible [Aerts, 1990]. Berendse et Elberse [1990] rappellent que les plantes peuvent s'adapter aux milieux peu fertiles soit en augmentant leur capacité compétitrice pour le nutriment considéré soit en minimisant les pertes de nutriments par réduction du « turnover » de leur biomasse.

IV. Les caractéristiques agronomiques retenues :

Les caractéristiques agronomiques qui ont été retenues dans ce travail peuvent être distinguées en deux catégories :

1. Phénologiques : représentées par le stade épi à 10 cm, la date de la floraison, et celle de début de maturation des graines.

2. Variables reflétant la quantité et la qualité de la biomasse produite :

   - La production (accumulation de biomasse) et sa composition (rapport feuilles/(tiges+gaines) ou « F/T »),

[16] EUN est l'efficience d'utilisation des nutriments.

- La valeur nutritive : La composition chimique (i.e., la teneur en fibre et ses composantes de cellulose, hémicellulose et lignine), et la digestibilité des matières organiques des limbes et des tiges de la plante.

IV.1. Les traits phénologiques :

IV.1.1. Définition et importance des connaissances sur la phénologie des plantes :

Le terme phénologie est dérivé du mot grec ***phaino*** dont la signification est montrer ou apparaître. La phénologie est donc définie comme l'étude des événements du cycle de vie survenant au cours des saisons [Rathcke & Lacey, 1985].

La connaissance des différents stades phénologiques est nécessaire pour comprendre le fonctionnement de l'écosystème prairial.

D'un point de vue agronomique, les gestionnaires de prairies ont besoin d'une connaissance pratique sur la croissance et le développement des plantes [Manske, 1998], dans le but de décider quand appliquer des pratiques de gestion spécifiques. Ceci suppose de connaître les effets de ces pratiques sur les communautés de plantes en terme de quantité et de qualité de la biomasse produite. Cet auteur souligne que, lorsque les processus biologiques mis en oeuvre par les plantes sont considérés et compris, la défoliation par le bétail ou la fauche peut être utilisée avec succès pour maintenir des écosystèmes prairiaux durables. Ceci se réalise quand le pâturage est prévu pour coïncider avec des stades phénologiques pendant lesquels des mécanismes de résistance, manipulant avantageusement la croissance et le développement des espèces, peuvent être stimulés. Duru *et al*. [2001] résume en disant que, le pâturage, au travers du choix des périodes d'utilisation, des rythmes et des intensités de défoliation, est un moyen d'adapter la composition de la prairie et sa structure à différents usages.

A cet effet, il est important de rappeler que les dates de démarrage de la croissance végétative, chez les graminées pérennes, tout comme le passage vers celle reproductrice dépendent des espèces et des facteurs environnementaux principalement la photopériode, la

température, [Rathcke & Lacey, 1985 ; Fitter *et al*., 1995 ; Nautiyal *et al*., 2001] et les précipitations [McMillan, 1957 ; Chew, 2004 ; Ram *et al*., 1988]. Ces différences entre les espèces constituent l'un des problèmes d'utilisation des prairies riches en espèces, car à une date donnée de fauche les différentes espèces sont à des stades de maturité différents [Bruinenberg *et al*., 2002], ce qui affecte à son tour la qualité de la biomasse à récolter. Les compositions chimique et morphologique (i.e., rapport feuilles / tiges) de la végétation, déterminant principal de la qualité fourragère, sont influencées par le développement phénologique des plantes. Or, la qualité des fourrages baisse avec la maturité [Sanderson & Wedin, 1989 ; Bruinenberg *et al*., 2002]. La digestibilité des espèces fourragères est très élevée durant la phase végétative de la croissance [Terry & Tilley, 1964], et elle commence à diminuer avec la maturité des plantes. Ceci est du à l'augmentation de proportion des composantes pariétaux (cellulose, hémicellulose et lignine) et la diminution de celles de cellulaires [Bosch *et al*., 1992]. De plus, avec la maturité des plantes la proportion des tiges, étant moins digestibles que les feuilles, par rapport aux feuilles augmente dans la biomasse produite [Terry & Tilley, 1964]. Ajoutons à tout cela que même pour une espèce de graminées donnée, la digestibilité varie avec l'âge des feuilles [Groot & Neuteboom, 1997] et celui des talles [Deinum & Dirven, 1971]. Pour toutes ces raisons, avec l'avancement de la maturité du fourrage, la consommation volontaire par les animaux baisse généralement [Buxton & Mertens, 1995].

IV.1.2. Les tentatives précédentes dans la prédiction[17] du développement phénologique des plantes :

Dans la littérature, les études qui traitent de la phénologie des espèces prairiales sont peu nombreuses. La plupart de celles-ci ont été menées sur des végétations naturelles à la fois herbacée, arbustive et arborée telles les études menées par Negi *et al*. [1992], Nautiyal *et al*. [2001], et Chew [2004].

[17] La notion « prédiction » ici signifie : une qualification de la phénologie de « précoce » ou de « tardive » pour une espèce ou une communauté des plantes par rapport à une autre espèce ou communauté, et elle ne signifie pas la notion du moment ou de date précise d'un stade de développement donné.

L'une des méthodes proposée pour prédire et classer les communautés prairiales en termes phénologiques est basée sur l'utilisation d'espèces indicatrices [Dickinson & Dodd, 1976]. Selon cette méthode, les espèces dominantes dans une communauté sont classées dans des groupes phénologiques. Un groupe représente l'ensemble des espèces qui arrivent à un stade de développement donné au même moment. La floraison est le stade phénologique utilisé dans l'établissement de ces groupes, car il est facilement mesurable. De plus, la divergence interspécifique dans la date de floraison au sein d'une communauté végétale est rarement trouvée et la plupart des tests statistiques sur les dates de floraison ont montré que ces dates peuvent être regroupées [Rathcke & Lacey, 1985]. D'ailleurs, Manske [1998] confirme la robustesse de ces groupes phénologique en disant que « Des stratégies de gestion couronnées de succès sont basées sur les stades phénologiques des espèces dominantes et peuvent être planifiées par les dates de calendrier pour une région géographique donnée ».

Negi *et al*. [1992] et Nautiyal *et al*. [2001] ont établi un classement phénologique des espèces basé sur la forme de croissance en zone pré alpines. Ces auteurs ont trouvé que la majorité des espèces de dicotylédones terminent le cycle de croissance plus tôt que les graminées. En outre, les dicotylédones de petite taille démarrent la croissance, terminent la floraison avant celles de grande taille et déploient leurs feuilles proches du sol.

IV.1.3. Les stades phénologiques étudiés :

Notre étude est concentrée seulement sur trois stades de développement de la plante que nous estimons avoir une importance agronomique et qui sont les suivants :

1) Le stade épi à 10 cm :

Remarque : Ce stade a été suivi seulement sur les espèces de graminées.

Définition : Le stade épi à 10 cm est un stade de croissance d'intérêt agricole qui n'est connu que pour les espèces sélectionnées. Il dépend notamment de la température et de la nutrition azotée. En effet, il est supposé être un bon outil dans le raisonnement des dates de fauche ou

du pâturage des végétations en fonction de l'objectif recherché. En fait, l'effet de la coupe sur la morphologie ultérieure de la prairie et par conséquent, sur la qualité et la quantité de la biomasse offerte dépendra essentiellement du fait que la coupe aura ou non enlevé les apex[18] [Gillet, 1980]. Si l'apex d'une talle n'est pas touché, cette talle continuera à fonctionner de la même manière qu'elle avait avant la coupe (selon le mode végétatif ou reproducteur). Si l'apex d'une talle est enlevé ou détruit, cette talle mourra et la croissance repartira à partir des talles filles les plus jeunes.

Un déprimage[19] précoce au printemps n'enlève aucun apex. Tandis qu'une exploitation un peu plus tardive, enlèvera une proportion croissante des apex (Figure 2). Après un déprimage, la graminée épi et fleurit à la période normale. Cependant les tiges sont moins nombreuses (i.e., moins de talles monteront et plus de talles végétatives survivront) et plus courtes (Figure 3) que pour une prairie non déprimée [Gillet, 1980 ; Balent *et al*., 1997]. Donc, le déprimage diminue le rendement de la coupe suivante et augmente sa qualité.

[18] L'apex (mot latin qui signifie sommet) est par définition l'ensemble formé par le sommet végétatif et toutes les ébauches de feuilles qui ne le recouvrent pas complètement. Pour plus d'informations voir Gillet [1980].
[19] Déprimage : coupe précoce au printemps [pâturage ou fauche] qui épargne les apex de graminées [Gillet, 1980].

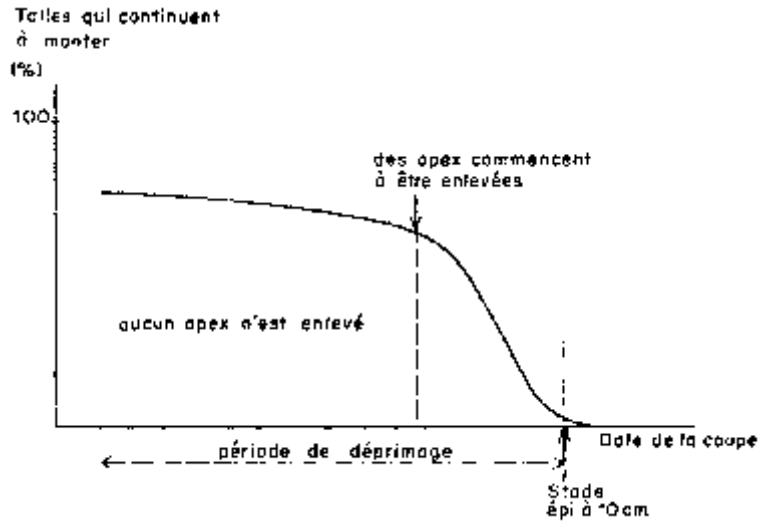
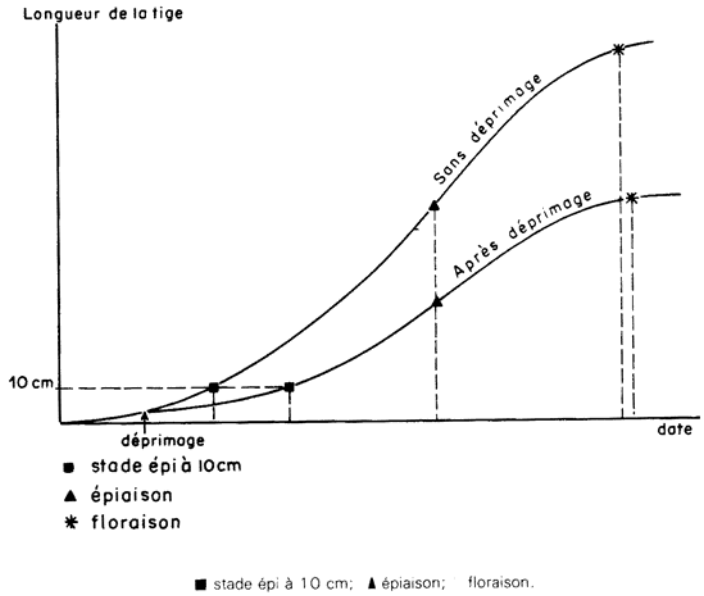


Figure 2 : Effet de la précocité du déprimage sur le pourcentage de talles qui continueront à monter [Gillet, 1980].



■ stade épi à 10 cm; ▲ épiaison; floraison.

Figure 3 : Effet du déprimage sur la longueur de la tige et la date d'épiaison et de floraison [Gillet, 1980].

Un étêtage[20] enlèvera assez d'apex pour interrompre quasi totalement la phase reproductrice commencée. C'est donc une telle coupe qui a les effets morphologiques les plus spectaculaires. Cette exploitation entraîne un renouvellement des talles, en supprimant celles qui montaient pour les remplacer par d'autres, qui doivent repartir des bourgeons de la base [Gillet, 1980]. Le premier effet de cette coupe est que le début de la repousse est retardé. Par la suite, les nouvelles talles monteront à leur tour ou non. La plupart des espèces ne remonteront plus (dactyle, fétuque et ray-grass anglais). Les ray-grass d'Italie et la plupart des bromes remonteront totalement.

Manske [1998] rappelle qu'une défoliation de graminées par le pâturage ou la coupe, réalisée entre le stade de la troisième feuille et la floraison, aura l'impact le plus important sur les végétations. Une telle gestion stimule deux mécanismes désirables, ayant des effets favorables sur la repousse : Le tallage végétatif à partir des bourgeons auxiliaires et l'activité symbiotiques des organismes du sol dans la rhizosphère. Selon cet auteur, il y a peu d'informations suggérant que la défoliation à d'autres stades phénologique ait des effets bénéfiques sur la croissance des espèces.

2) La date de la floraison :

La floraison correspond généralement à l'arrêt de la production de nouvelles feuilles chez les graminées autant que chez les dicotylédones. En outre, les feuilles s'arrêtent de croître tandis que les tiges continuent à prendre du poids ce qui modifie la composition morphologique des plantes et diminue le ratio feuilles / tiges [Nelson & Moser, 1994]. Cette diminution du rapport F/T jointe à l'augmentation de la sénescence à la base du couvert cause une diminution dans la qualité de la biomasse offerte [Buxton & Casler, 1993].

[20] Etêtage : coupe de printemps, effectuée dans le stade épi à 10 cm par une fauche ou pâturage, qui enlève les apex pour la plupart des talles de graminées. En conséquence, la repousse est plus feuillue que celle d'une parcelle déprimée au printemps [Gillet, 1980].

3) La date de début de maturation des graines :

Le stade de début de maturation des graines est important à considérer pour ses effets attendus plus sur la dynamique de populations de l'espèce que sur ses caractéristiques agronomiques à l'échelle de l'année. La reproduction sexuée est nécessaire pour maintenir une diversité génétique permettant de résister aux changements à grande échelle [Manske, 1998]. La gestion de la défoliation conçue pour augmenter la reproduction sexuée contribue très peu à la production des plantes. En outre, l'énergie et les ressources utilisées dans la production de graines pourraient être valorisées dans la production de talles végétatives, ce qui pourrait augmenter la biomasse produite au cours de la saison. En fait, ce stade de développement a été noté dans notre travail afin d'alimenter la base des données qui la concerne.

IV.2. Les caractéristiques agronomiques de la quantité et la qualité de la biomasse :

Les caractéristiques agronomiques étudiées correspondent aux composantes majeures de la valeur d'usage d'une communauté prairiale et qui sont les suivantes :

IV.2.1. La croissance des espèces :

1) La production de biomasse :

La production de la biomasse est l'un des valeurs les plus importantes dans l'évaluation de la valeur d'usage d'une prairie. La croissance des végétaux en fonction du temps est l'expression la plus couramment utilisée, mais dans des études plus mécanistes, visant à comprendre le fonctionnement d'un couvert herbacé la croissance peut-être aussi exprimée en fonction du rayonnement absorbé pour évaluer l'efficience de conversion d'énergie lumineuse en énergie chimique.

A. L'expression de la croissance en terme de biomasse accumulée au cours du temps :

La croissance peut-être représentée par des courbes[21] exprimant la biomasse en fonction du temps. La forme de ces courbes est différente selon les espèces et donc difficilement comparables. Ces différences résident dans l'initiation de la croissance végétative et dans celle de la perte de tissus par sénescence [Bruinenberg *et al*., 2002]. Sur des espèces (stolonifère, cespiteuse) poussant dans des conditions non limitantes pour la croissance Lemaire *et al*., [1999] ont montré que la vitesse maximale de croissance, représentée par la pente de la phase linéaire, est peu différente entre ces espèces à morphogenèse différente et ayant une capacité d'accumulation de biomasse contrastée. En revanche, les différences entre espèces sont beaucoup plus importantes dans la phase initiale de croissance exponentielle et dans la phase où la sénescence différentie la croissance nette de la brute. Ces différences reflètent respectivement la rapidité avec laquelle les plantes reconstituent leur appareil foliaire et leur capacité à accumuler la matière sèche produite [Lemaire *et al*., 1999]. D'après ces auteurs, les courbes de dynamique de croissance sont donc peu utilisables pour comparer le potentiel[22] de croissance des espèces mais illustrent bien l'évolution de la production de biomasse au cours du temps.

Lorsqu'un ou plusieurs facteurs modifiables du milieu deviennent limitants, la production réelle est réduite par rapport à la production potentielle. Les différences de croissance entre espèces se manifestent lors de limitations d'un ou plusieurs facteurs du milieu, mettant en évidence la diversité de stratégies de croissance. Connaître la productivité potentielle d'un peuplement végétal est une étape nécessaire pour étudier l'action des facteurs du milieu sur l'expression de cette diversité.

---

[21] Celle-ci se caractérise par une phase initiale exponentielle d'accélération de croissance, qui correspond à la reconstitution de l'appareil foliaire après une coupe, suivie d'une phase linéaire, pendant laquelle l'élongation des organes est maximale, et enfin d'une phase d'amortissement qui détermine la biomasse maximale accumulée par le peuplement [Lemaire *et al*., 1999].

[22] La production potentielle d'un peuplement fourrager peut être définie comme la production permise par les facteurs et les conditions non modifiables du milieu, lorsque les facteurs et les conditions modifiables ne sont pas limitant pour la croissance de la culture [Lemaire *et al*., 1999]. Il est donc indispensable de connaître la productivité potentielle d'un peuplement végétal pour étudier l'action des facteurs et des conditions du milieu.

B. L'expression de la croissance en terme d'efficience de conversion :

L'utilisation du concept de rendement énergétique dans l'analyse de la croissance en matière sèche d'un couvert végétal s'est généralisée depuis plus d'une vingtaine d'années [Varlet-Grancher *et al*., 1982] et a particulièrement mis en évidence l'importance de l'interception du rayonnement solaire dans les variations de production [Gosse *et al*., 1986]. En conditions d'alimentation hydrique et minérale non limitantes pour la croissance, plusieurs auteurs ont pu établir une relation linéaire entre la matière sèche totale accumulée par différents couverts végétaux et la quantité d'énergie interceptée [Bonhomme *et al*., 1982]. C'est dans de telles conditions optimales pour la croissance que l'efficience potentielle de la photosynthèse des couverts végétaux peut être estimée [McCall & Bishop-Hurley, 2003]. En effet, l'élaboration de la biomasse étant directement corrélée aux processus d'absorption de l'énergie lumineuse et de sa transformation en matière sèche [Lemaire *et al*., 1999]. Il est donc préférable de représenter la croissance par la Matière Sèche Totale (MST) produite en fonction de l'énergie utile à la photosynthèse[23] absorbée par le couvert végétal (PAR_a : Photosynthetic Active Radiation) puis de déterminer l'Efficience de conversion (ε_c). Cette dernière correspond à la valeur de la pente de la relation linéaire établie entre la MST et PAR_a (ε_c = MST / ΔPAR_a) [Gosse *et al*., 1986]. L'Efficience de conversion représente la capacité d'un couvert à convertir l'énergie lumineuse en énergie chimique. Par conséquent elle permet de modéliser la croissance car elle exprime la photosynthèse nette du couvert végétal, c'est à dire le bilan entre photosynthèse et respiration [Lemaire *et al*., 1999]. Elle est exprimée en $g.MJ^{-1}$.

Gosse *et al*. [1986] rappellent qu'il possible de caractériser chaque groupe des plantes (C3 et C4**)** par une seule droite de référence. D'après ces auteurs, pour les plantes en **C3** non légumineuses dont les **Poaceae** font partie, la ε_c potentielle correspond à la valeur de la pente de l'équation MST = 1.93 * PAR_a [Gosse *et al*., 1986]. Donc pour les espèces que nous étudions l'ε_c devrait correspond à 1.93 $g.MJ^{-1}$ [Lemaire *et al*., 1986]. Par ailleurs, l'efficience d'utilisation de radiation solaire varie selon que le stade soit végétatif ou reproductif [McCall & Bishop-Hurley, 2003].

[23] Dans les processus photosynthétiques, seule la partie visible du rayonnement globale incident, la bande spectrale de 400 à 700 nanomètres [McCree, 1972], est utilisable par les pigments chlorophylliens.

Exprimer la croissance en termes d'efficience de conversion de l'énergie solaire par le couvert bénéficie de certains avantages :

1. Elle permet de comparer les espèces en s'affranchissant des variations spatiales (lieu et conditions de croissance) et temporales (cycle de croissance, saisons, années, etc.) dans lesquelles elles poussent.

2. A l'aide de telles relations, il est possible d'estimer de façon simple la production potentielle d'une culture dans un site donné, compte tenu du rayonnement incident[24], de la durée et de la place du cycle dans l'année, information nécessaires à la détermination et à la gestion [Gosse *et al*., 1986]. Dans les études sur la croissance des prairies, les valeurs d'ε_c calculées à partir de mesures au champ peuvent être comparées à l'ε_c potentielle pour savoir si les plantes concernées atteignent leur potentiel de croissance [Lemaire *et al*., 1999].

3. Elle permet de comparer la croissance de différentes cultures par des méthodes statistiques simples [Gosse *et al*., 1986]. Il est donc possible de proposer une certaine hiérarchisation des facteurs de la croissance ou des différentes actions possibles d'un même facteur (ex : effet des déficits en azote) et d'en estimer le poids relatif par comparaison aux situations non limitant en ce facteur qui représentent la croissance potentielle [Lemaire *et al*., 1986].

Cependant, il est important de savoir que l'application de la relation linéaire entre la MST et le PAR_a présente certaines limitations [Gosse *et al*., 1986] :

- Seule la biomasse aérienne est récoltée et il n'est pas possible de mesurer le biais introduit pour toute modification dans l'allocation des produits de la photosynthèse entre parties aériennes et souterraines.

[24] L'énergie utile à la photosynthèse absorbée sur l'ensemble du cycle de végétation dépend fortement de la durée du cycle de cette culture et de sa place par rapport à l'évolution du rayonnement incident au cours de l'année [Varlet-Grancher, 1982 ; Gosse *et al*., 1986].

- Par ailleurs, prolonger l'analyse au-delà des stades où la sénescence est importante conduit à une sous estimation d'ε_c.

2) Le rapport feuilles / tiges (F/T) :

Outre l'âge et le stade de maturité, la fraction des feuilles vertes dans la biomasse produite a été depuis longtemps associée à la qualité des fourrages [Fick *et al*., 1994 ; Smart *et al*., 1998]. Les feuilles, siège de la photosynthèse, sont les organes les plus riches en protéines, et autres substances nutritives et les plus pauvres en parois et constituants pariétaux [Jarrige *et al*., 1995]. Généralement, la teneur des feuilles des graminées en protéine est deux fois celle des tiges [Buxton & Mertens, 1995]. Les tiges, correspondent à des tissus de soutien et de conduction à parois épaisses et lignifiées, elles assurent la rigidité et le port de la plante, mais constituent une résistance à la préhension et à la mastication par les herbivores [Jarrige *et al*., 1995].

La proportion de feuilles vertes, de feuilles sénescentes et les tiges dans la récolte et la maturité des tiges sont des déterminants importants de la digestibilité. En réalité, les feuilles sont riches en composantes de mésophylle ayant une digestibilité élevée tandis que les tiges possèdent une concentration élevée de sclérenchyme et xylème [Scehovic, 1979 ; Nelson & Moser, 1994]. Il a été montré par le travail de Teery et Tilley [1964] que la feuille sénescente est moins digestible que celle verte, et que la digestibilité des limbes de graminées est peu différente de celle de gaines [Haggar & Ahmed, 1971 ; Duru *et al*., 1995a] durant la croissance végétative de la plante, et celle de gaines est similaire à celle des tiges [Hacker & Minson, 1981] en début de montaison. Cette digestibilité diminue avec l'âge plus rapidement dans les tiges que dans les feuilles [Terry & Tilley, 1964 ; Buxton & Mertens, 1995].

En résumé, la qualité du fourrage diminue au cours du temps à cause de : i) une diminution d'accumulation de feuilles vertes ce qui entraîne une réduction de rapport feuilles /tiges [Ugherughe, 1986] ; ii) une augmentation de la sénescence à la base du couvert et de la masse des tiges ce qui se traduit par une moindre digestibilité des tissus [Buxton & Calser, 1993].

IV.2.2. La valeur nutritive :

La production animale (viande et /ou lait) ne dépend pas seulement de la biomasse offerte et la composition botanique de la prairie mais aussi de la composition chimique et la digestibilité de ces espèces [Skarpe & Bergström, 1986]. En général, les animaux ne compensent pas une qualité nutritive faible des fourrages par l'augmentation de l'ingestion. Au contraire, l'ingestion de ces espèces est positivement corrélée à leurs teneurs nutritives et leur digestibilité [Skarpe & Bergström, 1986 ; McNaughton, 1988].

Les critères de composition chimique déterminant la valeur nutritive des espèces sont principalement : La concentration de fibres au détergent neutre « NDF, Neutral-detergent fibre », la concentration en lignine, la teneur en azote « N% », en minéraux et la digestibilité[25] [Hopkins *et al*., 2002]. Les différentes méthodes d'analyse utilisées dans l'estimation de ces critères ne sont pas souvent faisables en routine parce qu'elles sont consommatrices de temps et coûteuses [Buxton & Mertens, 1995].

Formant de 30 à 80% de la matière sèche des plantes fourragères [Scehovic, 1979], les constituants pariétaux sont une source majeure d'énergie pour les herbivores. Leur structure chimique est très complexe. On distingue : Cellulose, hémicellulose, substances pectiques, lignine, cutine, silice et de l'eau [Scehovic, 1979 ; Buxton & Mertens, 1995 ; Daccord *et al*., 2001] dont les proportions déterminent sa résistance à l'action cellulolytique microbienne, et influencent fortement la digestibilité et l'ingestibilité des végétaux [Scehovic, 1979 ; Daccord, 1991 ; Daccord *et al*., 2001]. Ces composantes sont des limitants majeurs pour la digestibilité. Cependant, le contenu cellulaire (44% environ), sont la fraction de la cellule végétale qui n'est pas affectée par la lignification, dont presque entièrement digestible (98%). Elles sont composées de plusieurs substances (protéines solubles, lipides, glucides, acides organiques, pectine, minéraux, amidon et carbohydrates solubles etc.) qui sont une source d'énergie facilement accessible à la faune microbienne du rumen [Scehovic, 1979 ; Buxton & Mertens,

[25] Présente le pourcentage de fourrage qui sera digéré si celle-ci a été alimentée à un ruminant.

1995]. Wilson [1993] et Scehovic [1979] rappellent que la teneur en lignine et en cellulose ainsi que la proportion de sclérenchyme concourent à diminuer la digestibilité.

Dans leur milieu naturel, les espèces prairiales montrent une grande variabilité intra ou interspécifique dans leur concentration en éléments nutritifs [Pugnaire, 2001]. Ces éléments eux même varient avec le temps. Or, ceux avec une fonction métabolique active (N, P et K) augmentent lors du développement de la feuille et déclinent ensuite en partie à cause de l'augmentation dans la proportion de paroi cellulaire et en partie parce qu'il y a la translocation de substances nutritives hors des feuilles avant la sénescence [Chapin & Kedrowsky, 1983 ; Jarrige *et al*., 1995].

L'azote dans la plante peut être divisé entre deux types de protéines selon qu'il est soluble ou pas dans l'éthanol : Les substances insolubles sont les protéines réelles (comprises entre 60-80% de N de la plante) et celles solubles sont les constituants non protéiques (acides des nucléiques, acides aminés libres, nitrate, les amides, etc…) [Buxton & Mertens, 1995 ; Jarrige *et al*., 1995].

Les organes de la plante (feuilles, tiges, etc.) possèdent des tissus différenciés par leur composition physique et chimique, selon leur rôle dans l'assimilation, le transport etc., et par conséquent ils possèdent une digestibilité différentes [Hacker & Minson, 1981]. De plus, les différences entre les feuilles dans leur teneur en mesophylle (tissus à peu près 100% digestible) créent des grandes différences de qualités fourragères [Nelson & Moser, 1994].

V. L'effet de la disponibilité en azote sur les traits foliaires et les caractéristiques agronomiques :

V.1. Effet de l'N sur les traits foliaires :

Certaines études ont montré que les valeurs des traits varient selon la disponibilité en azote, la période de mesure, et les espèces. Mais peu parmi elles ont testé si le classement des espèces établi par ces traits change ou non substantiellement.

Ryser & Lambers [1995] et Knops & Reinhart [2000] ont rapporté que la surface spécifique foliaire (SSF) diminue significativement avec la diminution de la disponibilité en azote tandis que l'étude menée sur 6 espèces par Schippers & Olff, [2000] ne le montre pas. Knops & Reinhart [2000] signalent que la réponse de la SSF à la fertilisation azotée peut être extrêmement variable. La durée de vie des feuilles (DVF) a diminué quand l'azote a été ajouté [Manteaux *et al.*, 1991 ; Ackerly & Bazzaz, 1995 ; Schippers & Olff, 2000].

Garnier *et al*. [2001a] ont montré que la SSF est plus plastique que la TMS et que le classement des espèces obtenu avec la TMS était plus répétitif à travers les années et les sites que celui obtenu avec la SSF. En outre, le classement des espèces par la TMS semble peu sensible aux apports azotés et à la compétition [Ryser & Notz, 1996]. Dans une étude comparant le classement des espèces selon leur valeur de SSF mesurés in situ (70 espèces prairiales venue de l'Europe occidentale) et au laboratoire, Poorter et De Jong [1999] ont trouvé que le classement basé sur ce trait était sensiblement le même.

V.2. Effet de l'N sur les caractéristiques agronomiques :

V.2.1. Sur les stades phénologiques :

En ce qui concerne l'effet de la disponibilité de l'azote sur le développement phénologique des plantes prairiales, très peu des études ont été trouvées. Par exemple,

Dickinson & Dodd [1976], dans une étude sur 34 espèces herbacées et ligneuses, ont montré que l'intensité d'une coupe et la disponibilité de l'azote n'avaient pas un impact mesurable sur le développement phénologiques des espèces.

V.2.2. Sur les caractéristiques agronomiques de la quantité et la qualité de la biomasse

1) La production de biomasse et le rapport feuilles / tiges :

La fertilisation azotée a un effet positif bien connu sur la croissance des plantes [Wilman *et al*., 1976a,b ; Gaborcik *et al*., 1988 ; Buxton & Mertens, 1995]. Il est plus ou moins important en fonction du niveau le plus faible analysé ce qui explique les différentes amplitudes observées dans la réponse des plantes à l'azote [Chestnutt *et al*., 1977 ; Lemaire *et al*., 1986 ; Schippers & Olff, 2000].

Une augmentation de la disponibilité en azote entraîne chez les graminées une augmentation dans :

a) Le nombre de talles par unité de surface du sol (augment la production) [Wilman *et al*., 1976 ; Buxton & Fales, 1994],
b) La surface, la longueur, et la vitesse d'élongation des limbes [Wilman & Mohamed, 1980 ; Volenec & Nelson, 1983 ; Duru, 1987 ; Buxton & Fales, 1994],
c) La hauteur des tiges et du couvert végétale [Wilman *et al*., 1976],
d) L'indice foliaire [McCall & Bishop-Hurley, 2003],
e) L'assimilation de carbone par le couvert [McCall & Bishop-Hurley, 2003], et donc l'efficience de conversion du rayonnement absorbé en biomasse [Lemaire *et al*., 1986 ; Lemaire *et al*., 1999].

D'après Lemaire *et al*. [1986], l'effet positif de l'apport d'azote sur la croissance des prairies se traduit principalement par une modification de la cinétique d'expansion de l'indice foliaire.

Dans une étude menée sur 8 espèces pérennes de graminées[26], ayant des besoins nutritifs différents (espèces à capture de ressources *vs.* conservation), Elberse et Berendse [1993] ont trouvé une correspondance du classement entre le nombre d'azote d'Ellenberg et la plasticité[27] de ces espèces en réponse à l'apport azoté en terme de rendement. Autrement dit, les espèces de milieux productifs leur production est plus plastique en réponse à l'azote que celles des milieux peu productifs.

L'effet de l'azote sur le rapport feuilles / tiges : l'apport azoté diminue la proportion des feuilles dans la masse aérienne sèche [Wilman *et al*., 1976 a,b] chez les dicotylédones et les graminées, et il est plus remarquable chez ces dernières [Calvière & Duru, 1999]. Ceci peut être dû à l'augmentation de la proportion des talles reproductrices dans la biomasse causée par l'apport de l'azote et par conséquent la proportion des tiges dans cette biomasse augmente [Wilkins, 1995]. Cela suggère que le degré de floraison (le nombre des talles reproductrices par rapport au nombre total de talles) soit le facteur principal qui influence la proportion des feuilles dans la récolte.

2) La valeur nutritive :

La fertilisation en azote augmente la teneur en azote dans la biomasse récoltée de graminées [Wilman *et al*., 1976b ; Buxton & Mertens, 1995 ; Jarrige *et al*., 1995].

Des études précédentes ont montré que la digestibilité des espèces n'était pas affectée par un apport d'azote [Deinum & Dirven, 1974 ; Wilman *et al*., 1976b ; Chestnutt *et al.*, 1977 ; Hacker & Minson, 1981 ; Buxton & Fales, 1994]. Par contre, l'étude menée sur le Dactyle par Duru *et al*, 2000 montre que la digestibilité de la biomasse récoltée (feuilles + tiges) diminue avec à cause de l'effet de l'azote sur la proportion des tiges et leur digestibilité. Selon ces

[26] Ces espèces sont : *Festuca ovina, Festuca rubra, Anthoxanthum odoratum, Festuca aurundinacea, Alopecurus pratensis, Festuca pratensis, Arrhenatherum elatius, Lolium perenne*.
[27] La réponse d'une espèce à la provision nutritive a été exprimée comme la différence entre son rendement dans le traitement fertilisé et son rendement dans le traitement non fertilisé.

auteurs, la proportion de tiges dans la biomasse produite diminue avec la réduction de la fertilisation azotée car ceci entraîne une diminution dans le nombre des talles arrivant au stade double rides.

Terry & Tilley [1964] rappellent que, dans les cultures fourragères et au moins au printemps, la digestibilité reste stable puis elle diminue rapidement pendant l'élongation des tiges. Donc, la digestibilité dépend de la proportion de feuilles /tiges [Marten, 1985] et la quantité de matières sénescentes [Beaty & Engel, 1980]. D'après Duru *et al*. [2000], la digestibilité des tiges dans les parcelles peu fertilisées en azote (N-) est plus élevée que celle des parcelles fertilisées (N+). La digestibilité diminue avec la croissance en longueur de tiges [Warndorff *et al.*, 1987 ; Gastal *et al.*, 1996 ; Duru *et al.*, 2000]. En fait, pour une taille donnée de tiges la digestibilité dans N+ est supérieur à celle dans N-, ceci peut être expliqué par le poids spécifique de tiges qui est moindre pour N+ par rapport à N- [Duru *et al.*, 2000].

VI. Les relations entre traits foliaires et caractéristiques agronomiques :

Dans la littérature, peu d'études ont traité les relations entre les traits foliaires et les caractéristiques définissant la valeur d'usage des espèces. Ceci peut en partie s'expliquer par la forte proportion de recherches ayant une orientation vers les fonctions environnementales des espèces et communautés par rapport à celles d'intérêt agronomique.

VI.1. Les relations entre traits foliaires et traits phénologiques :

Aucune étude concernant les relations entre traits foliaires (SSF, TMS et DVF) et les stades de développement phénologique des espèces n'a été trouvée.

VI.2. Les relations entre traits foliaires et la croissance des espèces :

Les références bibliographiques en écologie font état des recherches reliant les traits foliaires aux stratégies de croissance des individus isolés, très souvent en conditions contrôlées. Ces travaux montrent que les espèces à vitesse de croissance relative (RGR = relative growth rate) élevée, caractérisant les milieux riches en nutriments et ayant une stratégie de capture de ressources [Cunningham *et al*., 1999 ; Schippers & Olff, 2000], possèdent une durée de vie des feuilles (DVF) courte, une surface spécifique foliaire (SSF) élevée et une densité des tissus des feuilles faible. L'inverse a été observé sur les espèces à RGR faible (espèces à stratégie de conservation de ressources) caractérisant les milieux pauvres en nutriments [Chapin, 1980]. La SSF est importante pour la croissance de la plante car elle mène tant à une grande surface foliaire déployée par unité de masse investie (capture efficace de la lumière résultant d'un indice foliaire élevé [Pierce *et al*., 1994 ; Knops & Reinhart, 2000]), qu'à une capacité photosynthétique élevée [Grime & Hunt, 1975 ; Reich *et al*., 1992].

Quant à l'expression de la croissance en terme énergétique (i.e., efficience de conversion), aucune étude faisant appel à des traits foliaires n'a été trouvée. D'ailleurs et d'un point de vue théorique[28], l'efficience de conversion du rayonnement solaire chez les espèces de type conservation en couvert mono spécifique dense, nutrition minérale et alimentation hydrique optimales, et interceptant un maximum du rayonnement solaire, ne devraient pas être inférieure à celle des espèces de type capture. Dans la bibliographie il existe un manque d'information sur le comportement d'espèces naturelles dans le but de vérifier cela. Les études portant sur la croissance comparée d'espèces à stratégies opposées diffèrent de celle que nous pouvons proposer sur notre dispositif expérimental car la plus grande partie des travaux comparatifs ont été conduits en pots ou en milieu hydroponique sur un ou quelques individus isolés et non sur un couvert dense comme c'est le cas dans des communautés naturelles. De plus, l'étude de la croissance comparée des espèces ayant des stratégies

[28] Gosse *et al*. [1986] rapportent une efficience de conversion potentielle commune aux espèces en C_3 non légumineuses.

différentes (capture *vs*. conservation), ainsi les facteurs qui l'affectent ne peuvent pas être conduits en milieu naturel. Ceci est à cause de l'exclusion des espèces de type conservation (caractéristiques du milieu pauvre en nutriments) des milieux riches par la compétition. De plus, on ne peut comprendre et caractériser la croissance d'une espèce que dans des conditions où la compétition inter spécifique ne se manifeste pas. Le dispositif expérimental de la collection d'espèces implanté à Auzeville permet une telle comparaison.

Pouvoir discriminer l'appartenance des espèces aux types de stratégies avec un indicateur simple comme peut l'être un trait foliaire permettre une meilleure gestion des prairies par leur éventuelle corrélation avec les caractéristiques agronomiques de ces ressources. Cette discrimination est aussi un préalable à l'utilisation des modèles de croissance paramétrés pour des prairies ou espèces à stratégies d'acquisition et d'utilisation des ressources différentes [Viegas *et al*., 2005].

VI.3. Les relations entre traits foliaires et la valeur nutritive :

Aucune étude concernant les relations entre traits foliaires (SSF, TMS et DVF) et la digestibilité des tissus des espèces n'a été trouvée. Par contre, des études nombreuses ont relié ces traits à la composition chimiques des tissus des espèces. Selon ces études, les feuilles des espèces caractérisant des milieux productifs, possèdent une teneur élevée en eau, une faible quantité de membranes cellulaires par unité de surface foliaire (cellulose, hémicellulose, lignine, etc.), une forte proportion de mesophylle et des produits cytoplasmiques (protéine et stérols) par unité de volume, une concentration élevée de l'azote organique et de phosphore, et des capacités photosynthétiques élevées en opposition aux espèces caractérisant des milieux peu productifs [Poorter *et al*., 1990 ; Niemann *et al*., 1992 ; Garnier, 1994 ; Garnier & Laurent, 1994 ; Van Arendonk & Poorter, 1994 ; Eckstein *et al*., 1999 ; Wright *et al*., 2001]. Une DVF longue est très importante pour stocker les nutriments [Eckstein *et al*., 1999 ; Escudero *et al*., 1992 ; Aerts & Chapin, 2000]. Ainsi une SSF faible est aussi souvent associé aux concentrations élevées des composés secondaires et de l'amidon [Waring *et al*., 1985].

CHAPITRE III

MATERIELS & METHODES

I. Choix des espèces étudiées :

La collection comprend 37 espèces dont 21 graminées et 16 dicotylédones (parmi lesquelles 3 légumineuses) (Tableau 1). Les espèces ont été choisies selon différents critères ou raisons :

1) Des espèces dominantes des prairies naturelles de montagne pyrénéenne (participant aux premiers 80% de la biomasse) lors la détermination de la composition botanique de ces prairies ayant été effectuée par des travaux précédents de l'équipe de Toulouse.

2) Espèces d'intérêt agronomique (fourragères ou indésirables telles que *Rumex acetosa* L. et *Rumex obtusifolius* L.).

3) Espèces aux caractéristiques ou intérêts particuliers non présentes dans des prairies de fond de vallée telles que le Chardon (*Cirsium eriophorum* L.Scop.*)*, espèce typique des milieux riches et la Fétuque ovine (*Festuca ovina* L.), typique des milieux pauvres. Elles ont été choisies dans le but d'augmenter la gamme de valeurs des traits.

4) Espèces dont leurs graines n'avaient pas été encore récoltées lors l'implantation de la collection : ex : Trèfle blanc « *Trifolium repens* L. », trèfle violet « *Trifolium pratense* L. » et lotier corniculé « *Lotus corniculatus*». Pour ces espèces les graines ont été fournies par des semenciers (RAGT) et correspondent à des variétés commercialisées.

Le Ray gras anglais cv. Clerpin, fournie par l'INRA de Poitou Charentes, est une variété utilisée comme témoin commun dans plusieurs expériences dans des régions différentes de la France.

Tableau 1 : Liste des espèces étudiées et leurs codes (le code d'une espèce est formé de trois premières lettres du genre et les trois premières lettres espèce). G, RD, AD et Lég correspondent aux formes de vie de graminées, dicotylédones en rosette et autres dicotylédones et légumineuses respectivement.

Noms scientifiques des espèces	Codes	Famille botanique	Forme de croissance	Les traits foliaires				Les traits phénologiques			La valeur nutritive		La croissance
				(TMS et SSF)			DVF	Epi 10 cm	floraison	Mat. graines	Exp - 1	Exp - 2	
				Printemps 2002	Eté 2001	Automne 2002	Printemps 2002	Printemps 2002					
Agrostis capillaris L.	AGRCAP	Poaceae	G	x	x	x	x	x	x	x	N+	x	x
Anthoxanthum odoratum L.	ANTODO	Poaceae	G	x	x	x	x	x	x	x	N+	x	N+
Arrhenatherum elatius (L.) Beauv.	ARRELA	Poaceae	G	x	x	x	x	x	x	x	N+	x	x
Avenula marginata (Lowe) Holub subsp.sulcata (J.Gay ex Delastre) Franco	AVEMAR	Poaceae	G	x	N+	x	x						
Avenula pubescens (Huds.) Dumort	AVEPUB	Poaceae	G	x	x	x	x	x	x	x	N+	x	N+
Brachypodium pinnatum (L.) P. Beauv.	BRAPIN	Poaceae	G	x	x	x	x	x	x	x	N+	x	x
Brachypodium sylvaticum (Huds.) Beauv.	BRASYL	Poaceae	G	x	x	x	x	x	x	x	N+	x	x
Briza media L.	BRIMED	Poaceae	G	x	x	x	x	x	x	x	N+	x	N+
Cynosurus cristatus L.	CYNCRI	Poaceae	G	x	x		x	x	x	x	N+		
Dactylis glomerata L.	DACGLO	Poaceae	G	x	x	x	x	x	x	x	N+	x	x
Deschampsia cespitosa (L.) P.Beauv.	DESCES	Poaceae	G	x		x	x	x	x	x		x	
Festuca arundinacea Schreb.	FESARU	Poaceae	G	x	x	N+	x	x	x	x	N+	x	x
Festuca ovina L.	FESOVI	Poaceaee	G	x	x	x	x	x	x	x	N+	x	

Noms scientifiques des espèces	Codes	Famille botanique	Forme de croissance	Les traits foliaires				Les traits phénologiques			La valeur nutritive		La croissance
				(TMS et SSF)			DVF	Epi 10 cm	floraison	Mat. graines	Exp - 1	Exp - 2	
				Printemps 2002	Eté 2001	Automne 2002	Printemps 2002	Printemps 2002					
Festuca rubra L.	FESRUB	Poaceae	G	x	x	x	x	x	x	x	N+	x	N+
Holcus lanatus L.	HOLLAN	Poaceae	G	x	x	x	x	x	x	x	N+	x	x
Lolium perenne L.	LOLPER	Poaceae	G	x	x	x	x	x	x	x	N+	x	x
Lolium perenne L.(cv) clerpin	CLERPIN	Poaceae	G	x	x	x	x	x	x	x	N+	x	x
Molinia caerulea L. (Moench)	MOLCAE	Poaceae	G	x		N+	x	x	x	x		x	
Phleum pratense L.	PHLPRA	Poaceae	G	x	x	x	x	x	x	x		x	N+
Poa trivialis L.	POATRI	Poaceae	G	x	x		x	x	x	x			
Trisetum flavescens (L.) Beauv.	TRIFLA	Poaceae	G	x	x	x	x	x	x	x	N+		x
Centaurea nigra L.	CENNIG	Asteraceae	RD	x	x	x	x		x	x			
Cirsium eriophorum L.Scop.	CIRERI	Asteraceae	RD	x	x		x						
Crepis biennis L.	CREBIE	Asteraceae	RD	x	x	x	x		x	x			
Picris hieracioides L.	PICHIE	Asteraceae	RD	x	x	x	x		x	x			
Plantago lanceolata L.	PLALAN	Plantaginaceae	RD	x	x	x	x		x	x			
Rhinanthus minor L.	RHIMIN	Scrophulariaceae	RD	x	x		x		x	x			
Rumex acetosa L.	RUMACE	Polygonaceae	RD	x	x		x		x	x			
Rumex obtusifolius L.	RUMOBT	Polygonaceae	RD	x	x	x	x		x	x			
Taraxacum officinale Weber	TAROFF	Asteraceae	RD	x	x	x	x		x	x			
Achillea millefolium L.	ACHMIL	Asteraceae	AD	x		x	x		x	x			
Chaerophyllum aureum L.	CHAAUR	Apiaceae	AD	x	x	x	x		x	x			

Noms scientifiques des espèces	Codes	Famille botanique	Forme de croissance	Les traits foliaires				Les traits phénologiques			La valeur nutritive		La croissance
				(TMS et SSF)			DVF	Epi 10 cm	floraison	Mat. graines	Exp - 1	Exp - 2	
				Printemps 2002	Eté 2001	Automne 2002	Printemps 2002	Printemps 2002					
Heraclum sphondylium L.subsp pyrenaicum (Larn.) Bonnier & Layens	HERSPH	Apiaceae	AD	x	x	x	x		x	x			
Ranunculus acris L.	RANACR	Ranunculaceae	AD	x	x	x	x		x	x			
Lotus corniculatus L.	LOTCOR	Leguminosae	Lég	N-	N-	N-	N-		x	x			
Trifolium pratense L.	TRIPRA	Leguminosae	Lég	N-	N-	N-	N-		x	x			
Trifolium repens L.	TRIREP	Leguminosae	Lég	N-	N-	N-	N-		x	x			

X : Indique que les mesure d'une variable donnée ont été effectuées pour une espèce donnée dans les deux niveaux d'azote (i.e., limitant et non limitant en azote noté N+ et N- respectivement), tandis que le seul N+ ou N- indique que les mesures ont été effectuées dans le niveau.d'azote correspondant.

L'exp - 1 = Indique la première expérimentation d'étude de la valeur nutritive. L'analyse a été réalisée sur la dernière jeune feuille adulte récoltée en 2001. Ces échantillons ont subi des analyses chimiques pour déterminer leur teneur en fibre, ses composantes et la teneur des tissus en azotée (N%) d'une part, et une analyse enzymatique pour déterminer leur digestibilité.

L'exp - 2 = Indique la deuxième expérimentation d'étude de la valeur nutritive. L'analyse a été réalisée sur l'ensemble des feuilles vertes, et des tiges de la plante séparément. Ces échantillons ont été récoltés en 2002, et ont subi à la méthode NIRS (Near Infrared Reflectance Spectroscopy) d'analyse afin de déterminer leur teneur en composantes chimiques ainsi leur digestibilité.

TMS : la teneur en matière sèche, SSF : la surface spécifique foliaire et la durée de vie des feuilles exprimée en degré jour. Mat. Graines : stade de début de maturation des graines.

II. Site expérimental et interventions techniques :

Le dispositif expérimental (Figure 1) a été mis en place à Auzeville, Centre de Recherche du Toulouse (1°43 ' E, 43°5 ' N), le 27 octobre 2000. L'altitude est 150 m au-dessus du niveau de la mer; la précipitation moyenne annuelle est de 700 mm et la température moyenne est de 13°C. Le sol est un fluvisol développé sur des sédiments molasse, un dépôt tertiaire venant des Pyrénées. Son pH à l'eau (0-10 cm) est 8.0; le contenu en matière organique est 16 g kg^{-1}sol; la concentration totale en N est 1.0 g kg^{-1}sol; la concentration du phosphore disponible est 50 mg kg^{-1}sol [Olsen *et al*., 1954] et la concentration totale en phosphore est 0.65 g kg^{-1}sol.

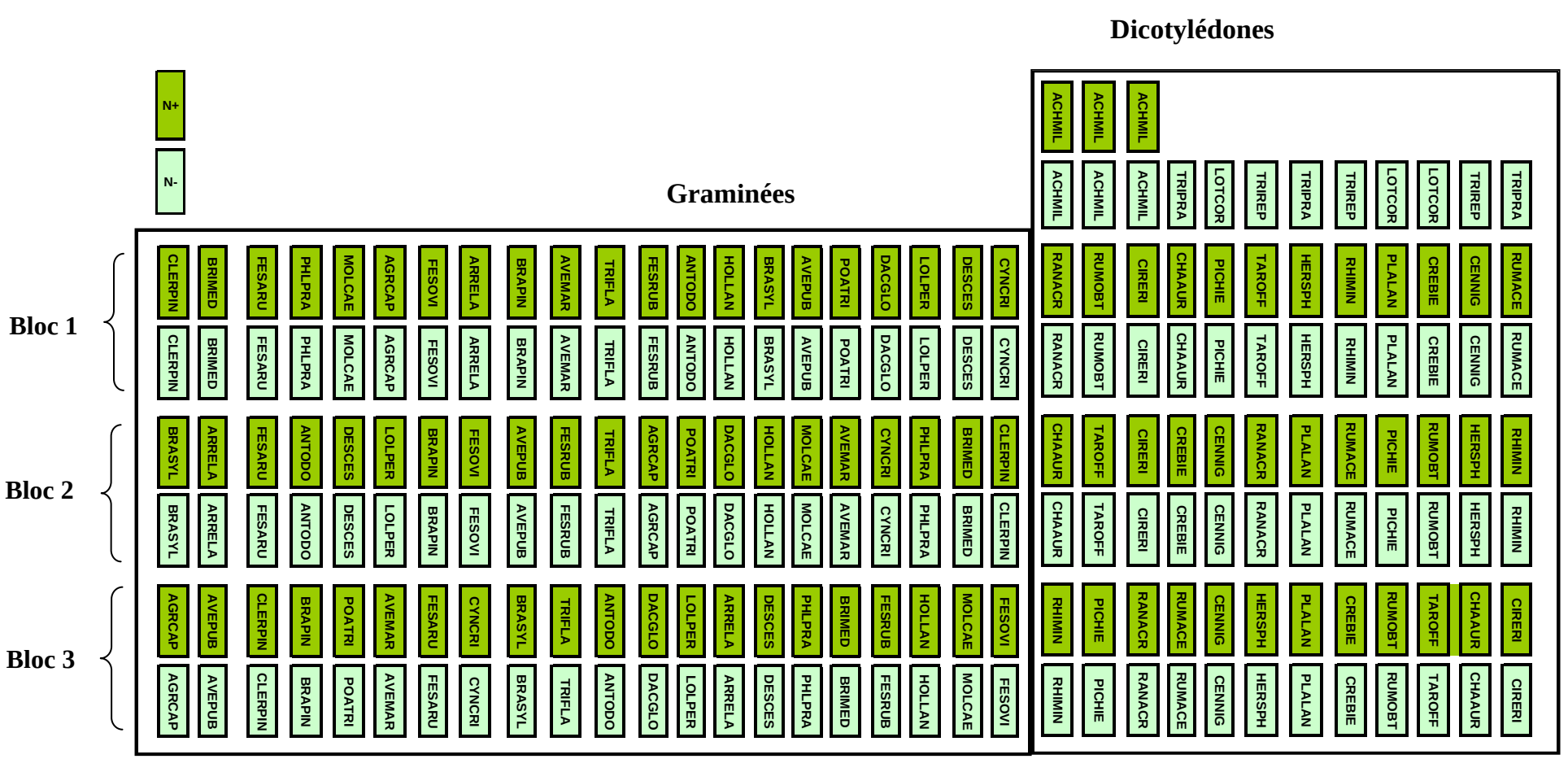


Figure 1 : Plan de la collection des espèces étudiées. Pour les codes des espèces voir tableau 1. N+ et N- sont respectivement le traitement azoté non limitant et limitant pour la croissance.

Ce dispositif est composé d'une collection d'environ 37 espèces, dont 21 graminées et 16 dicotylédones dont 3 légumineuses (Tableau 1). Les graines de la plupart de ces espèces ont été rassemblées dans leur habitat naturel, la vallée d'Ercé en Ariège, Pyrénées Centrales (1°17'E, 42°51'N, asl 600-900m). La récolte de ces graines a été faite sur le terrain dans des parcelles présentant des niveaux de fertilité différants puis avant l'implantation, elles ont été mélangées afin de ne pas favoriser une seule parcelle d'origine.

Les espèces ont été semées en monoculture (Figure 1) dans des micros parcelles disposées en blocs aléatoires avec trois répétitions. Chaque micro parcelle élémentaire est constituée de 8 rangées de 1.2 m de longueur et de 15 cm d'écartement entre ligne.

Les monocultures sont nécessaires à la construction d'une base de données de valeurs de traits standardisées, c'est à dire ayant une valeur de « marqueur » spécifique. Par ailleurs, l'évitement de la compétition inter spécifique permet de conserver ces espèces à long terme. Autrement, dans des conditions de forte fertilité les espèces de milieux pauvres seraient éliminées par celles des milieux riches.

Chaque espèce a été cultivée avec ***deux niveaux d'azote***, limitant et non limitant pour la croissance, **notés N- et N+** respectivement, à l'exception des légumineuses qui ont été cultivées sans apport d'azote en raison de leur capacité à le fixer de l'air. L'espèce *Avenula marginata*, typique de milieux pauvres, a été cultivée dans des pots à partir de boutures prélevées dans des prairies de moyenne montagne et a reçu seulement le niveau N+. Les quatre légumineuses ont été implantées le 23/03/2001. Les applications d'azote ont été de 120 et 40 kg ha^{-1} respectivement pour N + et N- pour la période de croissance de l'été de 2001, 150 et 0 kg ha^{-1} pour la croissance de printemps 2002 et de 120 et 0 kg ha^{-1} pour la croissance d'automne 2002.

Le traitement N+, considéré comme un niveau non limitant pour la croissance nous a permis grâce à sa nature invariable et reproductible, de l'utiliser comme un contrôle pour quelques comparaisons d'effets. Or, dans ce traitement (N+) nous pouvons déterminer l'expression du potentiel génétique des populations d'espèces étudiées [Van Der Werf *et al*., 1993]. Les propriétés de la plante sous telles conditions peuvent être utilisées comme des valeurs de référence et chaque déviation de ces valeurs est une mesure de limitation ou excès

de la ressource [Ingestad & Agren, 1995]. L'Indice de Nutrition Azotée (INN[29]), comme décrit par Lemaire et Gastal [1997], a été utilisé pour valider cette condition. La valeur moyenne de cet indice a été calculée sur les espèces de graminées pour chaque niveau de provision de l'N. Elle était près de 1 dans le traitement N + (97 ± 5.9 ; CV% = 6), ce qui confirme que la disponibilité d'azote était assez élevée pour permettre une croissance potentielle des espèces, et inférieure à 0.5 dans le traitement N- ayant une valeur de 31 ± 5.5 ; CV% = 17.6.

L'ensemble de la surface expérimental a reçu une dose de 150 kg de P (CaHPO4) et de K (KCl) ha^{-1} an^{-1}. Un système d'irrigation par aspersion a assuré la maintenance d'une humidité proche de la capacité au champ. ***Les espèces n'ont donc pas subi aucune limitation pour ce qui est du phosphore, potassium ou l'eau***, sauf au printemps de 2002 où il y a eu un problème avec la disponibilité d'eau d'irrigation. Le désherbage a été assuré manuellement pendant toute la durée des cycles d'expérimentation. Les dates de levée figurent dans l'annexe 2. La conduite de la fauche au cours d'une année type comprenait une coupe de régularisation avant la pousse de printemps, une deuxième coupe après floraison (et avant la maturation des graines) et une dernière après la pousse d'été.

III. Les échantillonnages des plantes et les mesures des traits foliaires et des caractéristiques agronomiques :

III.1. Les traits foliaires :

La teneur en matière sèche (**TMS exprimée en mg g^{-1}**) et **la surface spécifique foliaire** (**SSF exprimée en m^2 kg^{-1}**) **ont été mesuré sur toutes les espèces étudiées (Graminées et dicotylédones**) **pendant trois saisons différentes**, été 2001, et le printemps et

[29] Cet indice est calculé comme le ratio entre la teneur en azote réel (%Nobservée), mesuré sur la biomasse de prairie et le %Npotentielle, qui est le %N minimale nécessaire pour un taux de croissance maximal à cette étape de croissance. INN = 100 × %Nobservée / %Npotentielle. Où : %Npotentielle = ($4.8 \times MS^{-0.32}$) pour les espèces C3, MS représente la biomasse hors légumineuse, en t/ha.

l'automne de 2002 (Tableau 1). Ces trois cycles de mesures se sont étalés du 28 mai au 13 juin pour le premier, du 30 mars au 27 mai pour le deuxième et du 7 au 16 octobre pour le troisième. Le protocole de mesures des traits correspond à ceux décrits par Garnier *et al*. [2001a] et Cornelissen *et al*. [2003]. Le déroulement de ce protocole, ainsi que celui des prélèvements est :

1) Pour chaque niveau d'azote et chaque espèce, quatre individus[30] ont été échantillonnés par répétition en 2001 et cinq par répétition pour les deux cycles en 2002. Les prélèvements ont été effectués au stade végétatif[31] de la croissance des espèces sur des individus ayant poussé en plein lumière, représentatifs des individus moyens (pour cela les bords de micro parcelle ont été évités) dont leur feuilles à mesurer (i.e., les plus jeunes feuilles adultes[32]), devaient être entières (non endommagé par la fauche, ravageurs ou maladies). L'échantillonnage a représenté un total de 780 individus prélevé sur 32 espèces lors de l'été 2001 et de 1065 et de 945 individus lors du printemps et de l'automne 2002, prélevées sur les 37 et 32 espèces disponibles respectivement. Sur le terrain, chaque individu choisi est sectionné à sa base et immédiatement plongé dans un tube à essai rempli d'eau distillée afin d'éviter le flétrissement avant d'arriver au laboratoire.

Remarque : Nous avons prélevé des individus supplémentaires par précaution en cas de perte jusqu'à l'arrivé au laboratoire. Pour les espèces dont la surface d'une feuille n'atteint pas le seuil minimal fixé par le protocole (2 cm²), un nombre suffisant d'individus a été prélevé.

2) Au laboratoire, chaque individu prélevé est immergé dans l'eau où sa base est à nouveau sectionnée et replongée dans un tube à essai (Figure 2). Cette opération permet de rétablir la colonne d'eau dans les vaisseaux du xylème, qui a été rompue lors de la première coupe, assurant ainsi le rétablissement du flux hydrique et une totale réhydratation des limbes.

[30] Un individu correspond à une tige entière pour les dicotylédones et une talle pour les graminées.
[31] Car le passage vers la phase reproductrice cause des changements dans la physiologie et la composition chimique des herbes [Kemp *et al*., 1989].
[32] Dernière feuille adulte émise (dernière ligulé chez les graminées). Nous travaillons sur des feuilles adultes car les valeurs des traits varient pendant le développement et la sénescence d'une feuille [Knight & Ackerly, 2003].

3) Les échantillons sont par la suite stockés à l'obscurité dans un réfrigérateur pendant au moins (6) heures[33]. C'est la période de réhydratation. Dans le cas d'un stockage des plantes supérieur à 24 heures, il est conseillé de les garder à température basse afin d'éviter le développement de maladies [Garnier *et al*., 2001a] et de perte de biomasse par la respiration.

[33] Ces deux précautions, température froide et obscurité, permettent de stopper la respiration et la photosynthèse pendant la durée de réhydratation.

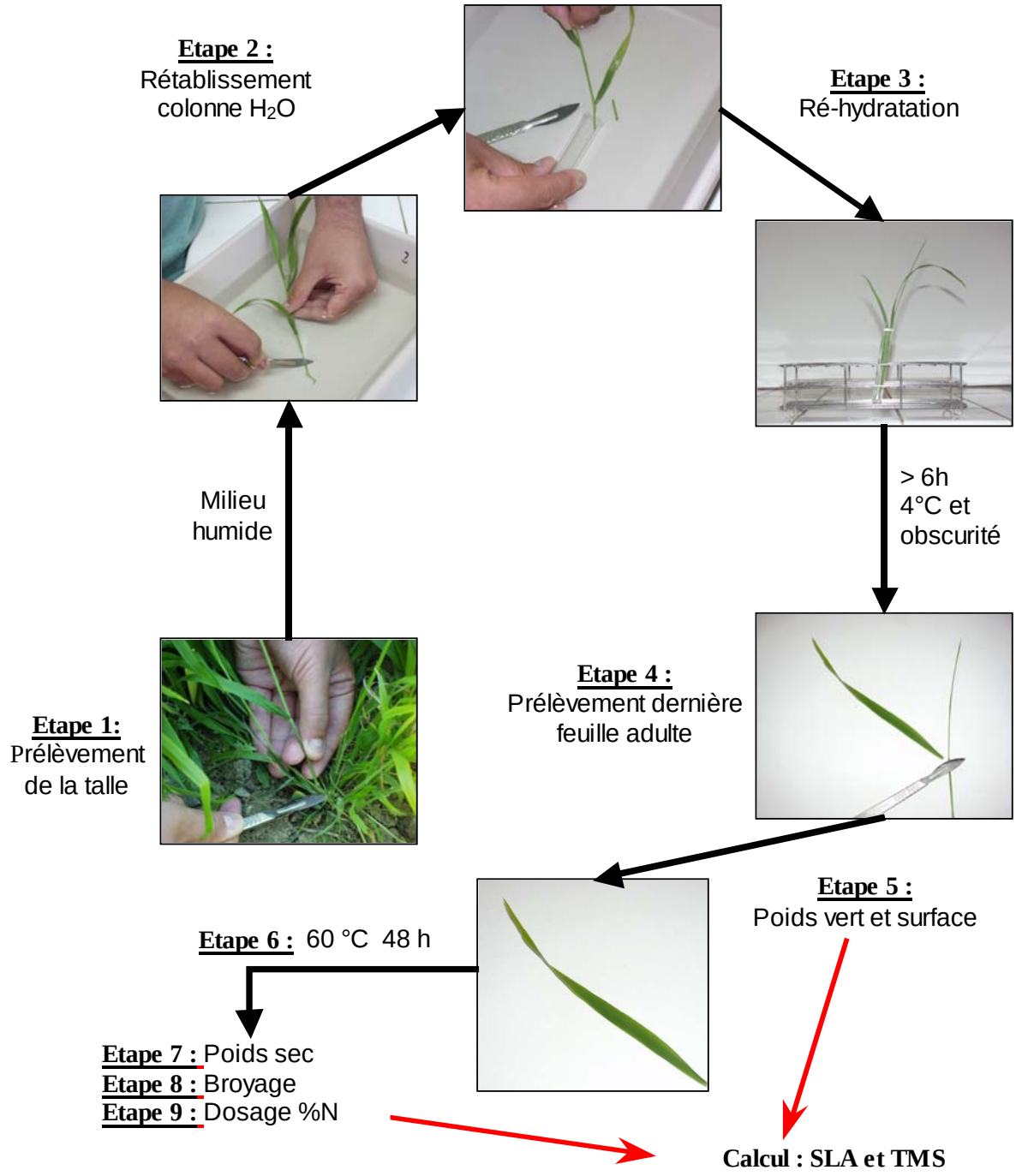


Figure 2 : Protocole de détermination des traits foliaires.

D'après Garnier *et al*. [2001a] et Cornelissen *et al*. [2003], les prélèvements doivent être réalisés au moins 2 - 3 heures après la levée du soleil et 3 - 4 heures avant le coucher du soleil[34]. Garnier *et al* [2001a] signalent que le rétablissement de la colonne d'eau préalable au stockage pour réhydratation et la température ambiante durant la réhydratation n'ont aucun effet significatif sur les valeurs finales de la surface spécifique foliaire (SSF) et la teneur en matière sèche (TMS). Cependant, les valeurs de ces traits étaient sensibles au niveau d'hydratation des feuilles, car les feuilles bien hydratées présentent une TMS inférieure et une SSF supérieure à celle des feuilles non hydratées.

4) Après la période de réhydratation, la dernière feuille adulte de chaque individu est sélectionnée et son pétiole sectionné. Après avoir enlevé toute trace d'eau sur l'épiderme[35], la longueur du limbe est mesurée (seulement pour les graminées) puis pesée sur une balance de précision mesurant jusqu'au dixième du mg (modèle Satorius, ISO 9001) et la surface[36] de sa face supérieure est mesurée à l'aide d'un planimètre (Licor 2000)[37] avec une précision de 1mm².

5) Par la suite le limbe est placé dans un sachet en papier bien identifié puis l'ensemble des sachets est passé à l'étuve pendant 48 h à 60°C. La matière sèche des limbes est ensuite pesée.

La durée de vie des feuilles (**DVF**) **a été déterminée pendant le printemps 2002 sur les 37 espèces**. Cinq feuilles par niveau d'azote (N + et N-) et par répétition ont été sélectionnées (soit 30 feuilles par espèce ; 15 par dose de N, ce qui fait au total 1110 feuilles), puis baguées au moyen de fils colorées le 26 mars et contrôlées ensuite trois fois par semaine pour observer la date dans laquelle la feuille suivante est apparue. Cette nouvelle feuille a été

[34]Car, d'après ces auteurs, il n'y avait aucun effet significatif du temps de prélèvement d'échantillons sur les valeurs de SSF et TMS durant cette période (i.e., 9:00-16:30h). Par contre, au-delà de cette gamme du temps les valeurs de traits peuvent varier considérablement.
[35] Pour éviter une surestimation du poids frais.
[36] Une correction de la surface mesurée, a été effectuée pour les espèces ayant des limbes cylindriques telles la Fétuque rouge et Fétuque ovine (voir Annexe 3, méthode de correction).
[37] Le limbe est entraîné mécaniquement entre deux films plastiques circulant entre deux mâchoires où se trouve un scanner.

contrôlée par la suite jusqu'à sa sénescence, ce qui correspond à la durée de vie de la feuille depuis son apparition. Le dernier contrôle a été effectué approximativement fin août 2002. La DVF a été exprimée en cumule de degré jours [Bonhomme, 2000] calculée comme les températures moyennes journalières positives [(Tmax + Tmin) /2] à partir du 1er février [Küng-Benoit, 1991][38] sur base 0°C et la température maximale a été plafonnée à 18°C. L'utilisation des degrés jours accumulés est nécessaire lors des comparaisons entre années, lieux et phénologie des espèces différentes [Buxton & Marten, 1989]. Les données météorologiques ont été obtenues par la station automatique CIMEL du centre INRA - Auzeville.

III.2. Les caractéristiques agronomiques :

III.2.1. Les stades phénologiques :

Sur le dispositif expérimental présenté dans le premier chapitre, une étude complète de traits phénologiques a été réalisée entre 10 mars et 10 juin 2002.

Le stade épi à 10 cm a été seulement suivi sur 20 espèces de graminées (Tableau 1). Tandis que celle de **floraison**[39] **et** de **début de maturation des graines ont été notées pour** l'ensemble des espèces sauf les légumineuses qui sont des variétés commerciales **(20 espèces de graminées et 12 de dicotylédones)**. Deux fois par semaine un contrôle a été réalisé sur les talles les plus développées de chaque espèce. Celles pour lesquelles le début de montaison[40] était constaté étaient intégrées dans le cycle de mesures de montaison. Pour cela, cinq talles/espèce/répétition ont été prélevées en coupant au ras du sol (soit 30 individus par espèce, 15 par dose de N). Suite à une coupe longitudinale au niveau de la gaine des talles, nous avons mesuré la hauteur de l'apex depuis le niveau de la coupe jusqu'à la base de cet

[38] Cet auteur rappelle que le stade de différenciation des entre-nœuds sur l'apex est atteint, pour plusieurs espèces, dès le 1er février.
[39] Facilement repérable grâce à la sortie des étamines.
[40] Au sens strict, on appelle « Montaison » la phase d'allongement de la tige qui va du début stade doubles rides à l'épiaison. Au sens large, le mot « Montaison » désigne l'allongement de la tige dans son entier [Gillet, 1980].

apex. Les dates de la floraison ainsi le début de maturation des graines ont été notées dès que 50% des talles d'une parcelle arrivent à ces stades.

III.2.2. La production de biomasse et le rapport feuilles / tiges :

1) Le suivi de la croissance en biomasse et le rapport F/T :

L'évolution de la production de biomasse au cours du temps a été seulement suivi sur 15 espèces de graminées (Tableau 1). Après une coupe de régularisation, réalisée en décembre de l'année précédente, des prélèvements de la totalité de la biomasse aérienne contenue dans des cadres de 0.057 m² (0.6 m x 0.095 m) ont été réalisés pour ces espèces, avec une fréquence moyenne de 12 jours pendant la période du 18 mars au 6 juin 2003. Pour chaque espèce, trois répétitions par date et par niveau de N ont été prélevées au moyen de cisailles électriques manuelles (SN Wolf). Pour chaque espèce les prélèvements ont été arrêtés au début de l'épiaison. La biomasse totale récoltée à chaque prélèvement a été pesée dans une balance de précision (Sartorius modèle BP210S) aussi qu'un sous échantillon (faisant environ 20% de cette biomasse totale) destiné au tri des trois compartiments : limbes, tiges (constituées de gaines foliaires et des tiges florifères) et matière sénescente. Cette dernière est éliminée du calcul de biomasse pour exprimer celle-ci en biomasse nette. Les mesures sont exprimées en gramme avec une précision de 10^{-3}.

Notons que la taille réduite des parcelles nous a obligé à effectuer les prélèvements de biomasse sur des petites surfaces ce qui entraîne une forte variabilité dans les résultats (donc d'une faible puissance de détection des seuils les différentiant significativement).

2) La détermination de l'indice foliaire (IF) :

Sur une fraction du compartiment « limbes » la surface est déterminée par planimétrage optique (Li-cor Li-3000). La relation poids / surface de cette fraction nous permettra de calculer la masse surfacique des limbes (poids sec d'une unité de surface de limbes), nécessaire au calcul de l'indice foliaire (IF) du couvert.

Les différents compartiments de tiges et de limbes sont emballés dans des sachets en papiers bien identifiés puis passés à l'étuve pendant 48h à 60°C. La matière sèche a été ensuite pesée avec une balance de précision de 10^{-3} g. Les mesures obtenues sont les poids secs de limbes (total et de la fraction planimétrée en cas de sous échantillonnage) et des tiges. La masse additionnée de ces trois compartiments permet de calculer, par simple règle de trois, la matière sèche totale prélevée sur le terrain exprimée en g m^{-2} de sol, laquelle sera utilisée dans le calcul de l'efficience de conversion de la culture (ε_c).

Pour éviter de tenir compte d'éventuelles différences d'indice foliaires résiduelles entre les espèces, la valeur de l'IF du premier prélèvement a été considérée nulle et la valeur réelle mesurée à ce moment a été ensuite soustraite des toutes les valeurs d'IF mesurées au cours de la repousse.

3) Calcul de l'efficience de conversion :

La valeur de cette efficience est donnée par la valeur de la pente qui relie la biomasse aérienne récoltée (MS) à la quantité de rayonnement utile à la photosynthèse (PAR) absorbée par la culture. L'expression utilisée est :

$$\varepsilon_c \text{ (g Mj}^{-1}) = \text{MS (g m}^{-2}) / \Sigma \text{ PAR}_a \text{ (Mj m}^{-2})$$

La quantité d'énergie utile à la photosynthèse absorbée (PAR_a) au cours de la période de croissance étudiée a été calculée par addition des valeurs journalières à partir du jour « 0 = premier jour de coupe » jusqu'au dernier prélèvement:

$$\Sigma \text{ PAR}_a = \Sigma (\varepsilon_a * \text{PAR}_i)$$

Avec :

PAR_a : La quantité journalière d'énergie utile à la photosynthèse absorbée,

PAR_i : La quantité journalière d'énergie utile à la photosynthèse incidente, exprimées en Mj m^{-2} j^{-1} [Varlet-Grancher *et al*., 1982],

ε_a = efficience d'absorption du couvert végétal, qui peut être calculée selon l'équation suivante : ($\varepsilon_a = \varepsilon_{a\,max} * (1-e^{-k*IF})$) [Varlet-Grancher *et al*., 1989]

Avec :
ε_{amax} de l'ordre de 0.95, IF : Indice foliaire de la culture pour un jour donné et K: Le coefficient d'extinction des espèces, qui dépend des propriétés géométriques du couvert et prend des valeurs différentes (plantes planophylles, érectophylles ou intermédiaires) [Lemaire *et al*., 1999]. Les Poaceae sont considérées comme plantes intermédiaires ; k peut prendre la valeur de 0.73 qui correspond a celle d'un assemblage des feuilles distribuées aléatoirement [Cruz & Schemoul, 1991].

L'indice foliaire a été calculé à partir de la biomasse foliaire (MSF) mesurée « du 3ème échantillon » et la masse surfacique (MS) des limbes de ce même échantillon : IF = MSF (g m^{-2}) * MS (g m^{-2}).

Entre deux dates de prélèvement les valeurs journalières de IF ont été estimées par interpolation linéaire.

La quantité journalière d'énergie utile à la photosynthèse incidente (PAR_i) est calculée à partir du rayonnement solaire global (Rg) obtenue à partir d'une centrale météorologique (CIMEL).

$$PAR_i = 0.48 * Rg$$

Avec PAR_i et Rg exprimés en Mj $m^{-2}.j^{-1}$ [Varlet-Grancher *et al*., 1982].

Les calculs de PAR_a ont été effectués pour chacune des espèces, chaque répétition et dans chaque traitement azoté.

III.2.3. La valeur nutritive :

1) Les échantillonnages des plantes et leurs mesures :

Cette partie du travail concerne seulement 19 espèces des graminées sur lesquelles des analyses des composantes chimiques et de la digestibilité de la matière organique ont été réalisées (Tableau 1).

Deux types de prélèvements de plantes ont été effectués durant deux ans d'expérimentations (2001 et 2002). Pendant la première année (période I), les prélèvements ont été faits sur la plus jeune feuille adulte (c'est-à-dire la feuille ligulée la plus jeune) du 15 au 23 juillet et seulement dans le traitement N+. En 2002 l'ensemble des limbes verts et l'ensemble des tiges et gaines ont été analysés. Durant cette année, les prélèvements ont été réalisés dans les deux niveaux d'azote, limitant (N-) et non limitant (N+) à la croissance du 29 mars au 17 juin. Ces dates de prélèvement correspondent aux dates de début d'épiaison de chaque espèce.

2) Les analyses des composantes chimiques et de la digestibilité :

Sur base des échantillons récoltés en 2001 (le limbe ligulé le plus jeune pour les graminées, et la dernière feuille adulte pour les dicotylédones), les taux de fibres, de cellulose, de hémicellulose et de lignine ont été déterminés selon la méthode du fractionnement de Van Soest [Van Soest & Wine, 1967]. Cette méthode permet de calculer la teneur en parois végétales après trois attaques successives par des solvants d'agressivité croissante. L'échantillon analysé est soumis à l'attaque d'une solution détergente neutre (NDS) puis d'une solution détergente acide (ADS), et enfin de l'acide sulfurique concentré. La digestibilité de la matière organique (IVDMO) a été obtenue par une méthode enzymatique (pepsine-cellulase) [Aufrère, 1982]. Cette méthode implique une première hydrolyse du substrat en présence de pepsine en milieu acide (HCl 0.1 N) pendant 24 h à 40°C. A la fin de cette hydrolyse, la solution est chauffée à 80°C pendant 30 minutes. Une deuxième hydrolyse enzymatique suit. Celle-ci fait intervenir une cellulase fongique dans un milieu tamponné (acétate de sodium) à pH 4.6 pendant 24 h à 40°C. La concentration de %N total a été

déterminée selon la procédure DUMAS où les échantillons de fourrages ont subi une combustion à environ 1000°C. Ensuite, les gaz résultant sont analysés.

En 2002, tous les limbes verts des talles ainsi que les tiges plus les gaines ont été soumis à une analyse selon la méthode Near Infrared Reflectance Spectroscopy (NIRS[41]) afin d'estimer la composition chimique et la digestibilité de la matière organique (NIRS-OMD) (NIRS system monochromator 5000, Libramont, Belgique). L'absorbance (log (1/Réflectance) (R)) des échantillons a alors été enregistrée entre 1100 et 2500 nm de longueur d'onde par pas de 2 nm. L'utilisation de NIRS pour prévoir les caractéristiques principales de composés organiques nécessite des calibrages[42] adéquats. Les calibrages utilisés dans cette étude ont été construits selon le modèle du Partial Least Square [Marten & Jensen, 1982].

Les prélèvements d'échantillons et l'analyse chimique de la composition et de la digestibilité des tissus de limbes effectuées en 2001 et des limbes et des tiges séparément en 2002 sont respectivement notées expérimentation-1 (exp-1) et expérimentation-2 (exp-2).

IV. Estimation de la variabilité des traits foliaires :

La variabilité temporelle[43] pour un trait foliaire donné a été illustrée par le coefficient de variation, comme il a été proposé par Garnier *et al*. [2001a]. D'après ces auteurs, le CV d'un trait est la moyenne des coefficients de variation de trait calculée pour chaque espèce.

[41] NIRS : est une technique analytique non destructive basée sur le principe d'absorption de rayonnements électromagnétiques par la matière. Les domaines de longueur d'onde de rayonnement attribués au proche IR sont: 2500 - 830 nm.
[42] Un calibrage est un modèle mathématique qui relie les informations chimiques contenues dans le spectre électromagnétique aux informations chimiques obtenues par des méthodes de référence au laboratoire.
[43] La variation dans la valeur de trait à travers les saisons de mesures.

La plasticité de traits foliaires, en réponse à la disponibilité de l'azote d'origine phénotypique, a été calculée en considérant le ratio entre la plus petite et la plus grande valeur de chaque trait, qui varie entre 0 et 1 [Cheplick, 1991]. Plus ce ratio est différent de 1, plus la plasticité du trait est élevée. La plasticité de la SSF et la TMS a été calculée pour chacune de périodes de mesures. Tandis que la plasticité de la DVF a été seulement calculée pour les données de printemps.

V. Les analyses des données :

V.1. Définition des différents niveaux de caractérisation des espèces :

Les traitements des données ont été réalisés en prenant en compte deux niveaux de caractérisation de la végétation, à savoir les espèces et les formes de vie.

En fait, un travail précédent [Cruz *et al*., 2002a] a montré la possibilité de classer les espèces en formes de vie selon des critères qui peuvent être morphologiques (ex. La présence ou non de tige au stade végétatif), structuraux (ex. La teneur en matière sèche du limbe), physiologiques (ex. La fixation d'azote atmosphérique) ou encore taxonomiques. Ainsi, d'après ces différents critères et en excluant les espèces ligneuses, les fougères et les mousses, la végétation d'une prairie peut être classée en **quatre formes de vie :**

1. Les graminées (e.g., *Agrostis capillaris* L., *Anthoxanthum odoratum* L., etc…).

2. Les dicotylédones en rosettes qui, au stade végétatif, ne présentent pas des tiges mais seulement des feuilles larges non découpées (ou peu) ainsi qu'un pétiole court ou absent. A cette forme de vie appartiennent les espèces en rosettes à feuilles larges (e.g., *Taraxacum officinale* Weber, *Plantago lanceolata* L.) ainsi que les espèces des genres *Rumex* et *Centaurea* par exemple.

3. Les autres dicotylédones qui, au stade végétatif, présentent des tiges (e.g., *Veronica* sp. *Stellaria* sp., *Cerastium* sp., etc.), d'importants pétioles (e.g., *Chaerophyllum aureum* L., *Ranunculus acris* L., *Heracleum sphondylium* L. subsp pyrenaicum (Larn.) Bonnier & Layens) ou des feuilles très découpées (e.g., *Achillea millefolium* L.). La plupart de ces espèces se différencient de dicotylédones en rosettes par leur plus forte teneur en matière sèche de la feuille.

4. Les légumineuses, classées séparément du fait de leur indépendance vis-à-vis de l'azote du sol. Cette forme de vie ne sera pas prise en compte lors le traitement de données car les espèces de légumineuses dans la collection sont des variétés commercialisées.

V.2. Les analyses statistiques :

Les analyses statistiques ont été réalisées sur SPSS v.10.0, STATISTIX v.7 et SPAD v.4.5 pour Windows.

V.2.1. Pour les traits foliaires, les traits phénologiques et la valeur nutritive :

Les données ont été éventuellement transformées en valeurs logarithmiques afin d'assumer les conditionnes de l'analyse de variance (ANOVA). Cette analyse et celle de la comparaison de moyennes (LSD, Least Significant Difference method) ont été utilisées pour analyser :

- Les différences entre espèces, l'effet de la limitation en azote et l'effet de répétitions sur les valeurs des trois traits foliaires retenus, les différents stades phénologiques et la valeur nutritive des espèces étudiées. Ainsi que les interactions observées entre ces facteurs étudiés.

- L'effet des périodes de mesure sur les traits foliaires notamment la SSF et la TMS dans des conditions non limitants en azote (N+).
- L'effet des organes de la plante (i.e., feuilles et tiges), sur la composition chimique des tissus et la digestibilité de la matière organique, obtenues durant l'année 2002 d'expérimentation dans des conditions non limitants en azote (N+).

Pour cela, nous avons utilisé les espèces communes à toutes modalités d'un facteur donné.

Les coefficients de corrélation des valeurs de **Pearson** et celui de corrélations des rangs de **Spearman** [Sheskin, 2004] ont été calculés dans le traitement N+.

Le test Pearson a été exécuté pour examiner l'existence et la nature des corrélations entre :

- Les différents traits foliaires (TMS, SSF et DVF) obtenus à chaque période de mesure séparément ou regroupées,

- Les différents stades phénologiques (i.e., le stade épi à 10 cm de hauteur moyenne, la date de la floraison et celle de début de maturation des graines),

- Les caractéristiques de la qualité des fourrages (i.e., la composition chimique de tissus de la plante « la teneur en fibre, cellulose, hémicellulose, lignine et en azote des limbes », et la digestibilité de la matière organique des limbes « DMO ») mesurées selon les deux expérimentations suivies.

- Les traits foliaires (TMS, SSF et DVF) obtenus à chaque période de mesure séparément ou regroupées et les stades phénologiques étudiés d'une part, et entre ces traits foliaires et les différentes caractéristiques de la qualité des fourrages d'autre part.

Le test Spearman a été exécuté pour évaluer la stabilité du classement des espèces établie :

1) Par un trait foliaire donné entre les deux niveaux de la disponibilité de l'azote d'une part, et entre les différents périodes de mesure, d'autre part,

2) Entre les différents traits foliaires, entre les stades phénologiques et entre les différentes caractéristiques de la qualité fourragère,

3) Par le stade épi à 10 cm de hauteur moyenne, des espèces de graminées, entre les deux traitements azotés,

4) Par la teneur en composantes chimiques et de la digestibilité des matières organiques dans les deux niveaux d'azote pour l'expérimentation - 2 et pour chaque organe de la plante (i.e., pour les limbes et les tiges séparément).

5) Par les différentes caractéristiques de la qualité fourragère entre organes de la plantes (i.e., entre les limbes et les tiges) dans l'expérimentation - 2,

6) Entre les différentes caractéristiques de la qualité fourragère des limbes obtenues dans les deux expérimentations,

7) Entre les traits foliaires (TMS, SSF et DVF), obtenus à chaque période de mesure séparément ou regroupées, et les stades phénologiques étudiés d'une part, et entre ces traits foliaires et les différentes caractéristiques de la qualité des fourrages d'autre part,

8) Par les traits foliaires et les deux indices d'Ellenberg[44], Indice Ellenberg pour l'azote et celui pour la tolérance à la défoliation fréquente,

[44] Cet auteur, dans une étude effectuée sur une large gamme des espèces de l'Europe Centrale, leur a attribué des classes (de 1 à 9) reflétant leur préférence des habitats plus ou moins riche en azote. Plus l'espèce préfère un milieu peu riche en azote plus sa classe s'approche du rang 1, et plus elle préfère un milieu riche en azote plus sa classe s'approche de rang 9. Les nombres Ellenberg pour l'azote des espèces étudiées ont été récupérés sur le site Internet suivant : http://www.boku.ac.at/statedv/edvbotanik/zeigerwerte/

9) Entre les indices spécifiques des plantes proposés par Daget et Poissonnet [1971] et les différentes composantes chimiques étudiées ainsi la DMO des tissus foliaires obtenus dans chaque expérimentation,

10) Par les stades phénologiques mesurés dans notre travail et ceux obtenus *in situ*.

Les différentes comparaisons effectuées sur les traits foliaires ont été réalisées sur toutes les espèces ensemble aussi bien sur des graminées, les espèces en rosette et sur les dicotylédones. Par contre celles faites sur les stades phénologiques ont été effectuées sur toutes les espèces ensemble, des graminées et sur les dicotylédones. En fin, celles concernant les caractéristiques de la qualité des fourrages ont été faites seulement sur les graminées.

L'analyse de regroupement hiérarchique[45] et le test de comparaison de moyenne (LSD, Least Significant Difference method) ont été utilisés pour :

- Vérifier l'existence des comportements différents des formes de vie selon les traits foliaires comme il a été indiqué par Cruz *et al*. [2002a].

- Classifier les espèces dans des groupes selon les valeurs moyennes de SSF, TMS et DVF obtenues dans le traitement N+.

- Classifier les espèces dans des groupes phénologiques, basés sur la valeur moyenne de chaque stade contrôlé obtenue dans le traitement N+.

- Finalement, classifier les espèces dans des groupes de qualité basés sur les valeurs moyennes de la digestibilité de matière organique (DMO) des limbes obtenues dans les deux expérimentations réalisées dans le traitement N+.

[45] La distance Euclidienne classique a été utilisée pour mesurer la dissimilarité.

Afin de tester l'interaction azote - stratégie pour un trait donné, nous avons mobilisé les données de deux groupes d'espèces ayant des valeurs très extrêmes de la TMS (voir Figure 3 - Chapitre résultats & Discussion ; Partie - 1). Le premier, caractérisant les milieux riches en nutriments et ayant une stratégie de capture de ressources, se compose de : *L. perenne, L. perenne* cv clerpin et *Holcus lanatus* L [Poorter & Remkes, 1990 ; Niemann *et al*., 1992 ; Elberse & Berendse, 1993], et le deuxième, caractérisant les milieux pauvres en nutriments et ayant une stratégie de conservation de ressources, contient : *Festuca ovina, Briza media* et *Brachypodium pinnatum* [Elberse *et al*., 1983 ; Poorter & Remkes, 1990 ; Daccord, 1991 ; Berendse *et al*., 1992 ; Elberse & Berendse, 1993 ; Van Der Werf *et al*., 1993 ; Ryser & Lambers, 1995 ; Schippers & Olff, 2000]. Ceci a été effectué dans le but de répondre à la question suivante : Est ce que les espèces caractérisant les milieux productifs présentent une forte plasticité en réponse à la disponibilité en N par rapport à celles caractérisant les milieux peu productifs ?.

La radiation globale RG (exprimée en MJ m^{-2}) et les moyennes journalières de la température (°C) ont été calculées pour la période allant depuis un mois avant le début des mesures de traites foliaires (TMS et SSF) jusqu'au dernier jour de leur mesure. Ceci a été fait pour chaque période afin d'interpréter la variabilité dans les valeurs de traits à travers les périodes de mesures en relation avec des conditions climatiques notamment la température et le rayonnement solaire. De la même manière, la température moyenne journalière pendant les deux expérimentations concernant les analyses de la teneur en composantes chimiques et de la digestibilité des matières organiques des espèces, a été enregistrée un mois avant la première coupe jusqu'au dernier jour de prélèvement pour comparer les données des différentes années.

V.2.2. Pour la croissance des espèces :

Pour chaque niveau d'azote et chacune de stratégie de croissance, nous avons tracé les courbes d'évolution : i) De la biomasse au cours du temps, ii) De l'indice foliaire en fonction de la somme de température accumulée au cours de période de mesure, iii) de la fraction des feuilles vertes dans la biomasse et en fonction du somme de température et iv) du LAR (i.e.,

Leaf Area Ratio : La surface foliaire totale par rapport à la biomasse aérienne exprimée en m^2 g^{-1}) calculé à l'échelle du couvert en fonction de la biomasse produite.

La relation entre la biomasse aérienne récoltée (MS) et la quantité de rayonnement utile à la photosynthèse (PAR) absorbée par la culture a été établie dans les deux niveaux d'azote et pour chaque stratégie de croissance.

Une régression linéaire et une comparaison des droites ont été effectuées afin de tester l'existence ainsi que la signification de l'effet de la disponibilité de l'N et la stratégie de croissance dans N+ sur l'efficience de conversion, l'indice foliaire, la fraction des feuilles vertes dans la biomasse produite au cours du temps et l'orientation d'allocation de la biomasse. Pour cela, nous avons utilisé les espèces communes à toutes modalités d'un facteur donné. Les données de la fraction des feuilles vertes et de la matière sèche totale ont été transformées en valeurs logarithmiques afin de linéariser la relation entre ces deux variables.

L'efficience de conversion est ici utilisée pour comparer les résultats obtenus en regroupant les espèces selon leur appartenance aux stratégies de capture ou de conservation de ressources définis par la TMS[46].

Afin de pouvoir comparer des espèces ayant à la sortie de l'hiver un IF résiduel différent, nous avons initialisé les valeurs de IF à 0 en enlevant la valeur du premier prélèvement aux restantes dans les traitements N+ et N-. De plus pour le traitement N+, les valeurs obtenues à des dates de mesure (exprimées en sommes de T°) qui dépassent la DVF moyenne pour une espèce donnée ont été éliminées (ce seuil n'a jamais été atteint par le traitement N-). Ceci permet de comparer seulement la phase croissante du développement de l'IF. La comparaison entre stratégie par leur IF dans le traitement N+ se fait pour un IF égale à 4. Un indice foliaire de 4 environ représente un seuil où l'interception du rayonnement incident est proche de maximum. Ceci veut dire qu'au-delà de ce seuil l'interception de la lumière est la même pour toutes les espèces quel que soit l'IF. Par contre toutes les différences se manifesteront lors de la mise en place des IF (vitesse ou précocité) jusqu'au seuil de 4.

[46] Pour plus de détailles voir partie 1 – chapitre IV.

Une analyse multivariée de composantes principales (ACP) a été réalisée sur SPAD v.4.5 pour Windows dans le but de :

- Synthétiser les corrélations entre les traits foliaires pour l'ensemble des espèces ainsi que pour les seules graminées,

- Identifier les groupes d'espèces de graminées établis par les traits foliaires,

- Synthétiser les corrélations des traits foliaires (i.e., la TMS et la SSF) aux différentes caractéristiques agronomiques concernées par notre étude (la DVF[47], la DMO, et les traits phénologiques « stade épi à 10 cm et la date de floraison »),

- Identifier les groupes des espèces décrites par leurs stratégies de croissance ainsi que les espèces singulières ou extrêmes se détachant de leur ensemble,

- Identifier le meilleur marqueur de la valeur agronomique des espèces« trait d'effet°».

<u>Quelques remarques importantes à retenir :</u>

- Les résultats concernant la variabilité temporelle et la plasticité des traits foliaires en réponse à la disponibilité de l'azote seront présentés et discutés pour l'ensemble des espèces ainsi pour chaque forme de vie en respectant leur séparation par la teneur en matière sèche des limbes (TMS) comme nous allons voir dans le chapitre des résultats & Discussion ; Partie - 1.

- En ce qui concerne l'étude des stades phénologiques des espèces le traçage des courbes d'évolution de la montaison des apex pour les graminées, établie dans les deux niveaux d'azote, nous a permis de repérer graphiquement le stade épi à 10 cm.

[47] Ce trait foliaire est considéré comme critère de la valeur agronomique pour des raisons bien détaillées dans le Chapitre – V « Discussion générale & Perspectives ».

- Le *L perenne* cv Clerpin, un matériel génétiquement sélectionné et donc "artificiellement" tardif, a été exclu de l'analyse concernant les stades phénologiques des espèces. De la même manière, le *Brachypodium sylvaticum*, une graminée associée naturellement à des conditions de faible fertilité et faible éclairement, ayant des valeurs élevées de SSF et de TMS par rapport aux autres espèces, a été exclu de l’analyse de relation de la SSF avec les autres traits étudiés.

CHAPITRE IV

RESULTATS & DISCUSSIONS

CHAPITRE IV - PARTIE – 1

LES TRAITS FOLIAIRES

I. Rappel des objectifs et hypothèse :

Dans les prairies naturelles, il pourrait être avantageux d'utiliser des traits foliaires comme indicateurs pour diagnostiquer l'état de la végétation afin de concevoir et appliquer des pratiques de gestion permettant de rapprocher leur valeur d'usage à leur fonction dans le système de production. A cette fin, il convient de vérifier que les classements des espèces établies par ces traits seront conservés quel que soit le niveau de disponibilité d'azote ou la période de mesure. Dans le cas où ceci est vrai, les résultats pourraient nous permettre d'identifier le(s) trait(s) le plus approprié à être utilisé comme indicateur de gradients de disponibilité en azote (correspondant à un « trait de réponse ») et la préférences des espèces pour des habitats plus ou moins fertiles. Dans ce but, nous avons évalué sur un grand nombre de populations naturelles d'espèces prairiales ayant des différentes stratégies d'acquisition des ressources et de croissance :

i) La variation temporelle et la réponse à la disponibilité d'azote de la surface spécifique foliaire (SSF), la teneur en matière sèche (TMS) et la durée de vie des feuilles (DVF), ainsi que les conséquences que ces variations peuvent avoir sur le classement des espèces,

ii) Les corrélations existant entre ces différents traits, aussi bien que celles entre ces traits et les indices d'Ellenberg (N-number et tolérance à la défoliation) [Ellenberg *et al*., 1991]. Ces indices classent les espèces selon deux facteurs importants agissant sur la végétation : les gradients de disponibilité en N et les modalités de défoliation

iii) Le relation existante entre le caractère ubiquiste des espèces et leur plasticité vis-à-vis de la disponibilité en azote à été abordé en s'appuyant sur les valeurs des traits foliaires et le N-nombre d'Ellenberg. Ces connaissances sont nécessaires pour inférer sur la possible utilisation des traits foliaires comme outils de diagnostic et gestion de la végétation afin de maintenir ou modifier sa valeur d'usage (productive ou environnementale).

Cette partie de travail porte sur 37 espèces prairiales (i.e., 21 graminées et 16 dicotylédones parmi lesquelles 3 légumineuses) sur lesquelles des mesures de traits foliaires ont été effectuées durant trois saisons (printemps 2002, été 2001 et automne 2002) dans deux niveaux d'azote (limitant « N- » et non limitant pour la croissance « N+ »). Les valeurs moyennes de ces traits mesurés dans N+ figurent dans le Tableau 1 tandis que celles correpondant à N- sont présentées dans l'Annexe A4. 1.

Tableau 1 : Les valeurs moyennes de traits foliaires (TMS, SSF et DVF) mesurés dans le traitement N+ durant les trois périodes de mesure. La TMS : La proportion de poids sec des feuilles à leur masse fraîches saturées en eau, mesurées en mg g-1, la SSF : La proportion de superficie / le poids sec du limbe estimé en m² kg-1 et la DVF estimé en degré jours : La durée de vie des feuilles dès l'apparition jusqu'à la sénescence. Pour les codes des espèces et les formes de vie voir tableau 1 ; Chapitre – III. Les valeurs en gras italique indiquent les espèces ayant des données seulement pour deux périodes de mesure. La valeur moyenne, ET et CV% sont calculées pour une espèce donnée sur l'ensemble des données disponibles dans les trois périodes de mesures dans N+.

Code des espèces	Forme de vie	TMS (mg g^{-1})			SSF (m^2 kg^{-1})			DVF (dj)		
		Moyenne	ET	CV%	Moyenne	ET	CV%	Moyenne	ET	CV%
AGRCAP	G	242,28	25,59	10,56	31,64	8,29	26,20	819,59	145,40	17,74
ANTODO	G	222,86	41,61	18,67	27,81	6,50	23,37	765,26	181,19	23,68
ARRELA	G	217,65	43,18	19,84	32,50	9,42	28,98	718,40	137,33	19,12
AVEPUB	G	249,97	37,82	15,13	20,54	4,49	21,88	1014,85	234,18	23,08
AVEMAR	G	262,96	34,48	13,11	19,69	4,56	23,18	1030,02	137,19	13,32
BRAPIN	G	313,41	34,43	10,99	22,74	5,00	21,98	1495,28	464,90	31,09
BRASYL	G	285,63	22,66	7,93	35,83	6,27	17,50	869,40	105,32	12,11
BRIMED	G	274,19	37,81	13,79	19,06	3,24	17,00	1038,46	170,41	16,41
CLERPIN	G	190,41	28,66	15,05	25,06	5,37	21,42	676,60	76,35	11,28
CYNCRI	G	***262,44***	***29,56***	***11,26***	***18,91***	***2,87***	***15,19***	793,55	98,36	12,40
DACGLO	G	224,56	40,25	17,92	25,50	4,36	17,10	992,26	141,80	14,29
DESCES	G	***266,19***	***29,15***	***10,95***	***14,24***	***4,14***	***29,11***	1734,48	328,25	18,92
FESARU	G	221,66	40,19	18,13	18,44	5,16	27,97	1209,41	284,55	23,53
FESOVI	G	257,17	23,03	8,95	16,96	4,11	24,21	1119,48	198,52	17,73
FESRUB	G	245,23	35,64	14,53	21,86	3,53	16,17	835,21	89,25	10,69
PHLPRA	G	244,59	25,50	10,43	31,44	6,18	19,64	721,09	101,71	14,10
HOLLAN	G	198,27	23,06	11,63	32,72	4,53	13,85	839,93	94,51	11,25

Code des espèces	Forme de vie	TMS (mg g^{-1})			SSF (m^2 kg^{-1})			DVF (dj)		
		Moyenne	ET	CV%	Moyenne	ET	CV%	Moyenne	ET	CV%
LOLPER	G	195,68	31,10	15,89	27,72	7,87	28,40	764,55	125,11	16,36
MOLCAE	G	***301,01***	***26,66***	***8,86***	***20,33***	***4,63***	***22,76***	1924,44	76,96	4,00
POATRI	G	***220,92***	***33,62***	***15,22***	***39,11***	***8,98***	***22,97***	817,97	214,02	26,17
TRIFLA	G	240,75	34,40	14,29	28,95	5,15	17,80	625,15	74,14	11,86
ACHMIL	AD	***161,28***	***13,46***	***8,34***	***11,93***	***2,98***	***24,98***	1404,87	90,41	6,44
CHAAUR	AD	232,53	21,79	9,37	26,94	3,75	13,91	759,99	204,22	26,87
HERSPH	AD	203,99	21,31	10,45	19,16	2,28	11,90	1115,43	318,26	28,53
RANACR	AD	208,08	18,34	8,81	22,22	2,97	13,36	511,53	77,32	15,12
CENNIG	RD	139,42	15,21	10,91	24,65	5,30	21,49	791,93	232,39	29,34
CIRERI	RD	***113,42***	***22,52***	***19,91***	***14,78***	***4,69***	***31,76***	767,05	165,41	21,56
CREBIE	RD	127,56	14,24	11,16	24,49	4,78	19,51	940,03	195,13	20,76
PICHIE	RD	150,85	26,92	17,85	26,37	5,19	19,66	897,31	326,08	36,34
PLALAN	RD	156,27	24,72	15,82	19,66	3,95	20,08	1050,12	189,78	18,07
RHIMIN	RD	***176,28***	***40,93***	***23,22***	***24,21***	***5,10***	***21,05***	678,88	40,78	6,01
RUMACE	RD	***125,26***	***13,53***	***10,80***	***23,29***	***4,63***	***19,88***	579,59	56,08	9,68
RUMOBT	RD	167,12	35,18	21,05	24,98	6,88	27,56	689,95	132,66	19,23
TAROFF	RD	131,57	12,42	9,44	28,80	4,27	14,82	770,24	248,10	32,21
LOTCOR	Lég	173,08	21,74	12,56	29,17	4,83	16,54	1363,83	177,83	13,04
TRIPRA	Lég	213,65	30,39	14,22	31,96	7,56	23,64	1025,52	240,58	23,46
TRIREP	Lég	188,28	39,14	20,79	33,76	10,96	32,46	660,74	84,87	12,84

II. Résultats :

II.1. Les variations dans les valeurs des traits :

L'analyse de variance a montré des effets très significatifs ($P \leq 0.001$) des espèces, de la disponibilité en azote sur les valeurs de SSF, TMS et DVF ainsi qu'un effet de période de mesure ($P \leq 0.01$) sur les valeurs de TMS et SSF.

II.1.1. Variations entre espèces et entre formes de vie :

Les valeurs moyennes de traits foliaires pour les trois périodes de mesure regroupées montrent une **variabilité interspécifique** considérable ($P \leq 0.001$; n = 29 espèces communes dans le traitement N+ avec les légumineuses) (Figure 1). La teneur en matière sèche varie entre 128 et 313 mg g^{-1}. Ces extrêmes sont représentés par *Crepis biennis* L. et *Brachypodium pinnatum* (L.) P.Beauv. respectivement (Figure 1-a). Les valeurs de la surface spécifique foliaire s'échelonnent entre 17 m^2 kg^{-1} (*Festuca ovina* L.) et 36 m^2 kg^{-1} (*B. sylvaticum* (Huds.) P.Beauv.) (Figure 1-b). Les feuilles de *Ranunculus acris* L. possèdent la durée de vie la plus courte (512 dj) parmi les espèces étudiées tandis que celles de *B. pinnatum* ont la DVF (1495 dj) la plus longue (Figure 1-c).

Sur la figure 1, on observe que **les formes de vie sont très bien différenciées par la TMS surtout entre les graminées et les rosettes**. Les monocotylédones sont bien positionnées en tête de la liste (ayant des valeurs élevées en TMS) et les dicotylédones se retrouvent au-dessous (avec des valeurs basses de TMS). Cette séparation est moins nette pour la SSF et la DVF. Ceci nous a conduit à déterminer précisément le classement de formes de vie[48] selon leur teneur en matière sèche, leur surface spécifique foliaire et leur durée de vie des feuilles. L'analyse hiérarchique et le test de comparaison de moyenne (LSD, Least

[48] La forme de vie de légumineuses elle ne sera pas prise en compte car elle est composée des variétés commercialisées.

Significant Difference method), réalisés dans le traitement N+ et N- séparément, montrent une différence très significative ($P \leq 0.001$) entre les formes de vie selon la teneur en matière sèche (Figure 2). Ceci est vrai quel que soit le niveau de la disponibilité de l'azote ou la période de mesure. C'est également vérifié pour les trois périodes regroupées. Les valeurs moyennes de TMS pour l'ensemble des périodes de mesure étaient les plus élevées pour les graminées (240 ± 45 et 278 ± 45 mg g^{-1} dans N+ et N- respectivement) et les plus basses étaient pour les rosettes (145 ± 26 et 163 ± 29 mg g^{-1} dans N+ et N- respectivement), tandis que les autres dicotylédones ont montré des valeurs intermédiaires de TMS (215 ± 23 et 213 ± 26 mg g^{-1} dans N+ et N- respectivement).

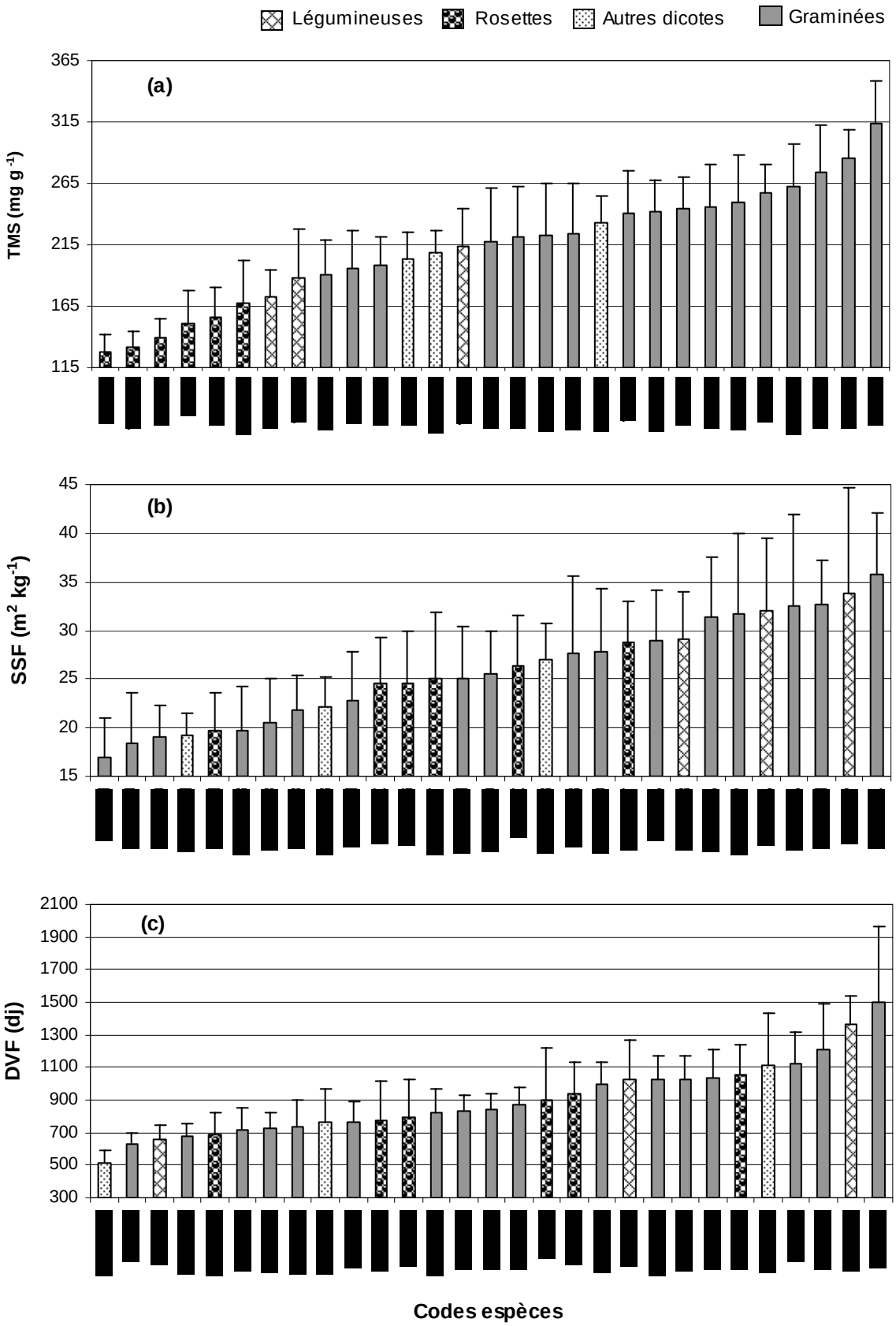


Figure 1 : Classement des espèces en fonction des valeurs moyennes (i.e., les trois périodes de mesures groupés) de la teneur en matière sèche (TMS), la surface spécifique foliaire (SSF) et la durée de vie des feuilles (DVF) dans des conditions non limitants pour l'azote (N+). n = 29 espèces communes durant ces périodes. L'écartype correspond aux trois périodes de mesures pour chaque trait. Pour les codes des espèces voir tableau 1 ; Chapitre – III.

Pour la SSF, on observe que les graminées et les rosettes ont généralement des valeurs proches de SSF tandis que les autres dicotylédones ont des valeurs plus basses dans le traitement N+. Quant à **la DVF**, ce sont toujours les feuilles de graminées et les autres dicotylédones qui ont la DVF la plus longue tandis que celles de rosettes ont la DVF la plus courte.

Tous nos résultats seront présentés et discutés par la suite en respectant cette séparation de forme de vie comme indiqué par les valeurs de TMS et sans que la forme de vie légumineuse soit prises en compte.

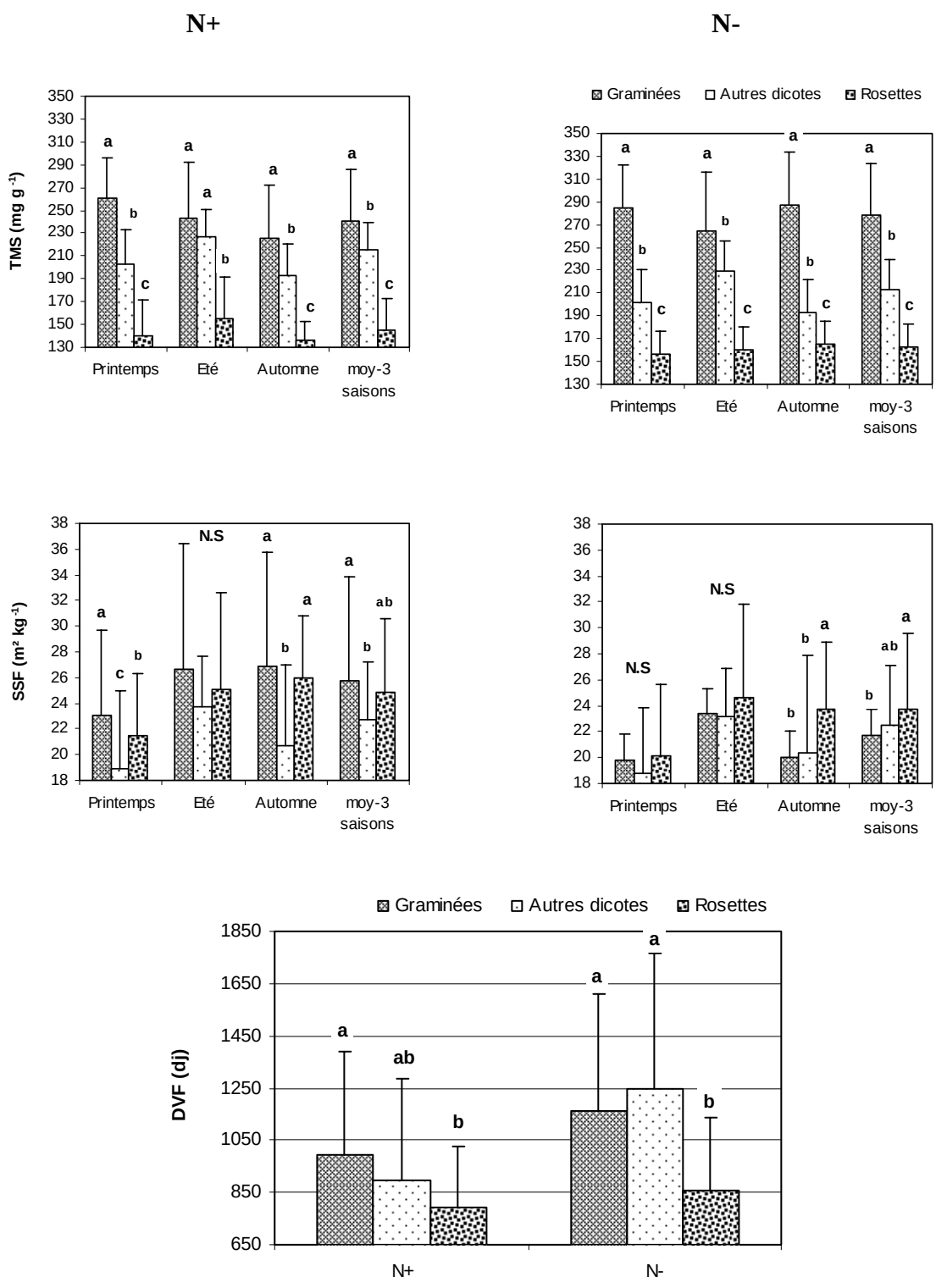


Figure 2 : Comparaison des valeurs de traits entre les formes de vie, ceci est pour chaque saison de mesure et ses ensembles ainsi dans chaque niveau d'azote. Les différentes lettres correspondent à des différences significatives du test LSD (Least Significant Difference, $P \leq 0.001$). TMS : la teneur en matière sèche, SSF : la surface spécifique foliaire et la durée de vie des feuilles exprimée en degré jour.

L'analyse hiérarchique conduite sur les valeurs moyennes de traits dans N+ a permis de classer les espèces de graminées (17 espèces ayant des mesures dans les trois périodes étudiées dans N+) en quatre groupes selon la TMS et la DVF et dans trois groupes selon la SSF (Figure 3). Le test de comparaison de moyenne LSD a montré une différence significative entre les groupes établis pour chaque trait ($P \leq 0.01$). Les différences dans les valeurs moyennes de traits entre les groupes extrêmes étaient 84 mg g^{-1}, 13 m^2 kg^{-1} et 553 dj pour la TMS, SSF et DVF respectivement.

TMS (mg g^{-1})	**SSF (m^2 kg^{-1})**	**DVF (dj)**
Type A (195 ± 4) : CLERPIN, LOLPER HOLLAN	**Type i (33 ± 2) :** ***POATRI***, BRASYL HOLLAN, ARRELA AGRCAP, PHLPRA	**Type I (722 ± 70) :** TRIFLA, CLERPIN ARRELA, PHLPRA LOLPER, ANTODO ***CYNCRI***, ***POATRI***
Type B (222 ± 3) : ARRELA, ***POATRI*** FESARU, ANTODO DACGLO	**Type ii (27 ± 2) :** TRIFLA, ANTODO LOLPER, DACGLO CLERPIN	**Type II (841 ± 21) :** AGRCAP, FESRUB HOLLAN BRASYL
Type C (245 ± 4) : TRIFLA, AGRCAP PHLPRA, FESRUB AVEPUB	**Type iii (20 ± 2) :** BRAPIN, FESRUB AVEPUB, ***MOLCAE*** AVEMAR, BRIMED ***CYNCRI***, FESARU FESOVI, ***DESCES***	**Type III (1043 ± 50) :** DACGLO, AVEPUB AVEMAR, BRIMED
Type D (279 ± 22) : FESOVI, ***CYNCRI*** AVEMAR, ***DESCES*** BRIMED, BRASYL ***MOLCAE***, BRAPIN		**Type IV (1275 ± 196) :** FESOVI, FESARU BRAPIN, ***DESCES*** ***MOLCAE***

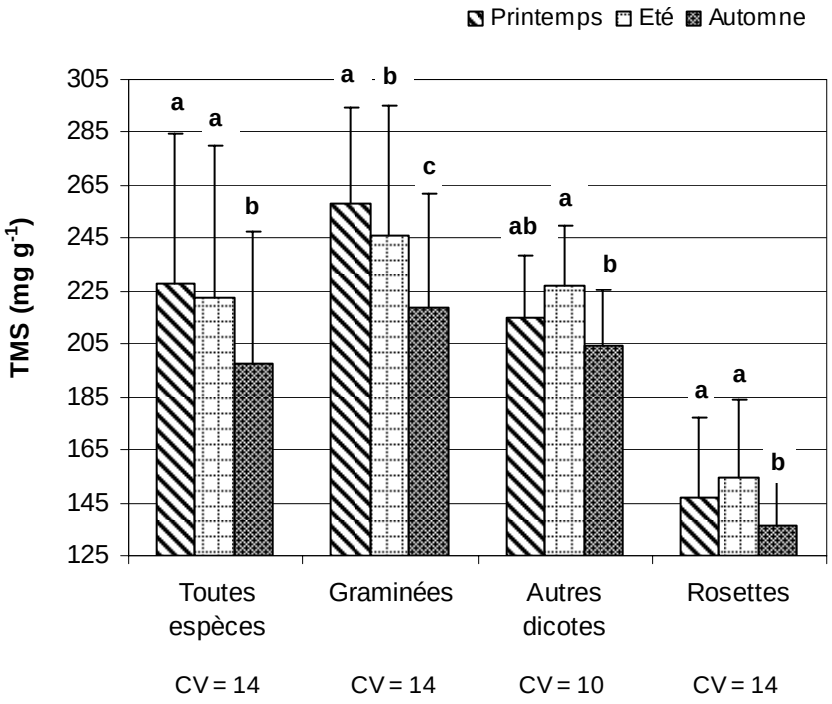
Figure 3 : Le regroupement des espèces de graminées selon les valeurs moyennes, dans le traitement N+, de la teneur en matière sèche (TMS), la surface spécifique foliaire (SSF) enregistrées durant les trois périodes de mesure et la durée de vie des feuilles au printemps. Les espèces en gras italique sont celles ayant des mesures au moins à 2 périodes. Les espèces sont classées en ordre croissant pour la TMS et la DVF (e.g., de type A à type D), et décroissant pour la SSF. Pour les codes des espèces voir tableau 1 ; Chapitre°-°III.

II.1.2. Entre les périodes de mesures (variation temporelle) :

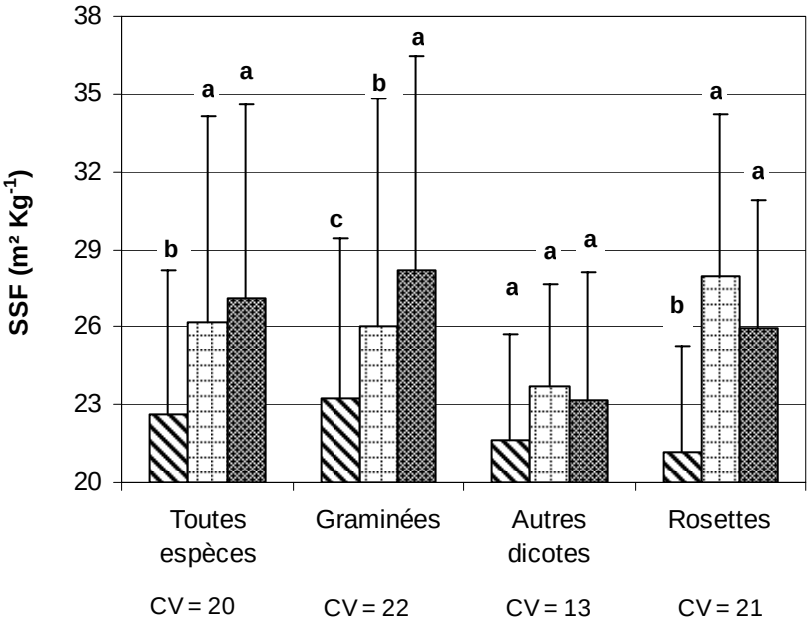
La variabilité temporelle de la teneur en matière sèche (TMS) et de la surface spécifique foliaire (SSF) a été calculée au sein de l'ensemble des espèces, ainsi qu'au sein de chaque forme de vie défini par la TMS. Les 26 espèces ayant des données durant les trois périodes de mesure dans N+ ont été prises en compte sans les légumineuses (Tableau 1).

La valeur moyenne de TMS, calculée pour l'ensemble des espèces et dans le traitement N+, n'était pas significativement différente entre le printemps et l'été (Figure 4 - a). Une valeur significativement inférieure de TMS a été observée en automne. Au sein des formes de vie, les rosettes et les autres dicotylédones ont généralement montré cette même tendance dans la variation temporelle. Les graminées ont montré des valeurs significativement différentes entre les trois périodes de croissance ($P \leq 0.01$), étant les plus hautes au printemps, l'intermédiaire à l'été et la plus basse à l'automne.

La SSF a varié entre les périodes de mesure en sens inverse à la TMS (Figure 4 - b). La valeur la plus élevée a été mesurée à l'automne et à l'été tandis qu'elle s'est avérée significativement inférieure ($P \leq 0.01$) au printemps. Ceci a été vrai quel que soit le niveau de l'analyse à l'exception pour les autres dicotylédones, où la différence dans les valeurs de TMS à travers les périodes de mesure n'était pas significative. La différenciation entre les trois périodes de croissance par la SSF a été seulement observée chez les graminées.



(4 – a)



(4 – b)

Figure 4 : Variations temporelles des valeurs de TMS et SSF mesurées dans le traitement N+, pour l'ensemble des espèces ainsi pour chacune de forme de vie. CV est la moyenne des coefficients de variation de trait calculée pour chaque espèce. Les différentes correspondent à des différences significatives entre les valeurs moyennes de trait ($P \leq 0.01$) selon le test LSD (Least Significant Difference) de comparaison des moyennes.

Le comportement des espèces prises individuellement varie sensiblement entre périodes de mesure. Quatre groupes d'espèce[49] ont été distingués selon les traits foliaires (TMS et SSF) variant entre les périodes de croissance. Le premier groupe a été composé des espèces ayant la variation temporelle dans les valeurs de TMS et SSF en même temps. Il contient: *A. capillaris, A. odoratum, A. elatius, A. pubescens, B. pinnatum, B. media, D. glomerata, Festuca arundinacea, L. perenne, L. perenne* (cv) clerpin, *Picris hieracioides, Rumex obtusifolius, T. flavescens* et *T.repense*. Le deuxième (*Chaerophyllum aureum, F. rubra, Lotus corniculatus, Plantago lanceolata* et *Ranunculus acris*) et le troisième (*B. sylvaticum, Centaurea nigra, Crepis biennis, P. pratense* et *Taraxacum officinale*) ont inclus des espèces pour lesquelles un seul trait, seul la TMS ou la SSF, a varié selon la période de mesure. Le quatrième groupe a inclus les espèces pour lesquelles aucun trait n'a montré de variation temporelle (*Avenula marginata, Heraclum sphondylium, H. lanatus, F. ovina* et *T. pratens*).

Les variations temporelles ont été plus grandes pour la SSF que pour la TMS considérant l'ensemble des espèces ou chaque forme de vie séparément (Figure 4). Les coefficients de variation pour les différentes espèces[50] varient entre 7.9% et 21.1% pour la TMS et entre 11.9 % et 32.4 % pour le SSF. Ces valeurs sont représentées par *B. sylvaticum* et *Rumex obtusifolius* pour la TMS et par *Heraclum sphondylium* et *T.repens* pour la SSF.

II.1.3. Entre les traitements azotés :

1) Effet de la disponibilité en azote sur les valeurs de traits :

L'apport de l'azote a affecté les valeurs de traits foliaires étudiés (i.e., TMS, SSF et DVF) aux trois périodes de mesure. La surface spécifique foliaire (SSF) a augmenté avec la fertilisation en azote tandis que la teneur en matière sèche (TMS) et la durée de vie des feuilles (DVF) ont diminué (Figure 2). Ces observations ont été notées sur l'ensemble des espèces ainsi sur les différentes formes de vie quelle que soit la période de mesure. Cet effet

[49] Voir Annexe 4. 2
[50] Voir Annexe 4. 2

de l'apport azoté a été très significatif ($P \leq 0.001$), pour l'ensemble des espèces et pour les graminées. L'effet de l'azote sur les valeurs de traits, mesurées sur les rosettes, a été significatif durant le printemps et l'automne et non significatif durant l'été. Le non signification de l'effet de l'apport azoté sur les valeurs de TMS et SSF, mesurées sur les autres dicotylédones, a été noté dans les trois périodes de mesure, tandis que la DVF a été significativement ($P \leq 0.001$) affectée par l'N (Figure 2).

2) Comparaison de traits foliaires pour leur plasticité en réponse à l'azote :

Lorsque l'analyse a été faite sur toutes les espèces ou sur les seules graminées, la DVF (mesurée au printemps) a montré une plasticité en réponse à l'azote proche (LSD, $P \leq 0.001$) de celle de la SSF du printemps (Tableau 2-a) ou de la moyenne des périodes de mesure (Tableau 2-d). Par contre, la DVF s'est montrée plus plastique que la TMS du printemps (Tableau 2-a) ou du moyenne des périodes de mesure (Tableau 2-d), à l'exception des moyennes des trois périodes de la TMS des graminées, où la plasticité de TMS était proche de celle de DVF.

La SSF a montré une plasticité plus élevée que celle de la TMS (LSD, $P \leq 0.001$), quelle que soit la période de mesure (Tableau 2-a, b et c) ou lors de la comparaison a été faite entre des valeurs moyennes (Tableau 2-d).

Ces observations ont été contraires lorsque ***l'analyse a été faite sur les rosettes et les autres dicotylédones*** (Tableau 2). Autrement dit, aucune différence significative n'a été notée entre la SSF et la TMS pour chaque période de mesure ou pour ces trois périodes regroupées (Tableau 2-a, b, c et d) et ces deux traits se sont montrées moins plastiques que la DVF du printemps (Tableau 2-a, et d).

Tableau 2 : Comparaison de la plasticité des traits, (TMS, SSF et DVF), en réponse à la disponibilité de l'azote pour l'ensemble des espèces et pour chacune de forme de vie. Les différentes lettres dans la même ligne correspondent aux différences significatives du test LSD (Least Significant Difference, $P \leq 0.001$). La TMS : La proportion de poids sec des feuilles à leur masse fraîches saturées en eau, mesurées en mg g^{-1}, la SSF : La proportion de superficie / le poids sec du limbe estimé en m^2 kg^{-1} et la DVF estimé en degré jours : La durée de vie des feuilles dès l'apparition jusqu'à la sénescence.

a) Comparaison de la plasticité des traits au printemps 2002 (n = 34).

	TMS	SSF	DVF
Toutes espèces	0.88^{a}	0.82^{b}	0.80^{b}
Graminées	0.88^{a}	0.80^{b}	0.82^{b}
Autres dicotes	0.91^{a}	0.86^{a}	0.73^{b}
Rosettes	0.87^{a}	0.85^{a}	0.80^{b}

b) Comparaison de la plasticité des traits en été 2001 (n = 30).

	TMS	SSF
Toutes espèces	0.88^{a}	0.82^{b}
Graminées	0.88^{a}	0.81^{b}
Autres dicotes	0.92^{a}	0.88^{a}
Rosettes	0.85^{a}	0.83^{a}

c) Comparaison de la plasticité des traits en automne 2002 (n = 27).

	TMS	SSF
Toutes espèces	0.80^{a}	0.75^{b}
Graminées	0.77^{a}	0.72^{b}
Autres dicotes	0.90^{a}	0.82^{a}
Rosettes	0.81^{a}	0.83^{a}

d) Comparaison de la plasticité moyenne de TMS et SLA aux trois périodes de mesures à celle de DVF du printemps 2002 (n = 24 ; nombre d'espèces communes aux 3 périodes).

	TMS	SSF	DVF
Toutes espèces	0.85^{a}	0.81^{b}	0.78^{b}
Graminées	0.84^{a}	0.78^{b}	0.81^{ab}
Autres dicotes	0.92^{a}	0.87^{a}	0.71^{b}
Rosettes	0.85^{a}	0.84^{a}	0.76^{b}

3) Effet des formes de vie sur la plasticité des traits :

Pour la TMS : Le test de comparaison de moyenne LSD a montré que les espèces de la forme de vie autres dicotes est celle pour laquelle la plasticité de la teneur en matière sèche (TMS) est la plus faible (Tableau 3-a) quelle que soit la période de mesure ainsi que pour l'ensemble de ces périodes ($P \leq 0.05$). Par contre, la plasticité de ce trait est plus élevée pour les graminées et les rosettes.

Pour la SSF : C'est pour les graminées que la plasticité est la plus élevée ($P \leq 0.01$, Tableau 3-b) à chaque période de mesure ou à l'ensemble de ces périodes. Ceci est vrai sauf en été, où la plasticité de la SSF calculé sur les espèces de graminées et sur les rosettes a été assez proche. En général, les rosettes et les autres dicotes représentent les formes de vie dans les quelles la SSF se montre le moins plastique vis-à-vis de la disponibilité de l'azote.

Pour la DVF : La DVF mesurée au printemps semble plus plastique au sein des autres dicotes ($P \leq 0.01$), tandis qu'elle est moins plastique au sein les rosettes et les graminées (Tableau 3-c).

Tableau 3 : Comparaison de la plasticité des traits, (TMS, SSF et DVF), en réponse à la disponibilité de l'azote au sein des formes de vie pour chacune et mélange des périodes de mesure. La TMS : La proportion de poids sec des feuilles à leur masse fraîches saturées en eau, mesurées en mg g-1, la SSF : La proportion de superficie / le poids sec du limbe estimé en m² kg-1 et la DVF estimé en degré jours : La durée de vie des feuilles dès l'apparition jusqu'à la sénescence. Nombre des espèces = 34, 30, 27 et 24 espèces respectivement dans le printemps, été, automne et moyenne périodes de mesure. Les différentes lettres dans la même colonne correspondent aux différences significatives du test LSD (Least Significant Difference).

a) Comparaison de la plasticité de TMS au sein des formes de vie. $P \leq 0.05$

	printemps	été	automne	Moyenne
Graminées	0.88^{b}	0.88^{b}	0.77^{c}	0.84^{b}
Autres dicotes	0.91^{a}	0.92^{a}	0.90^{a}	0.92^{a}
Rosettes	0.87^{b}	0.85^{c}	0.81^{b}	0.85^{b}

b) Comparaison de la plasticité de SSF au sein des formes de vie. $P \leq 0.01$

	printemps	été	automne	Moyenne
Graminées	0.80^{b}	0.81^{ab}	0.72^{b}	0.78^{b}
Autres dicotes	0.86^{a}	0.88^{a}	0.82^{a}	0.87^{a}
Rosettes	0.85^{a}	0.83^{b}	0.83^{a}	0.84^{a}

c) Comparaison de la plasticité de DVF, mesurée au printemps, au sein des formes de vie. $P \leq 0.01$

	DVF
Graminées	0.82^{a}
Autres dicotes	0.73^{b}
Rosettes	0.80^{a}

4) Comparaison de la plasticité des traits en réponse à l'N au sein des espèces :

Le comportement des espèces prises individuellement varie considérablement entre traitements (Tableau 4). La plus grande amplitude de variation dans les valeurs de trait a été observée pour le *F. rubra* (21%), *F. ovina* (32%) et *C. aureum* (44%) pour la TMS, la SSF et la DVF respectivement.

Tableau 4 : La plasticité des traits foliaires en réponse à la disponibilité de l'azote au sein des espèces (moyenne de trois périodes de mesure pour la TMS et SSF et la DVF du printemps). Les espèces sont classées en ordre croissant selon le test de comparaison de moyenne (LSD, Least Significant Difference ; $P \leq 0.001$). Nombre des espèces = 24 espèces communes dans les trois périodes de mesure. Pour les codes des espèces voir tableau 1 du Chapitre – III.

Codes	TMS	Codes	SSF	Codes	DVF
FESRUB	0.79	FESOVI	0.68	CHAAUR	0.56
CLERPIN	0.80	CLERPIN	0.69	PICHIE	0.64
FESOVI	0.81	LOLPER	0.69	BRAPIN	0.72
LOLPER	0.81	FESRUB	0.73	AGRCAP	0.75
PLALAN	0.82	PHLPRA	0.76	HERSPH	0.76
ANTODO	0.83	ARRELA	0.79	PLALAN	0.76
DACGLO	0.83	AGRCAP	0.79	CREBIE	0.77
ARRELA	0.83	BRIMED	0.79	ARRELA	0.77
CREBIE	0.84	ANTODO	0.80	ANTODO	0.77
BRIMED	0.84	AVEPUB	0.81	CENNIG	0.77
RUMOBT	0.85	TRIFLA	0.82	TAROFF	0.77
CENNIG	0.85	PICHIE	0.82	BRIMED	0.78
PHLPRA	0.85	CENNIG	0.82	TRIFLA	0.79
PICHIE	0.86	HOLLAN	0.83	FLEPRA	0.80
TRIFLA	0.87	BRASYL	0.84	RANACR	0.80
AVEPUB	0.87	PLALAN	0.84	LOLPER	0.82
AGRCAP	0.88	CHAAUR	0.84	FESRUB	0.83
TAROFF	0.88	TAROFF	0.85	RUMOBT	0.83
HOLLAN	0.89	DACGLO	0.85	AVEPUB	0.84
BRASYL	0.89	CREBIE	0.86	FESOVI	0.86
BRAPIN	0.89	RUMOBT	0.86	CLERPIN	0.87
HERSPH	0.90	BRAPIN	0.87	HOLLAN	0.87
CHAAUR	0.92	RANACR	0.88	DACGLO	0.89
RANACR	0.93	HERSPH	0.88	BRASYL	0.93

II.2. Comparaison du classement des espèces :

II.2.1. Pour chaque trait entre les traitements azotés et entre les périodes de mesures :

Les coefficients de corrélation de rang de Spearman ont été calculés, pour comparer le classement des espèces entre les deux niveaux d'azote établi pour chaque trait. Ceci a été effectué sur les données de chaque période de mesure ainsi sur celles de trois périodes groupées. Ce même test a été utilisé pour comparer, en conditions non limitantes en azote, le classement établi pour chaque trait entre les différents périodes de mesures. Pour tous les traits et lorsque l'analyse a été effectuée sur l'ensemble des espèces et sur les graminées, on observe que le classement des espèces a été conservé ($r \geq 0.84$; $P \leq 0.001$) entre les deux niveaux de provision en azote (Tableau 5 - a). Ceci a été noté quelle que soit la période de mesure et pour les trois périodes groupées. Le même ordre de tendance a été trouvé lors de les ensembles de dicotylédones ou les rosettes[51] ont été prises en compte à l'exception à l'automne 2002 pour la SSF sur les rosettes. $r \geq 0.79$; $P \leq 0.01$ pour les dicotylédones et $r \geq 0.77$; $P \leq 0.05$ pour les rosettes.

Le classement des espèces établi par la TMS ou la SSF a été significativement maintenu ($r \geq 0.56$; P au moins ≤ 0.05) entre les périodes de mesure lors de la comparaison a été conduite sur l'ensemble des espèces ou seulement sur les graminées (Tableau 5 - b). Par contre, la TMS est le seul trait pour laquelle le classement des espèces a été conservé à travers les périodes de mesure lorsque la comparaison a été conduite au sein des dicotylédones.

[51] La forme de vie autres dicotes n'est pas prise en compte lors des comparaisons car le nombre de ses espèces n'était pas suffisant (3 ou 4 espèces maximum pour chaque comparaison).

Tableau 5 : Comparaison du classement des espèces (test Spearman de corrélation du rang) établis par la TMS, SSF et DVF entre traitements azotés (5 - a) et périodes de mesure (5 - b) pour l'ensemble des espèces et chaque forme de vie. Le nombre des espèces inclue dans la comparaison selon le niveau de l'analyse (i.e., toutes espèces, graminées, dicotylédones et rosettes) est le suivant : 34, 21, 13 et 9 pour le printemps ; 30, 18, 12 et 9 pour l'été ; 27, 17, 10 et 6 pour l'automne, et 26, 17, 9 et 6 espèces pour les trois périodes groupées. Seuils de probabilité : (¤), $P \leq 0.10$; * $P \leq 0.05$; ** $P \leq 0.01$; ***, $P \leq 0.001$; n.s = non significatif.

a) Comparaison entre les deux niveaux d'azote.

	TMS				SSF				DVF
	printemps	été	automne	Moyenne	printemps	été	automne	Moyenne	printemps
Toutes espèces	0.97***	0.94***	0.89***	0.96***	0.87***	0.93***	0.73***	0.85***	0.88***
Graminées	0.90***	0.88***	0.88***	0.95***	0.86***	0.95***	0.84***	0.97***	0.92***
Dicotylédones	0.90***	0.90***	0.90***	0.98***	0.93***	0.95***	0.79**	0.93***	0.81***
Rosettes	0.80**	0.77*	0.94**	0.94**	0.93***	0.92***	0.49 n.s	0.83*	0.92***

b) Comparaison entre les différents périodes de mesure dans le traitement N+. Le nombre des espèces = 26 espèces communes dans les trois périodes de mesure (17espèces de graminées, 9 dicotylédones et 6 espèces de forme de vie rosettes).

		Printemps 2002		Automne 2002	
		TMS	SSF	TMS	SSF
Automne 2002	Toutes espèces	0.83***	0.74***		
	Graminées	0.72**	0.77***		
	Dicotylédones	0.70*	0.57 n.s		
	Rosettes	0.37 n.s	0.49 n.s		
Eté 2001	Toutes espèces	0.84***	0.56**	0.90***	0.70***
	Graminées	0.67**	0.56*	0.78***	0.70**
	Dicotylédones	0.85**	0.45 n.s	0.88**	0.55 n.s
	Rosettes	$0.77^{(¤)}$	0.49 n.s	0.60 n.s	0.31 n.s

II.2.2. Entre les différents traits foliaires (TMS, SSF et DVF) :

Dans des conditions non limitantes en azote pour la croissance les coefficients du test de rangs des espèces ont été calculés pour les différents traits foliaires à chaque période de mesure séparément ou regroupées. Ceci a été effectué sur l'ensemble des espèces et au sein des formes de vie (i.e., les graminées et les dicotylédones ; Parmi les dicotylédones, les espèces de forme de vie de rosettes on été traité séparément). On observe que, la SSF classe les espèces de façon inverse à la TMS et la DVF (Tableau 6). Ces deux derniers traits classent les espèces dans le même sens.

Pour l'ensemble des espèces, le classement de ces espèces établi par la DVF a été maintenu d'une manière significative pour la SSF et la TMS. Ceci a été noté à chaque période de mesure pour les deux traits (i.e., SSF et TMS), et les trois périodes groupées pour la SSF. Le coefficient de corrélation des rangs (r) a été égal au moins à -0.40 avec une probabilité (*P*) ≤ 0.05, et à 0.33 ; $P \leq 0.10$ pour la SSF et la TMS respectivement.

Le classement des espèces établi par la DVF et la TMS a été significativement conservé lorsque la comparaison a été conduite au sein des graminées. $r \geq 0.45$; avec une probabilité (*P*) ≤ 0.05. En outre, les corrélations de la SSF à la TMS et à la DVF, observées sur l'ensemble des espèces, ont été conservées et souvent améliorées particulièrement quand le *B. sylvaticum* a été exclu de l'analyse. $r \geq -0.41$; $P \leq 0.10$ pour la corrélation de la SSF à la TMS et $r \geq -0.48$; $P \leq 0.05$ pour la corrélation de la SSF à la DVF.

Aucune corrélation significative n'a été observée lorsque les dicotylédones ou les seules rosettes ont été prises en compte.

Tableau 6 : Les coefficients du test de rang de Spearman calculés entre les différents traits pour l'ensemble des espèces et chaque forme de vie dans le traitement N+. Le nombre des espèces inclue dans la comparaison selon le niveau de l'analyse (i.e., toutes espèces, graminées, dicotylédones et rosettes) est le suivant : 34, 21, 13 et 9 pour le printemps ; 30, 18, 12 et 9 pour l'été ; 27, 17, 10 et 6 pour l'automne, et 26, 17, 9 et 6 espèces pour les trois périodes groupées. Les seuils de probabilité sont : *, $P \leq 0.05$; **, $P \leq 0.01$; ***, $P \leq 0.001$; n.s = non significatif. (†) : Indique que l'analyse a été faite sans *Brachypodium sylvaticum* (Huds.) Beauv.

		Printemps 2002		Eté 2001		Automne 2002		Moyenne périodes de mesure	
		TMS	SSF	TMS	SSF	TMS	SSF	TMS	SSF
Toutes espèces	SSF	-0.07 n.s		-0.33(¤)		-0.18 n.s		-0.11 n.s	
	DVF	0.35*	-0.40*	0.33(¤)	-0.41*	0.38*	-0.68***	0.30 n.s	-0.61***
Graminées	SSF	-0.28 n.s -0.41(¤) (†)		-0.61** -0.80*** (†)		-0.47(¤) -0.56* (†)		-0.29 n.s -0.52* (†)	
	DVF	0.45*	-0.45* -0.48* (†)	0.48*	-0.61** -0.68** (†)	0.67**	-0.78*** -0.78*** (†)	0.60**	-0.63** -0.70** (†)
Dicotylédones	SSF	-0.13 n.s		-0.34 n.s		-0.36 n.s		-0.18 n.s	
	DVF	0.02 n.s	-0.44 n.s	0.03 n.s	-0.06 n.s	0.08 n.s	-0.59(¤)	0.35 n.s	-0.50 n.s
Rosettes	SSF	-0.18 n.s		-0.27 n.s		-0.49 n.s		-0.09 n.s	
	DVF	0.22 n.s	-0.23 n.s	0.13 n.s	-0.13 n.s	0.37 n.s	-0.54 n.s	0.20 n.s	-0.71 n.s

II.2.3. Entre traits foliaires et indices Ellenberg :

Pour toutes les espèces, les graminées et pour les dicotylédones (autres dicotes et rosettes groupées), les coefficients du rang de Spearman ont été calculés entre les valeurs de trait et les deux indices d'Ellenberg, Indice Ellenberg pour l'azote et celui de la tolérance à la défoliation fréquente (Tableau 7). Ces deux indices d'Ellenberg étaient corrélés négativement à la TMS et la DVF et positivement à la SSF.

Tableau 7 : Comparaison des classements des espèces établis par la TMS, SSF, DVF et indices Ellenberg pour l'azote (1-9 rangs), et la tolérance à la défoliation fréquente (ce dernier est adapté par Plantureux, 1-10 rangs, données non publiées). Les comparaisons ont été effectuées séparément pour toutes les espèces, les graminées et les dicotylédones. n : nombre d'espèces inclues dans la comparaison. Seuils de probabilité : $^{(¤)}$, $P \leq 0.10$; *, $P \leq 0.05$; **, $P \leq 0.01$; n.s = non significatif.

	n		TMS	SSF	DVF
Indice Ellenberg-N	24	Toutes espèces	-0.30 n.s	$0.38^{(¤)}$	-0.33 n.s
	15	Graminées	-0.64 *	0.59*	-0.68 **
	7	Dicotylédones	-0.53 n.s	0.29 n.s	-0.47 n.s
Tolérance à la défoliation fréquente	24	Toutes espèces	-0.15 n.s	0.16 n.s	$-0.34^{(¤)}$
	13	Graminées	-0.40 n.s	0.21 n.s	$-0.51^{(¤)}$
	8	Dicotylédones	-0.04 n.s	0.09 n.s	-0.50 n.s

Une corrélation de faible signification ($P \leq 0.10$) a été trouvée entre la SSF et Indice Ellenberg pour l'azote (N-Ellenberg) d'une part et DVF et indice Ellenberg pour la tolérance à la défoliation quand on a considéré toutes les espèces (Tableau 7). Au sein des graminées,

les trois traits foliaires ont été significativement corrélés à l'indice N-Ellenberg ($r \geq 0.59$; $P \leq 0.05$). La DVF est le seul trait ayant une corrélation avec l'indice de la tolérance à la défoliation ($r = -0.51$; $P \leq 0.10$). Aucune corrélation significative n'a été observée entre ces indices et les traits étudiés lorsque l'analyse de comparaison du classement a été effectuée au sein des dicotylédones (ensemble les autres dicotes et les rosettes).

II.3. Corrélations entre traits foliaires :

Une analyse multivariée des composantes principales (ACP) a été réalisée sur l'ensemble d'espèces disponible (34 espèces hors légumineuses mesurées au moins sur 2 périodes) (Figure 5 - a) et les seules graminées (Figure 5 - b) dans N+. Sur la Figure (5 – a) on observe que le facteur 1 explique 57% de la variation dans les valeurs de traits foliaires (i.e., la SSF, la TMS et la DVF) projetés sur le plan. En outre, la DVF mesurée au printemps et la SSF sont les mieux corrélées à cet axe. Les coefficients de correlation sont de –0.91 et 0.70 pour la DVF et la SSF respectivement. Par contre, la TMS l'est au facteur 2 (32%), avec un coefficient de corrélation de 0.74. La DVF et la TMS sont positivement corrélées entre elles et négativement à la SSF. La signification de ces corrélations calculée seulement sur l'ensemble des espèces ayant des mesures dans les trois périodes dans N+ est illustrée dans le Tableau 8. Pour l'ensemble des espèces, une corrélation négative, significative a été observée entre la SSF et la TMS d'une part et entre la SSF et la DVF d'autre part. Ceci a été noté quelle que soit la période de mesure ainsi que pour l'ensemble de ces périodes sauf entre la TMS et la SSF mesurés au printemps ($r \geq 0.15$ avec une probabilité $P \leq 0.01$). Ces coefficients ainsi que leur signification ont été supérieurs chez les graminées (Tableau 8, Figure 5 - b), particulièrement quand le *B. sylvaticum* a été exclu de l'analyse ($r \geq 0.27$; $P \leq 0.001$). La Figure (5 - b), basée sur les graminées, montre une relation positive entre l'axe 1 et la SSF avec un coefficient de corrélation de 0.82. Le même axe est corrélé nigativement à la TMS et à la DVF. Les coefficients de corrélations sont de -0.84 et de –0.88 pour la TMS et la DVF respectivement. La corrélation positive entre la TMS et la DVF a montré les mêmes tendances notamment chez les graminées (Tableau 8). $r \geq 0.24$; $P \leq 0.05$ et $r \geq 0.33$; $P \leq 0.001$ pour l'ensemble des espèces et les graminées respectivement. Au sein des dicotylédones ainsi les rosettes une seule relation significative a été notée entre la TMS et la SSF durant l'été,

l'automne et les trois périodes groupées de mesures. $r \geq -0.28$ et $r \geq -0.38$ avec $P \leq 0.001$ pour dicotylédones et les dicotylédones en rosettes respectivement (Tableau 8).

La figure (5 – a) confirme les différentiations des espèces par leur forme de vie observées par la TMS (la valeur la plus élevée de TMS est celle des graminées tandis que celle la plus faible est des rosettes) ainsi par leurs valeurs de traits notées dans les figures 1, 2 et 3. L'ensemble des graminées peut être séparé en quatre groupes selon leurs valeurs de TMS, SSF et DVF (Figure 5 - b) :

1) Le premier groupe est constitué par les espèces de types « A » et « B » définies par une TMS faible avec *Poa trivialis* (ayant 2 saisons de mesure dans N+). Ces espèces présentent des valeurs élevées de SSF et une DVF courte. Deux espèces de type « B » se détachent de ce groupe : *Dactylis glomerata* (possédant des valeurs intermédiaires de ces trois traits) et *Festuca Arundinacea* espèce de faibles TMS et SSF et ayant une DVF longue.

2) Le deuxième groupe est constitué par trois espèces de types « C » d'après la TMS ayant des valeurs élevées de TMS et SSF et une DVF courte : *Agrostis capillaris, phleum pratense* et *Trisetum flavescens*.

3) Le troisième groupe rassemble des espèces de type « C » et « D » se caractérisant par une DVF et une SSF intermédiaires entre celles des groupes 2 et 4.

4) Enfin, 3 espèces de type « D », *Deschampsia cespitosa* (ayant des valeurs extrêmes de TMS, SSF et de DVF) ainsi *Brachypodium pinnatum* et *Molinia caerulea* (présentant des valeurs extrêmes de TMS et DVF) constituent le quatrième groupe.

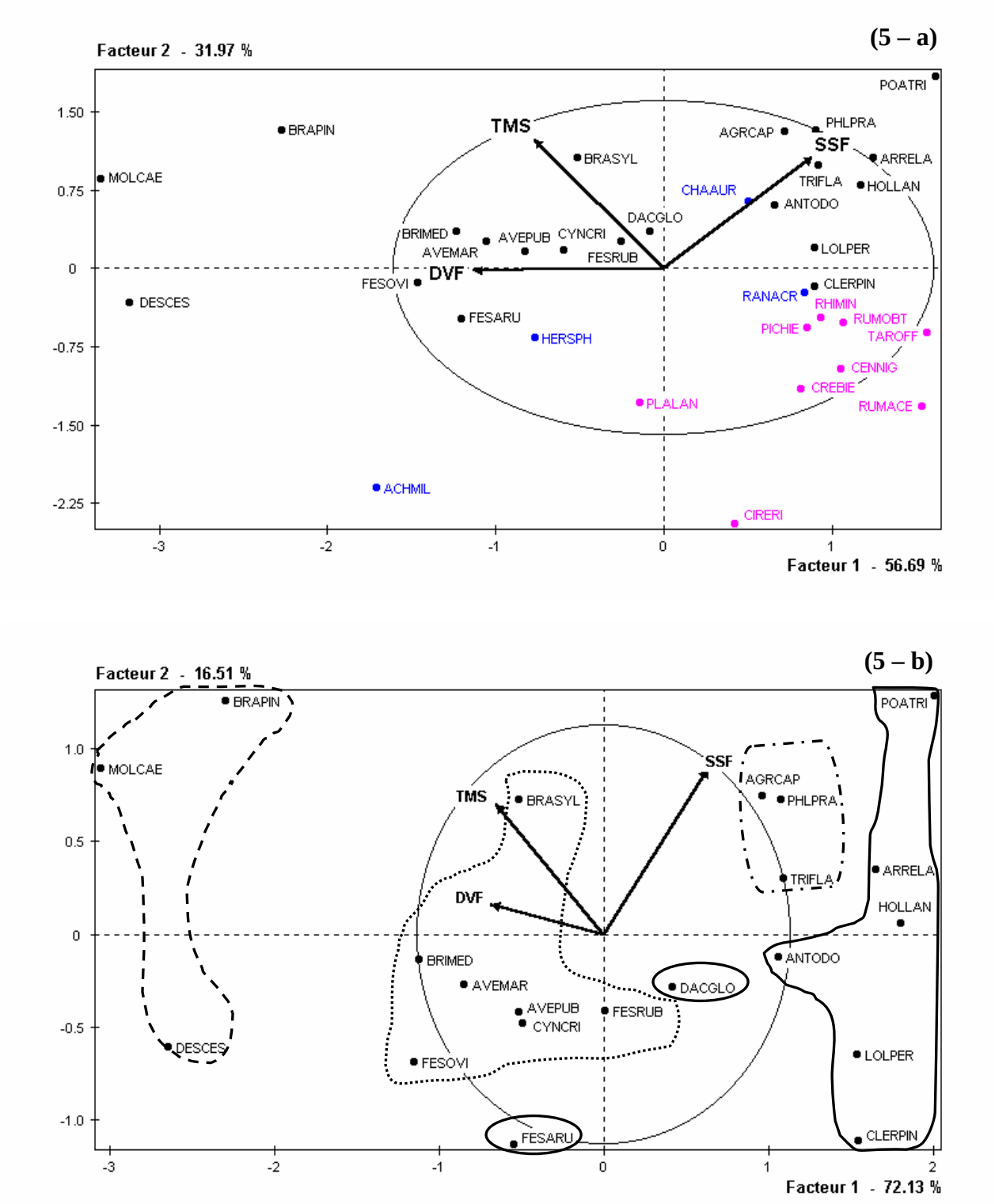


Figure 5 : Typologie des espèces étudiées (ayant des mesures disponibles dans le traitement N+ au moins à 2 périodes) en fonction de la teneur en matière sèche (TMS), la surface spécifique foliaire (SSF) et la durée de vie des feuilles (DVF). La figure (5 – a) représente l'ensemble des espèces où les espèces en couleur noire sont des graminées, en couleur rose sont des dicotylédones en rosettes et celles en bleu sont des autres dicotes. La figure (5 – b) représente les graminées. L'analyse a été faite sans la SSF de *Brachypodium sylvaticum* (Huds.) Beauv pour l'ensemble d'espèces et les graminées. Pour les codes des espèces voir tableau 1 ; Chapitre - III.

Tableau 8 : Les coefficients du test de Pearson calculés entre les différents traits pour l'ensemble des espèces et chaque forme de vie dans le traitement N+. Le nombre des espèces inclue dans la comparaison est égal à 34, 30, 27 et 26 espèces respectivement dans le printemps, été, automne et moyenne périodes de mesure. Seuils de probabilité : [¤], $P \leq 0.10$ *, $P \leq 0.05$; **, $P \leq 0.01$; ***, $P \leq 0.001$; n.s = non significatif. [†] : Indique que l'analyse a été faite sans *Brachypodium sylvaticum* (Huds.) Beauv.

		Printemps 2002		Eté 2001		Automne 2002		Moyenne périodes de mesure	
		TMS	SSF	TMS	SSF	TMS	SSF	TMS	SSF
Toutes espèces	SSF	-0.02 n.s		-0.28***		-0.15**		-0.27***	
	DVF	0.25***	-0.20***	0.24***	-0.25***	0.29***	-0.46***	0.24*	-0.44***
Graminées	SSF	-0.36*** -0.38*** [†]		-0.58*** -0.71*** [†]		-0.48*** -0.58*** [†]		-0.49*** -0.60*** [†]	
	DVF	0.38***	-0.27*** -0.27*** [†]	0.33***	-0.38*** -0.39*** [†]	0.57***	-0.61*** -0.61*** [†]	0.43**	-0.54*** -0.56*** [†]
Rosettes	SSF	-0.13 n.s		-0.38***		-0.60***		-0.46***	
	DVF	0.04 n.s	-0.09 n.s	0.16 [¤]	-0.13 n.s	0.24*	-0.15 n.s	0.001 n.s	-0.23 n.s
Dicotylédones	SSF	-0.07 n.s		-0.30***		-0.28***		-0.33***	
	DVF	0.28 n.s	0.10 n.s	0.11 n.s	-0.12 n.s	0.20 n.s	-0.13 n.s	0.16 n.s	-0.20 n.s

III. Discussion

III.1. Les facteurs affectant les valeurs des traits et leur effet sur le classement des espèces :

Nous avons montré une variation dans les valeurs de TMS et SSF selon les périodes de mesure (Figure 4), ce qui concorde avec les résultats rapportés par Garnier *et al*. [2001a]. De la même manière, la SSF, TMS et DVF se sont montrés plastiques en réponse à la disponibilité en azote. Ainsi, la SSF augmente tandis que la TMS et la DVF diminuent suite une augmentation dans la disponibilité en N, tel qu'il a été montré dans d'autres études [Fichtner & Schulze, 1992 ; Van Der Werf *et al*., 1993 ; Ackerly & Bazzaz, 1995 ; Ryser & Lambers, 1995 ; Knops & Reinhart, 2000 ; Schippers & Olff, 2000].

Les variations dans la surface spécifique foliaire peuvent être dues à :

1) La nutrition minérale. L'apport d'azote stimule la production des feuilles de grandes surfaces [Buxton & Fales, 1994], ayant en teneur élevée en eau, ce qui est positivement corrélé à la SSF [Shipley, 1995]. La masse spécifique foliaire (inverse de SSF) est négativement corrélée à la disponibilité en azote [Sinclair & Horie, 1989 ; Duru *et al*., 1995a],

2) L'âge de feuille [Nelson & Moser, 1994 ; Schippers & Olff, 2000] et le niveau de l'insertion des feuilles sur la talle pour les graminées [Wilson, 1976b]. La SSF varie à l'échelle du développement et de la sénescence d'une feuille, surtout durant les périodes d'expansion rapide de feuilles [Knight & Ackerly, 2003],

3) La température de l'air [Buxton & Fales, 1994 ; Ackerly *et al*., 2002]. Selon ces auteurs il existe une corrélation négative entre la température et la SSF.

4) Différences du niveau de la lumière [Schnyder & Nelson, 1989 ; Allard *et al*., 1991]. Ces auteurs rappellent que la photosynthèse réalisée sous faible radiation peut changer la densité de tissus foliaire ce qui diminue la masse spécifique foliaire (i.e., masse sèche de feuille par unité de surface = inverse de SSF). Outre, les travaux d'Ackerly [1992] et Ackerly *et al*. [2002] ont trouvé que la taille de la feuille et sa SSF diminuent avec l'augmentation du niveau de l'éclairement,

5) La disponibilité en eau [Wright *et al*., 2001]. La surface spécifique foliaire est en relation positive avec la teneur des feuilles en eau [Shipley, 1995],

6) La variabilité génétique (i.e., des plantes issues des populations différentes de la même espèce, même quand elles sont cultivées dans des conditions identiques, pourraient exprimer de grandes différences de SSF d'après Wilson *et al*., [1999]), ou à la variabilité environnementale, tant temporelle que spatiale [Garnier *et al*., 2001a].

Les mêmes facteurs pourraient potentiellement avoir un effet sur la TMS. Dans notre travail nous avons considéré que les espèces ont poussé dans des conditions favorables en ce qui concerne la disponibilité de l'eau et des éléments nutritifs (traitement N+). Par conséquent, nous faisons l'hypothèse que la variation observée dans les valeurs de traits à travers les périodes de mesure est du à des facteurs climatiques surtout la température ambiante et le rayonnement solaire et à des variabilités génétiques exposées par les espèces elles même. La radiation globale RG (MJ m^{-2}) et les moyennes journalières de température (°C) ont été calculées pour la période allant depuis un mois avant le début des mesures jusqu'au dernier jour de mesure et ceci a été fait pour chaque période (Figure 6). Une différence significative a été observée pour le ratio radiation / température entre les périodes de mesure. Au printemps (caractérisé par TMS élevée et SSF basse, pour toutes espèces et au sein des formes de vie) la proportion était 1.33, tandis qu'à l'automne (caractérisée par TMS basse et SSF élevée) la proportion était considérablement inférieure (0.84), ce qui est en accord avec les observations rapportés par Allard *et al*. [1991]. La valeur élevée de TMS notée durant l'été 2001 peut être expliquée par la proportion élevée de RG / T. Mais la valeur élevée de SSF enregistrée durant cette saison montre que cette base d'explication n'est pas suffisante. L'interférence avec d'autres facteurs environnementaux et surtout ceux génétiques,

dont nous ne les avons pas maîtrisés, peuvent jouer un rôle dans l'explication de variations dans les valeurs de traits à travers les saisons.

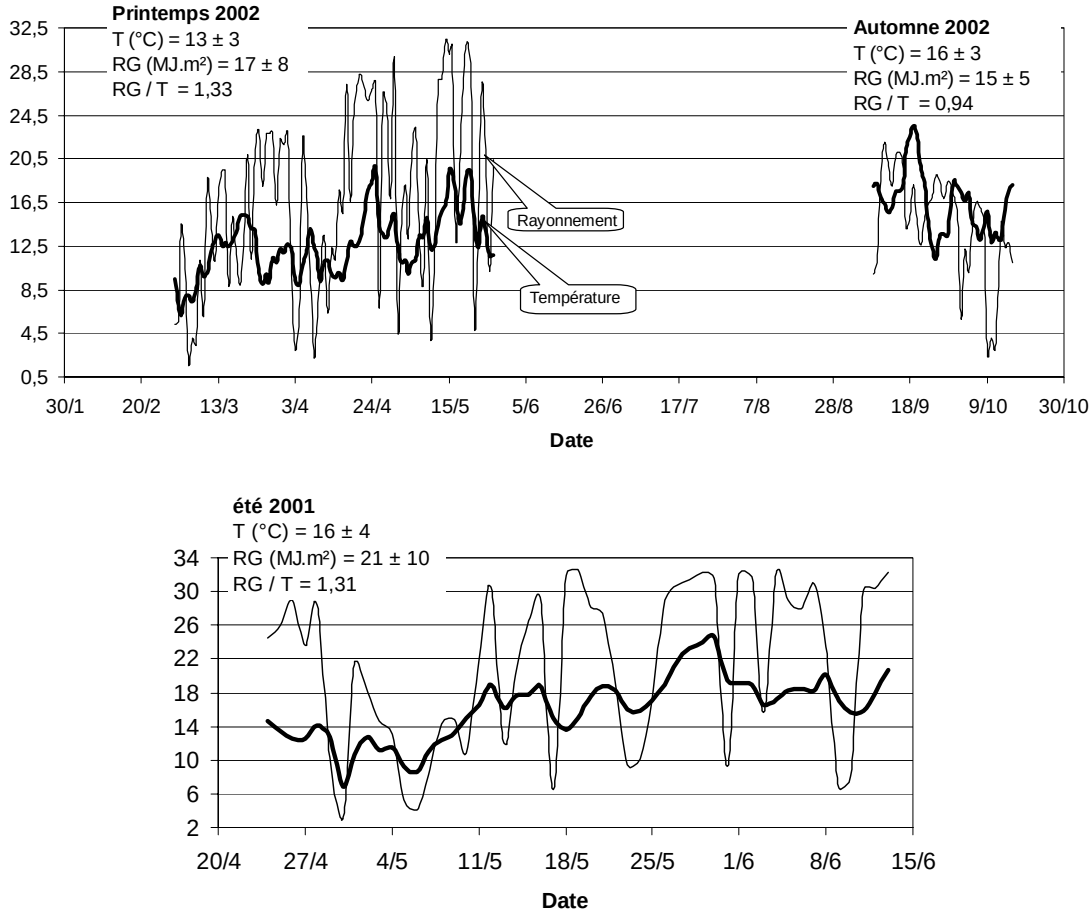


Figure 6 : Variations des températures et du rayonnement global durant les périodes de mesure.

La SSF s'est montrée plus variable dans le temps que la TMS (Figure 4), confirmant à ce qui a été rapporté par Garnier *et al.* [2001a]. En ce qui concerne la plasticité des traits vis-à-vis de l'azote, la TMS s'est avérée moins plastique que la DVF quelque soit le niveau de l'analyse (i.e., toutes espèces ou au sein de formes de vie) (Tableau 2). Ceci est en accord avec les résultats montrés par Navas [2000]. La SSF a montré une plasticité égale à celle de la DVF et supérieure à celle de la TMS (i.e., TMS < SSF = DVF) pour l'ensemble des espèces et pour les graminées, tandis que pour les rosettes la plasticité de SSF a été égale à celle de la TMS et inférieure à celle de la DVF (i.e., TMS = SSF < DVF). D'après Knops & Reinhart [2000], l'augmentation de SSF le long du gradient de fertilisation implique une diminution plus importante dans la longévité de feuilles.

Malgré la variabilité temporelle des traits et leur plasticité en réponse à la disponibilité en azote, le classement des espèces a été maintenu entre les différents saisons et pour les deux niveaux d'azote, et ceci a été observé pour l'ensemble d'espèces et pour les graminées (Tableau 5). Les coefficients de corrélations de rangs ainsi leur signification pour la TMS étaient plus hauts que ceux pour la SSF ($r \geq 0.56$; P au moins ≤ 0.05 pour la SSF, et $r \geq 0.67$; P au moins ≤ 0.01 pour la TMS).

Lorsque les comparaisons du classement ont été effectuées au sein des dicotylédones (n = 9 espèces) le classement des espèces a été maintenu entre les deux niveaux d'azote et entre saisons (Tableau 5). Par contre, lorsque l'analyse a été réalisée sur le Rosettes aucune similarité de classement n'est conservée. De plus, les trois traits étudiés au sein des graminées à l'exception de *B. sylvaticum*, ont classé les espèces d'une manière significativement conservée quelle que soit la période de mesure ou les trois périodes groupées (Tableau 6).

III.2. Relations entre traits foliaires et la richesse en azote du milieu

Nos données ont montré que la richesse en azote de l'habitat naturel des espèces, caractérisée par le N-nombre d'Ellenberg, était négativement corrélée tant à la TMS qu'à la DVF (Tableau 7) et positivement à la SSF, ce qui est en accord avec les résultats annoncés par Elberse & Berendse, [1993]. Dans une étude sur 8 espèces de graminées, ces auteurs ont trouvé une corrélation positive, significative ($r \geq 0.65$; P au moins ≤ 0.10) entre N-Ellenberg

et la SSF (déterminante principale du RGR) de ces espèces. Ceci est en accord avec la bonne corrélation entre le RGR potentiel des espèces et la disponibilité en azote de leurs habitats naturels, tel qu'il a été montré par Grime & Hunt [1975] et Poorter & Remkes [1990]. Manteaux *et al.* [1991] rapportent que la durée de vie des feuilles est corrélée négativement à l'INN (i.e., Indice Nutrition en N), ce qui est en accord avec la corrélation observée entre N-Ellenberg et la DVF. Les corrélations significatives entre l'indice N d'Ellenberg et la TMS, la SSF et la DVF confirment ce qui a été déjà rapporté dans la littérature et montre la pertinence de ces traits foliaires pour prédire la préférence d'habitats des espèces. La sélection naturelle dans des habitats riches en nutriments a favorisé les espèces avec une élevée SSF et par conséquent une TMS faible et une DVF courte.

L'étude des relations entre les traits foliaires et la richesse en azote du milieu nous permet de discuter les résultats rapportés par Garnier [1997] montrant que les espèces de milieux productifs sont plus plastiques que celles de milieux peu fertiles. Autrement dit, est ce que les espèces caractérisant les milieux productifs présentent une forte plasticité en réponse à la disponibilité en N par rapport à celles caractérisant les milieux peu productifs ? Notre étude, réalisée sous contrôle de la disponibilité en N permet d'estimer la plasticité des traits en conditions standardisées pour toutes les espèces.

Pour répondre à cette question nous avons mobilisé les données des deux groupes d'espèces ayant des valeurs très extrêmes de la TMS (voir Figure 3). Le premier (fort RGR), caractérisant les milieux riches en nutriments et ayant une stratégie de capture de ressources, se compose de : *L. perenne*, *L. perenne* cv clerpin et *Holcus lanatus* L [Poorter & Remkes, 1990 ; Niemann *et al.*, 1992 ; Elberse & Berendse, 1993], et le deuxième (faible RGR), caractérisant les milieux pauvres en nutriments et ayant une stratégie de conservation de ressources, composé de *Festuca ovina*, *Briza media* et *Brachypodium pinnatum* [Elberse *et al.*, 1983 ; Poorter & Remkes, 1990 ; Daccord, 1991 ; Elberse *et al.*, 1992 ; Elberse & Berendse, 1993 ; Van Der Werf *et al.*, 1993 ; Ryser & Lambers, 1995 ; Schippers & Olff, 2000]. L'analyse de variance a montré qu'il n'y a pas d'interaction entre le traitement azoté et la stratégie de croissance des espèces pour la TMS (Figure 7). Pour la SSF les espèces à stratégie de capture des ressources se sont montrées plus plastiques ($P \leq 0.10$) en réponse à la disponibilité en azote que celles à stratégie de conservation des ressources. Ceci est en accord avec les résultats de Garnier [1997] qui a montré que les espèces à fort RGR sont plus

sensibles à la disponibilité de l'azote que celles à faible RGR. Ce même RGR est fortement déterminée par la relation entre la surface des feuilles et le poids sec total de la plante (LAR : Leaf Area Ratio) [Lambers & Poorter, 1992]. D'après Evans [1972], cité par Ryser et Lambers [1995], le LAR peut être décomposé en deux termes :

- Le premier exprime l'allocation de la biomasse aux feuilles (LWR = Leaf weight ratio) qui est la proportion de poids sec de feuille dans la biomasse,
- Le deuxième exprime la relation entre l'unité de surface foliaire et son poids sec (SSF = surface spécifique foliaire).

Ce dernier terme explique en grande partie les différences de RGR entre les espèces, étant les différences d'allocation de biomasse vers les feuilles (LWR) moins important [Poorter & Remkes, 1990 ; Garnier, 1992].

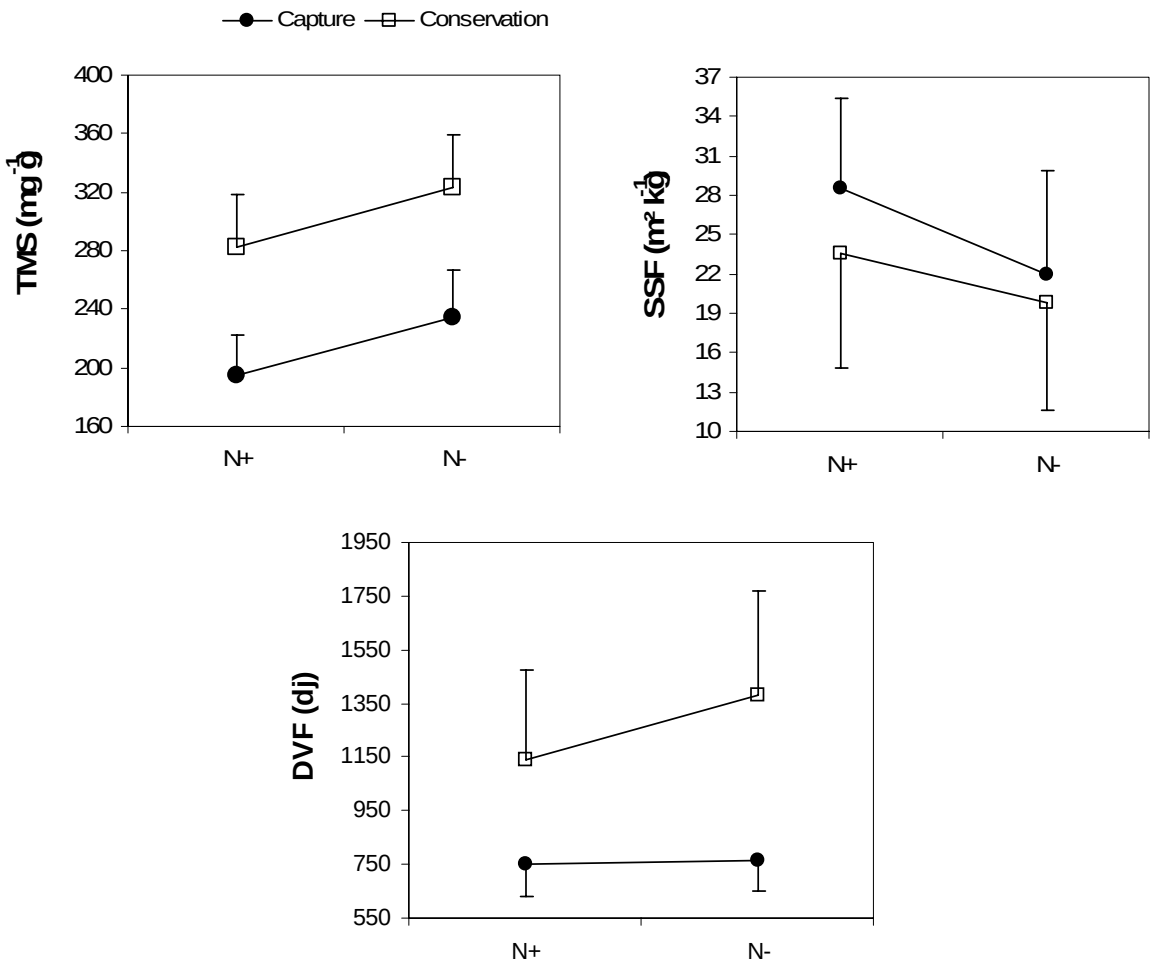


Figure 7 : Les interactions entre la stratégie d'exploitation des ressources des espèces et le traitement azoté pour la teneur en matière sèche (TMS), la surface spécifique foliaire (SSF) et la durée de vie des feuilles (DVF). Les figures montrent les valeurs des traits foliaires en N+ et en N- des espèces du groupe « A » (qui sont à stratégie de capture) et de 3 espèces du groupe « D » (qui sont à stratégie de conservation).

En ce qui concerne la durée de vie des feuilles (DVF) les espèces à stratégie de conservation de ressources se sont montrées plus plastiques en réponse à la disponibilité en azote que celles à stratégie de capture ($P \leq 0.01$).

Dans des expérimentations à court terme et sous conditions limitantes il a été montré que les espèces à croissance rapide avaient la capacité à croître mieux que celles à taux de croissance faible [Lambers & Poorter, 1992], tandis que sous le long terme la réponse est inversée [Aerts & Van der Peijl, 1993]. Dans les milieux peu fertiles la conservation de ressources déjà captées, ce qui peut être permis par l'augmentation de la durée de vie des feuilles [Chapin, 1980], est aussi importante que la capture de la ressource elle même [Berendse & Aerts 1987 ; Aerts 1989]. Dans des conditions non limitantes en nutriment, les espèces caractérisant les milieux fertiles présentent une productivité[52] de l'azote élevée qui abouti à un renouvellement rapide des feuilles, qui à son tour minimise le temps moyen de résidence des nutriments dans les feuilles [Aerts, 1990]. En outre, la productivité élevée en azote conduit inévitablement à un auto ombrage et par conséquent des conditions de la lumière défavorables pour les feuilles au centre du couvert ce qui minimise la durée de vie de feuilles et maximise les pertes en nutriments [Aerts, 1990].

Nos données montrent que la population naturelle et la variété sélectionnée (Clerpin) de *Lolium perenne*, qui sont des espèces préférant aussi des environnements riches en nutriments, montrent des valeurs fortes de plasticité de TMS et de SSF vis-à-vis de l'azote, aussi bien que *F. ovina* et *F. rubra* (Tableau 4), typiquement des espèces qui occupent des habitats pauvres en nutriments. A l'opposé, *Arrhenatherum elatius*, cité comme étant une espèce qui préfère des habitats riches en nutriments [Elberse & Berendse, 1993 ; Elberse *et al.*, 1983] et classée par Ellenberg *et al.* [1991] comme ayant la valeur de N-number la plus forte parmi les graminées, est la seule espèce montrant des variations significatives de SSF et TMS (le Groupe 1, voir annexe 4) pour les trois périodes de croissance et une grande plasticité face à l'azote (Tableau 4). Outre, la comparaison entre *D. glomerata* et *B. pinnatum*, illustré dans le Tableau 4 dans les valeurs de TMS et SSF, confirme les résultats rapportés par

[52] La productivité d'azote : est la productivité annuelle (g) par unité de nutriment azoté (g) d'une population, $g\ g^{-1}\ an^{-1}$ [Aerts, 1990].

Ryser & Lambers [1995] rappelant que la première espèce est plus plastique en réponse à la disponibilité en azote que la seconde.

Les éléments de discussion présentés ci-dessus, peuvent être utilisés pour analyser l'avantage de la plasticité chez une espèce donnée pour être ubiquiste ou non. Ceci peut être discuté au travers de deux exemples. *H. lanatus*, une espèce caractérisant des milieux riches en nutriments [Schippers & Olff, 2000] et présentant une forte ubiquité. [Poorter & Remkes, 1990], a montré des valeurs de SSF et de TMS peu variables entre les périodes de croissance (le groupe 4, voir annexe 4. 2) et entre les deux niveaux d'azote (Tableau 4). Cette espèce est la seule graminée qui a été observée dans chacune des 300 parcelles d'un réseau situé dans les Pyrénées Centrales et couvrant une grande gamme de fertilité et de modes d'exploitation (J.P. Theau, communication personnelle). De la même manière, *A. odoratum* et *Plantago lanceolata*, deux espèces assez répandues sur le terrain et classées comme ubiquistes d'après Ellenberg, ont montré une variabilité assez importante dans les valeurs de TMS, SSF et DVF tout de long du gradient de l'azote.

Autre résultat important à saisir est : *L. perenne* et sa variété sélectionnée Clerpin[53], deux bases génétiques différentes (large chez la population naturelle et étroite chez la variété sélectionnée), ont montré une plasticité de TMS et de SSF semblable par rapport à la disponibilité de l'azote. Cela signifie que la sélection a changé la précocité phénologique de cette espèce voir section suivante (elle est devenue plus tardive), mais pas sa réponse à la disponibilité en azote.

Ces résultats montrent que la plasticité de la TMS, la SSF et la DVF en réponse à la disponibilité de l'azote ainsi leur variabilité temporelle ne sont pas suffisantes pour diagnostiquer le fait qu'une espèce soit ubiquiste ou non. Par contre, la plasticité de la SSF et la DVF peut expliquer la préférence d'habitat des espèces. On fait l'hypothèse que la notion ubiquité des espèces peut être traduite par la plasticité d'autres traits que la TMS, la SSF et la DVF ou tout simplement par la plasticité de ces traits foliaires étudiés en réponse à d'autres facteurs environnementaux que la disponibilité en azote ou la variation saisonnière.

[53] La variété Clerpin de *L. perenne* a été sélectionnée pour être tardive en phénologie.

III.3. Évaluation des différents traits étudiés pour classer les espèces

La SSF et la TMS se sont montrés assez stables dans le temps et l'espace d'après les résultats rapportés par Garnier *et al*. [2001a]. Ces auteurs rappellent que les deux traits peuvent être utilisés dans les classements des espèces. Notre travail a confirmé la stabilité du classement des espèces établi par la TMS et SSF dans le temps et a prouvé aussi la stabilité du classement établi par ces deux traits plus la DVF par rapport à la disponibilité de l'azote. Donc, d'après nos résultats et la littérature, les trois traits seront des bons candidats pour classer les espèces d'une manière stable quelle que soit la période de mesure ou la disponibilité de l'azote dans le milieu. Mais, concernant l'objectif de ce travail, qui doit identifier le /les trait(s) pertinents pour caractériser les espèces, les traits recherchés devraient avoir une mesure facile et fiable. Si la mesure des traits est difficile ou consommatrice de temps elle ne sera jamais déterminée sur de grand nombre d'espèces [Wilson *et al*., 1999]. Basé sur la dernière condition, **la DVF ne fait jamais parti des traits retenus dans cette étude**. Le choix reste alors entre la SSF et la TMS. En outre, **La SSF** a quelques désavantages :

1. Vraisemblablement pour les espèces d'ombre en général (e.g., *B. sylvaticum*), la SSF va probablement être un piètre indicateur de l'utilisation des ressources car ces espèces et surtout celles adaptées aux milieux peu productifs peuvent réaliser des valeurs élevées de SSF, ce qui provoque une surestimation de la richesse de milieu en azote,

2. Sa mesure pose des problèmes avec les espèces ayant des feuilles verticales ou, pire encore, qui n'ont pas de feuilles [Wilson *et al*., 1999],

3. Sa mesure est consommatrice de temps, moins fiable et moins précise que d'autres traits foliaires [Wilson *et al*., 1999]. Or beaucoup de feuilles sont difficiles à aplatir (e.g., les feuilles froissées ou onduleuses) pour obtenir la surface totale, et les différentes quantités de pression appliquée sur les feuilles pourraient influencer la surface mesurée,

4. De plus, la SSF montre une faible reproductibilité de mesure car elle varie entre répétition selon les résultas montrés par Garnier *et al.* [2001b]. Outre, ce trait peut varier en conséquence du changement de l'épaisseur de la feuille, sa composition, ou les deux [Wilson *et al*., 1999].

Contrairement, **la TMS est :**

1) Facile à mesurer, elle n'exigerait pas de mesure de la surface, avec une reproductibilité de mesure élevée [Garnier *et al*., 2001a], beaucoup moins variable et en grande partie indépendante de l'épaisseur de feuille [Wilson *et al*., 1999],

2) La TMS, très bien corrélée à la densité de tissu de la feuille [Ryser, 1996 ; Garnier & Laurent, 1994 ; Wilson *et al*., 1999], est un indicateur potentiel de la stratégie des espèces vis-à-vis de la capture des ressources, et par conséquent de la préférence d'habitats [Ryser, 1996 ; Wilson *et al*., 1999 ; Garnier *et al*., 2001a]. Les valeurs faibles ou élevées de TMS sont respectivement associées avec un habitat riche ou pauvre en éléments nutritifs [Cruz *et al*., 2002a]. La corrélation observée entre les valeurs moyennes de TMS (mesurée dans N+) et l'indice N d'Ellenberg (Tableau 7) ainsi le classement des espèces selon la TMS, mesurée dans N+, et qui est illustré dans la figure 1-a, supporte ce point de vue. Dans cette figure le *B. pinnatum*, *Briza media* et *F. ovina*, qui ont des caractéristiques d'espèces de milieux pauvres [Poorter & Remkes, 1990 ; Ellenberg *et al*., 1991 ; Niemann *et al*., 1992 ; Elberse & Berendse, 1993 ; Ryser, 1996 ;Vazquez de Aldana & Berendse, 1997 ; Schippers & Olff, 2000], ont montré des valeurs de TMS élevées. Au contraire, aussi bien la population naturelle que la variété sélectionnée Clerpin de *Lolium perenne* et que *A. elatius*, qui sont des espèces typiques des habitats très fertiles [Poorter & Remkes, 1990 ; Elberse & Berendse, 1993 ; Berendse *et al*., 1992 ; Niemann *et al*., 1992 ; Ryser, 1996 ;Vazquez de Aldana & Berendse, 1997], ont montré des valeurs faibles de TMS (Figure 1). Nos résultats montrent clairement que, cultivé sans limitation d'azote, les espèces de milieux pauvres conservent la caractéristique d'avoir une TMS élevée.

Le bilan de cette évaluation menée sur la TMS et la SSF nous conduit à proposer la TMS comme un outil pour classer les espèces et par extension les communautés prairiales selon leur disponibilité en azote. Il reste néanmoins à décider sur quelles espèces réaliser l**es mesures de la TMS**. Faut il les réaliser **sur l'ensemble des espèces ou sur une seule forme de vie (i.e., sur les graminées ou les dicotylédones ou seulement les rosettes parmi ces dernières)?**.

Rappelons-nous que la TMS, après la littérature [Liira & Zobel, 2000 ; Cruz *et al*., 2002a] et nos résultats (Figure 2), a séparé l'ensemble des espèces en trois groupes, qui correspondent à trois formes de croissance définies comme graminées, dicotylédones en rosette et autres dicotylédones. Les groupes basés sur nos données de TMS sont composés d'une part des graminées et d'autre part des dicotylédones. Ces dernières sont à leur tour subdivisé entre deux groupes des espèces : celles qui, toujours au stade végétatif, ont des tiges ou des grands pétioles et /ou des feuilles très découpées (i.e., les autres dicotylédones), et celles avec des feuilles simples et entières sans ou avec un très court pétiole (i.e., les dicotylédones en rosette). Les valeurs de TMS mesurées sur les graminées ont été significativement différentes de celles mesurées sur les rosettes quelle que soit la période de mesure ou le niveau de l'azote. Cela signifie que, au stade végétatif, la proportion entre le poids des tissus métaboliques et des tissus structuraux de la feuille est plus élevée chez les rosettes que chez les graminées. De telles différences entre les formes de vie ont des conséquences importantes pour le traitement de données de traits foliaires à l'échelle de la communauté. Il est clair que n'importe quel changement dans la contribution d'une forme de vie à la biomasse produite par une prairie pourrait mener aux erreurs dans son évaluation relative de la richesse en azote. Pour éviter ceci, **nous proposons de se limiter aux seules populations de graminées**. Le choix de cette forme de vie est basé sur plusieurs raisons :

a) Les différentes corrélations, comparaison du classement (Tableau 5 et 6) ou corrélations entre traits (Tableau 8), observées dans ce travail lorsque l'on considère l'ensemble du jeu de données ont été retrouvées même certaines se sont améliorées lorsque les analyses ont été effectuées seulement sur les graminées et surtout quand le *B. sylvaticum* a été exclu à cause de son comportement atypique (valeurs élevées tant de SSF que de TMS),

b) La plasticité des traits peut être saisie par les seules graminées (Tableau 3),

c) Une homogénéité structurale qui lui confère l'appartenance à une seule famille botanique,

d) Leur importante contribution à la biomasse des prairies naturelles (le plus souvent entre 50 et 80 % pour les prairies de montagne humides).

CHAPITRE IV - PARTIE – 2

LA PHENOLOGIE DES ESPECES

I. Rappel des Objectifs et hypothèse :

Les stades phénologiques, particulièrement le début d'allongement des tiges et la floraison des espèces sont des traits clefs utiles pour gérer les dates et les modalités (fauche, pâturage) de récolte, ainsi la croissance et la qualité de ces espèces. **La difficulté de suivre ces stades en conditions de terrain**, particulièrement dans des communautés à flore complexe, **a poussé notre équipe (équipe ORPHEE à l'INRA de Toulouse) à chercher un moyen rapide et fiable pour les décrire et pour classer les espèces selon leur développement phénologique**. Dans ce but, l'équipe propose deux méthodes indirectes appliquées à la détermination du type phénologique d'une communauté :

1. La première méthode consiste à **l'utilisation des traits foliaires** appropriés pour évaluer la préférence d'espèces aux habitats plus ou moins riche en éléments nutritifs. A cette fin, les corrélations entre ces traits et les stades phénologiques doivent être testées tant sur le terrain que dans des conditions contrôlées (notre travail).

2. La deuxième méthode consiste à **la mobilisation d'une base des données concernant les stades phénologiques des espèces dominantes** (**principalement la date de floraison**) après la reconnaissance de ces espèces sur le terrain. Cette base des données résulte de notre travail.

Pour répondre aux exigences, citées ci-dessus, concernant l'étude dans des conditions contrôlées, une collection d'environ 37 espèces a été mise en place à Auzeville, Centre de Recherche du Toulouse (Tableau 1). En fait, **cette étude** réalisée sur une très large gamme d'espèces prairiales des préférences écologiques différentes **nous permet de répondre à la question suivante : Est-ce que les traits foliaires** discriminant les espèces par leur préférence d'habitats[54] (TMS : La teneur en matière sèche, SSF : La surface spécifique

[54] Pour plus des expliactions et des détailles voir chapitr II.

foliaire et DVF : La durée de vie des feuilles) **sont des indicateurs de leur développement phénologique?**. Autrement dit, est ce que les espèces caractérisant des milieux peu productifs et ayant une faible SSF, une TMS élevée et une DVF longue ont une phénologie tardive par rapport à celles caractérisant des milieux productifs ?.

Nous pouvons résumer les objectifs recherchés dans ce travail par les points suivants :

1) Acquérir des informations sur le développement phénologique d'une large gamme des espèces prairiales et construire des groupes d'espèces réalisant leurs différents stades phénologiques à des dates similaires,

2) Etudier les corrélations existantes entre ces stades de développement des espèces,

3) Tester si l'apport d'azote a une influence sur le classement des espèces pour les différents stades phénologiques,

4) Examiner l'existence et la nature de corrélations éventuelles des traits foliaires aux stades phénologiques étudiés.

Le stade épi à 10 cm, la floraison et le début de maturation des graines ont été suivis pour l'ensemble des espèces. Les valeurs obtenues dans N+ sont présentées dans le Tableau 1, et celles de N- dans l'Annexe 5. 1. La « variété » Clerpin de *L perenne*, un matériel génétiquement sélectionné "artificiellement" tardif, a été exclue pour cette raison du traitement des données. De la même manière, le *Brachypodium sylvaticum*, une graminée associée naturellement à des conditions de faible fertilité et éclairement, ayant des valeurs élevées de SSF et de TMS par rapport aux autres espèces, a été exclu de l'analyse de relation de traits phénologiques avec la SSF.

Tableau 1 : Les dates moyennes auxquelles se réalisent des différents stades phénologiques des espèces (exprimées en somme de degré jours depuis le 1er janvier) notées durant le printemps de 2002 dans le traitement N+. La date moyenne pour un stade donné a été calculée sur trois observations correspondant aux trois répétitions. Pour les codes des espèces et les formes de vie voir tableau 1 ; Chapitre – III.

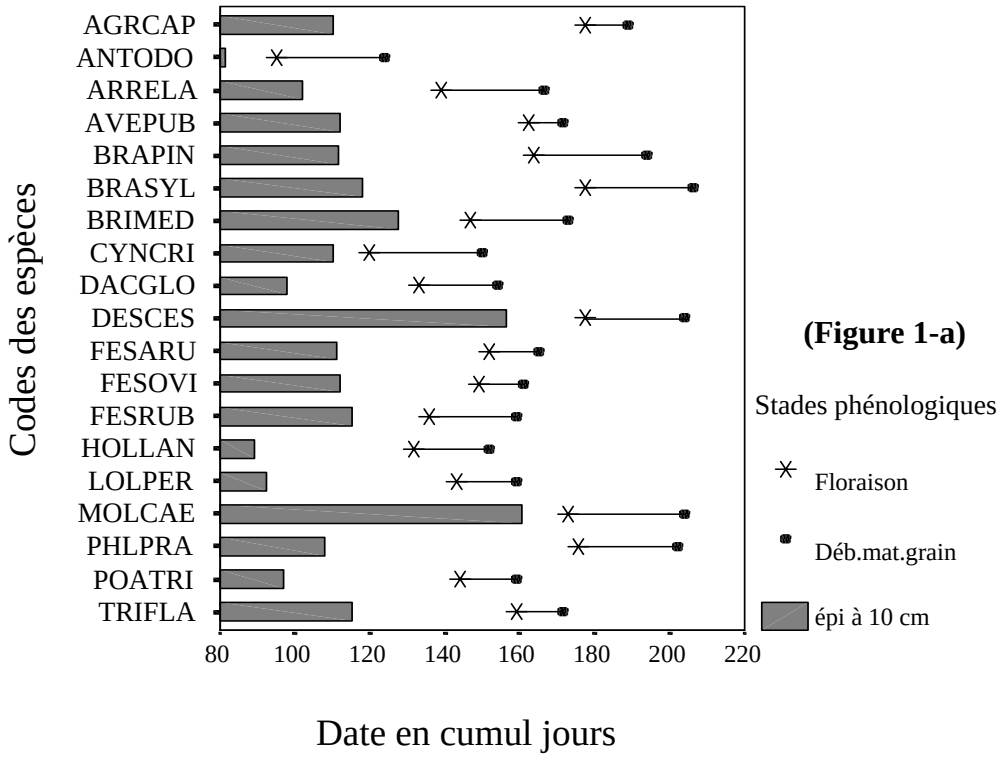
Codes des espèces	Formes de vie	Stade épi à 10 cm	Floraison	Début de maturation des graines
AGRCAP	G	808	1813	2028
ANTODO	G	485	638	1005
ARRELA	G	708	1194	1630
AVEPUB	G	749	1560	1684
BRAPIN	G	808	1560	2100
BRASYL	G	1041	1813	2331
BRIMED	G	1028	1316	1738
CLERPIN	G	1009	1921	2100
CYNCRI	G	821	961	1388
DACGLO	G	664	1124	1406
DESCES	G	1504	1813	2331
FESARU	G	821	1371	1576
FESOVI	G	918	1371	1560
FESRUB	G	904	1124	1504
PHLPRA	G	795	1795	2259
HOLLAN	G	871	1082	1388
LOLPER	G	609	1243	1504
MOLCAE	G	1544	1738	2331
POATRI	G	650	1774	1504
TRIFLA	G	890	1504	1684
RHIMIN	RD		1005	1209
CENNIG	RD		1560	1355
CREBIE	RD		1054	1442
PLALAN	RD		518	596
PICHIE	RD		1275	1504
RUMOBT	RD		627	1442
RUMACE	RD		720	1406
TAROFF	RD		471	720
ACHMIL	AD		1684	2634
CHAAUR	AD		836	1406
HERSPH	AD		1082	1371
RANACR	AD		1082	1442
TRIPRA	Lég		1124	1560
TRIREP	Lég		1124	1684
LOTCOR	Lég		1813	

II. Résultats :

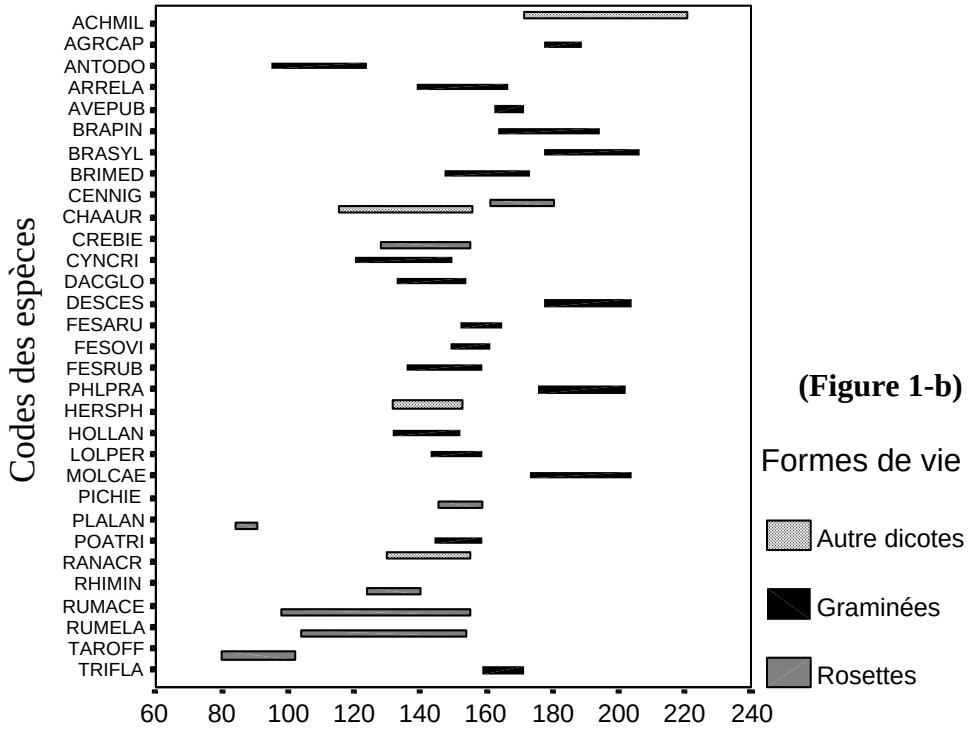
II.1. Effet espèces et azote sur les stades phénologiques étudiés :

L'analyse de variance a montré une différence significative ($P \leq 0.001$) entre espèces pour les traits phénologiques étudiés (Figure 1). En outre, un effet de la disponibilité de l'azote ($P \leq 0.01$) a été noté sur le stade épi à 10 cm pour les graminées. Par contre, les dates de floraison et de début de maturation des graines n'étaient pas influencées par la disponibilité de l'azote. Ceci a été observé quel que soit le type d'analyse effectué (i.e., sur l'ensemble des espèces ou au sein de chaque forme de vie). En outre, les espèces de type rosettes sont plus précoces ($P \leq 0.001$) que les graminées pour la floraison et le stade début de maturation de leurs graines. Par contre, les espèces de types autres dicotes se montrent intermédiaires pour la floraison et leurs graines commencent à être matures plus tard que les rosettes (Figure 1 - b).

La date à laquelle les apex des espèces de graminées atteignent en moyenne 10 cm de hauteur a été avancée en moyenne de 10 jours lors que l'azote a été apporté (N+). Les dates moyennes étaient 112 ± 20 SD jours (i.e., 22 avril) de démarrage de la montaison, et 122 ± 18 SD jours (i.e., 2 mai) dans les traitements N+ et N- respectivement.



(Figure 1-a)



(Figure 1-b)

Date moy de la floraison - Date moy de début de la maturation de graines

Figure 1 : Classement des espèces de graminées (Figure 1 - a) et les ensembles des espèces (Figure 1 - b) selon les différents stades phénologiques étudiés (i.e., stade épi à 10 cm, la date de la floraison et de début de maturation des graines) dans le traitement N+. La variété sélectionnée Clerpin de *L. perenne* et les légumineuses « variétés commercialisées » ne sont pas prises en compte.

Le comportement des espèces vis-à-vis de la disponibilité de l'azote, prises individuellement, varie considérablement entre les traitements azotés ($P \leq 0.01$) (Figure 2). La plus grande amplitude de variation dans des valeurs de stade épi à 10 cm a été observée dans *H. lanatus* (21%). Tandis que celle la plus faible a été observée dans *D. cespitosa* et *Festuca rubra* (2%, pour les deux espèces).

Pour le stade épi à 10 cm et afin de tester si les espèces caractérisant les milieux productifs présentent une forte plasticité en réponse à la disponibilité en N par rapport à celles caractérisant les milieux peu productifs, nous avons mobilisé les données de deux groupes des espèces (voir Figure 3 - partie-1 de ce chapitre). Le premier, caractérisant les milieux riches en nutriments et ayant une stratégie de capture de ressources, se compose de : *L. perenne* et *Holcus lanatus* L et le deuxième, caractérisant les milieux pauvres en nutriments et ayant une stratégie de conservation de ressources, contient : *Festuca ovina*, *Briza media* et *Brachypodium pinnatum*. L'analyse de variance a montré que le stade épi à 10 cm pour les espèces à stratégie de capture est plus plastique ($P \leq 0.05$) en réponse à l'azote que pour celles à stratégie de conservation (Figure 3). Or, la limitation en azote a retardé l'arrivé des apex à 10 cm de hauteur des espèces de type capture 19 jours, et seulement de 5 jours pour les espèces de type conservation.

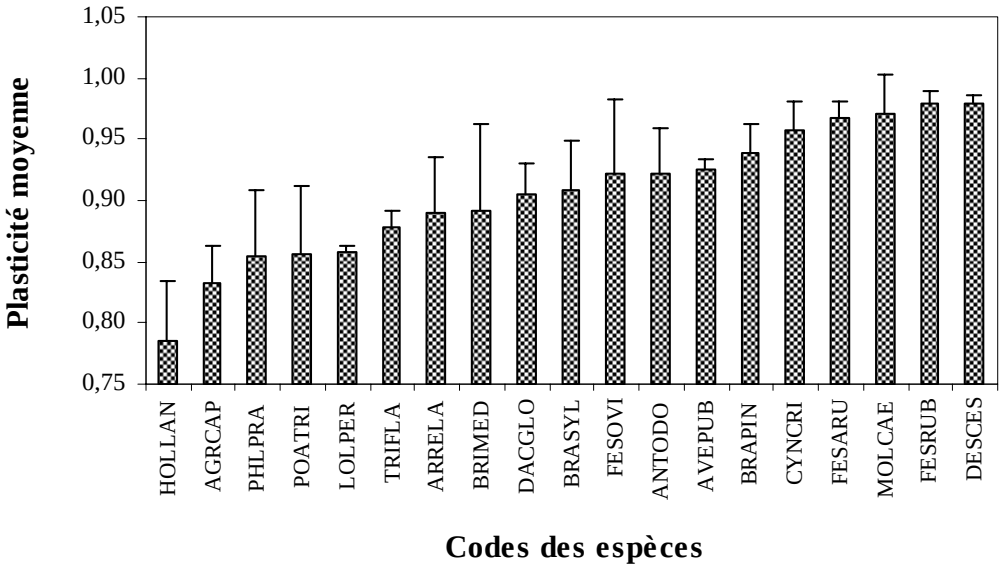


Figure 2 : Classement des espèces de graminées selon la plasticité de leur stade épi à 10 cm en réponse à la disponibilité de l'azote.

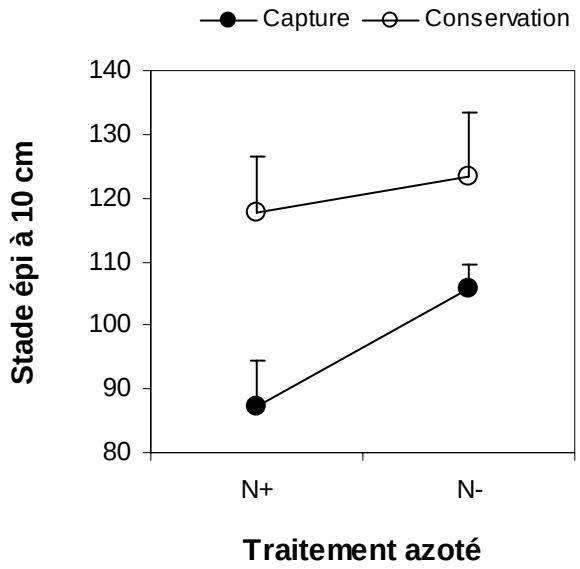


Figure 3 : Les interactions entre le stade épi à 10cm et le traitement azoté selon les stratégies de croissance. Les figures montrent les valeurs des traits foliaires en N+ et en N- des espèces du groupe « A » (qui sont à stratégie de capture) et de 3 espèces du groupe « D » (qui sont à stratégie de conservation).

II.2. Les corrélations entre stades phénologiques et la comparaison du classement des espèces selon ces stades :

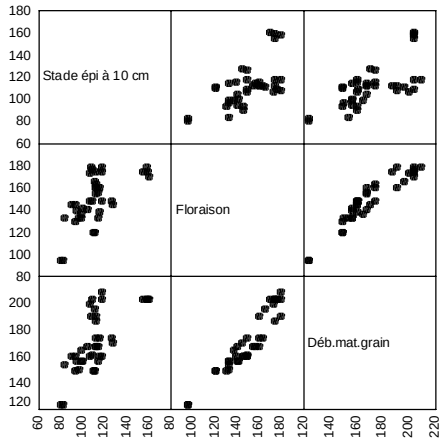
En conditions non limitantes en azote nous avons trouvé que les différents stades phénologiques sont positivement corrélés entre eux quelque soient les espèces retenues (Figure 4 a et b). Les coefficients de corrélations du Pearson r ≥ 0.63 avec $P \leq 0.001$. En outre, le classement des espèces basé sur ces stades a été maintenu. Les r de corrélations de rang du test Spearman ont été ≥ 0.54 avec $P \leq 0.05$ (Tableau 2).

Tableau 2 : Les coefficients des comparaisons du rang du Spearman entre les différents traits phénologiques. n = nombre des espèces inclues dans la comparaison.

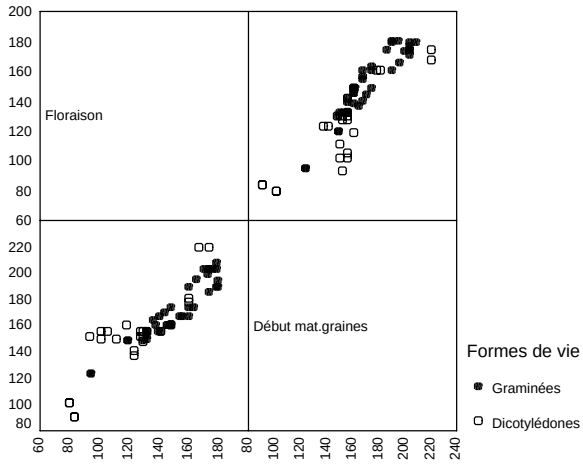
	n	Stade épi à 10cm	Floraison
Floraison (graminées)	19	0.54*	
Début maturation des graines			
• Graminées	19	0.65**	0.92***
• Dicotylédones	12		0.78***
• Toutes espèces	31		0.93***

Seuils de probabilité : *$P \leq 0.05$; ** $P \leq 0.01$; *** $P \leq 0.001$.

Malgré l'effet de l'azote observé sur le stade épi à 10 cm, le classement des espèces des graminées a été conservé entre les deux niveaux d'apport d'azote (r = 0.76 ; $P \leq 0.001$; n = 19 SP).



a) Dans les graminées.



b) Dans toutes les espèces et la forme de vie de dicotylédones.

Figure 4 : Corrélations entre les différents traits phénologiques (stade épi à 10 cm, les dates de floraison et début de maturation des graines) dans les ensembles des espèces ainsi chaque forme de vie, et dans le traitement N+.

II.3. Etablissement des groupes phénologique basés sur le stade épi à 10 cm, floraison et début maturation des graines :

La classification hiérarchique, dans des conditions non limitantes en azote pour la croissance (N+), a été utilisée pour construire les groupes des espèces, basés sur chaque stade phénologique séparément (Tableau 3). Les différences significatives entre ces groupes ont été confirmées par le test LSD (Least Significant Difference, $P \leq 0.01$) de comparaison de moyennes.

Nous avons pu départager les espèces de graminées en cinq groupes selon la date à laquelle elles arrivent à positionner leurs méristèmes apicaux à 10 cm de hauteur (voir Annexe 5. 2). L'ensemble des espèces (Graminées et Dicotylédones = 31 SP) a été séparé en 5 groupes selon les dates moyennes de la floraison (Tableau 3) et en 4 groupes selon les dates moyennes de début de maturation des graines (voir Annexe 6). En ce qui concerne la date de floraison, *Brachypodium sylvaticum*, fleurit très tardivement au-delà de la période étudiée, on n'a pas pu repérer sa date de floraison.

Tableau 3 : Les groupes de précocité phénologique des espèces identifiés par l'analyse de classification ascendante hiérarchique basée sur la date de la floraison

Graminées	Dicotylédones	Date moyenne de floraison		Groupe de précocité
	Plantago lanceolata *Taraxacum officinale*	21 - 25 mars		A
Anthoxanthum odoratum	*Rumex obtusifolius* *Rumex acetosa*	4 - 12 avril		B
Cynosurus cristatus	*Chaerophyllum aureum* *Rhinanthus minor*	22 avril - 4 mai	C'	
Holcus lanatus *Dactylis glomerata* *Festuca rubra* *Arrhenatherum elatius*	*Crepis biennis* *Ranunculus acris* *Heracleum sphondylium*	8 - 17 mai	C''	C
Lolium perenne *Poa trivialis* *Briza media* *Festuca ovina* *Festuca arundinacea*	*Picris hieracioides*	20 - 29 mai	C'''	
Trisetum flavescens *Avenula pubescens* *Brachypodium pinnatum*	*Centaurea nigra*	8 - 12 juin		D
Molinia caerulea *Phleum pratense* *Agrostis capillaris* *Brachypodium sylvaticum* *Deschampsia cespitosa*	*Achillea millefolium*	20 - 26 juin		E

II.4. Corrélations entre stades phénologiques et traits foliaires :

Lorsque l'analyse a été effectuée sur l'ensemble des espèces, **la teneur en matière sèche des limbes** a été, positivement, significativement corrélée à la date de floraison et de début de maturation des graines et a conservé le classement des espèces étudiées établi par ces stades phénologiques. Ceci, a été observé pour chacune de périodes de mesure de la TMS (Annexe 7 – Tableau 1 et 2) et pour les trois périodes regroupées (Tableau 4a et b) et quelque soit le test appliqué (i.e., test Pearson de corrélation des valeurs ou celui de Spearman de corrélation des rangs). La valeur de r était supérieure ou égal à 0.45 avec une probabilité $P \leq 0.01$. La même tendance de résultas a été notée quand l'analyse a été faite seulement sur les espèces de graminées, à l'exception de la corrélation de la TMS mesurée au printemps 2002 à la floraison (Annexe 7 – Tableau 1 et 2). La valeur de $r \geq 0.44$ avec une probabilité $P \leq 0.05$ et $r \geq 0.31$ avec une probabilité $P \leq 0.10$ pour la corrélation de ce traits foliaire à la date de la floraison et début de maturation des graines respectivement. La TMS a été aussi corrélée au stade épi à 10 cm. La valeur de $r \geq 0.49$; $P \leq 0.001$, et ceci pour chacune de périodes de mesure (Annexe 7 – Tableau 1 et 2) et pour les trois périodes regroupées (Tableau 4a et b) et quelque soit le test appliqué (i.e., test Pearson de corrélation des valeurs ou celui de Spearman de corrélation des rangs).

Le stade épi à 10 cm a été négativement corrélé à **la SSF** et positivement à **la durée de vie des feuilles** mesurée au printemps (Tableau 4a et b, Annexe 7 – Tableau 1 et 2). La valeur de $r \geq -0.55$ et $r \geq 0.47$ avec une probabilité $P \leq 0.05$ pour la SSF et la DVF respectivement. En outre, la SSF mesurée au printemps et à l'automne 2002 a pu nous renseigner sur les dates de la floraison ainsi celle de début de maturation des graines chez les dicotylédones (Annexe 7 – Tableau 1). Par contre la DVF a pu le faire lors de l'ensemble des espèces a été pris en compte (Annexe 7 – Tableau 1 et 2).

En générale, la TMS a été un bon estimateur des dates de floraison et de début de maturation des graines lors de l'ensemble des jeux des données a été pris en compte. En plus, ce trait l'a été autant pour ces deux stades phénologique que pour le stade épi à 10 cm lorsque les seules graminées ont été considérées. La SSF et la DVF ne le sont qu'au stade épi à 10 cm.

Les différentes corrélations citées ci-dessus ainsi leurs significations a été trouvées dans le traitement N- (Annexe 7 – Tableau 3, 4 et 5).

Tableau 4 : Les coefficients de corrélations calculés entre les traits foliaires (SSF, TMS mesurés au printemps 2002, été 2001 et automne 2002, et la DVF suivie au printemps 2002) et les stades phénologiques des espèces (stade épi à10 cm, floraison et début maturation des graines), et dans des conditions non limitants en azote (N+). n = nombres des espèces inclus dans l'analyse. (†) Signifie que l'espèce *Brachypodium sylvaticum* L. a été exclue de l'analyse lors de la corrélation avec la SSF.

a) Les coefficients de corrélations de Pearson calculés entre les valeurs moyennes de traits foliaires et les différents stades phénologiques.

Formes de vie	Traits phénologiques		Traits foliaires		
		n	SSF	TMS	DVFprint
Graminées	Stade épi à 10 cm	19	-0.55***(†)	0.56***	0.64***
	Floraison		-0.12n.s(†)	0.54***	0.34*
	Début mat. graines		-0.27n.s(†)	0.64***	0.44**
Toutes espèces	Floraison	31	-0.09n.s(†)	0.51***	0.33**
	Début mat. graines		-0.15n.s(†)	0.46***	0.31*
Dicotylédones	Floraison	12	-0.30n.s	0.10n.s	0.15n.s
	Début mat. graines		-0.30n.s	0.12n.s	0.07n.s

b) Les coefficients de corrélations de Spearman calculés entre les valeurs moyennes de traits foliaires et les différents stades phénologiques.

Formes de vie	Traits phénologiques		Traits foliaires		
		n	SSF	TMS	DVF
Graminées	Stade épi à 10 cm	19	-0.72***(†)	0.80***	0.47*
	Floraison		-0.19n.s(†)	0.52*	0.33n.s
	Début mat.graines		-0.23n.s(†)	0.63**	0.35n.s
Toutes espèces	Floraison	31	-0.15n.s(†)	0.53**	0.32(¤)
	Début mat. graines		-0.18n.s(†)	0.51**	0.31(¤)
Dicotylédones	Floraison	12	-0.36n.s	0.14n.s	0.28n.s
	Début mat. graines		-0.07n.s	0.07n.s	0.26n.s

Seuils de probabilité : (¤), $P \leq 0.10$; *, $P \leq 0.05$; **, $P \leq 0.01$; ***, $P \leq 0.001$; n.s, non significatif.

III. Discussion

III.1. La stabilité du classement des espèces :

III.1.1. Comparaison du classement collection *vs.* In situ :

Nos résultats ont montré que les différents stades phénologiques conservent le classement des espèces d'une manière significative ($r \geq 0.54$ avec $P \leq 0.05$) (Tableau 2). Afin de tester la robustesse du classement des espèces obtenu dans notre étude une comparaison du classement a été conduite avec les mesures réalisées sur le terrain (prairies de moyenne montagne en Ariège, Pyrénées). Pour ces comparaisons, les communautés prairiales localisées à la même gamme d'altitude et la même exposition ont été unies ensemble. Indépendamment du site et de l'année (i.e., les différences dans les conditions de la croissance notamment la température et la radiation solaire), une corrélation significative (Tableau 5) a été enregistrée pour la date de floraison et de début de maturation des graines des populations pures (la collection) et celle des communautés prairiales *in situ*, à l'exception pour le début de maturation des graines mesurée en 2000 sur les sites ayant une altitude supérieure à 800 m.

Tableau 5 : Les coefficients de comparaisons des rangs de Spearman pour la date de floraison de début de maturation des graines entre la collection (notre étude) et le terrain (in situ).

Année	Classes d'altitude et exposition	Nombre des communautés prairiales	Nombre des espèces communes	Floraison	Début de maturation des graines
2000	<800m	2	9	0.78*	0.69*
	>800m	2	13	0.91***	0.57 n.s
2001	<950m	4	15	0.92***	0.71**
	>950m	2	6	0.93**	0.92**
2003	<800m	7	15	0.90***	0.92***
	>800m	11	20	0.92***	0.93***

Seuils de probabilité : *, $P \leq 0.05$; **, $P \leq 0.01$; ***, $P \leq 0.001$; n.s, non significatif.

III.1.2. Concordance entre stades phénologiques et traits foliaires :

Nous avons trouvé que le classement des espèces établi par la TMS, un trait caractérisant la position des espèces sur un axe de capture et d'utilisation de ressources [Wilson *et al*., 1999], a été assez proche de celui établi pour la date de floraison et de début de maturation des graines (Tableau 4 et Annexe 7 – Tableau 1 et 2) indépendamment de la saison de mesure. D'ailleurs, la même ordre de tendance a été notée pour des données récoltées sur le terrain (la TMS et la floraison mesurés in situ). Pour les populations pures de graminées (la collection), cette corrélation était particulièrement élevée au début d'allongement de tige. Ceci signifie que la TMS, un trait de plante facile à mesurer, permet de classer les espèces (l'objectif de cette thèse) et par extension les communautés prairiales qui les composent selon leur date de floraison, de début de maturation des graines et d'allongement de tige. Cette corrélation entre les traits foliaires et les stades phénologiques semble plus appropriée que celle trouvée avec des traits écologiques et morphologiques rapportés par Martinkova *et al*. [2002].

III.2. Les facteurs affectant le développement phénologique des plantes

Les « patterns » phénologiques sont probablement contraints par la morphologie des plantes, la physiologie et plus généralement les caractéristiques génétiques de chaque individu [Rathcke & Lacey, 1985]. La floraison, la fructification et même la germination exige de l'énergie et des substances nutritives. L'abondance de ces ressources et la capacité des plantes à les assimiler et les allouer peuvent influencer les processus phénologiques. Les plantes qui exigent plus de ressources pour la reproduction devraient fleurir plus tard et / ou pour une durée plus courte [Rathcke & Lacey, 1985]. Ceci peut expliquer la différence dans la phénologie, observée dans notre étude sur les graminées, entre les espèces à stratégie de capture et celles à stratégie de conservation de ressources. Les graminées à stratégie de capture ont montré une phénologie (i.e., stade épi à 10 cm, la floraison et le début de maturation des graines) précoce par rapport à celles de conservation. Or les espèces à stratégie de capture sont reconnues dans la littérature pour leur grande capacité à exploiter les

ressources du milieu en ayant une vitesse relative de croissance plus forte que celles des espèces caractérisant les milieux peu productifs. Ces dernières sont reconnues par leur capacité à conserver les éléments nutritifs plus longtemps dans leurs organes en ayant une durée de vie des organes longue.

La morphologie des plantes est en lien avec leur phénologie. Dans notre étude nous avons trouvé que les espèces à rosettes (espèces grandissant au ras du sol pendant la phase végétative de croissance) fleurissent souvent avant celles de types autres dicotes et de graminées et leurs graines commencent à être matures plus tôt. Ces résultats sont en accord avec ceux rapportés par Negi *et al*. [1992] et Nautiyal *et al*. [2001] dans des situations pré alpines. Selon ces auteurs la période de démarrage de croissance (précoce *vs*. tardive) semble apparentée à la forme morphologique de croissance des espèces. Or, les espèces à croissance précoce dans le temps (quand la température est plus basse) déploient leurs feuilles proches du sol. La phénologie précoce chez les plantes à tiges courtes leur permet d'échapper à la compétition des plantes de grande taille sur les ressources (comme la lumière) [Nautiyal *et al*., 2001]. Ainsi, la différence dans la phénologie observée entre les graminées et les rosettes peut être du à une différence dans leur capacité à capter, assimiler et allouer les ressources disponibles.

III.2.1. Les facteurs abiotiques affectant la date de floraison :

La date de floraison des espèces est déterminée tant par des facteurs génétiques [McIntyre & Best, 1978 ; Fitter *et al*., 1995], qu'environnementaux [Rathcke & Lacey, 1985], et par leurs interactions [Fitter *et al*., 1995]. La date de floraison varie d'une espèce à l'autre parce qu'elles répondent d'une manière différente à la photopériode et à la thermo période [Nautiyal *et al*., 2001 ; Chew, 2004]. La photopériode, la température et les précipitations sont les facteurs environnementaux principaux affectant la floraison des espèces [Blaisdell, 1958 ; Thorvaldsson, 1987 ; Bernier, 1988 ; Rame *et al*., 1988 ; Chew, 2004 ; Dickinson & Dodd, 1976]. La date de floraison des espèces est dépendante de la photopériode. Cette dépendance peut être absolue (telles les plantes qui ne fleuriront pas à moins qu'une longueur particulière du jour ne soit dépassée), ou relative (telles les plantes dont leur date de floraison est retardée par une durée de jour courte) [Bernier, 1988 ; Pulli, 1988 ; Manske, 1998]. En

réalité, la croissance reproductrice commence après que la plante a atteint un stade minimal de développement végétatif. La phase reproductrice est déclenchée principalement par la photopériode mais peut être légèrement modifiée par la température et les précipitations [McMillan, 1957].

Nos résultats ont montré une indépendance de la floraison et du début de maturation des graines à la disponibilité en azote. Ceci est en accord avec les résultats rapportés par Gillet [1980] et Dickinson & Dodd [1976]. En outre, ces deux derniers auteurs, dans une étude menée sur 34 espèces d'herbes et d'arbustes, rappellent que l'intensité de la défoliation n'avait pas un impact mesurable sur le développement phénologique des espèces.

III.3. Importance des corrélations entre stades phénologiques pour la constitution de groupes phénologiques

Les différents stades phénologiques étudiés ont été corrélés significativement l'un à l'autre (Figure 4a-b) et les espèces ont été classées d'une manière stable (Tableau 2). La séquence allant de la germination à la floraison et à la fructification semble liée au développement fixé dans le cycle de vie d'un individu. Les corrélations entre ces stades phénologiques ont été détectées pour quelques espèces [Rathcke & Lacey, 1985], mais du travail supplémentaire est nécessaire pour déterminer la cause de telles corrélations. Des recherches plus avancées sont à conduire pour répondre à la question suivante : Les différents événements phénologiques se suivent-ils à des intervalles de temps fixés, ou sont-ils contrôlés par des facteurs environnementaux différents ?.

La stabilité du classement des espèces notée dans notre étude permet de proposer de ne retenir que le stade floraison, le critère le plus facile à observer. La divergence interspécifique dans la floraison à l'intérieur des communautés des plantes est rarement trouvée [Anderson & Schelfhout, 1980]. De plus, les espèces fleurissent généralement à la fin de la croissance active [Rathcke & Lacey, 1985] ce qui rend ce stade phénologique (i.e., la

floraison) pertinent pour comparer les modes d'exploitation entre groupes fonctionnels de plantes.

La définition des groupes d'espèces ayant une phénologie similaire semble un bon outil pour gérer les surfaces fourragères pour ce qui concerne la défoliation. D'après Manske [1998] « les stratégies de gestion de prairies couronnées de succès sont celles basées sur les stades phénologiques des espèces dominantes ». Le développement phénologique des plantes prairiales est déclenché par des changements de la photopériode [McMillan, 1957] qui se reproduisent chaque année à une même période dans une région donnée [Manske, 1998]. Par conséquent, ces stratégies peuvent être planifiées en fonction des dates calendaires avec une variation d'environ ± 7 jours pour tenir compte des modifications potentielles annuelles de la température et la précipitation.

CHAPITRE IV - PARTIE – 3

LA CROISSANCE COMPAREE DES ESPECES

I. Rappel des objectifs et hypothèse :

La discrimination par les traits foliaires des types de stratégies d'acquisition de ressources et de croissance des espèces permettrait d'optimiser leur gestion en fonction d'objectifs particuliers car leur appartenance à un ou autre type peut déterminer leur réponse aux facteurs du milieu et définir leur valeur d'usage. Dans ce travail la relation entre types de stratégie et traits foliaires sera traitée ainsi qu'une analyse des différences observées entre ces stratégies compte tenu des conditions particulières du dispositif expérimental. En effet, peu d'études ont été conduites sur la croissance comparée des graminées naturelles en conditions de terrain ; la plupart d'entre elles étant réalisées en pots et au stade juvénile.

La mise en présence d'espèces de milieux différents en condition de forte fertilité devrait conduire à une importante réduction de la contribution à la biomasse totale des espèces de milieux pauvres, voire à leur disparition. Par contre, cultivées en monoculture (hors compétition interspécifique) et sans facteurs qui limite leur croissance, les espèces de milieux pauvres devraient montrer des taux de croissance inférieurs (moindre accroissement de masse en fonction du temps) mais une efficience de conversion du rayonnement solaire en biomasse (ε_c) similaire d'après les résultats rapportés par Gosse *et al*. [1986].

Nous faisons l'hypothèse que la différence de croissance entre couverts d'espèces provenant de milieux riches ou pauvres n'est pas le résultat de différences dans leur potentiel trophique (potentiel photosynthétique des couverts) mais dans leur potentiel morphogénétique. Sur un plan théorique une différence de vitesse de croissance (gain de masse par unité de temps) entre espèces de milieu riches et pauvres peut s'expliquer par les différences de densité de tissus lesquelles orientent leur morphogenèse [Cruz, com. pers.]. Ainsi, considérant un instant t_0 où la taille des organes capteurs est fixée identique pour toutes les espèces, une densité faible des tissus se traduira par une surface d'échange supérieure en t_1 malgré un accroissement en masse similaire pour toutes les espèces. Par la suite, aux t_2, t_3,...t_n cette différentiation sera de plus en plus marquée car, à la différence propre aux stratégies d'investir plus ou moins dans la surface d'échange s'ajoute le fait que la taille des organes capteurs n'est plus la même. Au cours de la croissance ces différences s'accentuent et se

traduisent par la dominance des espèces à stratégie de capture. C'est cette hypothèse qui sera testé expérimentalement et analysée dans ce travail sur 15 espèces de graminées (les espèces concernées dans cette partie de travail sont indiquées dans le tableau 1 de la partie 1 de ce chapitre).

Enfin, une telle étude de croissance comparée nécessite d'analyser ce phénomène dans le temps. En effet, l'analyse de la production des espèces ne peut se faire par comparaison à des dates fixes car elle favorisera certaines espèces et pénalisera d'autres. La nécessité d'établir des courbes de croissance rend encore plus critique la taille réduite des parcelles car plusieurs prélèvements doivent être réalisées. Par conséquent, les résultats obtenus dans ce travail doivent être retenus avec beaucoup de précaution à cause de la forte variation des données.

Tableau 1 : Liste des graminées dont leur croissance a été suivie durant le printemps de 2003. X et N+ indiquent l'existence des mesures dans les deux niveaux de la disponibilité d'azote et seulement dans N+ respectivement. * pour plus de détails voir Figure 3 dans la partie – 1 de ce chapitre.

Noms scientifiques des espèces	Traitement D'azote	Type défini par la TMS*	Stratégie de croissance[55]
Holcus lanatus L.	X	A	
Lolium perenne L.	X	A	
Lolium perenne L.(cv) clerpin	X	A	
Anthoxanthum odoratum L.	N+	B	Capture
Arrhenatherum elatius (L.) Beauv.	X	B	
Dactylis glomerata L.	X	B	
Festuca arundinacea Schreb.	X	B	
Agrostis capillaris L.	X	C	
Avenula pubescens (Huds.) Dumort	N+	C	
Festuca rubra L.	N+	C	
Phleum pratense L.	N+	C	Conservation
Trisetum flavescens (L.) Beauv.	X	C	
Brachypodium pinnatum (L.) P. Beauv.	X	D	
Brachypodium sylvaticum (Huds.) Beauv.	X	D	
Briza media L.	N+	D	

[55] Pour plus de détails voir chapitre - II.

II. Résultats :

II.1. L'analyse de la croissance :

L'expression de la croissance en fonction du temps de repousse est illustrée sur la figure 1. Pour l'ensemble des espèces nous avons observé que, la limitation en azote a provoqué une diminution dans le taux d'accumulation de biomasse de 78% (Figure 1 - a). Le calcul a été fait selon l'équation suivante : [(taux d'accumulation de biomasse dans le traitement N+) – (celui réalisé dans N-)] / (taux d'accumulation de biomasse dans N+). Lors des stratégies[56] des graminées ont été prises en compte, dans des conditions non limitantes pour la croissance (N+), une légère différence a été notée en faveur de celle de capture de ressources (Figure 1 - b).

[56] Le regroupement des espèces de graminées selon leur stratégie de croissance distingué par la TMS est bien expliqué dans la suite.

(1-a) **(1-b)**

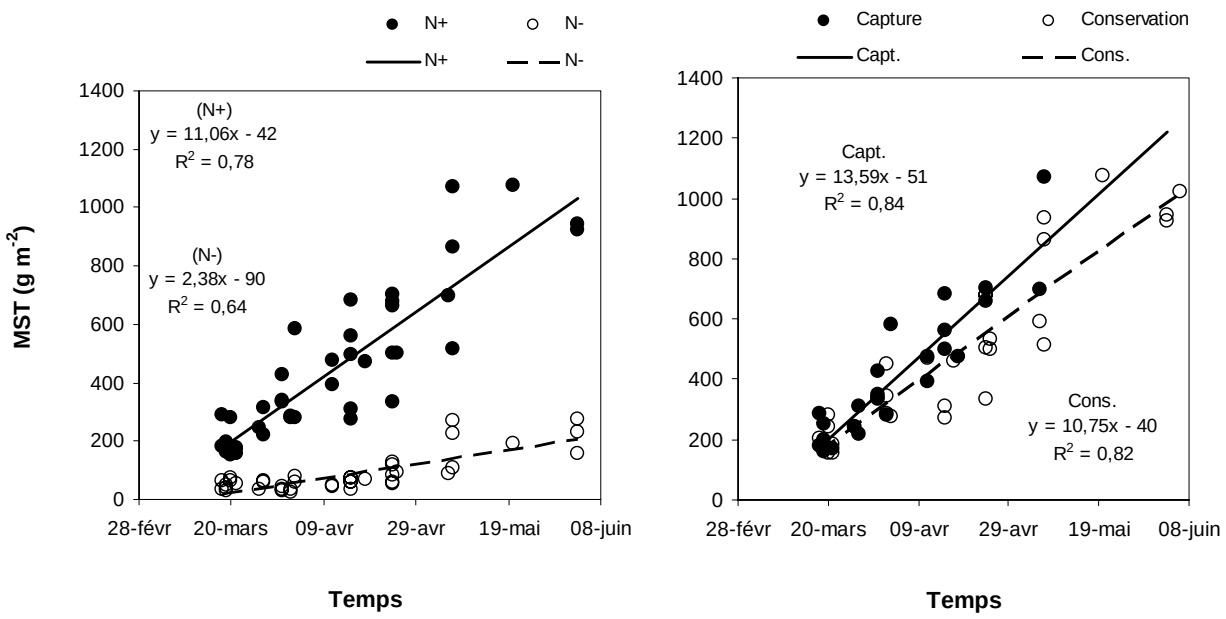


Figure 1 : Effet de la disponibilité en azote (1 - a) et de la stratégie de croissance des espèces (1 - b) sur la biomasse accumulée au cours de temps. n = 10 espèces communes entre les deux traitements d'azote (N+ et N-) pour la figure (1 - a), et n = 15 espèces en N+ : 7 espèces à stratégie de capture et 8 espèces à conservation pour la figure (1 - b). Pour la liste des espèces concernées voir tableau 1.

La représentation de la croissance en terme d'efficience de conversion du rayonnement solaire nous a permis de comparer les pentes des régressions linéaires établis entre le PAR_a et la matière sèche totale (MST) à différents niveaux d'azote. On observe que la limitation en azote a provoqué une diminution significative ($P \leq 0.001$) de 59% par rapport à la valeur d'efficience de conversion potentielle de ces espèces (Figure 2 - a).

En condition de croissance non limitantes, la comparaison de l'ε_c des types de graminées distingués par la TMS [57] a montré une différence significative entre eux. Par contre, aucune différence significative n'a été notée entre les types de graminées ayant une stratégie de croissance proche, c'est-à-dire entre les espèces proches par leur stratégie de type capture de ressources (types « A » (1.75 g MJ^{-1}) et « B » (1.62 g MJ^{-1}) ou de type conservation (types « C » (1.21 g MJ^{-1}) et « D » (1.27 g MJ^{-1}). Par conséquent leurs données ont été regroupées. Pour le traitement N+ il existe une différence significative ($P \leq 0.01$) en faveur des espèces de type "capture" (1.69 *vs*. 1.23 g MJ^{-1}) (Figure 2 - b). En ce qui concerne l'effet de l'azote au sein des stratégies (Figure 3) on observe qu'une réduction de sa disponibilité (N-) fait diminuer significativement ($P \leq 0.001$) l'efficience de conversion potentielle des espèces à stratégie de capture (1.70 *vs*. 0.64 g MJ^{-1}) et celles à stratégie de conservation ($P \leq 0.01$) (1.26 *vs*. 0.56 g MJ^{-1}) pour N+ et N- respectivement. La limitation en azote a provoqué une diminution de 62% et de 56% de l'efficience de conversion obtenue en conditions non limitantes pour les espèces à stratégie de capture et celles à stratégie de conservation respectivement.

Notons que, les différences dans l'ε_c entre les types d'espèces distinguées par la TMS ne sont pas observées pour ceux établis par la SSF et la DVF (Figure 3 ; chapitre IV – partie 1). Ce constat doit être étendu aux autres variables analysées dans cette partie, c'est-à-dire l'indice foliaire, la fraction des feuilles vertes dans la biomasse et le LAR.

[57] Pour plus de détailles voir partie 1 de ce chapitre.

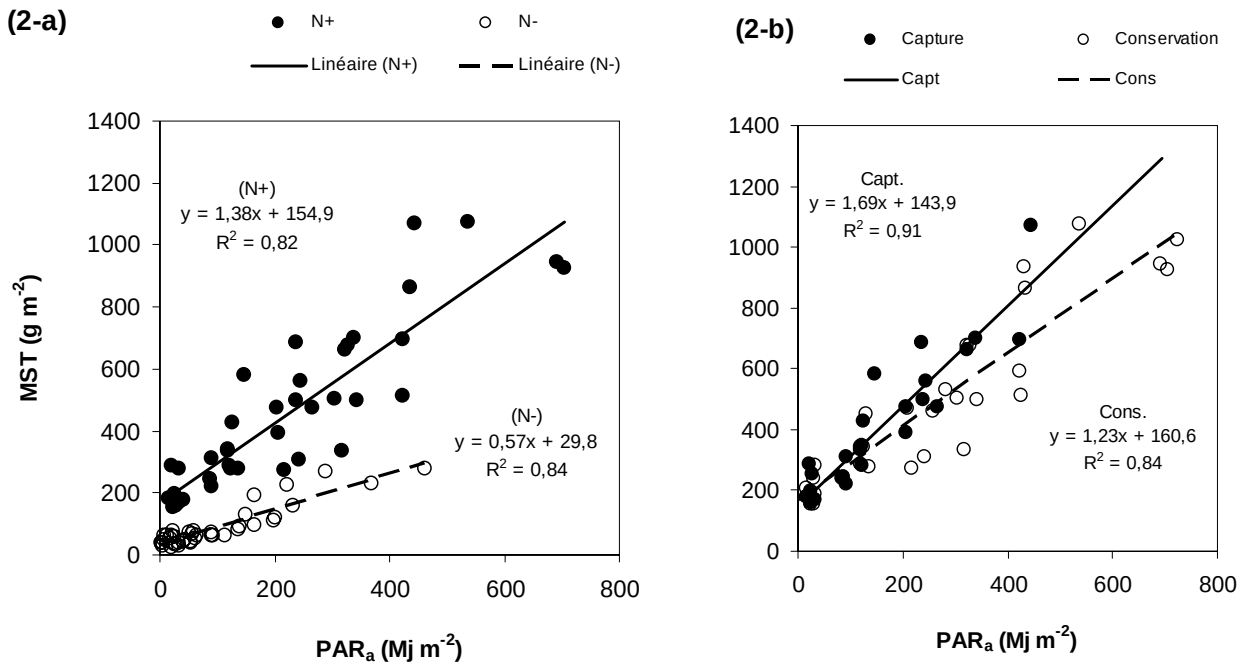


Figure 2 : Effet de la disponibilité en azote (2 - a) et de la stratégie de croissance des espèces (2 - b) sur l'efficience de conversion des espèces. n = 10 espèces communes entre les traitements limitant (N-) et non limitant (N+) pour la croissance pour la figure (2 - a), et n = 15 espèces en N+ : 7 espèces à stratégie de capture et 8 espèces à conservation pour la figure (2 - b).

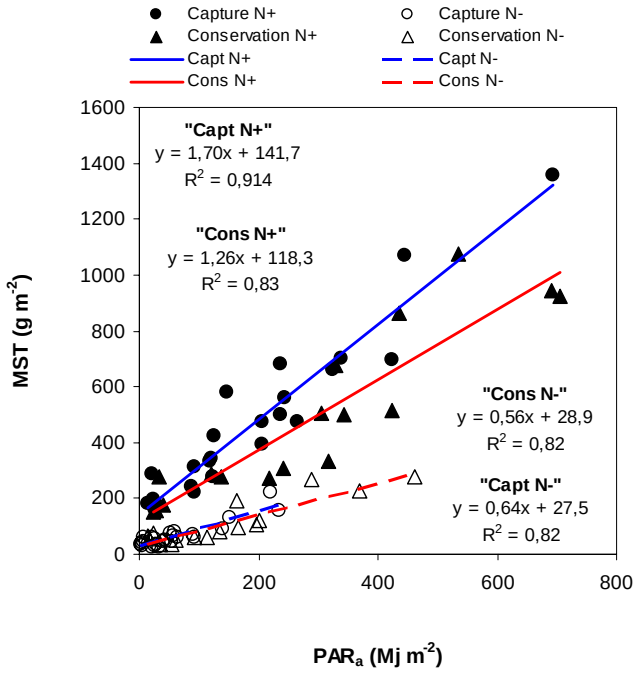


Figure 3 : La variation dans l'efficience potentielle des espèces en réponse à la disponibilité en azote selon leur stratégie de croissance distinguées par la TMS (capture *vs*. conservation). Le nombre des espèces inclue dans la comparaison entre N+ et N- est 6 et 4 espèces pour la stratégie de capture et de conservation respectivement.

II.2. L'indice foliaire « IF[58] » :

La limitation en azote a provoqué un retardement significatif ($P \leq 0.001$) dans la mise en place de l'indice foliaire (Figure 4) de toutes les espèces qu'elles aient une stratégie de conservation ou de capture de ressources. Avec apport d'N, un IF égal à 4 est atteint pour une somme de température proche de 650 dj, tandis qu'à cette somme de température le traitement N- ne dépasse pas un IF de 0.5.

Un indice foliaire[59] de 4 environ représente un seuil où l'interception du rayonnement incident est proche de maximum. Ceci veut dire qu'au-delà de ce seuil l'interception de la lumière est la même pour toutes les espèces quel que soit l'IF. Par contre toutes les différences se manifesteront lors de la mise en place des IF (vitesse ou précocité) jusqu'au seuil de 4.

Dans le traitement N+, les différences dans la mise en place de l'indice foliaire entre les deux stratégies de croissance sont dues à la précocité et non à la vitesse de son installation. Plus de 150 dj séparent les deux groupes d'espèces pendant la phase précédant un IF égal à 4. Ceci correspond à un écart d'environ 15 jours avec des températures moyennes de 10°C en faveur des espèces à stratégie de capture. Ces températures moyennes sont celles de la première quinzaine d'avril sur le site d'Auzeville.

[58] L'indice foliaire (IF) est défini comme la surface de l'ensemble des feuilles mesurée sur une seule face par unité de surface de sol.

[59] Notons que pour éviter de tenir compte d'éventuelles différences d'indice foliaires résiduelles entre les espèces, la valeur de l'IF du premier prélèvement a été considérée nulle et la valeur réelle mesurée à ce moment a été ensuite soustraite des toutes les valeurs d'IF mesurées au cours de la repousse.

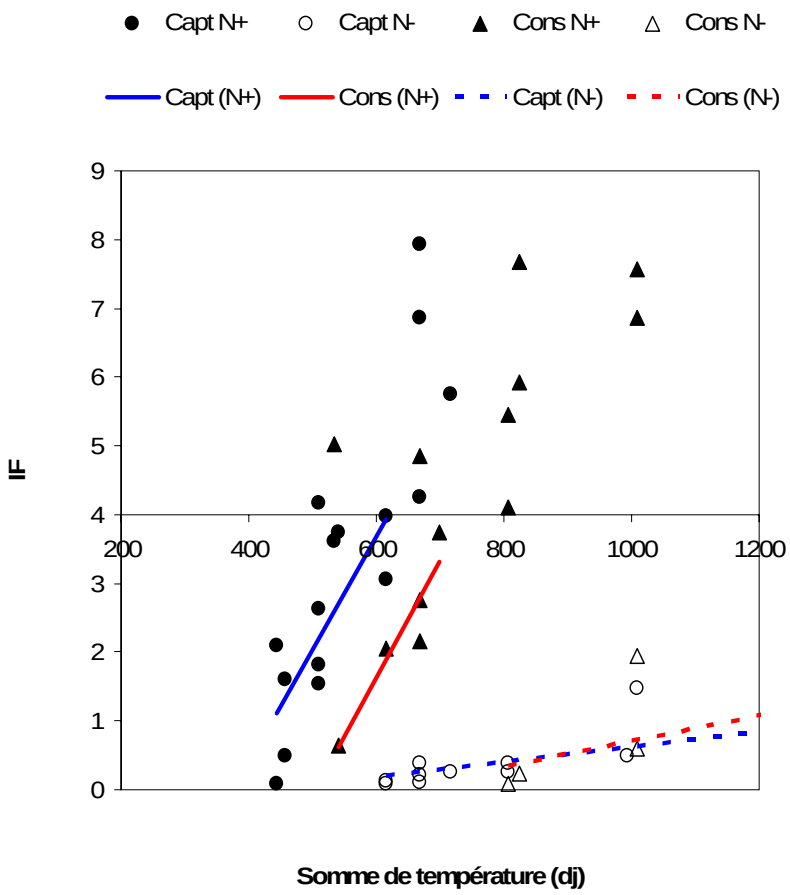


Figure 4 : Effet de la limitation en azote et de la stratégie de croissance sur la mise en place de l'indice foliaire « IF ». Le nombre des espèces inclue dans la comparaison entre N+ et N- est 6 et 4 espèces pour la stratégie de capture et de conservation respectivement. Les équations d'ajustement linéaire correspondantes sont les suivantes : Pour les espèces à capture, y = 0,02x - 6,2 avec R^2 = 0,62 (pour IF = 4) et y = 0,001x - 0,5 avec R^2 = 0.47 dans N+ et N- respectivement ; pour les espèces à conservation, y = 0,02x - 8,6 avec R^2 = 0.88 (pour IF = 4) et y = 0,002x - 1,1 avec R^2 = 0.23 dans N+ et N- respectivement.

II.3. Rapport feuilles /tiges « F/T »

La Figure 5 montre la diminution de la fraction des feuilles dans la biomasse aérienne exprimée en fonction de la somme des températures (5a) d'une part ou de la totalité de masse sèche produite d'autre part (5b), dans les deux niveaux d'azote. La vitesse de réduction du rapport F/T en fonction du temps thermique est significativement ($P \leq 0.05$) plus élevée dans le traitement N+ (Figure 5-a). Le niveau N- est significativement plus feuillu ($P \leq 0.05$) en début de repousse que N+ et conserve cette caractéristique tout au long de la période de croissance étudiée. Néanmoins, on observe que pour un niveau équivalent de biomasse produite, la taille du compartiment « feuilles » est supérieure en condition de forte disponibilité en azote (Figure 5-b). Aucune différence significative entre stratégies de croissance n'a été notée en conditions non limitantes en azote (Figure 5 - c et 5 - d).

Le LAR (i.e., Leaf Area Ratio : La surface foliaire totale par rapport à la biomasse aérienne exprimée en $m^2\ g^{-1}$) calculé à l'échelle du couvert devrait pouvoir illustrer l'effet des stratégies de croissance et de la disponibilité en N sur l'orientation d'allocation de la biomasse car il intègre les deux dimensions, la surface (IF du couvert) et la biomasse. La figure 6 montre qu'en conditions non limitantes pour la croissance le LAR est sensiblement le même entre stratégies, bien que la relation entre les deux variables considérées soit faible. De plus, la limitation en azote a provoqué une diminution dans les valeurs de LAR quelle que soit la stratégie de croissance des espèces (Figure 6). Dans cette figure on y observe également que le taux de diminution de LAR au cours de la croissance en biomasse est quasi similaire pour les deux stratégies des espèces et ceci quel que soit le niveau de nutrition en N.

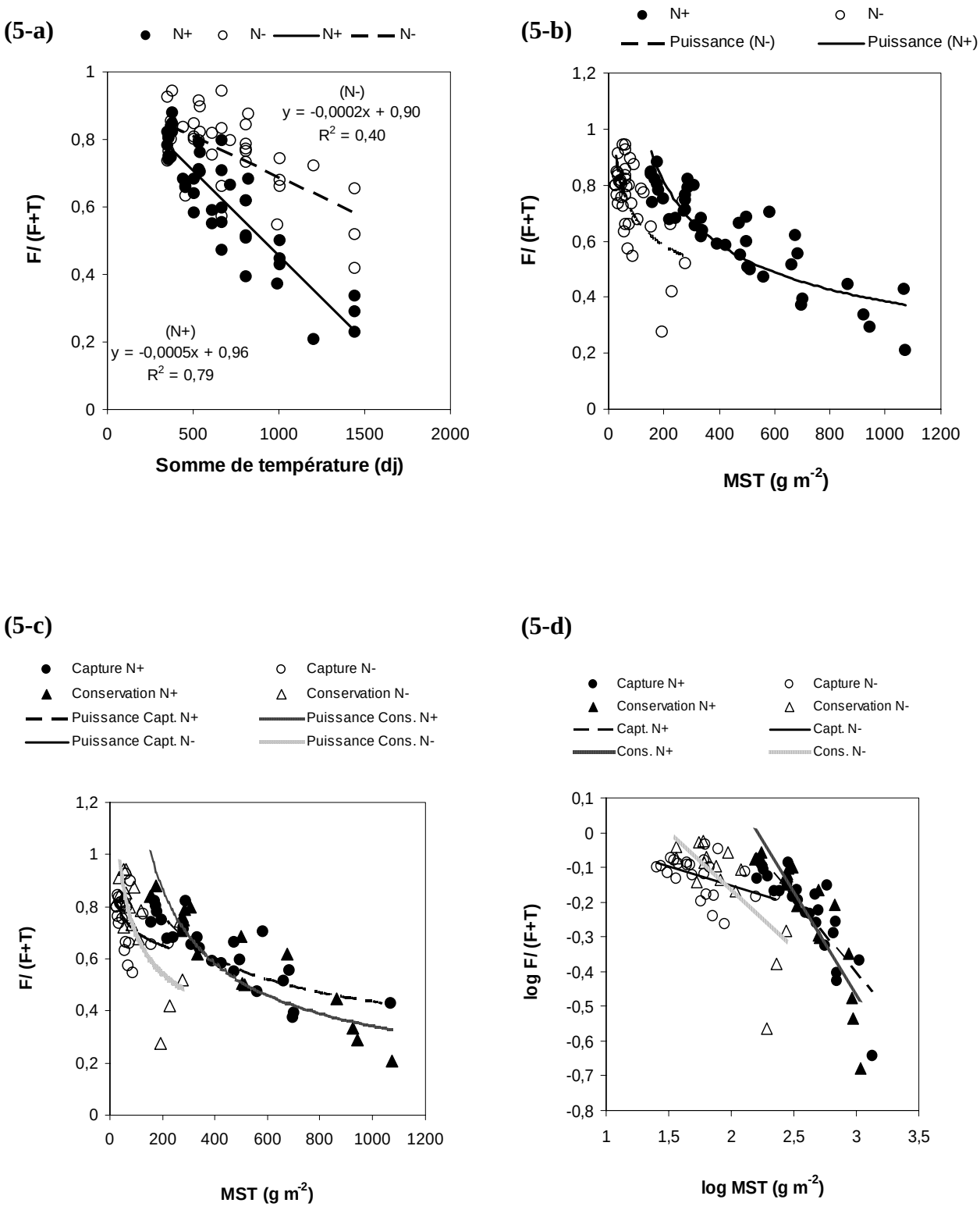


Figure 5 : Evolution de la fraction des feuilles au cours de la croissance et effet de la limitation en azote sur la diminution du rapport F/ (F+T) avec l'accumulation de la matière sèche au sein des stratégies de croissance des espèces étudiées. Le nombre des espèces inclue dans la comparaison entre N+ et N- est 6 et 4 espèces pour la stratégie de capture et de conservation respectivement. Les équations d'ajustement linéaire correspondantes sont les suivantes : Pour les espèces à capture, $y = -0.43x + 89$ avec $R^2 = 0.73$ et $y = -0.11x + 0.1$ avec $R^2 = 0.20$ dans N+ et N- respectivement ; pour les espèces à conservation, $y = -0.58x + 1.3$ avec $R^2 = 0.78$ et $y = -0.34x + 0.5$ avec $R^2 = 0.47$ dans N+ et N- respectivement.

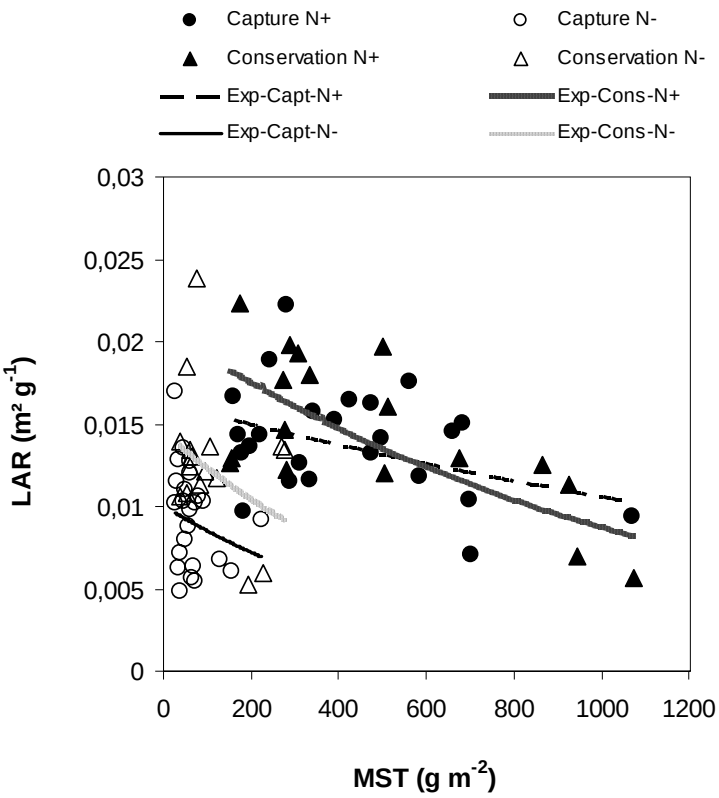


Figure 6 : Effet de la limitation en azote sur le ratio de surface foliaire « LAR » au sein des stratégies de croissance. Les équations d'ajustement exponentiel correspondantes sont les suivantes : Pour les espèces à capture, y = 0,02e-0,0004x avec R^2 = 0.16 et y = 0,01e-0,002x avec R^2 = 0.05 dans N+ et N- respectivement ; pour les espèces à conservation, y = 0,02e-0,001x avec R^2 = 0.53 et y = 0,01e-0,002x avec R^2 = 0.14 dans N+ et N- respectivement.

III. Discussion :

III.1. Effet de l'azote sur la biomasse et sa composition

Les résultats obtenus sur l'effet de la limitation en azote sur la croissance sont, dans une certaine mesure, logiques et attendus. Néanmoins, seules les conditions de cultures mono spécifiques de chaque espèce, comme celle utilisée dans cette étude peuvent en faire la démonstration. La même étude n'aurait pu être conduite sur des prairies naturelles *in situ* car en conditions non limitantes en azote les espèces de type conservation n'auraient pas été représentées [Wedin & Tilman, 1996]. Dans ce cas, les espèces à vitesse de croissance lente sont exclues par la concurrence des espèces à vitesse de croissance rapide, capables de déployer plus précocement l'indice foliaire. Par conséquent, l'étude *in situ* n'aurait fait qu'un état des conséquences des relations de compétition en empêchant d'analyser le comportement intrinsèque à chaque type de stratégie au cours de son développement. Nos résultats ont montré que la limitation en azote provoque :

1. Une diminution très importante ($P \leq 0.001$) d'efficience de conversion en matière sèche du rayonnement solaire absorbé (Figure 2-a),

2. Un retard ($P \leq 0.001$) dans la reconstruction de l'appareil foliaire après une coupe (Figure 4). L'effet de la nutrition azotée sur la croissance s'effectue principalement par une modification de la cinétique d'expansion de l'indice foliaire [Lemaire *et al*., 1986 ; Duru, 1989]. Les travaux de Manteaux *et al.* [1991] et Knops & Reinhart, [2000] ont montré que l'indice foliaire (surface de capture de la lumière) augmente avec la fertilisation, ce qui entraîne une augmentation dans l'assimilation de carbone par le couvert [Ackerly & Bazzaz, 1995]. En fait, dans des conditions de croissance favorable en température, radiation solaire et humidité du sol, l'apport azoté entraîne

une augmentation du tallage[60], de la taille de feuilles [Buxton & Fales, 1994] de la teneur en eau et en azote des tissus de la plante [Brink & Fairbrother, 1992]. Duru [1989] a montré les conséquences de l'apport d'azote dans des prairies de dactyle : dans les parcelles moins fertiles un indice de 3 est atteint en moyenne 3 semaine plus tard que celles plus fertiles. Lemaire *et al*., [1986] signalent que, l'effet d'un apport d'azote sur la cinétique de développement de l'indice foliaire est important pour une repousse de printemps, tandis qu'il est limité pour une repousse d'été. Ceci indique que la disponibilité de cet élément nutritif joue un rôle primordial dans la cinétique d'interception du rayonnement solaire. En effet, l'efficience d'interception ε_i est fonction du développement de l'indice foliaire : $\varepsilon_i = 0.95*(1-e^{(-K * IF)}]$. Les valeurs de k dépendent essentiellement de la géométrie du couvert végétal laquelle varie peu avec l'apport de N. Par contre, toute augmentation de l'indice foliaire consécutive à un apport d'azote [Lemaire *et al*., 1986] se traduit par une augmentation du rayonnement intercepté et par conséquent de la croissance du couvert végétal [Lemaire *et al*., 1986 ; Duru, 1989]. Néanmoins, un tel effet est limité à la période de la croissance pendant laquelle l'interception du rayonnement est limitée par l'IF. A partir des valeurs d'IF supérieures à 3 toute augmentation de la surface foliaire du couvert n'entraînera pas de gains importants dans l'interception de la lumière [Lemaire *et al*., 1999],

3. Un ralentissement ($P \leq 0.05$) dans la vitesse de diminution de la proportion des feuilles au cours du temps thermique (Figure 5-a). Tout au long de la croissance le traitement N- est plus feuillu. Néanmoins, la proportion de feuilles est supérieure en condition de nutrition minérale élevée (N+) pour une même quantité de biomasse accumulée. En effet, l'azote accélère la croissance de manière telle que toute comparaison réalisée à une date donnée sera biaisée par les différences de biomasse accumulées. Ceci explique des résultats comme ceux de Wilkins [1995] qui a montré une diminution du rapport F/T en réponse à l'apport de N, réponse interprétée comme étant la conséquence d'une plus grande proportion de talles reproductives dans les couverts fertilisés.

[60] Le tallage s'arrête pour des indices foliaires voisins de 3 [Simon & Lemaire, 1987].

D'autres facteurs, principalement climatiques, peuvent affecter le ratio F/T. Ainsi, des températures élevées en accélérant le développement de la plante provoquent une date de floraison précoce [Buxton & Fales, 1994 ; Nelson & Moser, 1994], ce qui diminue le rapport feuilles /tiges [Deinum & Dirven, 1974 ; Buxton & Mertens, 1995].

III.2. Faut-il considérer l'effet de stratégie lors de l'étude de la croissance ?

Les résultats obtenus sur 15 espèces de graminées, correspondant à une gamme très contrastée de stratégies de croissance, montrent que l'avantage des espèces de type capture est très rapidement établi par la précocité de démarrage en conditions de fertilité élevée (Figure 4) ce qui est illustré par la vitesse de mise en place de l'IF. En outre, ces espèces montrent une efficience de conversion de l'énergie lumineuse absorbée en énergie chimique supérieure ($P \leq 0.01$) à celle établie pour les espèces de type conservation (Figure 2-b). Ces résultats invalident notre hypothèse selon laquelle en conditions non limitantes en azote les seules différences entre stratégies seraient morphogénétiques et non trophiques. Ainsi ces données ont montré que pour une même quantité de rayonnement solaire absorbée les espèces à capture font plus de biomasse. Dans ces conditions, les mécanismes d'exclusion des espèces à conservation dans les milieux riches se retrouvent encore plus accentués. Pour les espèces à stratégie de capture, la limitation en azote s'est traduite par une réduction de l'efficience de conversion plus élevée que celles à stratégie de conservation ce qui concorde avec les résultats rapportés par Elberse & Berendse [1993] et Muller & Garnier [1990]. En effet, ces auteurs rappellent que la production des espèces à stratégie de capture est plus plastique en réponse à l'azote que celles des milieux pauvres.

En outre, la relation observée entre les biomasses des feuilles et la biomasse aérienne totale (Figure 5) tend à être proche de celle montré par Duru [1994]. Si nous considérons les tiges comme des tissus structuraux et les feuilles comme des tissus métaboliques, nous

observons qu'au cours de la croissance des espèces fourragères, les composants structuraux augmentent proportionnellement plus que les composantes métaboliques. Cette relation peut être modifiée par la disponibilité en nutriments (Figure 5).

De plus, nous avons montré que le LAR ne différencie pas les stratégies de croissance opposées (Figure 6). Ceci semble indiquer que la différentiation entre stratégies de croissance pourrait être plus liée à la densité de tissus qu'aux relations allométriques entre organes de la plante. Faibles ou fortes densités peuvent respectivement être mesurées sur des espèces de milieu riche ou pauvre en éléments nutritifs. Puisque la densité des tissus est très bien corrélée à la TMS foliaire, ceci expliquerait pourquoi particulièrement ce trait foliaire discrimine les stratégies de capture ou conservation des différentes espèces.

CHAPITRE IV - PARTIE – 4

LA VALEUR NUTRITIVE

I. Rappel des objectifs et hypothèse :

Considérant les corrélations existantes entre les composantes des parois cellulaires et les traits foliaires d'une part et celles existantes entre la composition de tissus foliaires et la digestibilité [Daccord, 1991 ; Groot & Neuteboom, 1997] d'autre part (comme décrit dans le chapitre II), ***nous faisons l'hypothèse qu'il y a une corrélation entre ces traits foliaires et la digestibilité de feuilles***. Si une telle relation est meilleure que celle établie avec des indices de la valeur nutritive des espèces tel celui proposé par Daget et Poissonnet [1971], cela pourrait être un moyen précis pour évaluer la valeur nutritive des espèces prairiales et par extension celle des communautés.

La question à laquelle cette partie du travail essaye de répondre est la suivante : Les traits foliaires, caractéristiques des stratégies de croissance, sont ils pertinents pour classer les espèces selon leur valeur nutritive ?.

Les objectifs principaux recherchés sont :

1) Déterminer s'il y a des traits pertinents pour rendre compte des différences entre espèces pour la valeur nutritive. Autrement dit, évaluer si les traits foliaires (la SSF, la TMS et la DVF) classent les espèces étudiées dans le même ordre aussi bien que les composantes chimiques et la digestibilité de la matière organique.

2) Classer les espèces en vue de constituer une base de données.

A cette fin, des analyses de la valeur nutritive des espèces ont été effectuées sur 19 espèces de graminées durant deux expérimentations. Pour l'expérimentation-1 en 2001, l'analyse a été réalisée sur le limbe de dernière jeune feuille adulte. Les échantillons ont subi des analyses chimiques pour déterminer leur teneur en fibre, ses composantes et la teneur des tissus en azote (N) d'une part, et une analyse enzymatique pour déterminer leur digestibilité d'autre part. Pour l'expérimentation-2 en 2002 l'analyse a été réalisée sur l'ensemble des limbes verts, et des gaines plus tiges de la plante séparément. Les échantillons ont subi à la

méthode NIRS (Near Infrared Reflectance Spectroscopy) d'analyse afin de déterminer leur teneur en composantes chimiques ainsi que leur digestibilité. La base de données qui concerne cette partie de travail est représentée dans le tableau 1 et 2 pour le traitement N+ tandis que celle de N- est illustrées dans l'Annexe 8.

Tableau 1 : La base de données de la valeur nutritive des espèces de graminées obtenue durant l'expérimentation 1 dans le traitement N+.

Codes d'espèces	Organe	N	Fibres	Cellulose	Hémicellulose	DMO (ms)
AGRCAP	L	38,2	540,3	194,4	331,4	733,6
ANTODO	L	28,6	417,2	175,4	224,6	823,8
ARRELA	L	35,9	391,2	211,4	168,6	834,2
AVEPUB	L	21,4	625,7	287,2	314,6	671,0
BRAPIN	L	25,1	694,0	246,1	414,5	618,6
BRASYL	L	29,6	622,4	208,4	399,6	708,6
BRIMED	L	22,9	521,4	232,8	272,5	768,9
CLERPIN	L	27,1	488,5	224,5	249,5	791,6
CYNCRI	L	28,1	552,8	234,6	307,0	768,0
DACGLO	L	24,5	561,7	238,0	295,6	731,7
FESARU	L	20,7	549,5	238,6	288,6	651,3
FESOVI	L	27,2	602,2	264,6	311,8	633,8
FESRUB	L	25,8	638,9	282,8	331,9	596,7
HOLLAN	L	25,5	498,1	220,1	265,5	785,3
LOLPER	L	24,7	542,5	252,7	271,4	724,3
TRIFLA	L	32,1	571,8	246,7	310,1	776,4

L'expérimentation 1 = l'analyse a été réalisée sur le limbe de dernière jeune feuille adulte récoltée en 2001. Ces échantillons ont subi des analyses chimiques pour déterminer leur teneur en fibre, ses composantes et la teneur des tissus en azotée (N) d'une part, et une analyse enzymatique pour déterminer leur digestibilité.

L : indiquent l'organe de la plante concerné par l'analyse et qui est les limbes. DMO = la digestibilité de la matière organique calculée sur la base de la matière sèche. Les différents critères de la valeur nutritive sont exprimés en g kg^{-1}. La valeur moyenne d'un critère donné de la valeur nutritive pour une espèce donnée a été calculée sur trois mesures correspondant aux trois répétitions.

Tableau 2 : La base de données de la valeur nutritive des espèces de graminées obtenue durant l'expérimentation 2 dans le traitement N+.

Codes d'espèces	Organe	N	Fibres	Cellulose	Hémicellulose	DMO (ms)
AGRCAP	L	30,4	489,7	245,6	213,9	779,8
ANTODO	L	29,3	410,8	208,3	176,9	844,6
ARRELA	L	30,6	457,2	226,5	205,2	827,7
AVEPUB	L	19,6	520,3	264,9	220,6	699,9
BRAPIN	L	27,4	533,3	253,2	246,5	700,9
BRASYL	L	28,3	496,5	245,4	218,4	747,2
BRIMED	L	29,7	487,6	250,8	195,0	772,9
CLERPIN	L	32,0	490,4	267,7	189,3	805,6
DACGLO	L	25,3	501,6	249,6	219,3	787,8
DESCES	L	16,9	558,4	287,8	228,9	655,3
FESARU	L	23,7	489,9	259,3	199,0	731,3
FESOVI	L	26,3	498,7	253,0	215,0	739,4
FESRUB	L	26,9	513,1	264,0	216,2	734,7
HOLLAN	L	30,6	463,2	248,4	188,2	841,6
LOLPER	L	25,5	460,5	247,8	187,5	830,5
MOLCAE	L	24,6	561,9	255,5	264,0	734,1
PHLPRA	L	29,1	479,0	245,6	202,7	814,4
Moyenne		**26,8**	**494,9**	**251,5**	**210,9**	**767,3**
ET		**04,4**	**37,5**	**17,6**	**22,3**	**55,6**
AGRCAP	T+G	18,2	514,6	283,2	198,4	690,0
ANTODO	T+G	18,4	449,8	248,0	174,0	759,7
ARRELA	T+G	21,5	504,7	277,7	197,7	756,5
AVEPUB	T+G	15,2	583,6	310,7	232,9	566,5
BRAPIN	T+G	19,2	585,4	314,5	232,5	587,3
BRASYL	T+G	19,3	573,4	314,3	219,3	611,8
BRIMED	T+G	21,9	531,9	298,3	192,8	719,4
CLERPIN	T+G	19,2	501,1	295,9	175,2	766,5
DACGLO	T+G	15,6	511,7	281,5	202,3	729,6
DESCES	T+G	12,9	561,5	297,5	222,9	613,2
FESARU	T+G	16,6	509,4	281,4	196,9	693,9
FESOVI	T+G	19,5	534,3	287,6	209,4	635,0
FESRUB	T+G	22,0	567,2	302,8	223,5	616,7
HOLLAN	T+G	19,3	509,7	289,7	193,9	771,1
LOLPER	T+G	14,8	431,5	251,2	157,8	797,5
PHLPRA	T+G	17,7	478,3	278,9	167,2	760,3
Moyenne		**18,2**	**521,7**	**288,3**	**199,8**	**692,2**
ET		**02,9**	**45,7**	**20,2**	**23,2**	**75,8**

L'expérimentation 2 = l'analyse a été réalisée sur l'ensemble des limbes verts, et des tiges de la plante séparément. Ces échantillons ont été récoltés en 2002, et ont subi à la méthode NIRS (Near Infrared Reflectance Spectroscopy) d'analyse afin de déterminer leur teneur en composantes chimiques ainsi que leur digestibilité.

T+G indique l'organe de la plante concerné par l'analyse et qui sont les tiges+gaines. DMO = la digestibilité de la matière organique calculée sur la base de la matière sèche. Les différents critères de la valeur nutritive sont exprimés en g kg^{-1}. La valeur moyenne d'un critère donné de la valeur nutritive pour une espèce donnée a été calculée sur trois mesures correspondant aux trois répétitions.

II. Résultats :

II.1. Effet azote, espèces et organes de plante sur la composition chimique et la digestibilité des tissus :

L'analyse de variance a montré un effet très significatif des espèces ($P \leq 0.001$) sur les valeurs des composantes chimiques et la digestibilité de la matière organique dans les deux expérimentations, ainsi un effet des organes de plantes ($P \leq 0.01$) dans l'expérimentation - 2. Dans cette même expérimentation, aucun effet de l'apport azoté n'a été noté. Ceci a été observé pour le mélange des organes (feuilles, tiges + gaines = pour la plante entière) ainsi pour les feuilles et les tiges séparément.

Pour l'ensemble des espèces, les organes des plantes (i.e., les limbes verts et les tiges + gaines) étaient significativement différents dans leur teneur en fibre, ses composantes (de cellulose, hémicellulose ($P \leq 0.01$), et de lignine ($P \leq 0.10$)), dans leur teneur en azote ainsi la DMO ($P \leq 0.001$) de tissus. Les tiges plus les gaines possèdent des teneurs élevées en fibres et ses composantes (cellulose et lignine) par rapport aux limbes. Par contre, Ces dernières présentent des teneurs hautes de hémicellulose, de l'azote et des valeurs élevées de digestibilité de matière organique de tissus par rapport aux tiges + gaines.

II.2. Les relations entre la composition chimique et la digestibilité et la stabilité du classement des espèces :

II.2.1. Les relations entre différentes composantes chimiques et la DMO :

La digestibilité de la matière organique (DMO) des tissus, déterminée dans N+, a été significativement, négativement, corrélée à la teneur en fibres et ses composantes (cellulose et

hémicellulose) (Tableau 3). Ceci a été noté dans les deux expérimentations, ainsi dans les limbes et les tiges analysées durant l'expérimentation - 2. Le coefficient de corrélation a été égal au moins à -0.66 avec $P \leq 0.001$. Une corrélation significative de la DMO à la teneur en lignine a été seulement notée dans l'expérimentation 2. La teneur des tissus en azotée a été positivement corrélée à la DMO lors de l'analyse a été faite sur les limbes.

Tableau 3 : Les corrélations entre les différentes composantes chimiques et la digestibilité de la matière organique (DMO) des tissus obtenues dans les deux expérimentations dans N+. n = nombre d'espèces inclues dans la comparaison.

Test Pearson	Organe	n	Fibres	Cellulose	Hémicellulose	Lignine	N
Expérimentation-1	Limbes	16	-0.82***	-0.69***	-0.66***	-0.22 n.s	0.41**
Expérimentation-2	Limbes	17	-0.85***	-0.71***	-0.70***	-0.69***	0.68***
	Tiges+gaines	16	***-0.88******	***-0.70******	***-0.91******	***-0.82******	***0.21 n.s***

Les coefficients notés en gras italique sont ceux de tiges+gaines, par contre le reste est ceux des limbes. Seuils de probabilité : **, $P \leq 0.01$; ***, $P \leq 0.001$; n.s = non significatif.

L'expérimentation 1 = l'analyse a été réalisée sur le limbe de dernière jeune feuille adulte récoltée en 2001. Ces échantillons ont subi des analyses chimiques pour déterminer leur teneur en fibre, ses composantes et la teneur des tissus en azotée (N) d'une part, et une analyse enzymatique pour déterminer leur digestibilité.

L'expérimentation 2 = l'analyse a été réalisée sur l'ensemble des limbes verts, et des tiges plus gaines de la plante séparément. Ces échantillons ont été récoltés en 2002, et ont subi à la méthode NIRS (Near Infrared Reflectance Spectroscopy) d'analyse afin de déterminer leur teneur en composantes chimiques ainsi leur digestibilité.

II.2.2. Classement des espèces pour les différentes caractéristiques de composition

Le classement des espèces basé sur la composition chimique ainsi que sur la digestibilité de leurs tissus a été significativement maintenu entre les deux traitements azotés (Tableau 4 - a) quel que soit l'organe de la plante analysé, à l'exception de N des limbes.

Durant cette même expérimentation et dans des conditions non limitantes à l'azote, le classement des espèces basé sur la teneur des feuilles et des tiges+gaines en composantes chimique ainsi leur DMO a été significativement conservé (Tableau 4 - b). Le coefficient de corrélation des rangs a été égal au moins à 0.70 avec $P \leq 0.001$.

Tableau 4 : Comparaison des classements des espèces (test Spearman de corrélation du rang) établis par les différentes composantes chimiques et la digestibilité de la matière organique, obtenues durant l'expérimentation 2.

a) Comparaison entre les deux niveaux de disponibilité de l'azote (N+ et N-), et dans chaque organe de la plante. n = nombre d'espèces inclues dans la comparaison.

Organes	n	Fibres	Cellulose	Hémicellulose	Lignine	DMO	N
Limbes	17	0.92***	0.75***	0.93***	0.81***	0.93***	0.31 n.s
Tiges+ gaines	12	0.94***	0.94***	0.86***	0.88***	0.94***	0.48 (¤)

b) Comparaison entre les organes (feuilles et tiges + gaines) dans le traitement N+. Le nombre d'espèces inclues dans la comparaison est de 16 espèces.

	Fibres	Cellulose	Hémicellulose	Lignine	DMO	N
Fibres	0.80***					
Cellulose		0.86***				
Hémicellulose			0.84***			
Lignine				0.73***		
DMO					0.89***	
N%						0.70***

Seuils de probabilité :(¤), $P \leq 0.10$; ***, $P \leq 0.001$; n.s = non significatif.
L'expérimentation 1 = l'analyse a été réalisée sur le limbe de dernière jeune feuille adulte récoltée en 2001. Ces échantillons ont subi des analyses chimiques pour déterminer leur teneur en fibre, ses composantes et la teneur des tissus en azotée (N) d'une part, et une analyse enzymatique pour déterminer leur digestibilité.

La comparaison du classement des espèces, dans le traitement N+, selon la digestibilité de leurs tissus des feuilles (pour les deux expérimentations) ou ceux des tiges + gaines (pour l'expérimentation 2) à celui établi selon les différentes composantes chimiques a montré la même tendance observée dans le Tableau 3. Or, la digestibilité des tissus foliaires ou ceux des tiges+gaines a conservé le classement des espèces établi par les teneurs de ces organes en fibre ou ses composantes de cellulose et hémicellulose et de la teneur des tissus en azote (Tableau 5).

Tableau 5 : Comparaison du classement des espèces établi selon la DMO des limbes ainsi celle des tiges + gaines au classement établis par les différentes composantes chimiques obtenues dans l'expérimentation 1 et 2 séparément et dans le traitement N+.

	Organe	n	Fibres	Cellulose	Hémicellulose	Lignine	N
Expérimentation-1	Limbes	16	-0.86***	-0.67**	-0.79***	-0.02 n.s	0.43(¤)
Expérimentation-2	Limbes	17	-0.92***	-0.72**	-0.79***	-0.75***	0.69**
	Tiges+gaines	16	***-0.88******	***-0.73****	***-0.91******	***-0.81******	***0.02 n.s***

Les coefficients notés en gras italique sont ceux de tiges+gaines, par contre les restes sont ceux des feuilles. Seuils de probabilité : **, *P* ≤ 0.01; *, *P* ≤ 0.001; n.s = non significatif.**

L'expérimentation 1 = l'analyse a été réalisée sur le limbe de dernière jeune feuille adulte récoltée en 2001. Ces échantillons ont subi des analyses chimiques pour déterminer leur teneur en fibre, ses composantes et la teneur des tissus en azotée (N) d'une part, et une analyse enzymatique pour déterminer leur digestibilité.

L'expérimentation 2 = l'analyse a été réalisée sur l'ensemble des limbes verts, et des tiges plus gaines de la plante séparément. Ces échantillons ont été récoltés en 2002, et ont subi à la méthode NIRS (Near Infrared Reflectance Spectroscopy) d'analyse afin de déterminer leur teneur en composantes chimiques ainsi leur digestibilité.

Dans des conditions non limitantes en azote (N+), le classement des espèces basé sur une variable donnée de qualité étudiée sur les limbes a été significativement maintenu dans les deux expérimentations (Tableau 6). Le coefficient de corrélation de rangs du Spearman était égal au moins à 0.40 avec une probabilité $P \leq 0.05$. Malgré cette stabilité du classement des espèces selon la teneur de limbes en fibre et sa digestibilité entre les deux expérimentations, nous avons observé que la valeur moyenne de la teneur en fibre dans

l'expérimentation-1 était significativement plus élevée ($P \leq 0.001$) et a une variabilité plus forte que celle dans l'expérimentation-2 (550 g kg^{-1} ± 84 SD et 487 ± 31 SD, dans l'expérimentation-1 et l'expérimentation-2 respectivement) (Figure 1). Par contre, la valeur moyenne de NIRS-DMO s'est montrée plus élevée ($P \leq 0.001$) que IV-DMO et a une variabilité inférieure à celle IV-DMO (720 g kg^{-1} ± 77 SD et 775 ± 50 SD, dans l'expérimentation-1 et l'expérimentation-2 respectivement).

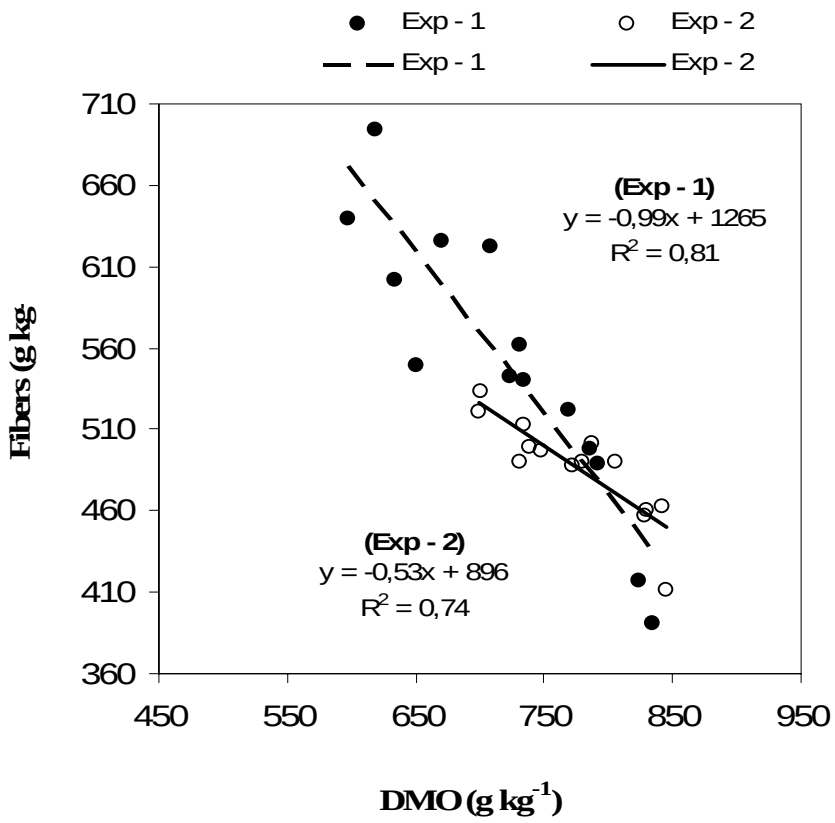


Figure 1 : Relations entre la digestibilité de matière organique (DMO) et la teneur en fibres des limbes de 14 espèces de graminées communes dans les deux expérimentations.

L'expérimentation 1 = l'analyse a été réalisée sur le limbe de dernière jeune feuille adulte récoltée en 2001. Ces échantillons ont subi des analyses chimiques pour déterminer leur teneur en fibre, ses composantes et la teneur des tissus en azotée d'une part, et une analyse enzymatique pour déterminer leur digestibilité.

L'expérimentation 2 = l'analyse a été réalisée sur l'ensemble des limbes verts, et des tiges plus gaines de la plante séparément. Ces échantillons ont été récoltés en 2002, et ont subi à la méthode NIRS (Near Infrared Reflectance Spectroscopy) d'analyse afin de déterminer leur teneur en composantes chimiques ainsi leur digestibilité.

Tableau 6 : Comparaison du classement des espèces établi selon la teneur des limbes, dans le traitement N+, des composantes chimiques ainsi la digestibilité de leurs tissus entre les deux expérimentations. La ligne indique l'expérimentation-1, et la colonne indique l'expérimentation - 2. Le nombre des espèces inclues dans la comparaison = 14 espèces communes entre les expérimentations.

	Fibres	Cellulose	Hémicellulose	Lignine	DMO	N
Fibres	0.84***					
cellulose		0.63***				
Hémicellulose			0.76***			
Lignine				0.40*		
DMO					0.83***	
N						0.64*

Comme les corrélations des valeurs et des classements des espèces établis selon la teneur des feuilles en composantes chimiques et leurs digestibilités sont quasi identiques à ceux établis dans les tiges+gaines, nous allons conserver seulement la partie des limbes pour examiner les corrélations éventuelles de ces variables aux traits foliaires destinés.

II.3. Relations entre traits foliaires, composition chimique et DMO

Les coefficients des corrélations de Spearman et ceux de Pearson ont été calculés afin de tester les corrélations éventuelles entre les traits foliaires mesurés dans les différentes périodes de croissance et le contenu en fibres, ses composantes et la DMO des limbes obtenu dans les deux expérimentations séparément.

Pour l'expérimentation-1, **la SSF** a été corrélée significativement négativement au contenu des limbes en fibres ($r \geq 0.46$; $P \leq 0.001$, et $r \geq 0.40$; $P \leq 0.01$ à l'été et à l'automne respectivement), (Tableau 7). Parmi les composantes en fibres, c'est la cellulose et la lignine qui ont montré une corrélation avec la SSF mesurée à l'été et à l'automne ($r \geq -0.53$; $P \leq$

0.001). Pour ces deux saisons, la SSF était positivement significativement corrélée à la digestibilité de la matière organique « IVDMO » ($r \geq 0.45$; $P \leq 0.001$). Par contre, ce trait était positivement corrélé à la teneur des feuilles en azote « N » quelle que soit la période de croissance ($r \geq 0.33$ et $P \leq$ au moins à 0.05).

Les corrélations entre **la TMS** et les fibres ou le contenu en hémicellulose étaient significatives aux trois périodes de croissance. Les coefficients de corrélation étaient supérieurs ou égaux à 0.38 avec $P \leq$ au moins à 0.01. La TMS était significativement ($r \geq -0.37$; $P \leq$ au moins à 0.01) corrélée à IVDMO des limbes indépendamment des périodes de croissance.

La DVF mesurée au printemps a été corrélée positivement à la teneur des limbes en fibres ($r \geq 0.42$; $P \leq$ au moins à 0.01) et ses composantes de hémicellulose et de lignine ($r \geq 0.35$ avec une $P \leq$ au moins à 0.05). Par contre, ce trait foliaire s'est montré corrélé négativement aux teneurs des limbes en azote et leur digestibilité de la matière organique ($r \geq -0.42$; $P \leq$ au moins à 0.01).

Autrement dit, la DVF et la TMS étaient, significativement, positivement corrélées à la teneur des limbes en fibres et négativement à leur IVDMO. Le cas a été inversé pour la SSF mesuré à l'été et à l'automne (i.e., une corrélation négative de la SSF à la teneur des limbes en fibres et positive à leur IVDMO). La TMS et la DVF étaient les traits foliaires, qui ont le mieux distingué les espèces selon leur contenu de hémicellulose tandis que la cellulose était meilleure corrélée à la SSF.

Tableau 7 : Les coefficients de corrélations de tests Pearson et Spearman du rang calculés entre les traits foliaires (SSF, TMS et DVF) mesurés dans N+ durant l'été 2001, printemps 2002 et l'automne 2002, et la teneur des limbes en fibres, ses composantes, en azote et leur digestibilité de matière organique (IVDMO) obtenus dans l'expérimentation – 1 dans N+.

Périodes		Test Pearson			Test Spearman		
		SSF	TMS	DVF	SSF	TMS	DVF
Eté-2001	Fibres	-0.46***	0.58***		-0.47***	0.57***	
	Cellulose	-0.61***	0.29 n.s		-0.67***	0.26 n.s	
	Hémicellulose	-0.29 n.s	0.57***		-0.32*	0.61***	
	Lignine	-0.53***	0.31*		-0.55***	0.24 n.s	
	IVDMO	0.50***	-0.42**		0.45***	-0.41**	
	N	0.41**	-0.01 n.s		0.51***	-0.06 n.s	
Printemps-2002	Fibres	-0.08 n.s	0.38**	0.46***	-0.07 n.s	0.46***	0.42**
	Cellulose	-0.31*	0.11 n.s	0.26 n.s	-0.36*	0.14 n.s	0.28 n.s
	Hémicellulose	0.25 n.s	0.39**	0.42**	-0.24 n.s	0.46***	0.35*
	Lignine	-0.24 n.s	0.32*	0.59***	-0.26 n.s	0.29 n.s	0.54***
	IVDMO	0.20 n.s	-0.37**	-0.58***	0.14 n.s	-0.37**	-0.59***
	N	0.33*	-0.01 n.s	-0.42**	0.40**	-0.03 n.s	-0.61***
Automne-2002	Fibres	-0.45**	0.67***		-0.40**	0.66***	
	Cellulose	-0.54***	0.12 n.s		-0.62***	0.18 n.s	
	Hémicellulose	-0.31*	0.76***		-0.20 NS	0.74***	
	Lignine	-0.60***	0.39*		-0.64***	0.37*	
	IVDMO	0.62***	-0.49***		0.59***	-0.55***	
	N	0.66***	0.02 n.s		0.69***	-0.01 n.s	

Seuils de probabilité : *$P \leq 0.05$; ** $P \leq 0.01$; *** $P \leq 0.001$; n.s, non significatif.

Pour l'expérimentation-2 la même tendance de corrélation entre le contenu en fibres des limbes, ses composantes, la digestibilité de matière organique, la teneur des feuilles en azote et les traits foliaires a été trouvé (Tableau 8). La SSF mesurée au printemps n'était pas corrélée à la teneur des limbes en fibres. Néanmoins, à l'opposé des résultats observés dans

l'expérimentation-1, la SSF était significativement corrélée à la DMO analysée par la méthode NIRS ($r \geq 0.36$; $P \leq 0.01$). Une corrélation significative a été trouvée tant entre le hémicellulose qu'entre le contenu de lignine des limbes et les trois traits foliaires (TMS, SSF et DVF) quelle que soit la période de mesure sauf entre la SSF et le hémicellulose au printemps.

Tableau 8 : Les coefficients de corrélations de tests Pearson et Spearman du rang calculés entre les traits foliaires (SSF, TMS et DVF) mesurés dans N+ durant l'été 2001, printemps 2002 et l'automne 2002, et la teneur des limbes en fibres, ses composantes, en azote et leur digestibilité de matière organique (NIRS-DMO) obtenus dans l'expérimentation-2 dans N+.

Périodes		Test Pearson			Test Spearman		
		SSF	TMS	DVF	SSF	TMS	DVF
Eté-2001	Fibres	-0.54***	0.59***		-0.62***	0.58***	
	Cellulose	-0.37*	0.16 n.s		-0.49***	0.09 n.s	
	Hémicellulose	-0.46**	0.74***		-0.43**	0.68***	
	Lignine	-0.55***	0.60***		-0.53***	0.57***	
	NIRS-DMO	0.63***	-0.65***		0.65***	-0.65***	
	N	0.05 n.s	-0.29 (¤)		0.35*	-0.13 n.s	
Printemps-2002	Fibres	-0.21 n.s	0.36*	0.71***	-0.26 n.s	0.42**	0.67***
	Cellulose	-0.27 n.s	0.10 n.s	0.42**	-0.45***	0.01 n.s	0.40**
	Hémicellulose	-0.04 n.s	0.59***	0.71***	-0.06 n.s	0.52***	0.63***
	Lignine	-0.38**	0.44***	0.68***	-0.37**	0.45***	0.67***
	NIRS-DMO	0.36**	-0.45***	-0.71***	0.38**	-0.48***	-0.72***
	N	0.16 n.s	-0.25 (¤)	-0.31*	0.41**	-0.11 n.s	-0.50***
Automne-2002	Fibres	-0.57***	0.62***		-0.61***	0.60***	
	Cellulose	-0.61***	0.28 n.s		-0.65***	0.22 n.s	
	Hémicellulose	-0.34*	0.69***		-0.36**	0.64***	
	Lignine	-0.59***	0.61***		-0.60***	0.60***	
	NIRS-DMO	0.72***	-0.66***		0.69***	-0.66***	
	N	0.30*	-0.06 n.s		0.58**	-0.31*	

Seuils de probabilité : : (¤), $P \leq 0.10$; *$P \leq 0.05$; ** $P \leq 0.01$; *** $P \leq 0.001$; n.s, non significatif.

Les coefficients de test Spearman du rang ont été calculés entre les valeurs moyennes de trait foliaires aux trois périodes de mesure et la teneur en fibres, ses composantes, la DMO et la teneur en azote des limbes obtenus dans chaque expérimentation séparément (Tableau 9). Nous avons calculé les valeurs moyennes de traits foliaires étudiés, car le classement des espèces selon ces traits était conservé quelle que soit la période de mesure ou le niveau de la disponibilité de l'azote, comme nous l'avons montré dans la partie – 1 de ce chapitre. Dans le tableau 9 nous avons observé que la TMS et la DVF étaient corrélées significativement ($P \leq$ au moins à 0.05) à la teneur des limbes en fibres, ses composantes de hémicellulose et de lignine et à la digestibilité de la matière organique quelle que soit l'expérimentation suivie. D'autre part, la SSF était corrélée au contenu de fibres, ses composantes de cellulose et de lignine, à la teneur en azote des limbes et à leur digestibilité de matière organique indépendamment de l'expérimentation considérée.

Tableau 9 : Les coefficients de test Spearman du rang de corrélations entre les traits foliaires (moyenne de trois périodes de mesures de SSF, TMS et DVF) et la teneur en fibres, ses composantes, la digestibilité de matière organique, et la teneur en azote des limbes obtenus dans les deux designs séparément.

Expérimentation-1						
	N	IVDMO	Fibres	Cellulose	Hémicellulose	Lignine
SSF ($m^2\ kg^{-1}$)	0.57***	0.42**	-0.29 (¤)	-0.60***	-0.11 n.s	-0.27 (¤)
TMS ($mg\ g^{-1}$)	-0.01 n.s	-0.49***	0.64***	0.23 n.s	0.70***	0.04 n.s
DVF (dj)	-0.35 n.s	-0.61***	0.42**	0.28 (¤)	0.35*	0.54***

Expérimentation-2						
	N	DMO-NIRS	Fibres	Cellulose	Hémicellulose	Lignine
SSF ($m^2\ kg^{-1}$)	0.56***	0.66***	-0.59***	-0.60***	-0.37**	-0.58***
TMS ($mg\ g^{-1}$)	-0.24 (¤)	-0.69***	0.65***	0.18 n.s	0.72***	0.66***
DVF (dj)	-0.50***	-0.72***	0.67***	0.40**	0.62***	0.67***

Seuils de probabilité : (¤), $P \leq 0.10$; *, $P \leq 0.05$; **, $P \leq 0.01$; ***, $P \leq 0.001$; n.s, non significatif. L'expérimentation 1 = l'analyse a été réalisée sur le limbe de dernière jeune feuille adulte récoltée en 2001. Ces échantillons ont subi des analyses chimiques pour déterminer leur teneur en fibre, ses composantes et la teneur des tissus en azotée d'une part, et une analyse enzymatique pour déterminer leur digestibilité. L'expérimentation 2 = l'analyse a été réalisée sur l'ensemble des limbes verts, et des tiges plus gaines de la plante séparément. Ces échantillons ont été récoltés en 2002, et ont subi à la méthode NIRS (Near Infrared Reflectance Spectroscopy) d'analyse afin de déterminer leur teneur en composantes chimiques ainsi leur digestibilité.

Tenant compte de l'objectif principal de ce travail à savoir trouver le (s) trait(s) foliaire(s) fournissant un classement des espèces le plus proche (maintenu) de celui basé sur la DMO de tissus foliaires, nous avons considéré seulement ce critère (i.e., DMO) pour les analyses de données suivantes.

II.4. Etablissement de groupes de digestibilité :

La classification ascendante hiérarchique, basée sur le calcul de la distance euclidienne, nous a permis de distinguer trois groupes de qualité (Tableau 10) selon la digestibilité de la matière organique des limbes obtenue dans les deux expérimentations réalisées. Les différences significatives entre ces groupes ont été confirmées par le test LSD (i.e., Least Significant Difference, $P \leq 0.01$) de comparaison de moyennes. Le même classement des espèces a été obtenu dans les deux expérimentations sauf pour *L. perenne*. Cette espèce a été classée dans le premier groupe de qualité par les valeurs de NIRS-DMO, tandis qu'elle a été classée dans le groupe ayant une valeur intermédiaire de IV-DMO. Dans le tableau 10 on observe que les valeurs moyennes de la digestibilité obtenues dans l'expérimentations-2 étaient plus élevées que celle obtenues dans expérimentations-1. La différence était de 21, 38 et 87 g kg^{-1} pour chacun de ces groupes entre les deux expérimentations. La différence dans les valeurs moyenne de la digestibilité entre les deux groupes extrêmes (i.e., ayant la plus élevée et la plus faible DMO) dépasse le 100 g kg^{-1} pour chaque expérimentation.

Tableau 10 : Les groupes de qualité des espèces identifiés par l'analyse de classification ascendante hiérarchique selon la digestibilité de la matière organique des limbes obtenue dans les deux expérimentations étudiées.

Espèces	IV-DMO	NIRS-DMO	Groupe de qualité
Anthoxanthum odoratum	824 ± 8	845 ± 7	Elevée
Holcus lanatus	785 ± 13	842 ± 1	
Lolium perenne (cv Clerpin)	792 ± 2	806 ± 7	
Arrhenatherum elatius	834 ± 4	828 ± 1	
moyenne	**809 ± 24**	**830 ± 18**	
Dactylis glomerata	732 ± 17	788 ± 7	Intermédiaire
Agrostis capillaris	727 ± 9	780 ± 1	
B. sylvaticum	709 ± 3	747 ± 14	
Briza media	769 ± 17	773 ± 12	
moyenne	**734 ± 25**	**772 ± 18**	
Festuca rubra	597 ± 15	735 ± 9	Faible
Festuca ovina	634 ± 48	739 ± 17	
Festuca arundinacea	651 ± 25	731 ± 6	
B. pinnatum	619 ± 11	701 ± 7	
Avenula pubescens	671 ± 21	700 ± 4	
moyenne	**634 ± 29**	**721 ± 19**	

II.5. Relations de la teneur en fibres et de la digestibilité des limbes aux indices spécifiques des plantes :

Nos résultats ont montré que le classement des espèces étudiées selon la digestibilité de leurs feuilles et tiges, analysé selon la méthode NIRS (expérimentation - 2), a été conservé. Ceci est en accord avec les résultats d'une étude précédente menée par Duru [1997a] sur des espèces de prairies naturelles. Par conséquent, le classement effectué sur les limbes peut donc

être comparé avec des classements plus empiriques qui impliquent généralement la plante entière (e.g., indices spécifique proposé par Daget & Poissonnet, 1971 pour estimer la valeur pastorale).

Les coefficients de Spearman de corrélation des rangs ont été calculés entre les indices spécifiques des plantes proposés par ces auteurs[61], et les différentes composantes chimiques étudiées ainsi la DMO des tissus foliaires obtenus dans chaque expérimentation. Aucune corrélation significative n'a été observée. Ce fait était principalement en raison de certaines espèces qui ont été classées différemment. Par exemple, la qualité de *A odoratum, H lanatus* et *B media* était sous estimée par l'indice de Daget et Poissonnet et celle de *D glomerata* et *A pubescens* était sur estimée.

III. Discussion

III.1. Pertinence de traits foliaires pour classer les espèces selon leurs valeurs nutritives :

Nos résultats ont confirmé que les espèces caractéristiques des habitats peu fertiles (TMS forte, SSF faible et DVF longue) ont un contenu élevé en fibres (Tableau 7, 8 et 9) comme l'ont observé précédemment sur les graminées [Poorter & Bergkotte, 1992 ; Van Arendonk & Poorter, 1994]. Nous avons montré que c'était aussi vrai pour la digestibilité des limbes, comme montré par Duru *et al*. [2004] dans une étude effectuée sur deux espèces ayant des stratégies de croissance contrastées. *B. pinnatum*, *F. ovina* et *F. rubra* appartenant au troisième groupe de DMO (Tableau 10), sont des espèces caractéristiques des milieux peu fertiles [Poorter & Remkes 1990 ; Lambers & Poorter 1992 ; Niemann *et al*. 1992 ; Ryser 1996]. Contrairement, la variété sélectionnée Clerpin de *Lolium perenne*, *A. elatius* et *H. lanatus*, espèces typiques des habitats très fertiles [Poorter & Remkes, 1990 ; Niemann *et al*., 1992 ; Elberse & Berendse, 1993 ; Ryser, 1996 ; Vazquez de Aldana & Berendse, 1997], ont

[61] Pour les indices de Daget & Poissonnet voir Tableau 2 de l'Annexe 1.

montré des valeurs élevées de DMO. Cet accord pourrait être le résultat tant de la composition chimique que de l'anatomie de tissus. Or, les espèces provenant d'habitats peu fertiles ont des teneurs élevées en lignine, en cellulose et en hémicellulose et elles ont la tendance à avoir une proportion élevée en sclérenchyme non veineux [Van Arendonk & Poorter, 1994]. Ces caractéristiques des limbes entraînent une diminution dans leur digestibilité [Wilson, 1993]. Par conséquent, ces résultats ont montré une grande robustesse des traits foliaires et leur capacité à refléter les différences de la composition chimique et de la DMO entre les espèces ayant des stratégies d'acquisition et d'utilisation des ressources différentes.

III.2. Variabilité dans la composition des tissus et leur digestibilité entre les deux expérimentations :

La valeur moyenne élevée du contenu en fibres des limbes et la valeur moyenne basse de DMO des limbes observés en 2001 comparée avec celles obtenues en 2002 (Figure 1) pourrait être expliquée par :

1) Les différences de l'organe de la plante analysé et/ou,
2) Les méthodes utilisées pour l'analyse de la plante et/ou,
3) Les conditions environnementales spécifiques de l'année de prélèvement.

Concernant le composant de la plante analysé, des résultats précédents sur *D glomerata* ont montré que les limbes ligulés les plus jeunes ont des valeurs de digestibilité semblables à celles de l'ensemble des limbes verts [Duru & Ducrocq, 2002]. Comme la digestibilité des limbes diminue en relation avec le niveau d'insertion de la feuille sur la talle [Wilson, 1976b], la valeur de digestibilité inférieure de la feuille la plus jeune compense les valeurs de digestibilité plus hautes de la feuille verte la plus vieille. Groot et Neuteboom [1997] ont montré que la digestibilité des limbes varie avec l'âge des feuilles et celui des talles parallèlement à la lignification [Deinum & Dirven, 1971 ; Scehovic, 1979]. Or, la diminution dans la digestibilité était plus rapide pour les limbes, qui apparaissent en premier.

Quand la méthode utilisée pour estimer la digestibilité est concernée, une étude précédente comparant des organes identiques (les limbes et les tiges), menée sur des graminées représentatives des habitats différents, et utilisant les méthodes enzymatiques et de NIRS, les spectres de résultats ont été similaires [Duru *et al*., 2004].

En appuyant sur la discussion menée ci-dessus, nous faisons l'hypothèse que les différences dans le contenu en fibres et de DMO des limbes entre les deux expérimentations ont eu pour cause un effet année. La température moyenne journalière pendant les deux expérimentations était 20.2 ± 2.6 °C et 11.9 ± 2.7 °C en 2001 et 2002 respectivement. En fait, la température a d'habitude une plus grande influence sur la qualité des fourrages que les autres facteurs écologiques rencontrés par les plantes en raison de son influence sur le taux de développement de plante, le rapport feuilles /tiges dans la biomasse produite et le type de tissus dans les feuilles ou dans les tiges [Deinum & Dirven, 1974 ; Buxton & Fales, 1994 ; Buxton & Mertens, 1995]. Or, les Plantes convertissent plus de produits photosynthétiques en composants structuraux à températures élevées [Deinum & Dirven, 1975] ce qui abouti à une plus haute teneur en lignine [Nelson & Moser, 1994 ; Dirven & Deinum, 1977 ; Pitman & Holt, 1982 ; Wilson *et al*., 1991]. L'effet de la température sur les fibres au détergent neutre [Henderson & Robinson, 1982] et par conséquent sur la DMO était presque pareil pour *D glomerata* et *F arundinacea*, de -6 et -5.3 g kg^{-1} respectivement, quand la température a augmenté un degré Celsius [Duru *et al*., 1995b]. Nous concluons que la valeur plus élevée du contenu des limbes en fibre et la valeur plus basse de digestibilité en 2001 peuvent du à une température moyenne plus élevée.

III.3. Robustesse du classement des espèces selon leur valeur nutritive

La littérature concernant la digestibilité des feuilles est abondante seulement pour les espèces semées. Certains de nos résultats sont complètement en accord avec ceux annoncés par Terry & Tilley [1964], Scheovic [1979], Demarquilly, [1989] et Nelson & Moser [1994]. Par exemple, *L perenne* a une meilleure qualité que celle de *F arundinacea* et les feuilles de *L perenne* ont des teneurs en cellulose et lignine inférieures à celles de *D glomerata* [Daccord *et*

al., 2001] et elles sont plus digestibles [Terry & Tilley, 1964 ; Scehovic, 1979]. Par contre, les données concernant la digestibilité des espèces naturelles sont rares. Par exemple, Halliday [1989] a montré que la dégradation dans le rumen de *A capillaris* était inférieure de 60 g kg^{-1} à celle de *L perenne* et *H lanatus* pour la repousse végétative (Biomasse feuillue). Cette différence entre les espèces était semblable à ce que nous avons observé dans la méthode NIRS (51 et 62 g kg^{-1} respectivement).

Duru [1997a] sur des limbes de graminées échantillonnées dans des communautés naturelles a montré qu'il y a une différence dans IVDMO de 80 g kg^{-1} entre les espèces typiques d'habitats fertiles (principalement *D glomerata*) et celles d'habitats peu fertiles (principalement *F rubra*). Cette différence est proche de celle calculée sur nos données.

Le classement des espèces basé sur les indices empiriques des plantes proposés par Daget et Poissonnet [1971] pour évaluer leurs valeurs alimentaires n'était pas en accord avec celui que nous avons établi par les analyses des plantes. Ceci était principalement du à certaines espèces qui ont été classées différemment. Par exemple, la qualité de *A odoratum, H lanatus* et *B media* était sous estimée par l'indice de Daget et Poissonnet. Elles ont des indices égaux à 1, 2, et 1 respectivement. Les deux premières espèces étaient classées parmi celles ayant une bonne DMO (Tableau 10), et la troisième espèce se place dans le groupe ayant une DMO intermédiaire.

CHAPITRE V

DISCUSSION GENERALE

I. Rappel des objectifs principaux du travail :

Le but de notre travail est d'identifier des traits de vie des espèces (notamment des traits foliaires) préalable à leur utilisation comme des indicateurs pertinents pour contribuer au classement des espèces sur des gradients de disponibilité en azote du milieu (traits de réponse), et pour évaluer des caractéristiques de plante d'intérêt agronomique (traits d'effet). C'est pour cette raison que nous avons donné plus d'importance aux classements des espèces qu'aux valeurs absolues des traits.

II. Synthèse des résultats acquis :

L'étude complète des traits foliaires des espèces, de leurs caractéristiques agronomiques, ainsi que des corrélations existant entre eux a montré que :

1) Les valeurs de TMS et SSF varient selon les périodes de mesures (Figure 4 ; chapitre IV – partie 1). Ces mêmes traits et la DVF varient en réponse à la disponibilité en azote. La TMS s'est avérée moins plastique que la DVF quelque soit le niveau de l'analyse (i.e., toutes espèces ou au sein de formes de vie) (Tableau 2 chapitre IV – partie 1). La SSF a montré une plasticité égale à celle de la DVF et supérieure à celle de la TMS (i.e., TMS < SSF = DVF) pour l'ensemble des espèces. Malgré cette variabilité temporelle et cette plasticité en réponse à l'N dans les valeurs des traits, le classement des espèces est resté maintenu (Tableau 5 ; chapitre IV – partie 1). Ces observations ont été confirmées lorsque l'analyse a été conduite sur les seules graminées. D'ailleurs, le classement de ces dernières (i.e., graminées), basé sur la TMS, SSF et DVF, a été quasi conservé (Tableau 6 ; chapitre IV – partie 1), et proche de celui établi par indice Ellenberg pour l'azote (Tableau 7 ; chapitre IV – partie 1). Ceci confirme l'aptitude de ces traits foliaires à caractériser la préférence des espèces aux habitats plus ou moins riches en azote comme ont montré des études précédentes en écologie.

2) Les différents stades phénologiques (i.e., stade épi à 10 cm, la date de floraison et de début de maturation des graines) sont positivement corrélés entre eux (Figure 5 et Tableau 2 ; chapitre IV – partie 2). La SSF, la TMS et la DVF ont été significativement corrélés au stade épi à 10 cm chez les graminées (Tableau 4 ; chapitre IV – partie 2). La TMS est le seul trait foliaire ayant une corrélation positive aux dates de floraison et de début de maturation des graines.

3) Le classement des espèces selon le contenu en fibres des limbes et leur digestibilité ne sont pas corrélés aux indices empiriques établis dans les années soixante-dix pour classer des prairies naturelles selon la valeur pastorale des espèces qui la composent. Chez les graminées la TMS et la DVF sont négativement corrélées à la digestibilité de la matière organique, tandis que la SSF l'est positivement (Tableau 7 et 8 ; chapitre IV – partie 4).

4) La TMS est le seul trait foliaire pour lequel l'ensemble de graminées ont pu être discriminées dans deux groupes, selon leur stratégie de croissance, ayant des efficiences de conversion de rayonnement solaire en matière sèche différentes (Figure 2 ; chapitre IV – partie 3). Aucune différence significative n'a été notée entre ces deux groupes d'espèces en ce qui concerne la vitesse de mise en place de l'indice foliaire (IF) ainsi la fraction des feuilles vertes dans la matière sèche totale. Par contre l'effet de l'azote sur ces deux variables a été marquant. Il a été montré que pour les espèces à stratégie de conservation, la mise en place de l'IF est plus tardive que celle à stratégie de capture.

L'aptitude des trois traits foliaires en tant que traits de réponse (variations de disponibilité en azote) et traits d'effet (description des caractéristiques agronomiques) a été démontrée. Compte tenu de la difficulté à mesurer la DVF en rutine son utilisation dans une démarche de diagnostic ne peut être envisagée qu'à l'existence des bases des données spécifiques.

III. Une analyse intégrée des résultats :

L'analyse multivariée ACP (Analyse des Composantes Principales) conduite sur les populations de graminées[62] nous a permis de resituer les différentes corrélations citées ci-dessus. Dans cette analyse nous avons considéré :

1. **La SSF et la TMS comme des traits foliaires clés caractérisant les stratégies de capture et d'utilisation des ressources**. Ces deux traits peuvent être utilisés pour diagnostiquer l'état de la végétation par des mesures *in situ* ou en mobilisant une base des données correspondante. Par contre lors de des mesures directes de traits sur le terrain sont envisagées, la TMS est l'indicateur à privilégier en raison de la simplicité du protocole à mettre en place. La SSF présente certains limites liées à l'utilisation et la mesure (pour plus de détailles voir la discussion de la partie – 1 ; chapitre IV).

2. **La DVF, les traits** phénologiques (i.e., stade épi à 10 cm et la date de floraison) et la DMO sont **considérées ici comme des variables liées aux caractéristiques agronomiques des espèces**.

   En effet **la DVF** détermine le taux de sénescence de la biomasse [Duru & Ducrocq, 2002]. De plus, elle est un indicateur du rythme d'apparition des feuilles [Lemaire & Chapman, 1996 ; Cruz & Boval, 2000]. Plus la DVF est longue plus le rythme d'apparition des feuilles est lent. Ceci a pour conséquence une mise en place de l'indice foliaire (IF) plus tardive pour les espèces ayant une DVF longue (i.e., espèces à conservation de ressources) comme nous l'avons montré dans la Figure 4 - chapitre IV – partie 3. Il est connu que le nombre des feuilles vertes est relativement constant pour les graminées (en général 3 feuilles). Donc, les espèces à conservation, ayant une DVF longue, parviennent à avoir ces trois feuilles plus tard dans le temps que celles à capture.

   En ce qui concerne les traits phénologiques, la définition des groupes d'espèces ayant un développement similaire semble un bon outil pour gérer les

[62] La seule forme de vie pour la quelle nous avons des mesures complètes des traits et des caractéristiques agronomiques étudiées.

surfaces fourragères. D'après Manske [1998] « les stratégies de gestion de prairies couronnées de succès sont celles basées sur les stades phénologiques des espèces dominantes ». La connaissance du stade épi à 10 cm est une variable clef dans la gestion des espèces parce que la conservation ou non des apex reproducteurs détermine les caractéristiques de la repousse suivante. En effet, la quantité et la qualité de la biomasse produite ne sera pas la même selon que l'apex est enlevé par la coupe ou non [Gillet, 1980]. Une défoliation qui élimine les apex (étêtage) réduit le rendement de la coupe suivante et augmente sa qualité car elle sera feuillue. Par contre, une défoliation antérieure à la montée des apex (déprimage) permettra une repousse plus productive et de qualité inférieure car elle permettra l'expression de la croissance des tiges. En fin, la dernière variable agronomique prise en compte dans cette analyse est la digestibilité de la matière organique.

Les valeurs moyennes des traits foliaires et des caractéristiques agronomiques utilisées dans la figure 1 sont celles obtenues pour chaque niveau d'azote. Celles de la TMS et la SSF correspondent aux moyennes des trois périodes de mesures. Puisque la TMS discrimine bien les gradients de fertilité (pour plus de détailles voir la discussion de la partie – 1 ; chapitre IV) nous l'avons donc utilisée pour regrouper les espèces selon leurs stratégies d'acquisition et d'utilisation des ressources. Ainsi, les espèces projetées sur le plan de l'ACP ont été regroupées par deux : les types « A » et « B » sont considérées comme des espèces à stratégie de capture tandis que celles des types « C » et « D » sont à stratégie de conservation.

Sur le plan (1 & 2) (Figure 1), on note que le facteur 1 explique 65% de la variation dans les valeurs de traits foliaires (i.e., la SSF et la TMS) et des caractéristiques agronomiques projetés sur le plan (i.e., la DVF, DMO, stade épi à 10 cm et la date de floraison). En outre, la SSF, la TMS, la DVF, le stade épi à 10 cm et la DMO (méthode NIRS), sont les mieux corrélées à cet axe. Les coefficients de corrélations sont de 0.72, -0.84, -0.83, -0.89 et 0.85 respectivement. Par contre, la floraison l'est à l'axe 2 (14,9%) avec un coefficient de corrélation de 0.70. On observe que la TMS est positivement corrélée à la DVF et au stade épi à 10 cm, et négativement à la DMO. La SSF est corrélée négativement à la date de floraison. Notons que lors de l'analyse de corrélation de TMS et de SSF à la floraison mesurée sur les

graminées dans le traitement non limitant en azote (Test Pearson), c'est la TMS qui a montré une meilleure corrélation et non la SSF (Tableau 4 ; chapitre IV – partie 2). Par contre, dans cette figure basée sur les valeurs moyennes des variables obtenues dans les deux niveaux d'azote on constate l'inverse. Ceci peut être du à l'effet des autres variables ayant été pris en compte et l'effet de l'N.

En ce qui concerne la répartition des individus sur le plan on observe que les espèces à stratégie de capture, à l'opposé de celles à conservation, possèdent des valeurs élevées de SSF, faibles de TMS, une DVF courte, une digestibilité élevée, et une phénologie précoce en ce qui concerne le stade épi à 10 cm et la date de floraison. La signification de ces différences observées entre les deux stratégies est indiquée dans le tableau 1[63] pour chaque niveau de disponibilité en azote (i.e., limitant et non limitant en azote, notés N- et N+ respectivement). Une différence significative ($P \leq 0.05$) a été notée entre les deux stratégies pour les différentes variables mesurées à l'exception de la DVF, et ceci est vrai quel que soit le niveau de l'azote. Pour les espèces à conservation on note une augmentation de 27% en moyenne pour la DVF, une diminution de 9% pour la DMO et un retard de 25% et 19% de l'arrivée aux stades épi à 10 cm et floraison respectivement, en comparaison de celles à capture.

[63] Les mêmes calculs fait sur la forme de vie « rosette » permettent d'établir deux stratégies significativement différentes selon la TMS. Par contre, nous n'avons observé ni effet stratégie, ni effet d'azote pour les 2 caractéristiques agronomiques pour lesquelles nous avons des données (i.e., la DVF et la date de floraison ; nombre des espèces = 6).

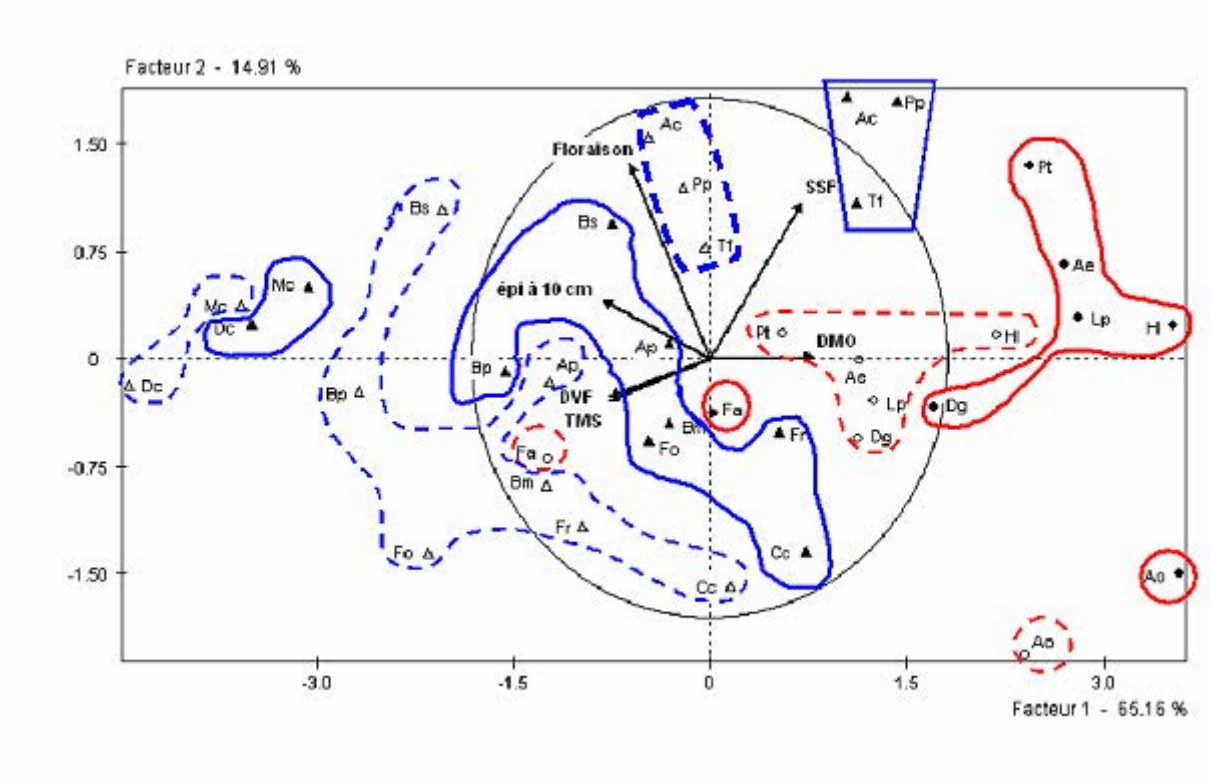


Figure 1 : Les corrélations des traits foliaires (la SSF et la TMS) aux différentes caractéristiques agronomiques étudiées (i.e., la durée de vie des feuilles « DVF », la digestibilité « DMO », la phénologie des espèces : stade épi à 10 cm et la floraison) au sein des graminées distinguées par leurs stratégies de croissance et dans les deux niveaux d'azote.

● : Espèces à stratégie de capture dans le traitement non limitant en azote (N+) entourées en ligne rouge continue.
○ : Espèces à stratégie de capture dans le traitement limitant en azote (N-) entourées en ligne rouge pointillée.
▲: Espèces à stratégie de conservation dans le traitement non limitant en azote (N+) entourées en ligne bleue continue.
Δ : Espèces à stratégie de conservation dans le traitement limitant en azote (N-) entourées en ligne bleue pointillée.
Certaines espèces (i.e., *Cynosurus cristatus*, *Poa trivialis*, *Molinia caerulea* et *Deschampsia cespitosa*) ont seulement 2 saisons de mesures pour la TMS, la SSF et la DVF.

Code des espèces	Nom Scientifique	Code des espèces	Nom Scientifique
Ao	*Anthoxanthum odoratum* L.	Bs	*Brachypodium sylvaticum* (Huds.) Beauv.
Ae	*Arrhenatherum elatius* (L.) Beauv.	Bm	*Briza media* L.
Dg	*Dactylis glomerata* L.	Cc	*Cynosurus cristatus* L.
Fa	*Festuca arundinacea* L.	Dc	*Deschampsia cespitosa* (L.) P.Beauv.
Hl	*Holcus lanatus* L.	Fo	*Festuca ovina* L.
Lp	*Lolium perenne* L.	Fr	*Festuca rubra* L.
Pt	*Poa trivialis* L.	Mc	*Molinia caerulea* L. (Moench)
Ac	*Agrostis capillaris* L.	Pp	*Phleum pratense* L.
Ap	*Avenula pubescens* (Huds.) Dumort	Tf	*Trisetum flavescens* (L.) Beauv.
Bp	*Brachypodium pinnatum* (L.) P. Beauv.		

Tableau 1 : Effet de la stratégie de croissance et de la disponibilité en azote sur les valeurs du trait foliaire choisi (i.e., la TMS) et les caractéristiques agronomiques retenues sur 19 graminées. La DVF est ici considérée comme une caractéristique agronomique.

TMS : La teneur en matière sèche en mg g^{-1} ; DVF : La durée de vie des feuilles en degré jour ; DMO : La digestibilité de la matière organique ; IF : Indice foliaire en degré jour ; εc : Efficience de conversion du rayonnement solaire absorbée en matière sèche exprimé en g MJ^{-1} ; F/(F+T) = f(MST) : La fraction des feuilles vertes en fonction de la biomasse produite ; a et b représente la pente et l'ordonnée à l'origine de cette relation.

	Variable	Capture	Conservation	Capture	Conservation	Effet de l'N		Effet de stratégie de croissance	
		N+	N+	N-	N-	Capture	Conservation	N+	N-
Trait foliaire	TMS (mg g^{-1})	212	265	250	299	17***	12**	25***	19***
Carractéristique agronomiques	DVF (dj)	848	1078	981	1249	15 n.s	16 n.s	27 n.s	28 n.s
	Épi à 10 cm (jours)	94	122	107	130	13 n.s	6 n.s	29**	21*
	Floraison (jour)	138	158	141	162	3 n.s	2 n.s	19*	19*
	DMO%	81	74	80	73	1 n.s	1 n.s	8**	10**
	IF (dj) a	0.02	0.02	0.001	0.002	100**	90*	0	100
	b	-6.2	-8.6	-0.5	-1.1	85***	87***	39*	120(¤)
	ε_c (g MJ^{-1})	1.70	1.26	0.64	0.56	62***	56**	26**	13 n.s
	F/(F+T)=f(MST)								
	a	-0.43	-0.58	-0.11	-0.34	74***	41(¤)	35 n.s	41 n.s
	b	0.89	1.30	0.10	0.50	88**	62***	46 n.s	400**

Seuils de probabilité : (¤) $P \leq 0.10$;* $P \leq 0.05$; ** $P \leq 0.01$; *** $P \leq 0.001$; n.s, non significatif.

L'effet de l'N sur un variable donné au sein de chaque stratégie est calculé selon l'équation suivante : [(la valeur moyenne de cette variable pour une stratégie donnée dans N+) – (sa valeur moyenne dans N-)]/ sa valeur moyenne dans N+.

L'effet de stratégie sur un variable donné et pour chaque niveau d'azote est calculé selon l'équation suivante : [(la valeur moyenne de cette variable pour la stratégie de capture) – (sa valeur moyenne pour la stratégie de conservation)]/ sa valeur moyenne pour la stratégie de capture. La signification de l'effet de l'N et de stratégie sur les variables a été testée par la teste LSD (i.e., Least Significant Difference) de comparaison de moyennes.

Notons que certaines espèces ont des mesures de traits foliaires seulement pour 2 saisons (i.e., *Cynosurus cristatus*, *Poa trivialis*, *Molinia caerulea* et *Deschampsia°cespitosa*).

***L. perenne* cv Clerpin est exclu des calcules concernant les traits phénologiques en raison de son caractère tardif obtenu par sélection.**

L'effet de la limitation en azote sur ces variables est très bien observé pour chaque stratégie de croissance (Figure 1). La SSF diminue tandis que la TMS et la DVF augmentent suite à une limitation dans la disponibilité en N, tel qu'il a été montré dans des autres études [Fichtner & Schulze, 1992 ; Van Der Werf *et al*., 1993 ; Ackerly & Bazzaz, 1995 ; Ryser & Lambers, 1995 ; Knops & Reinhart, 2000 ; Schippers & Olff, 2000]. La TMS estimée pour les deux types de stratégie de croissance (i.e., capture et conservation) se montre plastique vis-à-vis de la disponibilité en azote ($P \leq 0.01$) (Tableau 1). Or, la limitation en azote a provoqué une augmentation de 15% en moyenne dans la valeur de ce trait. De la même manière cette limitation en N a augmenté la DVF de 15% mais la différence entre stratégies n'est pas significative. Un retard non significatif de 8% de la date à laquelle les espèces positionnent leur apex à 10 cm a été observé en N-. Aucune différence significative n'a été enregistrée entre ces deux stratégies pour la date de floraison et la DMO.

Sur la Figure 1 il est également possible d'observer le regroupement d'espèces selon leurs stratégies de croissance telles qu'elles ont été précédemment définies par la TMS.

1) Les espèces à stratégie de capture sont représentées par :

- **Un noyau principal** composé de 5 espèces : *A. elatius*, *P. trivialis*, *L. perenne*, *H. lanatus* et *D. glomerata*.
- **Deux espèces singulières** : *A. odoratum* se caractérise par une phénologie très précoce par rapport aux autres espèces de même stratégie, et *F. arundinacea*, espèce classée par sa faible TMS parmi celles à capture, présente une DVF très longue, une SSF très faible et une DMO faible ce qui la rapproche des espèces à stratégie de conservation.

2) Les espèces à stratégie de conservation sont réparties entre :

- **Un noyau principal** contenant 7 espèces : *B. pinnatum*, *B. sylvaticum*, *A. capillaris*, *B. media*, *F. ovina*, *F. rubra*, *C. cristatus*.
- **Deux groupes des espèces singulières** :

- *Le premier* se compose de trois espèces « *Agrostis capillaris*, *Phleum pratens* et *Trisetum flavescens »* ayant une TMS élevée et floraison tardive, caractéristiques des espèces à conservation, mais elles ont des valeurs élevées à intermédiaire de SSF ainsi une DVF courte à intermédiaire leurs rapprochant de celles à capture. Ces trois espèces possèdent des valeurs intermédiaires de DMO et de stade épi à 10 cm.

- *Le deuxième* se compose de deux espèces « *Molinia caerulea* et *Deschampsia cespitosa* » présentant les valeurs extrêmes pour la TMS et les caractéristiques agronomiques. Ces espèces sont « super conservatrices ».

A l'opposé des caractéristiques agronomiques précédentes, l'efficience d'interception et de conversion du rayonnement solaire, l'indice foliaire et le rapport feuilles/tiges sont beaucoup plus sensibles à la disponibilité en azote qu'à l'effet type de stratégie de croissance (Tableau 1). Une telle observation n'aurait jamais pu être faite en situation naturelle lorsque s'exerce la compétition interspécifique. Une différence significative ($P \leq 0.01$) dans l' ε_c a été notée entre les stratégies de croissance dans le traitement N+ (Tableau 1). L'efficience de conversion, la fraction des feuilles vertes dans la biomasse produite, et la mise en place de l'indice foliaire ont été très variables en réponse à l'azote ($r \geq 0.54$; $P \leq 0.01$), à l'exception des espèces à conservation dans le traitement N- pour le rapport feuille/tige dans la matière sèche totale.

La corrélation de la TMS avec les différents critères de la valeur agronomique des graminées est illustrée dans la figure 2. Les équations d'ajustement et les coefficients de corrélation sont indiqués dans le tableau 1. Les courbes de régression ont été tracées pour l'ensemble des données disponibles dans les deux niveaux d'azote avec ou sans les espèces singulières ou atypiques par rapport à la caractéristique qui est mise en relation avec la TMS.

On observe en outre, dans cette figure qu'une augmentation dans la valeur de la TMS de 100 (mg/g) du à l'effet de stratégie de croissance (i.e., conservation) et / ou à la limitation en azote entraîne :

- Un retard dans la date à la quelle ces graminées arrivent à positionner leur apex à 10 cm de hauteur de 36 jours lors de l'ensemble des espèces[64] a été pris en compte et de 27 jours lors de *M. caerulea* et *D. cespitosa*, espèces très tardives en phénologie, ont été exclus de l'analyse.

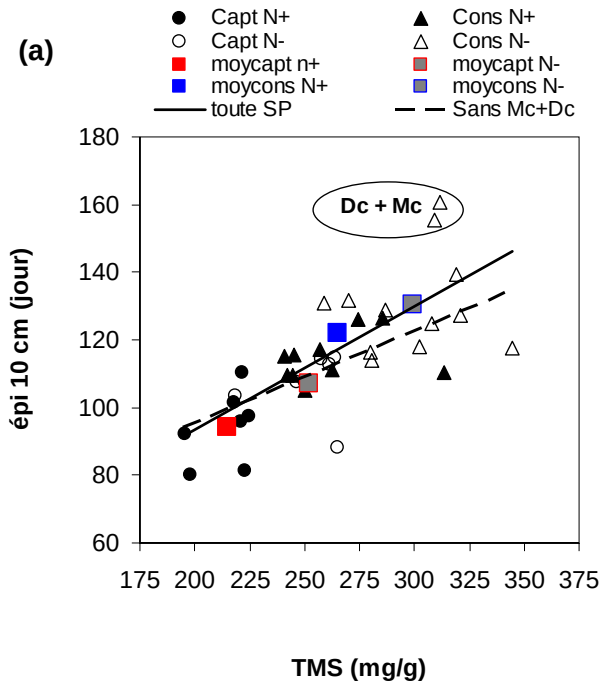
- Un retard de 27 ou 23 jours dans la date de la floraison selon que *A. odoratum* a été pris en compte ou non,

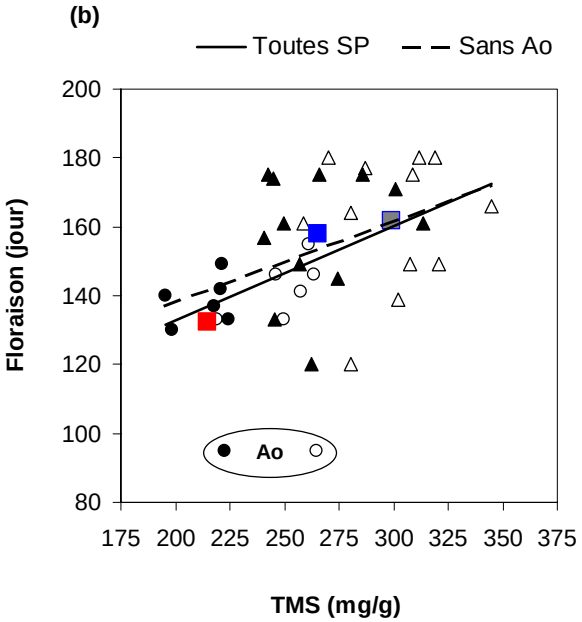
- Une augmentation dans la DVF de 661 ou 490 (dj) selon que *Festuca arundinacea, M. caerulea* et *D. cespitosa*, espèces ayant la plus longue DVF, ont été prises en compte ou non,

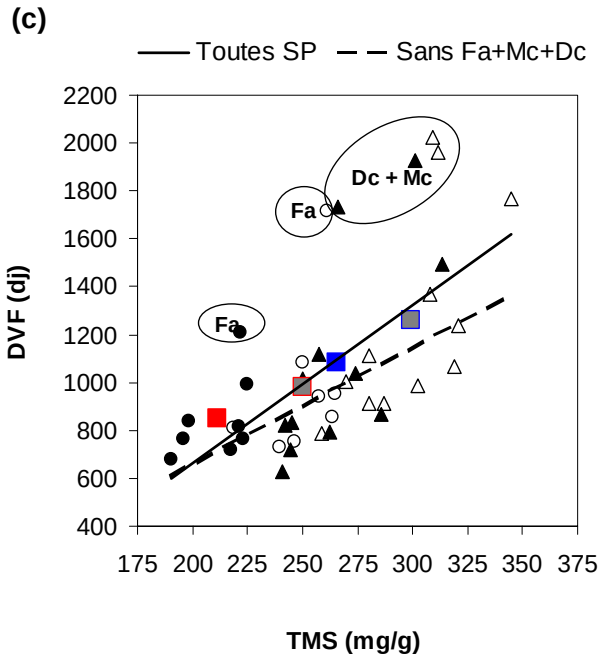
- Une diminution dans la DMO des limbes de 90 ou 85 (g/kg) selon que *D. cespitosa,* espèce de très faible DMO, a été prise en compte ou non.

Notons qu'aucune différence significative de pente (a) ou d'ordonnée à l'origine (b) n'a été notée entre ces deux courbes (i.e., toutes espèces et sans les espèces sortantes du rang), malgré l'amélioration des coefficients de corrélations (Tableau 1). Ceci indique la robustesse de ces relations et c'est la raison pour laquelle nous considérons que la TMS constitue le meilleur trait d'effet.

[64] La variété sélectionnée Clerpin de *L. perenne* n'est pas prise en compte lorsque l'analyse des corrélations de TMS aux traits phénologiques.


(a)
Capt N+
Capt N-
moycapt n+
moycons N+
toute SP
Cons N+
Cons N-
moycapt N-
moycons N-
Sans Mc+Dc
épi 10 cm (jour)
Dc + Mc
TMS (mg/g)


(b)
Toutes SP
Sans Ao
Floraison (jour)
Ao
TMS (mg/g)


(c)
Toutes SP
Sans Fa+Mc+Dc
DVF (dj)
Dc + Mc
Fa
Fa
TMS (mg/g)

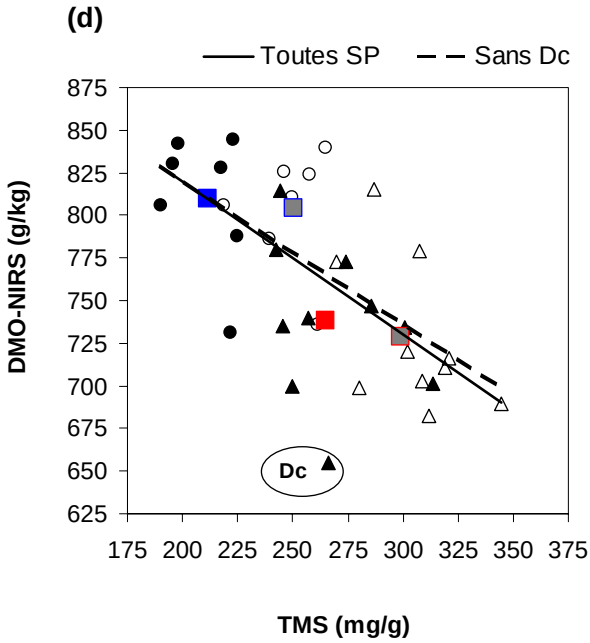

(d)
Toutes SP
Sans Dc
DMO-NIRS (g/kg)
Dc
TMS (mg/g)

Figure 2 : Corrélation de la TMS au stade épi à 10 cm, à la date de floraison, à la durée de vie des feuilles (DVF), et à la digestibilité de matière organique (DMO). Les équations d'ajustement sont indiquées dans le tableau suivant :

	r r'	Comparaison a/b	Equations
DVF (dj)	0.64 0.67	n.s/ (¤)	y = 6,6x - 660 y' = 4,9x - 322
Épi à 10 cm (jours)	0.67 0.70	n.s/n.s	y = 0,36x + 21 y' = 0,27x + 41
Floraison (jour)	0.46 0.48	n.s/n.s	y = 0,27x + 78 y' = 0,23x + 91
DMO%	0.65 0.67	n.s/n.s	y = -0,90x + 1000 y' = -0,85x + 991

Seuils de probabilité : (¤) $P \leq 0.10$; n.s, non significatif.

y, r : Ajustement linéaire et coefficient de corrélations de la TMS avec les différentes variables pour l'ensemble des espèces et les deux niveaux d'azote.

y', r' : Ajustement linéaire et coefficient de corrélations de la TMS avec les différentes variables pour l'ensemble des espèces et les deux niveaux d'azote sans les espèces sortant du rang de corrélations correspondantes. Ces espèces sortantes sont : *Molinia caerulea* (Mc) et *Deschampsia cespitosa* (Dc) pour le stade épi à 10 cm ; *A.°odoratum* (Ao) pour la floraison ; *F. arundinacea* (Fa), *Molinia caerulea* (Mc) et *Deschampsia cespitosa* (Dc) pour la DVF ; *Deschampsia cespitosa* pour la DMO.

Notons que certaines espèces ont des mesures de TMS seulement pour 2 saisons (i.e., *Cynosurus cristatus*, *Poa trivialis*, *Molinia caerulea* et *Deschampsia°cespitosa*). Le *L perenne* cv Clerpin, un matériel génétiquement sélectionné et donc "artificiellement" tardif, a été exclu de l'analyse concernant les stades phénologiques des espèces.

IV. Bilan & Perspectives :

IV.1. Le bilan de ce travail

Les relations que nous avons établies entre traits foliaires et caractéristiques agronomiques, ainsi que l'identification par ces traits des stratégies de croissance, très liées aux préférences d'habitats des espèces, nous ont permis de dresser des "fiches d'identité fonctionnelle" des espèces étudiées. Un tel travail d'intégration de ces informations n'avait pas été fait ni par en écologie, discipline pionnière pour la caractérisation des espèces par les traits ni par en agronomie où cette approche est totalement nouvelle. Notre étude permet de fonder de nouveaux indicateurs empiriques et de compléter, voire corriger, d'autres déjà existants.

Les résultats concernant la typologie des espèces sont cohérents avec ceux de la littérature, mais plus complets car on analyse simultanément les 3 traits foliaires les mieux à même de caractériser les espèces pour leur stratégie de croissance et leurs propriétés agronomiques.

Il convient néanmoins de rappeler quelques limites de cette étude qui nous ont empêché d'être plus concluant sur certains résultats :

1) Des limites par le temps et la charge de travail que la mesure de la DVF représente. En conséquence, nous n'avons pu réaliser qu'une seule période de mesure pour ce trait ;

2) Des limites par la petite taille des parcelles. C'est pourquoi l'analyse de la croissance basée sur des prélèvements de la biomasse ne présente pas la robustesse d'autres résultats.

IV.2. Perspectives

IV.2.1. Sur les populations d'espèces

La poursuite du travail sur l'écologie comparée des espèces en l'absence de compétition interspécifique devrait envisager d'étendre l'approche à :

- D'autres caractéristiques d'intérêt agronomique telle que la résistance au cisaillement, caractéristique importante au pâturage [Illius *et al.*, 1995] ;

- D'autres facteurs tels que le stress hydrique, l'acidité (thèse en cours au sein de l'UMR) en intégrant d'autres traits comme par exemple la hauteur spécifique de tiges (Specific Stem Height : SSH ; [Schippers & Olff, 2000]) utilisée pour caractériser la réponse de la plante à l'intensité de défoliation, et comprendre les relations de dominance entre espèces. Notons que l'inverse de ce critère, la masse volumique constitue aussi une variable d'intérêt agronomique car elle détermine le poids de la bouchée prélevée par l'animal au pâturage.

- D'autres espèces.

IV.2.2. Sur des prairies riches en espèces :

L'application des connaissances acquises au niveau spécifique pour le diagnostic des communautés prairiales riches en espèces est l'objectif finalisé de cette approche. Le diagnostic des communautés complexes par les traits foliaires permettra de les classer selon leur valeur agronomique et analyser les facteurs écologiques qui régissent les assemblages d'espèces (thèse en cours au sein de l'UMR). Nous faisons l'hypothèse que les TFP peuvent être utilisés pour transposer les relations et processus observés au niveau des espèces, au niveau des communautés [Lavorel & Garnier, 2002].

Dans cette perspective, ce travail apporte des précisions méthodologiques résumées ci-dessous :

- Compte tenu de la variabilité des traits selon les saisons, il convient de réaliser les mesures sur différentes communautés en un court laps de temps ;
- Si la TMS est le trait foliaire retenu (nous en avons montré tout l'intérêt), il est nécessaire de considérer séparément les graminées et les dicotylédones ;
- L'utilisation de la TMS peut être envisagée de deux manières : soit par sa mesure *in situ* réalisée sur les graminées, soit par l'utilisation d'une base de données.

Bien qu'il soit nécessaire de vérifier de manière plus approfondie que les relations établies au niveau spécifique entre traits foliaires (notamment la TMS) et les caractéristiques agronomiques, s'observent aussi à l'échelle des communautés, de premiers résultats obtenus par l'équipe montrent que :

- Le classement des espèces obtenu pour la TMS dans ce travail est retrouvé dans d'autres conditions de culture. Cela a été montré pour quelques graminées cultivées au champ (notre travail), ou en chambre de culture, et des observations réalisées dans des communautés ; [Poozesh *et al*., 2005].
- Le classement des espèces réalisé pour les traits phénologiques (date floraison) est cohérent avec les observations faites dans les communautés (article en cours), et la TMS mesurée au niveau des communautés est un bon indicateur pour classer ces communautés selon leur date de floraison.
- Le classement des communautés pour les traits mesurés et les traits calculés à partir de la connaissance de l'abondance des espèces et de leur appartenance à un type fonctionnel donne des résultats convergents dans le cas des Pyrénées Centrales [Duru *et al*., 2005]. Ceci indique que la variation des traits observée n'a pas été dans ce cas précis un obstacle, ce qui reste à vérifier dans des milieux écologiquement très différents.

Le diagnostic de la valeur d'usage des communautés permettra le passage à une autre échelle : le système fourrager. A ce niveau, la diversité fonctionnelle entre parcelles (inter communautés) peut être mobilisée pour optimiser l'adéquation entre la valeur d'usage d'une végétation et la fonction qui lui est attribuée [Coléno *et al*., 2005].

REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES

REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES

Ackerly D. D. Light, leaf age and leaf nitrogen concentration in a tropical vine. *Oecologia*, 1992, 89, p. 596-600.

Ackerly D. D & Bazzaz F. A. Leaf dynamics, self-shading and carbon gain in seedling of a tropical pioneer tree. *Oecologia*, 1995, 101, p. 289-298.

Ackerly D. D., Knight C. A., Weiss S. B., Barton K & Starmer K. P. Leaf size, specific leaf area and microhabitat distribution of woody plants in a California chaparral: contrasting patterns in species level and community level analyses. *Oecologia*, 2002, 130, p. 449-457.

Aerts R & Van der Peijl M. J. A simple model to explain the dominance of low-productive perennials in nutrient-poor habitats. *Oikos*, 1993, 66, p.144-147.

Aerts R. & Chapin III F. S. The mineral nutrition of wild plants revisited: a re-evaluation of processes and patterns. *Adv. Ecol. Res*., 2000, 30, p. 1-67.

Aerts R. Nitrogen-use-efficiency in relation to nitrogen availability and plant commuity composition. *In* : Lambers H. Cambridge ML, Konings H, Pons TL (eds) Causes and Consequences of variation in Growth Rate and productivity of Higher Plants, SPB Academic Publishing, the Hague, 1989, pp 285-279.

Aerts R. Nutrient use efficiency in evergreen and deciduous species from heathlands. *Oecologia*, 1990, 84, p. 391-397.

Aerts R. The advantages of being evergreen. *Trends Ecol. Evolut.*, 1995, 10, p. 402-407.

Allard G., Nelson C. J & Pallardy S. G. Shade effects on growth of the tall fescue: I. Leaf anatomy and dry matter partitioning. *Crop Sci*., 1991, 31, p. 163-167.

Anderson R. C & Schelfhout S. Phenological patterns among tallgrass prairie plants and their implications for pollinator competition. *Am. Midl. Nat*., 1980, 104, p. 253-263.

Andries A. La cartographie botanique des prairies. I. Carte des prairies de la région herbagère Fagne. *Revue de l'Agriculture*, 1956, 2, 35p.

Aufrère J. Etude de la prévision de la digestibilité des fourrages par une méthode enzymatique. *Annales Zootechnie*, 1982, 31, p. 111-130.

Balent G & Duru M. Influence des modes d'exploitation sur les caractéristiques et évolution des surfaces pastorales : cas des Pyrénées centrales. *Agronomie*, 1984, 4 (2), p. 113-124.

Balent G. Structure, Fonctionnement, et Evolution d'un Système Pastoral. Le pâturage vu comme un facteur écologique piloté dans les Pyrénées centrales. Th : Agronomie : l'université de Rennes : 1987, p. 495-156.

Balent G., Duru M., Gibon A., Magda D. & Theau J. P. Les prairies permanentes de milieu océanique et de montagne humide. Outils de diagnostic agro écologique et guide pour leur utilisation, 1997, Ed. A. Gibon, 51 p.

Beaty E. R & Engel J. L. Forage quality measurements and forage research. A review, critique and interpretation. *J. Range Manage*., 1980, 21, p. 291-297.

Bellon S., Girard N. & Guerin G. Caractériser les saisons-pratiques pour comprendre l'organisation d'une campagne de pâturage. *Fourrages*, 1999, 158, 115-132.

Berendse F. & Aerts R. Nitrogen-use-efficiency : a biologically meaningful definition ? *Funct Ecol*, 1987, 1, p. 293-296.

Berendse F. & Elberse W. Th. Competition and nutrient availability in heathland and grassland ecosystems. *In:* Perspectives on plant competition, (eds.) J. B. Grace and D. Tilman, Academic Press, San Diego, California, USA. 1990, pp. 93-116.

Berendse F., Elberse W TH & Geerts R. H. M. E. Competition and nitrogen loss from plants in grassland ecosystems. *Ecology*, 1992, 73, (1), p. 46-53.

Bernier G. The control of flora evocation and morphogenesis. *Annual Review of Plant Physiology*, 1988, 39, p. 175-219.

Blaisdell J. P. Seasonal development and yield of native plants on the upper Snake River plains and their relation to certain climatic factors. *U.S. Dep. Agric. Tech. Bull*., 1958, 1190, p. 1-68.

Bonhomme R. Beware of comparing RUE values calculated from PAR *vs* solar radiation or absorbed *vs* intercepted radiation. *Field Crops Research*, 2000, 68, p. 247-252.

Bonhomme R., Ruget F., Derieux M & Vincourt P. Relations entre production en matière sèche aérienne et énergie interceptée chez différents génotypes de maïs. *C.R. Acad. Sci., Paris*, série III, 1982, 294, p. 393-398.

Bosch M.W., Tamminga S., Post G., Leffering C. P. & Muylaert J. M. Influence of stage of maturity of grass silages on digestion processes in dairy cows. 1. Composition,

nylon bag characeristics, digestibility and intake. *Livestock Production Science*, 1992, 32, p. 245-264.

Brink G. B. & Fairbrother T. E. Bermudagrass-subterranean clover response to nitrogen application. *J. Prod. Agric*., 1992, 5, 591-595.

Bruinenberg M. H., Valk H., Korevaar H., & Struik P. C. Factors affecting digestibility of temperate forages from semi-natural grasslands: a review. *Grass and Forage Science*, 2002, 57, p. 292-301.

Buxton D. R & Fales S. L. Plant environment and quality. *In*: G. C. Fahey, Collins M., Mertens D. R. and Moser L. E. [EDS.]. Forage quality, evaluation and utilization. Madison, WI: American Society of Agronomy, 1994, p. 155-199.

Buxton D. R & Marten G. C. Forage quality of plant parts of perennial grasses and relationship to phenology. *Crop* Sci., 1989, 29, p. 429-435.

Buxton D. R & Mertens D. R. Quality-related characteristics of forages. In: *Forages: The science of grassland agriculture* (eds.) Barnes, RF, Miller, DA and Nelson, CJ, *Ames, lowa, lowa State University Press*., 1995, 2, p. 38-96.

Buxton D. R. & Casler M. D. Environmental and genetic effects on cell wall composition and digestibility. P. 685-714. *In:* H. G. Jung, D. R. Buxton, R. D. Hatfield, and J. Ralph (ed.) Forage cell wall structure and digestibility. ASA, Madison, WI, 1993.

Calvière I & Duru M. The effect of N and P fertilizer application and botanical composition on the leaf/stem ratio patterns in spring in Pyrenean meadows. *Grass and Forage Science*, 1999, 54, p. 255-266.

Cerf M & Meynard J. M. Les outils d'aide à la décision pour la conduite des cultures : Conception et usages. 3ème Entretiens du Pradel, « Agronomes et innovation », 8-10 septembre, 2004, Domaine Olivier de Serres – Mirabel – Ardèche, En ligne sur le site de l'Académie de l'Agriculture, rubrique colloque, A paraître sous forme d'actes aux éditions l'Harmattan.

Chapin F. S & Kedrowski R. A. Seasonal changes in nitrogen and phosphorus fractions and autumn retranslocation in evergreen and deciduous taiga tree. *Ecology*, 1983, 64, p. 376-391.

Chapin F. S. III., Zavaleta E. S., Eviner V. T., Naylor R. L., Vitousek P. M., Reynolds H. L., Hooper D. U., Lavorel S., Sala O. E., Hobbie S. E., Mack M. C. & Diaz S. Consequences of changing biodiversity. *Nature*, 2000, 405, p. 234-242.

Chapin F. S., Autumn K. & Pugnaire F. Evolution of suites of traits in relation to environmental stress. *American Naturalist*, 1993, 142, p. s78-s92.

Chapin III F.S. The mineral nutrition of wild plants. *Annual Review of Ecology and systematics*, 1980, 11, p. 233-260.

Cheplick G. P. A conceptual framework for the analysis of phenotypic plasticity and genetic constraints in plants. *Oikos*, 1991, 62, p. 283-291.

Chestnutt D. M. B., Murdoch J. C., Harrington F. J & Binnie R. C. The effect of cutting frequency and applied nitrogen on production and digestibility of perennial ryegrass. *Journal of the British Grassland Society*, 1977, 32, p. 177-183.

Chew R. M. Flowering Phenology and Diversity of Dicots in Desert-Shrub Grassland, Southeastern Arizona, 1987-1999 [en ligne]. 2004, disponible sur: http://www.larrea-plot.com/phen3.html

Coléno F. C., Duru M & Theau J. P. A method to analyse decision-making processes for land use management in livestock farming. *International Journal of Agricultural Sustainability*, 2005 (in press).

Cornelissen J. H. C., Lavorel S., Garnier E., Diaz S., Buchmann N., Gurvich D. E., Reich P. B., ter Steege H., Morgan H. D., van der Heijden M. G. A., Pausas J. G & Poorter H. A handbook of protocols for standardised and easy measurement of plant functional traits worldwide. *Australian Journal of Botany*, 2003, 51, p. 335-380.

Cornelissen J. H. C., Perez-Harguindeguy N., Diaz S., Grime J. P., Marzano B., Cabido M., Vendramini F. & Cerabolini B. Leaf structure and defense control litter decomposition rate across species and life forms in regional floras on two continents. *New Phytologist*, 1999, 143, p. 191-200.

Cornelisson J. H. C., Castro-Diez P. & Hunt R. Seedling growth, allocation and leaf attributes in a wide range of woody plant species and types. *Journal of Ecology*, 1996, 84, p. 755-765.

Craine J. M., Berin D. M., Reich P. B. & Tilman D. G. Measurement of leaf longevity of 14 species of grasses and forbs using a novel approach. *New Phytollogist*, 1999, 142, p. 475-481.

Cruz P & Boval M. Effect of nitrogen on some morphogenetic traits of temperate and tropical perennial forage grasses. *In*: G.Lemaire, Hodgson J., de Moraes A.,

Nabinger C. & Carvalho F. [EDS.]. Grassland ecophysiology and grazing ecology. CAB International, GBR., 2000, p. 151-165.

Cruz P & Schemoul E. Effet de l'azote sur l'expression du potentiel de croissance d'une prairie naturelle à base de *Dichanthium aristatum* en Guadeloupe (Antilles françaises). *IVth International Rangeland Congress*, Montpellier, France, 1991, 360-363.

Cruz P., Duru M., Therond O., Theau J. P., Ducourtieux C., Joauny C., Al Haj Khaled R & Ansquer P. Une nouvelle approche pour caractériser les prairies naturelles et leur valeur d'usage. *Fourrages*, 2002a, 172, p. 335-354.

Cunningham S. A., Summerhayes B. & Westoby M. Evolutionary divergences in leaf structure and chemistry, comparing rainfall and soil nutrient gradients. *Ecological Monographs*, 1999, 69, p. 569-588.

Daccord R. Valeur nutritive des foins de prairies riches en espèces. *Revue Suisse Agric*., 1991, 23, (1), p. 36-40.

Daccord R., Arrigo Y., Jeangros B., Scehovic J., Schubiger F. X & Lehmann J. Valeur nutritive des plantes de prairies. 2. Teneurs en constituants pariétaux. *Revue Suisse Agric*., 2001, 33 (2), p. 81-86.

Daget P & Poissonnet J. Une méthode d'analyse phytosociologique des prairies. *Annales Agronomiques*, 1971, p. 22, 5-41.

De Boer T. H. Les herbages, leur classification par l'étude des unités de végétation, leur valeur écologique et agricole aux Pays-Bas. *C.R. Conf. Europ. Des herbages*, O.E.C.E., Paris, 1954, p. 39-46.

Deinum B & Dirven J. G. P. A model for the description of the effects of different environmental factors on the nutritive value of forages. Pp. 1: 338-346. *In:* Iglovikov V.G. & Mosisyants A.P. (eds) Proc. 12th Int. Grassl. Congr., Moscow, U.S.S.R., 11-20 June, 1974, Izd-vo MIR, Moscow, U.S.S.R.

Deinum B & Dirven J. G. The effect of temperature on the digestibility of grasses. An Analysis. *Forage Research*, 1975, 3, p. 1-17.

Deinum B. & Dirven J. G. P. Climate, nitrogen and grass. 4. The influence of age on chemical composition and in vitro digestibility of maize (*Zea mays* L.) and tall fescue (*Festuca arundinacea* Schreb). *Netherlands Journal of Agricultural Science*, 1971, 19, p. 264-272.

Delpech R, Critères de jugement de la valeur agronomique des prairies. *Fourrages*, 1960, 4, p. 83-98.

Demarquilly C. 1989. The feeding value of forages. *In*: Proceedings of XVI International Grassland Congress (4-11 October: 1989: Nice, France), p. 1817-1823.

Di Piedro F & Balent G. Dynamique des pratiques pastorales et des paysages : une approche pluri échelles appliquées aux Pyrénées Ariégeoises. *Agronomie*, 1997, 17(3), p.139-156.

Diaz S., Cabido M., Zak M., Martinez Carretero E & Aranibar J.. Plant functional traits, ecosystem structure and land-use history along a climatic gradient in central-western Argentina. *J. of vegetation science*, 1999a, 10, p. 651-660.

Diaz S., Pérez-Harguindeguy N., Vendrami F., Basconcelo S. Plant traits as links between ecosystem structure and functioning. *In:* D. Eldridge and D. Freudenberger [EDS.]. Proceedings of the VI International Rangeland Congress; 19-23 July, 1999b, Townsville, Queensland, Australia, p. 896-901.

Dickinson C. E. & Dodd J. L. Phenological pattern in the shortgrass prairie. *American Naturaliste*, 1976, 96, p. 367-378.

Dirven J. G. P & Deinum B. The effect of temperature on the digestibility of grasses. An analysis. *Forage Research*, 1977, 3, p. 1-17.

Dorioz J. M & Party J. P. Dynamic ecology and typology of pasture lands in the northern Alps. 1. Analysis of agro-ecological organization of a reference alpine grazing area. *Acta Oecologica Oecologia Applicata*, 1987, 8, p. 283-300.

Duru M & Calvière I & Tirilly V. Evolution de la digestibilité *in vitro* du dactyle et de la fétuque élevée au printemps. *Fourrages*, 1995b,141, p. 63-74.

Duru M & Ducrocq H. A model of lamina digestibility of orchard grass as influenced by nitrogen and defoliation. *Crop Science*, 2002, 42, p. 214-223.

Duru M. Croissance hivernale et printanière de prairies permanentes pâturées en montagne. I.- Ecophysiologie du dactyle. *Agronomie*, 1987, 7, (1), p. 41-50.

Duru M. Digestibilité des espèces et communautés prairiales en fonction de la masse surfacique des limbes. *Fourrages*, 1997a, 149, p. 55-67.

Duru M. Mineral nutrition status and botanical composition of pastures. II- Effect on herbage nitrogen content and digestibility. *European Journal of Agronomy*, 1994, 3, p. 125-133.

Duru M. Variability of leaf area index extention rate on permanent grasslands. *In*: *Proceedings of the XVI International grassland congress*, 4-11 October, 1989, Nice, France.

Duru M., Balent G., Gibon A., Magda D., Theau J. P., Cruz P. & Jouany C. Fonctionnement et dynamique des prairies permanentes. Exemple des Pyrénées centrales. *Fourrages*, 1998, 153, p. 97-113.

Duru M., Cruz P & Magda D. Using plant traits to compare sward structure and composition of grass species across environmental gradients. *Applied Vegetation Science*, 2004, 7, p.11-18.

Duru M., Cruz P., Jouany C. & Theau J. P. Intérêt, pour le conseil, du diagnostic de nutrition azotée de prairies de graminées par analyse de plante. *Fourrages*, 2000, 164, p. 381-395.

Duru M., Ducrocq H & Tirilly V. Modeling growth of cocksfoot (*Dactylis glomerata* L.) and tall fescue (Festuca arundinacea schreb.) at the end of spring in relation to herbage nitrogen status. *Journal of Plant Nutrition*, 1995a, 18, p. 2033-2047.

Duru M., Tallowin J & Cruz P. Functional diversity in low input grassland farming systems. *Symposium of the European Grassland Federation*. 29-31 August, 2005, Tartu, Estonie, Grassland Science in Europe, vol. 10, p. 199-210.

Duru M., Hazard L., Jeangros B & Mosimann E. Fonctionnement de la prairie pâturée : structure du couvert et bioviversité, Nouveaux regard sur le pâturage- Actes des journées de l'AFPF, *Fourrage*, 2001, 166, p. 165-188.

Eckstein R. L., Karlsson P. S. & Weih M. Leaf life span and nutrient resorption as determinants of plant nutrient conservation in temperate-arctic regions. *New phyt*., 1999,143, p. 177-189.

Elberse W. Th & Berendse F. A comparative study of the growth and morphology of eight grass species from habitats with different nutrient availabilities. *Functional Ecology*, 1993, 7, p. 223-229.

Elberse W. Th., van den Bergh J. P & Dirven J. G. P. Effect of use and mineral supply on the botanical composition and yield of old grassland on heavy-cly soil. *Netherlands Journal of Agricultural Science*, 1983, 31, p. 63-88.

Ellenberg H., Weber H. E., Düll R., Wirth V., Werner W & Pauliben D. Zeigerwerte von Pflanzen in Mitteleuropa. *Scripta Geobot.* 1991, 18, p. 1-258.

Escudero A., Del Arco J. M., Sanz I. C & Ayala J. Effects of leaf longevity and retranslocation efficiency on the retention time of nutrients in the leaf biomass of different woody species. *Oecologia*, 1992, 90, p. 80-87.

Evans G. C. The Quantitative Analysis of plant growth. *Black-well Scientific Publications*, Oxford. 1972.

Fichtner K & Schulze E. D. The effect of nitrogen nutrition on growth and biomass partitioning of annual plants originating from habitat of different nitrogen availability. *Oecologia*, 1992, 92, p. 236-241.

Fick G. W., Wilkins P. W & Cherney J. H. Modeling forage quality changes in the growing crop. P. 757-795. *In* G.C. Fahey, Jr. et al.(ed.) Forage quality, evaluation and utilisation. ASA, Madison, WI, 1994.

Fitter A. H., Fitter R. S. R., Harris I. T. B & Williamson M. H. Relationships between first flowering date and temperature in the flora of a locality in central England. *Functional Ecology*, 1995, 9, p. 55-60.

Gaborcik N., Fiala J & Folkman I. Structure, function and stability of grassland ecosystems at different fertilizer rates and cutting frequencies. 4. Primary production and production processes. *Vedecke prace ustavu luk a pasienkov v banskej bystrici*., 1988, 19, p. 91-103.

Garnier E. & Laurent G. Leaf anatomy, specific mass and water content in congeneric annual and perennial grass species. *New Phyt*., 1994, 128, p. 725-736.

Garnier E. Essai d'écophysiologie comparative: différences fonctionnelles entre espèces herbacées annuelles et pérennes. HDR, Université Montpellier II, Centre d'Ecologie Fonctionnelle et Evolutive. 1997, p. 1-40.

Garnier E., Laurent G., Bellman A., Debain S., Berthelier P., Ducout B., Roumet C. & Navas M. L. Consistency of species ranking based on functional traits. *New Phyt.*, 2001a, 152, p. 69-83.

Garnier E., Shipley B., Roumet C & Laurent G. A standardized protocol for the determination of specific leaf area and leaf dry matter content. *Funct. Ecol.*, 2001b, 15, p. 688-695.

Garnier, E. Growth analysis of congeneric annual and perennial grass species. *J. Ecol*., 1992, 80, p. 665-675.

Gastal F., Durand J. L., Varlet-Grancher C., Gautier H., Lemaire G & Tabourel F. Recherches récentes et en cours à la station d'écophysiologie des plantes fourragères de Lusignan. *Fourrages*, 1996, 148, p. 333-346.

Gillet M. Les graminées fourragères. Gauthier-Villars éd., Paris, 306 p. 1980.

Gitay H. & Noble I.R. What are plant functional types and how should we seek them? *In*: *Plant functional types: their relevance to ecosystem properties and global change*, Smith, T.M., Shugart, H.H. and Woodward, F.I. (eds), Cambridge University Press, Cambridge, 1997, p. 3-19.

Goldberg D. E. Competitive ability: definitions, contingency and related traits. *In*: J. Silverstown, M. Franco and J.L. Harper (eds). *Plant life histories*. Cambridge University Press, 1997, p. 283-306.

Gosse G., Varlet-Granchet C., Bonhomme R., Chartier M., Allirand J.M & Lemaire G. Production maximale de matière sèche et rayonnement solaire intercepté par un couvert végétal. *Agronomie*, 1986, 1, p.47-56.

Grime J. P & Hunt R. Relative growth rate: its range and adaptive significance in a local flora. *J. Ecol*., 1975, 63, p. 393-422.

Groot J. C. J. & Neutboom J. H. Composition and digestibility during ageing of Italian ryegrass leaves of consecutive insertion levels. *Journal of Science of Food and Agriculture*, 1997, 75, p. 227-236.

Hacker J. B & Minson D. J. The digestibility of plant parts. *Herbage Abstr.*, 1981, 51, p. 459-482.

Haggar R. J & Ahmed M. B. Seasonal production of *Andropogon gayanus*. 3. Changes in the crude protein content and *in vitro* dry matter digestibility of leaf and stem portions. *Journal of Agricultural Science Cambridge*, 1971, 77, p. 47-52.

Halliday L. J. Rumen degradation of various grass species at different stages of growth. *In:* Proceedings of XVI International Grassland Congress; 4-11 October 1989, Nice, France. p. 933-934.

Henderson M. S & Robinson D. L. Environmental influences on yield and in vitro true digestibility of warm-season perennial grasses and the relationships to fibre components. *Agronomy Journal*, 1982, 74, p. 943-946.

Hopkins C., Marais J. P & Goodenough D. C. W. A comparison, under controlled environmental conditions, of a *Lolium multiflorum* selection bred for high dry-

matter content and non-structural carbohydrate concentration with a commercial cultivar. *Grass and Forage Science*, 2002, 57, p. 367-372.

Illius A. W., Gordon I. J., Milne J. D & WrightW. Costs and benefits of foraging on grasses varying in canopy structure and resistance to defoliation. *Functional Ecology*, 1995, 9, p. 894-903.

Ingestad T. & Agren G. I. Plant nutrition and growth: Basic principles. *Plant and soil*, 1995, 168 (169), p. 15-20.

Ingestad T. & Agren G. I. Theories and methods on plant nutrition and growth. *Physiol.plant*, 1992, 84, p. 177-184.

Jarrige R., Grenet E., Demarquilly C & Besle J. M. Les constituants de l'appareil végétatif des plantes fourragères. 1995, pp 25-81. *In* : *Nutrition des Ruminants domestiques, ingestion et digestion.*

Jeangros B., Scehovic J., Schubiger F. X., Lehmann J., Daccord R. & Arrigo Y. Valeur nutritive des plantes de prairies. 1. Teneurs en matière sèche, matière azotée et sucres. *Revue Suisse Agric*., 2001, 33 (2), p. 73-80.

Jeannin B., Fleury F & Dorioz M. Typologie régionale des prairies permanentes fondée sur leur aptitude à remplir des fonctions. I- typologie des prairies d'altitude des alpes du Nord : Méthode et réalisation. *Fourrages*, 1991, 128, p. 379-398.

Kemp D. R., Eagles C. F & Humphreys M. O. Leaf growth and apex development of perennial reygrass during winter and spring. *Ann. Bont*., 1989, 63, p. 349-355.

Knight C. A & Ackerly D. D. Evolution and plasticity of photosynthetic thermal tolerance, specific leaf area and leaf size: congeneric species from desert and coastal environments. *New Phytologist*, 2003, 160, p. 337-347.

Knops J. M. H & Reinhart K. Specific leaf area along a nitrogen fertilization gradient. *American Midland Naturalist*, 2000, 144, (2), p. 265-272.

Küng-Benoît A. Croissance printanière de la prairie permanente en Lorraine : loi de croissance potentielle. *Fourrages*, 1991, 127, p. 273-286.

Lambers H. & Poorter H. Inherent variation in growth rate between higher plants: a search for physiological causes and ecological consequences. *Adv. Ecol. Res*. 1992, 23, p. 187-261.

Lavorel S & Garnier E. Predicting changes in community composition and ecosystem functioning from plant traits: revisiting the Holy Grail. *Functional Ecology*, 2002, 16, p. 545-556.

Lavorel S., Rochette C. & Lebreton J. D. Functional groups for response to disturbance in Mediterranean old fields. *Oikos*, 1999, 84, p. 480-498.

Lemaire G & Chapman D. Tissue flows in grazed plant communities. *In*: J. Hodgson & Illius, A. W. [EDS.]. The ecology and management of grazing systems. CAB International, GBR.,1996, p. 3-36.

Lemaire G & Gastal F. N uptake and distribution in plant canopies. In: Lemaire G. (eds.) *Diagnosis of the nitrogen status in crops*, pp. 3-44. Springler-Verlag Berlin Heidelberg, NY., 1997.

Lemaire G., Cruz P & WeryY J. Ecophysiologie des plantes fourragères tropicales. *In* : *Cultures fourragères tropicales*. (eds) Roberge G & Toutain B., Montpellier, Cirad, 1999, p. 19-51.

Lemaire G., Gastal F & Durand J. L. Potentiel de production et influence des facteurs limitants eau et azote. *Biomasse Actualités,* 1986, 9, p. 19-25.

Liira J & Zobel K. Vertical structure of a species-rich grassland canopy, treated with additional illumination, fertilization and mowing. *Plant Ecol.*, 2000, 146, p. 185-195.

Loiseau P. Un puissant outil d'amélioration des parcours : le parcage nocturne. *Agronomie*, 1983, 3, p. 375-385.

Loiseau P., Louault F. & L'homme G. Gestion des écosystèmes pâturés en situation extensive : apports de l'écologie fonctionnelle et perspectives de recherches appliquées en moyenne montagne humide. *Ann. Zoo.*, 1998, 47, p. 395-406.

Manske L. L. General description of grass growth and development and defoliation resistance mechanisms. NDSU Dickinson Research Extension Center, Range Management Report DREC 98-1022. Dickinson, North Dakota. 1998, 12p.

Manteaux J. P., Cruz P., Navas M & Fournet J. Gestion d'une prairie tropicale enrichie en légumineuses. Aspects agronomiques et zootechniques. *Fourrages*, 1991, 126, p. 137-148.

Marten G. C. Factors influencing feeding value and effective utilization of forages for animal production. *Proceedings of the xv International Grassland Congress, Kyoto*, 1985, p. 89-97.

Marten H & Jensen S. A. Partial least squares regression: a new two stages NIR calibration method. *In:* Holas and Katchovil (ED.), Proc. 7th World Cereal Bread Congress. Elsevier, 1982, p. 607-647.

Martinkova J., Smilauer P & Mihulka S. Phenological pattern of grassland species: relation to the ecological and morphological traits. *Flora*, 2002, 197, p. 290-302.

McCall D. G & Bishop-Hurley G. J. A pasture growth model for use in whole-farm dairy production model. *Agricultural Systems*, 2003, 76, p. 1183-1205.

McCree K. J. Test of current definitions of photosynthetically active radiation against leaf photosynthesis data. *Agric. Meteorol*, 1972, 10, p. 443–453.

McIntyre G. I., Best K. F. Studies on the flowering of *Thlaspi ravense* L. IV. Genetic and ecological differences between early and late flowering strains. *Bot. Gaz*., 1978, 139, p. 190-195.

McIntyre S & Lavorel S. Livestock grazing in sub-tropical pastures: steps in the analysis of attribute response and plant functional types, *Journal of Science*, 2001, 89, p. 209-206.

McIntyre S. Plant functional types: recent history and current developments. *In:* D. Eldridge and D. Freudenberger [EDS.]. *Proceedings of the VI International Rangeland Congress*; 19-23 July; Townsville, Queensland, Australia. 1999, p. 891-893.

McIntyre S., Lavorel S., Landsberg J & Forbes T. D. A. Disturbance response in vegetation – towards a global perspective on functional traits, *Journal of Vegetation Science*, 1999, 10, p. 621-630.

McMillan C. Nature of the plant community. III. Flowering behavior within two grassland communities under reciprocal transplanting. Amer. J. Bot. 1957, 44 (2), p. 144-153.

McNaughton S. J. mineral nutrition and spatial distribution of African ungulates. *Nature*, 1988, 334, p. 343-345.

Muller B & Garnier E. Components of relative growth rate and sensivity to nitrogen availability in annual and perennial species of *Bromus*. *Oecologia*, 1990, 84, p. 513-518.

Nautiyal M. C., Nautiyal B. P. & Prakash V. Phenology and growth form distribution in an alpine pasture at Tungnath, Garhwal, Himalaya. *Montain Research and development*, 2001, 21, p. 168-174.

Navas M. L. Dossier de candidature au Diplôme d'habilitation à diriger les recherches, Université Montpellier II, 2000, p. 59.

Navas M.L., Garnier E., Austin M. P & Gifford R. M. Effect of competition on the responses of grasses and legumes to elevated atmospheric CO_2 along a nitrogen gradient: differences between isolated plants, monocultures and multi-species mixtures. *New Phytologist*, 1999, 143, p. 323-331.

Negi G. C. S., Rikhari H. C. & Singh S. P. Phenological patterns in relation to growth forms and biomass accumulation in an alpine meadow of the Central Himalaya. *Vegetatio*, 1992, 101, p. 161-170.

Nelson C. J. & Moser L. E. Plant factors affecting forage quality. *In*: G. C. Fahey, Collins M., Mertens D. R. and Moser L. E. [EDS.]. Forage quality, evaluation and utilization. Madison, WI: American Society of Agronomy, 1994, p. 115-154.

Niemann G. J., Purveen J. B. M., Eijkel G. B., Poorter H. & Boon J. J. Differences in relative growth rate in 11 grasses correlate with differences in chemical composition as determined by pyrolysis mass spectrometry. *Oecologia*, 1992, 89, p. 567-573.

Niinemets Ü. Components of leaf dry mass per area – thickness and density – alter leaf photosynthetic capacity in reverse directions in woody plants. *New Phytologist*, 1999, 144, p. 35-47.

Olsen S. R., Cole C. V., Watanabe F. S & Dean L. A. Estimation of available phosphorus in soils by extraction with sodium bicarbonate. USDA, Circ 939, US Gov Print Office, Washington, 1954, DC 19p.

Peter J. W., Thompson K & Hodgson J. G. Specific leaf area and leaf dry matter content as alternative predictors of plant strategies, *New phytologist*, 1999, 143, p. 155-162.

Pierce L. L., Running S. W & Walker J. Regional-scale relationships of leaf area index to specific leaf area and leaf nitrogen content. *Ecological Applications*, 1994, 4, (2), p. 313-321.

Pitman W.D & Holt E. C. Environmental relationships with forage quality of warm-season perennial grasses. *Crop Science*, 1982, 22, p. 1012-1016.

Plantureux S., Bonischot R & Guckert A. Utilisation d'une typologie des prairies permanentes du plateau lorrain pour le diagnostic agronomique. *Fourrages*, 1992, 132, p. 381-394.

Poorter H & Bergkotte M. Chemical composition of 24 wild species differing in relative growth rate. *Plant Cell Environ.*, 1992, 15, p. 221-229.

Poorter H & de Jong R. A comparison of specific leaf area, chemical composition and leaf construction costs of field plants from 15 habitats differing in productivity. *New Phytologist*,1999, 143, p. 163-176.

Poorter H. & Remkes C. Leaf area ratio and net assimilation rate of 24 wild species differing in relative growth rate. *Oecologia*, 1990, 83, p. 553-559.

Poorter H., Remkes C & Lambers H. Carbon and nitrogen Economy of 24 wild species differing in relative growth rate. *Plant Physiol*., 1990, 94, p. 621-627.

Poozesh V., Al Haj Khaled R., Ansquer P., Theau J. P., Duru M., Bertoni G & Cruz P. Are leaf traits stable enough to rank native grasses in contrasting growth conditions?. *In*: F. P O'Mara, Wilkins R. J., 'tMannetge L., Lovett D. K., Rogers P. A. M & Boland T. M. [EDS.]. *XX International Grassland Congress*, 26 June to 01 July 2005, Dublin, Ireland, Wageningen Academic Publishers, p. 209.

Pugnaire F. I. Forum: Variability of inorganic nutrient concentrations in leaves. *New phytologist*, 2001, 150, p. 499-507.

Pulli S. Adaption of red clover to the long day environment. *J. Agric. Sci*., Finland 1988, 60, p. 201-214.

Ram J., Singh S. P. & Singh J. S. Community level phenology of grassland above treeline in Central Himalaya. *Arctic and Alpine Research*, 1988, 20, p. 325-332.

Rathcke B & Lacey E. Phenological patterns of terrestrial plants. *Ann. Rev. Ecol. Syst*., 1985, 16, p. 179-214.

Reich P. B. Reconciling apparent discrepancies among studies relating life span, structure and function of leaves in contrasting plant life forms and climates: ‘the blind men and the elephant retold’. *Functional Ecology*, 1993, 7, p. 721-725.

Reich P. B., Uhl C., Walters M. B & Ellsworth D. S. Leaf lifespan as determinant of leaf structure and function among 23 amazonian tree species. *Oecologia*, 1991, 86, p. 16-24.

Reich P. B., Walters M. B. & Ellsworth D. S. () From tropics to tundra: Global convergence in plant functioning. *Proceedings of the national Academy of Science USA*, 1997, 94, p. 13730-13734.

Reich, P. B., Walters, M. B. & Ellsworth, D. S. Leaf life-span in relation to leaf, plant and stand characteristics among diverse ecosystems. *Ecol. Monogr*., 1992, 62, p. 365-392.

Ryser P & Notz R. Competitive ability of three ecologically contrasting grass species at low nutrient supply in relation to their maximal relative growth rate and tissue density. *Bulletin of the Geobotanical Institute ETH Zurich*, 1996, 62, p. 3-12.

Ryser P. & Lambers H. Root and leaf attributes accounting for the performance of fast- and slow-growing grasses at different nutrient supply. *Plant Soil*, 1995, 170, p. 251-265.

Ryser P. & Urbas P. Ecological significance of leaf life span among Central European grass species. *Oikos*, 2000, 91, p. 41-50.

Ryser P. The importance of tissue density for growth and life-span of leaves and roots: a comparison of five ecologically contrasting grasses. *Funct.* Ecol, 1996, 10, p. 717-723.

Sanderson M. A. & Wedin W. F. Phenological stage and herbage quality relationships in temperate grasses and legumes. *Agron. J.*, 1989, 81, p. 864-869.

Scehovic J. Prévision de la digestibilité de la matière organique et de la quantité de matière sèche ingérée des graminées, sur la base de leur composition chimique. *Fourrages*, 1979, 79, p. 57-78.

Schippers P & Olff H. Biomass partitioning, architecture and turnover of six herbaceous species from habitats with different nutrient supply. *Plant Ecol*., 2000, 149, p. 219-231.

Schnyder H & Nelson C. J. Growth rates and assimilate partitioning in the elongation zone of tall fescue leaf blades at high and low irradiance. *Plant Physiol*., 1989, 90, p. 1201-1206.

Sheskin D. J. Handbook of parametric and nonparametric statistical procedures. 3rd ed. Boca Raton FL: Chapman & Hall/CRC., 2004, 1193 p.

Shipley B. Structured interspecific determinants of specific leaf area in 34 species of herbaceous angiosperms. *Ecology*, 1995, 9, p. 312-319.

Simon J. C & Lemaire G. Tillering and leaf area index in grass and in the vegetative phase. *Grass Forage Sci*., 1987, 42, p. 373-380.

Sinclair T. R., Horie T. Leaf nitrogen, photosynthesis and radiation use efficiency: a review. *Crop Sci*., 1989, 29, p. 90-98.

Skarpe C & Bergström R. Nutrient content and digestibility of forage plants in relation to plant phenology and rainfall in the Kalahari, Botswana. *Journal of Arid Environments*, 1986, 11, p. 147-164.

Smart A. J., Schacht W. H., Pederson J. F., Understander D. J & Moser L. E. Prediction of leaf: stem ratio in grasses using near infrared reflectance spectroscopy. *J. range manage*., 1998, 51 (4), p. 447-449.

Terry R. A. & Tilley J. M. A. The digestibility of the leaves and stems of perennial ryegrass, cocksfoot, timothy, tall fescue, lucerne and sainfoin, as measured by an *vitro* procedure. *Journal of British Grassland Society*, 1964, 19, p. 363-372.

Thorvaldsson G. The effects of weather on nutritional value of timothy in northern Sweden. *Acta Agric. Scand*., 1987, 37, p. 305-319.

Ugherughe P. O. Relationship between digestibility of *Bromus inermis* plant parts. J. agron. *Crop Sci*., 1986, 157, p.136-143.

Van Arendonk J. J. C. M. & Poorter H. The chemical composition and anatomical structure of leaves of grass species differing in relative growth rate. *Plant Cell Environ*., 1994, 17, p. 963-970.

Van Der Werf A., Visser A. J., Schieving F & Lambers H. Evidence for optimal partitioning of biomass and nitrogen at a range of nitrogen availabilities for a fast-growing and slow-growing species. *Functional Ecology*, 1993, 7, p. 63-74.

Van Soest P. J & Wine R. H. Use of Detergents in the Analysis of Fibrous Feeds. IV. Determination of plant Cell-Wall constituents. *Journal AOAC*, 1967, 50, p. 50-55.

Varlet-Granchet C., Bonhomme R., Chartier M & Artis P. Efficience de la conversion de l'énergie solaire par un couvert végétal. Oe*col. Plant*., 1982, 3, p. 3-26.

Varlet-Granchet C., Gosse G., Chartier M., Sinoquet H., Bonhomme R & Allirand J. M. Mise au point : rayonnement solaire absorbé ou intercepté par un couvert végétal. *Agronomie*, 1989, 9, p. 419-439.

Vazquez de Aldana B. R & Berendse F. Nitrogen use efficiency in six perennial grasses from contrasting habitats. *Funct. Ecol*., 1997, 11, p. 619-626.

Viegas J., Cruz P., Theau J. P., Jouany C., Ansquer P., Al Haj Khaled R., Therond O & Duru M. Variation of LDMC and SLA relationship between growth forms in natural grasslands. *In*: F. P O'Mara, Wilkins R. J., 'tMannetge L., Lovett D. K., Rogers P. A. M & Boland T. M. [EDS.]. *XX International Grassland Congress*, 26 June to 01 July 2005, Dublin, Ireland, Wageningen Academic Publishers, p. 866.

Volenec J. J & Nelson C. J. Response of tall fescue leaf meristems to nitrogen fertilization and harvest frequency. *Crop Sci*., 1983, 23, p. 720-724.

Waring R.H., McDonald A. J. S., Larsson S., Ericsson T., Wiren A., Arwidsson E., Ericsson A & Lohammar T. Differences in chemical composition of plants grown at constant relative growth rates with stable mineral nutrition. *Oecologia*, 1985, 66, p. 157-160.

Warndorff M., Dowrat A & Kipnis T. The effect of tiller length and age of herbage quality of hybrid pennisetum canopies. *Neth J Agric Sci*., 1987, 35, p. 21-28.

Wedin D & Tilman D. Competition among grasses along a nitrogen gradient: initial conditions and mechanisms of competition. *Ecological Monographs*, 1993, 63, p. 199-229.

Weiher E., Van Der Werf, A., Thompson K., Roderick M., Garnier E. & Eriksson O. Challenging Theophrastus: A common core list of plants traits for functional ecology. *J. Veg. Sci*., 1999, 10, p. 609-620.

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

Wilkins R. J. Optimization of grass utilization in high rainfull temperate conditions. In: Journet, M., Grenet, E., Farce, M.H., Thériez, M. & Demarquilly, C. (eds) Recent Developments in the Nutrition of Herbivores. Proceeding of the IVth International Symposium on the Nutrition of Herbivores. Paris: INRA Editions., 1995, pp. 363-380.

Wilman D & Mohamed A. Early spring and late autumn response to applied nitrogen in four grasses. 2. Leaf development. *J. Agric. Sci. Camb*., 1980, 94, p. 443-453.

Wilman D., Droushiotis D., Koocheki A., Lwoga A. B & Shim J. S. The effect of interval between harvests and nitrogen application on the proportion and yield of crop fractions in four ryegrass varieties in the first harvest year. *J. Agric. Sci.Camb.*, 1976b, 86, p. 189-203.

Wilman D., Koocheki A., Lwoga A. B. The effect of interval between harvests and nitrogen application on the proportion and yield of crop fractions and on the digestibility and digestible yield and nitrogen content and yield tow perennial ryegrass varieties in the second harvest year. *Journal of Agricultural Science, UK*, 1976a, 87, p. 59-74.

Wilson J. R. Organization of forage plants tissus. *In*: H.J. Jung, Buxton D.R., Hatfield R.D. and Ralph J. [EDS.]. Forage Cell Wall Structure and Digestibility. ASA, CSSA, SSSA, Madison, WI., 1993, p. 1-32.

Wilson J. R. Variation of leaf characteristics with level of insertion on a grass tiller. I. Development rate, chemical composition and dry matter digestibility. *Aust. J. Agric. Res*., 1976a, 27, p. 343-354.

Wilson J. R. Variation of leaf characteristics with level of insertion on a grass tiller. II. Anatomy. *Aust. J. Agric. Res*., 1976b, 27, p. 355-364.

Wilson J. R., Deinum B & Engels F. M. Temperature effects on anatomy and digestibility of leaf and stem of tropical and temperate forage species. *Netherlands Journal of Agricultural Science*, 1991, 39, p. 31-48.

Wilson P. J., Thompson, K. & Hodgson, J. G. Specific leaf area and leaf dry matter content as alternative predictors of plant strategies. *New Phytologist*, 1999, 143, p. 155-162.

Wright I. J. & Westoby M. Understanding seedling growth relationships trough specific leaf area and leaf nitrogen concentration: generalizations across growth forms and growth irradiance. *Oecologia*, 2001, 127, p. 21-29.

Wright I. J., Reich P.B & Westoby M. Strategy shifts in leaf physiology, structure and nutrient content between species of high and low rainfall and high and low nutrient habitats. *Functional Ecology*, 2001, 15, p. 423-434.

ANNEXES

ANNEXE 1 : La détermination de la valeur pastorale d'une prairie :

Les travaux De Boer [1954] et Andries [1956] considèrent que la qualité des praires peut être déterminée à l'aide du spectre de constitution floristique, ils utilisent des échelles basées sur la fréquence ou sur leur contribution à la biomasse.

Tableau A1. 1 : Les groupes de qualité des prairies basés sur leur composition botanique.

La qualité	Fréquences centésimales*		Contribution pondérale
	De Boer	Andries	Andries
Très bonne	76 et plus	71 et plus	51 et plus
Bonne	61 à 75	61 à 70	31 à 50
Passable	46 à 60	51 à 60	16 à 30
Médiocre	36 à 45	31 à 50	15 et moins
Insuffisante	35 et moins	21 à 30	
Mauvaise		20 et moins	

*** Fréquences centésimales = Fréquence spécifique considérée comme un pourcentage [Daget & Poissonnet, 1971]. Selon ces auteurs la fréquence spécifique (FS) d'une espèce, est le nombre de points où cette espèce a été rencontrée ; c'est donc une fréquence absolue.**

Daget et Poissonnet [1971] vont plus loin vers une détermination de la valeur pastorale de la végétation des herbages (VP), qui consiste à donner à la prairie un indice global de qualité, tenant compte de sa composition floristique et de la valeur relative des espèces. Ces valeurs relatives des espèces se définissent en attribuant à chacune d'elle un indice de qualité spécifique (Is) variant entre 0 à 5. Cet indice a été déterminé pour un certain nombre des espèces, grâce à l'interprétation de nombreuses données : Vitesse de croissance, valeur nutritive, appétibilité, saveur, digestibilité, etc. La fonction de l'indice spécifique est seulement son intérêt zootechnique.

Tableau A1. 2 : Les indices spécifiques définis par Daget et Poissonnet [1971].

Espèces	Code des espèces	Is	Espèces	Code des espèces	Is
Agrostis capillaris L.	AGRCAP	3	*Festuca arundinacea* L.	FESARU	3
Anthoxanthum odoratum L.	ANTODO	1	*Festuca ovina* L.	FESOVI	1
Arrhenatherum elatius (L.) Beauv.	ARRELA	4	*Festuca rubra* L.	FESRUB	2
Avenula pubescens (Huds.) Dumort	AVEPUB	3	*Holcus lanatus* L.	HOLLAN	2
Brachypodium pinnatum (L.) P. Beauv.	BRAPIN	1	*Lolium perenne* L. (cv) Clerpin	CLERPIN	5
Brachypodium sylvaticum (Huds.) Beauv.	BRASYL	N.D	*Lolium perenne* L.	LOLPER	5
Briza media L.	BRIMED	1	*Molinia caerulea* L.	MOLCAE	N.D
Cynosurus cristatus L.	CYNCRI	1	*Phleum pratense* L.	PHLPRA	5
Dactylis glomerata L.	DACGLO	5	*Trisetum flavescens* (L.) Beauv.	TRIFLA	3
Deschampsia cespitosea L.	DESCES	N.D			

Mode de calcul de la valeur pastorale :

Pour calculer la valeur pastorale d'une prairie, on évalue en premier lieu les contributions des diverses espèces, puis elles sont multipliées par les indices spécifiques correspondants, les valeurs obtenues sont additionnées et exprimées sur 100.

$$VP = 0.2 \sum_{i=1}^{n} CSi \times Isi$$

Où :

Csi = Contribution spécifique, qui est défini comme le rapport de la fréquence spécifique (FS) à la somme des fréquences spécifiques de toutes les espèces recensées sur 100 points échantillonnées.

$$CSi = \frac{FSi}{\sum_{i=1}^{n} FSi} \times 100$$

ANNEXE 2 :

Tableau A2. 1 : Les dates de levée des espèces étudiées.

Codes des espèces	Date de levée	Codes des espèces	Date de levée
HERSPH	26 février 2001	AVEPUB	12 octobre 2000
RUMACE	23 octobre 2000	CYNCRI	11 octobre 2000
CIRERI	23 octobre 2000	ARRELA	12 octobre 2000
CHAAUR	5 mars 2001	BRASYL	18 octobre 2000
PLALAN	5 octobre 2000	DACGLO	12 octobre 2000
CREBIE	5 octobre 2000	TRIFLA	12 octobre 2000
CENNIG	18 octobre 2001	BRIMED	18 octobre 2000
RANACR	12 octobre 2001	HOLLAN	12 octobre 2000
PICHIE	20 octobre 2000	FESOVI	12 octobre 2000
TAROFF	4 octobre 2000	AGRCAP	18 août 2000
RUMOBT	6 octobre 2000	LOLPER	12 octobre 2000
RHIMIN	12 février 2001	PHLPRA	12 octobre 2000
BRAPIN	12 octobre 2000	ANTODO	12 octobre 2000
FESARU	12 octobre 2000	LOTCOR	28 mars 2001
CLERPIN	12 octobre 2000	TRIREP	29 mars 2001
POATRI	12 octobre 2000	TRIPRA	28 mars 2001
FESRUB	12 octobre 2000	AVEMAR	20 octobre 2001
DESCES	20 octobre 2001	MOLCAE	07 mars 2001

ANNEXE 3 : Correction de la surface spécifique foliaire (SSF) planimétrée des espèces ayant des feuilles cylindriques.

Dans le but de corriger la surface foliaire mesurée planimétrée pour les espèces ayant des feuilles cylindrique (e.g., *Festuca rubra* et *F.ovina*). Sur le terrain et pour l'espèce *Festuca rubra* nous avons échantillonné 60 talles en respectant le protocole décrit précédemment dans le chapitre M & M pour les traits foliaires. A l'arrivée au laboratoire, le dernier jeune limbe ligulé pour une talle a été sectionné. Après avoir enlevé toute trace d'eau sur l'épiderme, la longueur et le diamètre de chaque limbe ont été mesuré. Les mesures du diamètre a été effectuées sur trois points du limbe (i.e. sommet, milieu et base du limbe) grâce à un pieds à colis. La surface d'un ensemble de 10 limbes a été mesurée sur un planimètre. Le ressemelage des limbes à 10 lors de de mesure de la surface foliaire était dans le but de minimiser les erreurs commises par le passage individuel des limbes. Le coefficient de correction de la surface foliaire mesuré représente le rapport entre la surface calculée à celle mesurée.

Ce coefficient a été calculé pour chaque 10 limbes séparément puis sa moyenne pour 6 répétitions a été calculée qui est de valeur de 1.57. En multipliant la surface planimétrée des limbes de forme cylindrique par ce coefficient on la corrige et par conséquent on corrige au même temps la surface spécifique foliaire (SSF) calculée dans la suite.

Coefficient de correction = Surface calculée (moyenne de 10 feuilles) / Surface mesurée (de 10 feuilles)

La surface foliaire calculée (cm^2) = $(2\pi r / 2) * L$

Où :

π = 3.1416 ; 2r (cm) = le diamètre moyen du limbe (moyenne de 3 mesures), L (cm) = la longueur du limbe.

Tableau A3. 1 : Une partie de feuille Excele pour calculer le coefficient de correction de la surface des limbes cylindriques **exemple : *F. rubra*.**

N° du limbe	L (cm)	D. (mm) = 2 r			Moy D. / limbe	Moy D./10 limbes	S. cal.	S.cal./ 10 limbes	S. plan./ 10 limbes	S. cal./ S plan.
		Sommet	Milieu	Base						
L1	10,40	0,63	0,60	0,48	0,57		0,93			
L2	9,80	0,22	0,35	0,17	0,25		0,38			
L3	9,50	0,64	0,67	0,57	0,63		0,94			
L4	10,60	0,56	0,63	0,62	0,60		1,00			
L5	11,50	0,53	0,50	0,55	0,53	0,54	0,95	8,74	4,98	1,76
L6	11,60	0,14	0,27	0,32	0,24		0,44			
L7	9,00	0,42	0,41	0,48	0,44		0,62			
L8	11,60	1,00	1,20	0,30	0,83		1,52			
L9	10,90	1,00	0,62	0,64	0,75		1,29			
L10	8,20	0,52	0,52	0,52	0,52		0,67			
L1	9,00	1,16	1,12	1,06	1,11		1,57			
L2	10,10	0,90	0,92	1,10	0,97		1,54			
L3	10,00	0,81	0,60	0,82	0,74		1,17			
L4	9,00	0,80	0,76	0,76	0,77		1,09			
L5	7,60	0,80	0,85	0,85	0,83	0,82	0,99	12,56	5,79	2,17
L6	9,90	0,63	0,88	0,67	0,73		1,13			
L7	9,40	0,77	0,62	0,80	0,73		1,08			
L8	12,00	0,83	0,85	0,90	0,86		1,62			
L9	11,20	0,78	0,83	0,90	0,84		1,47			
L10	9,90	0,52	0,57	0,61	0,57		0,88			
									moyenne	

L, D, S. cal. et S. plan. : sont la longueur, le diamètre, la surface calculée et celle planimétrée d'un limbe vert respectivement.

ANNEXE 4 :

Tableau A4. 1 : Les valeurs moyennes de traits foliaires (TMS, SSF et DVF) mesurés dans le traitement N- durant les trois périodes de mesure. La TMS : La proportion de poids sec des feuilles à leur masse fraîches saturées en eau, mesurées en mg g^{-1}, la SSF : La proportion de superficie / le poids sec du limbe estimé en m^2 kg^{-1} et la DVF estimé en degré jours : La durée de vie des feuilles dès l'apparition jusqu'à la sénescence. Pour les codes des espèces et les formes de vie voir tableau 1 ; Chapitre – III. Les valeurs en gras italique indiquent les espèces ayant des données seulement pour deux périodes de mesure. La valeur moyenne, ET et CV% sont calculées pour une espèce donnée sur l'ensemble des données disponibles dans les trois périodes de mesures dans N-.

Code des espèces	Traitement azoté	Forme de vie	TMS (mg g^{-1})			SSF (m^2 kg^{-1})			DVF (dj)		
			Moyenne	ET	CV%	Moyenne	ET	CV%	Moyenne	ET	CV%
AGRCAP	N-	G	269,92	28,48	10,55	26,31	4,28	16,26	1006,02	229,27	22,79
ANTODO	N-	G	265,01	38,79	14,64	23,65	4,23	17,90	954,36	164,30	17,22
ARRELA	N-	G	257,67	26,50	10,29	25,18	5,05	20,07	939,61	194,03	20,65
AVEPUB	N-	G	280,40	21,39	7,63	17,36	2,15	12,37	1112,80	197,39	17,74
AVEMAR	N-	G	***305,09***	***24,13***	***7,909***	***16,52***	***3,196***	***19,4***	1104,99	79,26	7,17
BRAPIN	N-	G	344,87	38,95	11,29	21,09	3,65	17,28	1764,26	350,66	19,88
BRASYL	N-	G	318,85	23,88	7,49	31,23	4,20	13,45	1064,17	228,20	21,44
BRIMED	N-	G	307,70	40,83	13,27	15,97	3,13	19,63	1366,46	385,44	28,21
CLERPIN	N-	G	239,60	28,60	11,94	17,78	5,34	30,03	729,41	88,33	12,11
CYNCRI	N-	G	***278,62***	***20,64***	***7,407***	***17,04***	***0,046***	***0,27***	910,12	168,54	18,52
DACGLO	N-	G	249,88	24,47	9,79	23,47	3,25	13,85	1085,77	188,74	17,38
DESCES	N-	G	***311,65***	***22,46***	***7,206***	***10,56***	***3,406***	***32,2***	1963,00	72,98	3,72
FESARU	N-	G	***259,69***	***22,31***	***8,591***	***16,84***	***3,097***	***18,4***	1715,80	279,15	16,27
FESOVI	N-	G	320,96	30,27	9,43	11,06	1,53	13,87	1235,35	163,55	13,24
FESRUB	N-	G	302,30	42,30	13,99	15,77	3,26	20,66	989,14	163,07	16,49
PHLPRA	N-	G	287,01	26,20	9,13	24,31	3,94	16,20	911,09	119,31	13,10
HOLLAN	N-	G	218,73	20,19	9,23	28,88	4,98	17,25	811,89	90,26	11,12

Code des espèces	Traitement azoté	Forme de vie	TMS (mg g^{-1})			SSF (m^2 kg^{-1})			DVF (dj)		
			Moyenne	ET	CV%	Moyenne	ET	CV%	Moyenne	ET	CV%
LOLPER	N-	G	246,23	37,39	15,19	20,05	8,24	41,08	755,11	147,12	19,48
MOLCAE	N-	G	308,9	54,3	17,57	18,87	2,315	12,27	2023,83	134,88	6,66
POATRI	N-	G	***262,23***	***20,11***	***7,671***	***25,9***	***6,665***	***25,7***	855,42	174,34	20,38
TRIFLA	N-	G	258,89	18,76	7,25	23,78	3,02	12,72	787,15	93,91	11,93
ACHMIL	N-	AD	***166,98***	***0,949***	***0,569***	***11,36***	***0,73***	***6,42***	1803,46	322,66	17,89
CHAAUR	N-	AD	234,16	28,39	12,13	25,58	6,00	23,46	1381,06	356,12	25,79
HERSPH	N-	AD	200,12	21,08	10,54	20,20	2,34	11,56	1229,21	332,47	27,05
RANACR	N-	AD	205,79	15,14	7,36	21,84	2,75	12,61	628,19	102,54	16,32
CENNIG	N-	RD	***154,65***	***35,61***	***23,03***	***24,29***	***7,02***	***28,89***	799,35	140,25	17,55
CIRERI	N-	RD	***121,47***	***13,51***	***11,12***	***12,63***	***0,721***	***5,71***	803,30	129,57	16,13
CREBIE	N-	RD	146,64	14,41	9,82	23,71	5,09	21,48	1012,31	225,17	22,24
PICHIE	N-	RD	164,45	18,14	11,03	24,44	4,40	18,00	1122,09	366,19	32,64
PLALAN	N-	RD	180,03	21,67	12,04	18,02	3,89	21,61	1164,87	274,40	23,56
RHIMIN	N-	RD	***190,66***	***26,47***	***13,88***	***22,91***	***2,884***	***12,6***	704,09	46,96	6,67
RUMACE	N-	RD	***143,86***	***2,499***	***1,737***	***22,04***	***3,84***	***17,4***	604,78	89,28	14,76
RUMOBT	N-	RD	186,30	34,25	18,38	22,86	5,53	24,17	714,27	158,24	22,15

Tableau A4. 2 : Les variations temporelles dans les valeurs de TMS et SLA pour chaque espèce et dans le traitement N+.

Groupes espèces	Espèces	TMS (mg g^{-1})						SSF (m^2 kg^{-1})					
		printemps	été	automne	Moyenne	ET	CV	printemps	été	automne	Moyenne	ET	CV
Groupe-1	RUMACE	202 a	166 b	133 c	167	35.2	21.1	18 b	30.2 a	28 a	25	6.9	27.6
	CLERPIN	215 a	184 b	171 b	190	28.7	15.1	21 b	28.7 a	27 a	25	5.4	21.4
	ARRELA	259 a	229 b	168 c	218	43.2	19.8	23 c	31.7 b	43 a	33	9.4	29
	ANTODO	271 a	193 b	198 b	223	41.6	18.7	20 b	31.6 a	32 a	28	6.5	23.4
	DACGLO	242 a	247 a	189 b	225	40.3	17.9	25 b	21.2 b	29 a	26	4.4	17.1
	TRIFLA	247 a	272 a	209 b	241	34.4	14.3	27 b	24.8 b	35 a	29	5.2	17.8
	AGRCAP	252 a	257 a	220 b	242	25.6	10.6	28 b	28.5 b	38 a	32	8.3	26.2
	AVEPUB	273 a	262 a	217 b	250	37.8	15.1	18 b	19.4 ab	24 a	21	4.5	21.9
	BRIMED	286 a	307 a	236 b	274	37.8	13.8	17 b	17.4 b	22 a	19	3.2	17
	LOLPER	224 a	178 b	181 b	196	31.1	15.9	22 b	34 a	29 ab	28	7.9	28.4
	FESARU	251 a	214 ab	198 b	222	40.2	18.1	16 b	22 a	18 ab	18	5.2	28
	BRAPIN	315 ab	347 a	285 b	313	34.4	11	26 a	16 b	25 a	23	5	22
	PICHIE	143 b	178 a	137 b	151	26.9	17.9	22 b	28 ab	29 a	26	5.2	19.7
	TRIREP	211 a	141 b	204 a	188	39.1	20.8	27 b	47 a	30 b	34	11	32.4
Groupe-2	LOTCOR	190 a	164 b	164 b	173	21.7	12.6	28 a	31 a	29 a	29	4.8	16.5
	RANACR	218 a	214 a	193 b	208	18.3	8.8	21 a	24 a	22 a	22	3	13.4
	FESRUB	274 a	257 a	207 b	245	35.6	14.5	20 a	21 a	24 a	22	3.5	16.2
	CHAAUR	229 ab	251 a	221 b	233	21.8	9.4	26 a	27 a	28 a	27	3.8	13.9
	PLALAN	148 b	177 a	148 b	156	24.7	15.8	18 a	20 a	21 a	20	4	20.1

Groupe-3	CREBIE	128 a	129 a	126 a	128	14.2	11.2	20 b	28 a	27 a	25	4.8	19.5
	TAROFF	128 a	131 a	135 a	132	12.4	9.4	27 b	33 a	27 b	29	4.3	14.8
	CENNIG	135 a	144 a	140 a	139	15.2	10.9	22 b	29 a	24 ab	25	5.3	21.5
	PHLPRA	261 a	239 a	233 a	245	25.5	10.4	27 b	33 ab	35 a	31	6.2	19.6
	BRASYL	285 a	282 a	289 a	286	22.7	7.9	34 b	43 a	32 b	36	6.3	17.5
Groupe-4	HOLLAN	211 a	200 a	184 a	198	23.1	11.6	32 a	32 a	34 a	33	4.5	13.8
	HERSPH	198 a	216 a	200 a	204	21.3	10.5	19 a	20 a	19 a	19	2.3	11.9
	TRIPRA	225 a	206 a	208 a	214	30.4	14.2	31 a	35 a	31 a	32	7.6	23.6
	FESOVI	260 a	266 a	247 a	257	23.1	9	19 a	17 a	15 a	17	4.1	24.2
	AVEMAR	262 a	242 a	280	263	34.5	13.1	21 a	21 a	17 a	20	4.6	23.2

ANNEXE 5 :

Tableau A5. 1°: Les dates moyennes auxquelles se réalisent des différents stades phénologiques des espèces (exprimées en somme de degré jours depuis le 1er janvier) notées durant le printemps de 2002 dans le traitement N-. La date moyenne pour un stade donné a été calculée sur trois observations correspondant aux trois répétitions. Pour les codes des espèces et les formes de vie voir tableau 1 ; Chapitre – III.

Codes des espèces	Formes de vie	Stade épi à 10 cm	Floraison	Début de maturation des graines
AGRCAP	G	1109	1328	1903
ANTODO	G	559	559	638
ARRELA	G	872	1124	1261
AVEPUB	G	872	676	1612
BRAPIN	G	931	1041	1648
BRASYL	G	1225	1560	1903
BRIMED	G	1016	1041	1371
CLERPIN	G	1504	1406	1921
CYNCRI	G	904	596	961
DACGLO	G	783	697	1024
DESCES	G	1560	1442	1903
FESARU	G	854	995	1478
FESOVI	G	1041	739	1371
FESRUB	G	931	676	1225
PHLPRA	G	1069	1243	1849
HOLLAN	G	739	676	1124
LOLPER	G	783	676	1328
MOLCAE	G	1478	1316	1813
POATRI	G	890	720	1328
TRIFLA	G	1094	1225	1560
RHIMIN	RD		1005	1275
CENNIG	RD		1560	1939
CREBIE	RD		1054	1504
PLALAN	RD		518	596
PICHIE	RD		1371	1560
RUMOBT	RD		720	1504
RUMACE	RD		759	1504
TAROFF	RD		471	720
ACHMIL	AD		1813	2634
CHAAUR	AD		946	1560
HERSPH	AD		1024	1504
RANACR	AD		1082	1504

Tableau A5. 2 : Les groupes de précocité phénologique des espèces identifiés par l'analyse de classification ascendante hiérarchique basée la date à laquelle elles arrivent à positionner leurs méristèmes apicaux à 10 cm de hauteur moyenne.

Espèces	Stade épi à 10 cm	Groupe de précocité
Anthoxanthum odoratum *Holcus lanatus*	Avant 26 mars	Très précoce
Lolium perenne *Poa trivialis* *Dactylis glomerata* *Arrhenatherum elatius*	2- 11 avril	Précoce
Avenula pubescens *Phleum pratense* *Agrostis capillaris* *B. pinnatum* *Festuca arundinacea* *Cynosurus cristatus* *Tristeum flavescens* *Festuca rubra* *Festuca ovina*	15 - 27 avril	Intermédiaire
B. sylvaticum *Briza media*	2 - 6 mai	Tardive
Deschampsia cespitosa *Molinia caerulea*	6 - 9 juin	Très tardive

ANNEXE 6 :

Tableau A6. 1 : Les groupes de précocité phénologique des espèces identifiés par l'analyse de classification ascendante hiérarchique basée sur les dates moyennes de début de maturation des graines.

Graminées	Dicotylédones	Date de début de maturation des graines		Groupe de précocité
	Plantago lanceolata *Taraxacum officinale*	1-12 avril		Très précoce
Anthoxanthum odoratum	*Rhinanthus minor*	4-18 mai		Précoce
Cynosurus cristatus *Holcus lanatus* *Dactylis glomerata*	*Heracleum sphondylium* *Rumex acetosa* *Rumex obtusifolius* *Ranunculus acris* *Crepis biennis* *Chaerophyllum aureum*	29 mai-2 juin	1	
Poa trivialis *Lolium perenne* *Festuca rubra*	*Picris hieracioides*	6 juin	2	
Festuca ovina *Festuca arundinacea* *Arrhenatherum elatius*		10-14 juin	3	Intermédiaire
Trisetum flavescens *Avenula pubescens* *Briza media*	*Centaurea nigra*	20-29 juin	4	
Agrostis capillaris *Brachypodium pinnatum* *Phleum pratense* *Molinia caerulea* *Deschampsia cespitosa* *Brachypodium sylvaticum*	*Achillea millefolium*	8 juillet-9 août		Tardive

ANNEXE 7 : Corrélations entre stades phénologiques et traits foliaires des espèces.

Tableau A7. 1 : Coefficients de corrélations de Pearson calculés entre les traits foliaires (SSF, TMS mesurés au printemps 2002, été 2001 et automne 2002, et la DVF suivie au printemps 2002) et les stades phénologiques des espèces (stade épi à10 cm, floraison et début maturation des graines), et dans des conditions non limitants en azote (N+). n = nombres des espèces inclus dans l'analyse. (†) Signifie que l'espèce *Brachypodium sylvaticum* L. a été exclue de l'analyse lors de la corrélation avec la SSF.

Périodes	Formes de vie	Traits phénologiques	n	Traits foliaires SSF	TMS	DVF
Printemps-2002	Graminées	Stade épi à 10 cm	19	-0.48***(†)	0.49***	0.64***
		Floraison		-0.02n.s(†)	0.16n.s	0.34*
		Début mat.garines		-0.07n.s(†)	0.31(¤)	0.44**
	Toutes espèces	Floraison	31	-0.10n.s(†)	0.47***	0.33**
		Début mat.garines		-0.20n.s(†)	0.45***	0.31*
	Dicotylédones	Floraison	12	-0.40(¤)	0.13n.s	0.15n.s
		Début mat.garines		-0.48*	0.26n.s	0.06n.s
Été-2001	Graminées	Stade épi à 10 cm	19	-0.55***(†)	0.65***	
		Floraison		-0.14n.s(†)	0.44**	
		Début mat.garines		-0.16n.s(†)	0.55***	
	Toutes espèces	Floraison	31	-0.08n.s(†)	0.53***	
		Début mat.garines		-0.01n.s(†)	0.46***	
	Dicotylédones	Floraison	12	-0.02n.s	0.16n.s	
		Début mat.garines		-0.26n.s	0.06n.s	
Automne-2002	Graminées	Stade épi à 10 cm	19	-0.65***(†)	0.66***	
		Floraison		-0.20n.s(†)	0.55**	
		Début mat.garines		-0.21n.s(†)	0.65***	
	Toutes espèces	Floraison	31	-0.18n.s(†)	0.56***	
		Début mat.garines		-0.21n.s(†)	0.51***	
	Dicotylédones	Floraison	12	-0.56*	0.18n.s	
		Début mat.garines		-0.51*	0.19n.s	

Seuils de probabilité : (¤), *P* ≤ 0.10 ; *, *P* ≤ 0.05 ; **, *P* ≤ 0.01 ; *, *P* ≤ 0.001 ; n.s, non significatif.**

Tableau A7. 2 : Coefficients de corrélations de Spearman calculés entre les traits foliaires (SSF, TMS mesurés au printemps 2002, été 2001 et automne 2002, et la DVF suivie au printemps 2002) et les stades phénologiques des espèces (stade épi à10 cm, floraison et début maturation des graines), et dans des conditions non limitants en azote (N+). n = nombres des espèces inclus dans l'analyse. (†) Signifie que l'espèce *Brachypodium sylvaticum* L. a été exclue de l'analyse lors de la corrélation avec la SSF.

Périodes	Formes de vie	Traits phénologiques		Traits foliaires		
			n	SSF	TMS	DVF
Printemps-2002	Graminées	Stade épi à 10 cm	19	-0.58*(†)	0.59***	0.47*
		Floraison		-0.06n.s(†)	0.24n.s	0.33n.s
		Début mat.garines		-0.16n.s(†)	0.45(¤)	0.35n.s
	Toutes espèces	Floraison	31	-0.08n.s(†)	0.46**	0.32(¤)
		Début mat.garines		-0.18n.s(†)	0.47**	0.31(¤)
	Dicotylédones	Floraison	12	-0.17n.s	0.09n.s	0.28n.s
		Début mat.garines		-0.13n.s	0.17n.s	0.26n.s
Été-2001	Graminées	Stade épi à 10 cm	19	-0.71***(†)	0.79***	
		Floraison		-0.18n.s(†)	0.56*	
		Début mat.garines		-0.25n.s(†)	0.65**	
	Toutes espèces	Floraison	31	-0.10n.s(†)	0.58***	
		Début mat.garines		-0.04n.s(†)	0.55**	
	Dicotylédones	Floraison	12	-0.10n.s	0.26n.s	
		Début mat.garines		-0.41n.s	0.06n.s	
Automne-2002	Graminées	Stade épi à 10 cm	19	-0.64**(†)	0.81***	
		Floraison		-0.17n.s(†)	0.75***	
		Début mat.garines		-0.19n.s(†)	0.81***	
	Toutes espèces	Floraison	31	-0.16n.s(†)	0.59***	
		Début mat.garines		-0.20n.s(†)	0.58**	
	Dicotylédones	Floraison	12	-0.32n.s	0.26n.s	
		Début mat.garines		-0.10n.s	0.10n.s	

Seuils de probabilité : (¤), *P* ≤ 0.10 ; *, *P* ≤ 0.05 ; **, *P* ≤ 0.01 ; *, *P* ≤ 0.001 ; n.s, non significatif.**

Tableau A7. 3 : Coefficients de corrélations de Pearson calculés entre les traits foliaires (SSF, TMS mesurés au printemps 2002, été 2001 et automne 2002, et la DVF suivie au printemps 2002) et les stades phénologiques des espèces (stade épi à10 cm, floraison et début maturation des graines), et dans des conditions limitants en azote (N-). n = nombres des espèces inclus dans l'analyse. (†) Signifie que l'espèce *Brachypodium sylvaticum* L. a été exclue de l'analyse lors de la corrélation avec la SSF.

Périodes	Formes de vie	Traits phénologiques	n	Traits foliaires SSF	TMS	DVF
Printemps-2002	Graminées	Stade épi à 10 cm	19	-0.29*(†)	0.17 n.s	0.51***
		Floraison		-0.13 n.s(†)	0.20 n.s	0.42**
		Début mat.garines		-0.09 n.s(†)	0.33 (¤)	0.53***
	Toutes espèces	Floraison	31	-0.22 n.s(†)	0.43***	0.45***
		Début mat.garines		-0.28 n.s(†)	0.41**	0.42**
	Dicotylédones	Floraison	12	-0.28n.s	0.03n.s	0.28n.s
		Début mat.garines		-0.43*	0.20n.s	0.13n.s
Été-2001	Graminées	Stade épi à 10 cm	19	-0.26 (¤)(†)	0.48***	
		Floraison		-0.09 n.s(†)	0.42*	
		Début mat.garines		-0.06 n.s(†)	0.48**	
	Toutes espèces	Floraison	31	-0.14 n.s(†)	0.55***	
		Début mat.garines		-0.04 n.s(†)	0.49***	
	Dicotylédones	Floraison	12	-0.09n.s	0.20n.s	
		Début mat.garines		-0.31n.s	0.18n.s	
Automne-2002	Graminées	Stade épi à 10 cm	19	-0.40**(†)	0.48***	
		Floraison		-0.19 n.s(†)	0.32 n.s	
		Début mat.garines		-0.18 n.s(†)	0.41*	
	Toutes espèces	Floraison	31	-0.35*(†)	0.49***	
		Début mat.garines		-0.31*(†)	0.36*	
	Dicotylédones	Floraison	12	-0.42(¤)	0.03n.s	
		Début mat.garines		-0.37n.s	0.03n.s	

Seuils de probabilité : (¤), *P* ≤ 0.10 ; *, *P* ≤ 0.05 ; **, *P* ≤ 0.01 ; *, *P* ≤ 0.001 ; n.s, non significatif.**

Tableau A7. 4 : Coefficients de corrélations de Spearman calculés entre les traits foliaires (SSF, TMS mesurés au printemps 2002, été 2001 et automne 2002, et la DVF suivie au printemps 2002) et les stades phénologiques des espèces (stade épi à10 cm, floraison et début maturation des graines), et dans des conditions limitants en azote (N-). n = nombres des espèces inclus dans l'analyse. (†) Signifie que l'espèce *Brachypodium sylvaticum* L. a été exclue de l'analyse lors de la corrélation avec la SSF.

Périodes	Formes de vie	Traits phénologiques	n	Traits foliaires SSF	TMS	DVF
Printemps-2002	Graminées	Stade épi à 10 cm	19	-0.15 n.s(†)	0.24 (¤)	0.34*
		Floraison		-0.04 n.s(†)	0.30 (¤)	0.48**
		Début mat.garines		-0.02 n.s(†)	0.38*	0.55***
	Toutes espèces	Floraison	31	-0.18 n.s(†)	0.47***	0.53***
		Début mat.garines		-0.25 n.s(†)	0.44***	0.52***
	Dicotylédones	Floraison	12	-0.13n.s	0.03n.s	0.37n.s
		Début mat.garines		-0.19n.s	0.08n.s	0.22n.s
Été-2001	Graminées	Stade épi à 10 cm	19	-0.25 (¤)(†)	0.58***	
		Floraison		-0.10 n.s(†)	0.46**	
		Début mat.garines		-0.09 n.s(†)	0.48**	
	Toutes espèces	Floraison	31	-0.08 n.s(†)	0.55***	
		Début mat.garines		-0.03 n.s(†)	0.52***	
	Dicotylédones	Floraison	12	-0.10n.s	0.03n.s	
		Début mat.garines		-0.49n.s	0.05n.s	
Automne-2002	Graminées	Stade épi à 10 cm	19	-0.26(¤)(†)	0.51***	
		Floraison		-0.11 n.s(†)	0.43*	
		Début mat.garines		-0.09 n.s(†)	0.46*	
	Toutes espèces	Floraison	31	-0.35*(†)	0.53***	
		Début mat.garines		-0.31*(†)	0.43**	
	Dicotylédones	Floraison	12	-0.56(¤)	0.10n.s	
		Début mat.garines		-0.23n.s	0.11n.s	

Seuils de probabilité : (¤), $P \leq 0.10$; *, $P \leq 0.05$; **, $P \leq 0.01$; ***, $P \leq 0.001$; n.s, non significatif.

Tableau A7. 5 : Coefficients de corrélations calculés entre les traits foliaires (SSF, TMS mesurés au printemps 2002, été 2001 et automne 2002, et la DVF suivie au printemps 2002) et les stades phénologiques des espèces (stade épi à10 cm, floraison et début maturation des graines), et dans des conditions limitants en azote (N-). n = nombres des espèces inclus dans l'analyse. (†) Signifie que l'espèce *Brachypodium sylvaticum* L. a été exclue de l'analyse lors de la corrélation avec la SSF.

a) Les coefficients de corrélations de Pearson calculés entre les valeurs moyennes de traits foliaires et les différents stades phénologiques.

Formes de vie	Traits phénologiques		Traits foliaires		
		n	SSF	TMS	DVFprint
Graminées	Stade épi à 10 cm	19	-0.38** (†)	0.40**	0.51***
	Floraison		-0.18 n.s (†)	0.38*	0.42**
	Début mat.garines		-0.19 n.s (†)	0.47**	0.53***
Toutes espèces	Floraison	31	-0.25 (¤) (†)	0.47***	0.45***
	Début mat.garines		-0.26* (†)	0.39**	0.42**
Dicotylédones	Floraison	12	-0.27n.s	0.03n.s	0.28n.s
	Début mat.garines		-0.31n.s	0.09n.s	0.13n.s

b) Les coefficients de corrélations de Spearman calculés entre les valeurs moyennes de traits foliaires et les différents stades phénologiques.

Formes de vie	Traits phénologiques		Traits foliaires		
		n	SSF	TMS	DVFprint
Graminées	Stade épi à 10 cm	19	-0.27 (¤) (†)	0.43**	0.34*
	Floraison		-0.14 n.s (†)	0.40*	0.48**
	Début mat.garines		-0.14 n.s (†)	0.43**	0.55***
Toutes espèces	Floraison	31	-0.21 n.s (†)	0.47***	0.53***
	Début mat.garines		-0.19* (†)	0.43***	0.52***
Dicotylédones	Floraison	12	-0.28n.s	0.09n.s	0.37n.s
	Début mat.garines		-0.08n.s	0.07n.s	0.22n.s

Seuils de probabilité : (¤), $P \leq 0.10$; *, $P \leq 0.05$; **, $P \leq 0.01$; ***, $P \leq 0.001$; n.s, non significatif.

ANNEXE 8 :

Tableau A8. 1 : La base de données de la valeur nutritive des espèces de graminées obtenue durant l'expérimentation 2 dans le traitement N-.

Codes d'espèces	Organe	N	Fibres	Cellulose	Hémicellulose	DMO (ms)
AGRCAP	L	2,05	47,81	24,15	20,43	77,25
ANTODO	L	1,99	39,34	20,59	15,82	83,99
ARRELA	L	2,75	44,08	20,87	20,63	82,37
AVEPUB	L	1,91	53,45	26,77	23,07	69,92
BRAPIN	L	2,02	53,66	25,27	25,15	68,98
BRASYL	L	1,66	50,56	25,40	22,02	71,05
BRIMED	L	1,71	42,85	21,88	17,02	77,93
CLERPIN	L	1,93	48,48	25,93	19,42	78,63
DACGLO	L	1,67	45,59	24,06	18,59	78,34
DESCES	L	2,21	47,65	24,05	20,43	81,05
FESARU	L	1,55	54,80	27,18	23,69	68,20
FESOVI	L	1,69	48,03	25,10	20,22	73,62
FESRUB	L	1,69	51,10	25,35	22,54	71,58
HOLLAN	L	1,50	50,02	25,24	21,47	71,99
LOLPER	L	1,85	47,18	24,91	19,52	80,54
MOLCAE	L	1,89	44,39	24,01	17,66	82,51
PHLPRA	L	2,06	57,63	26,27	26,76	70,28
Moyenne		**1,89**	**48,43**	**24,46**	**20,72**	**76,10**
ET		**0,29**	**4,62**	**1,85**	**2,83**	**5,35**
AGRCAP	T+G	1,32	48,34	26,04	19,00	71,30
ANTODO	T+G	1,41	45,67	24,02	18,38	74,41
ARRELA	T+G	2,00	48,92	26,50	19,45	77,38
AVEPUB	T+G	1,63	56,80	29,82	23,05	60,02
BRAPIN	T+G	1,39	60,29	31,61	24,72	59,06
BRASYL	T+G	1,28	58,60	31,53	23,13	60,03
BRIMED	T+G	1,35	51,14	27,91	19,58	71,32
CLERPIN	T+G	1,16	46,22	26,71	16,76	76,53
DACGLO	T+G	1,28	48,25	26,71	18,56	70,79
DESCES	T+G	1,40	47,44	26,69	18,30	76,03
FESARU	T+G	1,16	54,59	28,31	22,32	63,88
FESOVI	T+G	1,25	48,55	26,21	19,56	71,70
FESRUB	T+G	1,42	52,68	27,31	21,86	65,57
HOLLAN	T+G	1,50	56,20	29,58	22,64	61,07
LOLPER	T+G	1,40	51,27	29,01	19,35	74,84
PHLPRA	T+G	1,22	41,18	24,22	14,60	80,02
Moyenne		**1,38**	**50,51**	**27,45**	**19,77**	**70,19**
ET		**0,20**	**5,44**	**2,30**	**2,88**	**7,18**

L'expérimentation 2 = l'analyse a été réalisée sur l'ensemble des limbes verts, et des tiges de la plante séparément. Ces échantillons ont été récoltés en 2002, et ont subi à la méthode NIRS (Near Infrared Reflectance Spectroscopy) d'analyse afin de déterminer leur teneur en composantes chimiques ainsi que leur digestibilité. T+G indique l'organe de la plante concerné par l'analyse et qui sont les tiges+gaines. DMO = la digestibilité de la matière organique calculée sur la base de la matière sèche. Les différents critères de la valeur nutritive sont exprimés en g kg^{-1}. La valeur moyenne d'un critère donné de la valeur nutritive pour une espèce donnée a été calculée sur trois mesures correspondant aux trois répétitions.

PUBLICATIONS

Publications dans des revues internationales :

1- Publications acceptées et soumises

Al Haj Khaled R., Duru M., Theau J. P., Plantureux S & Cruz P. Variations of leaf traits through seasons and N-availability levels and its consequences for ranking grassland species. ***Journal of Vegetation Science***, **2005**, 16, p. 391-398.

Al Haj Khaled R., Duru M., Decruyenaere V., Jouany C & Cruz P. Using Leaf Trait to Rank Native Grasses According Their Nutritive Value. ***Rangeland Ecology & Management***, **2005**, (en 2ième lecture).

2- Publications en cours

Al Haj Khaled R., Ansquer P, Cruz P, Theau J. P., Therond O & Duru M. Relevance of leaf traits to rank plant communities for their phenological stages.

Al Haj Khaled R., Ansquer P, Cruz P, Ducourtieux C, Duru M & Theau J. P. Relevance of leaf plant traits to characterize native grass species and grassland communities for their growth pattern and quality under contrasting nutrient availability.

Publications à des Congrès:

Cruz P., Sire P., **Al Haj Khaled** R., Theau J. P., Therond O & Duru M. Plant functional traits related to growth strategies and habitat preference of native grass populations. *In*: J. L. Durand, Emile J.C., Huyghe C. and Lemaire G. [EDS.]. ***Conference Proceeding***, in: Multi-function grasslands - Quality forages, animal products and landscapes; 27-30 may, **2002**, **La Rochelle**, France, p. 776-777.

Al Haj Khaled R., Cruz P., Duru M & Theau J. P. Stability of leaf traits and species ranking across seasons and nitrogen availability. *In*: A. Lüscher [EDS.]. ***Proc. 20th Gen Meet of the Europ. Grass. Fed***.; 21-24 June **2004**; **Luzern, Swiz**, British Grassland Society, p. 781-783.

Al Haj Khaled R., Duru M., Decruyenaere V. & Cruz P. Are leaf traits suitable for assessing the feeding value of native grass species?. *In*: F. P O'Mara, Wilkins R. J., 'tMannetge L., Lovett D. K., Rogers P. A. M & Boland T. M. [EDS.]. ***XX International Grassland Congress***, 26 June to 01 July **2005, Dublin, Ireland**, Wageningen Academic Publishers, p. 266.

Poozesh V., **Al Haj Khaled R**., Ansquer P., Theau J. P., Duru M., Bertoni G & Cruz P. Are leaf traits stable enough to rank native grasses in contrasting growth conditions?. *In*: F. P O'Mara, Wilkins R. J., 'tMannetge L., Lovett D. K., Rogers P. A. M & Boland T. M. [EDS.]. ***XX International Grassland Congress***, 26 June to 01 July **2005, Dublin, Ireland**, Wageningen Academic Publishers, p. 209.

Viegas J., Cruz P., Theau J. P., Jouany C., Ansquer P., **Al Haj Khaled R.**, Therond O & Duru M. Variation of LDMC and SLA relationship between growth forms in natural grasslands. *In*: F. P O'Mara, Wilkins R. J., 'tMannetge L., Lovett D. K., Rogers P. A. M & Boland T. M. [EDS.]. ***XX International Grassland Congress***, 26 June to 01 July **2005, Dublin, Ireland**, Wageningen Academic Publishers, p. 866.

Publications dans des revues Françaises:

Cruz P., Duru M., Therond O., Theau J. P., Ducourtieux C., Jouany C., **Al Haj Khaled R** & Ansquer P. Une nouvelle approche pour caractériser les prairies naturelles et leur valeur d'usage. ***Fourrages***, **2002a**, 172, p. 335-354.

Ansquer P., Theau J. P., Cruz P., Viegas J., **Al Haj Khaled R** & Duru M. Caractérisation de la diversité fonctionnelle des prairies naturelles, une étape vers la construction d'outils pour gérer les milieux à flore complexe. ***Actes des Journées de l'AFPF***, 23 & 24 mars, **2004**, p. 121-134.

Ansquer P., Theau J. P., Cruz P., Viegas J., **Al Haj Khaled R**. & Duru M. Caractérisation de la diversité fonctionnelle des prairies à flore complexe : vers la construction d'outils de gestion. ***Fourrages***, **2004**, 197, p. 353-368.