

**MONTPELLIER SUPAGRO
CENTRE INTERNATIONAL D'ETUDES SUPERIEURES EN SCIENCES AGRONOMIQUES**

T H E S E

pour obtenir le grade de

DOCTEUR DE MONTPELLIER SUPAGRO

Discipline : Biologie des populations et Ecologie

Formation Doctorale : Evolution, Ecologie, Ressources Génétiques, Paléontologie

Ecole Doctorale : Systèmes intégrés en Biologie, Agronomie, Géosciences, Hydrosiences et Environnement

soutenue publiquement

par

Adeline FAYOLLE

le 11 Décembre 2008

Titre :

**STRUCTURE DES COMMUNAUTES DE PLANTES HERBACEES SUR LES GRANDS CAUSSES :
STRATEGIES FONCTIONNELLES DES ESPECES ET INTERACTIONS INTERSPECIFIQUES**

JURY

M. Michel DURU, Directeur de Recherches INRA, Toulouse
M. Eric GARNIER, Directeur de Recherches, CNRS Montpellier
Mme. Marie-Laure NAVAS, Professeur, Montpellier SupAgro
M. Sylvain PLANTUREUX, Professeur, INPL Nancy
M. Andreas PRINZING, Professeur, Université de Rennes 1
M. Bruno CHAUVEL, Chargé de recherches, INRA Dijon

, Président
, Directeur de Thèse
, Directrice de Thèse
, Rapporteur
, Rapporteur
, Examineur

**MONTPELLIER SUPAGRO
CENTRE INTERNATIONAL D'ETUDES SUPERIEURES EN SCIENCES AGRONOMIQUES**

THESE

pour obtenir le grade de

DOCTEUR DE MONTPELLIER SUPAGRO

Discipline : Biologie des populations et Ecologie

Formation Doctorale : Evolution, Ecologie, Ressources Génétiques, Paléontologie

Ecole Doctorale : Systèmes intégrés en Biologie, Agronomie, Géosciences, Hydrosiences et Environnement

soutenue publiquement

par

Adeline FAYOLLE

le 11 Décembre 2008

Titre :

**STRUCTURE DES COMMUNAUTES DE PLANTES HERBACEES SUR LES GRANDS CAUSSES :
STRATEGIES FONCTIONNELLES DES ESPECES ET INTERACTIONS INTERSPECIFIQUES**

JURY

M. Michel DURU, Directeur de Recherches INRA, Toulouse
M. Eric GARNIER, Directeur de Recherches, CNRS Montpellier
Mme. Marie-Laure NAVAS, Professeur, Montpellier SupAgro
M. Sylvain PLANTUREUX, Professeur, INPL Nancy
M. Andreas PRINZING, Professeur, Université de Rennes 1
M. Bruno CHAUVEL, Chargé de recherches, INRA Dijon

, Président
, Directeur de Thèse
, Directrice de Thèse
, Rapporteur
, Rapporteur
, Examineur

Remerciements

Biensûr il y eût des orages... pendant ces trois années de thèse. Et bon nombre de personnes m'ont aidée à maintenir le cap. Je tiens tout d'abord à remercier les deux capitaines de ce navire chahuté : Eric, dont le pas de porte est toujours le lieu de fertiles discussions, et Marie-Laure qui a orienté le gouvernail de mon parcours d'élève ingénieur à celui d'apprenti chercheur.

D'abord, il y a l'aîné de mes grands frères écologues, ceux qui m'ont éclairée sur les concepts et les outils, ceux qui ont relu le jour, la nuit et les week-ends, mes ébauches de manuscrit. Merci à Cyrille, le complice avec qui je partage une passion commune pour le lancé de crottes de brebis, le catch et l'art de bien manger ! Merci pour les coups de mains donnés et les coups de gueule supportés. Et puis, merci à Olivier, le *face to face*, toujours disponible pour débobiner les scripts ou participer à l'aventure des Locomotivés. Merci pour le soutien rythmé par la Samba et surtout pour ces deux dernières journées de mer bien agitée.

Dans le port d'ECOPAR, y'a des marins, compagnons de galère des différentes expéditions sur le Larzac, sur le terrain d'expérience du CEFÉ, dans les serres, les salles de récolte, de pesées ou d'analyses chimiques. Merci à Jean pour les connaissances botaniques partagées et l'aide précieuse apportée sur les différentes expérimentations depuis le DEA. Merci à Virginie pour, entre autre, le tri des graines, la biblio et les pauses clope. Merci à Alain pour la patience à l'épreuve des suivis phénologiques hiver comme été. Merci à Jérémie pour les broyages *break dance*. Merci à Bruno et Sandrine pour avoir piloté les analyses CHN. Merci également à Gregory. Merci à Hervé pour l'initiation au SIG et les contrepèteries. Merci à Christian et David pour les coups de main et les coups de masse. Dans le port d'ECOPAR, y'avait également de jeunes moussaillons qui ont participé activement à ce travail. Merci à Sarah le moulin de la montagne pour le SIG et les mesures de traits. Merci à Marine Bee Roots pour les sauts de Buis acrobatiques ! Merci à Jonathan pour la saisie des bordereaux. ***Et puis, y a les autres*** : Catherine et ses racines, Elena et ses pitas, et aussi Claire, Irène. Merci à vous pour les relectures, les répétitions, et plus généralement le coatching !

Et puis, il y a tout ceux qui m'ont accueillie quelque part. Sur le domaine, merci à Paul, Didier, Evelyne, Claude, Régine, Marie-Rose *and co.* pour la douceur des escales caussenardes. A Toulouse, merci à Pablo l'amoureux des graminées pérennes, à Eric, Claire et Jean-Pierre pour la campagne de traits et les analyses de « *Fofore* » ! Et dans le Grand Nord, merci à Christian pour notre active collaboration, qu'elle dure longtemps ! Merci à Marie, pour la joie de vivre en pays suédois. Et merci également aux Camarguais : Nicole et Loïc.

Je tiens vivement à remercier mes inrockuptibles colloques. Merci à Elvio pour le réconfort au quotidien et les séjours arlésiens et marseillais d'écriture. Merci à Raph de la Botte pour les séances *home cinema* et les cocktails de fruits frais. Merci à Jean John Bob de la Bède pour les Manu Chao *mega mix* et les *blind test on the road*. Merci à Benji pour les basses et les grosses bouffes. Merci à vous 4 de m'avoir supporté cette difficile année, d'avoir égaillé mes soirées et mes pensées. Merci également à vos moitiés, Isa, bien sûr, et puis les deux Sophie. Je souhaite également saluer ici, les ex-sixruejulesferryiciens présents au début de cette aventure doctorale : Alex, Elise et Julien, membres fondateurs de la désormais célèbre collocation de la gare. Merci également aux ex-seizeruetoirassiens, Didine, bien évidemment, Skeum, Mat et Bouchon pour les cocktails sunfuck, les soirées jeux et tout le reste. Merci aux membres du collectif jonglerie de Zepetra, et à mes partenaires particuliers de passing : Greg et Anaïs. Merci également à Alexis pour le soutien fidèle depuis notre rencontre, pour le plaisir des mots partagés. Merci à Rémy pour m'avoir épaulé cette année un peu compliquée. ***Finalement, il eût fallu bien du talent pour être vieux sans être adultes.***

Et ***dans le pays pas plat qui est le mien***, je tiens à remercier une sacrée belle bande de sauvages. Merci à Romain d'avoir illustré cette thèse. Merci à Mouls Said Couscous Kif la Flamme, à Riké 4x4, et Sylvère pour les *passings* avec ou sans mélange. Merci à Laet pour les questionnements partagés sur l'enseignement et la recherche. Merci à Fredi Bee Gees, Chérémie Kiki et BazBoul, les expatriés dans le sud. Et bien évidemment, je remercie chaleureusement mes parents, véritables observateurs des saisons et des milieux. Etonnez vous que j'ai choisi l'écologie ! Merci également à ma grande sœur, Solène, pour son soutien et les sourires de mon adorable filleule, Soazig.

Et pour finir sur une référence jacquesbrélienne, je souhaite beaucoup de courage

au(x) suivant(s) !

Avant-propos

Cette étude a bénéficié du soutien financier de la Région Languedoc-Roussillon et du Centre National de la Recherche Scientifique, sous la forme d'une allocation de recherche. L'école doctorale Systèmes Intégrés en Biologie, Agronomie, Géosciences, Hydrosiences et Environnement (SIBAGHE) de Montpellier, m'a permis de découvrir la recherche en écologie en Europe du Nord par son aide financière à la mobilité internationale des doctorants. Le programme d'écologie pour la gestion des écosystèmes et de leur ressources (ECOGER) a financé mes escapades sur le terrain et les coûteuses analyses qui suivirent.

L'encadrement scientifique et le support logistique ont été assurés par le Centre d'Ecologie Fonctionnelle et Evolutive de Montpellier (UMR 5175) et Montpellier SupAgro. L'unité expérimentale de La Fage de l'Institut National de la Recherche Agronomique (INRA) ont mis à ma disposition de précieux relevés botaniques ainsi que plusieurs mètres carrés de pelouses nécessaires à mes diverses observations et expérimentations. Le *National Environmental Research Institute* (NERI), Silkeborg, Danemark, m'a également accueilli pendant plusieurs semaines la dernière année de cette thèse.

Le texte qui suit est rédigé en français. Les trois articles scientifiques, accepté, refusé et en préparation pour des revues internationales sont situés en annexe de ce manuscrit et sont rédigés en anglais.

– Annexe 1 –

Differential impacts of plant interactions on herbaceous species recruitment: disentangling factors controlling emergence, survival and growth of seedlings

Oecologia (Sous presse)

Adeline FAYOLLE, Cyrille VIOLLE and Marie-Laure NAVAS

– Annexe 2 –

Estimating survival rates in ecological studies: an alternative point estimator of the probability when sample sizes are small

Soumis à *Ecology* dans la section *Statistical Report* (Refusé !)

Christian DAMGAARD and Adeline FAYOLLE

– Annexe 3 –

Survival facilitation and biomass competition in herbaceous communities: the role of plant phenology to explain interspecific differences

En préparation pour *Journal of Vegetation Science*

Adeline FAYOLLE, Christian DAMGAARD, Cyrille VIOLLE, Eric GARNIER
& Marie-Laure NAVAS

Table des matières

INTRODUCTION	- 13 -
1 – Contexte général	- 14 -
2 – Approche et hypothèses	- 15 -
3 – Organisation du manuscrit	- 16 -
– CHAPITRE 1 – ELEMENTS BIBLIOGRAPHIQUES	- 17 -
A – La crise de la diversité biologique	- 18 -
1 – Les changements planétaires	- 18 -
1.1 – Le constat d’une crise écologique	- 18 -
1.2 – Les composantes des changements planétaires	- 19 -
2 – L’actuel débat entre diversité et fonctionnement	- 21 -
2.1 – Approche expérimentale de manipulation de la diversité	- 21 -
2.2 – Les patrons de diversité naturels	- 22 -
B – L’assemblage des communautés	- 23 -
1 – Les communautés écologiques : un concept malmené	- 23 -
1.1 – Une (des) définition(s) des communautés écologiques	- 23 -
1.2 – Les communautés écologiques, une entité robuste ?	- 24 -
1.3 – Une opposition historique	- 24 -
2 – La structure des communautés	- 25 -
2.1 – Les composantes de la structure des communautés	- 25 -
2.2 – Quantifier l’abondance des espèces herbacées	- 27 -
2.3 – Les variations de la structure des communautés	- 27 -
3 – Les patrons récurrents de structure des communautés	- 28 -
3.1 – La relation « Aire-Espèce »	- 28 -
3.2 – Dominance et diversité	- 28 -
3.3 – Le statut des espèces dans les communautés	- 29 -
4 – Les théories en écologie des communautés	- 31 -
4.1 – Les processus fondamentaux de coexistence	- 31 -
4.2 – Pool d’espèce et règles d’assemblage	- 31 -
4.3 – La théorie des niches écologiques	- 33 -
4.4 – La théorie neutraliste	- 35 -
C – Stratégies écologiques et traits fonctionnels des plantes	- 35 -
1 – Les classifications fonctionnelles des espèces	- 35 -
1.1 – Les premières classifications	- 35 -
1.2 – Les stratégies d’histoire de vie de Grime	- 37 -
1.3 – Le schéma LHS de Westoby	- 38 -
1.4 – Un cadre d’étude de l’utilisation agricole des terres	- 39 -
2 – L’écologie fonctionnelle et comparative	- 39 -
2.1 – Les traits fonctionnels des espèces végétales.	- 39 -
2.2 – Traits et disponibilité des ressources	- 40 -
2.3 – Traits et perturbation	- 41 -
3 – Les traits fonctionnels des espèces comme outil	- 43 -
3.1 – Des descripteurs de la niche écologique des espèces	- 43 -
3.2 – Traits fonctionnels et changement d’échelle	- 44 -
4 – La diversité fonctionnelle	- 45 -
4.1 – Définition	- 45 -
4.2 – Les termes utilisés pour décrire la distribution des traits	- 46 -
4.3 – Les hypothèses sur la distribution des traits	- 47 -

D – Les interactions entre plantes	- 48 -
1 – La nature des interactions interspécifiques	- 48 -
1.1 – La compétition	- 49 -
1.2 – La facilitation	- 50 -
1.3 – Quantifier les interactions <i>in situ</i>	- 51 -
2 – Bilan des interactions et gradients environnementaux	- 51 -
2.1 – Gradient de productivité	- 51 -
2.2 – Gradient de stress	- 52 -
3 – Bilan des interactions et caractéristiques des espèces	- 52 -
3.1 – Bilan des interactions et ontogénie	- 52 -
3.2 – Bilan des interactions et niche des espèces	- 53 -

– CHAPITRE 2 – MATERIEL & METHODES - 55 -

A – Le site d'étude	- 56 -
1 – Les Grands Causses	- 56 -
1.1 – Le milieu physique	- 56 -
1.2 – Végétation et utilisation des terres	- 58 -
2 – Le domaine expérimental La Fage	- 60 -
2.1 – La mise en place du domaine	- 60 -
2.2 – Le milieu physique	- 61 -
2.3 – Les communautés étudiées	- 65 -
3 – Caractérisation des communautés	- 65 -
3.1 – Les analyses pédologiques	- 65 -
3.2 – Les indices de nutrition	- 67 -

B – Les expérimentations	- 68 -
1 – La structure des communautés	- 68 -
1.1 – Les relevés floristiques historiques	- 68 -
1.2 – La structure actuelle des communautés	- 70 -
2 – Les traits et autres caractéristiques des espèces	- 71 -
2.1 – A l'échelle de l'espèce	- 71 -
2.2 – À l'échelle de la population	- 72 -
3 – Les interactions entre plantes	- 75 -
4 – La variabilité intraspécifique	- 76 -

C – Mesurer la diversité spécifique et fonctionnelle : état de l'art et choix des métriques	- 77 -
1 – Diversité spécifique	- 77 -
1.1 – Richesse spécifique	- 78 -
1.2 – Equitabilité des espèces	- 80 -
1.3 – Une généralisation des indices	- 82 -
1.4 – Conclusion	- 83 -
2 – Diversité fonctionnelle	- 84 -
2.1 – Le nombre de groupes fonctionnels	- 84 -
2.2 – La construction de dendrogrammes fonctionnels	- 85 -
2.3 – L'école Mason	- 85 -
2.4 – L'entropie quadratique de Rao	- 88 -
2.5 – Les enveloppes fonctionnelles	- 90 -
2.6 – Conclusion	- 90 -

– CHAPITRE 3 – APPROCHES DIACHRONIQUE ET SYNCHRONIQUE DE LA DYNAMIQUE DES COMMUNAUTES SUITE AUX CHANGEMENTS DE PRATIQUES

- 93 -

1 – Introduction	- 94 -
1.1 – Les changements d'utilisation des terres	- 94 -
1.2 – Les modèles de Grime et de Huston	- 94 -
1.3 – L'étude de la dynamique de la végétation	- 96 -
1.4 – Problématique	- 97 -
2 – Matériel et Méthodes	- 98 -
2.1 – L'utilisation des terres	- 98 -
2.2 – La structure des communautés	- 98 -
2.3 – Décrire des patrons multi-spécifiques	- 99 -
2.4 – Appréhender les variations de richesse spécifique	- 100 -
3 – Dynamique de la composition spécifique	- 100 -
3.1 – Axes majeurs de structuration	- 100 -
3.2 – Composition initiale et dynamique dans les quatre types de communautés	- 102 -
3.3 – Composition actuelle des quatre types de communautés	- 105 -
4 – Dynamique de la richesse spécifique	- 107 -
5 – Synthèse et discussion	- 109 -
5.1 – Les effets du pâturage	- 109 -
5.2 – Les effets de l'abandon	- 110 -
5.3 – Les effets de la fertilisation associée au pâturage intense	- 111 -
6 – Conclusion	- 111 -

– CHAPITRE 4 – GROUPES FONCTIONNELS DE REPONSE A L'INTENSIFICATION DES PRATIQUES PASTORALES : DYNAMIQUE D'ABONDANCE ET TRAITS DES ESPECES

- 113 -

1 – Introduction	- 114 -
1.1 – Les classifications d'espèces	- 114 -
1.2 – Les types fonctionnels de plantes	- 115 -
1.3 – Les groupes et traits de réponse au pâturage	- 116 -
1.4 – Les traits de réponse à la fertilisation associée à la perturbation	- 118 -
1.5 – Problématique	- 118 -
2 – Matériel & Méthodes	- 119 -
2.1 – Quantifier les changements de composition floristique	- 119 -
2.2 – Variations d'abondance et classification des espèces	- 119 -
2.3 – Traits des espèces et groupes de réponse	- 121 -
3 – Réponse des espèces à la fertilisation associée au pâturage	- 121 -
3.1 – Changements de composition en espèces	- 121 -
3.2 – Classification des espèces en groupe de réponse	- 123 -
4 – Traits de réponse	- 124 -
4.1 – Patrons généraux	- 124 -
4.2 – Réponse des espèces graminoides versus non graminoides	- 127 -
5 – Synthèse et discussion	- 128 -
5.1 – Des variations graduelles d'abondance	- 128 -
5.2 – Les traits de réponse au pâturage et à la fertilisation	- 130 -
6 – Conclusion	- 131 -

– CHAPITRE 5 – DIVERSITE FONCTIONNELLE DE COMMUNAUTES SOUMISES A DIFFERENTES PRATIQUES PASTORALES : ABONDANCE ET STRATEGIES DES ESPECES

- 133 -

1 - Introduction	- 134 -
1.1 - Le processus d'assemblage des communautés	- 134 -
1.2 – Structure en abondance des communautés	- 135 -
1.3 – Ressources et régime de perturbation	- 135 -

1.4 – Distribution des traits, ressources et perturbation	- 136 -
1.5 – Problématique	- 136 -
2 – Matériel et méthodes	- 137 -
2.1 – L’abondance et les traits des espèces	- 137 -
2.2 – Décrire la structure spécifique	- 137 -
2.3 – Décrire la structure fonctionnelle	- 138 -
2.4 – Analyses statistiques	- 139 -
3 – Des patrons contrastés de structure spécifique	- 139 -
3.1 – Dominance et diversité	- 139 -
3.2 – Les profils de diversité	- 141 -
4 – Variations interspécifiques des traits et abondances des espèces	- 142 -
4.1 – Les axes de variations interspécifiques	- 142 -
4.2 – L’identification de syndromes de réponse	- 143 -
5 – Décomposition de la structure fonctionnelle des communautés	- 145 -
5.1 – Traits moyen et pondérés par l’abondance des espèces	- 145 -
5.2 – Richesse fonctionnelle	- 147 -
5.3 – Divergence fonctionnelle	- 149 -
6 – Synthèse et discussion	- 149 -
6.1 – Effet du pâturage sur la richesse spécifique	- 149 -
6.2 – Effet du pâturage sur la distribution des abondances	- 150 -
6.3 – Les axes de variations interspécifiques	- 150 -
6.4 – Les traits de réponse à l’utilisation des terres	- 151 -
6.5 – L’effet du pâturage sur la richesse fonctionnelle	- 152 -
6.6 – Le cas de la divergence fonctionnelle	- 152 -
7 – Conclusion	- 153 -
8 – Appendices	- 154 -

– CHAPITRE 6 – INTENSITE DES INTERACTIONS INTERSPECIFIQUES ET TRAITES FONCTIONNELS DES ESPECES VEGETALES - 159 -

1 – Introduction	- 160 -
1.1 – Les interactions interspécifiques <i>in situ</i>	- 160 -
1.2 – L’équilibre entre compétition et facilitation	- 160 -
1.3 – Bilan des interactions et caractéristique des espèces	- 161 -
1.4 – Problématique	- 162 -
2 – Matériel & Méthodes	- 162 -
2.1 – Structure spécifique et fonctionnelle des communautés	- 162 -
2.2 – Les espèces cibles	- 163 -
2.3 – L’expérimentation	- 165 -
2.4 – Quantifier les interactions	- 165 -
2.5 – Analyses statistiques	- 167 -
3 – Bilan des interactions à la fin de l’expérimentation	- 167 -
4 – Bilan des interactions au cours d’une saison de croissance	- 169 -
4.1 – Survie et biomasse des espèces cibles	- 169 -
4.2 – Croissance des voisins	- 172 -
5 – Synthèse et discussion	- 174 -
5.1 – Variations de l’intensité des interactions au cours du temps	- 174 -
5.2 – De la protection des voisins à la compétition	- 174 -
5.3 – Convergence de l’effet des voisins	- 175 -
5.4 – Phénologie et réponse des espèces cibles	- 175 -
6 – Conclusion	- 176 -

– CHAPITRE 7 – DIRECTION, AMPLITUDE ET MECANISMES DE LA VARIABILITE INTRASPECIFIQUE DES TRAITS FOLIAIRES AU SEIN DES COMMUNAUTES DE PLANTES HERBACEES - 177 -

1 – Introduction	- 178 -
1.1 – Les variations interspécifiques des traits foliaires	- 178 -
1.2 – Des variations intraspécifiques malgré les protocoles standards	- 178 -
1.3 – Les deux sources de variabilité intraspécifique	- 181 -
1.4 – Problématique	- 181 -
2 – Matériel et méthodes	- 182 -
2.1 – Traits des espèces et caractéristiques fonctionnelles des communautés	- 182 -
2.2 – Identifier les mécanismes de variabilité intraspécifique	- 182 -
2.3 – Analyses statistiques	- 183 -
3 – Direction de la variabilité intraspécifique <i>in situ</i> pour l'ensemble des espèces	- 183 -
4 – Amplitude de la variabilité intraspécifique	- 185 -
5 – Identification des sources de variabilité intraspécifique	- 188 -
6 – Synthèse et discussion	- 191 -
6.1 – Conservation des hiérarchies de traits foliaires <i>in situ</i>	- 191 -
6.2 – Amplitude de la variabilité intraspécifique des traits foliaires <i>in situ</i>	- 191 -
6.3 – La réponse physiologique de <i>B. erectus</i>	- 192 -
6.4 – L'adaptation locale de <i>K. vallesiana</i> ?	- 193 -
7 – Conclusion	- 194 -

CONCLUSION & PERSPECTIVES - 195 -

1 – Retour sur l'approche	- 196 -
1.1 – Un cadre d'étude au changement d'utilisation des terres	- 196 -
1.2 – Une approche pragmatique de l'assemblage des communautés	- 196 -
1.3 – Une approche pragmatique originale ?	- 197 -
2 – Les principaux résultats	- 198 -
2.1 – Les patrons de diversité	- 198 -
2.2 – Les traits de réponse	- 199 -
2.3 – Traits des espèces et interactions	- 201 -
2.4 – La variabilité des traits	- 202 -
3 – Les perspectives scientifiques à ce travail	- 202 -
3.1 – Echelle spatiale et structure des communautés	- 202 -
3.2 – Phylogénie et structure des communautés	- 203 -

BIBLIOGRAPHIE - 205 -

ANNEXES - 227 -

Introduction



1 – Contexte général

L'augmentation de la population mondiale associée au développement de tous les secteurs d'activité a des effets directs et indirects sur la biosphère (Vitousek *et al.* 1997). Les différents facteurs d'origine anthropique qui affectent l'état et la dynamique des écosystèmes, *i.e.* les changements d'utilisation des terres, le changement climatique, l'altération des cycles biogéochimiques, les échanges biotiques et les changements de composition de l'atmosphère, sont regroupés sous le terme de changement planétaire (e.g. Chapin *et al.* 1997; Vitousek *et al.* 1997; Sala *et al.* 2000). Une étude prospective évaluant l'impact des différentes composantes du changement planétaire sur la biodiversité a mis en évidence que le changement d'utilisation des terres s'avèrent être le facteur qui aura le plus d'impact sur la biodiversité dans les prévisions pour 2100 (Sala *et al.* 2000). Nous avons choisi dans ce travail de thèse d'étudier l'impact du changement d'utilisation des terres sur la biodiversité végétale à l'échelle de la communauté.

Les communautés écologiques sont généralement décrites par une approche spécifique, centrée sur l'identité et l'abondance des espèces qui coexistent dans le temps et l'espace. Les communautés peuvent également être décrites par une approche fonctionnelle centrée sur les traits des espèces. Les traits fonctionnels des espèces végétales sont des caractéristiques morphologiques, physiologiques ou phénologiques mesurables à l'échelle de l'individu, qui reflètent le fonctionnement des plantes (Violle *et al.* 2007b). Le développement de cette approche fonctionnelle est né du désir de classer, comparer les espèces selon des critères fonctionnels plutôt que taxinomiques (e.g. Keddy 1992b; Lavorel *et al.* 1997). Des méthodes standardisées de mesure et des listes de traits clés ont ainsi été élaborées (e.g. Weiher *et al.* 1999; Garnier *et al.* 2001b; Cornelissen *et al.* 2003). L'utilisation des traits des espèces constitutives de la communauté a été proposée pour comprendre les mécanismes d'assemblages des communautés (Diaz *et al.* 1999; McGill *et al.* 2006).

En effet, l'assemblage des communautés est généralement vu comme le résultat de différents filtres, facteurs hiérarchisés qui trient les espèces à partir d'un pool global (e.g. Woodward & Diament 1991; Keddy 1992a; Belyea & Lancaster 1999; Laakso *et al.* 2001; Lortie *et al.* 2004). Il s'agit d'une vision déterministe où les combinaisons de traits non adaptées aux conditions locales, biotiques et abiotiques de la communauté sont éliminées. Afin d'identifier l'effet des filtres sur les traits des espèces végétales, Keddy (1992b) propose une approche pragmatique en trois étapes. La première étape consiste à construire une matrice de traits des espèces par le criblage d'un jeu de traits sur un grand nombre d'espèces. La

seconde étape correspond à l'exploration des relations, corrélations, covariations entre les traits afin d'identifier les compromis fondamentaux auxquels sont confrontés les espèces. La dernière étape caractérise la nature du filtre par la détermination des relations entre les traits et les facteurs environnementaux.

2 – Approche et hypothèses

Dans ce travail de thèse, nous avons adopté cette démarche pragmatique pour évaluer l'impact du changement des pratiques pastorales sur la structure des communautés de plantes herbacées. Les pratiques pastorales correspondent à une modification anthropique du régime de perturbation et du niveau de fertilité (Duru *et al.* 1998). L'effet filtre de ces deux facteurs est reconnu puisque ils influencent fortement la structure des communautés de plantes et les stratégies des espèces végétales (e.g. Grime 1979; Huston 1979; 1994; Grace 1999; Grime 2001). Cette étude a été réalisée sur le domaine expérimental INRA la Fage, situé sur le Causse du Larzac, où des pratiques pastorales contrastées existent depuis la mise en place du domaine ainsi que des relevés floristiques renseignant la dynamique de la végétation. La combinaison de ces informations avec une approche expérimentale nous a permis de tester les hypothèses suivantes.

Hypothèse 1 : l'effet filtre des pratiques pastorales sélectionne les espèces sur la base de leurs traits. Les changements de structure des communautés, *i.e.* d'identité et d'abondance des espèces, reflètent l'adaptation des espèces à la perturbation et à la disponibilité des ressources minérales.

Hypothèse 2 : ces changements de cortèges floristiques sont associés à des changements d'interactions entre plantes. Les traits de réponse aux pratiques pastorales sont impliqués dans l'aptitude à la compétition des espèces.

Hypothèse 3 : les espèces abondantes dans différents types de communautés, adaptées à des pratiques pastorales contrastées, présentent une forte variabilité intraspécifique des traits fonctionnels.

Ce travail de thèse combine donc différents types de données : des relevés floristiques, des mesures de traits fonctionnels des espèces *in situ* et en conditions contrôlées ainsi que la quantification de l'intensité des interactions entre plantes *in situ*. Par ailleurs, la réponse des espèces en terme de variation d'abondance et de traits des espèces végétales est quantifiée avec une emphase peu classique dans la littérature agronomique et écologique sur les espèces non dominantes de ses pelouses à forte complexité.

3 – Organisation du manuscrit

Le premier chapitre de ce manuscrit est une description des concepts relatifs à l'écologie des communautés, positionnée dans le contexte actuel du changement global, et plus particulièrement du changement d'utilisation des terres. Le second chapitre est une présentation du site d'étude et des méthodes employées, tant sur le plan de l'expérimentation que sur celui de l'analyse de la diversité spécifique et fonctionnelle. Les cinq chapitres suivant présentent et discutent les résultats obtenus au cours de la thèse. Les articles de recherche relatifs à ces travaux sont en préparation, ils sont présentés en annexe de ce manuscrit. Dans le chapitre 3 deux approches sont utilisées pour étudier la dynamique de la végétation, *i.e.* les modifications de structure, composition et richesse spécifique, depuis la mise en place des pratiques pastorales (pâturage modéré, pâturage intense associé à la fertilisation minérale et abandon). L'approche diachronique correspond à l'analyse de relevés floristiques sur le long terme. L'approche synchronique correspond à une substitution du temps par l'espace. Les chapitres 4 et 5 caractérisent la réponse fonctionnelle de ces communautés, identifient l'effet filtre des pratiques pastorales. Le chapitre 4 fait le lien entre les variations d'abondance et les traits des espèces dans la communauté pâturée et fertilisée depuis la mise en place du traitement en 1978. Le chapitre 5 caractérise la structure fonctionnelle actuelle observée dans les différentes communautés avec une emphase sur les espèces non dominantes. Le chapitre 6 quantifie la nature et l'amplitude des interactions entre plantes dans ces communautés par le suivi des performances (survie et biomasse) de cinq espèces cibles au cours d'une saison de végétation. Le suivi des interactions entre plantes dans le temps et le bilan final des interactions est mis en perspective des traits fonctionnels, à la fois des voisins et des espèces cibles. Le chapitre 7 étudie la variabilité intraspécifique des traits fonctionnels des espèces constituant ces communautés. Les patrons *in situ* de variabilité intraspécifique en terme d'amplitude et de direction sont, dans un premier temps, décrits et confrontés aux variations interspécifiques. Les mécanismes de cette variabilité intraspécifique observée (adaptation locale *versus* plasticité phénotypique) sont ensuite appréhendés par l'étude en conditions contrôlées de deux espèces. Enfin, dans une synthèse et discussion générale, les résultats obtenus au cours de ce travail de thèse sont re-contextualisés, notamment la généralité des patrons observés. Une réflexion sur l'approche et les méthodes est également réalisée. Les perspectives à ce travail sont finalement abordées.

Eléments bibliographiques

A – La crise de la diversité biologique

Le terme « biodiversité » apparaît pour la première fois dans la littérature écologique en 1988 pour désigner la diversité biologique, la diversité du vivant. C'est le titre d'un livre édité par l'entomologiste américain Edward Wilson, du compte rendu du *National Forum on Biological Diversity* (1985). La diversité biologique peut être définie comme la variabilité de la vie dans toutes ses formes et tous ses niveaux d'organisation. Elle comprend notamment la diversité génétique, la diversité des espèces mais aussi celle des écosystèmes et des unités paysagères.

1 – Les changements planétaires

1.1 – Le constat d'une crise écologique

La distribution de nombreuses espèces a été modifiée par les activités humaines (Parmesan & Yohe 2003; Parmesan *et al.* 2005). Certains taxons connaissent une expansion de leur aire de distribution du fait de leur introduction par l'homme, qui après une phase de naturalisation peut conduire à l'invasion des nouveaux territoires (Richardson *et al.* 2000). D'autres taxons connaissent une diminution de leur aire de distribution, pouvant conduire à l'extinction. Les taux d'extinction observés durant le dernier siècle (Parmesan & Yohe 2003) et ceux projetés dans le futur (Thomas *et al.* 2004; Thuiller 2004) sont largement supérieurs à ceux observés dans les enregistrements fossiles (Pimm *et al.* 1995). De nombreuses espèces, animales ou végétales, ont déjà disparu, certains auteurs parlent d'ailleurs d'une 6^{ème} période d'extinction dans l'histoire du vivant (Chapin *et al.* 2000). Les pertes actuelles de richesse spécifique – baisse du nombre d'espèces – s'observent à différentes échelles (Ehrlich & Ehrlich 1981; Hodgson 1986). Ces pertes de diversité ne sont pas aléatoires. En effet, certains habitats et certaines lignées sont plus sensibles, plus menacés que d'autres (Purvis & Hector 2000; Grime 2002). Les espèces n'encourent pas les mêmes risques d'extinction du fait de leur physiologie, de leur distribution géographique, de leur abondance locale, de leur exigence écologique en termes d'habitat, de leur position dans les réseaux trophiques, etc. A titre d'exemple, l'union internationale pour la conservation de la nature¹ (IUCN) utilise neuf

¹ L'IUCN est la principale organisation non gouvernementale mondiale consacrée à la cause de la conservation de la Nature. <http://cms.iucn.org/>

catégories pour établir l'état de conservation² des espèces allant des espèces déjà disparues, en danger critique d'extinction jusqu'au espèces nécessitant une préoccupation mineure.

1.2 – Les composantes des changements planétaires

L'expression « changement planétaire »³ désigne plusieurs facteurs de forçage qui affectent l'état et la dynamique des écosystèmes (e.g. Vitousek *et al.* 1997; Chapin *et al.* 2000; Sala *et al.* 2000) (Figure 1). Les quatre composantes des changements planétaires sont décrites ci-dessous.

- Les modifications d'utilisation des terres sont des changements d'usage des territoires du fait de l'urbanisation, de l'intensification de l'agriculture dans certaines zones préalablement pas ou peu exploitées, de l'extensification voir de l'abandon dans d'autres zones traditionnellement exploitées.

- L'altération des cycles biogéochimiques, *i.e.* les modifications du cycle des éléments entre les différents réservoirs de la planète, concerne principalement trois éléments : l'eau, le carbone et l'azote. Les perturbations du cycle de l'eau correspondent à une augmentation du ruissellement et à une diminution de l'évapotranspiration du fait de l'utilisation des terres ou de ses changements (déforestation, certaines pratiques agricoles), à l'épuisement des nappes phréatiques par le prélèvement pour les usages domestiques et/ou agricoles, au détournement des cours d'eau, etc. Les modifications du cycle du carbone correspondent principalement à des émissions atmosphériques dues à une consommation massive d'hydrocarbures d'origine fossile et à la combustion de matière organique. L'altération du cycle de l'azote résulte de l'écoulement des épandages agricoles et de rejets industriels et urbains.

- Les modifications directes de la composition biotique du fait de l'introduction de nouvelles espèces (invasions biologiques), du prélèvement d'autres espèces par la pêche, la chasse et la cueillette ou encore de la destruction directe suite à l'apport de pesticides. Les invasions biologiques, *i.e.* l'augmentation durable de l'aire de distribution d'une espèce, concernent toutes les formes de vie. Certaines espèces domestiques se sont échappées, d'autres ont été introduites/dispersées accidentellement.

- Le changement climatique correspond aux modifications de la moyenne et de la variabilité des descripteurs du climat. Le réchauffement climatique, *i.e.* l'augmentation de la température moyenne annuelle, est du au changement de composition chimique de

² Il s'agit de la liste rouge des espèces menacées. <http://www.iucnredlist.org/>

³ « Global change » en Anglais

l'atmosphère depuis la révolution industrielle, à l'augmentation des gaz à effet de serre comme le dioxyde de carbone (CO₂) ou le méthane (CH₄). Des modifications du régime des précipitations apparaissent également aussi bien dans le temps (saisonnalité) que dans l'espace.

Ces changements ont des effets sur la structure et composition des communautés, sur les propriétés des écosystèmes et les biens et services qu'ils rendent aux sociétés humaines (e.g. Costanza *et al.* 1997; Chapin *et al.* 2000; Diaz *et al.* 2006).

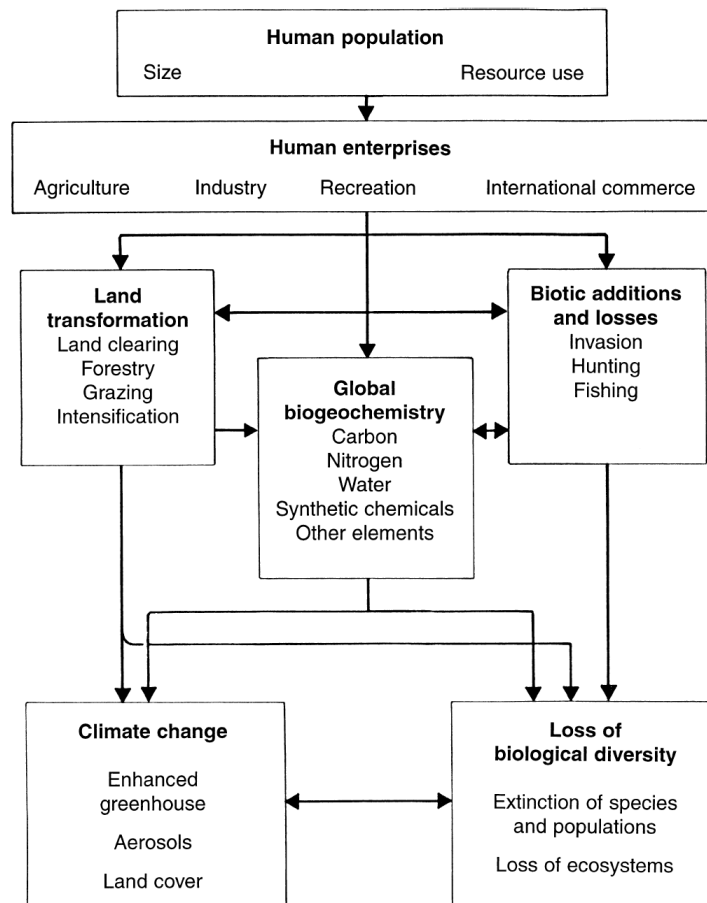


Figure 1. Les activités humaines et les composantes du changement global. Les humains altèrent la composition des communautés écologiques directement ou indirectement à travers une variété d'activités : l'utilisation agricole des terres, l'urbanisation, les activités industrielles, les loisirs, les transports internationaux de personnes et de marchandises, etc. Le changement global résulte de quatre composantes qui affectent la structure et la dynamique des écosystèmes : les modifications d'utilisation des terres, l'altération des cycles biogéochimiques, les modifications directes de composition biotiques du fait de l'introduction de nouvelles espèces (invasions biologiques) et du prélèvement de certaines espèces (pêche, chasse, cueillette) et le changement climatique. Extrait de Vitousek *et al.* (1997).

2 – L’actuel débat entre diversité et fonctionnement

La prise de conscience scientifique et sociétale de cette crise de la diversité biologique a fortement orienté les recherches vers l’évaluation des conséquences de ces changements de diversité. Une ligne de recherche s’est ainsi développée autour de la relation entre la diversité et le fonctionnement des écosystèmes, dans le but de prédire le rôle des pertes ou changements de biodiversité.

2.1 – Approche expérimentale de manipulation de la diversité

De nombreuses expérimentations dites de « manipulation de la diversité » ont été réalisées ces dernières années afin de comprendre le rôle de la diversité dans le fonctionnement des écosystèmes. La plupart de ces expérimentations utilisent la richesse spécifique, *i.e.* le nombre d’espèces, comme variable explicative du fonctionnement de l’écosystème (Naeem *et al.* 1994) (Figure 2B).

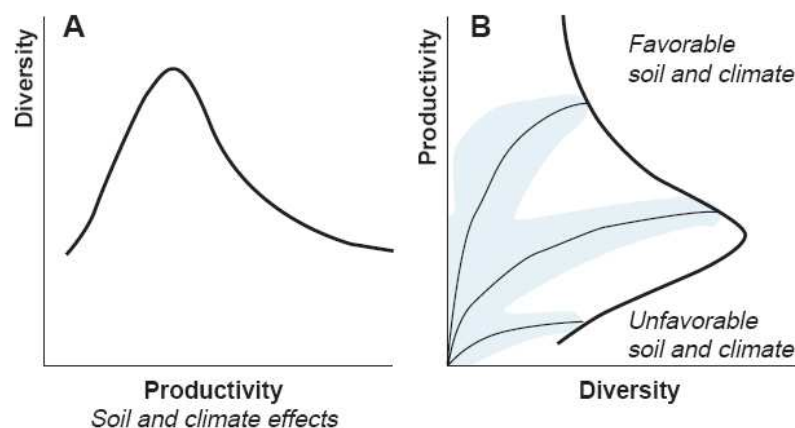


Figure 2. Relations hypothétiques entre la biodiversité et le fonctionnement des écosystèmes : (A) relation unimodale généralement observée entre sites et (B) relation positive observée localement dans les expérimentations de manipulation de la diversité. Extrait de Loreau *et al.* (2001).

Les expériences de diversité utilisent des communautés artificielles de taille variable (micro-, mésocosme) dont on manipule expérimentalement la diversité. Le gradient de diversité est généralement obtenu par le semis des espèces en cultures pures et en mélanges de différentes richesses et compositions en espèces. Une expérience de grande ampleur, par sa taille (plus de 200 parcelles) et sa durée (depuis 1982), est conduite à Cedar Creek dans le Minnesota, aux États-Unis. Les résultats obtenus dans cette expérience long terme montrent une relation positive entre la diversité des plantes et : *i*) la stabilité des communautés (Tilman *et al.* 1996), *ii*) la productivité de l’écosystème (Tilman *et al.* 1996), *iii*) la réponse des écosystème à

l'augmentation du CO₂ atmosphérique (Reich *et al.* 2001). Une autre expérimentation similaire est conduite en Allemagne sur le site de Jena dans le but d'explorer le rôle de la biodiversité dans les cycles des éléments tels que l'azote ou le phosphore et dans l'organisation des réseaux trophiques (Roscher *et al.* 2004). Dans ce champ prolifique de la littérature écologique, certains auteurs plaident pour un consensus, pour une relation positive entre la biodiversité et fonctionnement des écosystèmes (e.g. Tilman *et al.* 1996; Hector *et al.* 1999) (Figure 2). Ces expérimentations sont cependant largement critiquées tant pour la faiblesse des protocoles expérimentaux que pour la difficulté d'interprétation des assemblages aléatoires d'espèces (Grime 2002). De plus, le rôle des traits fonctionnels des espèces dans le fonctionnement des écosystèmes est de plus en plus souligné (Hooper *et al.* 2005).

2.2 – Les patrons de diversité naturels

Par ailleurs, la relation entre la diversité et le fonctionnement a largement été étudiée *in situ* en écologie des communautés (e.g. Grime 1973a, 1973b; Grime 1979; Rosenzweig 1995; Grace 1999). Les premières études ont montré une relation unimodale entre la richesse spécifique (décrite par la densité d'espèces par m²) et la biomasse totale des prairies calcaires du centre de l'Angleterre (e.g. Grime 1973a, 1973b; Al-Muftly *et al.* 1977) (Figure 2A). Cette relation, improprement dénommée relation « diversité/productivité » (Michalet *et al.* 2006), est souvent détectée et apparaît robuste pour des comparaisons de sites (voir la revue de Tilman & Pacala 1993). Cette relation unimodale indique que la richesse spécifique est maximale pour des niveaux intermédiaires de biomasse. La baisse de diversité vers les biomasses faibles est due au faible nombre d'espèces capables de tolérer ces conditions de fort stress environnemental et/ou de fortes perturbations. Les mécanismes générant la baisse de diversité vers les biomasses fortes sont largement discutés, en particulier le rôle de la compétition interspécifique (e.g. Tilman & Pacala 1993; Abrams 1995; Oksanen 1996). Les gradients de diversité étudiés en écologie des communautés sont observés *in situ*, ceux-ci sont naturels ou semi-naturels, mais ne correspondent pas à des manipulations de diversité par semis comme dans les expérimentations récentes. La différence fondamentale entre ces deux pans de l'écologie consiste en la définition de la variable explicative et de la variable expliquée (Figure 2). L'écologie des communautés s'intéresse aux variations de diversité spécifique et plus récemment fonctionnelle le long de gradient de biomasse et/ou de productivité alors que les manipulations de diversité s'intéressent à l'effet de la diversité sur le fonctionnement ou la stabilité des systèmes. Ces deux approches sont néanmoins complémentaires. Les recherches actuelles visant à comprendre la diversité des espèces, son

origine, son maintien, ses effets sur le fonctionnement et la stabilité des écosystèmes s'orientent aujourd'hui vers une approche pluridisciplinaire intégrant l'homme et ses activités ainsi que l'identité des espèces et leurs caractéristiques physiologiques.

B – L'assemblage des communautés

Depuis plus d'un siècle, les écologues s'entendent pour étudier une partie de végétation qu'ils nomment communauté, même si sa définition est encore discutée et malgré les conflits sur les mécanismes d'assemblage de celles-ci (van der Maarel 2005)

1 – Les communautés écologiques : un concept malmené

1.1 – Une (des) définition(s) des communautés écologiques

Les communautés écologiques sont définies dans les manuels d'écologie comme des assemblages de populations d'espèces qui coexistent dans le temps et l'espace (Begon *et al.* 2006). Cette définition est apparemment simple et claire. Pourtant, le terme de communauté a été utilisé dans la littérature écologique pour décrire une grande variété de systèmes et de niveaux d'organisation (Looijen & Van Andel 1999). Cette ambiguïté taxinomique est également perceptible dans la définition donnée par Diamond & Case (1986) dans leur ouvrage intitulé *Ecological Communities* : la communauté comprend les populations de quelques ou toutes les espèces coexistantes au sein d'un site ou d'une région. La définition donnée par ces auteurs est volontairement flexible et insiste par ailleurs sur le problème de l'échelle spatiale de description des communautés écologiques. Afin de lever ces ambiguïtés de taxinomie et d'échelle spatiale, (Looijen & Van Andel 1999, 2002) proposent de restreindre la communauté écologique aux organismes d'un seul phylum ou d'une seule classe taxinomique (plantes, oiseaux, insectes...) et préfèrent le terme biocénose pour décrire l'ensemble des composantes biotiques d'un écosystème. En ce qui concerne l'ambiguïté liée à l'échelle spatiale, ces auteurs définissent les communautés écologiques par la zone d'intersection entre des populations, même si celles-ci sont individuellement distribuées le long de gradient environnementaux (Looijen & Van Andel 1999, 2002). Dans le cadre d'étude des plantes herbacées, la communauté écologique est restreinte à un seul niveau trophique et les espèces constitutantes sont toutes potentiellement en interaction.

1.2 – Les communautés écologiques, une entité robuste ?

La difficulté de définir clairement et objectivement l'entité « communauté écologique » illustre bien les problèmes conceptuels qui y sont associés (Looijen & Van Andel 1999, 2002; Sterelny 2006). Trois critères sont nécessaires pour identifier la robustesse de l'entité « communauté écologique ».

- Le premier critère concerne l'existence de limites finies. Ce critère soulève le problème de la nature discrète des communautés écologiques, largement discutée chez les écologues (e.g. Looijen & Van Andel 1999) et à la base de l'opposition historique entre le courant holiste initié par les travaux de Clements (1916) et le courant déterministe initié par les travaux de Gleason (1926).

- Le second critère concerne la régulation fonctionnelle interne, *i.e.* les membres d'une communauté écologique jouent un rôle fonctionnel dans la régulation de celle-ci. Ce critère pose donc la question de la redondance fonctionnelle des espèces au sein des communautés écologiques (Lawton & Brown 1993; Rosenfeld 2002), du chevauchement de niche entre les espèces (MacArthur & Levins 1967), ou encore de l'existence de groupes fonctionnels d'espèces au sein d'une communauté écologique (Gitay & Noble 1997).

- Enfin le troisième critère concerne les propriétés émergentes des communautés écologiques. Il s'agit de propriétés que les membres de la communauté possèdent collectivement et qui ne peuvent être attribués à une espèce particulière. La diversité spécifique a été proposée comme propriété émergente qui contribue à la stabilité long terme des communautés. Il existe cependant de nombreuses hypothèses sur la relation entre diversité et stabilité (Pimm 1984; Grimm & Wissel 1997) et les mesures de diversité diffèrent selon l'emphase donnée aux espèces abondantes (Jost 2006, Chapitre 2).

Si les trois critères énoncés précédemment sont rarement remplis, une communauté peut à certains degrés remplir ces conditions (Sterelny 2006). Le premier critère de limite est par exemple rempli dans les systèmes agricoles où l'utilisation homogène des terres au sein des parcelles définit des limites claires entre communautés écologiques (van der Maarel 2005). Les deux autres critères de régulation fonctionnelle interne et de propriétés émergentes des communautés stimulent actuellement les efforts de recherche en écologie.

1.3 – Une opposition historique

L'étude des communautés végétales ne peut se faire sans référence à l'opposition historique entre un courant expérimentaliste déterministe et un courant empiriste holiste

initiiée par l'étude des successions végétales, *i.e.* le processus de remplacement des espèces après qu'une perturbation ait partiellement ou totalement détruit l'écosystème préexistant.

- Le courant holiste trouve son origine dans les travaux de Clements (1916). Celui-ci considère que les espèces constitutantes d'une communauté écologique sont intimement liées tant dans leur coexistence dans le temps écologique que dans leur histoire évolutive commune. Les communautés écologiques sont comparées à un super-organisme pour lequel la dynamique est unidirectionnelle et dont l'état final est prédictible. Il s'agit du climax, stade ultime d'une dynamique successioneelle où la végétation est en équilibre avec le climat (Clements 1916).

- Le courant déterministe trouve son origine dans les travaux de Gleason (1926). Celui-ci a très tôt manifesté son ressentiment pour l'approche phytosilogique, qui tendait à décrire les patrons d'associations *in natura* des espèces végétales, et les concepts développés par Clements, notamment la notion de super-organisme rigoureusement structuré (Gleason 1926; 1927). Gleason développe une vision individualistique de l'écologie diamétralement opposée à celle de Clements. Il considère que la dynamique de la végétation est déterminée par les réponses individuelles des espèces aux gradients écologiques et par le processus historique de colonisation (Gleason 1926).

La vision holiste de Clements a dominé la littérature écologique jusque dans les années 1950 avant que la vision déterministe de Gleason ne soit reprise en considération (e.g. Whittaker 1953; Egler 1954). La durée importante de cette confrontation d'écoles dans la littérature écologique est due au fait que ces deux approches, prises séparément, sont pertinentes et informatives (Chave 2005). Le consensus actuel est une vision intermédiaire car si les communautés écologiques sont plus que la somme des individus qui les constituent, celles-ci ne doivent pas être considérées comme des entités organismiques (Van Andel 2005).

2 – La structure des communautés

2.1 – Les composantes de la structure des communautés

La structure d'une communauté réfère aux espèces présentes dans la communauté en terme d'identité et de nombre ainsi qu'à la distribution des individus parmi ces espèces (Figure 3). Il apparaît ici nécessaire de définir les différentes composantes de la structure spécifique des communautés et notamment les termes de composition, de richesse, de diversité et plus généralement de structure des communautés, ou tout du moins leur emploi dans ce manuscrit.

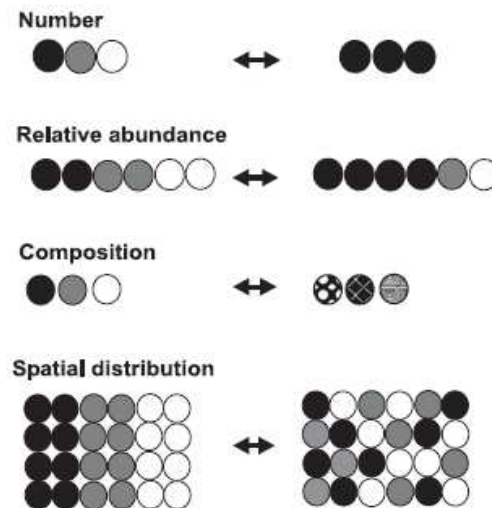


Figure 3. Différentes composantes de la structure spécifique des communautés. Les couleurs et motifs correspondent à des espèces différentes. Les communautés écologiques peuvent être décrites par : la richesse spécifique, *i.e.* le nombre d'espèces constituant de la communauté ; la distribution des abondances relatives des espèces, *i.e.* la structure des dominances au sein de la communauté ; la composition, *i.e.* l'identité des espèces présentes dans la communauté ; ainsi que par les patrons spatiaux et temporels de distribution des espèces. D'après Diaz *et al.* (2006).

- La richesse spécifique correspond au nombre d'espèces constituant de la communauté.
 - La composition spécifique correspond à l'identité des espèces constituant de la communauté, *i.e.* la liste des espèces présentes.
 - La distribution des abondances représente la répartition des individus au sein des espèces de la communauté ; elle permet de définir le degré de dominance des espèces au sein des communautés (abondance forte) et inversement le degré d'équitabilité des espèces, *i.e.* la régularité de la distribution des abondances.
 - Enfin, nous entendons par structure spécifique des communautés à la fois la composition c'est-à-dire l'identité des espèces et l'abondance des espèces (Figure 3). La diversité spécifique correspond au degré de complexité de la structure spécifique d'une communauté écologique. Les différentes métriques et outils disponibles pour quantifier la diversité spécifique des communautés sont présentés dans le chapitre 2.
- La description de la structure des communautés écologiques *in situ* nécessite l'identification des espèces présentes (composition et richesse) et la mesure de l'abondance des espèces.

2.2 – Quantifier l’abondance des espèces herbacées

Dans les communautés de plantes herbacées, l’identification des individus n’est pas toujours aisée. Par exemple l’indépendance des métamères ne peut s’établir facilement pour les espèces fortement clonales. Les mesures d’abondance dans ces communautés sont rarement des comptes d’individu, contrairement aux communautés animales ou de plantes ligneuses mais plutôt des valeurs d’importance *sensu* Whittaker (1972). Dans sa formulation initiale, l’importance des espèces correspond à la fraction de l’espace de niche que les espèces occupent et à la quantité des ressources de la communauté que les espèces utilisent. D’un point de vue pratique, ces valeurs d’importance sont quantifiées par le recouvrement spatial des espèces, la contribution en biomasse sèche ou encore la fréquence observée sur un certain nombre de contacts. Cependant les méthodes d’estimation de l’abondance des espèces diffèrent dans leur aptitude à détecter les différents patrons et processus (Lavorel *et al.* 2008). La proportion de biomasse est plus appropriée pour l’étude du fonctionnement des écosystèmes (Grime 1998), de la productivité primaire par exemple (Garnier *et al.* 2004). La mesure du recouvrement ou de la fréquence est pertinente pour étudier la coexistence des espèces ou la réponse des communautés à la perturbation (Lavorel *et al.* 2008). Cette dernière mesure est utilisée dans ce manuscrit pour décrire la réponse de la végétation herbacée à l’utilisation des terres et la coexistence des espèces au sein de ces communautés.

2.3 – Les variations de la structure des communautés

La structure des communautés varie dans le temps et dans l’espace (Whittaker 1975). En effet, les communautés écologiques présentent des patrons de différenciation dans le temps liés à la phénologie des espèces, c’est-à-dire à l’activité biologique à certaines périodes dans la saison ou même à certains moments du jour. Les communautés écologiques présentent des patrons de différenciations verticaux en ce qui concerne la répartition des espèces et des formes de croissance. Les communautés écologiques présentent également des patrons de différenciations dans l’espace, par exemple certaines espèces présentent des patrons d’agrégation en patch ou d’autres en mosaïque (Figure 3). En ce qui concerne la variation spatiale de la diversité spécifique des communautés, Whittaker (1975) propose une décomposition intra et inter habitats. La composante α de la diversité spécifique correspond à la diversité locale au sein de l’habitat, observée au sein d’un échantillon de la communauté. La composante β correspond au degré de changement de la structure spécifique entre habitats. Enfin, la diversité γ représente la diversité totale.

3 – Les patrons récurrents de structure des communautés

3.1 – La relation « Aire-Espèce »

La relation entre le nombre d'espèces rencontrées S , *i.e.* la richesse spécifique, et l'aire A de l'échantillonnage est une des plus vieilles relations mise en évidence en écologie (Arrhenius 1921).

$$S = cA^z$$

c et z sont des constantes. Cette fonction puissance décrit l'accumulation des espèces avec l'augmentation de l'effort d'échantillonnage, de l'aire échantillonnée (Gotelli & Colwell 2001). La relation entre le nombre d'espèces et l'aire devient linéaire après la transformation logarithmique.

$$\log S = \log c + z \log A$$

$\log c$ représente l'ordonnée à l'origine et z la pente, le taux d'accroissement du nombre d'espèce par unité de surface échantillonnée. La détermination des courbes aire espèces a pendant longtemps été utilisée pour délimiter de façon objective les communautés écologiques et pour établir les protocoles d'échantillonnage de la structure des communautés. Pour établir ces courbes les espèces présentes dans des échantillons de taille croissante sont relevées (Braun-Blanquet & Pavillard 1928). L'aire minimale d'échantillonnage d'une communauté correspond au point d'inflexion de la courbe, où peu de nouvelles espèces sont détectées dans les échantillons de taille supérieure. Par ailleurs, la forme des courbes aire-espèce diffère entre communautés, et les paramètres de la courbe peuvent être utilisés pour décrire, comparer la richesse spécifique entre communautés et ses variations dans l'espace, en composante α et β (Rosenzweig 1995; Crist & Veech 2006; De Bello *et al.* 2007).

3.2 – Dominance et diversité

L'accumulation de données sur le nombre et l'abondance des espèces pour une grande variété d'environnements et pour un grand nombre de types d'organismes a permis de définir un patron récurrent en écologie des communautés : les espèces ne sont pas équitablement abondantes (e.g. Whittaker 1965, 1972; Magurran 1988; Magurran & Henderson 2003). Autrement dit, les communautés écologiques sont structurées en abondance, *i.e.* les individus ne sont pas répartis uniformément au sein des espèces. En effet, la distribution des abondances au sein des communautés écologiques décrit une forme hyperbolique, du fait d'un faible nombre d'espèces particulièrement abondantes, dominantes, et d'un large nombre

d'espèces faiblement abondantes. La distribution des abondances relatives des espèces au sein des communautés est généralement décrite par le classement des espèces par abondance décroissante et représentée sur une échelle logarithmique. Ce type de représentation est nommé diagramme de rang-espèce ou plus généralement courbe de diversité-dominance (Figure 4).

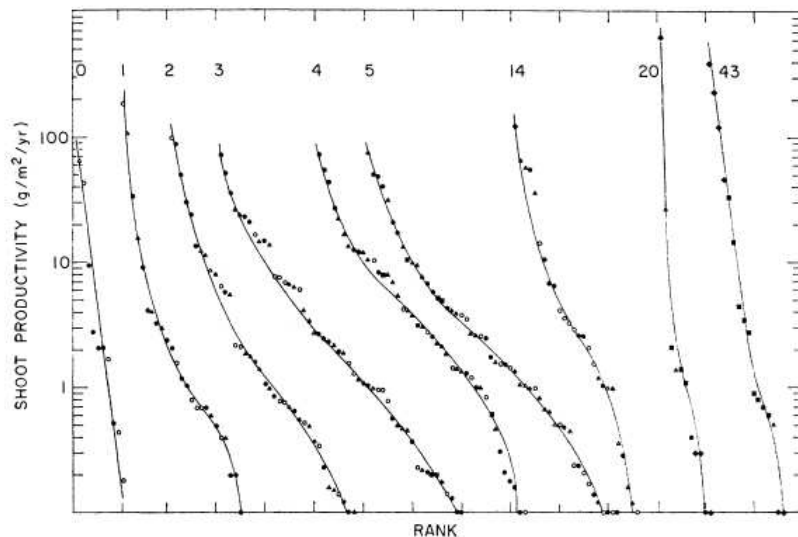


Figure 4. Courbe de dominance-diversité. Les courbes décrivent une série successionale après l'abandon des cultures jusqu'à son évolution vers une forêt de Chêne et de Pin près de New York. L'âge d'abandon est indiqué au dessus de chaque courbe. La dominance des espèces correspond à l'importance des espèces en terme de productivité aérienne. La distribution des abondances de la communauté initiale (début de la succession) suit une série géométrique. La distribution des abondances des communautés suivantes suit une série lognormale. L'arrivée des espèces ligneuses dans la communauté au cours de la succession induit une structure plus forte en dominance (pente plus forte) et une baisse de la diversité. Extrait de Whittaker (1972).

La distribution des abondances en fonction du rang de l'espèce est une bonne image de la structure et de la diversité des communautés écologiques. Elle permet *i)* une lecture rapide de la richesse spécifique et des patrons de dominance ou de rareté des espèces et *ii)* la comparaison de communautés n'ayant aucune espèce en commun. De nombreux modèles statistiques de distribution des abondances des espèces ont été proposés pour décrire ce patron récurrent de l'écologie des communautés (e.g. Fisher *et al.* 1943; Preston 1948; MacArthur 1960; Sugihara *et al.* 2003). Des travaux de synthèses et de comparaison des différents modèles sont également disponibles dans la littérature écologique (Magurran 1988; Wilson 1991; McGill *et al.* 2007).

3.3 – Le statut des espèces dans les communautés

Ce patron de dominance récurrent a conduit les écologues à poser la question des forces structurant l'abondance des espèces au sein des communautés écologiques. Une

analyse conduite sur des données long terme (21 ans) d'abondance des espèces de poissons dans un estuaire du Sud de l'Angleterre a permis d'expliquer l'excès des espèces faiblement abondantes (Magurran & Henderson 2003). Sur la base de deux critères : l'abondance maximale et la persistance dans le temps, ces auteurs ont identifiés deux groupes d'espèces : les espèces « cœur » et les espèces « occasionnelles ». Les espèces « cœur » de la communauté sont abondantes localement et persistantes temporellement alors que les espèces « occasionnelles » sont toujours faiblement abondantes et peu persistantes. L'analyse statistique de la distribution des abondances pour ces deux groupes d'espèces révèlent deux types de distribution : l'abondance des espèces « cœur » suit une distribution lognormale (Preston 1948) alors que l'abondance des espèces « occasionnelles » suit une série logarithmique (Fisher *et al.* 1943). Par ailleurs, l'étude des exigences d'habitat montre que les espèces « cœur » sont biologiquement associées à l'habitat estuarien contrairement aux espèces rares, ce qui explique leur présence transitoire dans cette communauté.

En ce qui concerne les communautés de plantes herbacées, Grime (1998) définit trois classes d'espèces selon l'abondance et la persistance dans le temps.

- Les espèces dominantes contribuent fortement à la biomasse de la communauté, ce sont les espèces qui contribuent à plus de 80% de la biomasse.
 - Les espèces subordonnées occupent une faible proportion de la biomasse et sont fidèlement associées aux espèces dominantes.
 - Les espèces transitoires occupent une faible proportion de la biomasse et se distinguent des espèces subordonnées par leur présence transitoire au sein de la communauté.
- Grime postule que chaque classe d'espèce joue un rôle particulier au sein de la communauté, *i.e.* hypothèse de contribution spécifique. Cette hypothèse postule que l'effet des espèces sur les propriétés de la communauté et/ou de l'écosystème dépend de la contribution de chaque espèce à la biomasse totale de la communauté. Pour Grime (1998) les espèces dominantes contribuent au fonctionnement de la communauté, les espèces subordonnées filtrent l'implantation des dominantes alors que les espèces transitoires ont un rôle de fondation en cas de perturbation de la communauté.

4 – Les théories en écologie des communautés

4.1 – Les processus fondamentaux de coexistence

Les théories en écologie des communautés diffèrent selon l'importance donnée aux quatre processus fondamentaux qui pilotent la coexistence des espèces au sein des communautés écologiques (Chave 2005)

- La spécialisation ou l'adaptation des organismes aux conditions abiotiques décrit la tolérance physiologique des espèces aux conditions de milieu (climat, disponibilité des ressources, intensité des perturbations).
- Les interactions interspécifiques se déroulent entre les individus du fait d'une rencontre physique en un même espace à un temps donné. Les interactions peuvent être négatives (compétition), positives, ou neutres suivant les variations de valeur sélective des individus en interaction.
- La colonisation ou l'immigration décrit les échanges d'individu entre communautés, *i.e.* l'arrivée de nouveaux individus au sein d'une communauté provenant d'autres communautés.
- Enfin, les fluctuations démographiques correspondent aux variations aléatoires, imprédictibles du nombre d'individus d'une espèce au sein de la communauté. Les variations de l'abondance des espèces au sein des communautés, *i.e.* la dynamique des populations, résultent de deux processus fondamentaux : le recrutement et la mortalité.

4.2 – Pool d'espèce et règles d'assemblage

Le terme de règle d'assemblage⁴ a initialement été proposé pour décrire les patrons stables de coexistence des espèces d'oiseaux dans les îles d'un archipel en Nouvelle Guinée (Diamond 1975). C'est une vision déterministe de la structure des communautés écologiques où la compétition interspécifique empêche la coexistence de certaines espèces qui appartiennent à un même pool d'espèces. Actuellement les « règles d'assemblage » s'inscrivent dans une approche globale et hiérarchique d'identification de l'importance des différents processus de coexistence énoncés précédemment. Le terme de filtre a été introduit pour décrire l'effet de facteurs hiérarchisés sur le processus de tri des espèces dans l'assemblage des communautés (e.g. Woodward & Diamond 1991; Keddy 1992a; Belyea & Lancaster 1999; Laakso *et al.* 2001; Lortie *et al.* 2004) (Figure 5). A partir d'un pool

⁴ « Assembly rules » en Anglais

d'espèces global, un premier filtre élimine certaines espèces qui ne peuvent atteindre physiquement la communauté, du fait d'une faible capacité de dispersion ou des différents hasards, opportunités de colonisation. Les contraintes environnementales excluent ensuite, parmi les espèces capables de coloniser la station, celles qui ne sont pas « adaptées » physiologiquement aux conditions de milieu. Enfin, la dynamique interne à la communauté, les interactions biotiques contrôlent l'identité des espèces pouvant coexister au sein de la station et l'abondance relative de celles-ci.

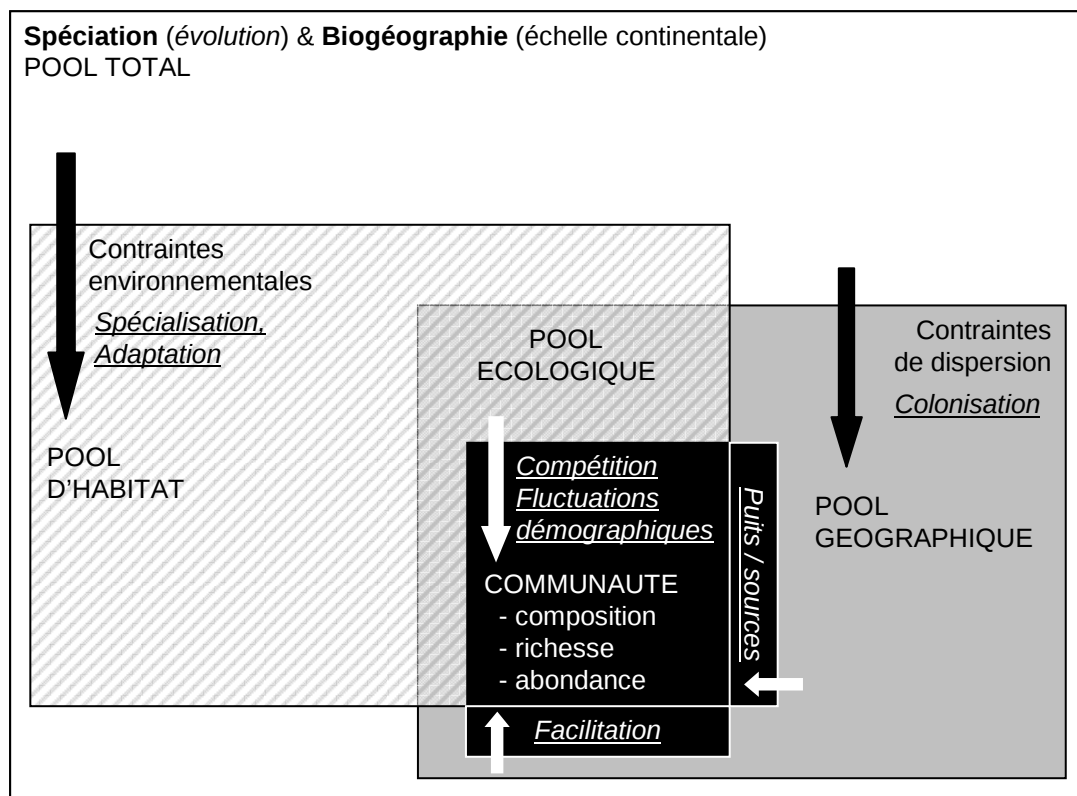


Figure 5. Relation entre les pools d'espèces et les processus de coexistence (soulignés) déterminant la composition de chaque pool. Le pool d'espèces géographique et le pool d'espèces d'habitat sont des restrictions du pool total d'espèces du fait, respectivement, de contraintes de dispersion, et de tolérance physiologique des espèces aux conditions environnementales locales. Le pool d'espèces écologique correspond à l'intersection entre le pool d'habitat et le pool géographique. Il s'agit des espèces à la fois adaptées aux conditions environnementales locales et capables d'atteindre physiquement la communauté. La composition de la communauté diffère cependant du pool écologique d'espèces car *i)* les interactions interspécifiques négatives (la compétition) peuvent induire l'exclusion locale de certaines espèces peu compétitives et *ii)* la dynamique puits/sources ou les interactions interspécifiques positives (facilitation) peuvent permettre à certaines espèces de subsister dans des conditions qui leur sont à priori défavorables. Adapté de Belyea & Lancaster (1999)

4.3 – La théorie des niches écologiques

La théorie des niches écologiques est une théorie déterministe où la structure des communautés reflète à la fois les exigences environnementales et de ressources des espèces constitutives des communautés et les limitations imposées par la dispersion et les interactions interspécifiques (Chase & Leibold 2003). Le concept de niche écologique a largement évolué depuis sa définition initiale (Encadré 1).

Encadré 1. L'évolution du concept de niche écologique des espèces.

Grinnell (1917) a introduit le premier le terme de niche pour caractériser la relation entre une espèce et son environnement. La **niche écologique grinellienne** correspond à l'ensemble des exigences environnementales abiotiques et biotiques d'une espèce. Dans cette vision les niches peuvent être différenciellement occupées par les espèces et même vacantes.

Les travaux d'Elton (1927) sur les relations trophiques entre les espèces, sur les flux d'énergie au sein des réseaux trophiques, l'ont amené à redéfinir le concept de niche écologique par le rôle des espèces dans leur environnement. La **niche écologique eltonienne** est centrée sur la position des espèces dans les réseaux trophiques. Elle est une propriété de l'espèce.

Hutchinson (1957) renouvelle le concept de niche écologique inspiré des travaux de Gause sur l'exclusion compétitive entre les espèces. La **niche hutchinsonienne** des espèces représente un hypervolume à n dimensions où chaque axe définit un type de ressource et/ou de conditions environnementales. Chaque point de cet hypervolume correspond à un état du milieu permettant à l'espèce d'exister indéfiniment. La distribution des espèces est unimodale le long de chaque axe de ressource et/ou de condition environnementale. Cet hypervolume définit la **niche fondamentale** des espèces, la niche physiologique. En intégrant les résultats obtenus par Gause (1937) qui tendent à montrer que deux espèces ne peuvent pas partager durablement les mêmes ressources, Hutchinson définit la **niche réalisée** comme la part de la niche fondamentale réellement exploitée par les espèces du fait de l'interférence avec d'autres espèces. Le rôle d'autres processus que la compétition interspécifique est aujourd'hui reconnu sur la niche réalisée des espèces (Pulliam 2000; Michalet *et al.* 2006) (Figure 5).

- La **limite à la dispersion** des espèces fait que certains sites favorables ne sont pas occupés du fait de leur distance par rapport aux autres habitats favorables occupés.
- Au contraire, la dynamique **puits/source** fait que certains sites non favorables (puits) où l'espèce ne peut se maintenir indéfiniment sont occupés car ils sont alimentés en propagules à partir de sites favorables proches (sources).
- Enfin, les interactions interspécifiques positives (la **facilitation**) peuvent permettre à certaines espèces de subsister dans des conditions qui leur sont à priori défavorables.

La niche écologique est un concept central qui permet de relier les exigences environnementales des espèces et leur distribution géographique. Les nombreux travaux montrant une ségrégation des espèces le long de gradients environnementaux (e.g. Austin *et al.* 1985) illustrent la relation forte entre la niche écologique et la répartition géographique des espèces (Choler & Michalet 2002). Cependant les deux hypothèses majeures de la théorie des niches écologiques : *i)* les assemblages d'espèces sont en équilibre avec le milieu et *ii)* les communautés écologiques sont saturées en espèces dans des conditions de milieux stables ; sont loin d'être évidentes. Par exemple, les perturbations, leur hétérogénéité dans le temps et l'espace « perturbent » la stabilité des systèmes des écologiques (Pickett & White 1985). Par ailleurs, les communautés particulièrement riches semblent défier le principe d'exclusion compétitive (Silvertown & Law 1987). Le principe d'exclusion compétitive prédit que pour un jeu d'espèces dépendant d'une seule ressource limitante, la compétition interspécifique implique la dominance compétitive d'une seule espèce, vouant les autres espèces à l'extinction (Tableau 1). D'après ce principe la coexistence des espèces au sein des communautés écologiques n'est possible que si les espèces sont différenciées selon au moins un axe de ressource. Plusieurs auteurs considèrent que le principe d'exclusion compétitive joue en écologie un rôle analogue à celui de la loi de Hardy-Weinberg en génétique des populations, c'est à dire que la coexistence des espèces s'explique par la violation des conditions d'applications du principe (Crawley 1986; Palmer 1994) (Tableau 1).

Tableau 1. Reformulation du principe d'exclusion compétitive. D'après Palmer (1994).

Principe d'exclusion compétitive

Etant donné un jeu d'espèces dépendant d'une seule ressource limitante, la compétition interspécifique implique l'exclusion de toutes les espèces sauf une

Conditions d'application

- (1) Le temps est suffisant pour atteindre l'exclusion compétitive
- (2) L'environnement ne varie pas dans le temps
- (3) L'environnement ne varie pas dans l'espace
- (4) La croissance est limitée par une ressource
- (5) Les espèces rares ne sont pas favorisés en termes de survie, croissance ou de reproduction
- (6) Les espèces entrent en compétition
- (7) Il n'y a pas d'immigration

Corollaire

Moins les conditions d'application sont respectées, plus nombre d'espèces pouvant coexister est grand

4.4 – La théorie neutraliste

La théorie neutraliste de la biodiversité (Hubbell 2001) connaît actuellement un succès important en écologie des communautés. Par analogie avec le modèle neutre de la génétique des populations (Moran 1958; Kimura 1968), qui ignore volontairement le rôle des forces évolutives dans le maintien de la diversité allélique, la théorie neutraliste ignore volontairement les mécanismes de coexistence identifiés par les écologues. Cette théorie ne nie pas l'existence de différences fonctionnelles entre les espèces mais fait l'hypothèse que ces différences n'affectent pas les paramètres démographiques (Holt 2006). En effet l'hypothèse fondamentale de la théorie neutraliste est que chaque individu dans chaque espèce possède la même chance de survivre et de se reproduire à chaque pas de temps. Cette théorie a été développée pour rendre compte de la structure des communautés riches en espèces proches de l'équilibre démographique comme les forêts tropicales ou les récifs coralliens (Hubbell 2001) et semble moins pertinente dans les systèmes herbacés (Harpole & Tilman 2006), où d'autres facteurs clé comme la disponibilité des ressources et le régime de perturbation contrôlent fortement la structure des communautés (e.g. Grime 1977; Huston 1979, 1994; Grace 1999; Grime 2001).

C – Stratégies écologiques et traits fonctionnels des plantes

L'identification des stratégies écologiques des espèces végétales, l'établissement de classifications fonctionnelles, correspond au regroupement des espèces sur la base d'une réponse identique aux facteurs de l'environnement, et/ou sur la base d'un jeu commun d'attributs, de traits fonctionnels (Gitay & Noble 1997).

1 – Les classifications fonctionnelles des espèces

1.1 – Les premières classifications

Les premiers travaux de regroupement des espèces de plantes sur la base de leur fonctionnement sont généralement attribués à Théophraste (314-316 ans avant JC) pour son ouvrage précurseur de la science Botanique, tantôt appelé *Histoire des Plantes*, tantôt *Recherche sur les Plantes*. Théophraste propose de regrouper les espèces de plantes selon une typologie morphologique distinguant les herbes, les arbres et les arbustes. La pertinence de cette typologie relativement simple relève du fait que ces groupes morphologiques sont

l'expression de compromis physiologiques fondamentaux, qui traduisent des adaptations similaires à des environnements contrastés (Chapin 1993). A titre d'exemple, certains modèles globaux de dynamique de la végétation utilisent encore aujourd'hui cette typologie pour prédire les changements de végétation à grande échelle (e.g. Gritti *et al.* 2004).

Les travaux plus récents de Raunkiaer (1934) sont basés sur le regroupement des espèces végétales en types biologiques à partir de critères morphologiques déterminant l'adaptation des plantes à la saison défavorable (Figure 6). La forme de passage de la mauvaise saison et la position des méristèmes par rapport à la surface du sol permettent de distinguer ces types biologiques. Les phanérophytes correspondent aux plantes ligneuses dont les méristèmes sont protégés dans des bourgeons situés à plus de 25 cm du sol. Les chaméphytes sont des ligneux bas dont les méristèmes se situent à moins de 25 cm du sol. Les hémicryptophytes sont caractérisés par des méristèmes à la surface du sol. Les géophytes se situent en dessous de la surface du sol dans des rhizomes ou des bulbes. Les thérophytes correspondent aux plantes annuelles. Les hydrophytes sont des plantes aquatiques.

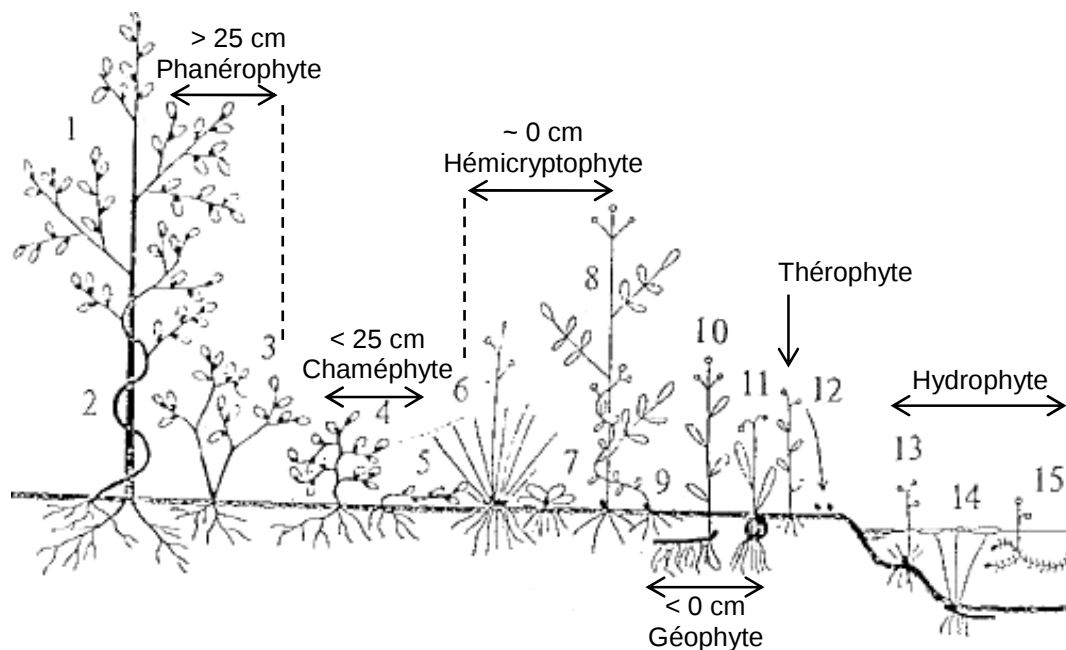


Figure 6. Les types biologiques des espèces végétales. Les types biologiques sont définis selon l'adaptation des plantes à la saison défavorable et principalement selon la position des méristèmes (en noir) par rapport à la surface du sol. Les numéros correspondent à : 1, macrophanérophyte ; 2, macrophanérophyte grimpant ; 3, nanophanérophyte ; 4, chaméphyte frutescent ; 5, chaméphyte rampant ; 6, hémicryptophyte cespiteux ; 7, hémicryptophyte à rosette ; 8, hémicryptophyte dressé ; 9, hémicryptophyte grimpant ; 10, géophyte à rhizome ; 11, géophyte à bulbe ; 12, thérophyte ; 13, hydrohémicryptophyte, 14, hydrogéocryptophyte et 15 hydrophyte nageant. D'après Raunkiaer (1934).

1.2 – Les stratégies d'histoire de vie de Grime

Selon Grime (1977; 1979; 2001), les mécanismes primaires contrôlant la distribution des espèces émergent de trois processus. Grime postule que deux gradients environnementaux, représentés par les niveaux de stress et de perturbation, limitent la présence des individus, et que seules des combinaisons d'intensités faibles à modérées de ces facteurs permettent l'établissement de la végétation. Les trois facteurs, le stress, la compétition et la perturbation, sont placés dans un triangle défini par ces deux gradients (Figure 7). La compétition désigne la capacité des plantes à utiliser et entrer en concurrence pour les ressources et/ou pour l'espace. Le stress correspond à tout facteur abiotique entraînant une limitation de la croissance des végétaux comme par exemple la déficience en lumière, en nutriments, en eau ou encore les conditions extrêmes de température. La perturbation est définie comme tout facteur susceptible d'entraîner une destruction partielle ou totale de biomasse, comme par exemple le feu, le pâturage...

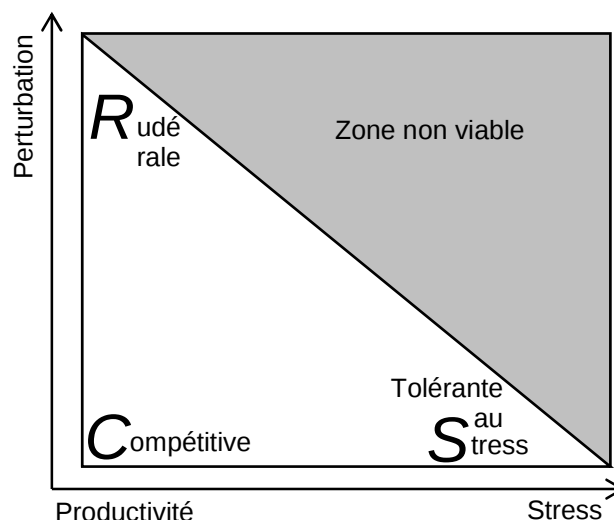


Figure 7. Les stratégies d'histoire de vie. Le modèle de Grime positionne le degré de spécialisation des espèces le long de deux axes : stress et perturbation. Grime définit trois stratégies sur la base de compromis fondamentaux, les espèces ne pouvant à la fois être adaptées à toutes les conditions environnementales. La partie grisée correspond à un domaine non viable du fait des forts niveaux de stress et de perturbation. Les espèces tolérantes au stress sont caractérisées par une longue durée de vie et une faible vitesse de croissance. Les espèces rudérales maximisent la fonction de reproduction, elles sont caractérisées par une courte durée de vie et une production élevée de graines. D'après Grime (1977; 1979; 2001).

A chacun de ces trois facteurs correspond un type de stratégie développée par les plantes du fait de compromis physiologiques fondamentaux.

- Les espèces compétitrices (C) sont des espèces pérennes à forte stature, à croissance rapide, produisant peu de graines. Ces espèces dominent les milieux productifs et

peu perturbés, sans limitation de ressource du fait de leur forte capacité d'acquisition des ressources souterraines et aériennes et de leur forte aptitude à la compétition.

- Les espèces tolérantes au stress (S) ont une croissance lente et une faible allocation à la reproduction. Elles dominent les milieux physiquement contraints, *i.e.* peu perturbés et peu productifs.
- Enfin les espèces rudérales (R) ont une durée de vie courte, une croissance rapide, une forte allocation vers la reproduction et une forte aptitude à la colonisation. Elles dominent les milieux perturbés et potentiellement productifs.

Les stratégies intermédiaires (*e.g.* CR, CS, SR, CSR) peuvent également exister (Grime 1998). Les stratégies d'histoire de vie ont été développées par Grime et ses collaborateurs de l'université de Sheffield, dans le sud de l'Angleterre. L'absence de méthodologie simple pour positionner les espèces dans le triangle a pendant longtemps été une limitation à l'application de la théorie d'histoire de vie (Westoby 1998). Une méthodologie simple basée sur les covariations entre traits physiologiques a ensuite été développée afin de rendre cette théorie applicable à d'autres flores (Hodgson *et al.* 1999). L'allocation des stratégies aux espèces est basée sur les valeurs de sept traits : la hauteur de canopée, la teneur en matière sèche des feuilles, la période de floraison, l'encombrement latéral, la masse sèche des feuilles, la surface spécifique des feuilles et le début de la floraison (Hodgson *et al.* 1999; Caccianiga *et al.* 2006).

1.3 – Le schéma LHS de Westoby

Les axes déterminants les stratégies d'histoire de vie de Grime (1977; 1979; 2001) : la disponibilité en ressource et le régime des perturbations, sont reconnus pour leur contrôle important sur la structure des communautés (Whittaker 1975; Westoby 1998; Grace 1999). L'absence de protocole clair pour établir les stratégies d'histoire de vie a conduit Westoby (1998) à proposer une amélioration du système triangulaire de Grime, une description plus générale de la réponse des plantes à la disponibilité en ressource et à la perturbation. Les trois axes de variations définis par Westoby (1998) correspondent à trois traits quantitatifs faciles à mesurer : la surface spécifique des feuilles (L), la hauteur des plantes à maturité (H) et la masse des graines (S). Les variations de surface spécifique des feuilles reflètent les variations de vitesse de croissance entre les espèces (axe C-S). La hauteur des plantes et la masse des graines correspondent à deux aspects distincts de la réponse des espèces à la perturbation (axe C-R et S-R).

1.4 – Un cadre d'étude de l'utilisation agricole des terres

Les pratiques agricoles, analysées par leurs effets, peuvent être vues comme une perturbation, au sens où elles provoquent, dans un premier temps, une diminution partielle ou totale de la biomasse. Les pratiques agricoles peuvent aussi être associées à une modification de la disponibilité des ressources dans le milieu par *i)* l'apport de nutriments sous forme minérale ou organique et/ou *ii)* l'amélioration de la disponibilité en eau. La fréquence à laquelle ces pratiques culturales ou de gestion interviennent est généralement très élevée. Les changements d'utilisation agricole des terres correspondent donc à un déplacement sur les axes de disponibilité en ressource et de perturbation : l'abandon correspond à une diminution de la perturbation, la fertilisation correspond elle à une augmentation de la productivité.

2 – L'écologie fonctionnelle et comparative

2.1 – Les traits fonctionnels des espèces végétales.

Le développement des classifications fonctionnelles est basé sur le désir de grouper les espèces sur la base de leur fonctionnement, de leur physiologie plutôt que selon la taxinomie (e.g. Keddy 1992b; Lavorel *et al.* 1997; Weiher & Keddy 1999). Cette démarche a conduit les recherches vers l'identification des traits fonctionnels qui expriment des différences pertinentes dans l'écologie des espèces. De fait, un certain nombre de caractéristiques biologiques, de traits fonctionnels des espèces (e.g. Weiher *et al.* 1999; Cornelissen *et al.* 2003; Diaz *et al.* 2004) (Figure 8). Le terme « trait » est utilisé dans de nombreuses disciplines de la biologie (e.g. la génétique quantitative, la physiologie, l'écologie fonctionnelle, la démographie ou encore la biologie évolutive) pour mesurer la performance des organismes (Violle *et al.* 2007b). Une définition des traits fonctionnels a récemment été donnée afin de clarifier la terminologie en écologie végétale. Un trait fonctionnel est défini comme une caractéristique morphologique, physiologique et phénologique mesurable à l'échelle de l'individu, de la cellule à l'organisme entier, sans référence à l'environnement ou à tout autre niveau d'organisation (Violle *et al.* 2007b). La valeur du trait d'une espèce dans un milieu donné est un attribut. Les études individuelles (e.g. Grime *et al.* 1997; Westoby *et al.* 2002) et la confrontation de plusieurs jeux de données de traits des espèces végétales (e.g. Diaz *et al.* 2004; Wright *et al.* 2004) (Figure 8) ont permis d'identifier des axes récurrents de spécialisation entre espèces distantes phylogénétiquement. Ces patrons de covariations des traits fonctionnels à la base de la théorie d'histoire de vie de Grime (1977; 2001) sont étendus à d'autres flores.

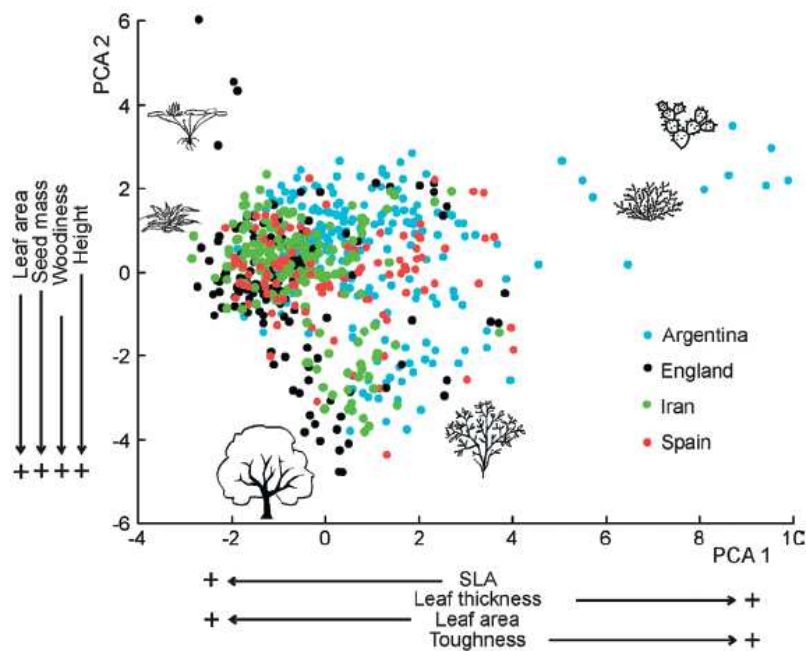


Figure 8. Les principaux axes de variations interspécifiques illustrés par le résultat d'une analyse en composantes principales d'un tableau Traits x Espèces comprenant 640 espèces de plantes d'Argentine, d'Angleterre, d'Iran et d'Espagne et 12 traits fonctionnels. Les traits contribuant le plus à l'ordination sont données pour chaque composante principale. Le premier axe de l'analyse correspond au compromis fondamental entre l'acquisition rapide et la conservation efficace des ressources. Le second axe de l'analyse décrit les variations de stature entre les espèces. Extrait de Diaz *et al.* (2004).

2.2 – Traits et disponibilité des ressources

Les espèces des milieux fertiles présentent des caractéristiques physiologiques opposées à celles des milieux pauvres en nutriments (Grime 1977; Chapin 1980; Grime 2001) (Figure 9).

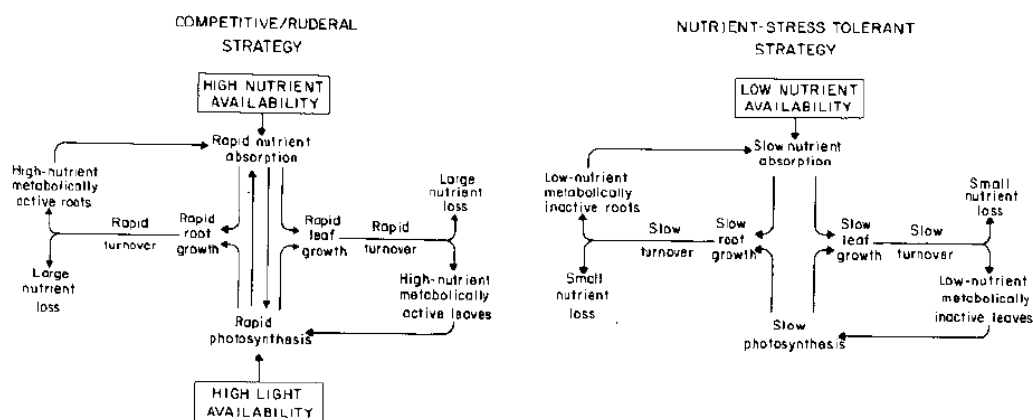


Figure 9. Caractéristiques physiologiques des espèces typiques des milieux riches et des espèces des milieux pauvres. Extrait de Chapin (1980).

- Les milieux où la disponibilité en nutriments est importante sont dominés par des espèces capables d'acquérir rapidement les ressources et d'une croissance rapide. Ces espèces ont une grande capacité d'absorption racinaire des nutriments quand leur concentration dans le sol est importante. Ces espèces ont également une forte vitesse de photosynthèse qui fournit le carbone et l'énergie nécessaire à leur croissance rapide. La forte vitesse de photosynthèse est maintenue par un fort renouvellement des tissus aériens et racinaires, ce qui implique de fortes pertes des nutriments dans les tissus sénescents.

- Les milieux fortement déficients en nutriments sont dominés par des espèces longévives à faible vitesse de croissance. Celle-ci est maintenue par une faible capacité d'acquisition du carbone. Ces espèces maximisent l'acquisition des nutriments faiblement disponibles grâce à une forte biomasse racinaire, et fréquemment par des associations symbiotiques avec des champignons (mycorhize). Ces espèces conservent efficacement les nutriments du fait du faible taux de renouvellement des tissus aériens et racinaires. L'efficacité de l'utilisation des nutriments permet à ces espèces de survivre aux longues périodes de faible disponibilité en nutriments.

La stratégie de gestion des ressources constitue un axe de variation interspécifique clairement identifié : un schéma universel de gestion des ressources par les plantes (Wright *et al.* 2004). Les espèces capables d'acquérir et d'utiliser rapidement les ressources présentent une forte surface spécifique des feuilles (SLA), un taux de photosynthèse élevé, une forte vitesse de croissance (RGR), une forte teneur en éléments des feuilles et un fort taux de renouvellement des tissus (Chapin 1980; Grime *et al.* 1997; Reich *et al.* 1999). A l'opposé, les espèces capables de conserver efficacement les ressources présentent des tissus denses, un faible taux de renouvellement des organes, une longue durée de vie de ceux-ci, et des temps long de résidence des nutriments dans la plante. Un compromis équivalent a été identifié pour les parties racinaires. Les traits liés à la croissance racinaire : la longueur spécifique des racines (SRL), la teneur en élément des racines, covarient négativement avec les traits liés à la longévité des racines comme la densité (Craine *et al.* 2001; Craine *et al.* 2003).

2.3 – Traits et perturbation

2.3.1 – Le syndrome de rudéralité

Le syndrome de rudéralité défini par Grime correspond à la stratégie des plantes caractéristiques des milieux fortement perturbés et potentiellement productifs. Leur phénologie et leur cycle de vie court leur permettent d'exploiter des conditions temporairement favorables entre deux événements de perturbation. Ces espèces sont capables

d'une forte vitesse de croissance et maximisent l'allocation à la reproduction. Par ailleurs les graines de ces espèces peuvent survivre longtemps dans le sol et germer rapidement quand les conditions sont favorables. Les adaptations des espèces à la perturbation diffèrent cependant selon le type de perturbation (feu, herbivorie) et le régime associé (intensité, fréquence et étendue). L'identification d'un axe de réponse à la perturbation comparable à celui développé pour la gestion des ressources par les plantes apparaît actuellement illusoire (Lavorel *et al.* 2007).

2.3.1 – Les traits de réponse au pâturage

Le pâturage est une perturbation complexe : les herbivores domestiques prélèvent/détruisent de la biomasse végétale directement *via* la défoliation et indirectement *via* le piétinement. Deux stratégies de réponses au pâturage ont été identifiées : la tolérance et l'évitement (Briske 1996). Ces stratégies de réponse dépendent de la morphologie de la plante, *i.e.* de l'accessibilité de la biomasse, et de la position des méristèmes dans la plante. Les stratégies de réponses diffèrent donc entre les types biologiques de plante (Figure 6).

- Les plantes chaméphytes à l'architecture prostrée et les plantes hémicryptophytes au port en rosette évitent la défoliation du fait de la non accessibilité de leur biomasse. Il s'agit d'un évitement dans l'espace. Certaines espèces annuelles, thérophytes, évitent la défoliation par une phénologie de croissance précoce et un cycle de vie court. Il s'agit d'un évitement dans le temps. Enfin, l'évitement du pâturage peut être dû à la non palatabilité des parties aériennes. Les feuilles de certains phanérophytes ou chaméphytes sont épaisses et riches en composés secondaires. Il s'agit d'un évitement dû à la défense chimique des plantes.

- La morphologie des espèces hémicryptophytes cespiteuse ou dressée rend la biomasse accessible aux herbivores. Si les méristèmes situés au niveau du sol ne sont peu ou pas affectés par la défoliation, la survie des individus dépend de leur capacité de repousse après la défoliation. Une capacité de croissance rapide des espèces apparaît alors essentielle pour tolérer l'herbivorie *sensu* (1983), *i.e.* pour minimiser son impact sur les composantes de la valeur sélective. La surface spécifique des feuilles (SLA) est un marqueur fonctionnel de la stratégie d'acquisition des ressources par les plantes, elle est fortement liée à la vitesse d'assimilation du carbone (Reich *et al.* 1997) et à la vitesse de croissance relative (Wright & Westoby 2001). Plusieurs études montrent que le pâturage filtre les espèces ayant une forte surface spécifique des feuilles (Diaz *et al.* 2001; Adler 2004, 2005). Le SLA apparaît donc comme un marqueur de la tolérance des espèces au pâturage.

Les variations de traits des espèces végétales avec le régime de pâturage dépendent de la stratégie de réponse des espèces au pâturage. Des facteurs externes comme l'histoire du pâturage, l'aridité, la productivité du milieu, modulent fortement les relations entre les traits des espèces et le pâturage, *i.e.* les possibilités de réponse des plantes au pâturage (Noy-Meir *et al.* 1989; Pakeman 2004; Vesik *et al.* 2004; De Bello *et al.* 2005). Certains traits clés ont néanmoins pu être identifiés comme marqueur de la réponse de la végétation au pâturage à l'échelle globale (Diaz *et al.* 2007). Cette méta-analyse a permis de montrer que globalement le pâturage favorise les cycles de vie courts (espèces annuelles), la petite taille, le port prostré, l'architecture stolonifère chez les espèces graminéoïdes et en rosette chez les herbacées non graminéoïdes. Au contraire, le pâturage défavorise les espèces pérennes, la stature importante, le port érigé, l'architecture en touffe pour les espèces graminéoïdes.

3 – Les traits fonctionnels des espèces comme outil

3.1 – Des descripteurs de la niche écologique des espèces

Les traits fonctionnels des plantes peuvent être considérés comme des descripteurs de la niche écologique des espèces (Mason *et al.* 2005; McGill *et al.* 2006).

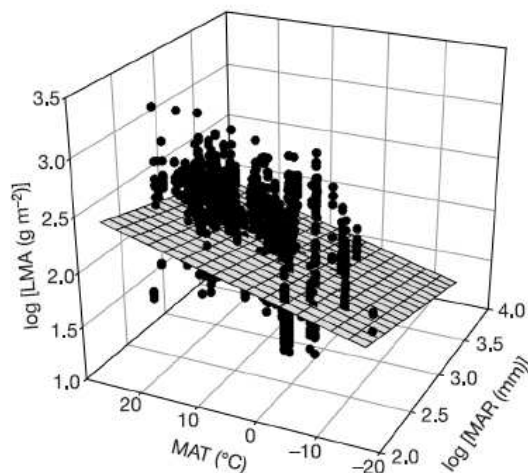


Figure 10. Relation entre trait et climat à l'échelle globale. La relation est établie entre l'inverse de la surface spécifique des feuilles (LMA), la moyenne annuelle des températures (MAT) et les précipitations annuelles (MAR). Chaque point représente une espèce parmi les 2370 espèces issues de 167 sites échantillonnés sur les cinq continents. Cette étude globale couvre une grande variété d'écosystèmes : la toundra arctique, les forêts tropicales humides, les déserts chauds et froids, la forêt boréale et les prairies tempérées. Extrait de Wright *et al.* (2004).

L'hypothèse centrale de cette démarche est que les traits fonctionnels reflètent l'adaptation des plantes à leur milieu, leur degré de spécialisation par rapport aux conditions de milieu (Suding *et al.* 2003; McGill *et al.* 2006; Violle *et al.* 2007b). L'identification des patrons de variations entre les traits fonctionnels et le climat à l'échelle globale (Wright *et al.* 2004) (Figure 10) et à l'échelle locale selon le niveau de ressources (Poorter & de Jong 1999; Poorter & Garnier 1999; Craine *et al.* 2001) et le régime de perturbation (Lavorel & Cramer 1999) valide cette hypothèse.

3.2 – Traits fonctionnels et changement d'échelle

Plusieurs auteurs ont également proposé l'utilisation des traits fonctionnels comme outil de changement d'échelle entre le fonctionnement des plantes, la structure des communautés et le fonctionnement des écosystèmes (Chapin *et al.* 2000; Lavorel & Garnier 2002; Suding *et al.* 2003; Violle *et al.* 2007b) (Figure 11).

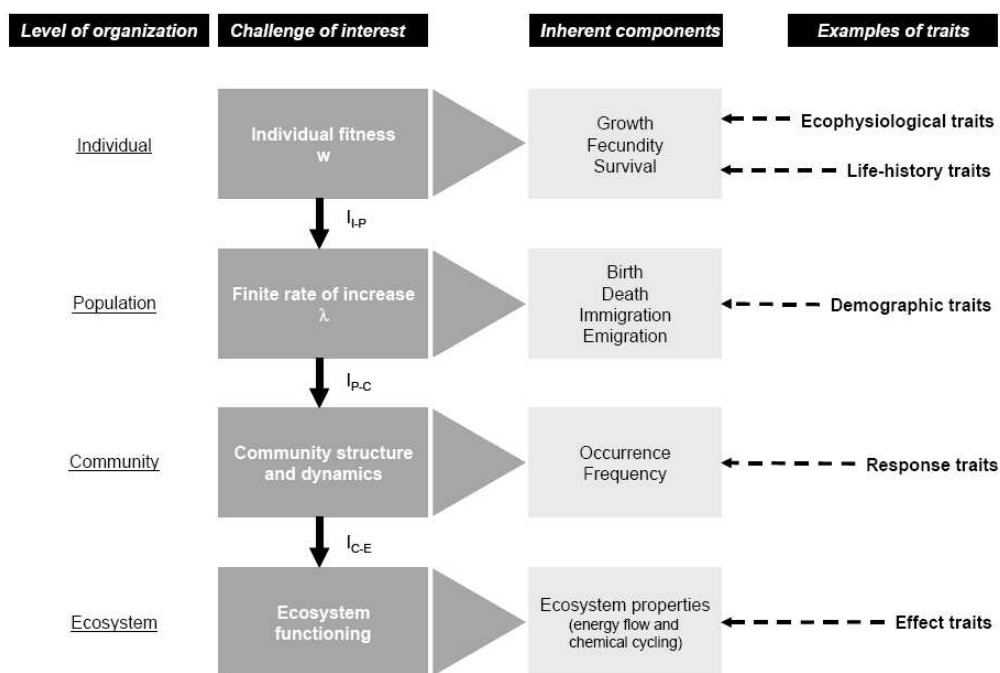


Figure 11. Les traits fonctionnels des espèces végétales comme outil de changement d'échelle. L'existence d'une hiérarchie est reconnue entre les traits écophysologiques, d'histoire de vie, démographiques et les traits fonctionnels de réponse et d'effet correspondant à différents niveaux d'organisation, de l'individu à la communauté et l'écosystème. Les changements d'échelle entre chaque niveau d'organisation, *i.e.* la prédiction des composantes d'intérêt du niveau d'organisation immédiatement supérieur, sont réalisés par l'identification de fonctions d'intégration. Extrait de Violle *et al.* (2007b).

Un cadre conceptuel a été proposé pour lier la structure des communautés végétales et le fonctionnement des écosystèmes dans le cadre de changements environnementaux (Lavorel &

Garnier 2002). Une distinction est faite entre les traits de réponse des espèces au facteur de l'environnement et les traits d'effet des espèces sur les processus écosystémiques. L'articulation entre la réponse des communautés en terme de structure et les effets sur les processus écosystémiques se fait par des degrés variés de chevauchement entre les différents traits impliqués (effet/réponse). L'hypothèse que les espèces dominantes contrôlent le fonctionnement des écosystèmes est souvent avancée dans la littérature écologique (Grime 1998). L'hypothèse de contribution spécifique postule que l'effet des espèces sur les flux de matière et d'énergie au sein des communautés dépend des traits et de la contribution des espèces à la biomasse de la communauté. Le calcul de la moyenne des traits pondérée par l'abondance relative des espèces permet de prendre en compte ces deux aspects, et décrit le trait moyen d'un individu tiré aléatoirement au sein de la communauté (Violle *et al.* 2007b). Cette hypothèse de contribution spécifique a été validée expérimentalement par l'établissement d'un lien fort entre la surface spécifique des feuilles des feuilles pondérée et la productivité aérienne (Garnier *et al.* 2004) et entre la teneur en matière sèche pondérée et la vitesse de décomposition des litières (Garnier *et al.* 2007). Ces résultats confirment que l'information contenue dans la structure des communautés (l'abondance relative des espèces) et l'identité fonctionnelle des espèces (les traits) peuvent être combinées dans une fonction d'intégration afin d'expliquer le fonctionnement des écosystèmes (Figure 11). Cette approche met l'emphasis sur les espèces dominantes du fait de la pondération par l'abondance relative des espèces. Elle ne nie pas le rôle des espèces rares ou ayant de faible abondance dans la structure des communautés, mais insiste sur l'effet des espèces qui contribuent le plus à la biomasse de la communauté sur les cycles biogéochimiques.

4 – La diversité fonctionnelle

4.1 – Définition

“Functional diversity refers to those components of biodiversity that influence how an ecosystem operates or functions. The biological diversity [...] of a habitat is much broader and includes all the species living in a site, all the genotypic and phenotypic variation within each species, and all the spatial and temporal variability in the communities and ecosystems that these species form. Functional diversity, which is a subset of this, is measured by the values and range in the values, for the species present in an ecosystem, of those organismal traits that influence one or more aspects of the functioning of an ecosystem. Functional diversity is of ecological importance because it, by definition, is the component of diversity that influences ecosystem dynamics, stability, productivity, nutrient balance, and other aspects of ecosystem functioning.”

Tilman (2001)

La citation précédente est extraite de l'*Encyclopédie de la Biodiversité* et constitue la première définition de la diversité fonctionnelle. Cette définition est explicitement orientée vers les processus écosystémiques. Elle doit cependant être replacée dans son contexte historique : le débat entre diversité et fonctionnement de l'écosystème. Plus généralement, la diversité fonctionnelle représente l'étendue des différences fonctionnelles (de traits fonctionnels) entre les espèces constitutives d'une communauté (e.g. Petchey & Gaston 2002; Mason *et al.* 2003; Mason *et al.* 2005). L'importance des caractéristiques fonctionnelles des organismes pour expliquer les propriétés des écosystèmes et les biens et services rendus aux sociétés humaines a été soulignée dans le rapport des écologues concernant l'évaluation millénaire des écosystèmes de la planète (Hooper *et al.* 2005). Ces conclusions font suite à près de 20 ans de recherche sur la relation entre biodiversité et fonctionnement des écosystèmes (e.g. Naeem *et al.* 1994; Tilman *et al.* 1996; Hector *et al.* 1999). La diversité fonctionnelle est donc au cœur des recherches actuelles en écologie et est proposée comme le concept clé pour lier la structure des communautés et le fonctionnement des écosystèmes. De nombreuses méthodologies ont été développées pour quantifier la diversité fonctionnelle des communautés (e.g. Petchey & Gaston 2002; Mason *et al.* 2003; 2005; Mouillot *et al.* 2005), mais n'ont reçu pour l'instant que peu de validation expérimentale. Le choix des métriques de diversité fonctionnelle utilisées dans ce manuscrit est détaillé dans le Matériel & Méthode général. Il est appuyé par une revue bibliographique des méthodes disponibles.

4.2 – Les termes utilisés pour décrire la distribution des traits

Plusieurs termes sont utilisés dans la littérature écologique pour décrire la distribution des traits fonctionnels des espèces au sein des communautés écologiques, pour décrire le degré de ressemblance des espèces coexistantes (Schamp *et al.* 2008). La convergence et la divergence des traits des espèces coexistantes ont été introduites par MacArthur & Levins (1967) et repris par Grime (2006). MacArthur & Levins (1967) ont également introduit le terme de limite à la similarité, largement utilisé dans la littérature écologique pour décrire le degré de différenciation des traits des espèces coexistantes (Stubbs & Wilson 2004). Weiher & Keddy (1995) utilisent les termes de sous-dispersion et de sur-dispersion pour décrire les patrons de distribution des traits observés dans les communautés écologiques. La sous-dispersion indique une dispersion des traits inférieure à celle observée sous l'hypothèse nulle d'absence de structure de la communauté, *i.e.* la convergence des traits. La sur-dispersion correspond à une variabilité des traits supérieure à celle observée sous l'hypothèse nulle, *i.e.* la divergence. Ces termes sont régulièrement employés dans la littérature (Weiher *et al.* 1998;

Keddy & Weiher 1999; Cavender-Bares *et al.* 2004). Enfin, le terme de filtrage environnemental décrit l'effet filtre des conditions environnementales sur les espèces et leurs traits fonctionnels, *i.e.* la convergence des traits de réponse des espèces aux conditions de milieu (e.g. Díaz *et al.* 1998; Cornwell *et al.* 2006).

4.3 – Les hypothèses sur la distribution des traits

La théorie neutraliste de la biodiversité ne fait pas d'hypothèse sur les traits des espèces coexistantes (Hubbell 2001). Cette théorie fait l'hypothèse de l'équivalence fonctionnelle entre les espèces, *i.e.* les caractéristiques fonctionnelles des espèces n'influencent pas la démographie.

La théorie des niches écologiques des espèces invoque deux mécanismes simultanés s'opposant dans l'assemblage des communautés de plantes. D'une part, le principe d'exclusion compétitive, ou de limite à la similarité, prédit que des espèces trop proches dans leurs exigences écologiques ne peuvent coexister localement (différenciation des niches). D'autre part, l'effet filtre de l'environnement contraint les espèces ayant des exigences environnementales similaires à coexister. Cette contradiction apparente correspond à deux paradigmes : le paradigme de la biogéographie insulaire, à la recherche de patrons de divergence locale, et le paradigme des relations entre trait et environnement, à la recherche de patron de convergence (Weiher & Keddy 1995; Keddy & Weiher 1999) (Figure 12).

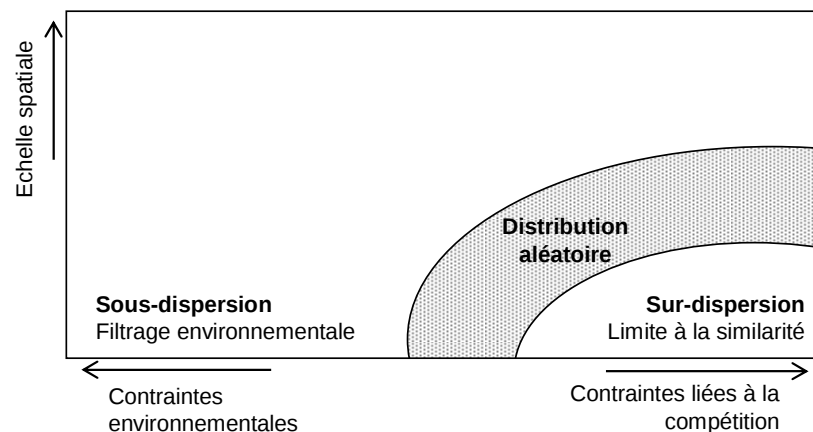


Figure 12. Hypothèses de Weiher & Keddy (1995) sur la distribution des traits des espèces dans les communautés écologiques. La distribution des traits dépend de la position des communautés sur un gradient défini par une extrémité contrainte par les conditions environnementales et une extrémité contrainte par la compétition interspécifique.

Ces auteurs font l'hypothèse que le patron de distribution des traits des espèces observés au sein de la communauté permet d'en déterminer le processus d'origine. Les patrons de sous-

dispersion des traits indiqueraient l'effet du filtrage environnemental, alors que les patrons de sur-dispersion des traits indiqueraient l'effet de la compétition. Ces patrons dépendent à la fois de l'échelle spatiale et de la position des communautés sur un gradient dont les extrémités correspondent respectivement à des conditions fortement stressantes, et à une forte intensité de la compétition.

Les hypothèses de Grime (2006) s'appliquent aux communautés de plantes herbacées soumises à différents niveaux de fertilité et des régimes contrastés de perturbation. L'agriculture à la fois par la modification de la fertilité des sols et du régime des perturbations a un fort impact sur la structure des communautés de plantes herbacées et tend à imposer l'uniformité des traits des espèces constitutives. Dans les prairies naturelles et plus anciennes les variations temporelles et spatiales à la fois de productivité et de perturbation maintiennent une forte richesse spécifique. Sur la base de données empiriques, Grime (2006) considère la perturbation comme le facteur qui pilotent la différenciation des traits au sein des communautés et la coexistence des espèces à l'échelle locale. L'effet positif de la perturbation sur la diversité spécifique et fonctionnelle résulterait de la diminution de l'intensité de la compétition. Les hypothèses de Grime sur la distribution des traits des espèces herbacées sont : *i*) une convergence des réponses à la productivité visible sur les traits des espèces liés à la croissance et *ii*) une divergence des réponses à la perturbation visible sur les traits liés à la régénération et à la phénologie.

D – Les interactions entre plantes

La notion d'interaction entre espèces se trouvent au cœur même de la définition de la communauté, qui est un assemblage de populations d'espèces coexistant dans le temps ou l'espace et donc potentiellement en interaction. Les interactions interspécifiques négatives, la compétition, limitent la coexistence locale des espèces dans la théorie des niches écologiques.

1 – La nature des interactions interspécifiques

Les interactions interspécifiques peuvent être positives, neutres ou négatives, selon le bénéfice retiré par les espèces en interaction. Les interactions interspécifiques se déroulent entre individus du fait d'une rencontre physique en un même espace en un temps donné.

1.1 – La compétition

La compétition désigne une interaction négative entre deux ou plusieurs individus conduisant à une diminution de la valeur sélective, exprimée par une réduction du taux de croissance, de la reproduction et/ou de la survie des individus (Keddy 1987; Begon *et al.* 1996). L'allelopathie correspond aux interactions négatives liées à la production de substances chimiques, de métabolites secondaires (acides phénoliques, flavonoïdes, terpénoïdes ou encore alcaloïdes). Ce type particulier d'interactions, d'interférence entre organismes, ne sera pas étudié dans ce manuscrit. Grime (1977; 2001) définit la compétition comme la tendance des plantes voisines à utiliser la même quantité de lumière, de nutriments minéraux, d'eau ou d'espace. De manière plus générale, la compétition désigne toute interaction négative entre deux plantes du fait de l'utilisation de ressources identiques (Welden & Slauson 1986).

Historiquement, la compétition a été étudiée selon une approche binaire, c'est-à-dire par le mélange de deux espèces. Cette approche binaire de la compétition est inspirée des développements théoriques de Lotka et Volterra sur la croissance de populations de deux espèces en mélange. Cette vision a conduit au développement du principe d'exclusion compétitive : *i)* étant donné un jeu d'espèces dépendant d'une seule ressource limitante, la compétition interspécifique implique l'exclusion de toutes les espèces sauf une et *ii)* le nombre d'espèces coexistantes ne peut être supérieur au nombre de ressources limitantes. La validité du principe d'exclusion compétitive *in situ* est largement remise en question (Palmer 1994); du fait notamment de la coexistence de nombreuses espèces utilisant globalement les mêmes ressources, *i.e.* présentant peu de différenciation de niche (Silvertown & Law 1987). Dans les années 1980, un débat considérable en écologie des communautés a eu lieu sur la validité des théories proposées par Grime et Tilman concernant la compétition (Thompson 1987; Tilman 1987; Thompson 1988). Grime (2001) explique les différences d'aptitude à la compétition des espèces par des différences de vitesse de croissance et de morphologie des plantes, par des différences d'aptitude à l'acquisition des ressources. Tilman (1982) explique les différences d'aptitude à la compétition entre les espèces par des différences de tolérance d'un niveau minimum des ressources. Ces deux théories diffèrent principalement dans leur prédiction sur la nature des compromis entre les traits des espèces et dans leur hypothèse sur le statut dynamique ou d'équilibre des communautés écologiques (Grace 1991). Dans les années 1990, les travaux de Goldberg renouvellent la discipline. Elle propose notamment la distinction entre l'effet et la réponse à la compétition (Goldberg 1990). L'effet compétitif des espèces correspond à la capacité des espèces à supprimer d'autres espèces. La réponse à la

compétition correspond à l'aptitude des espèces à tolérer d'autres espèces. Les traits liés à l'effet compétiteur sont des traits liés à la taille (Gaudet & Keddy 1988; Keddy & Shipley 1989). La réponse à la compétition est plus complexe et peut être réalisée par différentes stratégies : certaines espèces évitent la compétition par un prélèvement rapide des ressources, d'autres espèces évitent la compétition par un décalage temporel de l'acquisition des ressources, enfin certaines espèces tolèrent la compétition par la conservation des ressources (Keddy *et al.* 1998).

1.2 – La facilitation

La facilitation désigne toute interaction positive entre organismes qui bénéficie à au moins un des organismes en interaction et ne nuit pas aux autres (Bruno *et al.* 2003). Les interactions positives entre plantes existent quand l'une d'elle rend les conditions locales, *i.e.* sous le couvert, plus favorables *i)* directement en réduisant les stress thermique, hydrique ou de ressource via l'ombrage ou les symbioses nutritives avec d'autres organismes ou *ii)* indirectement via la réduction de la compétition avec un tiers ou la protection contre les herbivores.

Les interactions interspécifiques positives, *i.e.* la facilitation, ont initialement été présentées comme un mécanisme essentiel de la dynamique des communautés végétales dans le processus de succession (Clements 1916; Connell & Slatyer 1977). Puis pendant longtemps ignorées, les interactions interspécifiques positives connaissent un regain d'intérêt depuis une quinzaine d'années (Michalet *et al.* 2006). La facilitation est un processus couramment observé dans les environnements contraignant où l'observation de l'association spatiale entre les plantules de certaines espèces et les plantes établies d'autres espèces est relativement courante, *i.e.* phénomène de plante « nurse » (e.g. McAuliffe 1984; Franco & Nobel 1988). Les mécanismes de la facilitation sont variés. Les plantes peuvent avoir des effets directs positifs par amélioration de la disponibilité en eau sous le couvert : par le maintien de l'humidité du sol (Castro *et al.* 2004) ou par la remontée de l'eau en profondeur la nuit (« hydraulic lift ») (Dawson 1993; Ludwig *et al.* 2003). L'ombrage de l'espèce facilitatrice augmente l'activité photosynthétique par la réduction de la photo-inhibition dans les environnements très arides (Gomez-Aparicio *et al.* 2005) ou en haute altitude (Callaway *et al.* 2002). Enfin, certaines plantes sont capables d'enrichir le sol en nutriments via la symbiose fixatrice d'azote atmosphérique (Hooper & Vitousek 1998; Hooper & Dukes 2004; Tilman 2007). Cependant, si l'effet des plantes établies est bénéfique dans les premières phases du cycle de vie des plantes du fait de l'amélioration des conditions environnementales locales,

celui-ci peut devenir néfaste, compétitif, avec le développement des espèces bénéficiaires (Valiente-Banuet & Ezcurra 1991; Callaway & Walker 1997). De nombreux travaux montrent que les interactions interspécifiques au sein des communautés écologiques sont un équilibre complexe entre la compétition et la facilitation (e.g. Greenlee & Callaway 1996; Callaway & Walker 1997; Holmgren *et al.* 1997; Pugnaire & Luque 2001). Le bilan des interactions observé consiste donc en la somme des effets positifs et négatifs (Brooker & Callaghan 1998).

1.3 – Quantifier les interactions *in situ*

En général, l'intensité des interactions est mesurée via la performance d'espèces cibles. La performance d'individus en interaction est comparée à celle d'individus isolés. Il existe deux approches expérimentales qui permettent la comparaison d'individus en interaction et d'individus isolés. Les espèces cibles peuvent être introduites dans la végétation naturelle et dans des contrôles sans végétation ou les espèces cibles peuvent être présentes initialement dans la communauté et un traitement sans végétation, l'enlèvement des voisins, est alors appliqué sur certains individus (Aarssen & Epp 1990). Plusieurs indices ont été utilisés pour quantifier la direction et l'intensité des interactions. Plus de 50 métriques ont été recensées dans une revue récente de la littérature (Weigelt & Jolliffe 2003). Dans ce manuscrit, l'indice retenu est le « Log Response Ratio », un indice développé dans un contexte de méta-analyse (Hedges *et al.* 1999) et maintenant largement utilisé dans littérature sur les interactions entre plantes (e.g. Pugnaire & Luque 2001; Liancourt *et al.* 2005; Violle *et al.* 2006). Cet indice mesure l'amplitude d'effet du traitement « interaction » par rapport au contrôle sans végétation. Le signe du « Log Response Ratio » indique la nature de l'interaction : positif dans le cas de la facilitation, négatif dans le cas de la compétition.

2 – Bilan des interactions et gradients environnementaux

2.1 – Gradient de productivité

Les théories de Grime et Tilman diffèrent sur les traits des espèces conférant une forte aptitude à la compétition (Grace 1991) et sur le rôle de la compétition le long d'un gradient de productivité (Brooker *et al.* 2005; Brooker & Kikvidze 2008). Même si de nombreuses études expérimentales ont confirmé ou infirmé tour à tour chacune de ces deux théories (Craine 2005; Grime 2007; Tilman 2007), les synthèses quantitatives montrent une absence de variation (Gurevitch *et al.* 1992) ou une faible diminution (Goldberg *et al.* 1999) de l'intensité des interactions avec l'augmentation de la productivité. Les désaccords entre Grime

et Tilman sur le rôle de la compétition dans la nature sont en partie dus à des problèmes sémantiques (Welden & Slauson 1986; Grace 1991; Brooker *et al.* 2005; Brooker & Kikvidze 2008). L'article séminal de Welden & Slauson (1986) propose de distinguer deux aspects des relations de compétition entre plantes : l'intensité et l'importance. L'intensité de la compétition correspond à la baisse de performance absolue d'un individu en présence de compétiteurs par rapport à son optimum physiologique. L'importance de la compétition correspond à la part de la baisse de performance attribuable à la compétition relativement à d'autres processus, comme le parasitisme, l'herbivorie ou le niveau de stress abiotique. La différence entre les visions de Grime et de Tilman est en partie due au fait que l'un parle d'importance (Grime) et l'autre de l'intensité (Tilman) de la compétition (Grace 1991). L'importance de la compétition est encore actuellement peu étudiée probablement, par défaut d'indices et de méthodologie satisfaisante.

2.2 – Gradient de stress

En ce qui concerne les gradients de stress ou de « favorabilité de l'habitat », Bertness & Callaway (1994) ont formulé l'hypothèse que l'importance de la facilitation augmente avec le stress abiotique ou l'herbivorie. Ainsi, l'importance de la facilitation culmine aux extrêmes d'un gradient de productivité (opposé à un gradient de stress abiotique), avec de la facilitation dans les environnements productifs par protection de l'herbivorie, et dans les environnements peu productifs par protection contre les stress abiotiques. L'hypothèse de l'augmentation de la facilitation avec le niveau de stress a été validée à l'échelle globale le long de gradients altitudinaux (Callaway *et al.* 2002) et à l'échelle locale par diverses expérimentations (e.g. Bertness & Callaway 1994; Choler *et al.* 2001; Callaway *et al.* 2002; Maestre *et al.* 2003; Liancourt *et al.* 2005). Cependant de nombreuses études ont également rejeté l'hypothèse du gradient de stress (Walker & Chapin 1986; Wedin & Tilman 1993; Pugnaire & Luque 2001; Maestre *et al.* 2003). Encore une fois, les choses ne sont pas si claires puisque compétition et facilitation agissent simultanément au sein des communautés écologiques et car le bilan des interactions dépend également des caractéristiques des espèces.

3 – Bilan des interactions et caractéristiques des espèces

3.1 – Bilan des interactions et ontogénie

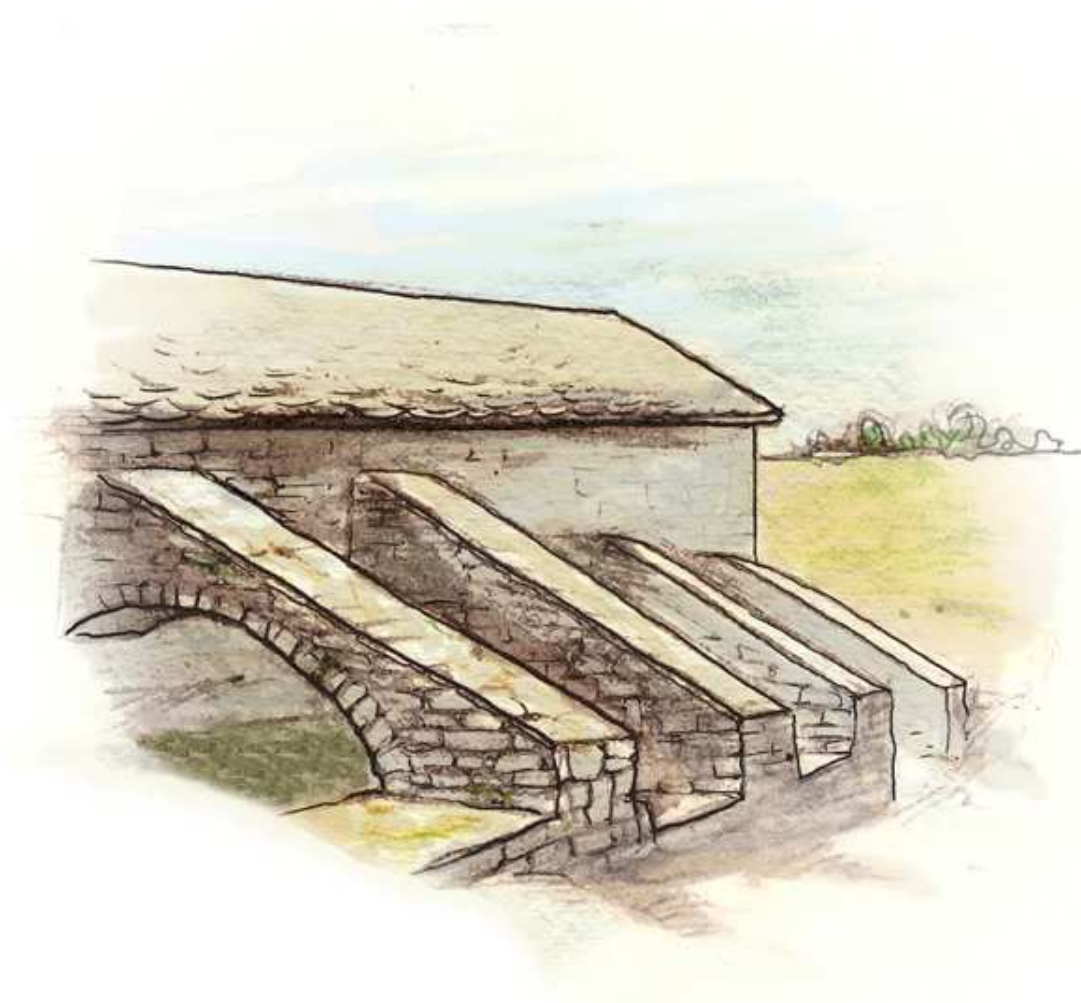
L'équilibre entre compétition et facilitation varie également en fonction du stade de vie des plantes (e.g. Morris & Wood 1989; Callaway & Walker 1997; Suding & Goldberg

1999; Goldberg *et al.* 2001; Schiffers & Tielbörger 2006; Violle *et al.* 2006). Dans une expérimentation en conditions contrôlées, nous avons même pu montrer que le bilan des interactions évolue pendant la phase de recrutement des plantes (Annexe 1). L'émergence des plantules est favorisée sous le couvert d'autres espèces alors que la survie et la croissance précoce des plantules sont fortement déprimées. Cette perception différente des voisins au cours de l'ontogénie s'explique par *i*) l'amélioration des conditions environnementales locales sous le couvert favorisant l'émergence et *ii*) une diminution de la disponibilité en lumière sous le couvert déprimant la croissance et induisant de la mortalité. Ce changement des interactions au cours du développement a des conséquences sur la performance des adultes et se traduit par des bilans des interactions différents entre la survie et la croissance (Eckstein 2005; Liancourt *et al.* 2005), ainsi qu'entre les performances des plantules et des adultes (Howard & Goldberg 2001).

3.2 – Bilan des interactions et niche des espèces

L'aptitude différentielle des espèces à la compétition a déjà été évoquée précédemment, celle-ci diffère selon qu'on considère l'effet ou la réponse à la compétition (Goldberg 1990; Keddy *et al.* 1998). En ce qui concerne la facilitation, celle-ci dépend également de la stratégie des espèces. Par exemple, dans des conditions environnementales contraignantes, une espèce adaptée à ces conditions n'est pas facilitée par d'autres espèces (Choler *et al.* 2001; Liancourt *et al.* 2005; Michalet *et al.* 2006). Par contre, les espèces moins adaptées aux conditions de stress, bénéficient de l'amélioration de l'habitat sous le couvert des espèces adaptées à ces conditions et de stature importante. De manière générale, les espèces tolérantes au stress facilitent les espèces moins tolérantes au stress étendant ainsi la niche réalisée de ces espèces (Hacker & Gaines 1997; Choler *et al.* 2001; Gomez-Aparicio *et al.* 2004). Cette augmentation de la niche réalisée de certaines espèces peu ou pas adaptées aux conditions stressantes expliquerait les niveaux importants de richesse spécifique dans les conditions intermédiaires de stress (Michalet *et al.* 2006). Il apparaît important dans ce contexte d'utiliser une approche comparative interspécifique pour quantifier les relations interspécifiques *in situ*, et de prendre en compte les traits fonctionnels des espèces cibles.

Matériel & Méthodes



A – Le site d'étude

Ce travail de thèse porte sur la structure spécifique et fonctionnelle des communautés de plantes herbacées. Les communautés étudiées sont soumises à des modes contrastés d'utilisation agricole des terres, dans la région des Grands Causses, sur le domaine expérimental INRA La Fage.

1 – Les Grands Causses

1.1 – Le milieu physique

Les Grands Causses sont un ensemble de vastes plateaux calcaires délimités par d'abruptes corniches bordant le sud du Massif Central (Figure 13).

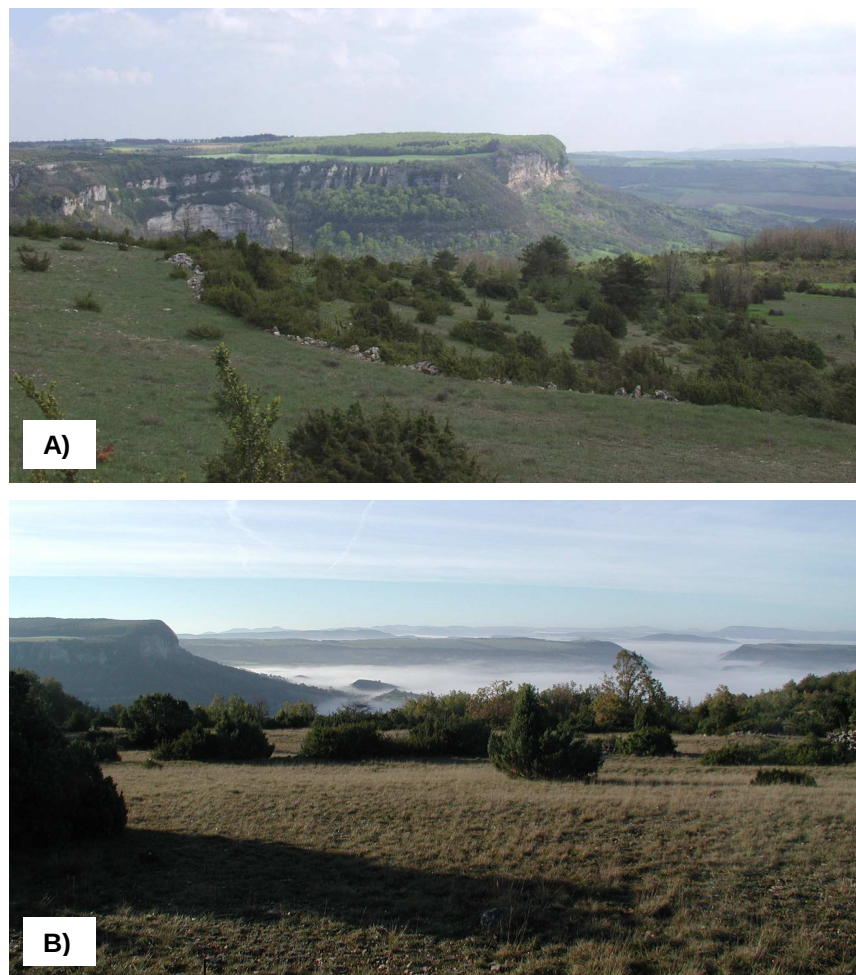


Figure 13. Limite ouest du Causse du Larzac : A) au printemps 2005 (Photo Eric Garnier) et B) en hiver 2007 (Photo Phillipe Hassoun).

Leur formation résulte du soulèvement des sédiments marins de l'ère secondaire par le plissement alpin. Du nord au sud, on distingue le Causse Sauveterre, le Méjean, le Causse Noir puis le Larzac (Figure 14).

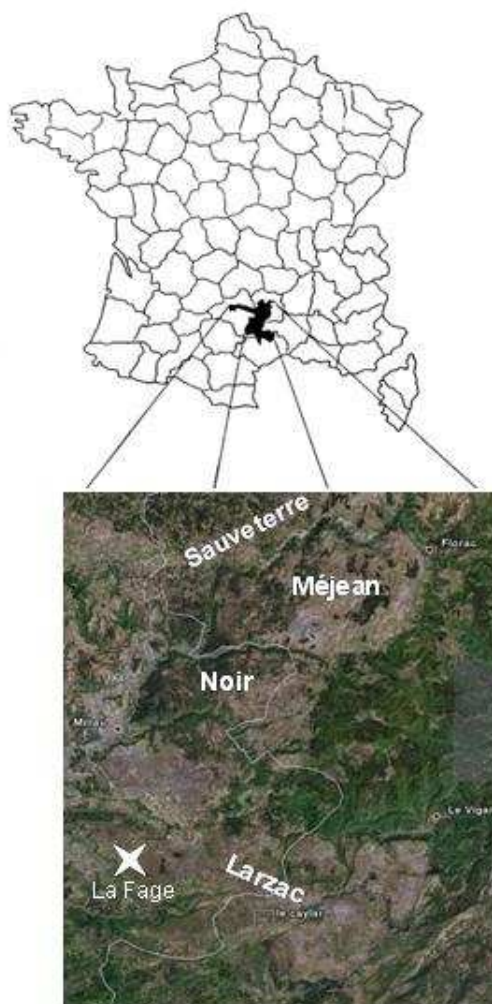


Figure 14. Localisation géographique des Grands Causses et du domaine INRA La Fage (43°55'N, 3°05'E, 792 m d'altitude).

L'altitude de ces plateaux est comprise entre 600 et 1250 m. Les Grands Causses sont soumis à des influences climatiques contrastées : méditerranéennes, océaniques et continentales. Le climat caussenard se caractérise néanmoins par des précipitations annuelles élevées (700-1000 mm) irrégulièrement réparties selon les saisons et avec un fort déficit estival, de faibles températures hivernales (40 jours de gelée par an en moyenne sur le Larzac, 100 pour le Méjean) et des vents fréquents parfois violents qui accentuent la rudesse du climat (Marres

1935; Bernard 1996). Les sols des parcours⁵, bien que d'origines diverses sont généralement superficiels (Cadillon 1970). Mis à part quelques pointements basaltiques, lits de chailles et de silex, ils sont marqués par une grande richesse en calcium et leur basicité (pH : 7.2-7.8). Les rendzines calcaires ou dolomitiques ou plus localement les sols bruns calcaires constitue les Devèzes⁶. Les sols franchement siliceux, dérivés de calcaires à chailles, caractérisent les Ségalas⁷ caussenards.

La végétation des Grands Causses se démarque de celles des régions voisines par sa diversité et sa complexité. Même si les sols calcaires, dolomitiques ou marneux excluent de nombreuses plantes calcifuges, la richesse floristique des Causses illustre la diversité des conditions pédoclimatiques. On retrouve sur ces territoires plus de 2000 espèces végétales spontanées ou naturalisées sur les 5000 que compte le territoire français ; 72 espèces sont endémiques des Causses et du Sud du Massif Central dont l'Ophrys de l'Aveyron, *Ophrys aveyronensis* (Bernard 1996). Les Grands Causses constituent un des plus grands ensembles de pelouses sèches de France mais les paysages caussenards se reboisent naturellement. Ces territoires recèlent aujourd'hui une mosaïque de couverts végétaux composée de pelouses ouvertes, de landes à Buis et/ou à Genévrier et de bois plus ou moins denses.

1.2 – Végétation et utilisation des terres

La région des Grands Causses est historiquement marquée par les activités humaines et plus précisément par l'utilisation agricole des terres (Marty *et al.* 2003a; 2003b). Le reboisement des Grands Causses s'est produit à la fin de la dernière glaciation (Vernet 1972 à partir de données anthracologiques), d'abord par le Genévrier et le Pin sylvestre puis par le Chêne pubescent et le Buis.

Le peuplement humain de cette région commence sporadiquement au Paléolithique et au Mésolithique avec des populations de chasseurs cueilleurs, mais c'est au Néolithique qu'un peuplement humain stable s'est implanté avec un fort impact sur la végétation – grands défrichements des forêts de Pins (Lorblanchet 1965; Marty *et al.* 2003a; 2003b). Au Chalcolithique (-2000 av. J.C.), la pression des activités humaines s'étend sur les plateaux. Malgré des fluctuations, cette pression est restée forte depuis l'époque romaine et atteint son

⁵ Le terme parcours désigne les pelouses traditionnellement pâturées, « parcourues » par les brebis.

⁶ Le terme Devèze utilisé dans le Sud de la France désigne un lapiaz, un champ de pierres.

⁷ Les Ségalas s'opposent aux Devèzes par leurs caractéristiques lithologiques et pédologiques : pierrosité moindre, sol plus profond et siliceux. Les Ségalas caussenards sont traditionnellement cultivés.

maximum au début du XVIII^e siècle. La surface forestière atteint son minimum autour de 1850 (Moreau 1981). Les activités agricoles correspondent alors à un système de rotation entre cultures et jachères pâturées. La population commence à diminuer à partir de cette date. Une modification des pratiques agricoles s'ajoute à l'exode rural suite à la création de la Société des Caves de Roquefort en 1842. Les cultures se spécialisent et s'intensifient, parallèlement à une baisse de l'utilisation des parcours. Au début du XIX^e siècle, les paysages caussenards sont presque entièrement déboisés (Lepart *et al.* 2000), au point d'être décrits comme des steppes par les botanistes (Flahault 1901). Il s'agit cependant du point de départ de la recolonisation par les ligneux. Au cours du XX^e siècle, la population agricole est stable ou faiblement décroissante. On assiste alors à une seconde modification des pratiques agricoles – réorientation vers l'élevage ovin viande, réutilisation des parcours – et à une progression importante des ligneux.

Les milieux ouverts des Grands Causses résultent de l'interaction entre processus écologiques et activités humaines – dégradation des forêts, mises en culture et/ou pastoralisme – (Lepart *et al.* 2000) comme l'illustre l'exemple de la dynamique de colonisation du Pin sylvestre sur le Causse Méjean (Caplat *et al.* 2006). Le pâturage n'est toutefois pas suffisant pour contrôler la colonisation par le Pin. En combinant des données écologiques de dissémination et des données historiques de pratiques agricoles, Caplat *et al.* (2006) se sont intéressés à l'impact du système céréalier de l'ancien régime (culture céréalière sur une période courte suivie d'une longue période de jachère pâturée). L'adaptation des pratiques agricoles aux conditions locales a conduit à la colonisation du Pin dans les zones dolomitiques où les temps de jachères plus longs (40 ans) que dans les zones calcaires (20 ans) permettent aux individus de Pins installés d'atteindre la maturité reproductive avant la mise en culture suivante. Les auteurs expliquent par l'imbrication des pratiques agricoles et de l'hétérogénéité du milieu, la dynamique de colonisation des ligneux et le patron actuel sur le Causse Méjean qui oppose un Causse Nu (à l'Est) et un Causse Boisé (à l'Ouest) (Figure 14).

De manière générale, sur les Causses, les espèces ligneuses colonisent les espaces délaissés par l'agriculture, menaçant la diversité biologique liée aux milieux ouverts. Ces milieux sont plus riches et plus rares que les forêts de Pins, plus communes à l'échelle européenne et sont actuellement l'objet de mesures de conservation (programmes européens, différents LIFE ainsi que des mesures agri environnementales). Cette thèse s'intéresse particulièrement à ces milieux ouverts, à la structure des communautés de pelouses. Ces communautés végétales principalement constituées de plantes herbacées sont étudiées sur le domaine expérimental INRA de La Fage.

2 – Le domaine expérimental La Fage

2.1 – La mise en place du domaine

Le domaine de La Fage se situe en bordure ouest du Causse du Larzac, entre 760 et 830 m d'altitude, à une centaine de km au nord ouest de Montpellier près du village de Roquefort sur Soulzon (Figure 14). Le domaine fut initialement acquis par le Syndicat des Eleveurs de Brebis avant d'être transmis à l'INRA entre 1966 et 1967. L'inventaire du domaine révèle 9 ha de bois, 80 ha de surface agricole utile, 300 ha de parcours mais aussi l'existence d'une cave d'affinage en bordure de falaise, d'un aven, d'une ancienne fontaine romaine, des abris de pierre sèches et les ruines d'un four à chaux... Depuis le début des années 1970, des recherches pluridisciplinaires en ovins lait et viande sont menées par l'INRA au sein de cette station expérimentale qui présente l'avantage en plein rayon de Roquefort de disposer à la fois de terres de labours et de terres de parcours. Deux troupeaux expérimentaux sont élevés sur le domaine. Le premier troupeau est actuellement composé de 600 brebis laitières (Lacaune) alimentées par la production fourragère locale, le second troupeau est composé de 300 brebis viande (INRA 401) en plein air intégral sur les parcours.

Les recherches initiales sur le troupeau laitier avaient pour objectifs l'amélioration de la productivité des brebis et du travail (en particulier de la traite). La mécanisation de la traite, la maîtrise de la reproduction et la sélection laitière de la race Lacaune dans son bassin de production ont permis d'atteindre dans les années 1980 les objectifs définis par la profession 20 ans plus tôt. Les recherches ont ensuite portées sur l'alimentation des brebis laitières, les aptitudes fromagères et la qualité hygiénique du lait, toujours à la demande de la profession.

Les recherches sur les terres de parcours débutent en 1972. Elles s'inscrivent dans le cadre de l'amélioration des connaissances et des moyens d'interventions dans les milieux peu anthropisés ou résultant de l'abandon des terres agricoles. Différentes cartographies ont alors été réalisées par l'INRA et la Maison de la Télédétection de Montpellier, concernant la végétation, la pédologie et les potentialités du milieu physique⁸. Afin d'augmenter la production d'herbe et d'avancer le démarrage de la végétation, deux parcelles sont fertilisées depuis 1978 (65 kg par ha et par an d'azote minéral apportées en deux fois et 40 d'oxyde de phosphore apporté tous les 3 ans). Ces deux parcelles fertilisées sont également pâturées plus intensément et plus précocement (Paul Autran, directeur du domaine expérimental La Fage).

⁸ Les cartes papiers ont été scannées, vectorisées et intégrées dans une base de données spatialisée disponible sur le domaine. La carte pédologique a pu être reconstruite à partir des documents de travail de B. Naert. Ce travail a été effectué au CEFE en collaboration avec Sarah Muhlberger et Hervé Bohbot.

Un témoin non pâturé a été mis en place en 1987. Les autres parcelles du domaine sont pâturées depuis 1972. Il existe donc trois types d'utilisation agricole des terres de parcours sur le domaine : le pâturage (intense et précoce) associé à la fertilisation minérale, le pâturage et l'abandon du pâturage.

2.2 – Le milieu physique

Les 400 ha du domaine présente une topographie ondulée. Les nombreux affleurements rocheux appartiennent aux formations calcaires et dolomitiques qui se sont déposées au Jurassique moyen dans une mer peu profonde. Exception faite d'un ruissellement superficiel minime, les eaux de précipitation s'infiltrent dans les calcaires fissurés et circulent en profondeur pour réapparaître à mi pente dans la reculée de Tournemire.

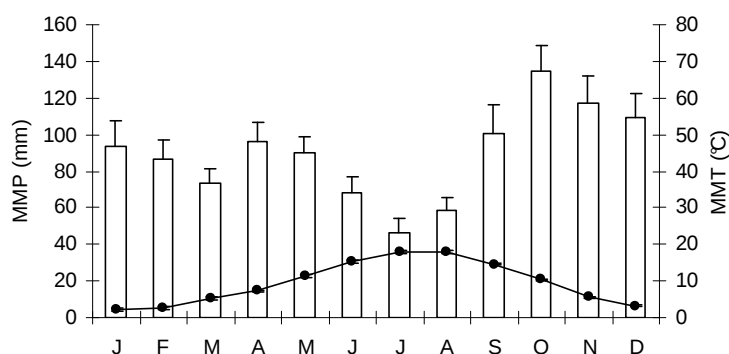


Figure 15. Diagramme ombrothermique de la station expérimentale INRA La Fage. MMP et MMT correspondent respectivement aux moyennes des précipitations et des températures mensuelles au cours de la période 1973-2006.

Les données climatiques journalières de température minimale et maximale, de précipitation et de rayonnement global, recueillies sur le domaine de La Fage sont disponibles depuis 1973. Les températures annuelles moyennes, du mois le plus froid et du mois le plus chaud sur la période 1973-2006 sont respectivement de 9.5, 1 et 19°C. La moyenne annuelle des précipitations de 1070 mm oscille entre 680 mm (année la plus sèche) et 1790 mm (année la plus humide) au cours de cette période. Le diagramme ombrothermique, réalisé à partir des moyennes mensuelles montre les deux périodes pluvieuses favorables pour la croissance des plantes : le printemps et l'automne, ainsi que les deux périodes moins favorables : l'hiver par la rudesse des températures, et l'été par la combinaison entre stress hydrique et températures élevées (Figure 15).

Tableau 2. Variations temporelles des descripteurs climatiques au cours de la période 1973-2006. R_s correspond au coefficient de Spearman calculé entre les variables climatiques et le temps. Les niveaux de significativités des probabilités associées sont donnés avec : ns, non significatif ; *, < 0.05 ; **, < 0.01 et ***, < 0.001.

Variables climatiques	R_s
Moyenne des températures annuelles (°C)	0.80***
Moyenne des températures du mois le plus chaud (°C)	0.57***
Moyenne des températures du mois le plus froid (°C)	0.22ns
Moyenne des températures minimales (°C)	0.76***
Moyenne des températures minimales du mois le plus froid (°C)	0.23ns
Moyenne des températures maximales (°C)	0.78***
Moyenne des températures maximales du mois le plus chaud (°C)	0.78***
Moyenne annuelle des amplitudes thermiques journalières (°C)	-0.39*
Moyenne annuelle des amplitudes thermiques journalières du mois le plus chaud (°C)	-0.11ns
Moyenne annuelle des amplitudes thermiques journalières du mois le plus froid (°C)	-0.17ns
Somme des précipitations annuelles (mm)	-0.21ns
Somme des précipitations en été (mm)	-0.24ns
Somme des précipitations en hiver (mm)	-0.31ns
Somme des précipitations en automne (mm)	0.18ns
Somme des précipitations au printemps (mm)	-0.17ns
Moyenne annuelle des radiations journalières ($J.cm^2$)	0.56***

Le Tableau 2 résume les variations temporelles des descripteurs du climat depuis la mise en place du domaine. La température moyenne annuelle augmente significativement : de 2.7 °C en 34 ans (Figure 16A, Tableau 2). Cette augmentation de la température moyenne annuelle est due i) à une augmentation des températures minimales et maximales journalières et ii) à une baisse légère de l'amplitude thermique journalière. L'augmentation de température est également plus marquée pour les températures estivales. En effet, on observe une augmentation significative de la température du mois le plus chaud mais pas de la température du mois le plus froid. Le régime des précipitations varie fortement entre années (Figure 16B).

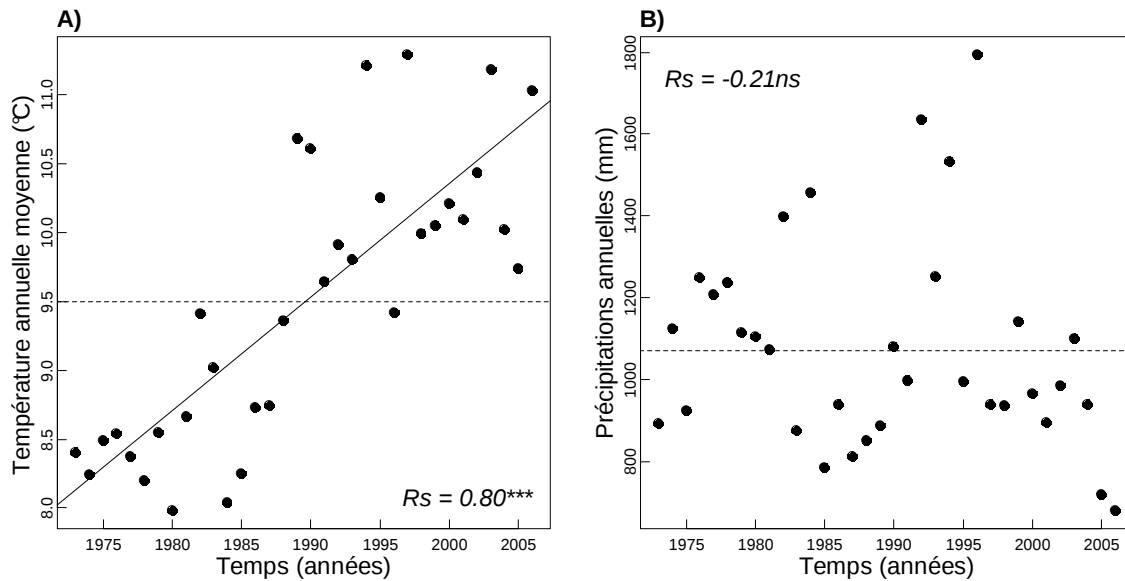


Figure 16. Variations temporelles de la moyenne annuelle des température (A) et de la moyenne annuelle des somme des précipitations (B) au cours de la période 1973–2006. La ligne pointillée représente la valeur moyenne au cours de la période 1973–2006. La ligne pleine représente la droite de régression entre le temps et la température annuelle moyenne est représentée (A).

La diversité des sols des Grands Causses est bien représentée sur le domaine de La Fage. Une cartographie fine réalisée en 1973 met en évidence quatre unités de sols principales sur le domaine (Figure 17). Les sols fersiallitiques brunifiés du Ségala se distinguent des sols calci-magnésiques de la Devèze. Les premiers sont d'accès facile et en pente faible, ils constituent une vaste surface (80 ha) au sud du domaine, ils sont traditionnellement cultivés depuis leur déboisement et constituent l'alimentation principale du troupeau laitier. En ce qui concerne les sols des parcours (Devèze), on distingue trois types de formation.

- Les rendzines dolomitiques résultent de l'altération ruiniforme de la dolomie (en pourpre sur la carte). Ils représentent 160 ha au Nord Est et à l'Est du domaine. Ils se situent au sommet des reliefs et présentent des affleurements massifs et volumineux.
- Les rendzines et sols bruns sur calcaires (en jaune et beige) couvrent plus d'un tiers de la surface de la Devèze. Leur texture leur confère des propriétés hydriques favorables à la croissance des plantes mais leur sous-sol extrêmement caillouteux ne peut être exploité par les racines.
- Les sols colluviaux proviennent de matériaux voisins altérés et remaniés sur de faibles distances. Il s'agit de sols provenant de l'accumulation de résidus dolomitiques (en jaune hachuré de rouge) ou de dolines (en noir). Ces sols profonds sont d'accès limités du fait d'une situation morphologique particulière, au fond d'un entonnoir.

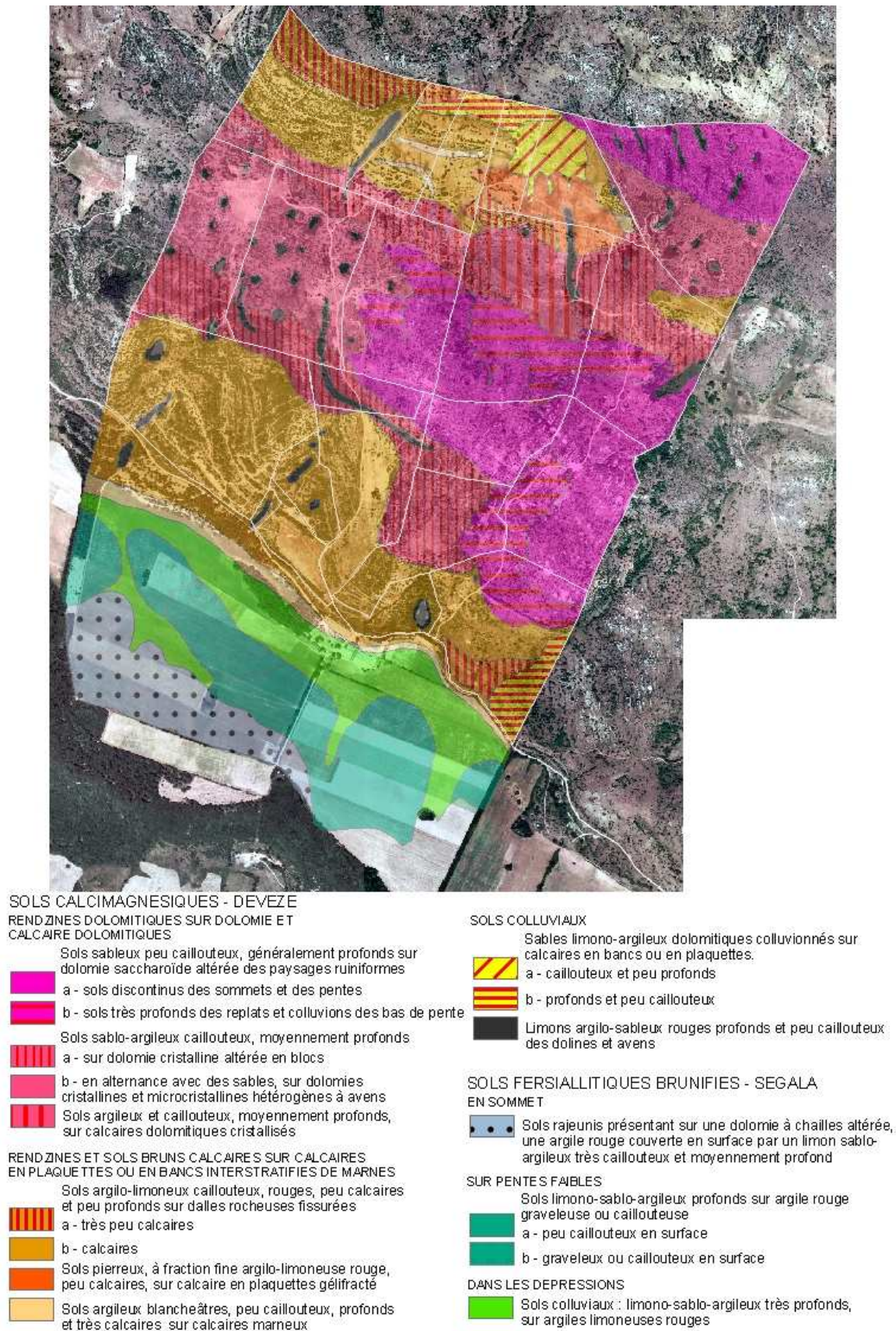


Figure 17. Carte pédologique du domaine INRA La Fage, réalisée au CEFE en collaboration avec S. Muhlberger et H. Bohbot. Projection conforme conique de Lambert – Zone II étendue.

2.3 – Les communautés étudiées

Les différences pédologiques à la fois physique et chimique entre les deux types de substrat – calcaire et dolomie – jouent un rôle considérable sur la composition floristique des parcours et sa dynamique (Chapitre 3). Les sols ayant subi des remaniements superficiels (sols colluviaux) n'ont pas été étudiés dans cette thèse. Les communautés présentes sur ces types de sol sont actuellement étudiées par Ignacio Perez-Ramos, en post-doctorat au sein de l'équipe ECOPAR du CEFV. Au cours de ce travail de thèse, les communautés sont définies par la combinaison entre un type de gestion (pâturage associé à la fertilisation, pâturage seulement et abandon du pâturage) et un type de substrat (calcaire ou dolomie). En effet, les effets de la pédologie doivent être distingués de ceux des pratiques de gestion des parcours pour comprendre les mécanismes de structuration des communautés de plantes herbacées dans la région des Grands Causses. Deux parcelles pâturées (parcs 4 et 9 selon la terminologie employée sur le domaine) ont été sélectionnées car elles présentent les deux types de substrat. Par ailleurs, les deux parcelles pâturées et fertilisées se trouvent essentiellement sur sol calcaire, alors que les parcelles abandonnées sont essentiellement sur sol dolomitique. Une visite sur le terrain avec Gérard Souche, pédologue de l'INRA de Montpellier, nous a permis d'identifier des zones dolomitiques dans les parcelles fertilisées et des zones calcaires dans les parcelles abandonnées. Ces deux communautés ne sont pas représentatives du domaine du fait de leur faible surface. Elles ont été utilisées pour comparer les caractéristiques pédologiques et tester l'effet « type de sol » et « mode de gestion » selon un schéma équilibré. Les quatre types de communauté étudiées dans les chapitres suivants sont : la communauté pâturée et fertilisée sur sol calcaire, la communauté pâturée sur calcaire, la communauté sur sol dolomitique et la communauté abandonnée sur sol dolomitique.

3 – Caractérisation des communautés

3.1 – Les analyses pédologiques

Des analyses pédologiques de granulométrie et de composition chimique ont été réalisées sur deux échantillons (mélange de 20 carottes prélevées aléatoirement sur 50m²) prélevés dans les parcelles expérimentales sélectionnées à la fin de l'hiver 2007 pour les six types de communautés correspondant aux trois modes de gestion (pâturage associé à la fertilisation, pâturage et abandon) et aux deux types de substrat (calcaire et dolomie). Ces analyses révèlent *i)* un fort effet de la gestion des parcours (30 ans de fertilisation minérale) sur l'azote total et le phosphore et *ii)* un fort effet du type de substrat sur la texture des sols, la

matière organique et deux composés chimiques : le calcaire actif et le magnésium (Tableau 3). On retrouve bien les caractéristiques des sols dolomitiques qui sont sableux, profonds, très filtrants, riches en matière organique, en calcaire actif et en magnésium ; et celles des sols calcaires qui sont superficiels, argileux et fortement structurés.

Tableau 3. Effets du type de sol (calcaire ou dolomie) et du mode de gestion (pâturage associé à la fertilisation, pâturage ou abandon) sur les caractéristiques pédologiques. Les valeurs de F et de probabilité associée sont données ainsi que la direction de l'effet.

Variables pédologiques	Type de sol		Mode de gestion	
	F	Direction	F	Direction
pH	2ns		2.3ns	
CEC	0.8ns		1.8ns	
Humidité	2ns		2.2ns	
Texture				
Argile	11.5**	calcaire > dolomie	0.1ns	
Limons fins	9.1*	calcaire > dolomie	1.8ns	
Limons gros	0.1ns		2.1ns	
Sables fins	10.2**	calcaire < dolomie	1.1ns	
Sables gros	6.1*	calcaire < dolomie	3.8ns	
Matière organique				
C organique	5.1*	calcaire < dolomie	1.2ns	
N total	0.5ns		7.8**	Pâturage + Fertilisation >>
C/N	2.1ns		2.3ns	
Matière organique	5.1*	calcaire < dolomie	1.2ns	
Analyse chimique				
CaCO ₃	6.5*	calcaire < dolomie	3.3ns	
P (Olsen)	0.8ns		8**	Pâturage + Fertilisation >>
Ca	3.4ns		1.1ns	
Mg	5.4*	calcaire < dolomie	0.1ns	
Na	0.1ns		1.3ns	
K	8.5*	calcaire > dolomie	1.1ns	
Fe	0.2ns		0.9ns	
Mn	2.5ns		1.3ns	
Al	0.1ns		1.1ns	

3.2 – Les indices de nutrition

Les indices de nutrition ont été développés par les agronomes pour mesurer le pourcentage de ressource disponible par la mesure de quantité de ressource utilisée pour la croissance d'un couvert végétal (Encadré 2).

Encadré 2. Le principe des indices de nutrition.

Afin de mesurer l'azote utilisé pour la croissance d'un couvert végétal, les agronomes ont développé l'indice de nutrition azotée (INN) (Lemaire & Gastal 1997). En conditions non limitantes de croissance, la teneur en azote des parties aériennes vivantes (N_{viv}) d'un couvert est une fonction exponentielle décroissante de sa biomasse sèche ($Biom$; en tonne par hectare). Les paramètres de la courbe de dilution de l'azote dans le couvert ont été obtenus expérimentalement sur plusieurs espèces cultivées. Pour des couverts prairiaux constitués d'espèces ayant un métabolisme photosynthétique de type C3 et sous réserve d'une biomasse aérienne supérieure à une tonne par hectare, l'équation utilisée est celle de Salette (1984) :

$$N_{viv} = 4.8 \times Biom^{-0.32} \quad \text{Équation 1}$$

L'INN représente la limitation en azote du couvert par rapport à une valeur optimale (calculée à partir de l'équation précédente).

$$INN_{ech}(\%) = 100 \times \frac{N_{viv,ech}}{N_{viv,ref}} = 100 \times \frac{N_{viv,ech}}{4.8 \times Biom^{-0.32}} \quad \text{Équation 2}$$

Un INN supérieur ou égal à 100% indique que la disponibilité du milieu en azote n'est pas limitante pour la croissance des plantes. A l'inverse plus l'INN est faible (les valeurs minimales tournent autour de 30%) et plus l'azote est limitant.

Une approche similaire a été développée pour le phosphore (et le potassium). La courbe de référence a été établie entre la teneur en azote des parties aériennes vivantes (N_{viv}) et la teneur en phosphore (P_{viv}) d'un couvert de biomasse sèche par Duru *et al.* (1997).

$$P_{viv} = 0.15 + 0.065 \times N_{viv} \quad \text{Équation 3}$$

De la même manière que pour l'INN, l'indice de nutrition phosphatée (INP) correspond à l'écart entre la teneur en phosphore mesurée et la teneur de référence (fonction de l'azote mesuré).

$$INP_{ech}(\%) = 100 \times \frac{P_{viv,ech}}{P_{viv,ref}} = 100 \times \frac{P_{viv,ech}}{0.15 + 0.065 \times N_{viv,ech}} \quad \text{Équation 4}$$

Sur le domaine, les mesures et calculs des indices de nutrition azotée et phosphorée, ont été réalisés lors des deux campagnes de terrain en 2006 et 2007 par Pablo Cruz et Claire Jouany de l'INRA de Toulouse. Les résultats concernant les quatre types de communautés : pâturée et fertilisée sur sol calcaire, pâturée sur sol dolomitique, abandon sur sol dolomitique sont

données dans le Tableau 4. Les indices de nutrition azotée et phosphorée montre une disponibilité en azote supérieure dans la communauté fertilisée sur sol calcaire et plus qu'optimale pour le phosphore. Les disponibilités en éléments varient peu entre l'abandon et le pâturage, mais sont supérieures sur sol calcaire.

Tableau 4. Valeur moyenne par traitement des Indices de Nutrition azotée (INN) et phosphorée (INP). Les INN correspondent à la moyenne sur deux années de mesure 2006 et 2007. Les INP ont seulement été mesurés en 2006.

Communauté	INN	INP
Pâturage et fertilisation sur sol calcaire	62.9 ± 6.2	120.5 ± 2.9
Pâturage sur sol calcaire	43.1 ± 0.3	47.7 ± 2.1
Pâturage sur sol dolomitique	40.3 ± 0.7	36.3
Abandon sur sol dolomitique	38.2	37

B – Les expérimentations

Ce travail de thèse utilise quatre types de données et d'expérimentations. L'analyse de la structure des communautés végétales – des patrons d'abondance des espèces – est réalisée à partir de données existantes (relevés floristiques historiques) et de données acquises (relevés floristiques actuels). La caractérisation fonctionnelle des espèces au sein des communautés résulte de la mesure des traits fonctionnels des plantes et de recherches bibliographiques. La quantification des interactions entre plantes est basée sur une expérimentation de transplantation, *i.e.* suivi et récolte de phytomètres sur le domaine. Enfin, les déterminismes de la variabilité intraspécifique sont appréhendés par la culture en conditions contrôlées de deux espèces de *Poaceae* ayant des origines de population contrastées.

1 – La structure des communautés

1.1 – Les relevés floristiques historiques

Depuis 1972, des relevés floristiques ont été réalisés régulièrement sur le domaine de La Fage selon la méthode du transect en points contacts (Figure 18). Le long d'une ligne de 5 ou 10 mètres (selon les communautés) tous les 10 cm, les espèces en contact avec une aiguille

en acier matérialisant la verticale sont relevées (Daget & Poissonet 1971). Si aucune espèce n'est présente, l'état du sol est décrit : sol nu, litière ou cailloux.

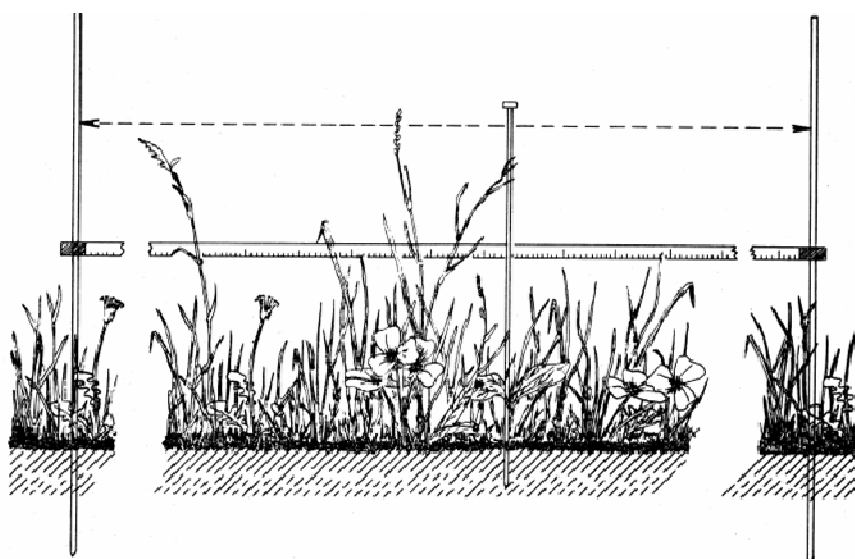


Figure 18. Illustration représentant la méthode des points contacts d'échantillonnage de la végétation herbacée en transect linéaire d'après Hubert (1978). Cette méthode a été utilisée pour l'ensemble des relevés de végétation historiques.

L'abondance des espèces correspond au nombre de contacts sur le transect. Les transects ont été placés entre 1972 et 1981 par Daniel Hubert de l'INRA de Montpellier afin de décrire l'ensemble des pelouses du domaine, en évitant les zones densément couvertes par les ligneux. D. Hubert a assuré le suivi de ces relevés jusqu'en 2004, depuis Didier Alard de l'université de Bordeaux 1 assure le maintien du dispositif. Les relevés floristiques ont été réalisés tous les ans sur 16 lignes permanentes de 5 mètres dans les parcelles pâturées et fertilisées, depuis la mise en place du traitement de fertilisation en 1978. 15 lignes ont été conservées pour décrire la communauté pâturée et fertilisée sur sol calcaire. Dans les parcelles pâturées, les lignes décrivent une station mais pas exactement le même emplacement (± 1 m). Les transects ont été effectués sur des lignes de 10 m en 1981, 1986, 1995, 1999 et 2004. Sur l'ensemble des relevés effectués par D. Hubert sur cette partie du domaine (86 identifiés), seuls les relevés de position géographique connue et suivis à chaque date ont été conservés. Après l'élimination des situations particulières comme les situations de doline, ou de calcaire dolomitique ainsi que les parcelles proches des bâtiments et bénéficiant d'une conduite particulière (apport d'engrais, pâturage continu...), 34 lignes de relevés sont disponibles dans les parcelles pâturées et utilisables pour la période 1981-2004. 8 lignes se trouvent sur sol calcaire, 26 sur sol dolomitique. Bien qu'ayant une dimension originale de 10m, ces données

ont pu être normalisées par rapport aux lignes des parcelles fertilisées (ligne de 5 m) à partir de la saisie des bordereaux papier. Dans les parcelles abandonnées, le suivi a été effectué sur 10 lignes de 10 m en 1987, 1992, 1994, 1997, 1999 et 2003. De la même manière, les 5 lignes en situation de doline ne sont pas intégrées dans les analyses. Les données brutes ne sont disponibles que pour les trois dernières années, la normalisation sur 5 m, n'a donc été possible que pour les relevés de 1997, 1999 et 2003.

Nous disposons donc de 15 lignes de 5m pour décrire la communauté pâturée et fertilisée sur sol calcaire sur la période 1978-2005, 8 lignes de 5m pour la communauté pâturée sur sol calcaire sur la période 1981-2004, 26 lignes de 5m pour la communauté pâturée sur sol dolomitique sur la période 1981-2004 et de 5 lignes de 10m pour la communauté abandonnée sur sol dolomitique sur la période 1987-2003 (Tableau 5). Avant toute analyse, les taxons non identifiés et les enregistrements d'autres organismes (mousses et lichens) ont été supprimés. Une mise à jour de la taxinomie des espèces a également été réalisée à partir de la nomenclature Euro+med Checklist.

Tableau 5. Relevés historiques disponibles sur le domaine. Le nombre de transects (*n*), la longueur des transects (*L*), le type de repère ainsi que les années où les relevés floristiques ont été réalisées sont indiqués pour les quatre types de communauté étudiés.

Types de communauté (gestion x sol)	n	L	Repère	Années échantillonnées
Pâturage et fertilisation sur sol calcaire	15	5	fixe	Tous les ans de 1978 à 2005
Pâturage sur sol calcaire	8	5	±1m	1981, 1986, 1995, 1999 et 2004
Pâturage sur sol dolomitique	26	5	±1m	1981, 1986, 1995, 1999 et 2004
Abandon sur sol dolomitique	4	10	fixe	1987, 1992, 1994, 1997, 1999 et 2003

1.2 – La structure actuelle des communautés

La structure actuelle des communautés a été évaluée sur les parcelles sélectionnées en 2007. Fin février, huit cages de 1×1 m par type de communauté ont été mises en place sur les parcours afin de protéger les plantes du pâturage. Avant la récolte des biomasses, les relevés en points contacts ont été réalisés sous les cages, 100 points sur 1 m². Les récoltes, coupe à

ras, à la fois de la biomasse et de la litière ont été réalisées au pic de végétation dans chaque traitement, soit le 28 mai dans la communauté pâturée et fertilisée sur sol calcaire, le 18 juin dans les communautés : pâturée sur sol calcaire et pâturée sur sol dolomitique et le 4 juillet dans la communauté abandonnée sur sol dolomitique. Le tri manuel de la litière (toutes espèces confondues) et de la biomasse verte par espèce a été effectué sur un sous échantillon de chaque récolte. La pesée de chacune de ces parties après 2 jours à l'étuve à 60°C donne la biomasse pour chacune des espèces. Ce travail long et laborieux a été réalisé au CEFÉ par l'équipe ECOPAR au sens large. Dans cette thèse nous utiliserons seulement les données d'abondance obtenues par la méthode des points contacts et non les données de biomasse.

2 – Les traits et autres caractéristiques des espèces

Les traits fonctionnels des plantes sont définis comme tous caractères morphologiques, physiologiques ou phénologiques mesurables à l'échelle de l'individu et ayant un impact sur la performance des espèces en terme de croissance, survie ou de reproduction (Violle *et al.* 2007b). Les attributs, représentent la valeur ponctuelle d'un trait fonctionnel pour un individu dans une communauté donnée. Certaines caractéristiques sont données à l'échelle de l'espèce, d'autres ont été mesurées in situ à l'échelle de la population, *i.e.* une espèce dans une communauté.

2.1 – A l'échelle de l'espèce

Pour chacune des espèces présentes sur le site – ayant été comptabilisée au moins une fois dans les relevés floristique historiques de D. Hubert ou dans les relevés de 2007 – une mise à jour de la taxinomie a été réalisée d'après la nomenclature Euro+Med Checklist. Diverses informations concernant les espèces ont été extraites des flores locales (de Bolòs *et al.* 1993; Bernard 1996) : la famille botanique, le type biologique au sens de Raunkiaer (1934), la pérennité, la persistance des feuilles pour les espèces ligneuses, la hauteur, la phénologie (début et période de floraison), la chorologie. La majeure partie de ce travail a été réalisée par Sarah Muhlberger en stage au sein de l'équipe ECOPAR pendant le premier semestre 2006. Cette base de données fut simplement complétée par la suite avec les espèces de 2007. Deux traits reproducteurs des espèces : l'agent de dispersion et le mode de pollinisation ont été extraits d'une base de données concernant la Flore de l'Hérault (Max Debussche, CEFÉ, données personnelles). Ces traits des espèces ou informations biogéographiques sont donc disponibles pour le pool entier d'espèces (Tableau 6).

Tableau 6. Liste des traits mesurés et autres caractéristiques biologiques des espèces extraits des flores et/ou de la littérature. n_{esp} indique le nombre d'espèces pour lesquelles le trait a été mesuré, n_{pop} indique le nombre de population (espèce au sein d'un type de communauté).

Traits	Echelle	Unité	n_{esp}	n_{pop}
Plante entière				
Durée de vie	Espèce	Categ.	334	–
Type Biologique	Espèce	Categ.	334	–
Hauteur Flore	Espèce	cm	334	–
Hauteur végétative	Population	cm	109	242
Hauteur reproductrice	Population	cm	107	230
Diamètre maximal	Population	cm	109	241
Traits reproducteurs				
Mode de pollinisation	Espèce	Categ.	334	–
Mode de dispersion	Espèce	Categ.	334	–
Masse des graines	Population	mg	89	192
Traits foliaires				
Surface du limbe	Population	cm ²	109	241
Longueur du limbe	Population	cm	109	241
Largeur du limbe	Population	cm	109	241
Surface spécifique des feuilles	Population	m ² kg ⁻¹	109	241
Teneur en matière sèche des feuilles	Population	mg g ⁻¹	109	242
Teneur en azote des feuilles	Population	mg g ⁻¹	109	242
Teneur en phosphore des feuilles	Population	mg g ⁻¹	108	235
Composition isotopique en carbone	Population	‰	109	242
Phénologie				
Date de Floraison Flore	Espèce	jour julien	334	–
Date de floraison	Population	jour julien	83	188
Date de fructification	Population	jour julien	89	192
Distribution géographique				
Chorologie	Espèce	Categ.	334	–

2.2 – À l'échelle de la population

Une campagne de criblage des traits fonctionnels a été menée au cours de cette thèse en 2006 et 2007 concernant à la fois les espèces dominantes mais aussi les espèces d'abondance moindre au sein des communautés (Tableau 6). Les mesures de traits fonctionnels des plantes ont été réalisées à l'échelle de la population, c'est à dire une espèce dans un type de communauté selon les protocoles standards (Cornelissen *et al.* 2003). Une partie des parcelles pâturées a été mise en défens (~ 50×25m) afin de permettre la reproduction des plantes, et donc la mesure des traits reproducteurs, les traits morphologiques et foliaires ont été mesurés juste avant le passage des animaux.

La morphologie de la plante entière est décrite par la hauteur végétative, la hauteur reproductrice et l'encombrement, mesurés sur 30 individus par population. La taille des plantes est fortement liée à l'aptitude à la compétition des espèces (Goldberg 1987; Gaudet & Keddy 1989).

En ce qui concerne les traits foliaires, les mesures ont été réalisées sur 10 individus par population au pic de végétation sur les plus jeunes feuilles matures bien exposées au soleil. La surface spécifique des feuilles saturées en eau, surface d'interception de la lumière d'une feuille par unité de masse sèche est reliée au taux net d'assimilation (Rees & Long 1992; Rees & Westoby 1997) et à la vitesse de croissance relative (Rees & Westoby 1997; Poorter & de Jong 1999; Poorter & Garnier 1999). La teneur en matière sèche des feuilles est une approximation de la densité des tissus, elle est liée à la rétention des nutriments dans la plante (Poorter & de Jong 1999; Poorter & Garnier 1999; Ryser & Urbas 2000).

Les teneurs en éléments sont obtenues avec 4 répétitions par population, correspondant aux broyats des feuilles récoltées pour les traits foliaires. Les broyages ont été réalisés au CEFE avec l'aide de Jérémie Deveaux du terrain d'expérience du CEFE. La teneur en azote des feuilles est fortement corrélée aux concentrations des principaux composés azotés des feuilles (la rubisco-carboxylase et la chlorophylle) impliqués dans la photosynthèse (Evans 1989). Les dosages de l'azote foliaire ont été réalisés avec l'aide de Bruno Buatois et Sandrine Bioulac de la plateforme d'analyse chimique et écologique du CEFE. L'appareil utilisé est un analyseur élémentaire CHN (modèle Flash EA1112 Series, ThermoFinnigan, Milano, Italy). Le phosphore des feuilles provient en grande partie des acides nucléiques mais aussi des membranes phospholipidiques et des molécules bioénergétiques comme l'ATP (Chapin *et al.* 1986; Chapin & Moilanen 1991). La teneur en phosphore des feuilles, impliquée dans de nombreux processus physiologiques, est donc soumise à diverses interprétations biologiques. Les dosages de phosphore ont été réalisés par Eric Lecloux et Claire Jouany de l'INRA de Toulouse. La composition isotopique en carbone des feuilles (ΔC^{13}) est un trait physiologique associé à l'efficacité d'utilisation de l'eau et à la tolérance au stress hydrique des plantes (Farquhar & Sharkey 1982; Farquhar & Richards 1984). Ces analyses ont été réalisées par le laboratoire CNRS de Solaize.

Le suivi régulier des parcelles en 2006 a permis pour la plupart des espèces étudiées d'estimer la date de floraison, date où approximativement 50 % des individus de l'espèce présents dans la communauté étaient en fleur. La date de fructification correspond à la date de récolte des premières graines matures. La masse des graines a été mesurée sur 5 lots de 10 graines, collectées sur un grand nombre d'individus (>10) au cours des deux campagnes de

mesures, après deux jours à l'étuve à 60 °C et préalablement débarrassées de tout accessoire (aile, pappus, etc.).

Tableau 7. Variation interannuelle des traits fonctionnels des plantes. La valeur du coefficient de Spearman (R_s) entre la valeurs du trait mesurée en 2006 et celle mesurée en 2007. Le nombre d'espèces ré-échantillonnées en 2007 correspond à $n = 13$ pour les traits morphologiques et foliaires et $n = 7$ pour la masse des graines et la date de maturation des graines. Les niveaux de significativité sont : ns, non significatif ; *, < 0.05, **, < 0.005, ***, < 0.001.

Traits	n	R_s
Hauteur végétative (cm)	13	0.83***
Hauteur reproductive (cm)	13	0.87***
Encombrement (cm)	13	0.23ns
Teneur en matière sèche des feuilles (LDMC, mg.g ⁻¹)	13	0.79**
Surface spécifique des feuilles (SLA, m ² .kg ⁻¹)	13	0.84***
Teneur en azote des feuilles (LNC, mg.g ⁻¹)	13	0.31ns
Teneur en phosphore des feuilles (LPC, mg.g ⁻¹)	13	0.68*
Composition isotopique en carbone des feuilles (ΔC^{13} , ‰)	13	0.76**
Surface foliaire (cm ²)	13	0.90***
Longueur du limbe (cm)	13	0.82***
Largeur du limbe (cm)	13	0.98***
Masse des graines (mg)	7	0.25ns
Date de fructification (jj)	7	0.75*

Les mesures ont été étalées sur deux années de climats contrastés. En effet, le domaine connu en 2006 une sécheresse printanière marquée, tandis qu'en 2007 l'été fut particulièrement pluvieux. 13 espèces ont été mesurées les deux années dans la même communauté afin d'évaluer la variabilité interannuelle des traits (Tableau 7). Il s'agit de *Brachypodium pinnatum*, *Bromus erectus*, *Bromus hordeaceus*, *Centaurea pectinata supina*, *Cerastium glomeratum*, *Coronilla minima*, *Koeleria vallesiana*, *Myosotis ramosissima ramosissima*, *Poa bulbosa*, *Potentilla neumanniana*, *Ranunculus gramineus*, *Teucrium chamaedrys* et de *Veronica arvensis*. La forte significativité des coefficients de Spearman calculés entre la valeur du trait en 2006 et celle de 2007 indique une forte conservation des rangs entre espèces (Garnier *et al.* 2001a; 2001b), à l'exception de 3 traits : l'encombrement des plantes, la teneur en azote foliaire et la masse des graines. Cette analyse interannuelle montre également que la variabilité intra-spécifique est inférieure à la variabilité observée entre espèces (Chapitre 7, Díaz & Cabido 1997; Westoby 1998; Cornelissen *et al.* 2003).

3 – Les interactions entre plantes

Une approche « phytomètre » a été utilisée, *i.e.* un individu cible ou phytomètre, est transplanté au sein d'une communauté végétale de « voisins », pour déterminer la nature et l'amplitude des interactions entre plantes dans ces quatre types de communautés végétales. Cinq espèces phytomètres toutes graminéoïdes ont été sélectionnées : *Bromus erectus*, *Brachypodium pinnatum*, *Carex humilis*, *Festuca christiani-bernardii* et *Koeleria vallesiana*. La performance de ces phytomètres en présence de voisins et dans des traitements contrôles sans voisins a été suivie individuellement au cours d'une saison de végétation (Figure 19).

Des talles de ces cinq espèces ont été récoltés fin août 2007, multipliés en serre, à Montpellier puis transplantés dans les communautés : pâturée et fertilisée sur sol calcaire, pâturée sur sol calcaire, pâturée sur sol dolomitique et abandonnée sur sol dolomitique. Cette expérimentation comprend 4 plots par type de communauté. Un plot correspond à un sous-plot avec voisins (communautés établies intactes, Figure 19A) apparié à un sous plot sans voisin (sol nu, Figure 19B et C). Dans chaque sous-plot, 4 individus par espèce cible ont été transplantés selon un tirage aléatoire. Les individus sont espacés de 30 cm et répartis sur 4 lignes. Chaque sous-plot est protégé par un grillage à lapin (mise en défens du pâturage). Les interactions entre plantes sont donc mesurées dans des communautés conditionnées par une certaine utilisation des terres (pâturage, fertilisation) mais en l'absence de pâturage l'année de l'expérimentation. Le suivi de chaque individu a été réalisé tous les mois depuis la transplantation sur le terrain le 16 octobre 2006 jusqu'à la récolte le 25 juillet 2007. La hauteur et l'encombrement maximal ont alors été mesurés pour chaque individu, ainsi que la hauteur des moyennes des communautés sur 4 points fixes de chaque sous-plot avec voisins. A la récolte, le nombre de talles reproducteurs a été noté, et les biomasses sèches végétatives et reproductrices mesurées.

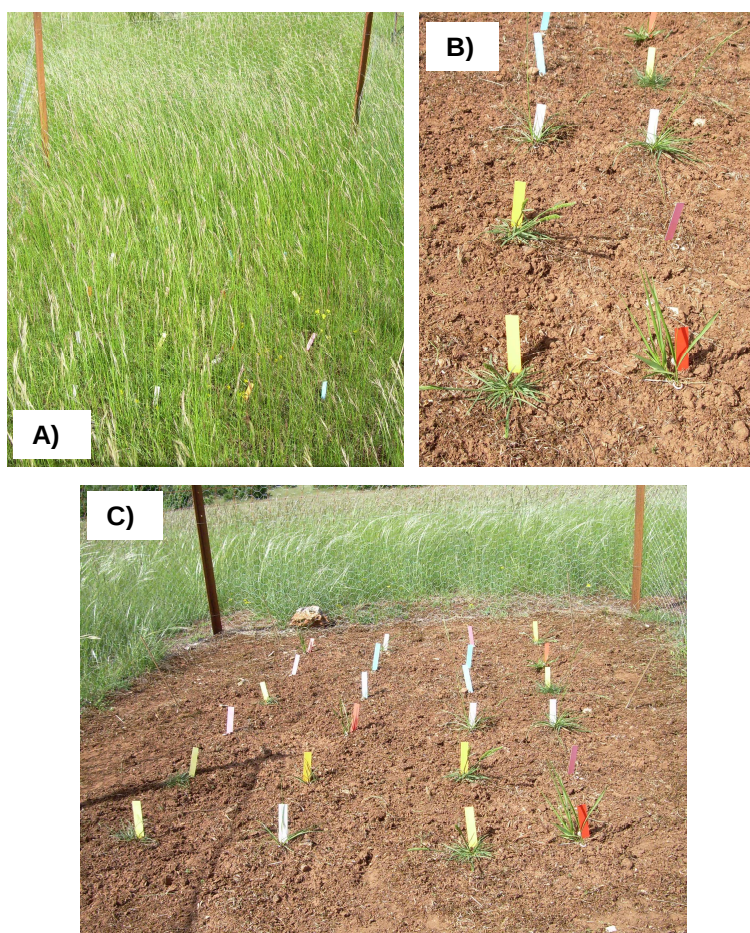


Figure 19. Photographie du dispositif expérimental concernant les interactions entre plantes. A) phytomètres en présence de voisins dans la communauté pâturée sur sol calcaire, B) et C) phytomètres dans le traitement « contrôle », *i.e.* sans voisin. Chaque couleur d'étiquette correspond à une espèce cible.

4 – La variabilité intraspécifique

Les espèces principales des 3 traitements de gestion agricole étudiés sur le domaine de La Fage (abandon, pâturage et pâturage associé à la fertilisation minérale) montrent généralement des variations intraspécifiques de traits fonctionnels dans le même sens que les variations interspécifiques (Chapitre 7). Une expérimentation conduite en conditions contrôlées, a été mise en place afin d'analyser les causes de cette variabilité intraspécifique (plasticité ou différenciation génétique) entre populations soumises à des pratiques agricoles contrastées depuis longtemps (30 ans pour la fertilisation, 20 ans pour l'abandon).

Deux espèces présentes dans tous les traitements mais avec des abondances contrastées, *Bromus erectus* (dominante) et *Koeleria vallesiana* (subordonnée) ont été choisies. 15 individus ont été prélevés dans les trois traitements de gestion agricole et multipliés en serre à Montpellier. 10 individus à partir desquels 8 éclats ont pu être obtenus

ont été sélectionnés par espèce et origine de population. 8 traitements ont été appliqués, 2 traitements de coupe (coupe et absence de coupe) et 4 traitements de fertilisation (+N, +P, +NP et absence de fertilisation). Les quantités apportées correspondent aux niveaux de fertilisation appliqués sur le domaine de La Fage depuis 1978, soit $65 \text{ kg.ha}^{-1}.\text{an}^{-1}$ pour l'azote (sous forme d'ammonitrate dosé à 33%) et $40 \text{ kg.ha}^{-1}.\text{an}^{-1}$ pour le phosphore (apporté tous les 3 ans sous forme d'oxyde de phosphore dosé à 18%, « super 18 »).

Au début de l'expérimentation (en fin d'hiver et au moment de la première fertilisation), la hauteur étirée des plantes et le nombre de feuilles ont été mesurés pour évaluer l'importance des différences initiales. La hauteur étirée et l'encombrement des plantes, la surface spécifique des feuilles et la teneur en matière sèche ont été mesurés au mois de juin (en pleine croissance). La biomasse des « coupes » puis celle des plantes récoltées en juin a également été mesurée.

C – Mesurer la diversité spécifique et fonctionnelle : état de l'art et choix des métriques

L'étude de la diversité biologique concerne une large gamme de disciplines au sein des sciences biologiques, chacune ayant développée ses indices et méthodes statistiques. Ces mesures de diversité jouent un rôle central en écologie et en biologie de la conservation même si la biodiversité ne peut pas être capturée entièrement par une seule valeur (Purvis & Hector 2000). Dans cette thèse, les diversités spécifiques et fonctionnelles de communautés de plantes herbacées du Causse du Larzac soumises à différentes pratiques de gestion pastorale sont appréhendées.

1 – Diversité spécifique

L'étude de la diversité spécifique est l'étude de la distribution des espèces au sein des communautés. Le concept de diversité, ou le « non concept » de diversité sensu Hurlbert (1971), comprend deux aspects essentiels : la richesse spécifique, *i.e.* le nombre total d'espèces coexistant au sein de la communauté, et l'équitabilité des espèces, *i.e.* la régularité de la distribution des espèces au sein de la communauté. Il s'agit ici d'une revue des principaux indices de diversité spécifique utilisés sur des données empiriques et non les

paramètres de courbes de distribution théoriques de l'abondance des espèces comme les séries logarithmique (Fisher *et al.* 1943) ou lognormale (Preston 1948).

1.1 – Richesse spécifique

La richesse spécifique, *i.e.* le nombre d'espèces présentes dans la communauté, est une composante apparemment simple de la diversité (Magurran 1988). L'inventaire exhaustif des espèces d'une communauté reste cependant difficile à réaliser sur le terrain.

1.1.1 – Estimer la richesse totale

Il existe des méthodes statistiques pour estimer la richesse totale d'une communauté alors que l'échantillonnage des espèces n'est pas exhaustif. Cette approche statistique consiste à estimer les espèces que l'on manque lors de l'échantillonnage des espèces au sein d'une communauté. Deux revues comparent et décrivent les différents estimateurs non paramétriques développés pour estimer la richesse spécifique totale d'une communauté sur la base d'un échantillonnage limité des espèces (Colwell & Coddington 1995; Chazdon *et al.* 1998). A titre d'exemple, les indices développés par Chao (1984; 1987) sont basés sur la richesse observée (S_{obs}) et le nombre d'espèces manquées lors de l'échantillonnage. Celui-ci est estimé par *i*) le nombre d'espèces représentées par un (a) et deux individus (b) dans le calcul de *Chao1* et *ii*) par le nombre d'espèces présentes sur un seul relevé (S_1) et deux relevés (S_2) dans le calcul du *Chao2*.

$$Chao1 = S_{obs} + \frac{a^2}{2b} \quad \text{Équation 5}$$

$$Chao2 = S_{obs} + \frac{S_1^2}{2S_2} \quad \text{Équation 6}$$

Les méthodes d'estimation de la richesse totale sont implémentées dans le logiciel libre EstimateS (Colwell 2000). Ce logiciel est disponible gratuitement à l'adresse suivante, <http://viceroy.eeb.uconn.edu/EstimateS>.

1.1.2 – Comparer des richesses

A ces difficultés techniques de quantification de la richesse spécifique *in situ*, s'ajoutent des différences d'effort d'échantillonnage entre études qui rendent les comparaisons directes impossibles. Les méthodes d'accumulation et de raréfaction permettent

la standardisation et la comparaison des données (Gotelli & Colwell 2001). L'échantillonnage des espèces d'une communauté peut se faire sur les individus (écologie animale, inventaires forestiers) ou à partir d'échantillons (transects, quadrats dans les communautés de plantes herbacées). Les courbes d'accumulation et de raréfaction peuvent donc être obtenues sur les individus ou sur les échantillons. Les courbes d'accumulation représentent le nombre d'espèces en fonction du nombre d'individus ou d'échantillons collectés (Figure 20).

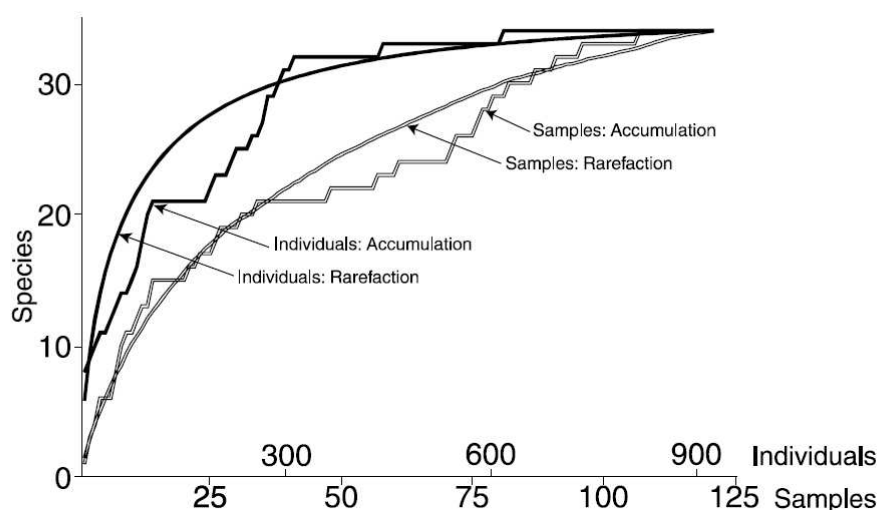


Figure 20. Courbe de raréfaction et d'accumulation basées sur les échantillons (en gris) et les individus (en noir). Les courbes d'accumulations des espèces correspondent à l'accumulation du nombre de taxons rencontrés en augmentant l'effort d'échantillonnage (courbes non lissées). Les courbes de raréfactions représentent la moyenne du re-échantillonnage répété. Elles sont donc l'attendu statistique des courbes d'accumulation correspondantes. Extrait de Gotelli & Colwell (2001).

Les courbes de raréfaction représentent la moyenne des « randomisations » effectuées pendant la procédure d'accumulation des espèces. La méthode de « randomisation » consiste au tirage sans remise de chaque relevé un à un. Les courbes de raréfaction sont donc l'attendu statistique des courbes d'accumulation correspondantes. Les méthodes de raréfaction sont implémentées dans le logiciel libre EstimateS. Pour comparer les communautés en terme de richesse spécifique et non de densité d'espèces (nombre d'espèces sur une certaine surface), Gotelli & Colwell (2001) recommandent la construction de courbes d'accumulation en fonction des individus échantillonnés et non des relevés (transect, quadrat...). Ces méthodes, utilisées en interpolation et non en extrapolation, permettent de déterminer la richesse spécifique d'un sous-échantillon ou d'un nombre fixés d'individus. Elles sont basées sur le nombre d'espèces réellement observées.

1.2 – Équitabilité des espèces

L'équitabilité⁹ des espèces correspond à la régularité de la distribution des abondances relative au sein de la communauté. Parmi les indices, développés afin de prendre en compte les différences d'abondance relative des espèces, on distingue les indices basés sur la théorie de l'information et les indices basés sur la dominance des espèces (Magurran 1988).

Le premier groupe d'indices est basé sur la théorie de l'information. L'indice de Shanon-Weiner (H) a été introduit en écologie comme une mesure de la stabilité des communautés (MacArthur & Levins 1967).

$$H = - \sum_{i=1}^S p_i \ln p_i \quad \text{Équation 7}$$

$p = (p_1, p_2, \dots, p_S)$ est le vecteur d'abondance relative des espèces au sein de la communauté. L'entropie de Shanon-Weiner mesure la quantité d'information contenue dans la distribution des espèces (Encadré 3), l'incertitude du processus d'échantillonnage des individus de la communauté.

L'équitabilité de Pielou (1969) est une mesure additionnelle d'équitabilité également basée sur l'indice de Shanon-Weiner.

$$E = \frac{H}{H_{\max}} = \frac{- \sum_{i=1}^S p_i \ln p_i}{\ln S} \quad \text{Équation 8}$$

E est comprise entre 0 et 1. Une équitabilité égale à 1 correspond à une communauté parfaitement équitable, c'est-à-dire que toutes les espèces de la communauté sont également abondantes.

Le concept de diversité introduit par Shanon peut être généralisé par Renyi (1961) qui a développé une famille d'entropie généralisée à un paramètre, q :

$$H_q = \frac{\left(- \ln \sum_{i=1}^S p_i^q \right)}{q-1} \quad \text{Équation 9}$$

⁹Evenness en anglais. Le terme « équitabilité » est largement utilisé dans la littérature écologique même si les traductions appropriées sont uniformité ou régularité.

Encadré 3. La notion d'entropie

En thermodynamique statistique l'entropie est une fonction d'état mesurant le degré de désordre d'un système au niveau microscopique. Plus l'entropie du système est élevée, moins ses éléments sont ordonnés, liés entre eux, capables de produire des effets mécaniques, et plus grande est la part de l'énergie inutilisée ou utilisée de façon incohérente.

Le concept d'entropie a été généralisé par Claude Shanon en théorie de l'information. Si l'on considère N événements de probabilité $p_1, p_2, \dots, p_N$, indépendants les uns des autres, alors :

$$H = - \sum_{i=1}^S p_i \ln p_i \quad \text{Équation 7}$$

L'entropie de Shannon (H) mesure la quantité d'incertitude liée à un événement aléatoire, ou plus précisément à sa distribution. Quand le logarithme utilisé est de base 2, l'entropie correspond au nombre de questions oui/non auxquelles il faudrait répondre pour déterminer l'identité de l'événement. Plus l'entropie est grande, moins le système contient d'informations.

Le formalisme du maximum d'entropie est un exemple particulier d'inférence bayésienne, il permet de déterminer la distribution la plus probable s'accordant avec les connaissances partielles du système. Il a récemment été utilisé en écologie (Shipley *et al.* 2006; Pueyo *et al.* 2007). Parmi un ensemble admissible de distributions, on choisit celle ayant l'entropie maximale, c'est-à-dire contenant le moins d'information possible.

L'autre groupe d'indices est basé sur la dominance des espèces. En effet, ces indices du fait de leur pondération, sont plus sensibles à l'abondance des espèces les plus largement représentées dans la communauté. La concentration des dominances des espèces (C) a été développée par Simpson (1949). Il s'agit de la probabilité que deux individus échantillonnés aléatoirement au sein de la communauté appartiennent à la même espèce ou probabilité de rencontre interspécifique (Hurlbert 1971).

$$C = \sum_{i=1}^S p_i^2 \quad \text{Équation 10}$$

Mais quand C augmente la diversité spécifique diminue.

Deux indices de diversité ont donc été développés sur la base de la concentration des dominances : l'indice de Gini-Simpson (D) et l'inverse de la concentration.

$$D = 1 - \sum_{i=1}^S p_i^2 \quad \text{Équation 11}$$

$$\frac{1}{C} = \frac{1}{\sum_{i=1}^S p_i^2} \quad \text{Équation 12}$$

L'indice de Gini-Simpson correspond à la probabilité que deux individus choisis aléatoirement dans la communauté appartiennent à deux espèces différentes.

Une autre mesure simple de la dominance au sein des communautés est la proportion de l'espèce la plus abondante (Berger & Parker 1970; May 1975). Comme pour la concentration des dominances de Simpson, l'inverse de l'indice de Berger-Parker est utilisé comme mesure de diversité.

1.3 – Une généralisation des indices

“Entropies are reasonable indices of diversity, but there is no reason to claim that entropy is diversity.”

Jost (2006)

Les indices de diversité décrits ci-dessus sont les plus utilisés dans la littérature écologique (Magurran 1988; Jost 2006). Ils diffèrent fondamentalement par l'emphasis mise sur les espèces dominantes ou sur l'ensemble des espèces quelle que soit leur abondance, *i.e.* la richesse spécifique. L'étude des relations mathématiques entre ces différents indices a permis de proposer une généralisation et une notation unique (Hill 1973). Cette généralisation suit celle formalisée pour les entropies par Renyi (1961). Il s'agit ici d'une famille de diversités d'ordre q :

$$N_q = \left(\sum_{i=1}^S p_i^q \right)^{\frac{1}{1-q}} \quad \text{Équation 13}$$

N_q est une diversité numérique générale d'ordre q . Quand q augmente, la mesure de diversité (N_q) est de plus en plus sensible aux espèces abondantes. $N_{-\infty}$, N_0 , N_1 , N_2 et N_{∞} représentent respectivement : la réciproque de la proportion de l'espèce la plus rare, la richesse spécifique, l'exponentielle de l'entropie de Shanon-Weiner, la réciproque de l'indice D de Simpson ou l'inverse de la concentration C de Simpson et la réciproque de la proportion de l'espèce la plus abondante ou plus connu sous le nom d'indice de Berger-Parker (Jost 2006). Le formalisme de Hill révèle donc que la richesse spécifique, l'exponentielle de l'indice de Shanon-Weiner, l'inverse de la concentration des dominances de Simpson représente fondamentalement la même mesure de diversité, mais diffèrent seulement par l'ordre de la

diversité (q), par l’emphase mise sur les espèces abondantes (Tableau 8). Les nombres de Hill sont considérés comme des vraies diversités au sens où ils représentent un nombre effectif d’espèces, *i.e.* le nombre d’espèces équitablement abondantes qu’il faut pour prédire cette valeur de diversité d’ordre q observée (Jost 2006).

Tableau 8. Conversion des indices de diversité « classiques », communément utilisés dans la littérature écologique, en diversités vraies. D’après Jost (2006).

Indice de diversité classique	Transformation	Indice de diversité vraie
Richesse spécifique $x = \sum_{i=1}^S p_i^0$	$x \rightarrow x$	
Entropie de Shanon-Weiner $x = - \sum_{i=1}^S p_i \ln p_i$	$x \rightarrow \exp(x)$	$\exp\left(- \sum_{i=1}^S p_i \ln p_i\right)$
Concentration des dominances de Simpson $x = \sum_{i=1}^S p_i^2$	$x \rightarrow \frac{1}{x}$	$\frac{1}{\sum_{i=1}^S p_i^2}$
Indice de Gini-Simpson $x = 1 - \sum_{i=1}^S p_i^2$	$x \rightarrow \frac{1}{1-x}$	$\frac{1}{1 - \sum_{i=1}^S p_i^2}$
Entropie de Renyi d'ordre q $x = \frac{\left(- \ln \sum_{i=1}^S p_i^q\right)}{q-1}$	$x \rightarrow \exp(x)$	$\left(\sum_{i=1}^S p_i^q\right)^{\frac{1}{1-q}}$

1.4 – Conclusion

Des méthodes appropriées existent pour quantifier la diversité spécifique des communautés écologiques. En ce qui concerne la richesse spécifique, les outils disponibles permettent d’estimer la richesse totale et de comparer les richesses de communautés obtenues par des efforts d’échantillonnage contrastés. En ce qui concerne l’équitabilité spécifique, une relation mathématique existe entre les indices classiques de diversité communément utilisés dans la littérature écologique. Néanmoins la complexité de la distribution des abondances au sein d’une communauté ne peut se capter par un seul indice (Lepš 2005). D’un point de vue

graphique, la structure en abondance d'une communauté est bien représentée par les courbes de dominance-diversité (e.g. Whittaker 1975; Grime 1998) et les profils de diversité, c'est-à-dire la représentation graphique de la diversité vraie (N_q) en fonction du paramètre q .

Les procédures de raréfaction ont été utilisées dans ce manuscrit pour comparer la richesse spécifique de communautés ayant été échantillonnées différemment tant du point de vue du nombre d'échantillons que de leur taille (relevés floristiques historiques). La structure des communautés a été appréhendée par les courbes de dominance-diversité et par la construction des profils de diversité pour chacune des 4 communautés étudiées (relevés floristiques actuels).

2 – Diversité fonctionnelle

De nombreuses études expérimentales concernant la relation entre la diversité et le fonctionnement des écosystèmes ont souligné le problème de négliger l'identité des espèces (e.g. Tilman *et al.* 1996; Chapin *et al.* 1997; Loreau & Hector 2001; Loreau *et al.* 2001). Les indices de diversité spécifiques sont basés sur le nombre et la distribution des espèces au sein des communautés. Ils ne prennent pas en compte les différences ou dissimilarités¹⁰ entre espèces. Les indices prenant en compte ces différences décrivent la diversité fonctionnelle des communautés.

2.1 – Le nombre de groupes fonctionnels

Une mesure commune de la diversité fonctionnelle dans les études concernant la relation entre diversité et fonctionnement est le nombre de groupes fonctionnels (e.g. Naeem & Li 1997; Hooper & Vitousek 1998; Hector *et al.* 1999; Tilman 2001; Tilman *et al.* 2001). Les espèces fonctionnellement semblables sont classées en groupes fonctionnels; ayant les mêmes réponses à un changement environnemental ou les mêmes effets sur le fonctionnement de l'écosystème (Gitay & Noble 1997). Classiquement les groupes fonctionnels sont définis à priori. Hector *et al.* (1999) utilisent 3 groupes fonctionnels : les espèces graminoides, les légumineuses fixatrices et les autres espèces herbacées. Cette classification est raffinée dans d'autres études par la distinction entre les graminées en C3 et en C4 (Tilman 2001; Tilman *et al.* 2001). Cette approche de classification soulève plusieurs problèmes : *i*) les résultats

¹⁰ Dissimilarity en anglais. Au contraire de dissimilitude, le terme « dissimilarité » n'existe pas en Français, il est cependant largement employé en mathématiques.

dépendent fortement de la manière de grouper les espèces, *ii*) la formation de groupes entraîne une perte d'informations en ce qui concerne les variables quantitatives (perte de la variation intra groupe) et *iii*) l'approche ne prend pas en compte l'abondance relative des espèces (Mason *et al.* 2003).

2.2 – La construction de dendrogrammes fonctionnels

Les travaux de Petchey & Gaston (2002; 2006) sur les méthodes de mesure de la diversité fonctionnelle s'inscrivent dans une approche de conservation des espèces. Ils utilisent une estimation de la diversité fonctionnelle (*FD*) dérivée de la diversité phylogénétique (*PD*) de Faith (1992; 1994). Il s'agit de la somme des longueurs de branches d'un dendrogramme construit sur les différences fonctionnelles entre espèces de la communauté (Figure 21). Cette méthode peut être utilisée avec un trait ou plusieurs mais présente un inconvénient majeur : elle ignore les différences d'abondance relative des espèces.

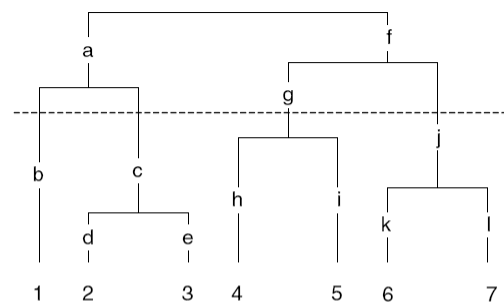


Figure 21. Exemple de dendrogramme fonctionnel entre les espèces numérotées de 1 à 7. Le dendrogramme est arbitrairement coupé par la ligne pointillée pour désigner quatre groupes fonctionnels : (1), (2, 3), (4,5), (6,7). La diversité fonctionnelle *sensu* Petchey & Gaston (2002), *FD*, correspond à la somme des longueurs de branches du dendrogramme fonctionnel. *FD* est analogue à la diversité phylogénétique (*PD*) d'un arbre phylogénétique (Faith 1992; 1994).

2.3 – L'école Mason

Par analogie avec la diversité spécifique, Mouillot *et al.* (2005) insistent sur deux composantes essentielles de la diversité fonctionnelle, *i.e.* la richesse fonctionnelle et l'équitabilité fonctionnelle. Mason *et al.* (2005) proposent une troisième composante, la divergence fonctionnelle. Ces trois types d'indices prennent en compte les différences fonctionnelles entre espèces basées sur un seul trait. La distribution des valeurs du trait est à la base de ces différentes mesures de la diversité fonctionnelle (Figure 22). Ces indices sont perpendiculaires, donc indépendants, et s'appliquent au même niveau d'organisation (celui de l'espèce ou de la population).

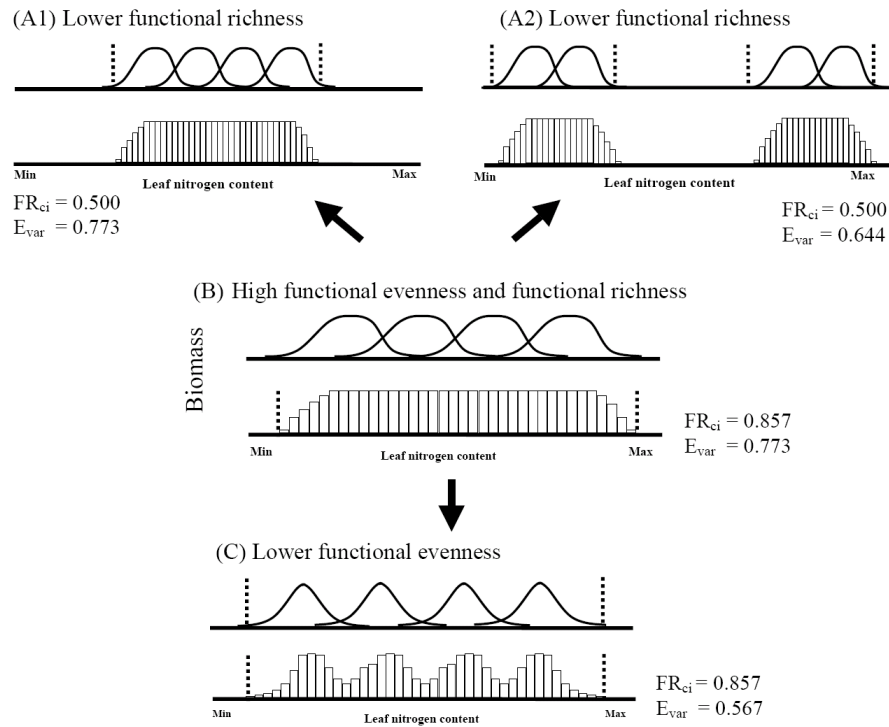


Figure 22. Richesse et équitabilité fonctionnelle. La distribution d'un trait, la teneur en azote foliaire, parmi les espèces constitutives de la communauté est décrite. La richesse fonctionnelle (FR_{ci}) décrit la gamme du trait représentée dans la communauté par rapport à la gamme connue du trait. L'équitabilité fonctionnelle (E_{var}) décrit la régularité de la distribution. Quatre cas particuliers sont illustrés : A1) faible richesse et forte équitabilité fonctionnelle, A2) faible richesse et faible équitabilité, C) forte richesse et forte équitabilité et D) forte richesse et faible équitabilité. Extrait de Mason *et al.* (2005).

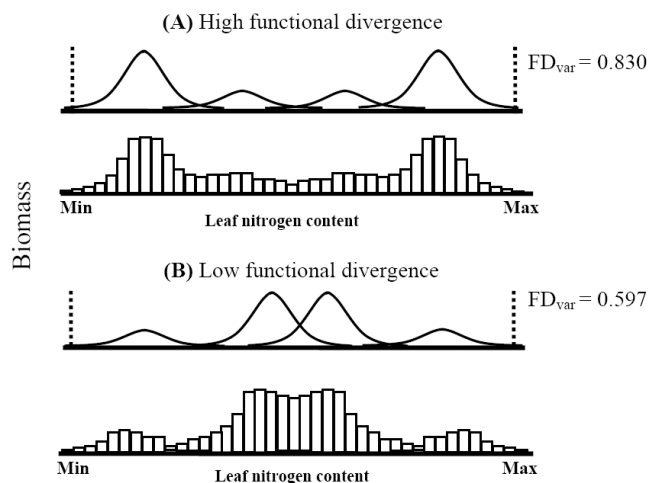


Figure 23. Divergence fonctionnelle. La divergence fonctionnelle (FD_{var}) décrit les patrons de convergence ou de dominance des traits entre les espèces dominantes de la communauté. Deux cas sont illustrés : A) une forte divergence fonctionnelle et B) une faible divergence fonctionnelle (convergence). Extrait de Mason *et al.* (2005).

La richesse fonctionnelle (FR) correspond à la part de la gamme du trait représentée dans la communauté par rapport à la gamme connue/possible du trait.

$$FR_{ti} = \frac{SF_{ti}}{R_t} \quad \text{Équation 14}$$

SF_{ti} est l'espace de niche occupé par la communauté i (gamme du trait fonctionnel t dans la communauté i) et R_t la gamme absolue du trait fonctionnel t . Si la gamme absolue du trait n'est pas connue, la gamme du trait dans le jeu de communautés étudiées peut être utilisée. Cet indice ne prend pas en compte les différences d'abondance relative mais simplement l'amplitude des valeurs de traits présentes au sein de la communauté.

L'équitabilité fonctionnelle (FE) correspond à l'uniformité de la distribution des fréquences dans l'espace de niche occupé. L'espace de niche occupé est divisé en un grand nombre (> 100) de catégories (espèces fonctionnelles), auxquelles un indice d'uniformité est appliqué. L'indice d'uniformité conseillé par les auteurs est l'équitabilité (E_{var}) de Smith & Wilson (1996).

$$E_{var} = 1 - \frac{2}{\pi} \arctan \left[\frac{\sum_{s=1}^S \left(\ln x_s - \sum_{t=1}^S \frac{\ln x_t}{S} \right)^2}{S} \right] \quad \text{Équation 15}$$

S est le nombre d'espèces fonctionnelles et x_s l'abondance de l'espèce fonctionnelle s . Cet indice est basé sur la variance des abondances entre espèces fonctionnelles. S'il existe assez de valeurs de traits disponibles pour chaque espèce, on classe en un nombre de catégories fonctionnelles supérieurs au nombre d'espèces, sinon on utilise directement la valeur moyenne du trait et l'abondance relative de chaque espèce.

Un autre indice d'équitabilité fonctionnelle est proposé par Mouillot *et al.* (2005). Cet indice (FRO) est basé sur l'indice d'équitabilité spécifique de Bulla (1994).

Pour des traits fonctionnels catégoriques,

$$FRO = \sum_{i=1}^C \min \left(p_i, \frac{1}{C} \right) \quad \text{Équation 16}$$

p_i est l'abondance relative de la catégorie i du trait fonctionnel et C le nombre total de catégories.

Pour des traits fonctionnels quantitatifs

$$FRO = \sum_{i=1}^{S-1} \min\left(PEW_{i,i+1}, \frac{1}{S-1}\right) \quad \text{Équation 17}$$

où S est le nombre d'espèces, et $PEW_{i,i+1}$ est le pourcentage de la différence pondérée des valeurs de traits entre les espèces i et $i+1$

$$PEW_{i,i+1} = \frac{EW_{i,i+1}}{\sum_{i=1}^{S-1} EW_{i,i+1}} \quad \text{Équation 18}$$

$$EW_{i,i+1} = \frac{|C_{i+1} - C_i|}{A_{i+1} + A_i} \quad \text{Équation 19}$$

C_i et A_i sont respectivement la valeur du trait et l'abondance de l'espèce i , les espèces étant rangées par valeurs croissantes de C_i . Cet indice mesure à quel point la communauté diffère de la régularité fonctionnelle maximale. Pour atteindre la régularité maximale ($FRO = 1$), la distance entre chaque paire de voisins les plus proches doit être égale à $1/(S-1)$ de la gamme total du trait fonctionnel dans la communauté, et l'abondance de chaque espèce doit être identique.

La divergence fonctionnelle représente le degré de différenciation des espèces d'une communauté dans l'espace de trait qu'elles occupent. L'indice de divergence fonctionnelle (FD_{var}) a été initialement proposé par Mason *et al.* (2003). Il s'agit essentiellement de la variance des valeurs de traits des espèces de la communauté, avec le carré des résidus pondérés par l'abondance relative des espèces.

$$FD_{var} = \frac{2}{\pi} \arctan\left[5 * \sum_{i=1}^S \left[(\ln C_i - \overline{\ln x})^2 * A_i\right]\right] \quad \text{Équation 20}$$

C_i est la valeur du trait pour la catégorie i du trait, A_i l'abondance relative de la catégorie fonctionnelle i , $\overline{\ln x}$ est la moyenne pondérée du logarithme du trait. Comme pour le calcul de l'équitabilité fonctionnelle (E_{var}) ; s'il existe assez de valeurs de traits disponibles pour chaque espèce, on classe en un nombre de catégories fonctionnelles supérieur au nombre d'espèces, sinon on utilise directement la valeur moyenne du trait et l'abondance relative de chaque espèce.

2.4 – L'entropie quadratique de Rao

Rao (1982) proposa le premier un indice de diversité prenant en compte les dissimilarités entre espèces. L'entropie quadratique de Rao (Q) correspond à la dissimilarité attendue entre deux individus tirés aléatoirement avec remise au sein de la communauté.

$$Q = \sum_{i=1}^S \sum_{j=1}^S d_{ij} p_i p_j \quad \text{Équation 21}$$

où d_{ij} représente la dissimilarité entre les espèces i et j . De nombreux auteurs se sont penchés sur les propriétés mathématiques de l'entropie quadratique de Rao (e.g. Shimatani 2001; Champely & Chessel 2002; Pavoine *et al.* 2005). Notons que si $d_{ij} = 1$ pour tous $i \neq j$ et si $d_{ii} = 0$ pour tout i , l'entropie quadratique de Rao (Q) est réduite à l'indice de diversité spécifique de Simpson (D). La dissimilarité entre paire d'espèces peut aussi bien être calculée à partir de différences phylogénétiques que fonctionnelles. Plusieurs méthodes existent pour calculer des dissimilarités entre paires d'espèces (Legendre & Legendre 1998; Podani *et al.* 2000), cité par Botta-Dukat (2005) (Encadré 4).

Encadré 4. Les méthodes de calcul de la dissimilarité fonctionnelle entre espèces. D'après Botta-Dukat (2005).

La méthode de calcul de la dissimilarité fonctionnelle entre les espèces dépend de la nature statistique des traits fonctionnels (variable qualitative ou quantitative).

1. Si les données sont qualitatives et non ordonnées, le coefficient de Podani (2000) peut être utilisé.

$$d_{ij} = \frac{u_{ij}}{n} \quad \text{Équation 22}$$

où u_{ij} est le nombre de traits différents entre les espèces i et j ; et n le nombre total de traits.

La distribution des types biologiques sensu Raunkiaer (1934) ou des classes de masse de graines au sein des communautés sont des exemples de traits qualitatifs.

2. Si les données sont quantitatives, la différence euclidienne par rapport au nombre de traits ou la différence moyenne de caractère (distance de Manhattan pondérée par le nombre de traits), peuvent être utilisées, respectivement :

$$d_{ij} = \frac{1}{n} \sqrt{\sum_{k=1}^n (X_{ik} - X_{jk})^2} \quad \text{Équation 23}$$

$$d_{ij} = \frac{1}{n} \sum_{k=1}^n |X_{ik} - X_{jk}| \quad \text{Équation 24}$$

où X_{ik} et X_{jk} représente la valeur du trait k pour l'espèce i et l'espèce j .

La surface spécifique des feuilles et la date de floraison des espèces constituant des communautés sont des exemples de traits quantitatifs.

3. Si les données sont mixtes, un mélange de données quantitatives et qualitatives, la dissimilarité de Gower (1971) est envisageable. Il s'agit de la moyenne pondérée entre les deux mesures de dissimilarité précédentes.

Les données doivent être standardiser pour : *i*) ne pas dépendre de l'unité de mesure du trait, *ii*) que les traits aient tous le même poids dans la mesure des différences entre paires d'espèces ; et enfin *iii*) comparer des communautés différentes (sous réserve d'appliquer la même standardisation des données) (Botta-Dukat 2005). Cet indice rempli tous les critères à priori définis par Mason *et al.* (2003) et lui seul prend à la fois en compte l'abondance relative des espèces et les dissimilarités entre paire d'espèces basées sur plusieurs traits. Une limite à l'utilisation de cet indice peut néanmoins être vue dans la difficulté de mesurer tous les traits pour toutes les espèces nécessaires aux calculs des dissimilarités.

2.5 – Les enveloppes fonctionnelles

Les « convex hull volumes » sont des mesures multivariées dérivées de la géométrie computationnelle, introduites en écologie pour étudier la distribution géographique des espèces (Ostro *et al.* 1999; Thuiller 2004) ou plus récemment la distribution des traits fonctionnels des espèces au sein d'une communauté (Cornwell *et al.* 2006). Pour une communauté définie par les espèces présentes et leurs caractéristiques fonctionnelles, le convex hull volume est une représentation multivariée de l'étendue des points (gamme multivariée des attributs fonctionnels des espèces) comme la plus petite zone pouvant englober tous les points. Cette technique limite les points dans l'espace multivarié vide (combinaison d'attributs fonctionnels non représentée par une espèce) par rapport au cube ou à la sphère. La méthode développée par Cornwell *et al.* (2006) quantifie la force du filtrage environnemental sur les traits des espèces d'une communauté en combinant l'utilisation de convex hull volumes sur les traits des espèces avec des modèles nuls d'assemblage des communautés. Les modèles nuls d'assemblage des communautés génèrent des convex hull volumes attendus sous l'hypothèse de non structuration de communauté, la significativité du filtrage environnemental correspond au test non paramétrique symétrique confrontant les convex hull issus des données empiriques à ceux attendus issus des modèles nuls. Comme dans toute approche multivariée, ou « pluritrait » d'étude de la structure fonctionnelle des communautés, les étapes de sélection et de normalisation des traits sont cruciales. Il apparaît essentiel de choisir des traits orthogonaux et de normaliser autant que possible par la gamme connue du trait pour comparer des communautés contrastées.

2.6 – Conclusion

L'entropie quadratique de Rao est actuellement le seul indice prenant à la fois en compte l'abondance relative des espèces et leur dissimilarités basée sur un ou plusieurs traits

fonctionnels. Cependant, la diversité fonctionnelle comme la diversité spécifique ne peut se résumer entièrement en une métrique. Ses différentes composantes (richesse, équitabilité et divergence) doivent être étudiées séparément pour une meilleure compréhension des systèmes écologiques et des avancées dans le débat entre diversité et fonctionnement. Par ailleurs, le filtrage environnemental et la limite à la similarité entre les espèces coexistantes ne s'exercent pas forcément de manière identique sur tous les traits. Nous avons donc préféré dans ce manuscrit une approche « unitrait » afin d'identifier les patrons de coexistence fonctionnelle au sein de communautés soumises à différents types de gestion pastorale. Pour chaque trait nous avons calculé le trait moyen des espèces de la communauté, le trait pondéré par l'abondance relative des espèces, la richesse fonctionnelle et la divergence fonctionnelle (FD_{var}).

**Approches diachronique et synchronique de la
dynamique des communautés suite aux
changements de pratiques pastorales**

“We live on a human-dominated planet. [...] The rates, scales, kinds, and combinations of changes occurring now are fundamentally different from those at any other time in history. We are changing Earth more rapidly than we are understanding it.”

Vitousek et al. (1997)

1 – Introduction

1.1 – Les changements d'utilisation des terres

L'impact actuel des activités humaines sur les écosystèmes n'est plus remis en doute, et les changements d'utilisation des terres représentent aujourd'hui l'impact humain le plus fort sur les écosystèmes (Vitousek *et al.* 1997; Foley *et al.* 2005). En Europe, ces changements correspondent à une forte urbanisation et concentration des activités agricoles dans les zones facilement accessibles, parallèlement à un délaissement de pans entiers de l'espace rural (MacDonald *et al.* 2000). Cette étude s'inscrit dans le cadre du changement d'utilisation des terres, et plus précisément des changements de pratique pastorale, dans la région des Grands Causses. De manière générale, les changements de pratique agricole correspondent à des modifications du régime des perturbations et/ou de la fertilité du milieu. Le pâturage est un type complexe de perturbation car les herbivores domestiques perturbent le couvert herbacé à la fois directement par le prélèvement de biomasse, et indirectement par le piétinement. L'abandon correspond à un arrêt des perturbations. La fertilisation est une manipulation directe de la disponibilité en nutriments.

1.2 – Les modèles de Grime et de Huston

La fertilité et le régime de perturbation sont deux facteurs ayant un fort contrôle sur la structure des systèmes herbacés (e.g. Grime 1973b; 1979; Huston 1979; 1994; Grace 1999; 2001). Deux modèles pragmatiques¹¹, *sensu* Keddy (1992b; 2005), considèrent ces deux facteurs comme les principaux contrôles de la richesse spécifique, c'est-à-dire déterminant le nombre d'espèces coexistant dans une communauté (Grime 1979; Huston 1979).

- Le modèle développé par Grime (1979) est basé sur l'observation d'une relation unimodale entre la richesse spécifique et la biomasse de communautés de plantes herbacées (Grime 1973b; Al-Muftly *et al.* 1977), c'est-à-dire l'observation d'une richesse

¹¹ Keddy (2005) fait la distinction entre deux classes de modèles résultant de deux attitudes fondamentalement différentes en écologie végétale. Les modèles théoriques testent *in situ* les conséquences logiques d'hypothèses alors que les modèles pragmatiques sont développés à partir de patrons observés *in situ*. Les mécanismes sont explorés une fois la généralité des patrons observés établie par l'accumulation d'un grand nombre de données.

maximale pour des niveaux intermédiaires de biomasse (Figure 24). Deux types de mécanismes limitent la richesse spécifique aux deux extrêmes du gradient de biomasse : à faible niveau de biomasse, la richesse spécifique est faible car peu d'espèces peuvent tolérer ces conditions extrêmes de faible fertilité ou de forte perturbation ; alors qu'à fort niveau de biomasse, la richesse spécifique est faible du fait de la dominance de quelques espèces fortement compétitrices dans des conditions de forte fertilité et de faible perturbation.

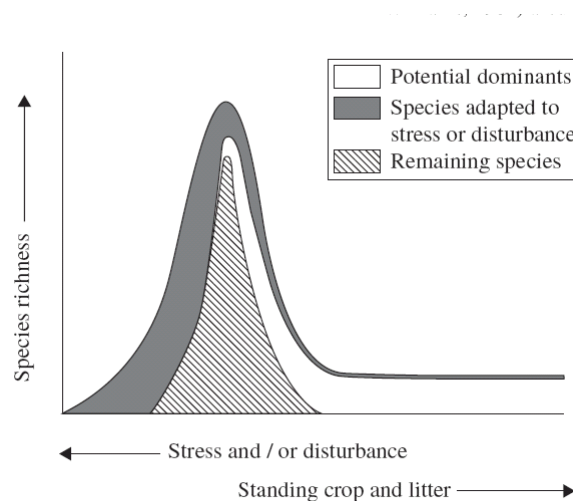


Figure 24. Modèle de Grime (1979) représentant la relation unimodale entre la richesse spécifique potentielle maximale et la biomasse de couverts herbacés. Ce modèle résume l'impact de deux facteurs décrit par un gradient de biomasse (fertilité et perturbation) sur la richesse spécifique locale. D'après Grime (1979) et extrait de Keddy (2005).

- Dans le modèle développé par Huston (1979), la richesse spécifique d'une communauté résulte d'un équilibre dynamique entre deux processus qui limite la richesse spécifique : *i)* l'exclusion des espèces par compétition dans des conditions de forte productivité et de forte fertilité du milieu, *ii)* la mortalité et le taux de récupération des populations dans des conditions de perturbation forte ou intense (Figure 25). Le modèle de Huston est une généralisation de l'hypothèse de perturbation intermédiaire (Connell 1979). Ce modèle prédit que la richesse spécifique est maximale quand aucun de ces deux processus ne domine. L'amplitude des variations de richesse en fonction des deux facteurs fertilité et perturbation dépend également de processus régionaux, notamment du nombre d'espèces présentes au sein du pool régional (Huston 1979; 1999).

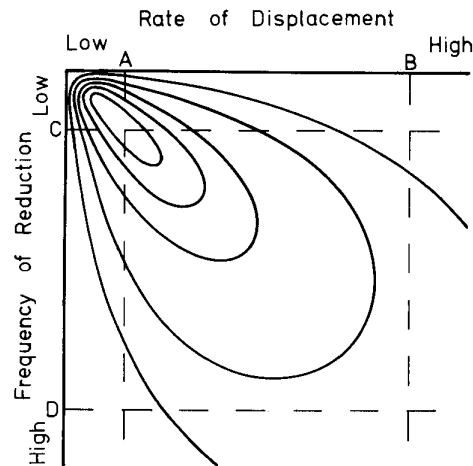


Figure 25. Modèle des équilibres dynamiques de Huston (1979). Les ellipses représentent des niveaux de richesse spécifique augmentant selon un gradient de l'extérieur vers l'intérieur. Dans ce modèle, deux facteurs réduisent la richesse : en abscisse, la fertilité du milieu jouant sur le taux de déplacement compétitif des populations, et en ordonnée, la fréquence et l'ampleur des perturbations jouant sur la mortalité et le taux de récupération des populations. D'après Huston (1979) et extrait de Grace (1999).

Les résultats d'études expérimentales concernant l'effet des pratiques de pâturage sur la richesse spécifique sont extrêmement variables. Cet effet dépend de l'intensité du pâturage, de la productivité du milieu, de l'aridité du milieu, et de l'histoire évolutive de l'herbivorie (e.g. Olff & Ritchie 1998; Proulx & Mazumder 1998; Marriott *et al.* 2004; Cingolani *et al.* 2005). Globalement, les fortes intensités de pâturage ont un effet négatif sur la richesse spécifique (Olff & Ritchie 1998), car peu d'espèces sont aptes à se maintenir dans des situations de fortes perturbations (Huston 1994, 1999). Au contraire, le pâturage modéré a un effet positif sur la richesse spécifique par rapport à des situations d'abandon (Pykälä 2004). Cet effet positif est permis par la réduction de l'intensité de la compétition au sein des communautés, évitant l'exclusion d'espèces peu compétitives (Olff & Ritchie 1998). Ces résultats sont donc cohérents avec le modèle de Huston (1994; 1999) qui a d'ailleurs été proposé pour définir des pratiques de conservation (Hobbs & Huenneke 1992). Mais, pour prédire des variations de richesse au sein d'une communauté, il est néanmoins nécessaire de connaître la position de celle-ci sur un gradient local de ressource et d'intensité de la perturbation.

1.3 – L'étude de la dynamique de la végétation

L'approche directe, ou diachronique, de la dynamique correspond à l'observation dans le temps des modifications de la végétation. Cette approche n'est actuellement possible que sur quelques systèmes clés où un suivi long terme a été effectué, comme par exemple le Park

Grass Experiment à Rothamsted dans le sud de l'Angleterre (e.g. Silvertown 1980; Silvertown *et al.* 2006). Quand de telles données temporelles ne sont pas disponibles, la dynamique de la végétation est inférée par une substitution du temps par l'espace, supposant les autres facteurs agissant sur la structure de la végétation (climat, sol, perturbation, histoire...) homogènes, égaux par ailleurs (Lepart & Escarré 1983). La confrontation expérimentale des approches synchronique et diachronique est encore peu fréquente, car elle nécessite les deux types de données, c'est-à-dire à la fois le suivi dans le temps et la comparaison dans l'espace de la structure des communautés. Sur le site américain de Cedar Creek, cette comparaison a permis de valider l'utilisation de l'approche synchronique dans le cadre d'une succession secondaire après abandon des cultures, tant pour l'étude de la structure des communautés (Foster & Tilman 2000) que pour le cycle de l'azote (Knops & Tilman 2000). Cette comparaison méthodologique n'existe pas à notre connaissance pour la réponse des communautés à l'intensification des pratiques pastorales. Cette comparaison est par ailleurs intéressante dans le cadre de la gestion du pâturage où la réponse de la végétation se met en place sur de longues périodes (Bullock *et al.* 2001).

1.4 – Problématique

Les pelouses étudiées dans ce travail sont des écosystèmes semi-naturels subissant ou ayant subi des contraintes anthropiques plus ou moins fortes, correspondant à des niveaux contrastés de perturbation et de fertilité. Il s'agit de communautés soit pâturées et fertilisées, soit pâturées seulement, soit abandonnées. En combinant les approches diachronique, par l'analyse de relevés de végétation effectués depuis la mise en place des traitements de gestion, et synchronique, par l'analyse de relevés de végétation réalisée en 2007, nous proposons de caractériser la réponse de ces communautés de plantes herbacées. Il s'agit ici de décrire et comprendre les patrons de structure des communautés en fonction de l'utilisation passée et actuelle de ces terres, et ce, par rapport à un état initial connu. Nous analysons à la fois les modifications de composition en espèces, d'abondance relative de celles-ci, mais aussi de richesse spécifique. Les questions posées dans ce chapitre sont les suivantes. 1) Quel est l'effet des pratiques pastorales sur la composition et la richesse en espèces ? 2) Les variations de richesse sont-elles cohérentes avec le modèle pragmatique de Huston ? 3) L'approche synchronique permet-elle d'inférer la dynamique de la végétation ?

2 – Matériel et Méthodes

2.1 – L'utilisation des terres

Les parcours du domaine INRA de La Fage sont traditionnellement pâturés par des brebis (cf. Matériel et Méthodes général). Trois types d'utilisation des terres existent aujourd'hui sur le domaine : la majorité des 300 ha sont pâturés deux fois dans la saison par le troupeau ovin viande; deux parcelles de 6.7 ha chacune reçoivent un apport d'azote et de phosphore minéraux depuis 1978, et sont pâturées en début de saison ; enfin, une parcelle de 3.8 ha est abandonnée depuis 1987.

2.2 – La structure des communautés

Depuis la mise en place de la gestion, un suivi de la végétation a été effectué sur la base de transects linéaires relevant les espèces en contact avec une aiguille en acier matérialisant la verticale en un certain nombre de points (e.g. Daget & Poissonet 1971). Si aucune espèce n'est présente au point considéré, l'état du sol est décrit (sol nu, litière ou cailloux). Dans ce chapitre, nous analysons les variations de composition spécifique et d'abondance relative des espèces décrites dans les relevés de végétation réalisés *i)* entre 1981 et 2004 sur tout le domaine (approche diachronique) et *ii)* en 2007 dans les quatre types de communautés (approche synchronique). Parmi les relevés historiques, nous avons sélectionné les dates communes (à plus ou moins un an près) aux trois types de pratique pastorale (pâturage, pâturage associé à la fertilisation, et abandon) afin de décrire les patrons de dynamique de la végétation sur des pas de temps comparables (Tableau 9). La dynamique de la végétation est donc appréhendée depuis 1981 dans les communautés pâturée et fertilisée, et pâturée seulement, et depuis 1987 dans la communauté abandonnée (date de la mise en place du traitement, de l'arrêt du pâturage). Nous avons également distingué les relevés selon le type de sol (calcaire et dolomitique) en éliminant les situations de transition (calcaire dolomitique) et de doline. Cette étape a été réalisée à l'aide d'un système d'information géographique (SIG) élaboré à l'échelle du domaine (voir le chapitre 2). La sélection des relevés par type de sol a été réalisée par intersection entre la couche thématique pédologie et celle décrivant la position géoréférencée des relevés floristiques. La dynamique de quatre types de communautés est donc étudiée dans ce chapitre : la communauté pâturée et fertilisée sur sol calcaire, pâturée sur sol calcaire, pâturée sur sol dolomitique, et abandonnée sur sol dolomitique. Les informations concernant les relevés floristiques disponibles par type de communauté sont reportées dans les Tableaux 9 et 10.

Tableau 9. Données utilisées pour l'analyse diachronique parmi l'ensemble des relevés floristiques réalisé par D. Hubert depuis la mise en place du domaine La Fage. Une croix indique la disponibilité des relevés floristiques entre 1978 et 2005. Les relevés utilisés dans chaque type de pratique pastorale sont en gras.

Année	Types de pratique pastorale		
	Pâturage + fertilisation	Pâturage	Abandon
1978	X		
1979	X		
1980	X		
1981	X	X	
1982	X		
1983	X		
1984	X		
1985	X		
1986	X	X	
1987	X		X
1988	X		
1989	X		
1990	X		
1991	X		
1992	X		X
1993	X		
1994	X		X
1995	X	X	
1996	X		
1997	X		X
1998	X		
1999	X	X	X
2000	X		
2001	X		
2002	X		
2003	X		X
2004	X	X	
2005	X		

2.3 – Décrire des patrons multi-spécifiques

Les changements de végétation, à la fois de cortège floristique et d'abondance relative des espèces, ont tout d'abord été étudiés par une analyse non symétrique des correspondances sur l'ensemble des relevés floristiques de l'approche diachronique. Dans tout le manuscrit de thèse, nous avons privilégié l'analyse non symétrique (Kroonenberg & Lombardo 1999) à la plus classique analyse des correspondances (Hill 1974), car elle met l'emphasis sur les espèces

dominantes et permet d'éviter les fortes correspondances entre relevés peu riches en espèces et les espèces faiblement abondantes (Couteron *et al.* 2003).

Tableau 10. Effort d'échantillonnage de la structure des communautés dans les deux types d'approches : diachronique et synchronique.

Approche	Type de communautés (pratique pastorale x sol)			
	Pâturage + fertilisation calcaire	Pâturage calcaire	Pâturage dolomie	Abandon dolomie
Synchronique (2007)	8 quadrats de 1m ² , répartis sur 2 parcelles	8 quadrats de 1m ² , répartis sur 2 parcelles	8 quadrats de 1m ² , répartis sur 2 parcelles	8 quadrats de 1m ² , répartis sur 1 parcelle
Diachronique (de 1981 à 2004)	15 lignes de 5m, réparties sur 2 parcelles	8 lignes de 5m, réparties sur 4 parcelles	26 lignes de 5m, réparties sur 9 parcelles	4 lignes de 10m, réparties sur 1 parcelle

2.4 – Appréhender les variations de richesse spécifique

Dans l'approche diachronique, la richesse spécifique de la communauté a été appréhendée par la construction de courbes de raréfaction basées sur les échantillons, puis converties en courbes de raréfaction basées sur les individus. Ces méthodes permettent de comparer des situations différant par l'effort d'échantillonnage des relevés floristiques (nombre et dimensions) et de standardiser la mesure de richesse spécifique (Chapitre 2, Gotelli & Colwell 2001). La richesse reportée dans cette approche est une richesse attendue si l'on avait échantillonné aléatoirement 700 individus (contacts) dans la communauté. Il s'agit du plus petit nombre de contacts observés par transect dans tout le jeu de données floristiques. Dans l'approche synchronique, la richesse spécifique observée correspond au nombre d'espèces relevées au sein d'un même quadrat. Il s'agit donc de la moyenne de la densité d'espèces observées par m² dans chaque communauté.

3 – Dynamique de la composition spécifique

3.1 – Axes majeurs de structuration

L'analyse non symétrique des correspondances (Figure 26) réalisée sur l'ensemble des relevés floristiques effectués entre 1981 et 2004 dans les quatre types de communautés met en évidence les axes majeurs de structure de la végétation. L'ordination des espèces (Figure

26A) et des relevés (Figure 26B) est représentée dans le plan factoriel défini par les deux premiers axes de cette analyse.

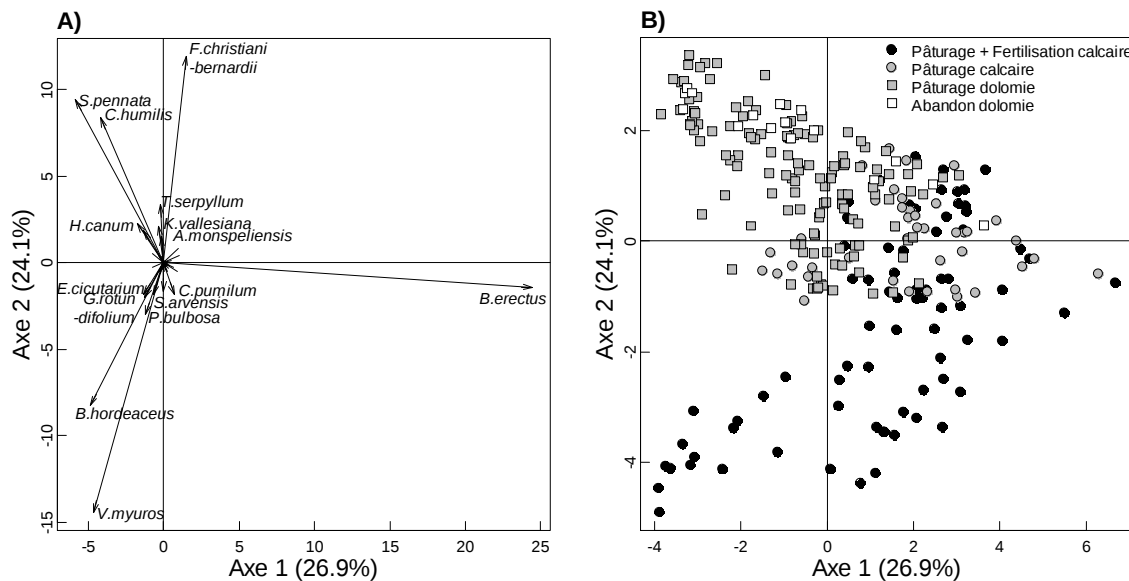


Figure 26. Ordination des espèces (A) et des relevés (B) de l'approche diachronique dans le plan factoriel défini par les deux premiers axes d'une analyse non symétrique des correspondances. Les noms des espèces qui contribuent le plus à l'ordination sont indiqués.

Le premier axe, expliquant 26.9% de la variance, est défini principalement par *Bromus erectus*, graminée pérenne dominante¹² dans toutes les communautés (Figure 27A). Le second axe (24.1% de variance expliquée) discrimine fortement les types de pratique pastorale : abandon, pâturage et pâturage associé à la fertilisation. L'abondance de *Stipa pennata*, *Festuca christiani-bernardii* et *Carex humilis* (coordonnées positives sur l'axe 2) caractérise les communautés pâturée et abandonnée sur sol dolomitique (Figure 27E). Les relevés de la communauté pâturée sur sol calcaire se trouvent en position intermédiaire sur cet axe, alors qu'une partie des relevés de la communauté fertilisée sur sol calcaire se trouve à l'extrémité négative, caractérisée par *Vulpia myuros* et *Bromus hordeaceus*, deux *Poaceae* annuelles (Figure 26). L'ordination des espèces illustre la dominance des espèces graminoides sur l'ensemble des milieux ouverts du domaine, et sur l'ensemble des relevés floristiques décrivant les quatre types de communautés.

¹² Selon Grime (1998) les espèces dominantes sont celles qui contribuent à 80% de la biomasse de la communauté. Dans ce chapitre, l'abondance des espèces est évaluée en terme d'occurrence, de contacts au sein d'une unité d'échantillonnage (le quadrat ou le transect) et non en terme de biomasse sèche.

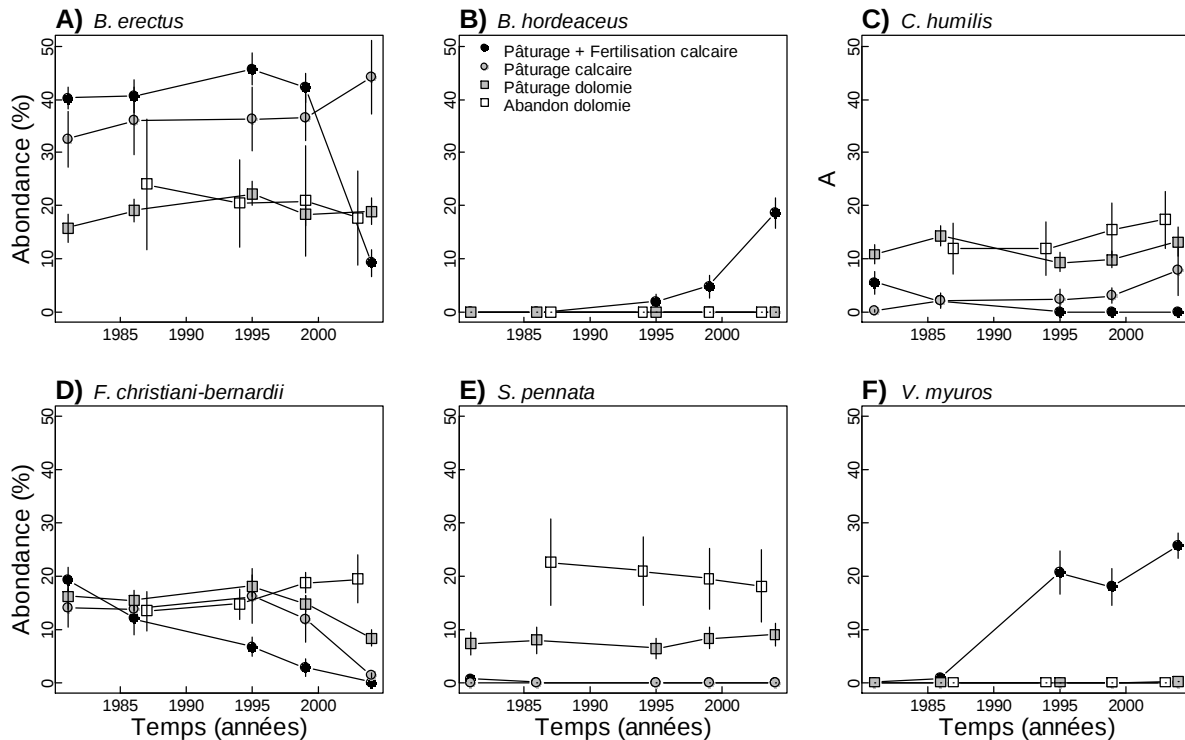


Figure 27. Dynamique de l'abondance relative dans les quatre types de communautés des 6 espèces contribuant majoritairement à l'ordination des relevés de l'approche diachronique (Figure 26A) : A) *Bromus erectus*, B) *Bromus hordeaceus*, C) *Carex humilis*, D) *Festuca christiani-bernardii*, E) *Stipa pennata* et F) *Vulpia myuros*.

3.2 – Composition initiale et dynamique dans les quatre types de communautés

La Figure 28 décrit l'évolution temporelle de la composition de ces quatre types de communautés. Cette évolution est représentée par les variations des scores moyens le long des deux premiers axes de l'analyse précédente. Les différences initiales de structure des communautés entre les deux types de sols, calcaire et dolomitique, sont visibles sur l'axe 1 (Figure 28A). Même si les quatre types de communauté sont toutes initialement caractérisés par la dominance de *B. erectus* et la présence en abondance plus faible de *F. christiani-bernardii*, la dominance de *B. erectus* est plus forte sur sol calcaire (Figure 27A). Les communautés sur dolomie sont également caractérisées par la présence initiale de *C. humilis* (Figure 27C) et *S. pennata* (Figure 27E), cette dernière étant particulièrement abondante dans la communauté abandonnée.

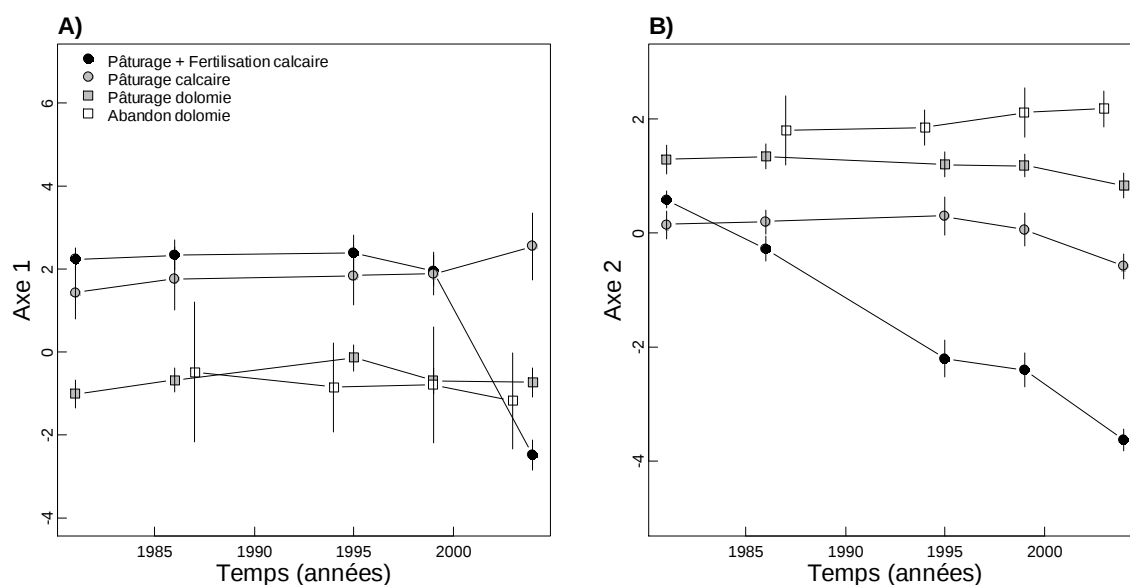


Figure 28. Dynamique de la composition en espèces des quatre types de communautés comme représentée par le premier (A) et le second axe (B) de l'analyse non symétrique des correspondances réalisées sur l'ensemble des relevés de l'approche diachronique.

La communauté pâturée et fertilisée sur sol calcaire se distingue des trois autres communautés. Le brusque décrochement sur l'axe 1 de l'analyse non symétrique des correspondances entre 1999 et 2004 (Figure 26B, Figure 28A) traduit une forte diminution de l'abondance de *B. erectus* entre ces deux dates (Figure 27A). La variation négative graduelle sur l'axe 2 au cours du temps (comme illustrée par la valeur du coefficient de Spearman : $R_s = -1$, $P = 0.017$) traduit elle une augmentation graduelle de l'abondance de *V. myuros* ($R_s = 0.9$, $P = 0.083$) et de *B. hordeaceus* ($r_s = 0.97$, $P = 0.005$) (Figure 27B et F). Au contraire, la composition des trois communautés pâturée sur sol calcaire, pâturée sur sol dolomitique, et abandonnée sur sol dolomitique varie peu au cours du temps. L'absence de variation le long de l'axe 1 (Figure 28A) illustre la stabilité de l'abondance relative de *B. erectus* dans ces trois communautés (Figure 27A). La faible variation sur l'axe 2 des communautés pâturées sur sols calcaire et dolomitique (Figure 28B) décrit une légère baisse de l'abondance relative de *F. christiani-bernardii* (Figure 27D).

La Figure 29 représente la dynamique de la composition en types biologiques dans chaque communauté. La composition de la communauté abandonnée sur sol dolomitique est particulièrement stable depuis la date d'arrêt pâturage (Figure 29D). Il n'y a pas ou peu d'espèces annuelles (thérophytes) dans cette communauté, dominée par les espèces hémicryptophytes et chaméphytes. De même, la composition en types biologiques des deux communautés pâturées, sur sol calcaire et sur sol dolomitique, est relativement stable au cours

du temps. Il faut cependant noter une augmentation de la proportion d'espèces annuelles à partir de 1995 et maintenue jusqu'en 2004, parallèlement à une légère baisse de la proportion des espèces chaméphytes dans ces deux communautés pâturées (Figure 29B et C). En ce qui concerne la communauté pâturée et fertilisée sur sol calcaire, sa composition en types biologiques subit de profonds changements entre 1981 et 2004 (Figure 29A). Ces changements sont graduels et correspondent à *i*) une diminution de la proportion d'espèces chaméphytes jusque la quasi-disparition de ce type biologique en 2004, *ii*) une diminution de moitié de la proportion des espèces hémicryptophytes, et *iii*) la forte colonisation des espèces annuelles (thérophytes) qui passent de 8% des espèces à 60% en 23 ans.

Les quatre types de communautés diffèrent donc fortement en termes d'identité et d'abondance des espèces au cours du temps. Ces différences résultent de différences initiales de composition, de l'influence du substrat, mais aussi de dynamique de la végétation, et de composition en types biologiques en réponse aux pratiques de gestion (Figure 26, Figure 27, Figure 28, Figure 29).

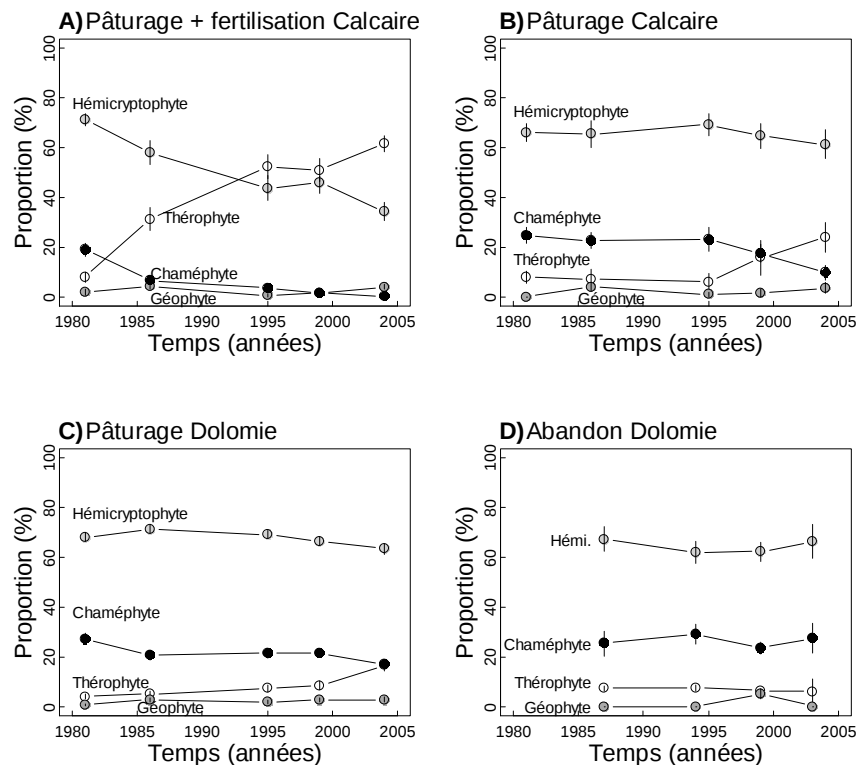


Figure 29. Dynamique de la composition en types biologiques dans les quatre types de communautés (approche diachronique) : A) communauté pâturée et fertilisée sur sol calcaire, B) communauté pâturée sur sol calcaire, C) communauté pâturée sur sol dolomitique et D) communauté abandonnée sur sol dolomitique.

3.3 – Composition actuelle des quatre types de communautés

L'analyse non symétrique des correspondances (Figure 30) réalisée sur les relevés floristiques effectués en 2007 (8 quadrats de 1m² dans chaque type de communauté) décrit les axes majeurs de structure de la végétation observés actuellement.

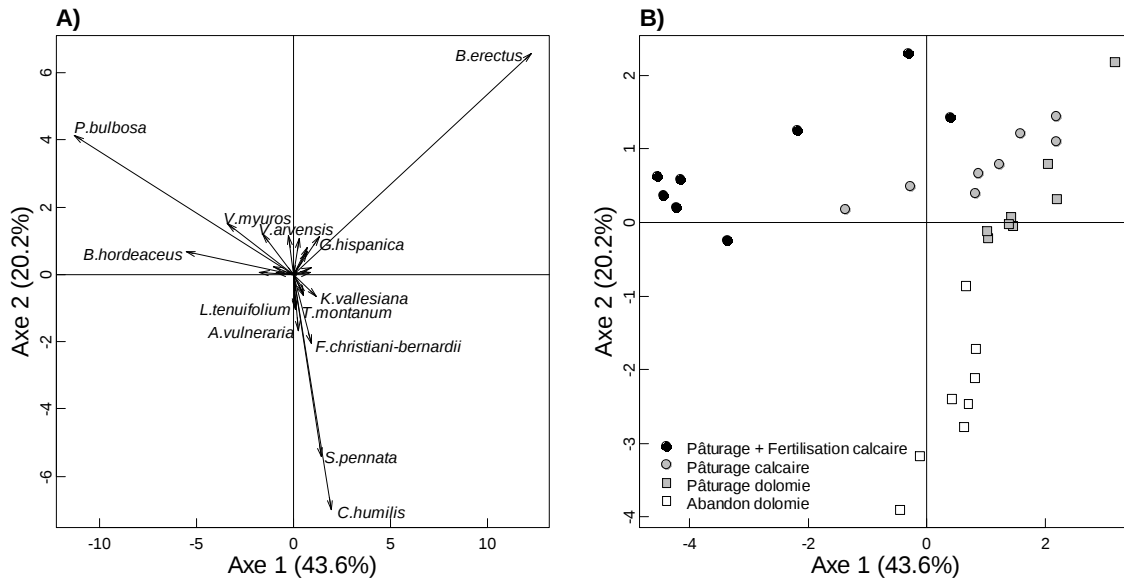


Figure 30. Ordination des espèces (A) et des relevés (B) de l'approche synchronique dans le plan factoriel défini par les deux premiers axes d'une analyse non symétrique des correspondances. Les noms des espèces qui contribuent le plus à l'ordination sont indiqués.

On retrouve les patrons de structure de la végétation identifiés précédemment dans l'approche diachronique. Le premier axe de cette analyse (46.1 % de variance expliquée) est défini positivement par *B. erectus* et négativement par *B. hordeaceus*, *P. bulbosa* et *V. myuros*. Ce premier axe de structure de la végétation discrimine fortement la communauté pâturée et fertilisée sur sol calcaire par ses coordonnées négatives ($F_3 = 21.2$, $P < 0.001$). Le second axe de cette analyse (20.2 % de variance expliquée) est défini positivement par *B. erectus* et négativement par *C. humilis*, *S. pennata* et *F. christiani-bernardii*. Ce second axe discrimine fortement la communauté abandonnée sur sol dolomitique par ses coordonnées négatives ($F_3 = 33.4$, $P < 0.001$), dû à aux abondances relatives importantes de *C. humilis* et *S. pennata* dans cette communauté. Les communautés pâturées sur sol calcaire et dolomitique sont caractérisées par une forte dominance de *B. erectus*. Elles présentent peu de différenciation le long des deux axes, mais diffère toutefois par l'abondance relative de *S. pennata*.

La communauté pâturée et fertilisée sur sol calcaire se distingue clairement des trois autres communautés par sa composition en types biologiques (Figure 29). En effet, les espèces annuelles sont particulièrement nombreuses dans cette communauté qui ne contient plus aucune espèce chaméphyte en 2007 (Figure 29A). La communauté abandonnée sur sol

dolomitique, dominée par les espèces hémicryptophytes, se distingue des deux communautés pâturées par la quasi-absence d'espèces annuelles et la forte proportion occupée par les espèces chaméphytes (Figure 29D). Dans les communautés pâturées sur sol calcaire et sur sol dolomitique, la majorité des espèces sont hémicryptophytes. Les espèces annuelles et chaméphytes sont également présentes dans ces deux communautés (Figure 29B et C).

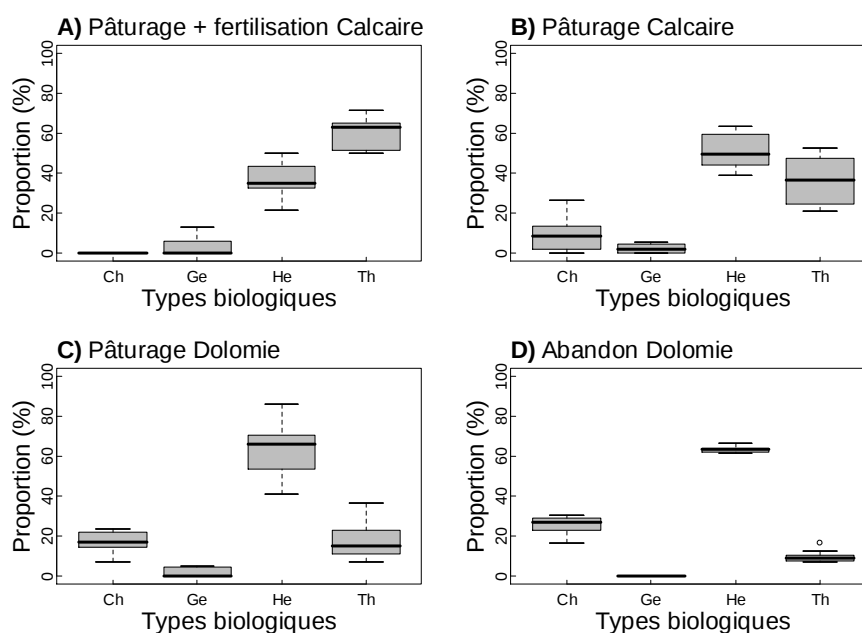


Figure 31. Composition actuelle en types biologiques dans les quatre types de communautés (approche synchronique) : A) communauté pâturée et fertilisée sur sol calcaire, B) communauté pâturée sur sol calcaire, C) communauté pâturée sur sol dolomitique et D) communauté abandonnée sur sol dolomitique.

La correspondance entre les abondances relatives moyennes dans chaque type de communautés (approche synchronique) et le dernier suivi de l'approche diachronique (2003 ou 2004) est reportée dans la Figure 32. Il en résulte que trois types de communautés (pâturée et fertilisée sur sol calcaire, pâturée sur sol dolomitique, et abandonné sur sol dolomitique) sont décrits de manière similaire par les deux types d'approche ($R_s \geq 0.43$, $P \leq 0.005$, Figure 32A, C et D). En revanche, la correspondance est faible pour la communauté pâturée sur sol calcaire ($R_s = 0.15$, $P = 0.410$, Figure 32B). En effet, cette communauté est fortement envahie par les ligneux bas (e.g. *B. sempervirens*) et les espèces associées (*B. pinnatum*). Ces espèces apparaissent dans les relevés de l'approche diachronique (Figure 32B), mais lors de l'échantillonnage synchronique, une emphase a été mise sur les espèces herbacées. Les quadrats ont été préférentiellement placés dans les parties de pelouse évitant les zones de

ligneux bas, ce qui explique la faible correspondance entre les deux types d'approche pour cette communauté.

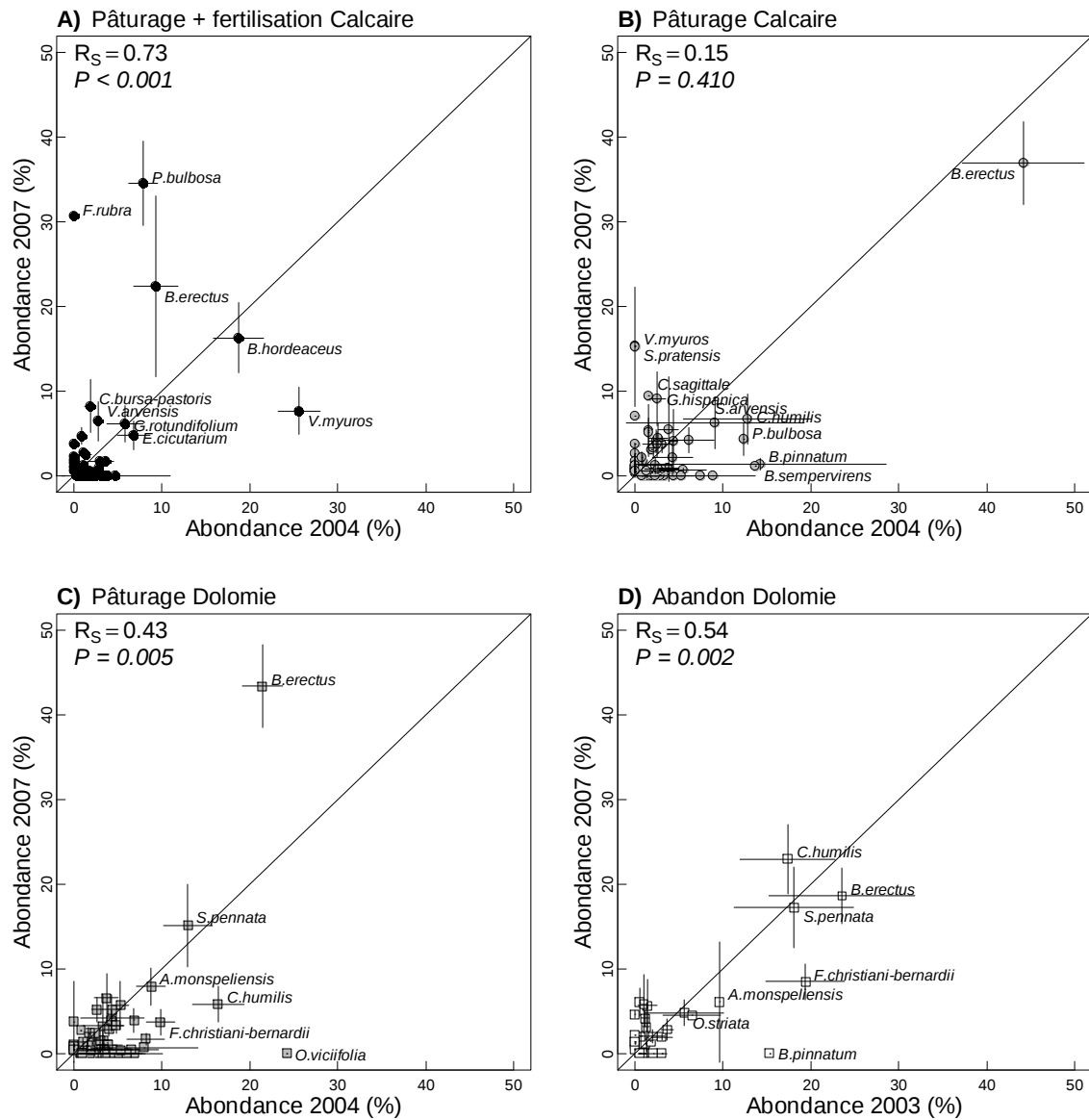


Figure 32. Comparaison de l'abondance relative moyenne des espèces entre le dernier relevé de l'approche diachronique (2003 ou 2004) et les observations de l'approche synchronique (2007) dans les quatre type de communautés : A) pâturée et fertilisée sur sol calcaire, B) pâturée sur sol calcaire, C) pâturée sur sol dolomitique et D) abandonnée sur sol dolomitique. Le nom des principales espèces est indiqué. Les coefficients de Spearman et probabilité associées sont donnés, les espèces prises en compte dans cette analyse ont une abondance relative non nulle dans les deux types de relevés.

4 – Dynamique de la richesse spécifique

La Figure 33 décrit la dynamique de la richesse spécifique dans les quatre types de communauté pour l'approche diachronique (A) et synchronique (B).

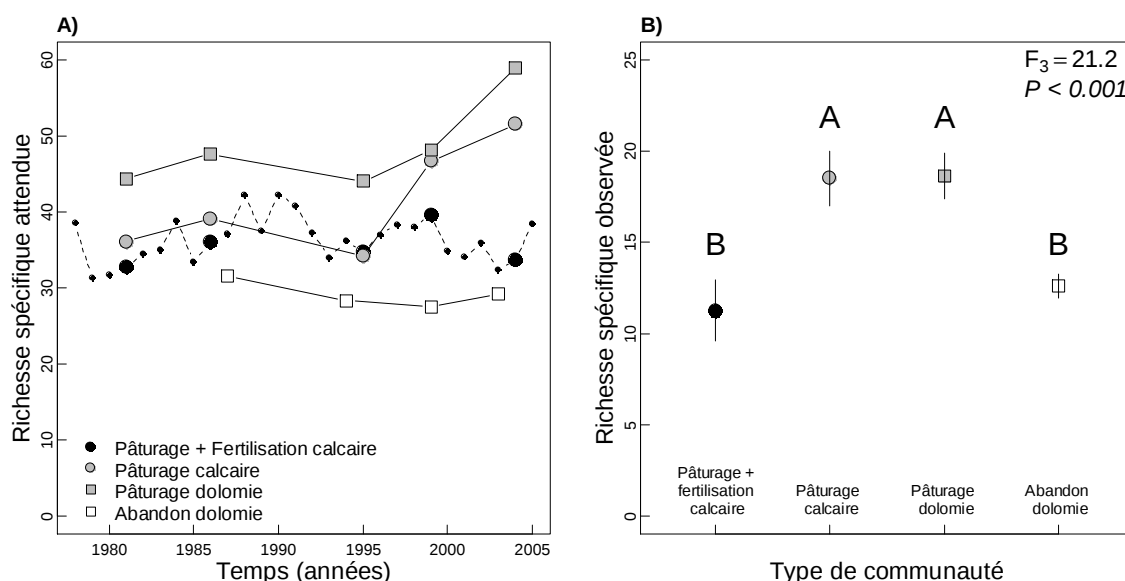


Figure 33. Variation de la richesse spécifique : A) au cours du temps dans les quatre types de communauté (approche diachronique) et B) entre types de communauté en 2007 (approche synchronique). La richesse spécifique attendue pour 700 individus échantillonnés aléatoirement (obtenue par raréfaction) est représentée au cours du temps (A). La moyenne et l'erreur standard de la richesse spécifique observée dans les quadrats de 1m² en 2007 sont représentées pour les quatre types de communautés (B). L'effet de l'identité de la communauté sur la richesse spécifique est testé par analyse de variance. Les lettres indiquent les différences de richesse significatives (test *post hoc* de Tukey) au seuil de 5% entre types de communauté. Pour la communauté pâturée et fertilisée sur calcaire (cercles noirs), les gros symboles correspondent aux dates d'échantillonnage communes avec les autres communautés, les petits symboles correspondent aux relevés floristiques disponibles mais non utilisés dans l'approche diachronique.

Les variations spatiales de richesse spécifique entre communauté en 2007 sont très nettes (Figure 33B). Le type de communauté a un effet fort sur la richesse spécifique ($F_3 = 21.2$, $P < 0.001$). Les communautés pâturées sur sols calcaire et dolomitique sont significativement plus riches (18 espèces recensées par m²) que les deux autres communautés (pâturée et fertilisée sur calcaire, et abandonnée sur dolomie : 12 espèces recensées par m²). La dynamique temporelle de la richesse spécifique dans les quatre types de communauté est moins claire (Figure 33A). La richesse spécifique calculée dans l'approche diachronique correspond à la richesse attendue si 700 individus avaient été aléatoirement échantillonnés dans toute la communauté. Elle est obtenue à l'échelle de la communauté, ce qui explique l'absence d'erreur standard. Les communautés pâturée et fertilisée sur sol calcaire (Figure 33A, ronds noirs) et abandonnée sur sol dolomitique (carrés blancs) ne présentent pas de dynamique particulière en terme de richesse spécifique, mais apparaissent initialement moins riches que les communautés pâturées uniquement (Figure 33A). Cette différence s'accroît au cours du temps du fait d'une forte augmentation de la richesse dans ces deux dernières communautés entre 1995 et 2005 (Figure 33A). Il est à noter que si les patrons de richesse

spécifique dans ces deux communautés sont parallèles, la richesse attendue est toujours supérieure sur dolomie. Les différences actuelles de richesse entre les communautés pâturées seulement et les deux autres types de pratique pastorale (pâturage associé à la fertilisation et abandon, Figure 33B) semblent donc dues à une augmentation de la richesse liée au pâturage, plutôt qu'à une baisse de la richesse suite aux changements de pratique. Il faut cependant noter une baisse de richesse dans la communauté pâturée et fertilisée sur sol calcaire dès la première année de mise en place du traitement de fertilisation (entre 1978 et 1979, Figure 33A).

5 – Synthèse et discussion

Ces résultats confirment les effets forts de la disponibilité des ressources et du régime de perturbation sur la structure des communautés (e.g. Grime 1973, 1979, Huston 1979, Grace 1999). Les quatre types de communautés présentent des structures contrastées en termes de composition et de richesse spécifique, du fait à la fois de différences initiales de substrat, mais aussi de dynamique en réponse aux pratiques de gestion. Les analyses non symétriques des correspondances ont permis d'identifier les axes majeurs de structure des communautés à la fois dans le temps (approche diachronique, Figure 26 et Figure 28) et dans l'espace (approche synchronique, Figure 30). Ces patrons multivariés, multispécifiques, ont été confirmés par l'étude des variations d'abondance relative des espèces dominantes et de la composition en types biologiques (Figure 27, Figure 29), permettant ainsi d'illustrer quantitativement les variations représentées par les axes d'ordination (Warton 2008). L'approche diachronique a permis de valider l'approche synchronique pour la description de l'impact des pratiques pastorales sur la composition en espèces et en types biologiques (Foster & Tilman 2000). L'effet des pratiques pastorales sur la richesse spécifique est moins clair.

5.1 – Les effets du pâturage

Les communautés pâturées, sur sol calcaire et sur sol dolomitique, sont caractérisées par une forte dominance de *B. erectus*, une relative stabilité de la composition en espèces pendant la période d'étude, et une forte richesse spécifique. Celle-ci résulte d'un gain de richesse entre 1995 et 2004 du fait de la colonisation par des espèces annuelles. La forte diversité de communautés pâturées est un résultat fréquent dans la littérature écologique (e.g. Pykälä 2004), même si la relation entre pâturage et nombre d'espèces dépend à la fois de l'intensité du pâturage (Olff & Ritchie 1998; Isselstein 2005) et de la disponibilité en

ressources (Proulx & Mazumder 1998; McIntyre *et al.* 2003), conformément au modèle plus général de Huston (1979; 1994). Les mécanismes expliquant la forte richesse des communautés pâturées sont multiples (McNaughton 1979; Olff & Ritchie 1998). Les herbivores affectent *i*) la performance des espèces palatables, abondantes et compétitives, par une diminution de la survie et de la production de graines, *ii*) la quantité de litière produite par une diminution de la biomasse locale, *iii*) la formation de micro-sites, favorisant ainsi l'émergence d'espèces colonisatrices, et *iv*) les opportunités de colonisation en favorisant la dissémination d'espèces zoochores. Les nombreuses espèces dicotylédones à cycle de vie court (annuelles) et de faible abondance sont favorisées par les deux derniers mécanismes (Figure 29, Figure 31). Concernant *B. erectus*, la forte dominance de cette *Poaceae*, typique des prairies mésophiles, dans ces deux communautés s'explique en partie par la forte tolérance à la défoliation de cette espèce (Chapitre 7).

Dans l'approche diachronique, la richesse spécifique apparaît supérieure sur dolomie. Ceci pourrait s'expliquer par des différences de pool d'espèces entre les deux types de sol, comme entre niveaux de pH dans le Park Grass Experiment (Crawley *et al.* 2005). Cependant, l'absence de différence significative en 2007 entre les communautés pâturées sur sol calcaire et sur sol dolomitique (approche synchronique) suggère un effet de l'effort d'échantillonnage. En effet, un plus grand nombre de relevés et de parcelles a été échantillonné sur dolomie au cours du temps (Tableau 10). Toutefois, comme les procédures de raréfaction permettent de prendre en compte ces différences d'échantillonnage (Gotelli & Colwell 2001), il semble que les différences observées au cours du temps soient dues à une hétérogénéité du milieu supérieure captée avec un effort d'échantillonnage supérieur.

5.2 – Les effets de l'abandon

La communauté abandonnée sur dolomie est caractérisée par la codominance de *B. erectus*, *C. humilis*, *S. pennata* et *F. christiani-bernardii*, une stabilité relative de la composition en espèces et le maintien d'une faible richesse pendant la période d'étude. Après arrêt du pâturage, la diminution de la richesse spécifique, faible en comparaison avec d'autres systèmes moins contraignants (Poschlod *et al.* 1998; Pykälä *et al.* 2005), pourrait s'expliquer par la lenteur de la dynamique successionnelle dans cette communauté. Deux hypothèses non exclusives peuvent expliquer une telle inertie depuis l'abandon en 1987. La première concerne l'influence de la composition initiale, caractérisée par la dominance de *S. pennata*, espèce fortement longévive ; la seconde concerne les caractéristiques pédologique et topographique de cette communauté. La première hypothèse est en partie validée par la

diminution graduelle de l'abondance relative de *S. pennata* au cours du temps (Figure 27). La seconde hypothèse est appuyée par l'observation d'une variabilité spatiale importante des communautés sur doline. En effet, certaines communautés herbacées primaires stables sont défavorables à l'installation d'espèces ligneuses. Ces communautés sont en général situées sur des blocs ou replats rocheux à sol très mince, et soumises à une forte sécheresse estivale. Au contraire, des stades avancés de succession (forêt basse) peuvent être observés localement sur sol relativement profond (non étudié).

5.3 – Les effets de la fertilisation associée au pâturage intense

La communauté pâturée et fertilisée sur calcaire est caractérisée par une codominance entre graminées pérennes (e.g. *P. bulbosa*, *B. erectus*) et annuelles (e.g. *V. myuros*, *B. hordeaceus*), une faible richesse spécifique et d'importantes variations de composition en espèces et en types biologiques depuis la mise en place du traitement. Parallèlement à une augmentation de la quantité de biomasse ($\times 5$ depuis la mise en place du traitement en 1978), la fertilisation associée au pâturage (plus intense et plus précoce dans cette communauté) a fortement modifié la structure de la communauté végétale. Des espèces annuelles (par exemple : *V. myuros*, *B. hordeaceus*, *E. cicutarium*, *V. arvensis*, *C. bursa-pastoris*), supportant à la fois les forts niveaux de fertilité et de perturbation, ont envahi la communauté (Grime 1977; 1979; 2001). Des espèces moins compétitives et/ou moins adaptées à la perturbation (par exemple *F. christiani-bernardii* et *C. humilis* pour les espèces graminoides, ainsi que la totalité des espèces chaméphytes) ont été graduellement éliminées, et se sont éteintes localement (Figure 27, Figure 29). Les dynamiques différentes des espèces annuelles d'un côté, et pérennes de l'autre, résultent en un équilibre dynamique du nombre d'espèces dans cette communauté associé à un « turn-over » élevé. Ce type de dynamique s'oppose à celle observée sur dolomie où la richesse est également stable mais associé à un « turn-over » faible.

6 – Conclusion

Ces résultats confirment les effets forts de la disponibilité des ressources et du régime de perturbation sur la structure des communautés, en particulier sur l'identité des espèces et la composition en types biologiques. De plus, l'approche diachronique a permis de valider les observations de l'approche synchronique pour décrire l'impact des pratiques agricoles sur la structure des communautés.

**Groupes fonctionnels de réponse à
l'intensification des pratiques pastorales :
Dynamique d'abondance et traits des espèces**



“The tendency of the human species is to crystallize and to classify his knowledge, to arrange it into pigeon-holes.”

Gleason (1926)

“Science needs categories. The bewildering variation in nature’s forms and process would be impossible for the human mind to grasp without division into groups. [...] Although typological approaches are certainly important to work with biological diversity, they may also cause problems for scientific progress when gaining a life of their own.”

Zoltz (2002)

1 – Introduction

1.1 – Les classifications d’espèces

C’est une vieille tradition chez les scientifiques de classer, d’établir des groupes parmi les objets d’études. Les plantes n’ont pas échappé à cette tradition. L’étude de la physiologie des espèces végétales a permis de les regrouper sur la base d’un fonctionnement identique. Par exemple, trois types de voies photosynthétiques ont été identifiés dans le règne végétal : la photosynthèse en C₃, en C₄ et le mécanisme des plantes CAM¹³. Les botanistes ont également regroupé les espèces végétales selon leurs exigences écologiques par l’identification des caractéristiques des habitats où elles sont préférentiellement rencontrées. Cette démarche repose sur l’observation des variations de composition floristique (établissement de listes d’espèces) et d’abondance des espèces, *i.e.* de mesure de valeur d’importance *sensu* Whittaker (1975) le long de gradients environnementaux. Cette approche essentiellement descriptive marque le début de l’écologie des communautés qui prend réellement son essor avec l’étude des successions végétales (e.g. Clements 1916; Gleason 1926; 1927). Les successions correspondent aux changements de composition floristique et faunistique après qu’une perturbation ait partiellement ou totalement détruit l’écosystème préexistant (Escarré *et al.* 1983). En écologie végétale, l’étude de la physiologie des espèces a permis d’identifier les adaptations clés permettant le succès écologique des espèces au cours de la succession. Même si la trajectoire de la succession dépend de la composition initiale de la végétation (Facelli & Pickett 1990), des conditions environnementales locales telle que la disponibilité en ressource du sol (Inouye & Tilman 1988) et de la disponibilité des propagules (Frelich & Reich 1995), des syndromes de traits, des stratégies opposées s’observent entre les espèces caractéristiques des stades précoces et avancés de la succession (Bazzaz 1979). Les espèces de début de

¹³ *Crassulacean Acid Metabolism* en Anglais

succession sont capables d'acquérir rapidement les ressources du milieu et sont de bonnes colonisatrices, tandis que les espèces de fin de succession conservent efficacement les ressources et sont de bonnes compétitrices (e.g. Bazzaz 1979; Huston & Smith 1987). La recherche d'un lien entre les patrons d'abondance et la physiologie, la stratégie des espèces, telle qu'illustrée par l'exemple des successions végétales s'inscrit dans le champ plus large de recherche de classification fonctionnelle des organismes.

1.2 – Les types fonctionnels de plantes

L'hypothèse sous-jacente à la classification fonctionnelle des organismes est que la dynamique et le fonctionnement des systèmes écologiques peut être capturée par un petit nombre de types fonctionnels¹⁴, de groupes d'espèces au fonctionnement similaire. La définition actuelle des types fonctionnels de plantes englobe deux idées. Il s'agit des espèces *i)* présentant des réponses similaires, en terme d'abondance ou de présence/absence, aux facteurs de l'environnement tels que la disponibilité en ressource, le régime de perturbation ou encore les variables climatiques et/ou *ii)* ayant des performances similaires du fait d'un ensemble commun d'attributs (Gitay & Noble 1997), de traits fonctionnels. Le concept de types fonctionnels propose donc de classer les espèces selon une réponse commune aux facteurs de l'environnement et/ou selon un jeu commun de traits afin de prédire les effets sur les processus écosystémiques et la dynamique de la végétation (Gitay & Noble 1997; Smith *et al.* 1997). Les types fonctionnels de plantes sont largement utilisés dans les modèles globaux de dynamique de la végétation¹⁵. Ces modèles projettent les effets des changements planétaires sur la distribution des types majeurs de végétation et les cycles biogéochimiques à l'échelle du continent (Cramer *et al.* 2001). Remettant en doute l'existence d'une classification fonctionnelle générale et parcimonieuse, les recherches se réorientent actuellement sur les traits des espèces végétales (Lavorel *et al.* 2007), s'appuyant sur le cadre conceptuel proposé par Lavorel & Garnier (2002). Celui-ci distingue les traits de réponse des espèces au facteur de l'environnement et les traits d'effets des espèces sur les processus écosystémiques (Figure 34). L'articulation entre la réponse des communautés en terme de structure et les effets sur les processus écosystémiques se fait par des degrés variés de chevauchement entre les différents traits impliqués (effet/réponse).

¹⁴ « Plant Functional Type » (PFT) en Anglais

¹⁵ « Dynamic Global Vegetation Model » (DGVM) en Anglais

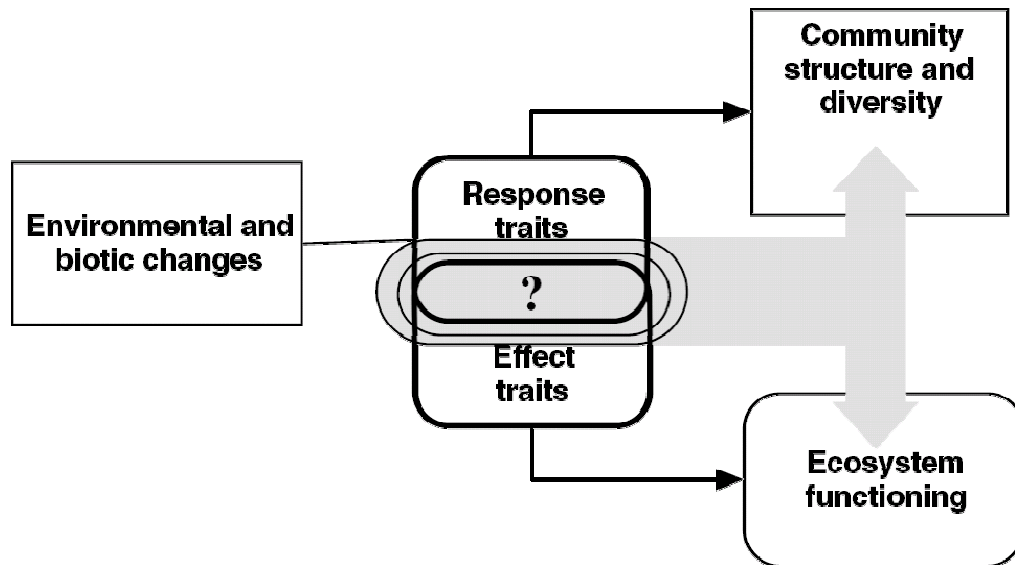


Figure 34. Schéma conceptuel décrivant l'effet de changements environnementaux sur la structure des communautés et le fonctionnement des écosystèmes. L'articulation entre la réponse des communautés en terme de structure et les effets sur les processus écosystémiques se fait par des degrés variés de chevauchement entre les différents traits impliqués (effet/réponse). Extrait de Lavorel & Garnier (2002).

1.3 – Les groupes et traits de réponse au pâturage

La classification des espèces en groupes de réponse est relativement classique dans la littérature écologique sur les effets du pâturage par les herbivores domestiques. Les espèces sont regroupées selon leur variation d'abondance en fonction du niveau de pâturage (e.g. Noy-Meir *et al.* 1989; Vesik & Westoby 2001). Les espèces augmentant, diminuant ou restant stables en abondance avec le pâturage sont respectivement identifiées comme « Increaser », « Decreaser » et « Neutral ». Cependant la simple classification des espèces ne permet pas de démêler les mécanismes causant les changements de composition des communautés. La recherche des traits communs au sein de ces groupes d'espèces est une première étape vers l'identification des mécanismes de réponse. Plusieurs études expérimentales ont identifié localement des traits associés à la réponse au pâturage. La comparaison des prairies subhumides en Argentine et en Israël, souligne le pouvoir prédictif de traits simples à mesurer, dans la réponse des espèces au pâturage (Diaz *et al.* 2001). La hauteur des plantes, mais aussi la durée de vie (annuelle ou pérenne), la taille des feuilles et la surface spécifique des feuilles diffère de manière similaire entre les espèces de milieu pâturé et de milieu abandonné dans ces deux systèmes (Diaz *et al.* 2001). Cependant la réponse des communautés au pâturage apparaît fortement dépendantes des conditions environnementales tant du point de vue de l'abondance des espèces (Vesik & Westoby 2001) que des traits des espèces (e.g. Pakeman 2004; Vesik *et al.* 2004; De Bello *et al.* 2005). En effet la non

répétitivité des réponses au pâturage dans les analyses multi-sites met en évidence l'importance d'autres facteurs tels que la productivité du milieu (Pakeman 2004) ou le climat (De Bello *et al.* 2005). Néanmoins, la méta-analyse réalisée par Diaz *et al.* (2007) a permis d'identifier certains traits clés dans la réponse des espèces au pâturage (Tableau 11). Le pâturage favorise les cycles de vie courts (espèces annuelles), la petite taille, le port prostré, l'architecture stolonifère chez les espèces graminoides et en rosette chez les herbacées non graminoides. Au contraire, le pâturage défavorise les espèces pérennes, la stature importante, le port érigé, l'architecture en touffe pour les espèces graminoides. Cette étude insiste également sur l'importance des contextes climatiques (aridité) et historiques (histoire évolutive de l'herbivorie) pour comprendre les traits de réponse des espèces végétales au pâturage. Ces résultats soulignent également que les relations entre traits et pâturage dépendent de la forme de croissance des plantes. Les mécanismes de réponse n'étant pas les mêmes, il est préférable d'étudier séparément ces deux groupes d'espèces (McIntyre & Lavorel 2001).

Tableau 11. Les patrons généraux de réponse des traits des espèces végétales au pâturage. D'après la méta-analyse de Diaz *et al.* (2007) compilant des données de la littérature sur la réponse des plantes au pâturage en Afrique, Australie, Nouvelle Zélande, Asie centrale, Amérique centrale, du Nord et du Sud, les régions méditerranéennes de l'Est et de l'Ouest et en Europe. Les autres caractéristiques reportées dans cette étude, à savoir la forme de croissance (espèces graminoides, légumineuses herbacées, ligneuses et autres espèces herbacées), la palatabilité (palatable ou non) et l'origine géographique (espèces natives versus exotiques) ne présentent pas de réponses cohérentes au pâturage mais dépendent fortement d'autres facteurs tels que le climat ou l'histoire de l'herbivorie.

Traits	Réponse au pâturage		Modulation de la réponse
	Espèces favorisées	Espèces défavorisées	
Durée de vie	Annuelle	Pérenne	Pas de réponse dans les systèmes arides avec une longue histoire d'herbivorie (e.g. bassin méditerranéen)
Hauteur de canopée	Petite	Haute	Réponse plus marquée dans les systèmes avec une longue histoire d'herbivorie
Port	Prostrée	Erigée	Tendances plus faibles dans les systèmes arides
Architecture	Stolonifère et en rosette	En touffe	Tendances maintenues quand seules les espèces graminoides sont prises en compte contrairement aux espèces non graminoides. Tendances plus marquées pour les systèmes humides avec une longue histoire d'herbivorie

1.4 – Les traits de réponse à la fertilisation associée à la perturbation

En ce qui concerne la réponse des plantes à la disponibilité en ressource, la forte convergence des résultats reportée par les différentes études ainsi que les analyses globales ont permis d'identifier un schéma universel de gestion des ressources par les plantes : le compromis entre acquisition et conservation des ressources (e.g. Poorter & Garnier 1999; Aerts & Chapin 2000; Lavorel & Garnier 2002; Poorter & Garnier 2007). Parmi les plantes dites « exploitatrices », c'est-à-dire capable d'acquérir rapidement les ressources, deux stratégies distinctes ont été identifiées selon le niveau de perturbation du milieu : les espèces compétitrices et les espèces rudérales (Grime 1977; 1979; 2001). Le syndrome de rudéralité correspond à la stratégie des plantes caractéristique des milieux fortement perturbés et potentiellement productifs. La phénologie de ces espèces et leur cycle de vie court leur permet d'exploiter les conditions temporairement favorables entre deux événements de perturbation. Ces espèces sont capables d'une forte vitesse de croissance et maximisent l'allocation à la reproduction. Les traits associés à cette stratégie sont donc à la fois les traits liés à l'acquisition des ressources (fort SLA, fortes teneurs en éléments dans les feuilles, etc.), un cycle de vie court et les traits liés à la colonisation (faible masse et forte longévité des graines). La communauté pâturée (intensément) et fertilisée sur sol calcaire constitue un essai long terme *in situ* permettant de tester la théorie d'histoire de vie développée par Grime (Grime 1977; 1979; 2001). Nous proposons dans ce contexte d'étudier les effets du pâturage associé à la fertilisation sur les traits des espèces par une approche diachronique.

1.5 – Problématique

Dans le chapitre précédent nous avons *i)* identifié les axes majeurs de structure de la végétation sur le domaine de La Fage et *ii)* appréhendé la dynamique de la végétation dans les quatre types de communauté. Cette analyse a permis de mettre en évidence le changement radical de composition en espèces et en types biologiques entre 1981 et 2004 dans la communauté pâturée et fertilisée sur sol calcaire depuis la mise en place de la gestion agricole. Nous proposons dans ce chapitre de clarifier la réponse de la végétation au traitement de fertilisation et de pâturage et ce depuis la mise en place de la gestion en 1978 en utilisant l'ensemble des relevés floristiques disponibles pour cette communauté. En effet, cette communauté a été suivie annuellement depuis la mise en place du traitement et une partie seulement des relevés réalisés par D. Hubert dans cette communauté a été utilisée dans l'approche diachronique du chapitre 3. Il est important de rappeler ici qu'une augmentation de la charge animale et donc de l'intensité de perturbation a également eu lieu sur ces parcelles

entre 1978 et 2005 suite à l'augmentation de la production de fourrage résultant de l'apport de fertilisants (P. Autran, commentaire personnel).

Dans ce chapitre, la dynamique du cortège floristique et les patrons individuels d'abondance des espèces sont étudiés depuis la mise en place du traitement. Nous proposons ensuite l'examen des relations entre les traits des espèces et les patrons d'abondances pour l'ensemble des espèces et séparément pour les espèces graminoides et non graminoides. Les questions suivantes sont donc posées dans ce chapitre : 1) Les espèces présentant des patrons d'abondance similaires présentent-elles des traits fonctionnels similaires ? 2) Les relations entre les traits des espèces et la dynamique d'abondance sont-elles différentes pour les espèces graminoides et non graminoides ? 3) Le syndrome de réponse au pâturage et à la fertilisation est-il cohérent avec la théorie d'histoire de vie ?

2 – Matériel & Méthodes

2.1 – Quantifier les changements de composition floristique

Depuis 1978, date de la mise en place du traitement de fertilisation azotée et phosphorée, et jusqu'en 2005, des relevés floristiques ont été effectués chaque année au printemps selon la méthode du transect en points contacts. Le long d'une ligne de 5m, tous les 10 cm, les espèces en contact avec une aiguille en acier matérialisant la verticale ont été relevées (e.g. Daget & Poissonet 1971; 1972). Si aucune espèce n'est présente au point considéré, l'état du sol est décrit (sol nu, litière ou cailloux). Parmi les 16 lignes permanentes placées et relevées par D. Hubert, les 15 lignes sur calcaire ont été conservées pour décrire la dynamique de la communauté pâturée et fertilisée sur sol calcaire. L'abondance absolue des espèces sur une ligne de relevés correspond au nombre total de contacts sur la ligne. L'abondance relative correspond à la fréquence, c'est-à-dire au nombre de contacts de l'espèce sur la somme de tous les contacts. Une analyse non symétrique des correspondances a tout d'abord été réalisée sur l'ensemble des relevés floristiques (abondance absolue) afin d'identifier les axes principaux de structure de la végétation. Les changements de composition dans le temps ont ensuite été décrits par la variation temporelle sur les deux premiers axes de l'analyse non symétrique.

2.2 – Variations d'abondance et classification des espèces

Une classification des espèces a ensuite été établie selon les variations d'abondance depuis la mise en place de la fertilisation. La dynamique d'abondance a été décrite

individuellement pour chaque espèce recensée au moins une fois dans la communauté (Tableau 12).

Tableau 12. Classification des 118 espèces recensées dans la communauté pâturée et fertilisée sur sol calcaire depuis la mise en place du traitement en 1978. Les groupes de réponse sont établis selon les patrons de variation d'abondance au cours du temps. R_s indique la valeur du coefficient de Spearman entre l'abondance moyenne annuelle de l'espèce et le temps depuis la mise en place du traitement de fertilisation. Les espèces graminéoïdes (*Poaceae* et *Cyperaceae* du genre *Carex*) sont soulignées.

Groupe de réponse	R_s	Espèces
Decreaser (29 espèces)	-0.96 à -0.40	<i>Anthyllis vulneraria</i> , <i>Aphyllanthes monspeliensis</i> , <i>Avenula bromoides</i> , <i>Brachypodium pinnatum</i> , <i>Briza media</i> , <i>Bupleurum baldense</i> , <i>Carex flacca</i> , <i>Carex halleriana</i> , <i>Carex humilis</i> , <i>Coronilla minima</i> , <i>Festuca christiani-bernardii</i> , <i>Filipendula vulgaris</i> , <i>Galium corrudifolium</i> , <i>Genista hispanica</i> , <i>Genista pilosa</i> , <i>Helianthemum apenninum</i> , <i>Helianthemum canum</i> , <i>Hippocrepis comosa</i> , <i>Koeleria vallesiana</i> , <i>Linum tenuifolium tenuifolium</i> , <i>Ononis striata</i> , <i>Orchis mascula</i> , <i>Polygala calcarea</i> , <i>Sedum ochroleucum</i> , <i>Seseli montanum</i> , <i>Stipa pennata</i> , <i>Teucrium montanum</i> , <i>Thymus serpyllum</i> , <i>Valeriana tuberosa</i>
Increaser (36 espèces)	0.41 à 0.94	<i>Achillea millefolium</i> , <i>Aphanes arvensis</i> , <i>Bromus hordeaceus</i> , <i>Capsella bursa-pastoris</i> , <i>Carduus nutans</i> , <i>Cirsium acaule</i> , <i>Cirsium eriophorum</i> , <i>Crepis vesicaria haenseleri</i> , <i>Erodium cicutarium</i> , <i>Eryngium campestre</i> , <i>Festuca ovina</i> , <i>Festuca rubra</i> , <i>Geranium dissectum</i> , <i>Geranium rotundifolium</i> , <i>Lamium amplexicaule</i> , <i>Medicago sativa falcata</i> , <i>Myosotis ramosissima ramosissima</i> , <i>Ononis spinosa</i> , <i>Phleum pratense</i> , <i>Plantago lanceolata</i> , <i>Plantago media</i> , <i>Poa bulbosa</i> , <i>Poa compressa</i> , <i>Poa pratensis</i> , <i>Potentilla neumanniana</i> , <i>Sherardia arvensis</i> , <i>Stellaria media</i> , <i>Taraxacum officinale</i> , <i>Trifolium incarnatum</i> , <i>Trifolium pratense</i> , <i>Trifolium repens</i> , <i>Trifolium scabrum</i> , <i>Trisetum flavescens</i> , <i>Veronica arvensis</i> , <i>Vicia sativa sativa</i> , <i>Vulpia myuros</i>
Neutral (53 espèces)	-0.36 à 0.35	<i>Agrostis capillaris</i> , <i>Alyssum alyssoides</i> , <i>Anthyllis montana</i> , <i>Arenaria serpyllifolia</i> , <i>Asperula cynanchica</i> , <i>Bellis perennis</i> , <i>Bromus erectus</i> , <i>Carlina vulgaris</i> , <i>Carthamus mitissimus</i> , <i>Cerastium pumilum</i> , <i>Cirsium arvense</i> , <i>Dactylis glomerata hispanica</i> , <i>Danthonia decumbens</i> , <i>Dianthus caryophyllus</i> , <i>Dipsacus fullonum</i> , <i>Erophila verna</i> , <i>Euphorbia seguieriana</i> , <i>Filago pyramidata</i> , <i>Galium parisiense</i> , <i>Geranium molle</i> , <i>Globularia vulgaris</i> , <i>Hieracium pilosella</i> , <i>Holosteum umbellatum</i> , <i>Hordeum murinum</i> , <i>Hornungia petraea</i> , <i>Hypochoeris radicata</i> , <i>Knautia arvensis</i> , <i>Koeleria splendens</i> , <i>Linum catharticum</i> , <i>Lolium perenne</i> , <i>Lotus corniculatus</i> , <i>Medicago lupulina</i> , <i>Medicago minima</i> , <i>Medicago rigidula</i> , <i>Medicago sativa</i> , <i>Muscari neglectum</i> , <i>Ornithogalum collinum</i> , <i>Petrorhagia prolifera</i> , <i>Phyteuma orbiculare</i> , <i>Poa annua</i> , <i>Poa trivialis</i> , <i>Prunella laciniata</i> , <i>Ranunculus bulbosus</i> , <i>Salvia pratensis</i> , <i>Sanguisorba minor</i> , <i>Sonchus oleraceus</i> , <i>Taraxacum laevigatum</i> , <i>Teucrium chamaedrys</i> , <i>Trifolium campestre</i> , <i>Trifolium stellatum</i> , <i>Trigonella monspeliaca</i> , <i>Veronica austriaca teucrium</i> , <i>Vicia tetraserma gracilis</i>

Le coefficient de corrélation de Spearman entre l'abondance absolue moyenne sur les 15 lignes et le temps en années a été calculé pour chaque espèce. Les espèces ont ainsi été classées en trois groupes de réponse selon la valeur de ce coefficient. Les espèces

« Decreaser » sont celles qui diminuent en abondance depuis la mise en place du traitement de fertilisation, elles présentent donc des valeurs de coefficient de Spearman significativement négatives. Les espèces « Increaser » augmentent significativement en abondance. Enfin les espèces « Neutral » ne présentent pas de patron d'abondance particulier.

2.3 – Traits des espèces et groupes de réponse

Deux types de données sont disponibles pour caractériser les espèces végétales : des données qualitatives et des traits quantitatifs. Les caractéristiques quantitatives sont disponibles pour les 118 espèces recensées dans cette communauté. La durée de vie des espèces (annuelle *versus* pérenne), le type biologique *sensu* Raunkiaer (1934) et la chorologie (cosmopolite, eurasiennne, européenne, méditerranéenne, océanique ou restreinte) ont été extrait des flores locales (de Bolòs *et al.* 1993; Bernard 1996). Les types de pollinisation et de dispersion sont issus d'une base de données sur la flore de l'Hérault (Max Debussche, CEFÉ). Huit traits fonctionnels ont été mesurés sur 78 espèces parmi les 118 recensées dans cette communauté lors des campagnes de 2006 et 2007 par l'équipe ECOPAR du CEFÉ. Les protocoles de mesures des traits fonctionnels sont détaillés dans le Chapitre 2. Les hauteurs : végétative et reproductrice, décrivent la morphologie des plantes. La surface spécifique des feuilles (SLA), la teneur en matière sèche (LDMC), en azote (LNC) et en phosphore des feuilles (LPC) caractérisent l'aptitude des espèces à l'acquisition et à la conservation des ressources. La date de début de floraison est un trait phénologique. La masse des graines est un trait de régénération. Les variations de trait des espèces entre groupe d'abondance ont été appréhendé par le test non paramétrique de Kruskal-Wallis pour l'ensemble des espèces, puis séparément pour les espèces graminoides et non graminoides. Les différences entre groupes ont été détectées par le test *post hoc* de Tukey au seuil de 5%. Les analyses statistiques sont conduites sous le logiciel R-CRAN (R Development Core Team 2007).

3 – Réponse des espèces à la fertilisation associée au pâturage

3.1 – Changements de composition en espèces

L'analyse non symétrique des correspondances réalisée sur l'ensemble des relevés floristiques annuels entre 1978 et 2005 dans la communauté pâturée et fertilisée sur sol calcaire décrit les axes majeurs de structure de la végétation (Figure 35).

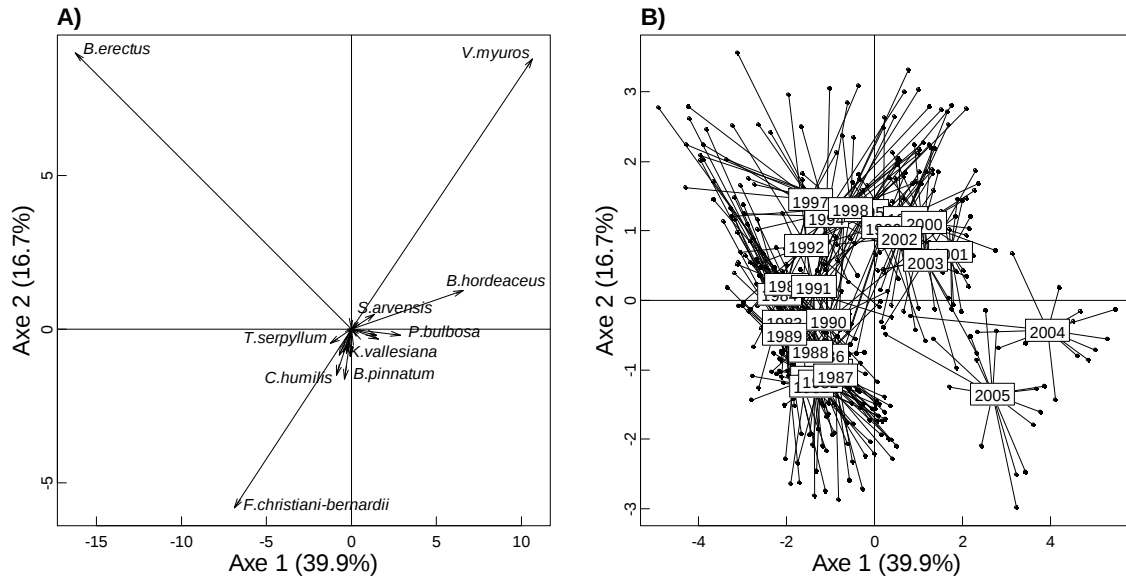


Figure 35. Ordination des espèces (A) et des relevés (B) dans le plan factoriel défini par les deux premiers axes d'une analyse non symétrique des correspondances sur l'ensemble des relevés floristiques réalisés dans la communauté pâturée et fertilisée sur calcaire entre 1978 et 2005.

L'ordination des espèces (Figure 35A) et des relevés (Figure 35B) est représentée dans le plan factoriel défini par les deux premiers axes de cette analyse, expliquant respectivement 39.9 et 16.7% de variance. L'ordination des espèces met en évidence la forte dominance des espèces graminoides (Figure 35A). L'ordination des relevés (Figure 35B) illustre la forte variation temporelle de la composition en espèces depuis la mise en place du traitement de fertilisation en 1978 (voir également le chapitre 3). La forme en fer en cheval de la trajectoire des relevés dans l'espace multivarié des espèces représenté par les deux premiers axes traduit une augmentation graduelle sur l'axe 1 au cours du temps ($R_S = 0.72$, $P < 0.001$) et un patron unimodale sur l'axe 2. La composition initiale de cette communauté est caractérisée par la dominance de *B. erectus*¹⁶ et la présence de *F. christiani-bernardii*, *C. humilis* et *B. pinnatum*. La composition intermédiaire correspond à la forte dominance de *B. erectus* et la disparition (extinction locale) des espèces précédentes. Enfin, la composition finale traduit la diminution de l'abondance de *B. erectus* et l'apparition (colonisation) puis la dominance de nouvelles espèces comme *V. myuros*, *B. hordeaceus* et *P. bulbosa*.

¹⁶ La liste des 118 espèces étant donnée dans le Tableau 12, seules les abréviations du genre suivi du nom de l'espèce sont reportées dans ce chapitre.

3.2 – Classification des espèces en groupe de réponse

Les changements de composition en espèces identifiés dans l'analyse non symétrique des correspondances précédente correspondent à un remplacement graduel des espèces graminoides depuis la mise en place du traitement en 1978. Ces changements sont le fruit de la dynamique individuelle des espèces, à savoir la diminution en abondance jusqu'à parfois l'extinction locale (Figure 36A) ou l'augmentation en abondance (Figure 36B). Certaines espèces ne présentent pas de patron directionnel d'abondance, *i.e.* restent stables au sein de la communauté (Figure 36C).

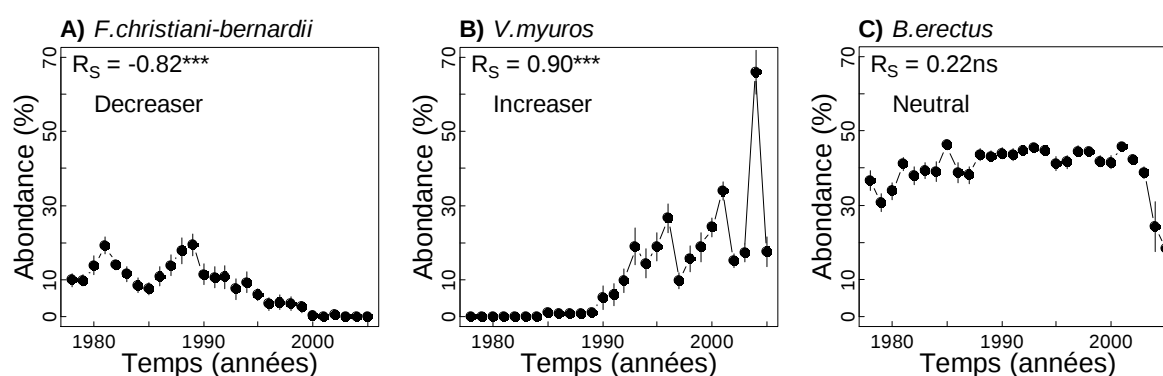


Figure 36. Exemple de dynamique d'abondance pour trois espèces de la famille des *Poaceae* : A) *F. christiani-bernardii*, B) *V. myuros* et C) *B. erectus*, Les coefficients de Spearman (R_s) sont calculés entre le temps et l'abondance relative des espèces moyenne sur l'ensemble des 15 lignes échantillonnées chaque année. Les significativités associées sont données.

Ces changements temporels sont également perceptibles sur des espèces d'abondance moindre. L'analyse des variations d'abondance depuis la mise en place de la gestion dans cette communauté a été réalisée sur la totalité des espèces (Tableau 12). La significativité du coefficient de Spearman entre l'abondance moyenne et le temps permet d'identifier les espèces qui varient significativement en abondance depuis la mise en place du traitement de pâturage associé à la fertilisation (Figure 37A), *i.e.* les espèces sensibles au traitement. Le signe du coefficient de Spearman donne le sens des variations significatives d'abondance parmi les espèces sensibles (Figure 37B) : négatif pour les espèces qui diminuent en abondance (« Decreaser »), et positif pour les espèces qui augmentent en abondance (« Increaser »). La composition des trois groupes de réponse est donnée dans le Tableau 12. Parmi les 118 espèces : 29 sont classées en « Decreaser », 36 en « Increaser » et 53 en « Neutral ». Les caractéristiques des différents groupes d'abondance ont ensuite été identifiées.

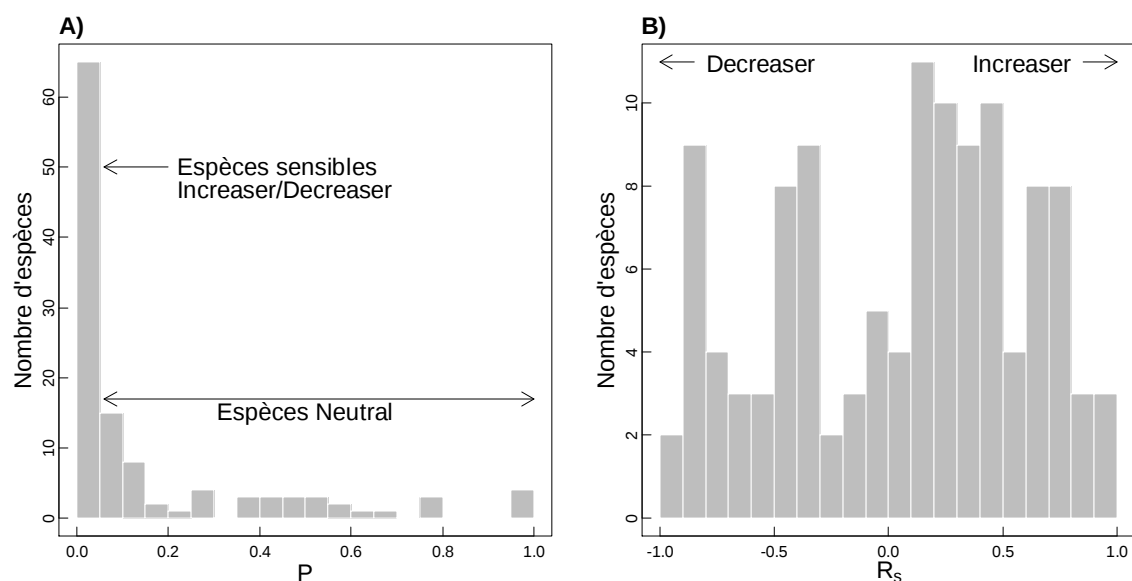


Figure 37. Histogramme de distribution des paramètres de la classification des espèces de la communauté pâturée et fertilisée sur calcaire selon les variations d'abondance depuis la mise en place du traitement : A) valeur de probabilité (P) associée au coefficient de corrélation de Spearman, B) valeur du coefficient (R_s).

4 – Traits de réponse

4.1 – Patrons généraux

Dans le jeu de données global, une différence significative est observée entre les groupes de réponse au pâturage pour la durée de vie et le type biologique, la chorologie, la date de floraison, la surface spécifique des feuilles, la teneur en matière en sèche et la teneur en phosphore (Figure 38A, B et E et Figure 39D, E, G et H). Les espèces « Decreaser » se distinguent généralement des espèces « Neutral » et « Increase ». Le pâturage associé à la fertilisation minérale défavorise les espèces pérennes, le type biologique chaméphyte, les faibles surfaces spécifiques et teneurs en phosphore des feuilles, les fortes teneurs en matière sèche, caractéristiques des espèces typiquement méditerranéennes dans ces pelouses. Aucune différence significative n'est observée entre les trois groupes de réponse en ce qui concerne le type de pollinisation, le type de dispersion, la morphologie des plantes (hauteur végétative et reproductrice), la masse des graines et la teneur en azote (Figure 38C et D et Figure 39A, B, C et F).

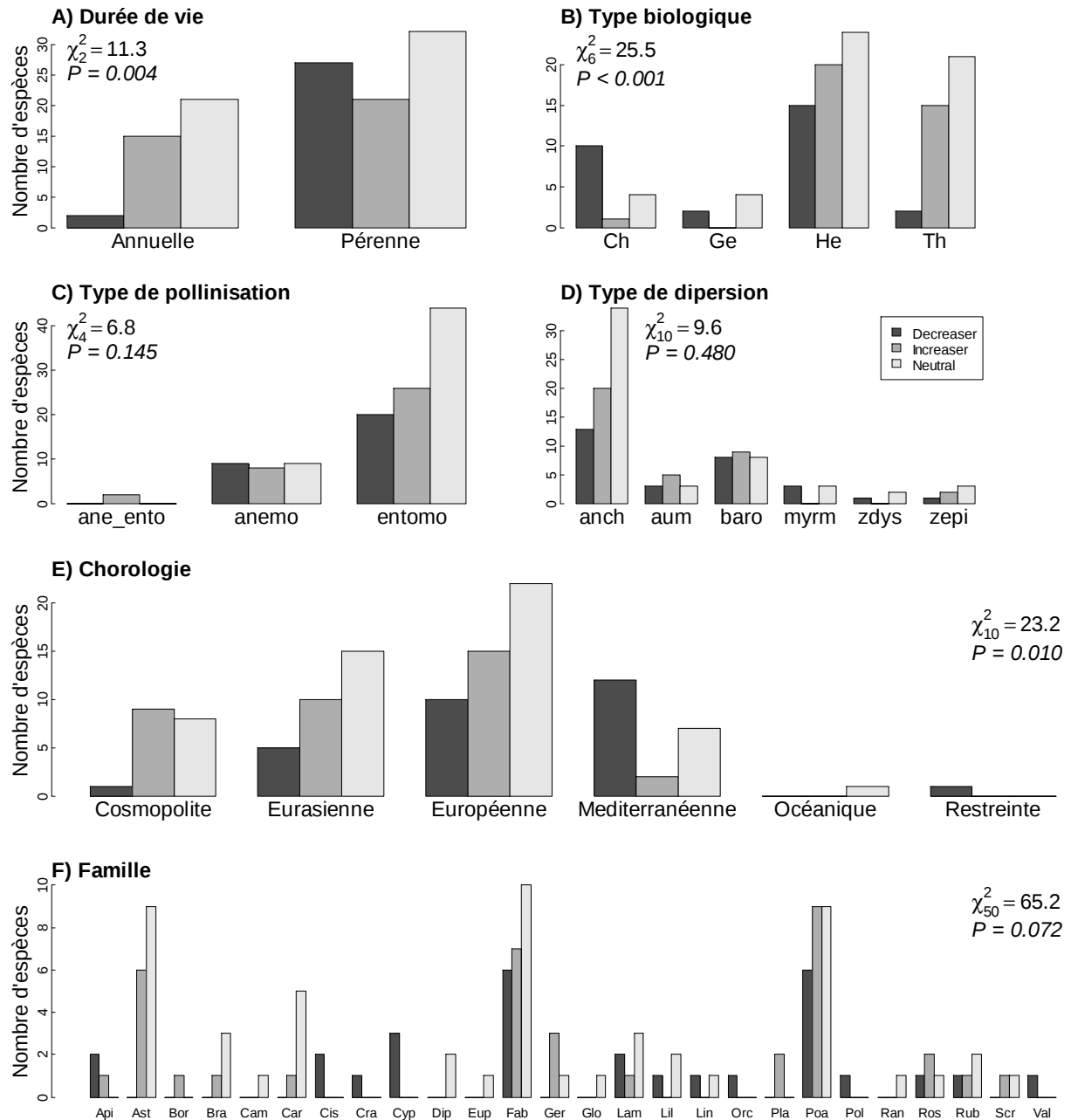


Figure 38. Variations des caractéristiques qualitatives entre les différents groupes de réponse : A) Durée de vie, B) Type biologique *sensu* Raunkiaer (1934), C) Type de pollinisation, D) Type de dispersion, E) Chorologie et F) Famille. Les valeurs du test de χ^2 et de probabilité associée sont données. Les abréviations correspondant aux espèces sont : Ch pour chaméphyte, Ge pour géophyte, He, pour hémicryptophyte, Th, pour thérophyte, ane_ent pour les espèces ne présentant pas de type de pollinisation particulier, ane pour anémophile, ent pour entomophile, pour anch pour anémochore, aum pour autochore mécanique, baro pour barochore, myrm pour myrmécochore, zdys pour dyszoochore, zepi pour epizoochore. Les abréviations des familles botaniques sont : Api pour *Apiaceae*, Ast pour *Asteraceae*, Bor pour *Boraginaceae*, Bra pour *Brassicaceae*, Cam pour *Campanulaceae*, Car pour *Caryophyllaceae*, Cis pour *Cistaceae*, Cra pour *Crassulaceae*, Cyp pour *Cyperaceae*, Dip pour *Dipsacaceae*, Eup pour *Euphorbiaceae*, Fab pour *Fabaceae*, Ger pour *Geraniaceae*, Glo pour *Globulariaceae*, Lam pour *Lamiaceae*, Lil pour *Liliaceae*, Lin pour *Linaceae*, Orc pour *Orchidaceae*, Pla pour *Plantaginaceae*, Poa pour *Poaceae*, Pol pour *Polygonaceae*, Ran pour *Ranunculaceae*, Ros pour *Rosaceae*, Rub pour *Rubiaceae*, Scr pour *Scrophulariaceae*, Val pour *Valerianaceae*.

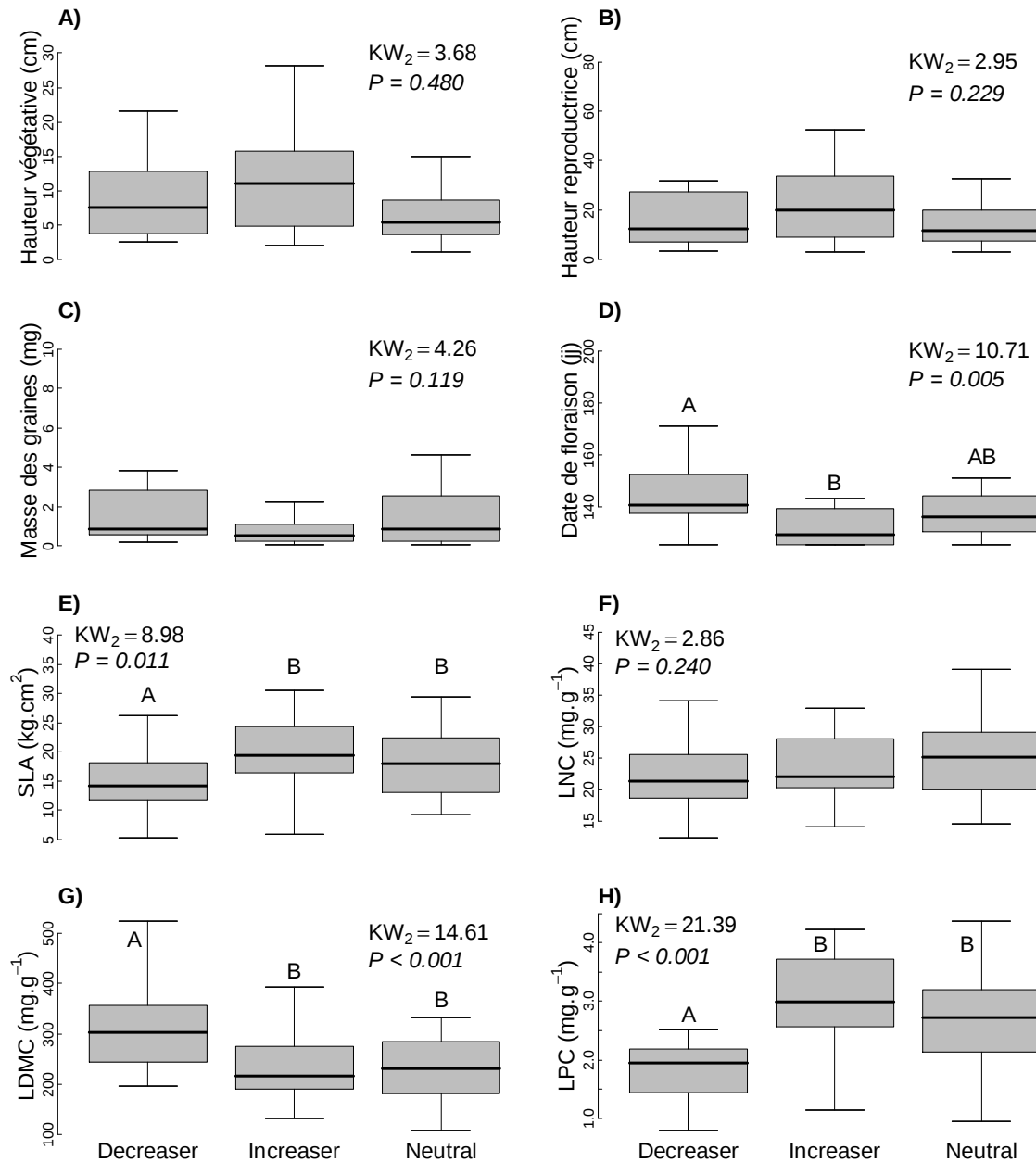


Figure 39. Variations des traits quantitatifs mesurés *in situ* entre les différents groupes de réponse : A) Hauteur végétative B) Hauteur reproductrice, C) Masse des graines, D) Date de floraison (en nombre de jours depuis le 1^{er} janvier), E) Surface spécifique foliaire (SLA), F) teneur en matière sèche foliaire (LDMC), G) Teneur en azote foliaire (LNC) et H) Teneur en phosphore foliaire (LPC). Les valeurs du test de Kruskal Wallis et de probabilité associée sont données. Les lettres différentes indiquent des différences significatives entre communautés au seuil de 5% d'après le test *post hoc* de Tukey.

Enfin, nous pouvons noter un faible effet de la famille botanique sur la réponse des espèces au pâturage (Figure 38F). En effet, certaines familles sont seulement représentées dans le groupe des espèces « Decreaser » : il s'agit par exemple des *Cyperaceae*, seulement représentée par le genre *Carex* et des *Cistaceae*. D'autres familles comme les *Asteraceae*, les *Brassicaceae* ou les *Caryophyllaceae* comptent seulement des espèces « Neutral » et « Increaser ». Les deux familles les plus largement représentées sur le domaine les *Poaceae* et les *Fabaceae*,

comptant respectivement 24 et 23 espèces dans cette étude, sont équitablement réparties entre les différents groupes de réponse.

4.2 – Réponse des espèces graminoides versus non graminoides

Les relations entre les caractéristiques des espèces et les patrons de réponse au pâturage diffèrent entre les espèces graminoides et les espèces non graminoides (Tableau 13).

Tableau 13. Variations des traits quantitatifs et qualitatifs entre les groupes de réponse pour les espèces graminoides (espèces de la famille des *Poaceae* et du genre *Carex*) et non graminoides (autres espèces herbacées). Les valeurs de test, le degré de liberté (ddl) et la probabilité (P) associés sont donnés. Il s'agit du test de χ^2 pour les traits qualitatifs et du test de Kruskal Wallis pour les traits quantitatifs.

Trait		Espèces					
		Graminoides			Non graminoides		
		Test	ddl	P	Test	ddl	P
Qualitatif	Durée de vie	2.3	2	0.309	8.4	2	0.015
	Type biologique	2.3	2	0.309	26.5	6	<0.001
	Type de pollinisation	2.1	2	0.354	4.8	2	0.089
	Type de dispersion	8.6	2	0.197	9.8	10	0.456
	Chorologie	9.2	8	0.329	18.8	8	0.016
	Famille	6.8	2	0.034	57.4	46	0.121
Quantitatif	Hauteur végétative	0.6	2	0.730	2.9	2	0.234
	Hauteur reproductrice	0.5	2	0.791	3.8	2	0.148
	Masse des graines	1.1	2	0.573	3.5	2	0.177
	Date de floraison	1.6	2	0.436	9.7	2	0.008
	Surface spécifique foliaire (SLA)	3.3	2	0.193	8.1	2	0.017
	Teneur en matière sèche foliaire (LDMC)	4.4	2	0.112	9.6	2	0.008
	Teneur en azote foliaire (LNC)	6.0	2	0.050	0.2	2	0.897
	Teneur en phosphore foliaire (LPC)	8.7	2	0.013	12.7	2	0.002

En ce qui concerne les espèces graminoides les différences de traits sont moins marquées entre les groupes de réponse. Les espèces « Decreaser » se distinguent par des

teneurs en azote et phosphore des feuilles inférieures à celle des espèces « Neutral » et « Increaser ». L'effet de la famille s'explique par la représentation des *Cyperaceae* (genre *Carex*) seulement parmi le groupe des espèces « Decreaser » (Figure 38F). En ce qui concerne les espèces non graminoides, les relations entre les traits et la réponse au pâturage correspondent aux patrons généraux détaillés ci-dessus. Une différence significative est donc observée entre les groupes de réponse au pâturage pour la durée de vie et le type biologique, la chorologie, la date de floraison, la surface spécifique des feuilles, la teneur en matière sèche et la teneur en phosphore (Tableau 13). Et de la même manière, aucune différence significative n'a été détectée entre les trois groupes de réponse en ce qui concerne le type de pollinisation, le type de dispersion, la morphologie des plantes (hauteur végétative et reproductrice), la masse des graines et la teneur en azote. Les espèces « Decreaser » se distinguent des espèces « Neutral » et « Increaser » pour ces traits. Les espèces pérennes, le type biologique chaméphyte, les faibles surfaces spécifiques et teneur en éléments des feuilles et les fortes teneurs en matière sèche sont défavorisées par le pâturage associé à la fertilisation minérale.

5 – Synthèse et discussion

5.1 – Des variations graduelles d'abondance

La dynamique de la végétation apparaît graduelle depuis la mise en place du traitement de fertilisation dans cette communauté pâturée sur sol calcaire (Figure 35). Cette dynamique résulte à la fois du changement de l'identité des espèces du fait d'une dynamique individuelle d'extinction ou de colonisation des espèces et plus généralement du changement de dominance et d'abondance relative des espèces. D'un état initial, caractérisé par la dominance de *B. erectus* et la présence de *F. christiani-bernardii*, *C. humilis* et *B. pinnatum*, la communauté évolue vers un renforcement de la dominance de *B. erectus* et la disparition des espèces précédentes jusqu'à une composition finale caractérisée par la plus faible dominance de *B. erectus* et l'apparition puis la dominance de nouvelles espèces comme *V. myuros*, *B. hordeaceus* et *P. bulbosa*. Si les espèces graminoides sont largement dominantes dans toute la trajectoire spécifique de cette communauté, les variations d'abondance sont significatives pour plus de la moitié (55%) des 118 espèces recensées dans cette communauté (Tableau 12). Une dynamique d'augmentation ou de diminution est donc également perceptible pour les espèces non graminoides d'abondance moindre. La mise en place du traitement de fertilisation a conduit à la diminution en abondance de certaines familles comme

les *Cyperaceae* seulement représentée par le genre *Carex* et les *Cistaceae*, familles typiques des milieux peu fertiles (Figure 38F). En revanche d'autres familles comme les *Asteraceae* sont représentées par des espèces qui se sont bien maintenues dans la communauté et par des espèces qui ont colonisé puis augmenté en abondance (Figure 38F). Globalement on assiste à la dominance des espèces présentant de grandes aires de distribution géographique, c'est-à-dire des espèces cosmopolites, eurasiennes ou européennes comme *A. millefolium*, *C. bursapastoris*, *E. cicutarium*, *L. aplexicaule*, *S. arvensis*, *S. media* ou *T. officinale* ; parallèlement à la perte ou diminution en abondance des espèces typiquement méditerranéenne comme *A. monspelliensis*, *C. minima*, *G. hispanica* ou encore *T. montanum* (Figure 38E).

Il apparaît important ici de souligner la qualité incontestable des données floristiques récoltées chaque année pendant presque 30 ans par le même botaniste sur des relevés permanents. La dynamique réelle de la végétation a ainsi pu être décrite, analysée et confrontée aux caractéristiques des espèces. Par ailleurs, les données long terme sont particulièrement importantes dans l'étude des effets de l'utilisation des terres comme la gestion du pâturage où la réponse de la végétation se met en place sur de longues périodes (Bullock *et al.* 2001). La classification des espèces, c'est à dire la distinction des espèces qui diminuent en abondance (« Decreaser ») ; qui ne présentent pas de patron directionnel d'abondance (« Neutral ») et des espèces qui augmentent en abondance (« Increaser ») depuis la mise en place du traitement de fertilisation, a été établie sur la base de variations continues d'abondance relative depuis la mise en place du traitement de fertilisation dans cette communauté initialement pâturée sur sol calcaire. L'identification des trois groupes de réponse est basée sur la dynamique individuelle des espèces, sur les données brutes d'abondance, contrairement à d'autres études où les classifications sont obtenues par des procédures d'ordination multivariée (McIntyre & Lavorel 2001; Pakeman 2004; De Bello *et al.* 2005) et des substitutions du temps par l'espace (approche synchronique). Rappelons ici l'ambivalence introduite par l'analyse multivariée en écologie, car la méthode permet à la fois de dévoiler les principaux axes d'ordination, mais masque la réalité car les axes d'ordination sont des variables synthétiques et abstraites (Warton 2008). De plus les résultats peuvent dépendre de la procédure d'ordination utilisée (e.g. l'analyse des correspondances ou ses variantes non symétrique et « détendécée », ou encore les méthodes non métriques d'échelonnement multidimensionnel) du fait notamment de l'emphasis donnée aux espèces peu abondantes et des hypothèses sur les patrons de distribution des espèces. Nous insistons donc sur la fiabilité de la classification proposée ici du fait de la qualité des données d'abondance et l'examen individuel de la dynamique des espèces (approche diachronique).

5.2 – Les traits de réponse au pâturage et à la fertilisation

Les espèces partageant des réponses similaires en terme d'abondance présentent certains attributs fonctionnels similaires (Figure 38 et Figure 39). Ces patrons généraux de réponse perceptibles sur l'ensemble du jeu de données sont pilotés essentiellement par la réponse des espèces non graminoides (Tableau 13).

Les espèces graminoides sont prépondérantes dans la structure spécifique de cette communauté (forte dominance) et ce tout au long de la dynamique (Figure 35, Chapitre 3). Les changements d'identité des espèces, extinction de *C. humilis* et *F. christiani-bernardii* et colonisation de *P. bulbosa*, *B. hordeaceus*, correspondent également à des changements d'identité fonctionnelle (Chapitre 5). Ces changements ne sont pas ou peu perceptibles dans cette étude car la variation observée au sein de ce groupe, de cette forme de croissance, est inférieure à la variation observée au sein des espèces non graminoides, groupe d'espèces incluant plusieurs formes de croissance (Chapin 1993).

Les variations des traits en fonction du groupe d'abondances au sein des espèces non graminoides sont clairement liées au type biologique (Figure 38, Tableau 13). Les espèces qui diminuent en abondance, « Decreaser », depuis la mise en place du traitement de fertilisation se distinguent des espèces « Neutral » et « Increaser ». Les espèces défavorisées sont pérennes et de phénologie tardive (floraison). Elles présentent une faible teneur en phosphore dans les feuilles, une forte densité des tissus foliaires (fort LDMC) et une faible vitesse de croissance (faible SLA). Ces derniers traits caractérisent une stratégie de conservation des ressources, bien représentée par le type biologique chaméphyte et caractéristique des espèces typiquement méditerranéennes dans ses pelouses. Ces espèces sont tolérantes au stress *sensu* Grime (1977, 2001) et ne sont pas adaptées à une forte disponibilité des ressources et une perturbation intense. En effet, ces espèces sont présentes initialement dans cette communauté (approche diachronique) et aujourd'hui dans la communauté pâturée sur calcaire (approche synchronique) car l'intensité du pâturage y était/est moindre. Ces résultats concordent avec les études sur les traits de réponse au pâturage qui montrent que les espèces longévives sont défavorisées contrairement aux espèces annuelles (Diaz *et al.* 2007). Les espèces qui se maintiennent dans la communauté ou qui augmentent en abondance possèdent les traits opposés. Ce sont des espèces à cycle de vie court (annuelles), de phénologie précoce et présentent les traits foliaires caractéristiques de l'acquisition rapide des ressources. Ces résultats sur les traits de réponse au pâturage associé à la fertilisation sont en accord avec les stratégies d'histoire de vie développée par Grime (1977; 1979; 2001), et décrivent le syndrome de rudéralité comme mécanisme de réponse à la disponibilité des ressources et une

intense perturbation. Néanmoins, il n'y a pas de différences de masse des graines entre les groupes de réponse, les espèces rudérales sont pourtant habituellement caractérisées par une forte aptitude à la colonisation et la production de nombreuses petites graines. Ce résultat s'explique par les particulièrement grosses graines de certaines espèces « Increaser » (par exemple *V. sativa* ou *C. nutans*) et « Neutral » (par exemple *C. mitissimus* ou *M. neglectum*). En effet, quand l'abondance relative des espèces est prise en compte par le calcul du paramètre fonctionnel de la communauté, des différences de masse de graines à l'échelle de la communauté cohérentes avec le syndrome de rudéralité sont observées (Chapitre 5).

6 – Conclusion

Cette analyse fonctionnelle de la dynamique de la végétation dans la communauté pâturée et fertilisée sur sol calcaire entre 1978 et 2005 a permis de lier les variations d'abondance aux traits des espèces. Si les espèces graminoides jouent un rôle prépondérant dans la structure spécifique et sa dynamique, les traits de réponse sont plus clairs chez les espèces non graminoides. La fertilisation et l'augmentation du pâturage ont conduit au succès des espèces à durée de vie courte, de phénologie précoce et capables d'acquérir rapidement les ressources. Ces espèces rudérales ont peu à peu remplacé les espèces pérennes tolérantes au stress initialement présentes et abondantes dans cette communauté.

**Diversité fonctionnelle de communautés
soumises à différentes pratiques pastorales :
Abondance et stratégies des espèces**

1 - Introduction

1.1 - Le processus d'assemblage des communautés

Le processus d'assemblage des communautés de plantes peut être vue comme un processus de tri des espèces à partir d'un pool régional (e.g. Keddy 1992a; Belyea & Lancaster 1999; Díaz *et al.* 1999; Laakso *et al.* 2001; Lortie *et al.* 2004). Les conditions biotiques et abiotiques au sein de la communauté filtrent parmi les espèces capables d'atteindre physiquement la communauté celles qui peuvent persister au sein de la communauté, celles qui possèdent les « bonnes » combinaisons de traits (Keddy 1992a; Díaz *et al.* 1999). Par ailleurs, les deux processus considérés comme fondamentaux d'assemblage des communautés : le filtrage environnementale et la compétition interspécifique, ont des effets opposés sur la distribution des traits au sein des espèces de la communauté (e.g. Weiher & Keddy 1995; Keddy & Weiher 1999; Webb *et al.* 2002; Cavender-Bares *et al.* 2004) (**Figure 40**).



Figure 40. Effet du filtrage par l'environnement abiotique et la compétition interspécifique sur la distribution des traits des espèces au sein des communautés. Les communautés assemblées selon le filtrage de l'environnement ont une tendance à la sous-dispersion (« phenotypic clustering ») des traits des espèces, les espèces se 'ressemblent' plus que du au hasard. Les communautés assemblées par la compétition présentent une tendance à la sur-dispersion (« phenotypic overdispersion »), il existe une limite à la similarité entre les espèces constituant de la communauté. Extrait de Cavender-Bares *et al.* (2004).

La compétition est considérée comme une limite à la coexistence « long terme » des espèces trop proches dans leur exigence de niche. Les communautés structurées par la compétition sont supposées présenter des patrons de divergence des traits des espèces, une certaine limite à la similarité *sensu* MacArthur & Levins (1967). Au contraire, l'effet filtre de l'environnement abiotique sélectionne les espèces adaptées aux mêmes conditions abiotiques, *i.e.* partageant certaines caractéristiques de niche. Les communautés structurées par le filtrage environnemental sont supposées présenter des patrons de convergence des traits des espèces.

Il s'agit ici d'hypothèses théoriques sur la distribution des traits parmi les espèces de la communauté et non sur la distribution des traits parmi les individus de la communauté.

1.2 – Structure en abondance des communautés

Les espèces ne persistent pas toutes avec la même abondance au sein des communautés. En effet, les communautés sont fortement structurées en abondance : un faible nombre d'espèces sont particulièrement abondantes, *i.e.* les espèces dominantes, alors qu'un grand nombre d'espèces sont particulièrement peu abondantes (e.g. Whittaker 1965, 1972; Magurran 1988; Grime 1998). L'excès d'espèces « rares », d'espèces faiblement abondantes, s'explique en partie par la présence transitoire d'espèces « occasionnelles » (Grime 1998; Magurran & Henderson 2003). Il apparaît dans ce contexte plus réaliste de considérer l'effet filtre des conditions biotiques et abiotiques au sein de la communauté de manière probabiliste, c'est-à-dire comme augmentant la probabilité d'être éliminée pour les espèces ne possédant pas les « bonnes » combinaisons de traits (Cingolani *et al.* 2007). Dans cette optique, une partie de la diversité fonctionnelle, *i.e.* étendue des différences fonctionnelles entre les espèces constitutives d'une communauté (Tilman 2001), résulterait donc d'espèces transitoires peu ou pas adaptées aux conditions de la communauté.

1.3 – Ressources et régime de perturbation

La disponibilité en ressources et le régime de perturbation contrôlent fortement la structure des communautés de plantes herbacées (e.g. Grime 1979; Huston 1979; 1994; Grace 1999; Grime 2001) et la valeur des traits des espèces dominantes (e.g. Grime 1977; 1979; 2001; Lavorel & Garnier 2002). L'utilisation agricole des terres est une combinaison de ces deux facteurs. Dans notre étude la perturbation correspond au pâturage et la modification de la disponibilité des ressources à la fertilisation.

En ce qui concerne la disponibilité en ressources, les milieux riches sont dominés par les espèces capables d'acquérir rapidement les ressources et d'une vitesse de croissance rapide (e.g. Poorter & Garnier 1999; Aerts & Chapin 2000; Lavorel & Garnier 2002; Poorter & Garnier 2007). Ces espèces présentent une forte surface spécifique des feuilles (SLA), un taux de photosynthèse élevé, une forte vitesse de croissance (RGR), une forte teneur en éléments minéraux des feuilles, un rapide renouvellement des tissus. Les espèces qui dominent les milieux pauvres présentent le syndrome de traits opposés associé à la conservation efficace des nutriments. En ce qui concerne les traits associés à la réponse au pâturage, ceux-ci dépendent fortement de facteurs externes comme la productivité, l'aridité du

milieu ou l'histoire du pâturage (Noy-Meir *et al.* 1989; Pakeman 2004; Vesk *et al.* 2004; De Bello *et al.* 2005). Le pâturage favorise néanmoins les espèces de faible stature, les cycles de vie courts, le port en rosette, les phénologies précoces (Lavorel & Cramer 1999; Lavorel *et al.* 1999; Bullock *et al.* 2001; McIntyre & Lavorel 2001; Pakeman 2004) et voir la méta-analyse de Diaz *et al.* (2007). Par ailleurs, plusieurs études révèlent que les relations entre les traits et l'environnement sont « améliorées » par la prise en compte de l'abondance des espèces (Garnier *et al.* 2004; Vile *et al.* 2006; Cingolani *et al.* 2007). Ces résultats suggèrent que les espèces dominantes sont plus « adaptées », que l'effet filtre est plus fort sur les espèces dominantes. Cependant, peu d'études ne se sont encore intéressées aux caractéristiques biologiques des espèces non dominantes dans les communautés de plantes herbacées, principalement du fait de difficultés expérimentales mais aussi d'un rôle supposé négligeable sur le fonctionnement de la communauté (Grime 1998).

1.4 – Distribution des traits, ressources et perturbation

Pour Grime (2006), la disponibilité en ressources tend à imposer l'uniformité des traits associés à l'acquisition des ressources parmi les espèces constitutives de la communauté. Il considère également que la perturbation est le facteur qui pilote la différenciation des traits au sein des communautés et la coexistence des espèces à l'échelle locale. L'effet positif d'une perturbation modérée sur la diversité spécifique et fonctionnelle résulterait des opportunités multiples qu'elle crée pour l'établissement, la croissance et la reproduction, du fait de la réduction de l'intensité de la compétition au sein des communautés. Les hypothèses de Grime sur la distribution des traits des espèces herbacées dans le cadre de la gestion agricole des terres sont donc *i)* une convergence des traits liés à l'acquisition des ressources et à la croissance en réponse à la disponibilité des ressources et *ii)* une divergence des traits liés à la phénologie et à la régénération en réponse aux perturbations.

1.5 – Problématique

Dans le chapitre 3 nous avons identifié les variations temporelles de la structure spécifique tant du point de vue de la composition en espèces, en types biologiques mais aussi de la richesse spécifique dans les quatre types de communauté étudiés : la communauté pâturée et fertilisée sur sol calcaire, la communauté pâturée sur sol calcaire, la communauté pâturée sur sol dolomitique et la communauté abandonnée sur sol dolomitique. Dans le chapitre 4, nous avons liés la dynamique temporelle des espèces aux traits fonctionnels dans la communauté pâturée (intensément) et fertilisée sur sol calcaire depuis la mise en place de la

gestion. Dans ce chapitre nous proposons de décrire les patrons de distribution des abondances et des traits des espèces au sein des quatre types de communauté en prenant à la fois en compte les espèces dominantes et celles d'abondance moindre. Les questions suivantes sont posées : 1) Quel est l'effet de l'utilisation des terres sur la distribution des traits des espèces herbacées ? 2) Les traits des espèces dominantes sont-ils mieux adaptés à l'environnement que ceux des espèces moins abondantes ? 3) Les traits liés à la croissance présentent-ils des patrons différents des traits liés à la régénération ?

2 – Matériel et méthodes

2.1 – L'abondance et les traits des espèces

Dans ce chapitre, la structure spécifique des quatre types de communautés est obtenue à partir des relevés réalisés en 2007 selon la méthode des points quadrats (approche synchronique du chapitre 3). L'abondance relative des espèces (nombre de points d'occurrence des espèces sur le nombre total de points observés) est calculée sur 8 quadrats de 1m² comptant 100 points de contacts par type de communauté. Les traits des espèces végétales correspondent à la moyenne des valeurs observées sur le site. L'ensemble des 13 traits est disponible pour 62 espèces sur 83 identifiées dans les quadrats (Tableau 14).

2.2 – Décrire la structure spécifique

La distribution en abondance moyenne des espèces dans les quatre types de communauté est décrite par les courbes de diversité/dominance. Ces courbes représentent l'abondance relative des espèces sur une échelle logarithmique en fonction de leur rang. Les profils de diversité représentent les variations du nombre de Hill en fonction du paramètre d'échelle q (Hill 1973; Jost 2006, Chapitre 2). Les diversités d'ordre q pour les valeurs de q suivantes : 0, 1, 2, 4, 8, 16, ainsi que la limite vers plus l'infini, ont été calculées pour chacun des 8 quadrats par types de communautés. Le nombre de Hill d'ordre 0, *i.e.* l'ordonnée à l'origine du profil de diversité, correspond à la richesse spécifique par quadrat, *i.e.* la densité des espèces par m². Le nombre de Hill d'ordre 1 correspond à l'exponentielle de l'indice de Shanon-Weiner et celui d'ordre 2 correspond à l'inverse de l'indice de concentration des dominances de Simpson. La forme de la courbe permet de décrire la structure en abondance des espèces au sein de chaque communauté (Hill 1973; Jost 2006, Chapitre 2).

Tableau 14. Description des traits fonctionnels des espèces mesurés dans cette étude. La fonction biologique associée au trait, l'abréviation utilisée dans ce manuscrit, l'unité de mesure, le nombre d'espèces mesurées (*n*) et la transformation nécessaire à la normalisation sont données.

Fonction	Trait	Abréviation	Unité	n	Transformation
Régénération	Masse des graines	SM	mg	67	log
Phénologie	Date de fructification	Fru	JJ	67	
	Date de floraison	Flo	JJ	64	
Gestion de l'eau	Discrimination isotopique en C ¹³	ΔC ¹³	‰	72	
Stature	Hauteur reproductrice	Hrep	cm	70	log
	Hauteur végétative	Hveg	cm	72	log
	Encombrement	LatSpr	cm	72	√
	Surface d'une feuille	LA	cm ²	72	√
Acquisition/conservation des ressources	Surface spécifique des feuilles	SLA	m ² .kg ⁻¹	72	√
	Teneur en matière sèche des feuilles	LDMC	mg.g ⁻¹	72	√
	Teneur en azote des feuilles	LNC	mg.g ⁻¹	72	log
	Teneur en phosphore des feuilles	LPC	mg.g ⁻¹	72	√
	Teneur en carbone des feuilles	LCC	mg.g ⁻¹	72	

2.3 – Décrire la structure fonctionnelle

Différents indices de structure fonctionnelle ont été calculés à l'échelle du quadrat dans les quatre types de communautés pour chacun des traits. La moyenne du trait sur l'ensemble des espèces constituant la communauté décrit la valeur du trait d'une espèce choisie aléatoirement parmi la liste des espèces constituant la communauté. La moyenne pondérée par l'abondance relative des espèces représente la valeur du trait d'un individu choisi aléatoirement au sein de la communauté. Les valeurs minimales et maximales des traits des espèces par quadrat ont été utilisées pour calculer la richesse fonctionnelle, *i.e.* la gamme des valeurs du trait représentée au sein du quadrat (Mason *et al.* 2005). Plus la richesse fonctionnelle est proche de 1, plus la gamme du trait observée sur le quadrat est proche de la gamme du trait observée sur l'ensemble des espèces. Enfin, la régularité de la distribution du trait au sein du quadrat a été quantifiée par l'indice de divergence fonctionnelle FD_{var} (Mason *et al.* 2003; Mason *et al.* 2005, Matériel & Méthode général). Plus le FD_{var} est proche de 1 et

plus la distribution du trait diverge, inversement plus le FD_{var} est proche de 0 et plus la distribution converge.

2.4 – Analyses statistiques

Les modèles statistiques de distribution des abondances ont été appliqués sur chaque quadrat par minimisation de la déviance, la consistance des réponses entre quadrats par type de communautés a permis de sélectionner le modèle (Wilson 1991). Les procédures d'optimisation sont disponibles dans la librairie *vegan* du logiciel libre R (Oksanen *et al.* 2005). L'effet du type de communautés sur la diversité d'ordre q a été testé séparément pour chaque ordre de diversité par une analyse de variance à un facteur. Une analyse en composante principale a été réalisée sur le tableau traits ($n = 13$) $\times$ espèces ($n = 62$) afin d'identifier les axes principaux de variations interspécifiques des traits parmi les espèces constitutantes de ces communautés. Les abondances des espèces ont ensuite été représentées sur le plan factoriel défini par la position des espèces séparément pour chaque communauté. Les corrélations entre chaque paire de traits ont été testées par le calcul du coefficient de Pearson et sont reportées dans une matrice diagonale. Les différences entre types de communauté de traits pondérés par l'abondance relative des espèces, de traits moyens, de traits minimums, de traits maximums, de richesses fonctionnelles et de divergence fonctionnelle ont été testées par analyse de variance à un facteur. La différence entre le trait moyen et le trait pondéré a été calculée pour chaque trait et chaque communauté par le test de Wilcoxon étant donné l'appariement entre ces deux mesures (calculées sur les mêmes quadrats). Les analyses statistiques ont été effectuées sous le logiciel R (R Development Core Team 2007).

3 – Des patrons contrastés de structure spécifique

3.1 – Dominance et diversité

Les courbes de diversité/dominance des espèces révèlent les fortes variations de la structure spécifique entre les quatre types de communautés, à la fois en termes de composition en espèces, de richesse spécifique et de distribution des abondances (Figure 41). Ces différences de structure spécifique entre les quatre types de communauté ont été présentées dans l'approche synchronique du premier chapitre, elles sont synthétisées ici dans la Figure 2.

- La communauté pâturée et fertilisée sur sol calcaire est caractérisée par une faible richesse spécifique et la codominance de *Poa bulbosa*, *Bromus hordeaceus*, *Bromus*

erectus. De nombreuses espèces annuelles comme par exemple *Vulpia myuros*, *Veronica arvensis*, *Capsella bursa-pastoris*, *Erodium cicutarium*, sont également présentes dans cette communauté. La distribution des abondances suit une série géométrique pour six quadrats sur huit.

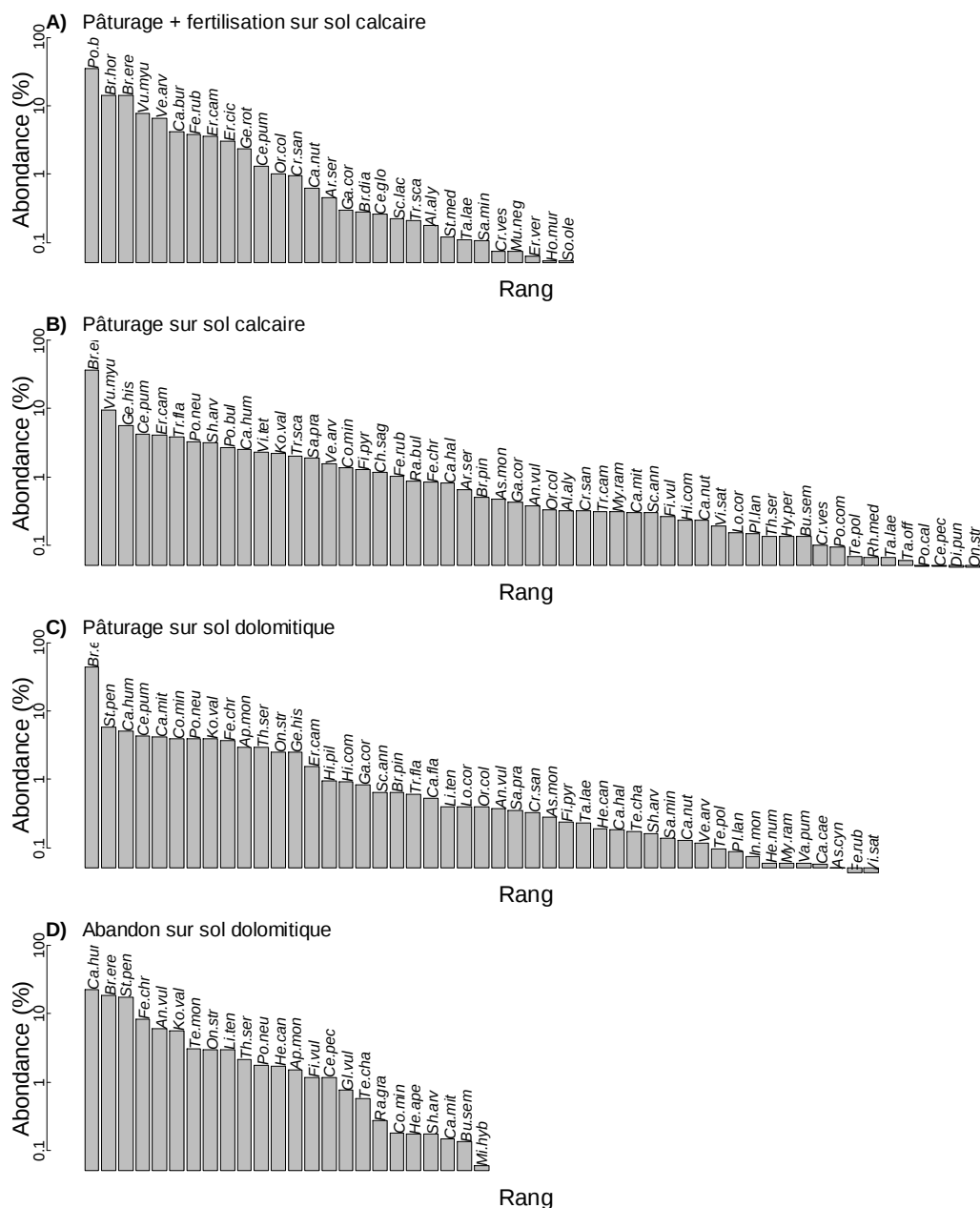


Figure 41. Courbe de dominance/diversité pour les quatre types de communautés : A) communauté pâturée et fertilisée sur sol calcaire, B) communauté pâturée sur sol calcaire, C) communauté pâturée sur sol dolomitique et D) communauté abandonnée sur sol dolomitique. Les abondances relatives sont représentées sur une échelle logarithmique en fonction du rang de l'espèce. Les codes correspondant au nom des espèces sont indiqués dans le Tableau 16 situé en appendice.

- Les communautés pâturées sur sol calcaire et sur sol dolomitique se distinguent par la forte dominance de *B. erectus* et une forte richesse en espèces du fait du très grand nombre d'espèces peu abondantes. Parmi ces espèces peu abondantes, on retrouve certaines

légumineuses comme *Coronilla minima*, *Genista hispanica* ou encore *Ononis striata* et des espèces chaméphytes comme *Linum tenuifolium* ou *Thymus serpyllum* caractéristiques de ces milieux. La distribution des espèces suit une série lognormale pour cinq quadrats sur huit dans ces deux communautés pâturées. Les deux communautés présentent une structure spécifique similaire, cependant la présence de *Stipa pennata* caractérise les sols dolomitiques.

- Enfin, la communauté abandonnée sur sol dolomitique est caractérisée par une faible richesse spécifique et la codominance de *Carex humilis*, *B. erectus* et *S. pennata*. Cette communauté comprend une forte proportion d'espèces chaméphytes : *Teucrium montanum*, *L. tenuifolium*, *Thymus serpyllum*, *Helianthemum canum*, *H. nummularium*. La distribution des abondances est décrite par une série géométrique pour sept quadrats sur huit.

3.2 – Les profils de diversité

L'étude des profils de diversités illustre l'importance d'étudier les espèces peu abondantes pour quantifier les différences de diversité entre les quatre types de communautés (Figure 42).

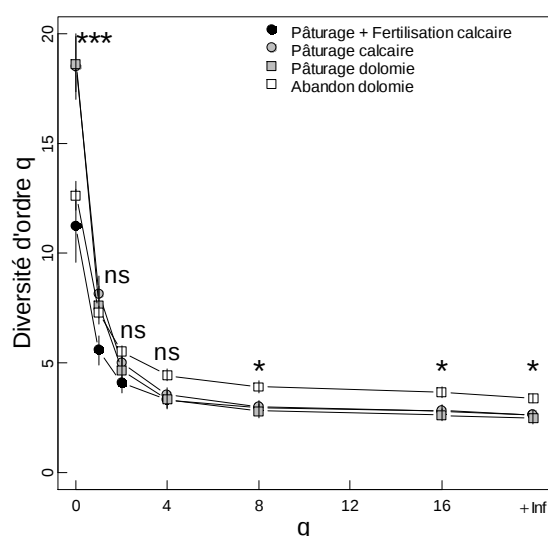


Figure 42. Profils de diversité dans les quatre types de communautés : nombre de Hill (1973) ou diversité d'ordre q en fonction de l'ordre. Les symboles représentent les quatre types de communautés. La significativité de l'effet du type de communautés dans les analyses de variance est donnée pour chaque ordre de diversité avec : ns, non significatif, *, $P < 0.05$ et ***, $P < 0.001$.

Les différences entre communautés sont très prononcées pour la richesse spécifique (diversité d'ordre 0). Les communautés pâturées sur sol calcaire (18.5 espèces m^2) et dolomitique (18.6 espèces m^2) sont significativement plus riches que les deux autres communautés : pâturée et fertilisée sur sol calcaire (11.3 espèces m^2) et abandonnée sur sol dolomitique (12.6 espèces

m²). Les diversités d'ordre « intermédiaire », *i.e.* les indices inverses de Simpson et de Shanon-Weiner, ne sont pas significativement différentes entre communautés. Par contre, les communautés diffèrent fortement en termes de diversités d'ordre supérieur ou égal à 8, ce qui indique une structure de dominance différente. En effet, la communauté abandonnée sur sol dolomitique est significativement plus riche en espèces dominantes que les trois autres communautés.

4 – Variations interspécifiques des traits et abondances des espèces

4.1 – Les axes de variations interspécifiques

L'analyse en composante principale réalisée sur le tableau traits ($n = 13$) $\times$ espèces ($n = 62$) met en évidence les axes principaux de variations interspécifiques des traits fonctionnels (Figure 43).

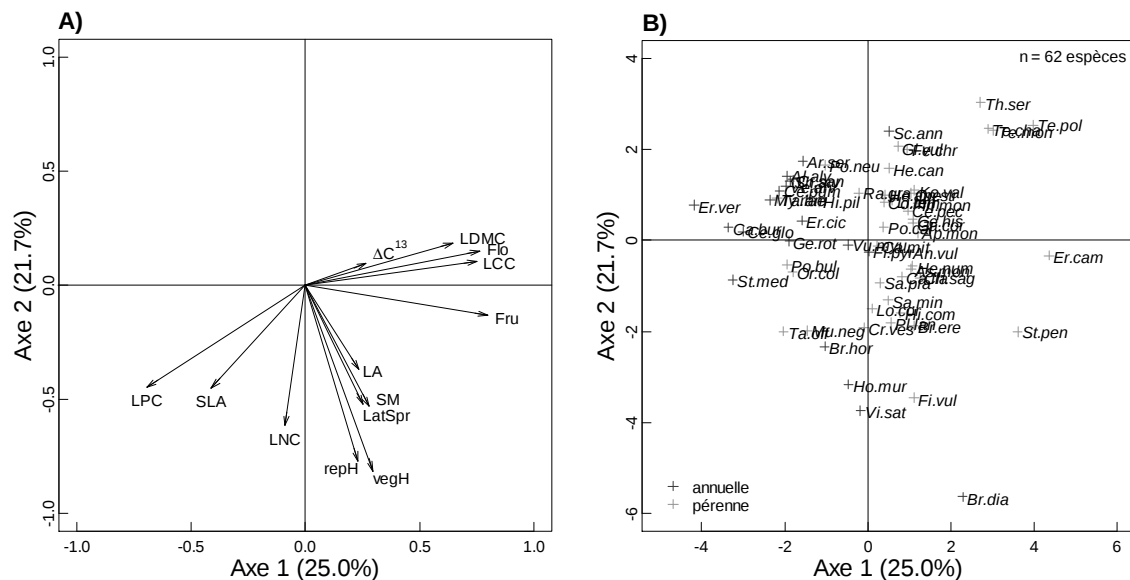


Figure 43. Axes principaux de variation au sein des traits des espèces présentes dans les quatre types de communautés : A) projection des traits des espèces dans le plan factoriel défini par les deux premiers axes d'une analyse en composantes principales et B) projection des espèces. Se reporter aux Tableaux 14 et 17 pour les abréviations des traits et des noms d'espèces.

Le premier axe (25% de variance expliquée) est défini positivement par la date de fructification (Fru), la teneur en carbone des feuilles (LCC), la date de floraison (Flo), et négativement par la surface spécifique des feuilles (SLA) et la teneur en phosphore des feuilles (LPC). Le second axe (21.7% de variance expliquée) est défini négativement par la hauteur végétative (vegH), la hauteur reproductrice (repH), la teneur en azote des feuilles, l'encombrement des plantes (LatSpr) et la masse des graines (SM). L'ordination des traits met

en évidence deux axes de covariation interspécifique : i) les covariations entre les traits liés à la phénologie (Flo, Fru) et les traits liés à l'acquisition (LPC, SLA, LNC) et la conservation (LDMC, LCC) des ressources et ii) les covariations entre traits liés à la stature des plantes (Hveg, Hrep, LatSpr, LA) et la masse des graines. L'analyse des corrélations entre chaque paire de traits confirme la significativité de ces patrons de covariation (Tableau 17).

La projection des espèces dans le plan factoriel défini par les deux premiers axes de l'analyse en composantes principales décrit les combinaisons de traits réalisées par les espèces présentes dans les quatre types de communautés (Figure 43B). Les espèces sont distribuées en « triangle » dans cet espace multivarié des traits.

- Les espèces de faible stature, de phénologie précoce et présentant des traits liés à l'acquisition rapide des ressources (fort SLA et LPC) définissent une des extrémités du triangle (coordonnées négatives sur l'axe 1 et coordonnées proches de zéro sur l'axe 2). Il s'agit d'espèces à cycle de vie court, principalement annuelles, par exemple *Erophila verna*, *Stellaria media*, *Capsella bursa-pastoris* ou encore *Poa bulbosa*.

- Les espèces de faible stature, de phénologie tardive et présentant des traits liés à la conservation des ressources (fort LDMC et LCC) définissent la seconde extrémité du triangle (coordonnées positives sur les deux premiers axes). Il s'agit d'espèces longévives au port prostré principalement chaméphyte, par exemple *Thymus serpyllum*, *Teucrium montanum* ou encore *Teucrium chamaedrys*.

- Enfin, les espèces de forte stature, produisant des graines lourdes et présentant des stratégies intermédiaires de gestion des nutriments et de phénologie définissent la dernière extrémité du triangle (coordonnées proches de zéro sur l'axe 1 et coordonnées négatives sur l'axe 2). Ce syndrome de traits est cependant caractéristique d'un faible nombre d'espèces comme *Bromus diandrus*, *Hordeum murinum* ou *Vicia sativa*.

La majorité des espèces ont cependant une position centrale dans ce triangle et présentent donc des syndromes de traits intermédiaires.

4.2 – L'identification de syndromes de réponse

La composition des quatre communautés n'est pas répartie uniformément dans cet espace multivarié des traits (Figure 44). Les changements de composition le long du gradient d'intensité des pratiques pastorales, c'est-à-dire de la communauté abandonnée sur sol dolomitique à la communauté pâturée et fertilisée sur sol calcaire, sont graduels sur le premier axe de l'analyse en composantes principales.

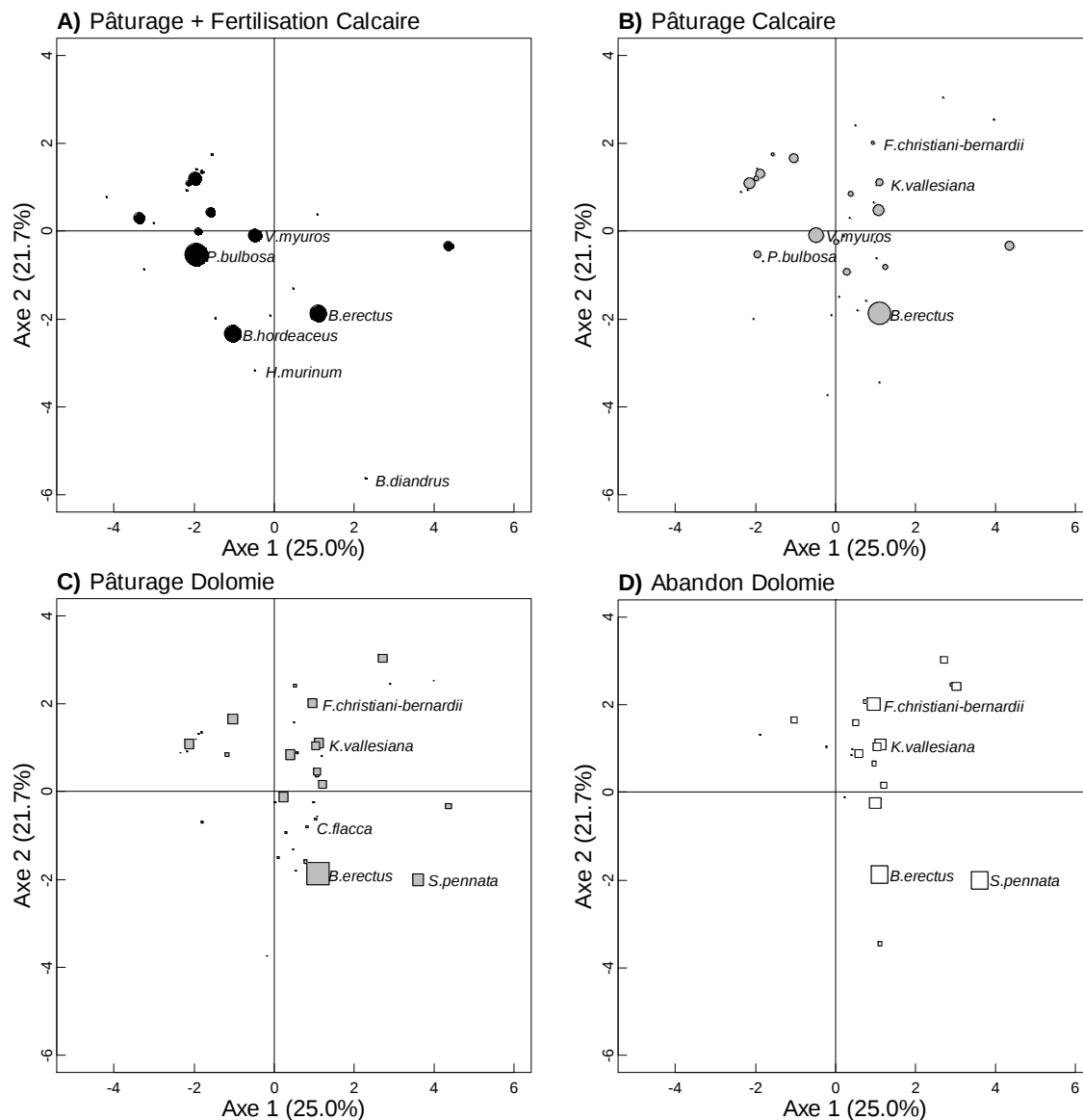


Figure 44. Variations interspécifiques des traits fonctionnels et abondance des espèces dans les quatre types de communautés : A) communauté pâturée et fertilisée sur sol calcaire, B) communauté pâturée sur sol calcaire, C) communauté pâturée sur sol dolomitique et D) communauté abandonnée sur sol dolomitique. Chaque point représente la position des espèces dans le plan factoriel défini par les deux premiers axes de l'analyse en composantes principales du tableau traits x espèces (voir la figure précédente). La taille des symboles indique l'abondance relative des espèces. Les noms des espèces graminéoïdes sont indiqués.

La communauté abandonnée sur sol dolomitique est caractérisée par des espèces capables de conserver les ressources et de phénologie tardive (coordonnées positives sur l'axe 1, Figure 44D). Par opposition, la communauté pâturée et fertilisée sur sol calcaire est caractérisée par des espèces capables d'acquérir rapidement les ressources et de phénologie précoce (coordonnées négatives sur l'axe 1, Figure 44A). Les deux communautés pâturées occupent une position intermédiaire (Figure 44B et C). Les traits liés à la stature des plantes sont largement représentés dans chacun des quatre types de communautés (coordonnées largement

distribuées sur l'axe 2) pour l'ensemble des espèces et au sein même des espèces graminoides. Par ailleurs, ces variations de composition fonctionnelle entre les quatre types de communauté sont également associées au changement d'identité fonctionnelle des espèces dominantes.

5 – Décomposition de la structure fonctionnelle des communautés

5.1 – Traits moyen et pondérés par l'abondance des espèces

Les variations significatives des traits moyens et pondérées entre les quatre types de communautés pour un grand nombre de traits confirment les résultats obtenus dans l'analyse en composantes principales précédente (Figure 45, Tableau 15). Les variations des traits des espèces sont continues le long du gradient d'intensité d'utilisation des terres, c'est-à-dire de la communauté abandonnée sur sol dolomitique à la communauté pâturée et fertilisée sur sol calcaire. Bien que les valeurs du trait pondéré diffèrent de celles du trait moyen, la direction des variations entre communautés concorde pour un grand nombre de traits. On observe le long du gradient d'intensité d'utilisation :

- une diminution des traits liés à la phénologie (dates de fructification et de floraison), des traits liés à la conservation des ressources (teneurs en matière sèche et en carbone des feuilles) et de la masse des graines,
- et une augmentation des traits liés à l'acquisition des ressources (surface spécifique et teneur en phosphore des feuilles) et de la surface foliaire.

En ce qui concerne les traits liés à la stature (hauteur végétative, hauteur reproductrice et encombrement) et le trait lié à la gestion de l'eau (ΔC^{13}), les patrons diffèrent entre les valeurs moyennes et les valeurs pondérées, impliquant des variations de traits différentes entre espèces dominantes et espèces moins abondantes le long du gradient d'intensité d'utilisation.

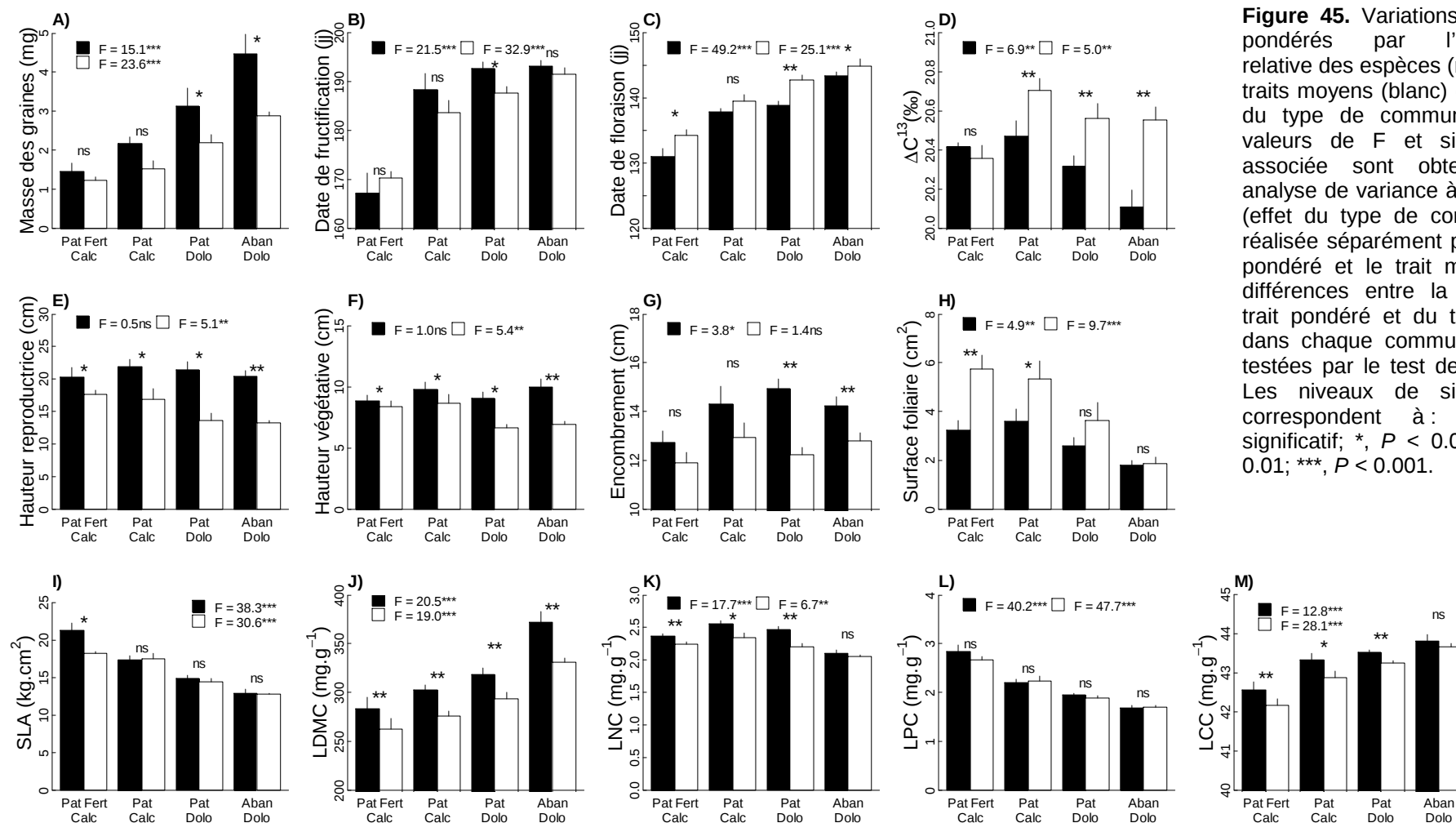


Figure 45. Variations des traits pondérés par l'abondance relative des espèces (noir) et des traits moyens (blanc) en fonction du type de communauté. Les valeurs de F et significativité associée sont obtenues par analyse de variance à un facteur (effet du type de communauté) réalisée séparément pour le trait pondéré et le trait moyen. Les différences entre la valeur du trait pondéré et du trait moyen dans chaque communauté sont testées par le test de Wilcoxon. Les niveaux de significativité correspondent à : ns, non significatif; *, $P < 0.05$; **, $P < 0.01$; ***, $P < 0.001$.

Tableau 15. Variations de la structure fonctionnelle entre les quatre types de communautés. Les valeurs de F et probabilités associées résultent des analyses de variance à un facteur testant l'effet du type de communauté sur les descripteurs de la structure fonctionnelle pour chaque trait. Les flèches indiquent le sens des variations le long du gradient d'intensité d'utilisation des terres.

Trait	Attribut de la communauté				Diversité fonctionnelle	
	pondéré	moyen	min	max	richesse	divergence
Masse des graines	↓ 15.1***	↓ 23.6***	↓ 19.4***	↓ 13.0***	↓ 12.5***	~ 1.6ns
Date de fructification	↓ 21.4***	↓ 32.9***	~ 3.6*	~ 8.3***	∩ 9.8***	↑ 4.7**
Date de floraison	↓ 49.2***	↓ 25.1***	~ 0.9ns	~ 1.9ns	~ 1.9ns	~ 0.8ns
Discrimination isotopique en C ¹³	↓ 6.9**	∩ 5.1**	~ 0.6ns	∩ 7.1**	∩ 6.5**	↓ 14.2***
Hauteur reproductrice	~ 0.5ns	↑ 5.1**	↑ 30.2***	~ 1.9ns	~ 1.8ns	↓ 24.5***
Hauteur végétative	~ 1.0ns	↑ 5.5**	~ 0.5ns	~ 2.7ns	~ 2.5ns	↓ 5.5**
Encombrement	↓ 3.8*	~ 1.4ns	↓ 8.5***	~ 3.0*	∩ 3.9*	~ 2.4ns
Surface d'une feuille	∩ 4.9**	~ 9.7ns	↑ 4.5*	↑ 7.3***	↑ 7.3***	↑ 3.1*
Surface spécifique des feuilles	↑ 38.3***	↑ 30.5***	~ 1.9ns	↑ 5.1**	∩ 5.4**	~ 0.7ns
Teneur en matière sèche des feuilles	↓ 20.5***	↓ 19.0***	↓ 5.6**	∩ 26.4***	↓ 18.6***	↓ 5.9**
Teneur en azote des feuilles	∩ 17.7***	∩ 6.7**	~ 2.5ns	↑ 7.5***	∩ 8.4***	~ 1.1ns
Teneur en phosphore des feuilles	↑ 40.2***	↑ 47.7***	~ 6.5ns	↑ 4.9**	~ 2.0ns	~ 1.5ns
Teneur en carbone des feuilles	↓ 12.8***	↓ 28.1***	↓ 10.0***	↓ 16.6***	∩ 9.1***	~ 1.6ns

5.2 – Richesse fonctionnelle

La richesse fonctionnelle et la divergence fonctionnelle (FD_{var}) permettent de caractériser différents aspects de la distribution des traits des espèces au sein des communautés. Ces deux métriques sont complémentaires et orthogonales, leurs patrons de variations entre traits et entre communautés sont contrastés (Tableau 15, Figure 46). La richesse fonctionnelle, *i.e.* la gamme des valeurs d'un trait, est importante pour tous les traits dans toutes les communautés, exceptée pour la surface foliaire dans la communauté abandonnée sur sol dolomitique. Les variations de richesse fonctionnelle sont néanmoins significatives entre les quatre types de communautés pour plusieurs traits. Le long du gradient d'intensité d'utilisation on observe :

- une diminution de la richesse fonctionnelle pour la masse des graines et la teneur en matière sèche des feuilles,
- une augmentation de la richesse fonctionnelle pour la surface foliaire,

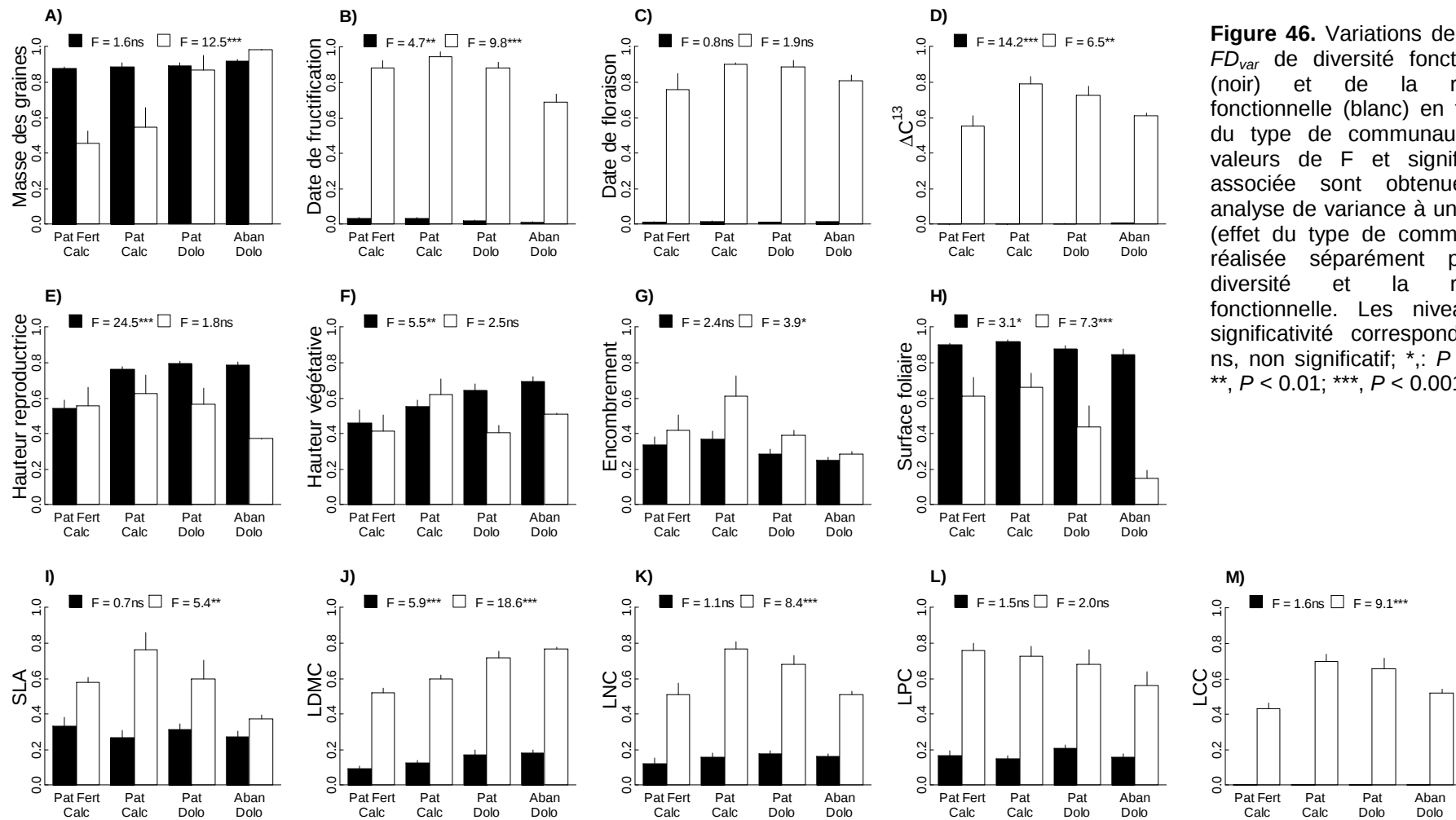


Figure 46. Variations de l'indice FD_{var} de diversité fonctionnelle (noir) et de la richesse fonctionnelle (blanc) en fonction du type de communauté. Les valeurs de F et significativité associée sont obtenues par analyse de variance à un facteur (effet du type de communauté) réalisée séparément pour la diversité et la richesse fonctionnelle. Les niveaux de significativité correspondent à : ns, non significatif; *, $P < 0.05$; **, $P < 0.01$; ***, $P < 0.001$.

- un patron unimodal pour la date de fructification, l'encombrement des plantes, la surface spécifique des feuilles, la teneur en azote des feuilles et la teneur en carbone des feuilles.

5.3 – Divergence fonctionnelle

Les patrons de divergence fonctionnelle dépendent fortement des fonctions associées aux traits (Tableau 15, Figure 46).

- La divergence fonctionnelle est faible, *i.e.* la distribution des traits converge, et ne varie pas ou peu le long du gradient d'intensité d'utilisation pour les traits liés à l'acquisition des ressources (SLA, LNC, LPC), les traits liés à la conservation des ressources (LDMC, LCC), les traits liés à la phénologie (dates de floraison et de fructification) et le trait lié à la gestion de l'eau (ΔC^{13}).

- La diversité fonctionnelle est forte et ne varie pas le long du gradient d'intensité d'utilisation pour la masse des graines et la surface des feuilles.

- La diversité fonctionnelle varie négativement le long du gradient d'intensité d'utilisation pour les deux mesures de hauteur (reproductrice et végétative). La divergence fonctionnelle est forte pour ces deux traits dans la communauté abandonnée sur sol dolomitique, moindre dans la communauté pâturée et fertilisée sur sol calcaire et intermédiaire dans les deux communautés pâturées.

6 – Synthèse et discussion

6.1 – Effet du pâturage sur la richesse spécifique

L'analyse détaillée de la structure en espèces de ces quatre types de communautés confirme les résultats obtenus dans le Chapitre 3. Les deux communautés pâturées sur sol calcaire et sur sol dolomitique sont significativement plus riches en espèces que la communauté pâturée (intensément) et fertilisée sur sol calcaire et la communauté abandonnée sur sol dolomitique (Figure 41 et Figure 42). La richesse spécifique, *i.e.* le nombre d'espèces coexistantes, est donc la plus forte dans les communautés où le niveau de pâturage, de perturbation, est intermédiaire (Huston 1979; 1994). L'application de l'hypothèse de perturbation intermédiaire a été proposée pour définir des pratiques de conservation (Hobbs & Huenneke 1992) si toutefois l'intérêt de la conservation est la richesse spécifique (Pykälä *et al.* 2005; Van Andel 2005). Mais, pour prédire les variations de richesse, il est néanmoins nécessaire de connaître la position de la communauté sur les gradients de ressource et

l'intensité de la perturbation. En effet, l'effet de la perturbation sur la richesse dépend à la fois de l'intensité de celle-ci et de facteurs externes comme la productivité (Proulx & Mazumder 1998) et l'aridité (Milchunas *et al.* 1988) et comme postulé dans le modèle général de Huston (1979; 1994).

6.2 – Effet du pâturage sur la distribution des abondances

L'étude des profils de diversité et des courbes de diversité/dominance révèle de fortes différences dans la distribution des abondances entre ces quatre types de communautés (Figure 42 et Figure 43). La distribution des abondances des deux communautés pâturées, sur sol calcaire et sur sol dolomitique, est décrite par une série lognormale (Preston 1948) alors qu'elle est décrite par une série géométrique dans la communauté pâturée et fertilisée sur sol calcaire et dans la communauté abandonnée sur sol dolomitique. Certains auteurs considèrent que la distribution lognormale des abondances des espèces au sein des communautés est liée à la loi des grands nombres (May 1975), *i.e.* quand une multitude de facteurs jouent sur une variable aléatoire sa distribution tend vers une loi normale. La distribution lognormale des abondances dans les communautés pâturées, de perturbation modérée, traduirait ainsi l'effet d'une multitude de facteurs impliqués dans le processus d'assemblage. En effet, le pâturage a des effets multiples sur le fonctionnement de la communauté (e.g. McNaughton 1979; Briske 1996; Bullock *et al.* 2001).

- Les dommages directs du pâturage sur les plantes induisent une diminution de l'intensité des interactions favorisant les espèces moins compétitives et moins palatables.
- Le pâturage permet également la colonisation de nouvelles espèces par la formation de micro-sites sans végétation.
- Le pâturage peut également jouer sur le processus même de dispersion des espèces zoochores.
- Enfin, le pâturage modifie la dynamique des nutriments.

Dans ce contexte, l'analyse fonctionnelle des communautés permet en partie de comprendre les effets positifs du pâturage sur la diversité par l'identification des caractéristiques de niches des espèces qui augmentent la richesse au niveau intermédiaire de perturbation.

6.3 – Les axes de variations interspécifiques

L'analyse multivariée des traits des espèces a permis d'identifier les axes majeurs de variation interspécifique parmi les espèces rencontrées dans ces quatre types de communautés (Figure 43, Tableau 17). Les covariations entre traits foliaires sont consistantes avec le

compromis fondamental entre l'acquisition et la conservation des ressources (e.g. Chapin *et al.* 1993; Grime 2001; Wright *et al.* 2004). Dans cette étude, les traits liés à la phénologie sont fortement associés à cet axe de variation interspécifique : les espèces capables de conserver les ressources efficacement sont majoritairement des espèces chaméphytes au port prostré et à phénologie tardive, les espèces capables d'acquérir rapidement les ressources sont majoritairement des espèces annuelles de phénologie précoce. Ces variations peuvent être interprétée comme le passage de la stratégie de tolérance au stress à la stratégie rudérale *sensu* Grime (1977; 2001) et correspondent au gradient d'intensité d'utilisation des terres (Figure 44). Le second axe de variation est un axe lié à la stature des plantes et à la masse des graines (Diaz *et al.* 2004). Il n'y a pas de patrons clairs de spécialisation des quatre types de communautés sur ce second axe de variation interspécifique.

6.4 – Les traits de réponse à l'utilisation des terres

Les espèces des quatre types de communautés présentent des syndromes de traits contrastés et les variations des traits des espèces sont continues le long du gradient d'intensité d'utilisation (Figure 45, Tableau 15). Les traits pondérés par l'abondance relative des espèces présentent des variations plus marquées le long du gradient d'intensité d'utilisation suggérant un effet fort des pratiques pastorales sur l'identité fonctionnelle des espèces dominantes (Cingolani *et al.* 2007). L'utilisation des traits pondérés par l'abondance relative des espèces apparaît comme une méthodologie adéquate pour identifier les traits de réponse aux changements d'utilisation des terres, comme proposé par Garnier *et al.* (2007). Les variations significatives et continues des traits associés à l'acquisition des ressources le long du gradient d'intensité s'interprètent comme le reflet de la stratégie de *i*) tolérance au pâturage chez les espèces pérennes, *i.e.* par la capacité d'une repousse rapide après la défoliation et *ii*) d'évitement du pâturage pour les espèces annuelles de phénologie précoce (McNaughton 1979; Briske 1996; Weiher *et al.* 1999; Diaz *et al.* 2001; Pakeman 2004). La diminution de la masse des graines le long du gradient d'intensité d'utilisation confirme l'effet positif du pâturage, de la perturbation sur les opportunités de colonisation (Grime 1977; Weiher *et al.* 1999; Grime 2001). Enfin, l'utilisation des terres n'a pas ou peu d'effet sur les traits liés à la stature des plantes et confirme que la réponse de ces traits dépend des conditions locales (Diaz *et al.* 2001; Vesk *et al.* 2004; De Bello *et al.* 2005; Diaz *et al.* 2007). La majorité des espèces étudiées ont une faible stature du fait de contraintes hydriques et thermiques imposés par le climat et la pédologie, l'effet filtre du pâturage ne porte donc pas sur ces traits (De Bello *et al.* 2005).

6.5 – L’effet du pâturage sur la richesse fonctionnelle

La richesse fonctionnelle représente l’étendue des valeurs de traits parmi les espèces d’une communauté, *i.e.* la variation du trait observé entre les espèces de la communauté par rapport à la variation observée sur l’ensemble des espèces (Mason *et al.* 2005). Le long du gradient d’intensité d’utilisation, la richesse fonctionnelle diminue pour la masse des graines du fait d’une perte progressive des espèces avec des très grosses graines comme *Stipa pennata*, *Anthyllis vulneraria* ou *Carthamus mitissimus* (Tableau 15, Figure 46). La richesse fonctionnelle diminue également pour la teneur en matière sèche des feuilles, du fait principalement de la présence de *S. pennata* dans la communauté abandonnée sur sol dolomitique et dans la communauté pâturée sur sol dolomitique. La teneur en matière sèche de cette espèce est si forte (523 mg.g⁻¹) qu’elle augmente la richesse fonctionnelle de ces deux communautés. La richesse fonctionnelle pour la surface des feuilles augmente le long du gradient d’intensité d’utilisation en partie du fait du gain d’espèces à très grosses feuilles non palatables comme *Eryngium campestre* ou *Carduus nutans*, deux chardons, et d’espèces palatables au port en rosette comme *Crepis vesicaria*, *Taraxacum officinale* ou *Sanguisorba minor*. Ces changements de direction de la richesse fonctionnelle le long du gradient d’intensité d’utilisation des terres sont donc le fruit de valeur de traits extrêmes pour quelques espèces. Par ailleurs, les variations de richesses fonctionnelles le long du gradient d’intensité d’utilisation des terres sont unimodales pour la plupart des autres traits : i) liés à la phénologie : dates de fructification et de floraison ; ii) à la stature : hauteur végétative et reproductrice, encombrement des plantes ; iii) à l’acquisition et à la conservation des ressources : surface spécifique, teneur en azote et en carbone des feuilles ; et iv) à la gestion de l’eau : composition isotopique en C¹³ (Tableau 15, Figure 46). La gamme de traits représentés au sein des espèces coexistantes est donc maximale à des niveaux intermédiaires de perturbation. Il s’agit d’une extensification de l’hypothèse de perturbation intermédiaire (Huston 1994, 1999) aux traits des espèces coexistantes. Certaines espèces ayant une réponse moins adaptée au pâturage et/ou avec des valeurs de traits extrêmes sont présentes dans les communautés pâturées. Ces espèces restent néanmoins peu abondantes et/ou sont présentes transitoirement au sein des communautés pâturées (Grime 1998).

6.6 – Le cas de la divergence fonctionnelle

La divergence fonctionnelle représente essentiellement la variance des valeurs de traits des espèces présentes dans une communauté pondérée par l’abondance relative des espèces (Mason *et al.* 2003). Les valeurs de FD_{var} décrivent les patrons de convergence/divergence

des traits entre les espèces dominantes. Les traits liés à l'acquisition et à la conservation des ressources et à la phénologie présentent de faibles valeurs de divergence fonctionnelle dans les quatre types de communautés. Cette convergence fonctionnelle parmi les espèces constitutives des communautés confirme donc l'effet filtre des pratiques de gestion sur les espèces dominantes pour ces traits. Par ailleurs, les traits liés à la stature et la masse des graines divergent fortement au sein des communautés. Les traits liés à la hauteur présentent une divergence fonctionnelle importante du fait de la coexistence de plusieurs groupes d'espèces avec des hauteurs contrastées dans chaque communauté. Dans la communauté pâturée et fertilisée sur sol calcaire, les espèces thérophytes et hémicryptophytes en rosette coexistent avec des espèces hémicryptophytes au port érigé. Dans la communauté abandonnée sur sol dolomitique, les espèces chaméphytes au port prostré coexistent avec des espèces hémicryptophytes au port érigé. Dans les deux communautés pâturées, ces différents groupes d'espèces coexistent. La diminution de la divergence fonctionnelle pour la hauteur le long du gradient d'intensité d'utilisation traduit la forte codominance d'espèces de stature contrastée dans la communauté abandonnée. L'abandon ne favorise pas dans cette étude des espèces plus hautes mais favorise la différenciation des hauteurs au sein de la communauté (Figure 42). Ces résultats confirment en partie les hypothèses de Grime (2006) sur la distribution des traits des espèces au sein des communautés, à savoir la convergence des traits liés à la croissance (SLA, LPC) et la divergence des traits liés à la régénération (masse des graines).

7 – Conclusion

Les effets positifs du pâturage sur la richesse spécifique concordent avec l'hypothèse de perturbation intermédiaire. Le même type de réponse a pu être identifié pour la richesse fonctionnelle. Les patrons de richesse fonctionnelle pourraient ainsi expliquer les patrons de richesse spécifique en réponse à une perturbation. Les variations continues des traits liés à l'acquisition des ressources et de phénologie précoce le long du gradient d'intensité d'utilisation des terres sont liées au remplacement d'espèces tolérantes au stress par des espèces rudérales avec l'augmentation de la perturbation (évitement du pâturage). Les espèces graminoides sont présentes et particulièrement abondantes tout le long du gradient d'intensité d'utilisation des terres, les changements d'identité des espèces et d'identité fonctionnelle reflètent néanmoins les différences de tolérance au pâturage entre ces espèces. La forte convergence fonctionnelle des traits liés à l'acquisition des ressources et à la phénologie à l'échelle de la communauté confirme donc l'effet « filtre » des pratiques pastorales sur les

espèces dominantes pour ces traits. Il est toutefois intéressant de noter la possibilité d'une hiérarchie au sein de ces filtres. En effet, alors que la hauteur est un trait traditionnellement associé à l'évitement du pâturage (voir la revue de Diaz *et al.* 2007), le filtre pâturage n'a pas d'effet sur ce trait dans notre système dans la mesure où les conditions abiotiques ont précédemment favorisé des espèces de faible stature.

8 – Appendices

Tableau 16. Liste des espèces présentes dans les quatre types de communautés. Les abréviations correspondent à : Ch, chaméphyte, He, hémicryptophyte, Ge, géophyte, Ph, phanérophyte, Th, thérophyte pour les types biologiques et à : Cosmo, Cosmopolite ; Euras, Eurasienne ; Europ, Européenne ; Medit, Méditerranéenne ; Océan, Océanique et Restr, Restreinte pour la chorologie. Les coordonnées des espèces sur les deux premiers axes de l'analyse en composante principale sur les traits des espèces sont données.

Code	Espèce	Famille	Type bio	Chorologie	Axe 1	Axe 2
Al.aly	Alyssum alyssoides	Brassicaceae	Th	Europ	-1.94	1.41
An.vul	Anthyllis vulneraria	Fabaceae	Th	Euras	1.00	-0.24
Ap.mon	Aphyllanthes monspeliensis	Liliaceae	He	Medit	1.20	0.16
Ar.ser	Arenaria serpyllifolia	Caryophyllaceae	Th	Cosmo	-1.56	1.74
As.cyn	Asperula cynanchica	Rubiaceae	He	Europ		
As.mon	Astragalus monspessulanus	Fabaceae	He	Medit	1.04	-0.63
Br.pin	Brachypodium pinnatum	Poaceae	He	Europ		
Br.dia	Bromus diandrus	Poaceae	Th	Europ	2.28	-5.63
Br.ere	Bromus erectus	Poaceae	He	Europ	1.10	-1.87
Br.hor	Bromus hordeaceus	Poaceae	Th	Europ	-1.04	-2.33
Bu.sem	Buxus sempervirens	Buxaceae	Ph	Medit		
Ca.bur	Capsella bursa-pastoris	Brassicaceae	Th	Cosmo	-3.35	0.28
Ca.nut	Carduus nutans	Asteraceae	He	Euras		
Ca.flac	Carex flacca	Cyperaceae	He	Cosmo	0.83	-0.80
Ca.hal	Carex halleriana	Cyperaceae	He	Medit		
Ca.hum	Carex humilis	Cyperaceae	He	Euras		
Ca.mit	Carthamus mitissimus	Asteraceae	He	Océan	0.23	-0.12
Ca.cae	Catananche caerulea	Asteraceae	He	Medit		
Ce.pec	Centaurea pectinata	Asteraceae	He	Medit	0.97	0.65
Ce.glo	Cerastium glomeratum	Caryophyllaceae	Th	Cosmo	-2.99	0.19
Ce.pum	Cerastium pumilum	Caryophyllaceae	Th	Cosmo	-2.12	1.08
Ch.sag	Chamaespartium sagittale	Fabaceae	Ch	Medit	1.25	-0.82
Co.min	Coronilla minima	Fabaceae	Ch	Medit	0.40	0.84

Cr.san	Crepis sancta	Asteraceae	Th	Medit	-1.81	1.34
Cr.ves	Crepis vesicaria	Asteraceae	He	Europ	-0.10	-1.91
Di.pun	Dianthus pungens	Caryophyllaceae	Ch	Europ		
Er.cic	Erodium cicutarium	Geraniaceae	Th	Cosmo	-1.58	0.43
Er.ver	Erophila verna	Brassicaceae	Th	Cosmo	-4.18	0.77
Er.cam	Eryngium campestre	Apiaceae	He	Euras	4.36	-0.33
Fe.chr	Festuca christiani-bernardii	Poaceae	He	Restr	0.95	2.01
Fe.rub	Festuca rubra	Poaceae	He	Cosmo		
Fi.pyr	Filago pyramidata	Asteraceae	Th	Europ	0.03	-0.25
Fi.vul	Filipendula vulgaris	Rosaceae	He	Europ	1.11	-3.46
Ga.cor	Galium corrudifolium	Rubiaceae	He	Medit	1.08	0.37
Ge.his	Genista hispanica	Fabaceae	Ch	Medit	1.08	0.46
Ge.rot	Geranium rotundifolium	Geraniaceae	Th	Medit	-1.88	-0.01
Gl.vul	Globularia vulgaris	Globulariaceae	He	Europ	0.74	2.06
He.ape	Helianthemum apenninum	Cistaceae	Ch	Europ	0.42	0.99
He.can	Helianthemum canum	Cistaceae	Ch	Medit	0.51	1.58
He.num	Helianthemum nummularium	Cistaceae	Ch	Europ	1.07	-0.56
Hi.pil	Hieracium pilosella	Asteraceae	He	Europ	-1.17	0.84
Hi.com	Hippocrepis comosa	Fabaceae	He	Europ	0.79	-1.59
Ho.mur	Hordeum murinum	Poaceae	Th	Cosmo	-0.46	-3.16
Hy.per	Hypericum perforatum	Clusiaceae	He	Euras		
In.mon	Inula montana	Asteraceae	He	Medit	1.20	0.81
Ko.val	Koeleria vallesiana	Poaceae	He	Europ	1.12	1.10
Li.ten	Linum tenuifolium	Linaceae	Ch	Medit	0.59	0.88
Lo.cor	Lotus corniculatus	Fabaceae	He	Euras	0.10	-1.49
Mi.hyb	Minuartia hybrida	Caryophyllaceae	Th	Euras		
Mu.neg	Muscari neglectum	Liliaceae	Ge	Europ	-1.46	-1.98
My.ram	Myosotis ramosissima	Boraginaceae	Th	Europ	-2.35	0.89
On.str	Ononis striata	Fabaceae	He	Medit	1.04	1.04
Or.col	Ornithogalum collinum	Liliaceae	Ge	Euras	-1.81	-0.69
Pl.lan	Plantago lanceolata	Plantaginaceae	He	Cosmo	0.55	-1.80
Po.bul	Poa bulbosa	Poaceae	He	Euras	-1.94	-0.53
Po.com	Poa compressa	Poaceae	He	Euras		
Po.cal	Polygala calcarea	Polygonaceae	Ch	Europ	0.38	0.30
Po.neu	Potentilla neumanniana	Rosaceae	He	Europ	-1.02	1.65
Ra.bul	Ranunculus bulbosus	Ranunculaceae	Ge	Europ		
Ra.gra	Ranunculus gramineus	Ranunculaceae	He	Medit	-0.22	1.04
Rh.med	Rhinanthus mediterraneus	Scrophulariaceae	Th	Medit		
Sa.pra	Salvia pratensis	Lamiaceae	He	Europ	0.29	-0.93
Sa.min	Sanguisorba minor	Rosaceae	He	Euras	0.48	-1.32

Sc.ann	Scleranthus annuus	Caryophyllaceae	Th	Euras	0.51	2.40
Sc.lac	Scorzonera laciniata	Asteraceae	He	Medit		
Sh.arv	Sherardia arvensis	Rubiaceae	Th	Euras	-1.88	1.30
So.ole	Sonchus oleraceus	Asteraceae	Th	Europ		
St.med	Stellaria media	Caryophyllaceae	Th	Cosmo	-3.25	-0.87
St.pen	Stipa pennata	Poaceae	He	Euras	3.61	-2.01
Ta.lae	Taraxacum laevigatum	Asteraceae	He	Euras	-2.18	0.92
Ta.off	Taraxacum officinale	Asteraceae	He	Europ	-2.03	-2.00
Te.cha	Teucrium chamaedrys	Lamiaceae	Ch	Euras	2.90	2.45
Te.mon	Teucrium montanum	Lamiaceae	Ch	Medit	3.02	2.42
Te.pol	Teucrium polium	Lamiaceae	Ch	Medit	3.98	2.53
Th.ser	Thymus serpyllum	Lamiaceae	Ch	Europ	2.71	3.03
Tr.cam	Trifolium campestre	Fabaceae	Th	Euras		
Tr.sca	Trifolium scabrum	Fabaceae	Th	Medit		
Tr.fla	Trisetum flavescens	Poaceae	He	Europ		
Va.pum	Valerianella pumila	Valerianaceae	Th	Medit		
Ve.arv	Veronica arvensis	Scrophulariaceae	Th	Euras	-1.97	1.19
Vi.sat	Vicia sativa	Fabaceae	Th	Euras	-0.18	-3.73
Vi.tet	Vicia tetrasperma	Fabaceae	Th	Euras		
Vu.myu	Vulpia myuros	Poaceae	Th	Cosmo	-0.47	-0.10

Tableau 17. Patrons de covariations entre traits fonctionnels des espèces présentes dans les quatre types de communautés. Les coefficients de Pearson et significativités associées sont donnés. Les niveaux de significativité correspondent à : *, $P < 0.05$; **, $P < 0.01$ et ***, $P < 0.001$. Les corrélations entre traits associés à la même fonction sont indiquées en gris foncé, les corrélations entre différentes fonctions en gris clair. Les transformations appliquées pour normaliser les traits sont données dans le Tableau 14.

[illegible]

**Intensité des interactions interspécifiques et
traits fonctionnels des espèces végétales**



“The first part of any analysis of competition is to determine whether it occurs and then what its form is. Having done this, we may ask, Does it matter?”
Rees *et al.* (1996)

“A detectable process may not necessarily play a predominant role.”
Brooker & Kikvidze (2008)

1 – Introduction

1.1 – Les interactions interspécifiques *in situ*

La définition de la compétition ou des interactions au sens large telle que définie par l'approche binaire inspirée des équations de Lotka-Volterra ne s'applique pas aux communautés naturelles multispécifiques (Tilman 1987). Les espèces sont rarement en contact deux à deux au sein des communautés. Un individu est potentiellement en interaction avec toutes les espèces constitutives de la communauté et ce proportionnellement à leur abondance relative. Ce lien entre l'identité des individus en interaction et l'abondance des espèces est la base conceptuelle des indices de diversité développés par Simpson. L'indice de concentration des dominances (Chapitre 2) correspond à la probabilité que deux individus échantillonnés au hasard appartiennent à la même espèce ou probabilité de rencontre interspécifique pour reprendre les termes de Hurlbert (1971). Pour palier à cette approche binaire, impliquant la construction d'une matrice d'interaction entre toutes les paires possibles d'espèces en interaction (e.g. Goldberg & Werner 1983; Keddy & Shipley 1989), la communauté peut être considérée comme un milieu biotique avec lequel les individus sont en interaction (MacGill *et al.* 2006). Par ailleurs les interactions interspécifiques observées *in situ* ne sont pas toujours de nature compétitive. La facilitation est un phénomène largement observé dans les environnements contraignants, sous le couvert de plante « nurse » par exemple (e.g. Franco & Nobel 1988; Tewksbury & Lloyd 2001; Callaway *et al.* 2002; Michalet *et al.* 2006). Les interactions entre plantes peuvent donc être négatives (compétition), neutres ou positives (facilitation) selon le gain, l'absence de différence ou la perte de valeur sélective, *i.e.* de survie, de croissance et/ou de reproduction, des individus en interaction.

1.2 – L'équilibre entre compétition et facilitation

Des travaux empiriques et théoriques soulignent le fait que les interactions positives et négatives agissent simultanément dans les communautés (Greenlee & Callaway 1996; Callaway & Walker 1997; Holmgren *et al.* 1997; Pugnaire & Luque 2001). Le bilan des interactions mesuré correspond à la somme des effets positifs et négatifs (Brooker &

Callaghan 1998). L'intensité et la direction des interactions varient le long de gradients environnementaux. Nous n'entrerons pas ici dans le débat entre Grime et Tilman sur le rôle de la compétition le long de gradients de productivité du milieu (voir le Chapitre 1). Même si de nombreuses études expérimentales ont confirmé ou infirmé tour à tour chacune de ces deux théories (Grace 1991; Craine 2005; Grime 2007; Tilman 2007), les synthèses quantitatives montrent une absence de variation (Gurevitch *et al.* 1992) ou une faible diminution (Goldberg *et al.* 1999) de l'intensité des interactions avec l'augmentation de la productivité. En ce qui concerne la facilitation, l'hypothèse du gradient de stress prédit une augmentation de la facilitation avec le niveau de stress abiotique (Bertness & Callaway 1994). Cette hypothèse a été validée à l'échelle globale le long de gradients altitudinaux (Callaway *et al.* 2002) et à l'échelle locale par diverses expérimentations (Bertness & Hacker 1994; Choler *et al.* 2001; Callaway *et al.* 2002; Maestre *et al.* 2003; Liancourt *et al.* 2005). Cependant de nombreuses études ont également rejeté l'hypothèse du gradient de stress (Walker & Chapin 1986; Wedin & Tilman 1993; Pugnaire & Luque 2001; Maestre *et al.* 2003). Encore une fois, les choses ne sont pas si claires puisque compétition et facilitation agissent simultanément au sein des communautés écologiques et puisque le bilan des interactions dépend également des caractéristiques des espèces.

1.3 – Bilan des interactions et caractéristique des espèces

De manière générale, les espèces tolérantes au stress facilitent les espèces subordonnées moins tolérantes au stress (Hacker & Gaines 1997; Choler *et al.* 2001; Gomez-Aparicio *et al.* 2005) étendant ainsi la niche réalisée de ces espèces moins adaptées aux conditions de stress environnemental et augmentant ainsi la richesse spécifique locale (Michalet *et al.* 2006). Il apparaît important dans ce contexte d'utiliser une approche comparative, d'utiliser plusieurs espèces cibles pour quantifier les relations interspécifiques *in situ* et de prendre en compte les traits fonctionnels de ces espèces cibles, en tant que descripteurs de la niche. Par ailleurs, l'équilibre entre compétition et facilitation varie en fonction du stade de vie des plantes (e.g. Morris & Wood 1989; Callaway & Walker 1997; Suding & Goldberg 1999; Goldberg *et al.* 2001; Schiffers & Tielbörger 2006; Violle *et al.* 2006). Cette perception différentes des voisins au cours de l'ontogénie se traduit par des bilans des interactions différents : entre la survie et la croissance (Liancourt *et al.* 2005), entre la croissance, la survie et la reproduction (Eckstein 2005), entre les performances des plantules et des adultes (Howard & Goldberg 2001). Ces résultats suggèrent une dynamique temporelle des interactions et/ou la réponse à des signaux environnementaux différents qui

peuvent conduire à un impact contrasté sur les composantes de la valeur sélective, *i.e.* croissance, survie et reproduction. En effet, la compétition est un processus piloté par les ressources alors que la facilitation résulte en général d'une amélioration du microclimat. Cette hypothèse est explicitement testée dans cette étude entre la croissance et la survie d'espèces cibles au cours d'une saison.

1.4 – Problématique

Dans les chapitres précédents nous avons décrit la structure spécifique et fonctionnelle des quatre communautés : pâturée et fertilisée sur sol calcaire, pâturée sur sol calcaire, pâturée sur sol dolomitique, abandonnée sur sol dolomitique. Dans ce chapitre, nous abordons les interactions interspécifiques dans le temps et l'espace par une approche centrée sur les individus, *i.e.* un individu « cible » transplanté dans une communauté établie. L'effet des quatre types de communautés de structures spécifique et fonctionnelle contrastées est examiné sur le bilan des interactions enregistré par cinq espèces cibles au cours d'une saison de croissance à la fois en termes de survie et de biomasse. L'initiation des interactions dans le temps et l'issue de celles-ci à la fin de l'expérimentation sont étudiées dans un premier temps. Nous essaierons ensuite de caractériser l'effet compétiteur ou facilitateur des voisins par des caractéristiques fonctionnelles et/ou spécifiques. La convergence des réponses entre espèces cibles sera enfin abordée et discutée au regard des traits de ces espèces. Ce chapitre pose les questions suivantes. 1) Le bilan des interactions à la fin de l'expérimentation diffère-t-il entre la survie et la biomasse des espèces cibles ? 2) Peut-on décrire l'effet des communautés par la description de leur structure fonctionnelle ? 3) La réponse aux interactions dépend-elle des caractéristiques biologiques des espèces cibles ?

2 – Matériel & Méthodes

2.1 – Structure spécifique et fonctionnelle des communautés

Les structures spécifique et fonctionnelle des quatre types de communautés ont été décrites précédemment (Chapitres 3,4 et 5). Ces résultats sont utilisés dans ce chapitre pour décrire les caractéristiques des « voisins », *i.e.* les plantes avec lesquelles les individus cibles sont en interaction, et sont résumés dans le Tableau 18.

Tableau 18. Description de la structure spécifique et fonctionnelle des quatre types de communauté. Les valeurs moyennes ($\pm$ l'erreur standard) sont données pour les descripteurs quantitatifs. Les lettres indiquent des contrastes moyens significativement différents au seuil de 5% entre communautés d'après le test *post hoc* de Tukey. Les espèces dominantes correspondent aux espèces qui contribuent à 80% de la biomasse de la communauté (Grime 1998). La richesse spécifique est la densité d'espèces moyenne par m². L'équitabilité correspond à la formule de Pielou (1969). Ces deux mesures sont calculées à partir des 8 relevés floristiques réalisés par communauté sur la base de quadrats comptant 100 points de contacts. La composition correspond à la moyenne des coordonnées des communautés sur les deux premiers axes d'ordination d'une analyse non symétrique des correspondances. Les traits fonctionnels correspondent à la moyenne pondérée par l'abondance relative des espèces. Les abréviations correspondent à : SLA, surface spécifique des feuilles; LDMC, teneur en matière sèche des feuilles; repH, hauteur reproductive et $\delta^{13}\text{C}$, composition isotopique en carbone des feuilles.

		Communauté			
		Pâturage + Fertilisation Calcaire	Pâturage Calcaire	Pâturage Dolomie	Abandon Dolomie
Espèces	Espèces dominantes	<i>Poa bulbosa</i> <i>Bromus erectus</i> <i>Bromus hordeaceus</i> <i>Vulpia myuros</i> <i>Festuca rubra</i>	<i>Bromus erectus</i> <i>Vulpia myuros</i> <i>Festuca rubra</i>	<i>Bromus erectus</i> <i>Stipa pennata</i>	<i>Stipa pennata</i> <i>Bromus erectus</i> <i>Carex humilis</i> <i>Festuca christiannii-bernardii</i> <i>Koeleria vallesiana</i>
	Richesse	^A 11.2 ($\pm$ 1.7)	^B 18.5 ($\pm$ 1.5)	^B 18.6 ($\pm$ 1.3)	^A 12.6 ($\pm$ 0.7)
	Equitabilité	^{AB} 0.71 ($\pm$ 0.02)	^{AB} 0.71 ($\pm$ 0.02)	^A 0.68 ($\pm$ 0.03)	^B 0.79 ($\pm$ 0.02)
	Compo- sition				
Traits	Axe 1	^A -2.84 ($\pm$ 0.74)	^B 0.89 ($\pm$ 0.46)	^B 1.71 ($\pm$ 0.27)	^B 0.44 ($\pm$ 0.18)
	Axe 2	^A 0.81 ($\pm$ 0.30)	^A 0.78 ($\pm$ 0.16)	^A 0.37 ($\pm$ 0.30)	^B -2.43 ($\pm$ 0.35)
	SLA (m ² .kg ⁻¹)	^A 22.00 ($\pm$ 0.61)	^B 17.52 ($\pm$ 0.55)	^C 14.87 ($\pm$ 0.36)	^D 12.79 ($\pm$ 0.41)
	LDMC (mg.g ⁻¹)	^A 276 ($\pm$ 8)	^B 303 ($\pm$ 6)	^B 321 ($\pm$ 7)	^C 382 ($\pm$ 11)
	Hrep (cm)	^A 69.0 ($\pm$ 1.7)	^B 79.8 ($\pm$ 4.2)	^B 85.9 ($\pm$ 0.5)	^B 82.5 ($\pm$ 1.4)
	$\delta^{13}\text{C}$ (‰)	^A -27.92 ($\pm$ 0.02)	^{AB} -27.87 ($\pm$ 0.09)	^B -27.67 ($\pm$ 0.06)	^C -27.32 ($\pm$ 0.08)

2.2 – Les espèces cibles

Les espèces graminéoïdes dominent largement les quatre types de communauté (Tableau 18, Chapitres 3, 4 et 5). Cinq espèces graminéoïdes pérennes ont été sélectionnées comme espèces cibles, *i.e.* comme marqueurs des interactions interspécifiques au sein des quatre types de communautés. Ces espèces présentent des différences de traits fonctionnels

liés à la stature, à la stratégie d'acquisition/conservation des ressources ainsi que des patrons contrastés d'abondance relative dans les quatre communautés (Figure 47).

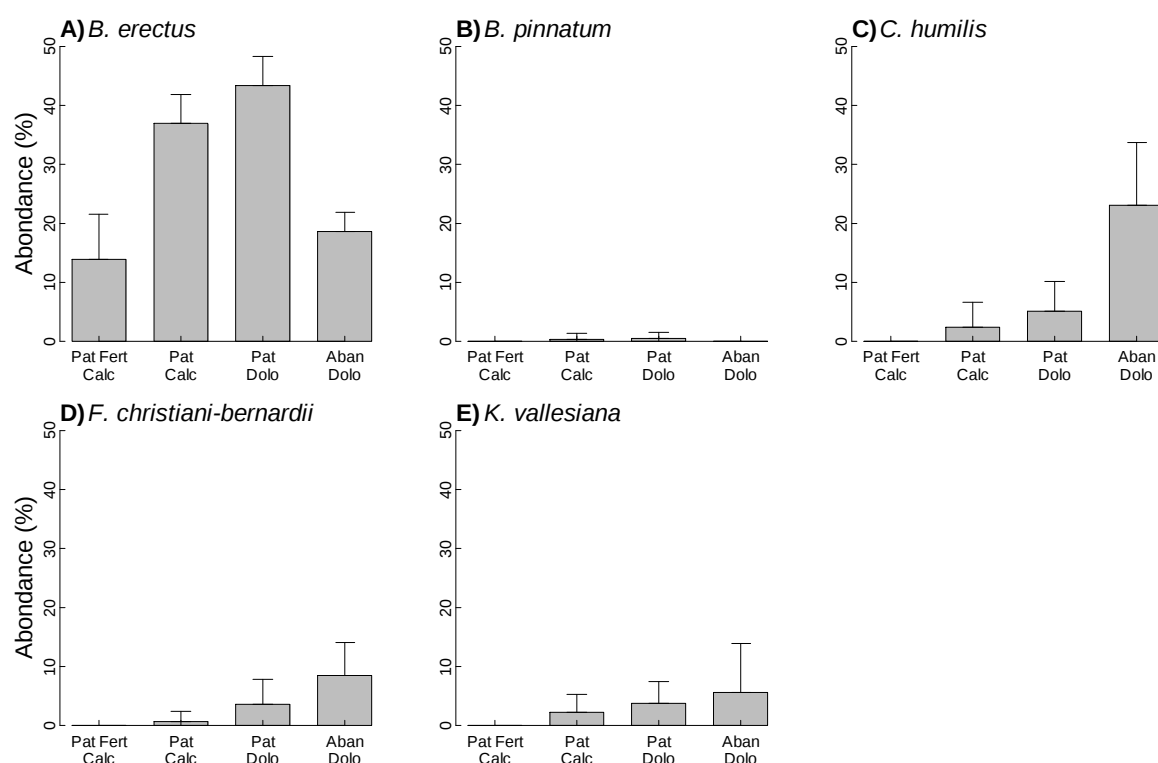


Figure 47. Variations d'abondance relative des cinq espèces cibles entre les quatre types de communauté : A) *Bromus erectus*, B) *Brachypodium pinnatum*, C) *Carex humilis*, D) *Festuca christiani-bernardii* et E) *Koeleria vallesianna*. Les abréviations correspondant aux quatre types de communautés sont : Pat Fert Calc, pâturage et fertilisation sur sol calcaire, Pat Calc : pâturage sur sol calcaire, Pat Dolo : pâturage sur sol dolomitique et Aban Dolo : abandon sur sol dolomitique.

Bromus erectus Huds. est une graminée au port érigé, de stature importante (30-100 cm), dominante dans toutes les communautés. *Brachypodium pinnatum* (L.) P.Beauv. est une graminée érigée et rhizomateuse, de stature importante (30-90 cm) et relativement abondante dans la communauté pâturée sur sol calcaire et dans la communauté pâturée sur sol dolomitique. *Carex humilis* Leyss. est une laîche clonale de faible stature (5-10 cm) qui forme des anneaux de talles densément agrégés. Cette espèce est faiblement abondante dans la communauté pâturée sur sol calcaire et pâturée sur sol dolomitique, elle fait partie des espèces dominantes de la communauté abandonnée sur sol dolomitique. *Festuca christiani-bernardii* Kerguelen et *Koeleria vallesianna* (Honck.) Gaudin sont deux graminées cespiteuses de petite stature (respectivement 25-50 cm et 10-50 cm). Ces deux espèces sont subordonnées *sensu* Grime (1998) dans les communautés pâturée sur sol calcaire, pâturée sur sol dolomitique et abandonnée sur sol dolomitique.

2.3 – L'expérimentation

Comme le recrutement des espèces considérées est rare, les interactions interspécifiques ont été étudiées sur des individus issus d'éclats de plantes adultes. Les premières étapes du cycle de vie, *i.e.* l'émergence, la survie et la croissance précoce, ne sont donc pas prises en compte. La survie et la morphologie de chaque individu a été mesurée régulièrement pour chacun des 640 individus cible (5 espèces cibles $\times$ 4 individus par plot $\times$ 4 types de communauté $\times$ 2 densités de voisins : avec et sans végétation $\times$ 4 répétitions) entre la transplantation en octobre 2006 et la récolte des biomasses fin juillet 2007. Le protocole de l'expérimentation est détaillé dans le Chapitre 2.

2.4 – Quantifier les interactions

Afin de suivre la dynamique de croissance des individus cible, des relations allométriques ont été établies pour chaque espèce entre la biomasse sèche et la morphologie des plantes décrite par la hauteur végétative et l'expansion latérale à la fin de l'expérimentation (Tableau 19). Une correction a été appliquée à la biomasse estimée afin de prendre en compte le biais systématique introduit par la transformation logarithmique (Sprugel 1983).

Tableau 19. Relations allométriques entre la biomasse sèche et la morphologie – hauteur végétative et expansion latérale – pour chaque espèce cible. La correction est calculée à partir de la formule de Sprugel (1983) permettant de corriger le biais systématique introduit par la transformation logarithmique. Les abréviations correspondent à : *n*, nombre total d'individus récoltés à la fin de l'expérimentation (ayant survécu) et utilisé pour calibrer les relations allométriques ; Int, ordonnée à l'origine. Les niveaux de significativité pour les coefficients estimés correspondent à : ns, non significatif ; *, $P < 0.05$; **, $P < 0.01$ et ***, $P < 0.001$.

Espèce cible	<i>n</i>	R^2	Coefficients estimés			Correction
			Int	Exp latérale	Haut végétative	
<i>Bromus erectus</i>	112	0.75***	-4.584***	1.953***	-0.516**	1.560
<i>Brachypodium pinnatum</i>	96	0.88***	-6.128***	2.031***	0.003ns	1.344
<i>Carex humilis</i>	77	0.40***	-4.933***	1.147***	0.076ns	1.290
<i>Festuca christiani-bernardii</i>	122	0.75***	-6.065***	2.335***	0.184ns	1.482
<i>Koeleria vallesianna</i>	121	0.64***	-5.224***	2.358***	-0.390ns	1.540

Pour chaque espèce cible, du fait du faible nombre d'individus par plot, la médiane de la biomasse a été calculée pour décrire les interactions interspécifiques à l'échelle du plot. La probabilité de survie a été estimée par plot à chaque date de suivi par la moyenne de la distribution postérieure (approche bayésienne) afin de prendre en compte les différences d'échantillonnage dues à une mortalité différentielle entre les espèces et les communautés suite à la transplantation :

$$p_t = \frac{n_t + 1}{n_{t1} + 2} \quad \text{Équation 25}$$

n_t et n_{t1} représentent respectivement le nombre d'individus ayant survécu aux temps t et t_1 (date du premier suivi après la transplantation, le 7 décembre 2006). Une note statistique est en cours d'écriture sur le traitement des données de fréquence en écologie (survie, germination...) quand l'échantillonnage est faible et non équilibré (Annexe 2).

Pour quantifier la direction et la force des interactions, le logarithme du ratio de réponse entre les individus en présence de voisins et sans voisins (Log Response Ratio en anglais ou lnRR) a été calculé :

$$\ln RR(X_{ij}) = \ln \left(\frac{X_{ij}}{X_{ic}} \right) \quad \text{Équation 26}$$

X_{ij} et X_{ic} sont respectivement les valeurs de la performance X (survie ou biomasse) de l'espèce cible i dans la communauté j et dans c , le plot control apparié sans végétation. Une valeur négative de lnRR indique la compétition, *i.e.* une performance inférieure en présence de voisins à celle observée pour le control sans voisin, alors qu'une valeur positive indique la facilitation. Le Log Response Ratio est un indice d'amplitude d'effet développé dans un contexte de méta-analyse (Hedges *et al.* 1999) et maintenant largement utilisé dans littérature sur les interactions entre plantes (Weigelt & Jolliffe 2003; Armas *et al.* 2004; Oksanen *et al.* 2006). Le Log Response Ratio présente deux propriétés désirables dans l'analyse de l'effet d'un traitement par les méthodes de la statistique classique. Le Log Response Ratio *i)* linéarise la métrique c'est-à-dire qu'il est affecté de manière symétrique par un changement d'égale amplitude au numérateur ou au dénominateur et *ii)* normalise la distribution de l'échantillon (Hedges *et al.* 1999).

2.5 – Analyses statistiques

Les effets de l'identité de l'espèce cible, de l'identité des voisins et le terme d'interaction, sur le bilan des interactions à la fin de l'expérimentation (valeurs de lnRR calculées pour la survie et la biomasse) ont été testés par analyses de variance. Des analyses de variances répétées dans le temps ont été utilisées pour décrire les patrons temporels d'interactions et notamment identifier les effets fixes du type de communauté et du temps. Une droite de régression a été calculée pour chaque espèce cible entre la hauteur des voisins et le bilan des interactions enregistré à chaque suivi. Les relations entre les traits des espèces et la réponse aux interactions ont été testées avec le coefficient de Spearman. Les analyses statistiques ont été effectuées sous le logiciel R (R Development Core Team 2007).

3 – Bilan des interactions à la fin de l'expérimentation

Après une saison de croissance, la performance est significativement différente entre les individus cibles en interaction et les individus sans voisins (Figure 48). La survie apparaît supérieure en présence de voisins pour toutes les espèces sauf *B. erectus*, pour qui la survie est toujours très importante (~ 80%) que ce soit avec ou sans voisins et ce quel que soit le voisin (Figure 48A à E). Pour les quatre autres espèces dont la survie est facilitée, l'effet facilitateur est supérieur dans la communauté pâturée et fertilisée sur calcaire. Le bilan des interactions mesuré par la survie des individus dépend donc à la fois de l'identité de l'espèce cible et du type de communauté (Tableau 20). En ce qui concerne la biomasse à la fin de l'expérimentation, un fort effet compétiteur des quatre types de communauté a été détecté par quatre espèces cibles : *B. erectus*, *B. pinnatum*, *F. christiani-bernardii* et *K. vallesianna* (Figure 48FGI et J). Les interactions sont neutres pour la cinquième espèce cible, *C. humilis* (Figure 48H). Le type de communauté n'a pas d'effet sur l'intensité des interactions mesurée par la biomasse, celle-ci dépend seulement de l'identité de l'espèce cible, même lorsque *C. humilis* n'est pas considérée dans l'analyse (Tableau 20). La non significativité du terme d'interaction entre l'identité de l'espèce et le type de communauté indique une réponse similaire des espèces cibles aux interactions pour la survie et la biomasse. L'amplitude de la réponse dépend cependant : *i*) de l'espèce cible (effet identité de l'espèce) et du type de voisins (effet type de communauté) pour la survie et *ii*) seulement de l'espèce cible pour la biomasse.

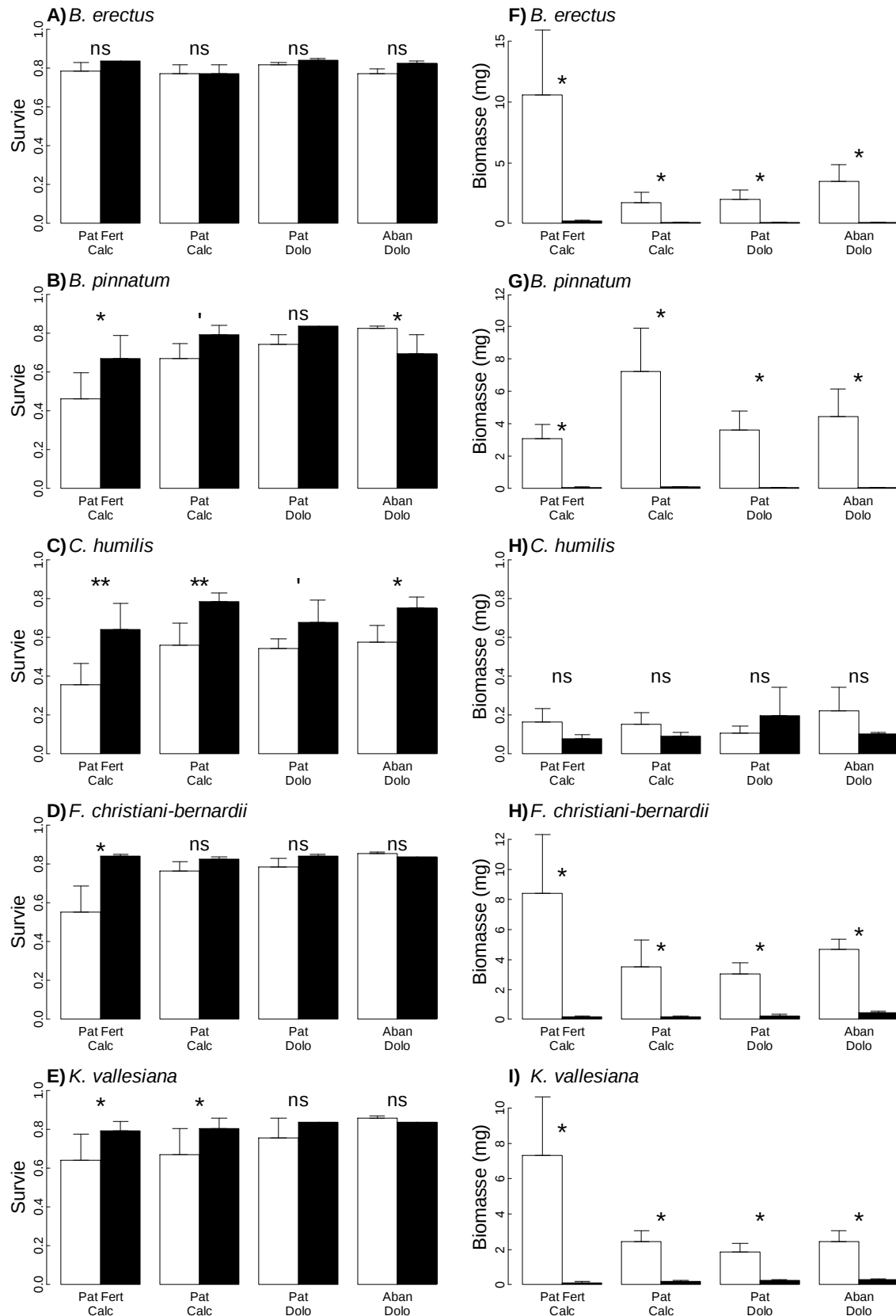


Figure 48. Performance des cinq espèces cibles au sein des quatre types de communauté à la fin de l'expérimentation : de A) à E) survie et de F) à J) biomasse. Les couleurs correspondent aux densités de voisins : en blanc, sans voisin et en noir avec voisins. Les résultats du test de l'effet de la densité de voisins (simulations pour la survie, test de Wilcoxon pour la biomasse) sont donnés. Les niveaux de significativité correspondent à : ns, non significatif ; ', $P < 0.01$ et *, $P < 0.05$.

Tableau 20. Effet de l'identité des espèces cibles et du type de communauté sur le bilan des interactions (lnRR) pour la survie et la biomasse à la fin de l'expérimentation. Les valeurs de F et de probabilité associée (P) sont obtenues par une analyse de variance à deux facteurs. L'abréviation ddl correspond au degré de liberté dans le test de l'effet du facteur. Les niveaux de significativités correspondent à : ns, non significatif; *, $P < 0.05$; **, $P < 0.01$; ***, $P < 0.001$.

Performance	Source de variation (ddl)	F	P
Survie (sans <i>B. erectus</i>)			
	Identité de l'espèce cible (4)	2.53 (1.76)	0.005* (0.167ns)
	Type de communauté (3)	5.12 (5.23)	0.003** (0.003**)
	Identité de l'espèce cible × Type de communauté (12)	0.66 (0.377)	0.781ns (0.941)
Biomasse (sans <i>C. humilis</i>)			
	Identité de l'espèce cible (4)	26.59 (5.55)	< 0.001*** (0.002**)
	Type de communauté (3)	2.22 (1.66)	0.096ns (0.189)
	Identité de l'espèce cible × Type de communauté (12)	0.95 (1.19)	0.503ns (0.324)

4 – Bilan des interactions au cours d'une saison de croissance

4.1 – Survie et biomasse des espèces cibles

Une interaction neutre et constante pour la survie de *B. erectus*, et une augmentation de la facilitation pour la survie des quatre autres espèces s'observent au cours du temps dans les quatre types de communautés (Figure 49). Pour *B. pinnatum*, *C. humilis* et *F. christiani-bernardii*, l'effet significatif de l'interaction entre le type de communauté et le temps dans l'analyse de variance avec mesures répétées est dû à la trajectoire différente de la communauté pâturée et fertilisée sur sol calcaire, à l'effet plus facilitateur de cette communauté. L'établissement de relations allométriques pour chaque espèce cibles nous a permis de modéliser la croissance des individus à partir du suivi de la morphologie ($R^2 > 0.40$ et $P < 0.001$, Tableau 19). L'expansion latérale est pour toutes les espèces le meilleur prédicteur de la biomasse. La hauteur végétative a un effet significatif pour *B. erectus* seulement. Les deux paramètres ont cependant été conservés dans le modèle de régression, car même si l'effet n'est pas significatif, l'ajout d'un paramètre disponible améliore toujours la prédiction. Les interactions enregistrées par la biomasse des espèces cibles au cours de la saison sont facilitatrices, neutres ou compétitives (Figure 49F à J). Pour chaque espèce cible,

l'effet du temps est significatif et le type de communauté n'a pas d'effet. Après la phase hivernale où les interactions sont neutres, stables et indépendantes de l'identité des voisins (jusqu'au jour 150, à la mi-avril), l'issue de la compétition augmente graduellement jusqu'à atteindre son maximum à la fin de l'expérimentation pour quatre des cinq espèces cibles. En ce qui concerne la cinquième espèce, *C. humilis*, les interactions expérimentées sont facilitatrices pendant l'hiver et deviennent progressivement neutres. Enfin, l'effet significatif de l'interaction entre le type de communauté et le temps pour *B. erectus*, *C. humilis* et *F. christiani-bernardii* dans les analyses de variance avec mesures répétées correspond à l'effet moins compétiteur de la communauté pâturée et fertilisée sur sol calcaire que les trois autres types de communauté (Figure 49F à J).

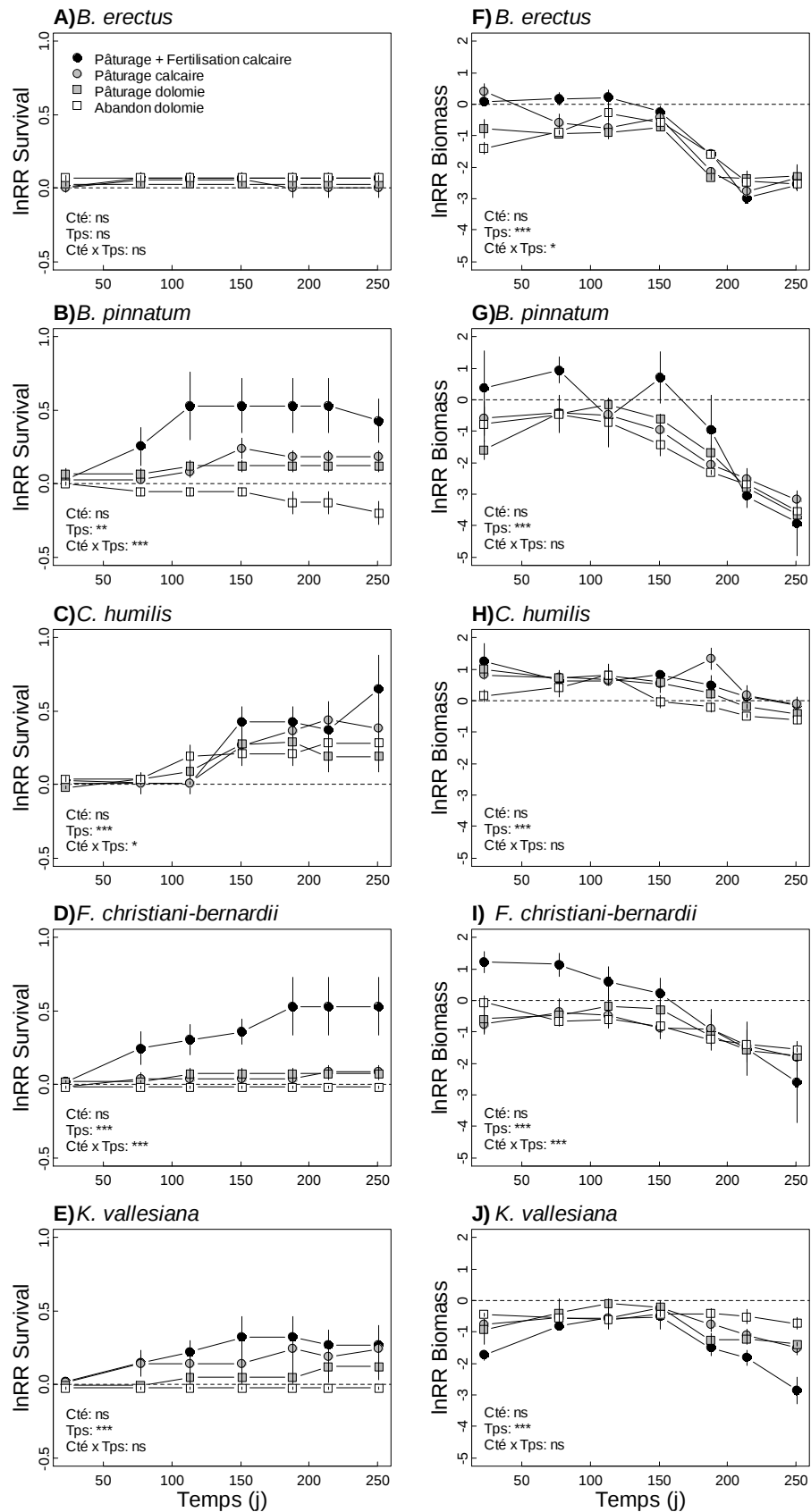


Figure 49. Variations de l'intensité des interactions (lnRR) mesurée sur A) à E) la survie et sur F) à J) la biomasse au cours d'une saison de croissance. La significativité de l'effet type de communauté (Cté), de l'effet temps (Tps) et de l'interaction entre les deux (Cté x Tps) obtenue par analyse de variance à mesures répétées est indiquée sur chaque graphique.

4.2 – Croissance des voisins

La croissance en hauteur des voisins débute 180 jours après la mise en place de l'expérimentation, ce qui correspond à la mi-mai (Figure 50).

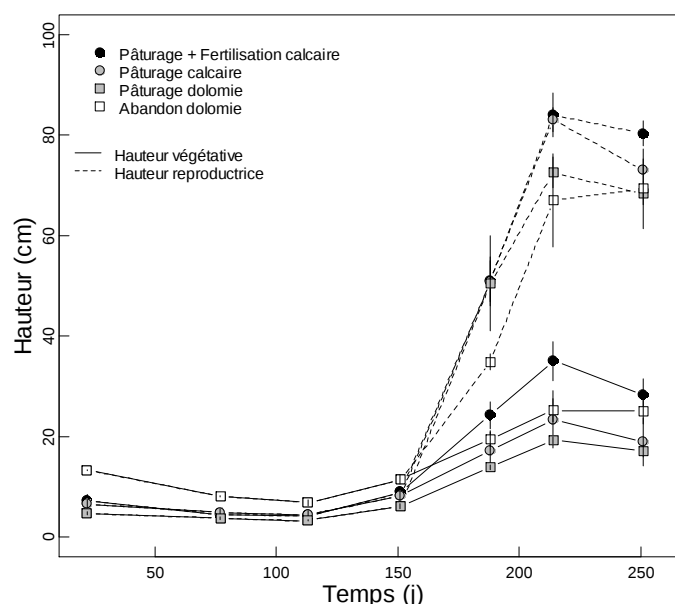


Figure 50. Variations de la hauteur végétative (trait plein) et reproductrice (trait pointillé) des « voisins » au cours d'une saison de croissance (de mi octobre 2006 à fin juillet 2007) pour les quatre types de communauté (représentés par des symboles différents).

Les hauteurs végétatives et reproductrices sont maximales à la mi-juin et restent stables jusqu'à la fin de l'expérimentation à la fin du mois de juillet. L'intensité des interactions enregistrée par la biomasse des espèces cibles est clairement dépendante de la croissance des voisins, mesurée ici par la hauteur. En effet, des régressions linéaires significatives ont été établies entre le Log Response Ratio pour la biomasse et la hauteur des voisins pour chaque espèce cible dans chaque type de communautés (Figure 51A à E). La pente de la régression calculée pour l'ensemble des communautés (Figure 51F) est liée à la phénologie des espèces cibles indiquée ici par la date de floraison (Figure 52A). L'issue des interactions mesurées sur la biomasse à la fin de l'expérimentation est également pilotée par la phénologie des espèces cibles (Figure 52B).

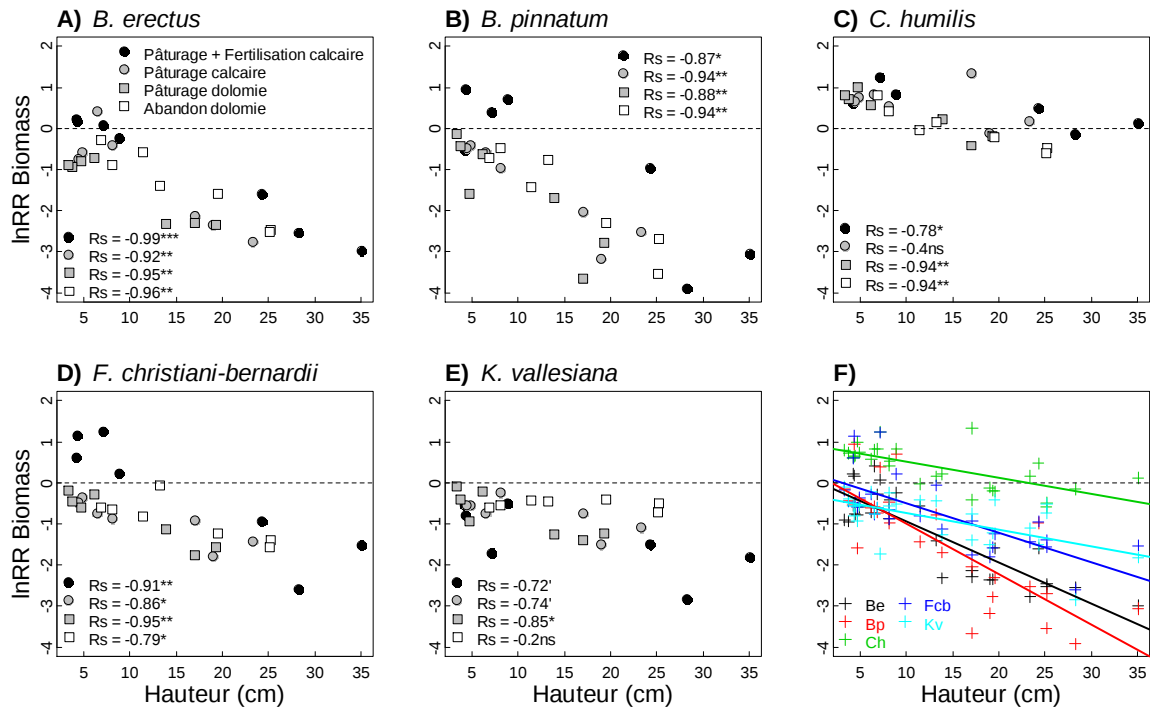


Figure 51. Relations entre la hauteur des voisins et l'intensité des interactions enregistrée par la biomasse des cinq espèces cibles. Les symboles correspondent aux quatre types de communauté. La ligne pleine représente la droite de régression. La ligne pointillée délimite les interactions positives (dessus) et négatives (dessous). Les coefficients de corrélations de Spearman entre la hauteur des voisins et le bilan des interactions enregistré par la biomasse des espèces cibles est donné pour chaque espèce cible et par type de communauté. Les niveaux de significativité correspondent à : ns, non significatif ; *, $P < 0.01$; **, $P < 0.05$, **, $P < 0.01$ et ***, $P < 0.001$.

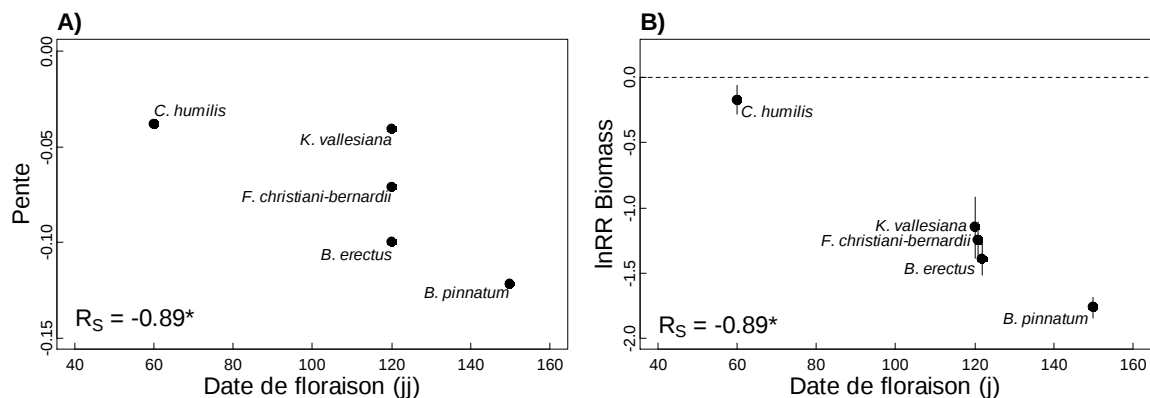


Figure 52. Relations entre la phénologie des espèces cibles (date de floraison extraite de la Flore des Causses en nombre de jours depuis le 1^{er} janvier) et la réponse aux interactions : (A) vitesse des interactions, i.e. pente de la relation entre le lnRR calculé sur la biomasse et la hauteur des voisins (Figure 51F), et (B) bilan des interactions mesuré sur la biomasse à la fin de l'expérimentation, i.e. moyenne des lnRR calculés sur la biomasse finale dans les quatre types de communautés. L'erreur standard observée entre les quatre types de communautés est donnée pour le bilan des interactions. Les coefficients de Spearman indiqués sont significatifs au seuil de 5%. La ligne pointillée délimite les interactions positives (dessus) et négatives (dessous).

5 – Synthèse et discussion

5.1 – Variations de l'intensité des interactions au cours du temps

Des patrons contrastés d'interactions selon la performance considérée, survie ou biomasse, ont été détectés tant du point de vue de la dynamique que de l'issue à la fin de l'expérimentation (Aarssen & Keogh 2002). La survie de toutes les espèces cibles sauf *B. erectus* apparaît facilitée, avec un effet facilitateur maximum de la communauté pâturée et fertilisée sur sol calcaire (Figure 48A à E et Figure 49A à E). La biomasse de toutes les espèces cibles sauf *C. humilis* apparaît fortement déprimée dans toutes les communautés ce qui traduit une compétition intense (Figure 48F à J et Figure 49F à J). La compétition perçue sur la biomasse est clairement liée à la croissance des voisins, mesurée par la hauteur de ceux-ci (Figure 51). Ces résultats d'une facilitation de la survie et d'une compétition de la biomasse ont déjà été reportés dans d'autres systèmes herbacés (Eckstein 2005; Liancourt *et al.* 2005).

5.2 – De la protection des voisins à la compétition

Le climat régnant sur le plateau du Larzac est particulièrement difficile (Chapitre 2). La croissance des plantes est à la fois contrainte par la rudesse des hivers et l'aridité des étés. L'observation de la facilitation pour la survie et ce relativement tôt dans la saison est consistante avec l'hypothèse d'une amélioration du microclimat sous le couvert des voisins pendant l'hiver. La compétition enregistrée par la biomasse des cibles s'observe à partir de la mi-avril, dès le redémarrage de la croissance des voisins (Figure 49 et Figure 50). L'intensité de la compétition est fortement liée à la croissance en hauteur des voisins au cours de la saison (Figure 51). Ces résultats confirment l'importance des traits liés à la stature des plantes pour décrire et prédire l'effet compétiteur des communautés comme suggéré par McGill *et al.* (2006) et démontrée dans les expérimentations entre paires d'espèces (e.g. Gaudet & Keddy 1988; Keddy & Shipley 1989). Il s'agit à notre connaissance de la première validation expérimentale de cette relation *in situ*, dans des communautés multispécifiques de structures spécifique et fonctionnelle contrastées et ce, au cours d'une saison de croissance. Les ressources à la base des interactions n'ont pas été identifiées dans cette étude même si nous faisons l'hypothèse d'une compétition pour la lumière et l'eau. L'effet de la taille des plantes dans les relations de compétition traduit en général la nature asymétrique des interactions (Schwinning & Weiner 1998). Les plantes de stature importante monopolisent les ressources qui sont limitantes pour les plantes situées en dessous. Le suivi régulier effectué dans cette

expérimentation a permis de détecter l'initiation de la compétition asymétrique entre les voisins et les espèces cibles directement reliée à la croissance de ces derniers.

5.3 – Convergence de l'effet des voisins

Les quatre types de communautés de structure spécifique et fonctionnelle contrastées ont le même effet négatif sur la biomasse des espèces cibles (Figure 48 et Figure 49, Tableau 20). En ce qui concerne la survie, l'effet du type de communauté (Tableau 20) correspond à un effet plus facilitateur de la communauté pâturée et fertilisée. Il s'agit en fait d'une survie moindre dans les contrôles sans voisins ($F = 8.5$ et $P < 0.001$) et non d'une amélioration de la survie au sein des voisins ($F = 0.89$ et $P = 0.453$). Nous expliquons ce résultat par une exposition différente de la communauté pâturée et fertilisée (au nord du domaine) comparée aux trois types de communauté. Ces résultats mettent également l'accent sur les traits liés à la taille pour caractériser l'effet compétiteur de communautés de plantes herbacées sur la biomasse d'espèces cibles (e.g. Gaudet & Keddy 1988; Keddy & Shipley 1989). La hauteur est donc un bon indicateur de la quantité de ressources disponibles sous les couverts herbacés. Une étude précédente de l'équipe ECOPAR du CEFE en jardin expérimental a effectivement permis de lier la hauteur à la quantité de lumière et d'eau sous le couvert par une approche mécaniste (Violle *et al.*, en préparation). En dépit d'une structure spécifique et fonctionnelle contrastée, l'intensité de la compétition à la fin de la saison de croissance est identique dans chaque communauté. Nous expliquons ce résultat par la dominance de *B. erectus* dans les quatre types de communautés. La similarité de l'effet compétiteur des différentes communautés nous conduit à poser la question de l'importance des interactions entre plantes dans la structure des communautés (Welden & Slauson 1986; Brooker *et al.* 2005; Brooker & Kikvidze 2008). La compétition est un phénomène détectable dans ces communautés (Brooker & Kikvidze 2008) mais probablement peu important du fait de facteurs extérieurs comme le pâturage qui limite l'occurrence de ce processus.

How to move from observation of competition to inferences about
community structure?
Welden & Slauson (1986)

5.4 – Phénologie et réponse des espèces cibles

Enfin, les réponses des espèces cibles convergent fortement comme l'indique l'absence d'effet de l'interaction entre le type de communauté et l'identité des espèces dans les analyses de variance (Goldberg & Barton 1992). Même si les directions des réponses concordent, l'amplitude des réponses dépend fortement de l'identité et de la phénologie des

espèces (Figure 52). Plus les espèces cibles sont précoces et moins celles-ci sont affectées par la compétition. La réponse à la compétition de *C. humilis* représente le cas extrême. La facilitation hivernale est due à la croissance très précoce de cette espèce, favorisée en présence de voisins. Les interactions deviennent ensuite neutres suite à l'arrêt de la croissance de cette espèce que ce soit en présence ou non de voisins alors que les autres espèces entament leur phase de croissance. Ces résultats confirment donc que le timing et la vitesse de la réponse des individus aux interactions du fait de différences de phénologie et/ou de vitesse de croissance sont essentiels à l'interprétation des expérimentations de manipulation des voisins (Aarssen & Epp 1990). La réponse à la compétition, *i.e.* l'aptitude des plantes à tolérer d'autres espèces, identifiée dans cette expérimentation correspond à la stratégie d'évitement *sensu* Keddy (1998) : les espèces les plus précoces souffrent le moins de la compétition et bénéficie le plus de la facilitation. L'examen de la relation entre la réponse aux interactions et les traits des espèces nécessitent néanmoins un examen complémentaire.

6 – Conclusion

Cette expérimentation retraçant les interactions expérimentées par cinq espèces cibles au sein des quatre types de communauté au cours d'une saison de croissance a donc permis de montrer une tendance à la facilitation de la survie du fait d'une amélioration du microclimat sous le couvert des voisins pendant l'hiver et une intense compétition pour la biomasse liée à la croissance des voisins. La direction des interactions expérimentée par les espèces cibles est fortement conservée entre espèces et entre types de communautés. L'effet similaire de quatre communautés présentant de fortes différences de structure spécifique et fonctionnelle est discuté à la lumière de la dominance de *B. erectus* dans toutes les communautés. Enfin, si les directions des réponses des espèces convergent, l'amplitude des réponses dépend fortement de l'identité et de la phénologie des espèces en interaction.

**Direction, amplitude et mécanismes de la
variabilité intraspécifique des traits foliaires au
sein des communautés de plantes herbacées**

1 – Introduction

1.1 – Les variations interspécifiques des traits foliaires

Les synthèses globales sur la diversité des traits foliaires, *i.e.* les descripteurs de la structure et du fonctionnement des feuilles, révèlent une convergence globale dans le fonctionnement des plantes (Reich *et al.* 1997; Wright *et al.* 2004) et des variations significatives le long de gradient climatiques (Wright *et al.* 2004). La surface spécifique des feuilles (SLA) et la teneur en matière sèche des feuilles (LDMC) sont deux traits clés impliqués dans ce schéma universel de gestion des ressources par les plantes (Poorter & Garnier 2007). La surface spécifique des feuilles (*i.e.* rapport entre la surface d'une feuille et sa masse sèche) est reliée à l'échelle de la feuille à la vitesse d'assimilation du carbone et à la durée de vie des feuilles (Reich *et al.* 1997) et à l'échelle de la plante à la vitesse de croissance relative (RGR) (Poorter & Garnier 2007). La teneur en matière sèche des feuilles (*i.e.* rapport entre la masse sèche et la masse fraîche d'une feuille) est une estimation de la densité des tissus, elle est liée à la durée de vie des organes et donc à la rétention des nutriments dans la plante (Ryser & Urbas 2000; Poorter & Garnier 2007). A l'échelle locale, ces traits décrivent la réponse des plantes aux modifications du régime de perturbation par le pâturage (Diaz *et al.* 2001; Adler 2004, 2005) ou l'abandon des cultures (Garnier *et al.* 2004) et à la productivité/fertilité du milieu (e.g. Poorter & de Jong 1999; Craine *et al.* 2001; Poorter & Garnier 2007). Si les études individuelles révèlent une forte variation des traits au sein des communautés, *i.e.* une forte diversité fonctionnelle, il existe un lien fort entre les traits des espèces dominantes et le fonctionnement des écosystèmes entre : le RGR et la productivité (Vile *et al.* 2006), le SLA et la productivité (Garnier *et al.* 2004) ou encore le LDMC et la vitesse de décomposition de la litière (Garnier *et al.* 2007). La prise en compte à la fois des caractéristiques fonctionnelles des espèces et de leur statut au sein de la communauté (dominance) est permis par le calcul des traits pondérés par l'abondance relative des espèces de la communauté (Violle *et al.* 2007b).

1.2 – Des variations intraspécifiques malgré les protocoles standards

Des protocoles expérimentaux ont été établis pour permettre la mesure adéquate des traits foliaires et la comparaison des données entre études (Garnier *et al.* 2001b). Les facteurs ayant un effet important sur la surface spécifique et la teneur en matière sèche des feuilles comme l'ontogénie ou le développement allométrique et l'intensité du rayonnement ont ainsi pu être identifiés (Garnier *et al.* 2001b). Les mesures standards de ces deux traits sont

réalisées sur la dernière feuille mature pleinement exposée et ne présentant pas de dommage par les herbivores ou pathogènes. Bien qu'utilisant ce protocole standard, de nombreuses études expérimentales reportent des variations intraspécifiques (e.g. Poorter & de Jong 1999; Garnier *et al.* 2001a). En général, les variations intraspécifiques ont la même direction entre les espèces, c'est-à-dire que les hiérarchies de traits foliaires entre les espèces mesurées dans plusieurs conditions environnementales sont globalement conservées (Poorter & de Jong 1999; Garnier *et al.* 2001a; Mokany & Ash 2008). Une espèce 1 avec une valeur de trait supérieure à celle d'une espèce 2 dans un environnement A conserve une valeur de trait supérieure dans un environnement B (Figure 53).

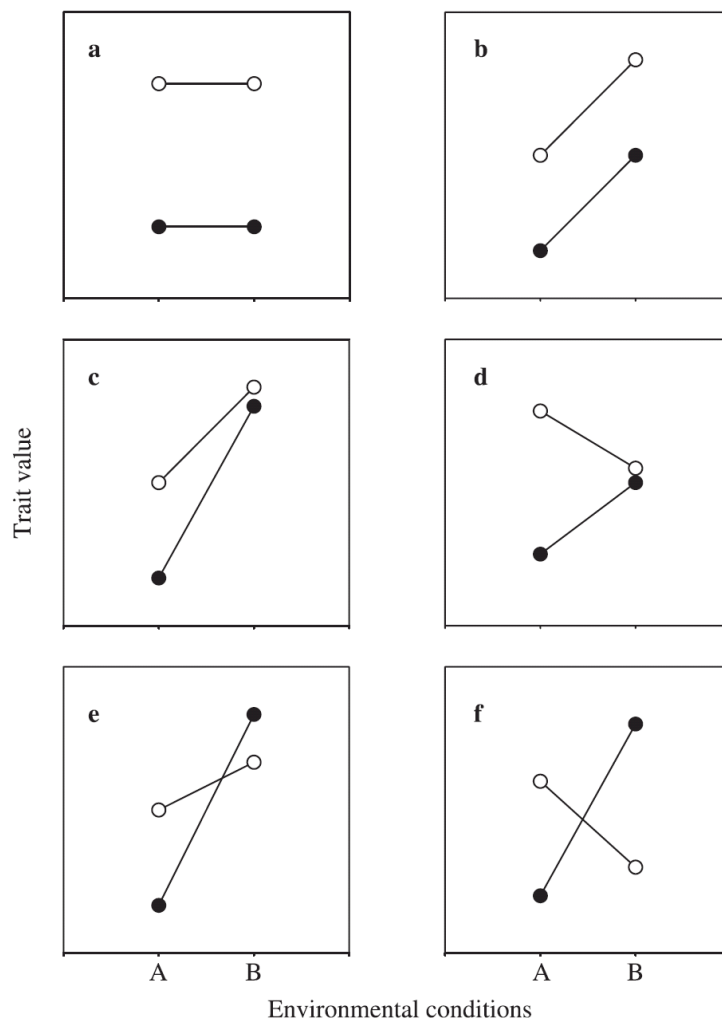


Figure 53. Variations hypothétiques des valeurs de traits de deux espèces représentées par deux symboles dans deux environnements (A et B). Les variations illustrés de a à d entraînent une conservation de la hiérarchie entre les deux espèces. Extrait de Garnier *et al.* (2001a).

Ces résultats sont généralement obtenus par la comparaison de situations très contrastées : entre sites différents par le régime des précipitations et la température (Garnier *et al.* 2001a) ou entre le terrain et le laboratoire (Poorter & de Jong 1999; Mokany & Ash 2008). Une étude

récente sur des communautés de plantes ligneuses reporte cependant des variations intraspécifiques continues le long d'un gradient environnemental de disponibilité en eau (Ackerly & Cornwell 2007). Ces auteurs proposent de placer les variations intraspécifiques des traits au cœur d'une approche intégrant l'écologie fonctionnelle et l'analyse de gradient dans l'étude des communautés écologiques. Les variations intraspécifiques des traits (attributs des espèces dans chaque type de communautés) pour l'ensemble des espèces sont représentées en fonction du trait de la communauté (Figure 54).

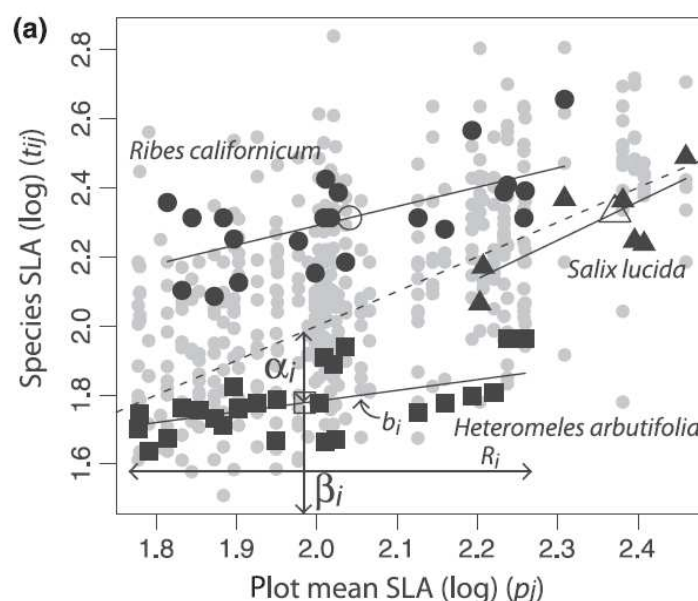


Figure 54. Variations intraspécifiques de la surface spécifique des feuilles (SLA) des espèces constituant les communautés en fonction de la moyenne des SLA des espèces de la communauté pondérée par leur abondance relative. Les valeurs pondérées de SLA sont fortement et positivement associées à la disponibilité en eau dans cette étude concernant les communautés de plantes ligneuses de la réserve biologique de Jasper Ridge, en Californie (USA). Les variations interspécifiques du SLA au sein de chaque communauté se lisent verticalement. La ligne pointillée représente la première bissectrice ($y = x$). Les valeurs de traits de trois espèces données en exemple sont représentées par des symboles différents. Les lignes pleines correspondent aux droites de régression entre les valeurs de trait intraspécifiques et la valeur pondérée du trait à l'échelle de la communauté. La pente (b_i) décrit la direction et l'amplitude de la variabilité intraspécifique le long du gradient. Il s'agit du degré de variation intraspécifique des traits relativement au changement total des traits entre communautés. Par ailleurs, les auteurs proposent une décomposition additive des traits des espèces analogue à la décomposition additive de la richesse spécifique proposée par Whittaker (1975) en composante α intra-site et β inter-site. Pour chaque espèce i , les auteurs définissent la valeur β_i du trait, i.e. la moyenne du trait pondérée par l'abondance relative de l'espèce dans chaque communauté, comme la position de l'espèce i le long du gradient de trait de la communauté. La valeur α_i du trait est définie comme l'écart entre la valeur β_i et le trait de la communauté, i.e. moyenne du trait pondéré par l'abondance relative des taxa co-occurents, et correspond à la distance à la première bissectrice. L'amplitude de niche de l'espèce i (R_i) représente la gamme des valeurs de trait des communautés où l'espèce i est présente. Extrait de Ackerly & Cornwell (2007).

L'intégralité de cette approche ne peut être réalisée dans notre étude car les communautés étudiées correspondent à seulement quatre situations contrastées d'utilisation des terres. Cette représentation graphique sera néanmoins utilisée car elle permet une lecture rapide de la diversité fonctionnelle au sein des communautés, des variations de traits entre communautés et de l'amplitude et de la direction de la variabilité intraspécifique entre les communautés.

1.3 – Les deux sources de variabilité intraspécifique

La variabilité intraspécifique observée *in situ* entre des environnements contrastés peut avoir des origines différentes : *i*) génétique, si les variations observées de phénotypes correspondent à l'expression de génotypes différents et *ii*) environnementale, si les modifications de phénotype observées ne sont pas d'origine génétique mais dues à l'expression différente des génotypes dans des environnements contrastés, on parle alors de plasticité phénotypique (Bradshaw 1965; Valladares *et al.* 2000). La variabilité intraspécifique d'origine génétique observée entre des environnements contrastés peut être adaptative, on parle alors d'adaptation locale. Elle peut également être due au hasard de la distribution des allèles, on parle alors de dérive génétique. Si l'existence de ces deux sources de variabilité intraspécifique (variance génétique et plasticité phénotypique) est aujourd'hui largement acceptée, le rôle de chacune est loin d'être identifié *in situ*. L'identification de la variabilité intraspécifique consiste en l'étude de populations d'une même espèce dans des environnements contrastés. Le maintien de cette variabilité intraspécifique peut être appréhendé expérimentalement par la transplantation réciproque des phénotypes (e.g. Snaydon 1970; Snaydon & Davies 1972). Les performances et traits des individus transplantés sont ensuite confrontés entre l'environnement d'origine et le nouvel environnement.

1.4 – Problématique

Dans ce chapitre nous proposons d'étudier les patrons de variabilité intraspécifique de deux traits foliaires : la surface spécifique des feuilles (SLA) et la teneur en matière sèche des feuilles (LDMC) à l'échelle locale entre communautés différant par l'intensité d'utilisation des terres et le type de sol. Comme dans les chapitres précédents les quatre communautés étudiées correspondent à la communauté pâturée et fertilisée sur sol calcaire, la communauté pâturée sur sol calcaire, la communauté pâturée sur sol dolomitique et la communauté abandonnée sur sol dolomitique. Dans un premier temps nous proposons de décrire les patrons de variabilité intraspécifique entre les quatre types de communautés et les patrons

interspécifiques au sein des quatre types de communauté pour l'ensemble des espèces par l'utilisation graphique de l'approche proposée par Ackerly & Cornwell (2007). La conservation des hiérarchies de traits des espèces est ensuite appréhendée entre chaque paire de communautés. L'amplitude des variations intraspécifique *in situ* est analysée pour deux espèces : *Bromus erectus* et *Koeleria vallesiana*. Enfin les mécanismes à l'origine de ces variations intra espèce sont appréhendés par une expérimentation en conditions contrôlées manipulant l'origine des populations de *B. erectus* et *K. vallesiana*, les traitements de coupe et de fertilisation. Ce chapitre pose les questions suivantes. 1) Quels sont les patrons de variation intraspécifique des traits foliaires entre communautés de structure fonctionnelle et spécifique contrastées ? 2) Les hiérarchies de traits des espèces sont elles conservées entre les quatre types de communauté ? 3) Quels sont les mécanismes de cette variation intraspécifique observée *in situ* ?

2 – Matériel et méthodes

2.1 – Traits des espèces et caractéristiques fonctionnelles des communautés

Le SLA et le LDMC utilisés dans ce chapitre ont été mesurés à l'échelle de la population, c'est-à-dire pour chaque espèce dans chaque type de communautés. Les calculs de la moyenne des traits et de la moyenne pondérée par l'abondance relative des espèces ont été réalisés par quadrats dans le chapitre 5. La moyenne des 8 quadrats pour chaque type de communauté est utilisée ici (Tableau 21).

2.2 – Identifier les mécanismes de variabilité intraspécifique

Dans notre étude, la difficulté de suivre les individus en milieu pâturé nous a conduit à la mise en place d'une expérimentation en condition contrôlée plutôt qu'une transplantation réciproque pour identifier les mécanismes de la variabilité intraspécifique observée *in situ*. Cette expérimentation mime les modifications environnementales entre les différentes communautés *in situ*, le pâturage est appréhendé par la coupe. Deux espèces graminéennes ont été sélectionnées *B. erectus* et *K. vallesiana* sur la base de patrons d'abondance contrastés. *B. erectus* est dominante dans les quatre types de communautés, *K. vallesiana* est une espèce subordonnée. Des individus issus de la communauté pâturée et fertilisée sur sol calcaire, pâturée sur sol dolomitique et abandonnée sur sol dolomitique ont été récoltés fin août 2007 *in situ*. Les plantes ont été cultivées en serre pendant six mois à Montpellier et éclatées deux fois avant la mise en place de l'expérimentation au printemps 2008. Les deux traitements de

coupe : coupe (C) et non coupe, et les quatre traitements de fertilisation : aucun apport, apport d'azote (N), apport de phosphore (P) et apport d'azote et de phosphore (NP), ont été appliqués sur les individus issus des trois origines de populations : abandon, pâturage et pâturage associé à la fertilisation. Les niveaux de fertilisation appliqués dans cette étude correspondent à ceux appliqués *in situ* : 65 kg.ha⁻¹.an⁻¹ pour l'azote (sous forme d'ammonitrate dosé à 33%) et 40 kg.ha⁻¹.an⁻¹ pour le phosphore (sous forme d'oxyde de phosphore dosé à 18%). La fertilisation a été apportée en deux fois, avant et après la première coupe. Les traits foliaires ont été mesurés fin mai 2008. Les détails des protocoles de mesures des traits des espèces et du plan expérimental sont décrits dans le Chapitre 2.

2.3 – Analyses statistiques

La conservation des hiérarchies de traits entre les espèces pour chaque paire de communautés a été établie par le calcul du coefficient de Spearman. L'effet de l'identité de la communauté sur les traits des espèces communes entre chaque paire de communauté est testé par le test *t* entre échantillons appariés étant donné la non indépendance des échantillons (appartenant à la même espèce). L'effet du type de communauté sur les valeurs pondérées du trait (à l'échelle de la communauté) et sur les valeurs de traits de *B. erectus* et *K. vallesiana* (à l'échelle de la population) a été testé par analyse de variance à un facteur. Les contrastes significativement différents ont été identifiés par le test post hoc de Tukey. L'effet de l'origine de la population, de la coupe et du traitement de fertilisation a été testé séparément pour chaque trait et chaque espèce par une analyse de variance à trois facteurs prenant en compte les interactions de premier ordre entre ces facteurs. Les analyses statistiques ont été effectuées sous le logiciel R ((R Development Core Team 2007)).

3 – Direction de la variabilité intraspécifique *in situ* pour l'ensemble des espèces

Les valeurs de surface spécifique des feuilles (SLA) et de teneur en matière sèche des feuilles (LDMC) mesurées à l'échelle de la communauté diffèrent significativement entre les quatre types de communautés ($F > 20$, $P < 0.001$, Chapitre 5, Tableau 21). La valeur moyenne de SLA pondérée par l'abondance des espèces constituant de la communauté augmente graduellement le long du gradient d'intensité d'utilisation, les valeurs de LDMC diminuent graduellement.

Tableau 21. Valeurs de traits de la communauté pour les quatre types de communauté. L'erreur standard est indiquée entre parenthèse. Les lettres différentes indiquent des différences significatives entre communautés au seuil de 5% d'après le test *post hoc* de Tukey.

Type de communautés	SLA ($\text{m}^2.\text{kg}^{-1}$)	LDMC (mg.g^{-1})
Pâturage et fertilisation sur sol calcaire	^A 21.3 (± 2.55)	^A 284 (± 30)
Pâturage sur sol calcaire	^B 17.4 (± 1.35)	^B 303 (± 15)
Pâturage sur sol dolomitique	^C 14.9 (± 0.96)	^B 319 (± 18)
Abandon sur sol dolomitique	^D 13.0 (± 1.18)	^C 372 (± 29)

La représentation des valeurs de SLA et de LDMC des espèces dans chaque type de communauté en fonction de la valeur moyenne pondérée par l'abondance relative des espèces de la communauté permet de décrire les patrons de variabilité : *i*) intraspécifique entre communauté pour l'ensemble des espèces et *ii*) interspécifique au sein de chaque communauté (Figure 55).

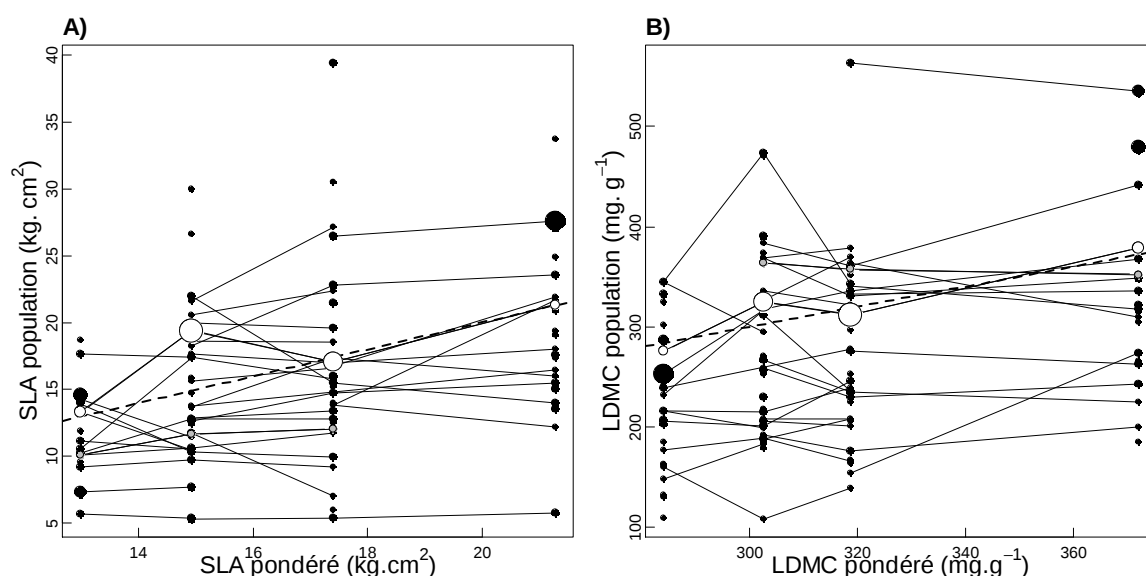


Figure 55. Variations *in situ* de la surface spécifique des feuilles et de la teneur en matière sèche des feuilles en fonction de la valeur pondérée du trait par l'abondance relative des espèces de la communauté. Les différentes valeurs de traits pour une même espèce entre les communautés sont reliées. La taille des symboles représente l'abondance des espèces. Les valeurs de traits de *Bromus erectus* (toujours abondante, symboles blancs et larges) et celles de *Koeleria vallesiana* (moins abondante, symboles gris, plus petits) sont indiquées sur les deux graphiques. La droite en pointillés correspond à la première bissectrice ($y = x$).

L'utilisation de symboles de taille proportionnelle à l'abondance des espèces permet *i)* d'illustrer les patrons de convergence/divergence fonctionnelle entre les espèces dominantes et *ii)* d'identifier la contribution des espèces dominantes aux variations des traits pondérés. Les valeurs de traits de chaque espèce dans chaque type de communauté sont reliées permettant une lecture rapide de la direction de la variabilité intraspécifique entre communautés pour l'ensemble des espèces. La variabilité intraspécifique apparaît globalement de même direction que la valeur pondérée par l'abondance relative des espèces de la communauté. L'observation des variations de traits des espèces communes entre chaque paire de communautés confirme ce résultat, les espèces se trouvant majoritairement au dessus de la première bissectrice (Figure 56). Les hiérarchies de traits des espèces sont fortement conservées entre chaque paire de communautés (Figure 56). Par exemple, *B. erectus* (symboles blancs) qui a une valeur de SLA supérieure à *K. vallesiana* (symboles gris) dans la communauté abandonnée sur sol dolomitique, a également une valeur de SLA supérieure dans la communauté pâturée sur sol dolomitique et dans la communauté pâturée sur sol calcaire (Figure 55A, Figure 56). Les hiérarchies sont plus fortement conservées pour le LDMC que pour le SLA, les coefficients de Spearman entre chaque paire de communautés sont toujours plus forts. La conservation des hiérarchies n'a cependant pu être établie entre la communauté pâturée et fertilisée et la communauté abandonnée sur sol dolomitique car ces deux communautés n'ont qu'une seule espèce en commun : *B. erectus*. Par ailleurs, on retrouve les résultats obtenus dans le chapitre 5 : *i)* la gamme des traits foliaires des espèces est importante au sein de chaque communauté du fait majoritairement des espèces peu abondantes, *ii)* la gamme des traits foliaires est comparable entre les quatre types de communautés et *iii)* les différences de trait pondéré entre communautés sont essentiellement pilotées par les valeurs de trait des espèces dominantes (Tableau 21, Figure 55). L'effet filtre des pratiques de gestion est important sur les traits foliaires des espèces dominantes.

4 – Amplitude de la variabilité intraspécifique

L'amplitude de la variabilité intraspécifique correspond à l'écart par rapport à la première bissectrice pour chaque graphique représentant les valeurs de trait des espèces communes entre deux communautés (Figure 56). Les variations intraspécifiques sont pour la majorité des espèces de même direction que les variations du trait pondéré, elles sont cependant inférieures aux variations interspécifiques au sein de chaque communauté (Figure 55, Figure 56).

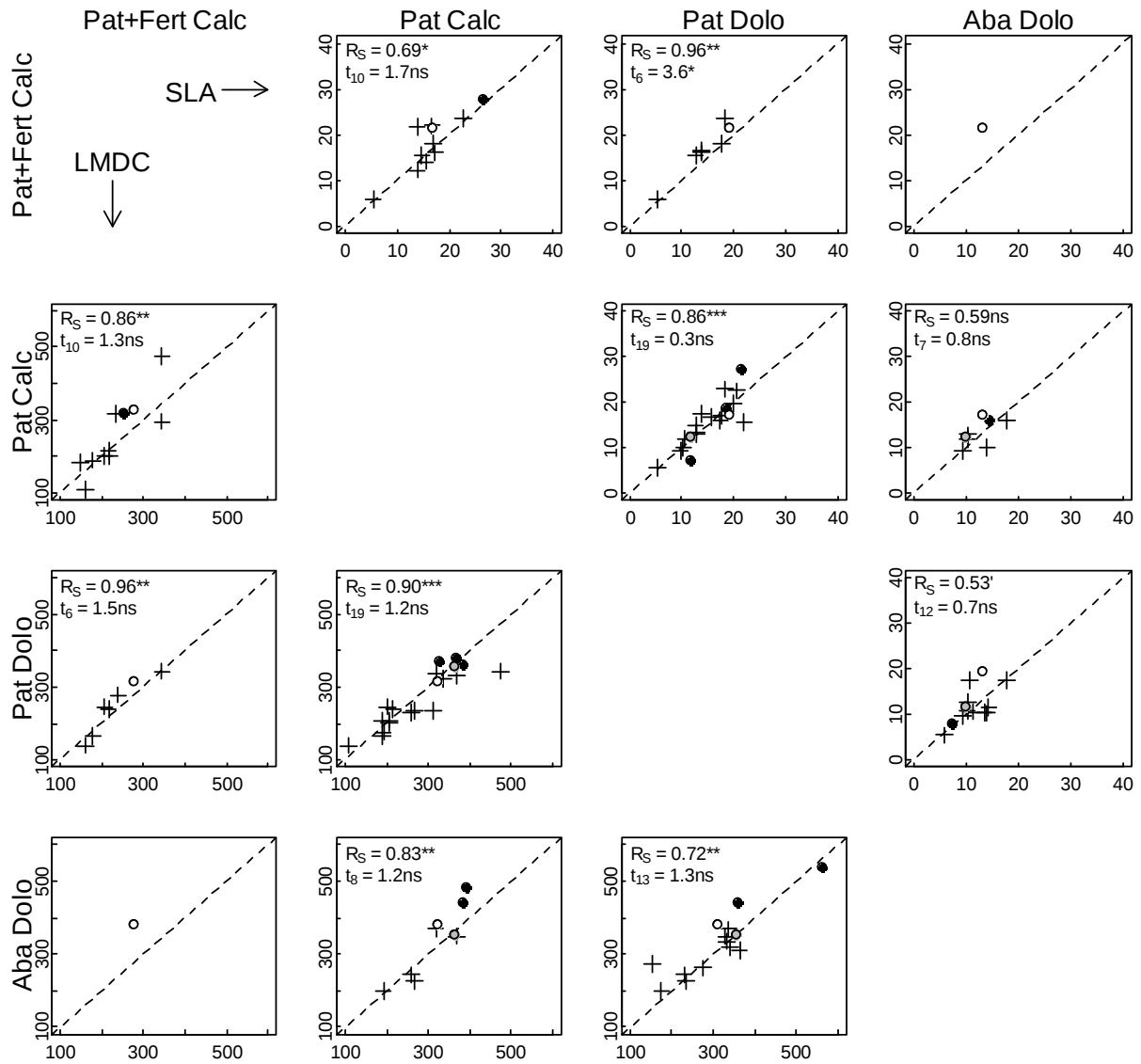


Figure 56. Variations intraspécifiques entre chaque paire de communautés : au dessus de la diagonale de la surface spécifique des feuilles (SLA) et en dessous de la diagonale de la teneur en matière sèche des feuilles (LDMC). Les traits des espèces communes entre chaque paire de communautés sont confrontés deux à deux. La ligne pointillée correspond à la première bissectrice ($y = x$). La conservation des hiérarchies de traits entre chaque paire de communautés est testée par le calcul du coefficient de Spearman (R_s). L'effet de l'identité de la communauté est testé par le test t entre échantillons appariés (espèces). Le nombre d'espèces communes entre chaque paire de communauté correspond à la valeur du degré de liberté plus un. La significativité des probabilités associées est donnée et les niveaux de significativité correspondent à : ns, non significatif ; ', $P < 0.01$; *, $P < 0.05$; **, $P < 0.01$ et ***, $P < 0.001$. Les abréviations pour les quatre types de communautés sont : Pat+Fer Calc, communauté pâturée et fertilisée sur sol calcaire ; Pat Calc, communauté pâturée sur sol calcaire, Pat Dolo, communauté pâturée sur sol dolomitique et Aba Dolo, communauté abandonnée sur sol dolomitique. Les symboles diffèrent entre les espèces non graminoides (croix) et graminoides (cercles). *Bromus erectus* est indiqué par un symbole blanc, *Koeleria vallesiana* par un symbole gris.

Les différences de traits pour une même espèce entre deux communautés ne sont pas systématiquement significatives. L'amplitude de la variabilité intraspécifique dépend fortement des espèces et n'est pas plus importante pour les espèces graminoides. L'analyse

des données mesurées à l'échelle de l'individu ($n = 10$) montre néanmoins un effet significatif de l'identité de la communauté sur les traits foliaires de *B. erectus* et *K. vallesiana* (Figure 57). *B. erectus* est une des espèces les plus variables dans ce jeu de données comme l'illustre l'amplitude de l'écart par rapport à la première bissectrice.

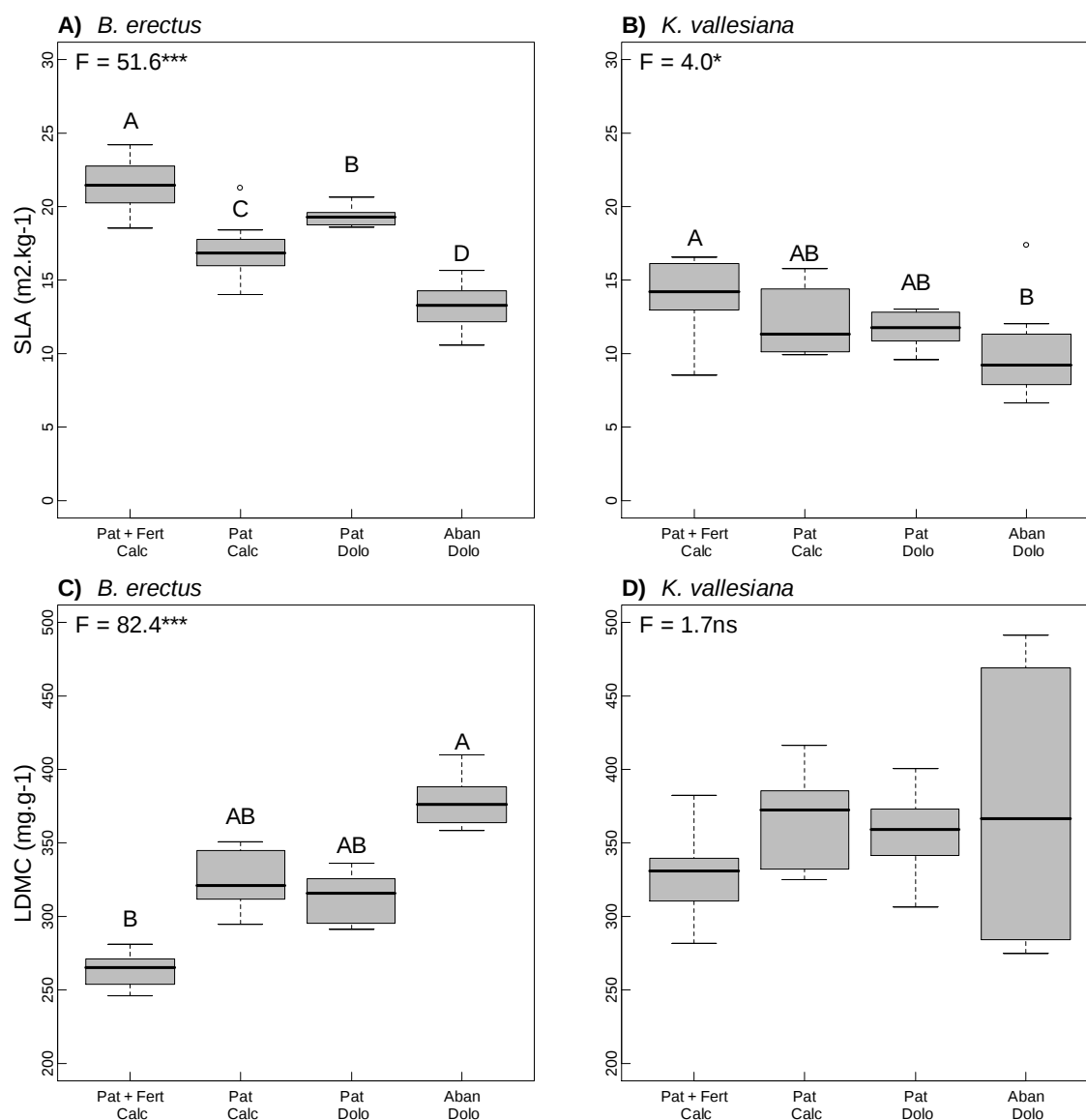


Figure 57. Variations *in situ* de la surface spécifique des feuilles (SLA) et de la teneur en matière sèche des feuilles (LDMC) entre les quatre types de communautés pour les deux espèces modèles : *Bromus erectus* et *Koeleria vallesiana*. Les valeurs de F donnent la significativité de l'effet de l'identité de la communauté dans une analyse de variance à un facteur. Les niveaux de significativité correspondent à : ns, non significatif ; *, $P < 0.05$ et ***, $P < 0.001$. Les lettres différentes indiquent des différences significatives entre communautés au seuil de 5% d'après le test *post hoc* de Tukey. Les abréviations pour les quatre types de communautés sont : Pat+Fert Calc, communauté pâturée et fertilisée sur sol calcaire ; Pat Calc, communauté pâturée sur sol calcaire, Pat Dolo, communauté pâturée sur sol dolomitique et Aba Dolo, communauté abandonnée sur sol dolomitique.

Les valeurs de SLA de *B. erectus* et de *K. vallesiana* ainsi que de LDMC de *B. erectus* sont significativement différentes entre la communauté pâturée et fertilisée sur sol calcaire et la communauté abandonnée sur sol dolomitique. Les valeurs de traits dans les deux communautés pâturées (sur sol calcaire et sur sol dolomitique) sont intermédiaires. Pour *B. erectus* et *K. vallesiana*, les différences d'attributs sont importantes entre types d'utilisation des terres, elles sont moindres entre types de sol pour les deux communautés pâturées. La teneur en matière sèche de *K. vallesiana* n'est pas significativement différente entre les quatre communautés du fait d'une importante variabilité de ce trait dans la communauté abandonnée. Le patron observé entre les trois autres types de communautés est néanmoins consistant avec les variations de LDMC de la communauté (Tableau 21), et les variations intraspécifiques de LDMC pour l'ensemble des espèces (Figure 55B, Figure 56) et pour les variations intraspécifiques de *B. erectus* (Figure 57C).

5 – Identification des sources de variabilité intraspécifique

La culture en conditions contrôlées d'individus de *B. erectus* et de *K. vallesiana* issus de populations d'origine contrastée (3 types d'utilisation des terres : abandon, pâturage et pâturage intense associé à la fertilisation) et l'application des traitements de coupe et de fertilisation a permis d'identifier les facteurs ayant un fort impact sur les traits foliaires de ces deux espèces : la défoliation (coupe) et l'origine de la population (Figure 58, Tableau 22). Le traitement de fertilisation n'a aucun effet significatif sur les traits foliaires de ces deux espèces.

- La coupe apparaît comme le facteur ayant le plus fort impact sur les traits foliaires de *B. erectus* ($F > 21$, $P < 0.001$). Les feuilles se développant après une coupe ont : i) une plus grande surface par unité de masse sèche (effet positif sur le SLA) et ii) une densité plus faible des tissus (effet négatif sur le LDMC). L'interaction entre l'origine de la population et le traitement de coupe est marginalement significative ($F > 2$, $P < 0.07$). La réponse à la coupe des plantes issues de la communauté abandonnée se distingue par son amplitude comparée à la faible réponse des plantes issues de la communauté pâturée et à la réponse encore plus faible des plantes issues de la communauté pâturée et fertilisée.

- L'origine de la population a un fort impact sur les traits foliaires de *K. vallesiana* ($F > 11$, $P < 0.001$). Les plantes issues de la communauté abandonnée se distinguent des plantes issues de la communauté pâturée et de la communauté pâturée et fertilisée par des valeurs plus faibles de SLA et plus fortes de LDMC.

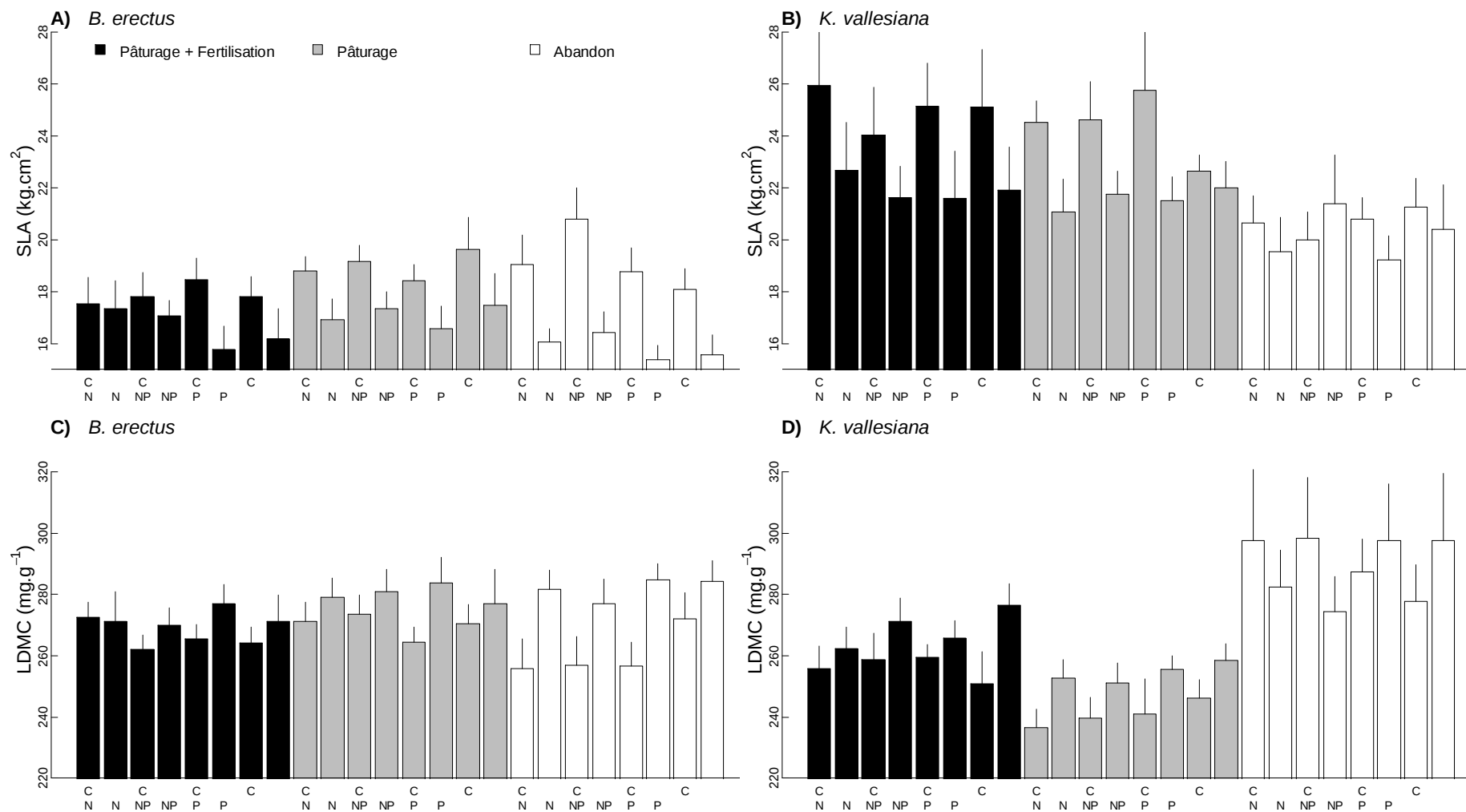


Figure 58. Variations de la surface spécifique des feuilles (SLA) et de la teneur en matière sèche des feuilles de deux espèces (*Bromus erectus* et *Koeleria vallesiana*) en fonction de l'origine de la population : communauté pâturée et fertilisée (noir), communauté pâturée (gris) et communauté abandonnée (blanc) ; du traitement de fertilisation : +N, +P, +NP ou sans fertilisation ; et du traitement de coupe : coupe (C) ou non.

Le traitement de coupe a un effet important sur les valeurs de SLA ($F = 14$, $P < 0.001$) et marginalement significatif sur les valeurs de LDMC ($F = 3$, $P < 0.07$). Comme pour *B. erectus*, les feuilles de *K. vallesiana* se développant après la défoliation ont i) un rapport surface sur masse sèche plus grand (effet positif sur le SLA) et ii) une plus faible densité (effet négatif sur le LDMC). L'absence d'effet de l'interaction entre l'origine de la population et les traitements de coupe ou de fertilisation indique que les réponses au traitement sont similaires pour les individus de *K. vallesiana* issus de populations différentes.

Tableau 22. Effet de l'origine de la population (communauté pâturée et fertilisée, communauté pâturée et communauté abandonnée), du traitement de fertilisation (+N, +P, +NP ou sans fertilisation) et du traitement de coupe (coupe ou non) sur la surface spécifique des feuilles (SLA) et la teneur en matière sèche des feuilles (LDMC) de deux espèces : *Bromus erectus* et *Koeleria vallesiana*. Les valeurs de F et de probabilité associée (P) sont obtenues par une analyse de variance à trois facteurs. L'abréviation *ddl* correspond au degré de liberté dans le test de l'effet du facteur.

Trait	Source de variation (<i>ddl</i>)	<i>Bromus erectus</i>		<i>Koeleria vallesiana</i>	
		F	P	F	P
SLA	Origine de population (2)	1.77	0.173	11.29	<0.001
	Traitement de coupe (1)	40.77	<0.001	14.48	<0.001
	Traitement de fertilisation (3)	1.21	0.308	0.02	0.995
	Population × Coupe (2)	3.00	0.052	2.02	0.135
	Population × Fertilisation (6)	0.68	0.665	0.43	0.859
	Fertilisation × Coupe (3)	0.35	0.791	0.57	0.634
LDMC	Origine de population (2)	1.57	0.210	30.63	<0.001
	Traitement de coupe (1)	20.78	<0.001	3.37	0.068
	Traitement de fertilisation (3)	0.21	0.889	0.14	0.935
	Population × Coupe (2)	2.72	0.068	1.41	0.246
	Population × Fertilisation (6)	0.64	0.700	0.16	0.987
	Fertilisation × Coupe (3)	0.75	0.521	0.99	0.400

6 – Synthèse et discussion

6.1 – Conservation des hiérarchies de traits foliaires *in situ*

Nous avons montré l'importance des caractéristiques fonctionnelles des espèces dans l'étude des communautés végétales du point de vue de la dynamique (Chapitre 4) et de la coexistence des espèces au sein de communautés structurées en abondance (Chapitre 5). Dans ce chapitre, la variabilité intraspécifique des traits foliaires entre communautés de structure spécifiques et fonctionnelles contrastées a été abordée. L'utilisation graphique de l'approche développée par Ackerly & Cornwell (2007) illustre bien le fait que la variation intraspécifique entre communauté est inférieure à la variation interspécifique observée au sein même des communautés (Figure 55, Figure 56) (Díaz & Cabido 1997; Westoby 1998; Cornelissen *et al.* 2003). Il est cependant intéressant de noter que les variations intraspécifiques observées *in situ* entre communautés pour l'ensemble des espèces sont majoritairement de même direction que les variations du trait pondéré (Ackerly & Cornwell 2007). Si les valeurs de traits foliaires changent, les hiérarchies sont fortement conservées entre chaque paire de communautés (Figure 56) comme précédemment reporté (e.g. Poorter & de Jong 1999; Garnier *et al.* 2001a; Mokany & Ash 2008) et les hiérarchies sont plus fortement conservées pour le LDMC que pour le SLA (Garnier *et al.* 2001a).

6.2 – Amplitude de la variabilité intraspécifique des traits foliaires *in situ*

Les variations intraspécifiques des traits foliaires avec l'intensité de l'utilisation des terres indiquent une stimulation de la croissance, de l'acquisition des ressources par les plantes (effet positif sur le SLA) et une diminution de la conservation des éléments dans la plante (diminution du LDMC) avec le pâturage pour la majorité des espèces même si certaines espèces répondent peu ou pas (Figure 55 et Figure 56). L'amplitude de la variabilité intraspécifique dépend fortement de l'identité de l'espèce, pour *B. erectus* et *K. vallesiana*, les variations des traits foliaires sont significatives entre types de communautés (Figure 57). Ces résultats concordent avec la forte variabilité intraspécifique généralement observée chez les espèces de la famille des *Poaceae* en réponse au pâturage ou à la coupe (e.g. Caldwell *et al.* 1981). La morphologie de ces deux espèces hémicryptophytes cespiteuses ne leur permet pas d'éviter le pâturage du fait de l'accessibilité de la biomasse. Ces deux espèces tolèrent le pâturage et minimisent ces impacts *sensu* Crawley (1983) par une repousse rapide, ces variations sont néanmoins supérieures pour *B. erectus*. Du point de vue physiologique plusieurs mécanismes expliquent la repousse rapide, la croissance compensatoire après le

pâturage (McNaughton 1979; Archer & Tieszen 1980). L'augmentation de la vitesse d'assimilation du carbone dans les tissus résiduels des plantes défoliées peut être due à l'enlèvement mécanique des tissus plus vieux fonctionnellement moins performants que les tissus plus jeunes où la vitesse de photosynthèse est maximale ou à la diminution de l'auto-ombrage (Oosterheld & McNaughton 1991; McNaughton 1992). La remobilisation de ressources stockées vers les tissus en croissance ou encore la réduction de la sénescence des feuilles prolongeant la période d'activité photosynthétique des tissus résiduels (Varnamkhasti *et al.* 1995) peuvent également jouer. Si ces mécanismes « immédiats » de la tolérance des plantes au pâturage sont bien connus des physiologistes et des agronomes, l'hypothèse de l'adaptation locale des populations reste néanmoins à tester dans notre étude car les mesures de traits ont été effectuées sur des plantes protégées du pâturage depuis plus de 6 mois.

6.3 – La réponse physiologique de *B. erectus*

Les résultats de l'expérimentation en conditions contrôlées permettent en partie d'élucider les mécanismes de la variabilité intraspécifique observée *in situ* entre types de communautés pour les deux espèces étudiées, *i.e.* variance génétique ou plasticité phénotypique correspondant à la réponse physiologique des espèces à l'utilisation des terres. La variabilité intraspécifique observée chez *B. erectus* apparaît essentiellement due à la défoliation qui stimule fortement la repousse chez cette espèce (Tableau 22, Figure 58). Le traitement de fertilisation n'a pas d'effet sur les traits foliaires des espèces comme reportées pour les espèces herbacées appartenant à différents stades de succession en région méditerranéenne : pour la surface spécifique des feuilles (Kazakou *et al.* 2007) et pour la teneur en matière sèche des feuilles (Kazakou *et al.*, en préparation) ; et pour des plantes prairiales australiennes en conditions contrôlées (Mokany & Ash 2008). L'absence d'effet direct de la fertilisation sur les traits foliaires indiquent également que les différences de traits observées entre la communauté pâturée et fertilisée et les communautés pâturées (sur sol calcaire et sur sol dolomitique) sont dues au régime de pâturage, plus intense et plus précoce dans cette communauté et non à la disponibilité en nutriments. Les populations de *B. erectus* bien qu'exprimant de fortes différences de traits foliaires *in situ* ne présentent pas ou peu de différences phénotypiques en conditions contrôlées. L'effet de l'origine de la population n'est perceptible qu'en interaction avec celui de la coupe indiquant que les individus précédemment pâturés ont une réponse moindre à la coupe que les individus de la communauté abandonnée. Nous pouvons donc conclure que la variabilité intraspécifique observée pour *B. erectus* est une réponse physiologique au pâturage. L'amplitude de la réponse observée *in situ* traduit la

forte tolérance de cette espèce au pâturage et constitue une hypothèse sérieuse concernant le succès écologique de cette espèce en milieu pâturé. Cette espèce domine fortement les communautés pâturées, son abondance relative y est supérieure à 40%.

6.4 – L’adaptation locale de *K. vallesiana* ?

L’effet de l’origine de la population est significatif chez *K. vallesiana*, indiquant une source de variabilité intraspécifique non due à l’effet des traitements de coupe et de fertilisation. Ces différences phénotypiques peuvent être d’origine génétique et indiquer de l’adaptation locale à la gestion pastorale, au régime de perturbation. Cette hypothèse impliquerait une évolution rapide de *K. vallesiana* car les traitements de gestion sont relativement récents : depuis 1978 dans la communauté intensément pâturée et fertilisée, depuis 1987 pour l’abandon. De plus, les flux de gènes possiblement fort entre ces communautés du fait de la proximité dans l’espace des communautés et de la dispersion par le vent de cette espèce doivent être envisagé comme une limitation à l’adaptation locale (Lenormand 2002). Cependant cette hypothèse n’est pas impossible. En effet, l’adaptation locale d’une espèce allogame entre parcelles adjacentes a été démontrée pour *Anthoxanthum odoratum* dans les parcelles du Park Grass Experiment dans le sud de l’Angleterre. Les différences phénotypiques ont tout d’abord été identifiées (e.g. Snaydon 1970; Snaydon & Davies 1972), les différenciations génétiques ont ensuite été établies sur la base de marqueurs neutres, enfin l’isolement reproducteur a été identifié par des différences de phénologie florale limitant ainsi les flux de gènes par le pollen entre populations adjacentes en cours de différenciation (Silvertown *et al.* 2005). Une autre hypothèse est cependant à envisager pour expliquer ces différenciations phénotypiques observées entre populations et maintenues en conditions contrôlées. En effet, comme les individus sont issus de multiplication végétative, l’effet « maternel » ou plutôt l’effet « mémoire » des plantes précédemment pâturées est également à prendre en compte pour expliquer la variation phénotypique observée entre origine de populations chez *K. vallesiana*. Cet effet mémoire pourrait être du au déséquilibre hormonal induit par la défoliation (Avery & Lacey 1968 cité par McNaughton 1979) car ce mécanisme additionnel de croissance compensatoire peut avoir des effets sur le long terme de maintien de la vitesse de croissance à des niveaux supérieurs (McNaughton 1979). Ces hypothèses, adaptation locale *versus* mémoire hormonale, restent à tester.

7 – Conclusion

Dans ce chapitre nous avons confirmé *i)* la forte conservation des hiérarchies de traits foliaires mesurées entre différents environnements, ici entre les quatre types de communautés étudiées et *ii)* le fait que la variation intraspécifique des traits observée entre les communautés est inférieure à la variation interspécifique observée au sein des communautés. La variation intraspécifique entre les communautés suit pour l'ensemble des espèces les variations observées à l'échelle de la communauté : la surface spécifique des feuilles augmentent alors que la teneur en matière sèche des feuilles diminuent le long du gradient d'intensité d'utilisation. L'amplitude de la variabilité intraspécifique dépend néanmoins fortement de l'identité de l'espèce, elle est importante pour les deux espèces étudiées : *B. erectus* et *K. vallesiana*. Pour *B. erectus*, les variations intraspécifiques des traits observées *in situ* sont pilotées par la réponse physiologique à la défoliation. La forte tolérance au pâturage, *i.e.* la capacité de repousse rapide après défoliation, expliquerait en partie le succès écologique de cette espèce dans les communautés pâturées. En ce qui concerne le maintien de différences entre origines de population chez *K. vallesiana*, les hypothèses de mémoire hormonale et d'adaptation locale restent à tester.

Conclusion & Perspectives



1 – Retour sur l’approche

1.1 – Un cadre d’étude au changement d’utilisation des terres

Dans les milieux tempérés, les communautés de plantes herbacées correspondent à des formations secondaires maintenues par la perturbation, en particulier par les activités agricoles (le pâturage ou la fauche). L’existence de ces communautés est indissociable des activités humaines. Ceci est particulièrement vrai dans la région des Grands Causses qui est historiquement marquée par l’utilisation agricole des terres (Marty *et al.* 2003b). Les peuplements humains présents dès le Néolithique dans cette région ont véritablement façonné ces paysages. Le défrichement des forêts associé à des épisodes de grands incendies ont conduit à la formation de pelouses, maintenues depuis, par une multitude d’activités agricoles : les mises en culture, le pastoralisme, l’utilisation du Buis pour la litière des animaux d’élevage, etc. (Lepart *et al.* 2000).

L’objectif général de cette thèse était de caractériser la réponse des communautés de plantes herbacées aux changements d’utilisation des terres, et en particulier aux changements des pratiques pastorales sur le domaine INRA de La Fage situé sur le Causse du Larzac. Ces différentes pratiques correspondent à un gradient d’intensité d’utilisation des terres allant de l’abandon du pâturage jusqu’au pâturage intense associé à la fertilisation minérale, en passant par le pâturage modéré qui est l’utilisation traditionnelle de ces terres de parcours. Ce gradient d’intensité d’utilisation des terres a été placé dans le cadre plus global de l’effet du régime de perturbation et de la disponibilité en ressource sur la structure des communautés végétales et sur les caractéristiques biologiques des espèces constitutives de ces communautés (e.g. Grime 1979; Huston 1979; 1994; Grace 1999; Grime 2001; Lavorel & Garnier 2002). Si ce contexte nous a permis de comprendre, en partie, l’effet des pratiques sur les communautés, l’utilisation agricole des terres permet également de mieux comprendre le rôle des deux facteurs sur le processus d’assemblage des communautés. Ce processus est considéré comme non neutre dans ce contexte, puisque sous l’influence de facteurs identifiés, « déterminés ».

1.2 – Une approche pragmatique de l’assemblage des communautés

La théorie des filtres est une vision déterministe de l’assemblage des communautés. Cette vision considère que les espèces de plantes appartenant à un jeu global d’espèces, les espèces du Causse du Larzac par exemple, sont triées par une succession de filtres qui éliminent les combinaisons de traits non adaptées aux conditions locales, biotiques et abiotiques de la communauté (e.g. Keddy 1992a; Belyea & Lancaster 1999; Díaz *et al.* 1999;

Laakso *et al.* 2001; Lortie *et al.* 2004). Ces auteurs placent donc les traits des espèces végétales au cœur du processus d'assemblage des communautés. Il apparaît néanmoins plus réaliste de considérer l'effet filtre de manière probabiliste, c'est-à-dire comme augmentant la probabilité d'être éliminée pour les espèces ne possédant pas les « bonnes » combinaisons de traits (Cingolani *et al.* 2007). Afin d'identifier l'effet des filtres sur les traits des espèces végétales, Keddy (1992b) propose une approche pragmatique en trois étapes.

- La première étape consiste à construire une matrice de traits des espèces. Il s'agit d'une approche résolument comparative de criblage d'un jeu de traits sur un grand nombre d'espèces. Cette étape est nécessaire à la détection des patrons généraux dans le fonctionnement et la coexistence des espèces de plantes.

- La seconde étape correspond à l'exploration des relations, corrélations, covariations entre les traits des espèces. Il s'agit ici de l'identification d'axes de variations interspécifiques, de compromis fondamentaux auxquels sont confrontés les espèces, par exemple le compromis entre l'acquisition et la conservation des ressources.

- La dernière étape caractérise la nature du filtre par la détermination des relations entre les traits des espèces et l'environnement.

Cette démarche générale proposée par Keddy (1992b) a été affinée pour l'étude plus particulière de la réponse des communautés de plantes au pâturage (McIntyre & Lavorel 2001). La méthode en 5 étapes proposée par ces auteurs permet d'identifier les traits et groupes fonctionnels de réponse au pâturage, sur la base de la concordance entre des groupes de réponse en terme d'abondance et des groupes fonctionnels identifiés selon les corrélations entre traits.

1.3 – Une approche pragmatique originale ?

Dans cette étude, nous avons considéré l'intensité de l'utilisation des terres comme un filtre qui élimine, parmi les espèces capables d'atteindre physiquement la communauté, celles qui ne peuvent persister au sein de la communauté, car ne elles ne possèdent pas les « bonnes » combinaisons de traits. Si le cadre d'étude général de cette thèse est l'approche pragmatique détaillée ci dessus, l'originalité de ce travail consiste en la confrontation d'un certain nombre de données et d'approches nécessaires, à notre sens, à l'étude intégrée de la structure des communautés, de leur diversité, et de la coexistence des espèces au sein des communautés. Nous avons tout d'abord mesuré un certain jeu de traits, relativement classique puisque proposé comme une liste « cœur » de l'écologie fonctionnelle (Weiher *et al.* 1999) sur un grand nombre d'espèces englobant à la fois les espèces dominantes au sein des

communautés, et les espèces d'abondance moindre. Nous avons placé ces traits au cœur de l'étude de la structure de quatre types de communautés en les confrontant :

- aux variations d'abondance des espèces dans le temps, en réponse à la fertilisation associée au pâturage, dans le chapitre 4 (traits et groupes de réponse),
- aux variations d'abondance des espèces dans l'espace, entre les quatre types de communautés, dans le chapitre 5 (traits de réponse),
- et entre espèces coexistantes d'abondance contrastée au sein des communautés dans le chapitre 5 (diversité fonctionnelle).

Ces mêmes traits ont été utilisés pour :

- démêler les interactions entre plantes dans le chapitre 6, *i.e.* appréhender *in situ* l'effet compétiteur des communautés et la réponse des espèces en interaction,
- et comprendre la réponse physiologique des espèces au pâturage dans le chapitre 7 par l'étude de la variabilité intraspécifique.

Quatre types de données et d'expérimentations ont ainsi été utilisés : les mesures de l'abondance relative des espèces *in situ*, les traits mesurés *in situ*, la quantification expérimentale des interactions entre plantes *in situ*, et les traits mesurés en conditions contrôlées.

2 – Les principaux résultats

2.1 – Les patrons de diversité

Dans le chapitre 3, nous avons utilisé deux approches pour étudier l'effet des pratiques pastorales sur la structure spécifique, *i.e.* les modifications de structure, composition et richesse spécifique depuis la mise en place des pratiques. L'approche diachronique correspond à l'analyse des relevés floristiques long terme depuis la mise en place des pratiques pastorales. L'approche synchronique correspond à l'analyse des relevés floristiques réalisés en 2007 dans les quatre types de communauté. Ce chapitre a permis de décrire les différences de structure entre les quatre types de communautés et les variations de cette structure dans le temps depuis la mise en place des pratiques pastorales. Les variations de composition de la communauté pâturée et fertilisée ont été graduelles depuis la mise en place de la gestion. Elles correspondent notamment au changement de l'identité des espèces *Poaceae* dominantes, et à une forte colonisation par des espèces annuelles. Les résultats cohérents entre les deux types d'approches justifient l'utilisation de l'approche synchronique

pour étudier les effets des changements d'utilisation des terres sur la structure des communautés.

En ce qui concerne la richesse spécifique, celle-ci est maximale dans les deux communautés pâturées. Cette forte richesse spécifique est également associée à la coexistence de plusieurs types biologiques. L'analyse plus fine de la structure des communautés au chapitre 5 a également permis d'identifier des patrons différents de distribution des abondances relatives entre les deux communautés pâturées (série lognormale) et les deux autres communautés (série géométrique). Ces résultats sont cohérents avec l'hypothèse de perturbation intermédiaire, *i.e.* la richesse spécifique est maximale pour le niveau intermédiaire de perturbation, et plus généralement avec le modèle de Huston (1979; 1994). Le même type de réponse a pu être identifié pour la richesse fonctionnelle. Les patrons de richesse fonctionnelle pourraient ainsi expliquer les patrons de richesse spécifique en réponse à une perturbation modérée, par la coexistence de traits et stratégies contrastés autorisée à des niveaux intermédiaires de perturbation.

2.2 – Les traits de réponse

Dans le chapitre 4, le lien entre les traits fonctionnels et les variations d'abondance dans le temps a été fait dans la communauté pâturée et fertilisée. Les espèces défavorisées (« Decreaser ») par cette utilisation des terres sont pérennes, de phénologie tardive et présentent des traits foliaires liés à la conservation efficace des ressources. Ces espèces tolérantes au stress *sensu* Grime (1977, 2001) diminuent en abondance dans cette communauté, du fait de leur mauvaise adaptation à une forte disponibilité des ressources et à une perturbation intense. Par ailleurs, la fertilisation et l'augmentation du pâturage dans cette pelouse sur sol calcaire ont conduit au succès des espèces à durée de vie courte, de phénologie précoce, et capables d'acquérir rapidement les ressources (« Increaser », « Neutral »). Ces espèces rudérales ont peu à peu remplacé les espèces pérennes tolérantes au stress initialement présentes et abondantes dans cette communauté (Figure 59).

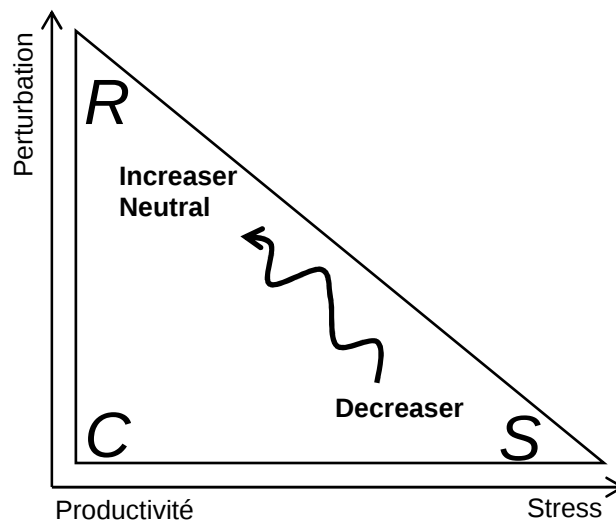


Figure 59. Trajectoire fonctionnelle de la communauté pâturée et fertilisée dans le temps depuis la mise en place de la gestion. La réponse de cette communauté est placée dans le triangle de Grime (1977; 1979; 2001).

Dans le chapitre 5, nous avons étudié la structure fonctionnelle des quatre types de communautés en couplant les traits et l'abondance relative des espèces le long du gradient d'intensité d'utilisation des terres. Nous avons ainsi montré que les variations continues des traits liés à l'acquisition des ressources et de phénologie précoce sont liées au remplacement d'espèces tolérantes au stress par des espèces rudérales, suite à l'augmentation de la perturbation (évitement du pâturage). Les espèces graminoides sont présentes et particulièrement abondantes tout le long du gradient d'intensité d'utilisation des terres. Les changements d'identité des espèces et d'identité fonctionnelle reflètent néanmoins des différences de tolérance au pâturage entre ces espèces. A l'échelle de la communauté, la forte convergence fonctionnelle des traits liés à l'acquisition des ressources et à la phénologie confirme donc l'effet « filtre » des pratiques pastorales sur les espèces dominantes pour ces traits. Il est toutefois intéressant de noter la possibilité d'une hiérarchie au sein de ces filtres. En effet, alors que la hauteur est un trait traditionnellement associé à l'évitement du pâturage (voir la revue de Diaz *et al.* 2007), le filtre pâturage n'a pas d'effet sur ce trait dans notre système dans la mesure où les conditions abiotiques ont précédemment favorisé des espèces de faible stature.

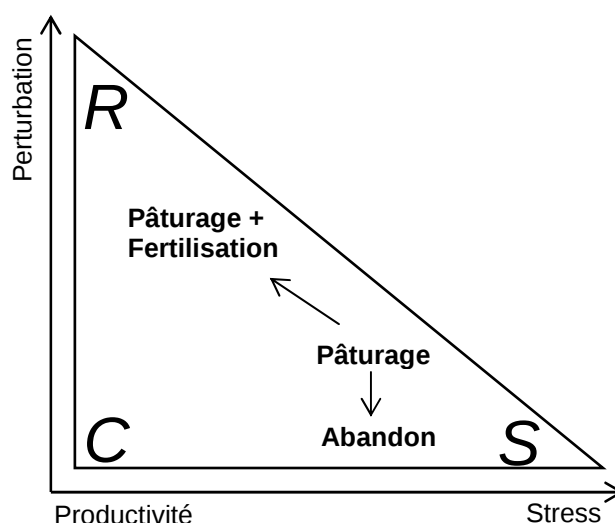


Figure 60. Réponse fonctionnelle des communautés aux trois types d'utilisation des terres : le pâturage, l'abandon et le pâturage associé à la fertilisation. Les communautés sont positionnées dans le triangle de Grime (1977; 1979; 2001) selon les valeurs de traits des espèces dominantes.

2.3 – Traits des espèces et interactions

Dans le chapitre 6, l'intensité des interactions interspécifiques au sein des communautés a été quantifiée par le suivi des performances (survie et biomasse) de cinq espèces cibles au cours d'une saison de végétation. Cette expérimentation reconstituant les interactions subies par ces cinq espèces au sein des quatre types de communauté au cours d'une saison de croissance a permis de montrer : *i*) une tendance à la facilitation de la survie du fait d'une amélioration du microclimat sous le couvert des voisins pendant l'hiver, et *ii*) une intense compétition pour la biomasse liée à la croissance des voisins. La direction des interactions expérimentées par les espèces cibles est fortement conservée entre espèces et entre types de communautés. L'effet similaire de quatre communautés, présentant par ailleurs des structures spécifique et fonctionnelle contrastées, est discuté à la lumière de la dominance de *B. erectus* dans ces communautés. La compétition est un phénomène détectable (Brooker & Kikvidze 2008), mais probablement peu important du fait de l'interaction avec des facteurs extérieurs comme le pâturage qui limitent l'occurrence de ce processus. Enfin, si les directions des réponses des espèces convergent, l'amplitude des réponses dépend fortement de l'identité et de la phénologie des espèces en interaction. Les espèces les plus précoces souffrent le moins de la compétition et bénéficie le plus de la facilitation. L'identification des relations entre la réponse aux interactions et les traits nécessitent néanmoins un examen complémentaire.

2.4 – La variabilité des traits

Dans le chapitre 7, la variabilité intraspécifique des traits fonctionnels des espèces constituant les communautés a été étudiée. Nous avons pu confirmer la forte conservation des hiérarchies de traits foliaires mesurées entre environnements différents, ici entre les quatre types de communautés étudiées. De façon générale, la variabilité intraspécifique est inférieure à la variabilité interspécifique observée au sein des communautés. L'amplitude de la variabilité intraspécifique dépend fortement de l'identité de l'espèce : elle est importante pour les deux espèces étudiées, *B. erectus* et *K. vallesiana*. Pour *B. erectus*, les variations des traits observées *in situ* sont pilotées par la réponse physiologique à la défoliation. La forte tolérance au pâturage, *i.e.* la capacité de repousse rapide après défoliation, expliquerait en partie le succès écologique de cette espèce dans les communautés pâturées. En ce qui concerne le maintien de différences phénotypiques entre populations chez *K. vallesiana*, les hypothèses de mémoire hormonale et d'adaptation locale restent à tester.

3 – Les perspectives scientifiques à ce travail

3.1 – Echelle spatiale et structure des communautés

Plusieurs perspectives sont envisagées à la suite de ce travail, notamment l'étude de la variabilité spatiale des traits dans les communautés. Selon Weiher & Keddy (1995), la distribution spatiale des traits spécifiques dépend de la position des communautés le long d'un gradient de contraintes environnementales (stress) et de contraintes liées à la compétition mais aussi de l'échelle spatiale. Plus l'échelle spatiale est large, plus la dispersion des traits observés à l'échelle de la communauté est faible, c'est-à-dire que les valeurs de traits convergent entre espèces. Le corollaire est que plus l'échelle spatiale diminue et plus les valeurs de traits divergent, plus les espèces présentent une limite à la similarité (MacArthur & Levins 1967). Cette hypothèse a été validée expérimentalement pour des communautés de plantes herbacées dunaires (Stubbs & Wilson 2004). Dans cette étude, la limite à la similarité est forte à l'échelle très locale, c'est-à-dire à l'échelle d'interaction des individus.

L'étude des variations spatiales de la richesse spécifique est également envisagée afin d'évaluer le rôle du pâturage sur l'hétérogénéité de la végétation et la structure spatiale de la richesse spécifique. L'analyse des différentes composantes de la richesse (α , β et γ) est prévue dans un premier temps, tout comme l'étude de la similarité à différentes échelles.

3.2 – Phylogénie et structure des communautés

Enfin, nous avons détecté à plusieurs reprises un effet de la famille botanique sur les traits spécifiques et sur la réponse aux pratiques pastorales. Par exemple, certaines familles, comme les *Asteraceae*, augmentent significativement en abondance dans la communauté pâturée et fertilisée sur sol calcaire. Ces espèces au port en rosette et aux nombreuses petites graines sont particulièrement adaptées à la perturbation. Le couplage avec une approche phylogénétique permettrait d'étudier le signal phylogénétique contenu dans la composition taxonomique des communautés, et de relier la diversité fonctionnelle aux relations de parenté entre espèces. Ce type d'approche ajoute un éclairage évolutif à la vision fonctionnelle des réponses spécifiques aux changements d'utilisation des terres.

Bibliographie

- Aarssen L.W. & Epp G.A. (1990) Neighbor manipulations in natural vegetation - A review. *Journal of Vegetation Science*, 1, 13-30
- Aarssen L.W. & Keogh T. (2002) Conundrums of competitive ability in plants: what to measure? *Oikos*, 96, 531-542
- Abrams P.A. (1995) Monotonic or unimodal diversity-productivity gradients: what does competition theory predict? *Ecology*, 76, 2019-2027
- Ackerly D.D. & Cornwell W.K. (2007) A trait-based approach to community assembly: partitioning of species trait values into within- and among-community components. *Ecology Letters*, 10, 135-145
- Adler P.B. (2004) Functional traits of graminoids in semi-arid steppes: a test of grazing histories. *Journal Of Applied Ecology*, 41, 653-663
- Adler P.B. (2005) Plant traits and ecosystem grazing effects: Comparison of US sagebrush steppe and Patagonian steppe. *Ecological Applications*, 15, 774-792
- Aerts R. & Chapin F.S. (2000) The mineral nutrition of wild plants revisited: a re-evaluation of processes and patterns. *Advances in Ecological Research*, 30, 1-67
- Al-Muftly M.M., Sydes C.L., Furness C.B., Grime J.P. & Band S.R. (1977) A quantitative analysis of shoot phenology and dominance in herbaceous vegetation. *Journal of Ecology*, 65, 759-791
- Archer S. & Tieszen L. (1980) Growth and physiological responses of tundra plants to defoliation. *Arctic and Alpine Research*, 12, 531-552
- Armas C., Ordiales R. & Pugnaire F.I. (2004) Measuring plant interactions: A new comparative index. *Ecology*, 85, 2682-2686
- Arrhenius O. (1921) Species and area. *Journal of Ecology*, 9, 95-99.
- Austin M.P., Groves R.H., Fresco L.F.M. & Kaye P. (1985) Relative growth of six thistle species along a nutrient gradient with multispecies competition. *Journal of Ecology*, 73, 667-684
- Avery D.J. & Lacey H.J. (1968) Changes in the growth-regulator content of plum infested with fruit tree red spider mite, *Panonychus ulmi* (Koch). *Journal of Experimental Botany*, 19, 760-769
- Bazzaz F.A. (1979) The physiological ecology of plant succession. *Annual Review in Ecology and Systematics*, 10, 351-371
- Begon M., Harper J.L. & Townsend C.R. (1996) *Ecology: Individuals, Populations and Communities*. Blackwell Publishing.
- Begon M., Townsend C.R. & Harper J.L. (2006) *Ecology: From individuals to ecosystems*. 4th edn. Blackwell Pub., Malden, MA.
- Belyea L.R. & Lancaster J. (1999) Assembly rules within a contingent ecology. *Oikos*, 86, 402-416
- Berger W.H. & Parker F.L. (1970) Diversity of planktonic Foraminifera in deep-sea sediments. *Science*, 168, 1345-1347
- Bernard C. (1996) *Flore des Causses*. Bulletin de la Société Botanique du Centre-Ouest.
- Bertness M.D. & Callaway R. (1994) Positive interactions in communities. *Trends in Ecology & Evolution*, 9, 191-193

- Bertness M.D. & Hacker S.D. (1994) Physical stress and positive associations among marsh plants. *American Naturalist*, 144, 363-372
- Botta-Dukat Z. (2005) Rao's quadratic entropy as a measure of functional diversity based on multiple traits. *Journal of Vegetation Science*, 16, 533-540
- Bradshaw A.D. (1965) Evolutionary significance of phenotypic plasticity in plants. *Advances in genetics*, 13, 115-155
- Braun-Blanquet J. & Pavillard J. (1928) *Vocabulaire de sociologie végétale*. 3e edn. Station internationale de geobotanique mediterraneenne et alpine, Montpellier.
- Briske D.D. (1996) Strategies of plant survival in grazed systems: a functional interpretation. In: *The Ecology and Management of Grazing Systems* (eds. Hodgson JG & Illius AW), pp. 37-68. CAB International, Wallingford, UK
- Brooker R. & Kikvidze Z. (2008) Importance: an overlooked concept in plant interaction research. *Journal of Ecology*, 96, 703-708
- Brooker R., Kikvidze Z., Pugnaire F., Callaway R., Choler P., Lortie C. & Michalet R. (2005) The importance of importance. *Oikos*, 109, 63-70
- Brooker R.W. & Callaghan T.V. (1998) The balance between positive and negative plant interactions and its relationship to environmental gradients: a model. *Oikos*, 81, 196-207
- Bruno J.F., Stachowicz J.J. & Bertness M.D. (2003) Inclusion of facilitation into ecological theory. *Trends in Ecology & Evolution*, 18, 119-125
- Bulla L. (1994) An index of evenness and its associated diversity measure. *Oikos*, 70, 167-171
- Bullock J.M., Franklin J., Stevenson M.J., Silvertown J., Coulson S.J., Gregory S.J. & Tofts R. (2001) A plant trait analysis of responses to grazing in a long-term experiment. *Journal of Applied Ecology*, 38, 253-267
- Caccianiga M., Luzzaro A., Pierce S., Ceriani R.M. & Cerabolini B. (2006) The functional basis of a primary succession resolved by CSR classification. *Oikos*, 112, 10-20
- Cadillon M. (1970) Les sols du Causse du Larzac. In. University of Montpellier
- Caldwel M.M., Richards P.J.H., Johnson D.A., Nowak R.S. & Dzurec R.S. (1981) Coping with herbivory: photosynthetic capacity and resource allocation in two semiarid *Agropyron* bunchgrasses. *Oecologia*, 50, 14-24
- Callaway R.M., Brooker R.W., Choler P., Kikvidze Z., Lortie C.J., Michalet R., Paolini L., Pugnaire F.I., Newingham B., Aschehoug E.T., Armas C., Kikodze D. & Cook B.J. (2002) Positive interactions among alpine plants increase with stress. *Nature*, 417, 844-848
- Callaway R.M. & Walker L.R. (1997) Competition and facilitation: A synthetic approach to interactions in plant communities. *Ecology*, 78, 1958-1965
- Caplat P., Lepart J. & Marty P. (2006) Landscape patterns and agriculture: modelling the long-term effects of human practices on *Pinus sylvestris* spatial dynamics (Causse Mejean, France). *Landscape Ecology*, 21, 657-670
- Castro J., Zamora R., Hódar J.A., Gómez J.M. & Gómez-Aparicio L. (2004) Benefits of using shrubs as nurse plants for reforestation in mediterranean mountains: A 4-year study. *Restoration Ecology*, 12, 352-358

- Cavender-Bares J., Ackerly D., Baum D.A. & Bazzaz F.A. (2004) Phylogenetic overdispersion in Floridian oak communities. *American Naturalist*, 163, 823-843
- Champely S. & Chessel D. (2002) Measuring biological diversity using Euclidean metrics. *Environmental and Ecological Statistics*, 9, 167-177
- Chao A. (1984) Non-parametric estimation of the number of classes in a population. *Scand. J. Stat*, 11, 265-270
- Chao A. (1987) Estimating the population size for capture-recapture data with unequal catchability. *Biometrics*, 43, 783-791
- Chapin F., Zavaleta E., Eviner V., Naylor R., Vitousek P., Reynolds H., Hooper D., Lavorel S., Sala O., Hobbie S., Mack M. & Diaz S. (2000) Consequences of changing biodiversity. *Nature*, 405, 234-242
- Chapin F.S. (1980) The mineral nutrition of wild plants. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 11, 233-260
- Chapin F.S. (1993) Functional role of growth forms in ecosystem and global processes. In: *Scaling Physiological Processes. Leaf to Globe* (eds. Ehleringer JR & Field CB), pp. 287-312. Academic Press, Inc., San Diego
- Chapin F.S., Autumn K. & Pugnaire F. (1993) Evolution of suites of traits in response to environmental stress. *American Naturalist*, 142, S78-92
- Chapin F.S. & Moilanen L. (1991) Nutritional controls over nitrogen and phosphorus resorption from alaskan birch leaves. *Ecology*, 72, 709-715
- Chapin F.S., Vitousek P.M. & Van Cleve K.V. (1986) The nature of nutrient limitation in plant communities. *American Naturalist*, 127, 48-58
- Chapin F.S., Walker B.H., Hobbs R.J., Hooper D.U., Lawton J.H., Sala O.E. & Tilman D. (1997) Biotic control over the functioning of ecosystems. *Science*, 277, 500-504
- Chase J.M. & Leibold M.A. (2003) *Ecological niches: linking classical and contemporary approaches*. University of Chicago Press, Chicago.
- Chave J. (2005) Ecologie des communautés en forêt tropicale. In, p. 81. Université Paul Sabatier, Toulouse
- Chazdon R.L., Colwell R.K., Denslow J.S. & Guariguata M.R. (1998) Statistical methods for estimating species richness of woody regeneration in primary and secondary rain forests of Northeastern Costa Rica. *Man and the biosphere series*, 20, 285-310
- Choler P. & Michalet R. (2002) Niche differentiation and distribution of *Carex curvula* along a bioclimatic gradient in the southwestern Alps. *Journal of Vegetation Science*, 13, 851-858
- Choler P., Michalet R. & Callaway R.M. (2001) Facilitation and competition on gradients in alpine plant communities. *Ecology*, 82, 3295-3308
- Cingolani A.M., Cabido M., Gurvich D.E., Renison D. & Díaz S. (2007) Filtering processes in the assembly of plant communities: Are species presence and abundance driven by the same traits? *Journal of Vegetation Science*, 18, 911-920
- Cingolani A.M., Noy-Meir I. & Diaz S. (2005) Grazing effects on rangeland diversity: A synthesis of contemporary models. *Ecological Applications*, 15, 757-773

- Clements F.E. (1916) *Plant succession: an analysis of the development of vegetation*. Carnegie Institute Publication, Washington, DC.
- Colwell R.K. (2000) *EstimateS*. Robert K. Colwell.
- Colwell R.K. & Coddington J.A. (1995) Estimating terrestrial biodiversity through extrapolation. In: *Biodiversity Measurement and Estimation*, pp. 101-119
- Connell J.H. (1979) Intermediate disturbance hypothesis. *Science*, 204, 1345-1345
- Connell J.H. & Slatyer R.O. (1977) Mechanisms of succession in natural communities and their role in community stability and organization. *The American Naturalist*, 3, 1119-1144
- 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. (2003) A handbook of protocols for standardised and easy measurement of plant functional traits worldwide. *Australian Journal of Botany*, 51, 335-380
- Cornwell W.K., Schilck D.W. & Ackerly D.D. (2006) A trait-based test for habitat filtering: convex Hull volume. *Ecology*, 87, 1465-1471
- Costanza R., d'Arge R., de Groot R., Farber S., Grasso M., Hannon B., Limburg K., Naeem S., O'Neill R.V., Paruelo J., Raskin R.G., Sutton P. & van den Belt M. (1997) The value of the world's ecosystem services and natural capital. *Nature*, 387, 253-260
- Couteron P., Pelissier R., Mapaga D., Molino J.F. & Teillier L. (2003) Drawing ecological insights from a management-oriented forest inventory in French Guiana. *Forest Ecology and Management*, 172, 89-108
- Craine J.M. (2005) Reconciling plant strategy theories of Grime and Tilman. *Journal of Ecology*, 93, 1041-1052
- Craine J.M., Froehle J., Tilman D.G., Wedin D.A. & Chapin F.S. (2001) The relationships among root and leaf traits of 76 grassland species and relative abundance along fertility and disturbance gradients. *Oikos*, 93, 274-285
- Craine J.M., Wedin D.A., Chapin F.S. & Reich P.B. (2003) The dependence of root system properties on root system biomass of 10 North American grassland species. *Plant and Soil*, 250, 39-47
- Cramer W., Bondeau A., Woodward F.I., Prentice I.C., Betts R.A., Brovkin V., Cox P.M., Fisher V., Foley J.A., Friend A.D., Kucharik C., Lomas M.R., Ramankutty N., Sitch S., Smith B., White A. & Young-Molling C. (2001) Global response of terrestrial ecosystem structure and function to CO₂ and climate change: results from six dynamic global vegetation models. *Global Change Biology*, 7, 357-373
- Crawley M.J. (1983) *Herbivory: the dynamics of animal-plant interactions*. University of California Press.
- Crawley M.J. (1986) Life history and environment. In: *Plant Ecology* (ed. Crawley MJ), pp. 253-290. Blackwell Scientific Publications, Oxford
- Crawley M.J., Johnston A.E., Silvertown J., Dodd M., de Mazencourt C., Heard M.S., Henman D.F. & Edwards G.R. (2005) Determinants of species richness in the Park Grass Experiment. *American Naturalist*, 165, 179-192

- Crist T.O. & Veech J.A. (2006) Additive partitioning of rarefaction curves and species-area relationships: unifying alpha-, beta- and gamma-diversity with sample size and habitat area. *Ecology Letters*, 9, 923-932
- Daget P. & Poissonet J. (1971) Une méthode d'analyse phytologique des prairies. *Annales agronomiques*, 22, 5-41
- Daget P. & Poissonet J. (1972) Un procédé d'estimation de la valeur pastorale des pâturages. *Fourrages*, 49, 31-39
- Dawson T.E. (1993) Hydraulic lift and water use by plants: implications for water balance, performance and plant-plant interactions. *Oecologia*, 95, 565-574
- De Bello F., Lepš J. & Sebastià M.T. (2005) Predictive value of plant traits to grazing along a climatic gradient in the Mediterranean. *Journal of Applied Ecology*, 42, 824-833
- De Bello F., Lepš J. & Sebastià M.T. (2007) Grazing effects on the species-area relationship: Variation along a climatic gradient in NE Spain. *Journal of Vegetation Science*, 18, 25-34
- de Bolòs O., Vigo J., Masalles R.M. & Ninot J.M. (1993) *Flora manual dels països catalans*. Second edn. Editorial Pòrtic s.a., Barcelona.
- Diamond J.M. (1975) Assembly of species communities. In: *Ecology and evolution of communities* (eds. Cody ML & Diamond JM), pp. 342-444. Harvard Univ. Press
- Diamond J.M. & Case T.J. (1986) *Community Ecology*. Harper and Row, New York.
- Díaz S. & Cabido M. (1997) Plant functional types and ecosystem function in relation to global change. *Journal of Vegetation Science*, 8, 463-474
- Díaz S., Cabido M. & Casanoves F. (1998) Plant functional traits and environmental filters at the regional scale. *Journal of Vegetation Science*, 9, 113-122
- Díaz S., Cabido M. & Casanoves F. (1999) Functional implications of trait-environment linkages in plant communities. In: *Ecological Assembly Rules* (eds. Weiher E & Keddy PA), pp. 338-362. Cambridge University Press
- Díaz S., Cabido M., Zak M., Carretero E.M. & Aranibar J. (1999) Plant functional traits, ecosystem structure and land-use history along a climatic gradient in central-western Argentina. *Journal of Vegetation Science*, 10, 651-660
- Díaz S., Fargione J., Chapin F.S. & Tilman D. (2006) Biodiversity loss threatens human well-being. *Plos Biology*, 4, 1300-1305
- Díaz S., Hodgson J.G., Thompson K., Cabido M., Cornelissen J.H.C., Jalili A., Montserrat-Martí G., Grime J.P., Zarrinkamar F., Asri Y., Band S.R., Basconcelo S., Castro-Díez P., Funes G., Hamzehee B., Khoshnevi M., Perez-Harguindeguy N., Perez-Rontome M.C., Shirvany F.A., Vendramini F., Yazdani S., Abbas-Azimi R., Bogaard A., Boustani S., Charles M., Dehghan M., de Torres-Espuny L., Falczuk V., Guerrero-Campo J., Hynd A., Jones G., Kowsary E., Kazemi-Saeed F., Maestro-Martínez M., Romo-Díez A., Shaw S., Siavash B., Villar-Salvador P. & Zak M.R. (2004) The plant traits that drive ecosystems: Evidence from three continents. *Journal of Vegetation Science*, 15, 295-304
- Díaz S., Lavorel S., McIntyre S., Falczuk V., Casanoves F., Milchunas D.G., Skarpe C., Rusch G., Sternberg M., Noy-Meir I., Landsberg J., Zhang W., Clark H. & Campbell B.D. (2007) Plant trait responses to grazing - a global synthesis. *Global Change Ecology*, 13, 313-341

- Diaz S., Noy-Meir I. & Cabido M. (2001) Can grazing response of herbaceous plants be predicted from simple vegetative traits? *Journal of Applied Ecology*, 38, 497-508
- Duru M., Balent G., Gibon A., Magda D., Theau J.-P., Cruz P. & Jouany C. (1998) Fonctionnement et dynamique des prairies permanentes. Exemple des Pyrénées centrales. *Fourrages*, 153, 97-113
- Duru M., Lemaire G. & Cruz P. (1997) The nitrogen requirement of major agricultural crops. Grasslands. *Diagnosis of the nitrogen status in crops. Heidelberg: Springer-Verlag*, 59-72
- Eckstein R.L. (2005) Differential effects of interspecific interactions and water availability on survival, growth and fecundity of three congeneric grassland herbs. *New Phytologist*, 166, 525-536
- Egler F.E. (1954) Vegetation science concepts I. Initial floristic composition, a factor in old-field vegetation development (with 2 figs.). *Vegetatio*, 4, 412-417
- Ehrlich P.R. & Ehrlich A.H. (1981) *Extinction: the causes and consequences of the disappearance of species*. Random House, New York.
- Elton C.S. (1927) *Animal Ecology*, London.
- Escarré J., Houssard C. & Debussche M. (1983) Evolution de la végétation et du sol après abandon cultural en région méditerranéenne: étude de succession dans les garrigues du Montpelliérais (France). *Acta Oecologica, Oecologia Plantarum*, 4, 221-239
- Evans J.R. (1989) Photosynthesis and nitrogen relationships in leaves of C₃ plants. *Oecologia*, 78, 9-19
- Facelli J.M. & Pickett S.T.A. (1990) Markovian chains and the role of history in succession. *Trends in Ecology & Evolution*, 5, 27-30
- Faith D.P. (1992) Conservation evaluation and phylogenetic diversity. *Biological Conservation*, 61, 1-10
- Faith D.P. (1994) Genetic diversity and taxonomic priorities for conservation. *Biological Conservation*, 68, 69-74
- Farquhar G.D. & Richards R.A. (1984) Isotopic composition of plant carbon correlates with water-use efficiency of wheat genotypes. *Australian Journal of Plant Physiology*, 11, 539-552
- Farquhar G.D. & Sharkey T.D. (1982) Stomatal conductance and photosynthesis. *Annual Review of Plant Physiology*, 33, 317-345
- Fisher R.A., Corbet A.S. & Williams C.B. (1943) The relation between the number of species and the number of individuals in a random sample of an animal population. *Journal of Animal Ecology*, 12, 42-58
- Flahault C. (1901) Introduction sur la flore et la végétation de la France. In: *Flore descriptive et illustrée de la France* (ed. Coste H), pp. 1-52. Blanchard, Paris
- Foley J.A., DeFries R., Asner G.P., Barford C., Bonan G., Carpenter S.R., Chapin F.S., Coe M.T., Daily G.C., Gibbs H.K., Helkowski J.H., Holloway T., Howard E.A., Kucharik C.J., Monfreda C., Patz J.A., Prentice I.C., Ramankutty N. & Snyder P.K. (2005) Global consequences of land use. *Science*, 309, 570-574
- Foster B.L. & Tilman D. (2000) Dynamic and static views of succession: Testing the descriptive power of the chronosequence approach. *Plant Ecology*, 146, 1-10

- Franco A.C. & Nobel P.S. (1988) Interactions between seedlings of *Agave deserti* and the nurse plant *Hilaria rigida*. *Ecology*, 69, 1731-1740
- Frelich L.E. & Reich P.B. (1995) Spatial patterns and succession in a Minnesota Southern-Boreal forest. *Ecological Monographs*, 65, 325-346
- Garnier E., Cortez J., Billes G., Navas M.-L., Roumet C., Debussche M., Laurent G., Blanchard A., Aubry D., Bellmann A., Neill C. & Toussaint J.-P. (2004) Plant functional markers capture ecosystem properties during secondary succession. *Ecology*, 85, 2630-2637
- Garnier E., Laurent G., Bellmann A., Debain S., Berthelie P., Ducout B., Roumet C. & Navas M.-L. (2001a) Consistency of species ranking based on functional leaf traits. *New Phytologist*, 152, 69-83
- Garnier E., Lavorel S., Ansquer P., Castro H., Cruz P., Dolezal J., Eriksson O., Fortunel C., Freitas H., Golodets C., Grigulis K., Jouany C., Kazakou E., Kigel J., Kleyer M., Lehsten V., Lepš J., Meier T., Pakeman R., Papadimitriou M., Papanastasis V.P., Quested H., Quétier F., Robson M., Roumet C., Rusch G., Skarpe M., Sternberg M., Theau J.-P., Thébault A., Vile D. & Zarovali M. (2007) Assessing the effects of land use change on plant traits, communities and ecosystem functioning in grasslands: a standardized methodology and lessons from an application to 11 European sites. *Annals of Botany*, 99, 967-985
- Garnier E., Shipley B., Roumet C. & Laurent G. (2001b) A standardized protocol for the determination of specific leaf area and leaf dry matter content. *Functional Ecology*, 15, 688-695
- Gaudet C.L. & Keddy P.A. (1988) A comparative approach to predicting competitive ability from plant traits. *Nature*, 334, 242-243
- Gaudet C.L. & Keddy P.A. (1989) Plant competition - Reply. *Nature*, 337, 123-123
- Gause G.F. (1937) Experimental Populations of Microscopic Organisms. *Ecology*, 18, 173-179
- Gitay H. & Noble I.R. (1997) What are functional types and how should we seek them? In: *Plant Functional Types. Their Relevance to Ecosystem Properties and Global Change* (eds. Smith TM, Shugart HH & Woodward FI), pp. 3-19. Cambridge University Press, Cambridge
- Gleason H.A. (1926) The individualistic concept of the plant association. *Bulletin of the Torrey Botanical Club*, 53, 1-20
- Gleason H.A. (1927) Further views on the succession concept. *Ecology*, 8, 299-326
- Goldberg D.E. (1987) Neighborhood competition in an old-field plant community. *Ecology*, 68, 1211-1223
- Goldberg D.E. (1990) Components of resource competition in plant communities. In: *Perspective on plant competition* (eds. Grace J & Tilman D), pp. 27-49. Academic press, San Diego
- Goldberg D.E. & Barton A.M. (1992) Patterns and consequences of interspecific competition in natural communities: a review of field experiments with plants. *American Naturalist*, 139

- Goldberg D.E., Rajaniemi T., Gurevitch J. & Stewart-Oaten A. (1999) Empirical approaches to quantifying interaction intensity: Competition and facilitation along productivity gradients. *Ecology*, 80, 1118-1131
- Goldberg D.E., Turkington R., Olsvig-Whittaker L. & Dyer A.R. (2001) Density dependence in an annual plant community: Variation among life history stages. *Ecological Monographs*, 71, 423-446
- Goldberg D.E. & Werner P.A. (1983) Equivalence of competitors in plant communities: A null hypothesis and a field experimental approach. *American Journal of Botany*, 70, 1098-1104
- Gomez-Aparicio L., Gomez J.M., Zamora R. & Boettinger J.L. (2005) Canopy vs. soil effects of shrubs facilitating tree seedlings in Mediterranean montane ecosystems. *Journal of Vegetation Science*, 16, 191-198
- Gomez-Aparicio L., Zamora R., Gomez J.M., Hodar J.A., Castro J. & Baraza E. (2004) Applying plant facilitation to forest restoration: a meta-analysis of the use of shrubs as nurse plants. *Ecological Applications*, 14, 1128-1138
- Gotelli N.J. & Colwell R.K. (2001) Quantifying biodiversity: procedures and pitfalls in the measurement and comparison of species richness. *Ecology Letters*, 4, 379-391
- Gower J.C. (1971) A general coefficient of similarity and some of its properties. *Biometrics*, 27, 857-871
- Grace J.B. (1991) A clarification of the debate between Grime and Tilman. *Functional Ecology*, 5, 583-587
- Grace J.B. (1999) The factors controlling species density in herbaceous plant communities: an assessment. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics*, 2, 1-28
- Greenlee J.T. & Callaway R.M. (1996) Abiotic stress and the relative importance of interference and facilitation in montane bunchgrass communities in western Montana. *American Naturalist*, 148, 386-396
- Grime J.P. (1973a) Competitive exclusion in herbaceous vegetation. *Nature*, 242, 344-347
- Grime J.P. (1973b) Control of species density in herbaceous vegetation. *Journal of Environmental Management*, 1, 151-167
- Grime J.P. (1977) Evidence for the existence of three primary strategies in plants and its relevance to ecological and evolutionary theory. *American Naturalist*, 111, 1169-1194
- Grime J.P. (1979) *Plant Strategies and Vegetation Processes*. John Wiley and Sons, Chichester, UK.
- Grime J.P. (1998) Benefits of plant diversity to ecosystems: immediate, filter and founder effects. *Journal of Ecology*, 86, 902-910
- Grime J.P. (2001) Herbaceous vegetation, Species richness. In: *Encyclopedia of Biodiversity* (ed. Levin SA), pp. 329-337. Academic Press, San Diego
- Grime J.P. (2001) *Plant Strategies, Vegetation Processes, and Ecosystem Properties*. 2nd Edition edn. John Wiley & Sons, Chichester.
- Grime J.P. (2002) Declining plant diversity: empty niches or functional shifts? *Journal of vegetation science*, 13, 457-460

- Grime J.P. (2006) Trait convergence and trait divergence in herbaceous plant communities: Mechanisms and consequences. *Journal of Vegetation Science*, 17, 255-260
- Grime J.P. (2007) Plant strategy theories: a comment on Craine (2005). *Journal of Ecology*, 95, 227-230
- Grime J.P. (2007) Plant strategy theories: a comment on Craine (2005). *Journal of Ecology*, 95
- Grime J.P., Thompson K., Hunt R., Hodgson J.G., Cornelissen J.H.C., Rorison I.H., Hendry G.A.F., Ashenden T.W., Askew A.P., Band S.R., Booth R.E., Bossard C.C., Campbell B.D., Cooper J.E.L., Davison A.W., Gupta P.L., Hall W., Hand D.W., Hannah M.A., Hillier S.H., Hodgkinson D.J., Jalili A., Liu Z., Mackey J.M.L., Matthews N., Mowforth M.A., Neal A.M., Reader R.J., Reiling K., Ross-Fraser W., Spencer R.E., Sutton F., Tasker D.E., Thorpe P.C. & Whitehouse J. (1997) Integrated screening validates primary axes of specialisation in plants. *Oikos*, 79, 259-281
- Grimm V. & Wissel C. (1997) Babel, or the ecological stability discussions: an inventory and analysis of terminology and a guide for avoiding confusion. *Oecologia*, 109, 323-334
- Grinnell J. (1917) The niche-relationships of the California Thrasher. *Auk*, 34, 427-433
- Gritti E.S., Gachet S., Sykes M.T. & Guiot J. (2004) An extended probabilistic approach of plant vital attributes: an application to European pollen records at 0 and 6 ka. *Global Ecology & Biogeography*, 13, 519-533
- Gurevitch J., Morrow L.L., Wallace A. & Walsh J.S. (1992) A meta-analysis of competition in field experiments. *American Naturalist*, 140, 539-572
- Hacker S.D. & Gaines S.D. (1997) Some implications of direct positive interactions for community species diversity. *Ecology*, 78, 1990-2003
- Harpole W. & Tilman D. (2006) Non-neutral patterns of species abundance in grassland communities. *Ecology Letters*, 9, 15-23
- Hector A., Schmid B., Beierkuhnlein C., Caldeira M., Diemer M., Dimitrakopoulos P., Finn J., Freitas H., Giller P., Good J., Harris R., Hogberg P., Huss-Danell K., Joshi J., Jumpponen A., Körner C., Leadley P., Loreau M., Minns A., Mulder C., O'Donovan G., Otway S., Pereira J., Prinz A., Read D., Scherer-Lorenzen M., Schulze E., Siamantziouras A., Spehn E., Terry A., Troumbis A., Woodward F., Yachi S. & Lawton J. (1999) Plant diversity and productivity experiments in European grasslands. *Science*, 286, 1123-1127
- Hedges L.V., Gurevitch J. & Curtis P.S. (1999) The meta-analysis of response ratios in experimental ecology. *Ecology*, 80, 1150-1156
- Hill M.O. (1973) Diversity and evenness: a unifying notation and its consequences. *Ecology*, 54, 427-432
- Hill M.O. (1974) Correspondence analysis - Neglected multivariate method. *Journal of the Royal Statistical Society series C - Applied Statistics*, 23, 340-354
- Hobbs R.J. & Huenneke L.F. (1992) Disturbance, diversity and invasions: implications for conservation. *Conservation Biology*, 6, 324-337
- Hodgson J.G. (1986) Commonness and rarity in plants with special reference to the Sheffield flora. I: The identity, distribution and habitat characteristics of the common and rare species. *Biological conservation*, 36, 199-252

- Hodgson J.G., Wilson P.J., Hunt R., Grime J.P. & Thompson K. (1999) Allocating C-S-R plant functional types: a soft approach to a hard problem. *Oikos*, 85, 282-294
- Holmgren M., Scheffer M. & Huston M.A. (1997) The interplay of facilitation and competition in plant communities. *Ecology*, 78, 1966-1975
- Holt R.D. (2006) Emergent neutrality. *Trends in Ecology & Evolution*, 21, 531-533
- Hooper D.U., Chapin F.S., Ewel J.J., Hector A., Inchausti P., Lavorel S., Lawton J.H., Lodge D.M., Loreau M., Naeem S., Schmid B., Setälä H., Symstad A.J., Vandermeer J. & Wardle D.A. (2005) Effects of biodiversity on ecosystem functioning: A consensus of current knowledge. *Ecological Monographs*, 75, 3-35
- Hooper D.U. & Dukes J.S. (2004) Overyielding among plant functional groups in a long-term experiment. *Ecology Letters*, 7, 95-105
- Hooper D.U. & Vitousek P.M. (1998) Effects of plant competition and diversity on nutrient cycling. *Ecological Monographs*, 68, 121-149
- Howard T.G. & Goldberg D.E. (2001) Competitive response hierarchies for germination, growth, and survival and their influence on abundance. *Ecology*, 82, 979-990
- Hubbell S.P. (2001) *The unified neutral theory of biodiversity and biogeography*. Princeton University Press, Princeton.
- Hubert D. (1978) Evaluation du rôle de la végétation des parcours dans le bilan écologique et agro-économique des Causses. In: Université des sciences et techniques du Languedoc, Montpellier
- Hurlbert S.H. (1971) The nonconcept of species diversity: a critique and alternative parameters. *Ecological Monographs*, 54, 187-211
- Huston M.A. (1979) A general hypothesis of species diversity. *American Naturalist*, 113, 81-101
- Huston M.A. (1994) *Biological Diversity. The Coexistence of Species on Changing Landscapes*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Huston M.A. (1999) Local processes and regional patterns: appropriate scales for understanding variation in the diversity of plants and animals. *Oikos*, 86, 393-401
- Huston M.A. & Smith T. (1987) Plant succession - life history and competition. *American Naturalist*, 130, 168-198
- Hutchinson G.E. (1957) Concluding remarks. In: *Cold Spring Harbor Symposia on Quantitative Biology*, pp. 415-427
- Inouye R.S. & Tilman D. (1988) Convergence and divergence of old-field plant communities along experimental nitrogen gradients. *Ecology*, 69, 995-1004
- Isselstein J. (2005) Enhancing grassland biodiversity and its consequences for grassland management and utilisation. In: *Grassland: a global resource. Plenary and invited papers from the XX International Grassland Congress, Dublin, Ireland*, pp. 305-320. Wageningen Academic Publishers Wageningen, Netherlands
- Jost L. (2006) Entropy and diversity. *Oikos*, 113, 363-375
- Kazakou E., Garnier E., Navas M.-L., Roumet C., Collin C. & Laurent G. (2007) Components of nutrient residence time and the leaf economics spectrum in species from

- Mediterranean old-fields differing in successional status. *Functional Ecology*, 21, 235-245
- Keddy P. (2005) Putting the plants back into plant ecology: Six pragmatic models for understanding and conserving plant diversity. *Annals of Botany*, 96, 177-189
- Keddy P., Fraser L. & Wisheu I. (1998) A comparative approach to examine competitive response of 48 wetland plant species. *Journal of Vegetation Science*, 9, 777-786
- Keddy P. & Shipley B. (1989) Competitive hierarchies in herbaceous plant-communities. *Oikos*, 54, 234-241
- Keddy P. & Weiher E. (1999) The scope and goals of research on assembly rules. In: *Ecological assembly rules - Perspectives, advances, retreats* (eds. Weiher E & Keddy P). Cambridge University Press, Cambridge
- Keddy P.A. (1987) Beyond reductionism and scholasticism in plant community ecology. *Vegetatio*, 69, 209-211
- Keddy P.A. (1992a) Assembly and response rules - 2 goals for predictive community ecology. *Journal of Vegetation Science*, 3, 157-164
- Keddy P.A. (1992b) A pragmatic approach to functional ecology. *Functional Ecology*, 6, 621-626
- Kimura M. (1968) Genetic variability maintained in a finite population due to mutational production of neutral and nearly neutral isoalleles. *Genetics Research*, 11, 247-69
- Knops J.M.H. & Tilman D. (2000) Dynamics of soil nitrogen and carbon accumulation for 61 years after agricultural abandonment. *Ecology*, 81, 88-98
- Kroonenberg P.M. & Lombardo R. (1999) Nonsymmetric correspondence analysis: a tool for analysing contingency tables with a dependence structure. *Multivariate Behavioral Research*, 34, 367-396
- Laakso J., Kaitala V. & Ranta E. (2001) How does environmental variation translate into biological processes? *Oikos*, 92, 119-122
- Lavorel S. & Cramer C. (1999) Plant functional types and disturbance dynamics. *Journal of Vegetation Science*, 10, 603-723
- Lavorel S., Díaz S., Cornelissen J.H.C., Garnier E., Harrison S.P., McIntyre S., Pausas J., Pérez-Harguindeguy N., Roumet C. & Urcelay C. (2007) Plant functional types: Are we getting any closer to the Holy Grail? In: *Terrestrial Ecosystems in a Changing World* (eds. Canadell J, Pataki D & Pitelka L), pp. 149-164. Springer-Verlag, Berlin
- Lavorel S. & Garnier E. (2002) Predicting changes in community composition and ecosystem functioning from plant traits: revisiting the Holy Grail. *Functional Ecology*, 16, 545-556
- Lavorel S., Grigulis K., McIntyre S., Williams N.S.G., Garden D., Dorrough J., Berman S., Quétier F., Thébaud A. & Bonis A. (2008) Assessing functional diversity in the field - methodology matters! *Functional Ecology*, 22, 134-147
- Lavorel S., McIntyre S., Landsberg J. & Forbes T.D.A. (1997) Plant functional classifications: from general groups to specific groups based on response to disturbance. *Trends in Ecology & Evolution*, 12, 474-478
- Lavorel S., Rochette C. & Lebreton J.-D. (1999) Functional groups for response to disturbance in Mediterranean old fields. *Oikos*, 84, 480-498

- Lawton J.H. & Brown V.K. (1993) Redundancy in Ecosystems. In: *Biodiversity and ecosystem function* (eds. Schulze ED & Mooney HA), pp. 255-270. Springer-Verlag Berlin, Germany
- Legendre P. & Legendre L. (1998) *Numerical ecology*.
- Lemaire G. & Gastal F. (1997) N uptake and distribution in plant canopies. *Diagnosis of the nitrogen status in crops*. Berlin: Springer-Verlag, 3-43
- Lenormand T. (2002) Gene flow and the limits to natural selection. *Trends in Ecology and Evolution*, 17, 183-189
- Lepart J. & Escarré J. (1983) La succession végétale, mécanismes et modèles: analyse bibliographique. *Bulletin d'Ecologie*, 14, 133-178
- Lepart J., Marty P. & Rousset O. (2000) Les conceptions normatives du paysage. Le cas des Grands Causses. *Nature Sciences Sociétés*, 8, 16-25
- Lepš J. (2005) Diversity and ecosystem function. In: *Vegetation Ecology* (ed. van der Maarel E), pp. 199-237. Blackwell Publishing, Malden
- Liancourt P., Callaway R.M. & Michalet R. (2005) Stress tolerance and competitive-response ability determine the outcome of biotic interactions. *Ecology*, 86, 1611-1618
- Looijen R.C. & Van Andel J. (1999) Ecological communities: Conceptual problems and definitions. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics*, 2, 210-222
- Looijen R.C. & van Andel J. (2002) A reply to Thomas Parker's critique of the CI community concept. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics*, 5, 131-137
- Lorblanchet M. (1965) Contribution à l'étude du peuplement des Grands-Causses. *Bulletin de la Société Préhistorique Française*, 3, 667-712
- Loreau M. & Hector A. (2001) Partitioning selection and complementarity in biodiversity experiments. *Nature*, 412, 72-76
- Loreau M., Naeem S., Inchausti P., Bengtsson J., Grime J.P., Hector A., Hooper D.U., Huston M.A., Raffaelli D., Schmid B., Tilman D. & Wardle D.A. (2001) Biodiversity and ecosystem functioning: Current knowledge and future challenges. *Science*, 294, 804-808
- Lortie C.J., Brooker R.W., Choler P., Kikvidze Z., Michalet R., Pugnaire F.I. & Callaway R.M. (2004) Rethinking plant community theory. *Oikos*, 107, 433-438
- Ludwig F., Dawson T.E., de Kroon H., Berendse F. & Prins H.H.T. (2003) Hydraulic lift in *Acacia tortilis* trees on an East African savanna. *Oecologia*, 134, 293-300
- MacArthur R.H. (1960) On the relative abundance of species. *The American Naturalist*, 94, 25
- MacArthur R.H. & Levins R. (1967) Limiting similarity convergence and divergence of coexisting species. *American Naturalist*, 101, 377-387
- MacDonald D., Crabtree J.R., Wiesinger G., Dax T., Stamou N., Fleury P., Lazpita J.G. & Gibon A. (2000) Agricultural abandonment in mountain areas of Europe: Environmental consequences and policy response. *Journal of Environmental Management*, 59, 47-69
- Maestre F.T., Bautista S. & Cortina J. (2003) Positive, negative, and net effects in grass-shrub interactions in mediterranean semiarid grasslands. *Ecology*, 84, 3186-3197

- Magurran A.E. (1988) *Ecological diversity and its measurement*. Princeton University Press, Princeton.
- Magurran A.E. & Henderson P.A. (2003) Explaining the excess of rare species in natural species abundance distributions. *Nature*, 422
- Marres P. (1935) *Les Grands Causses: étude de géographie physique et humaine*. Arrault et cie.
- Marriott C.A., Fothergill M., Jeangros B., Scotton M. & Louault F. (2004) Long-term impacts of extensification of grassland management on biodiversity and productivity in upland areas. A review. *Agronomie*, 24, 447-462
- Marty P., Lepart J., Pélaquier E., Vernet J.-L., Bazile F., Bohbot H., Debain S., Jaudon B., Jamet M., Martin A., Ogereau P. & Vernet M.-F. (2003a) Espaces boisés et espaces ouverts: les temporalités d'une fluctuation. Le cas du Causse Méjan (Massif Central, France). In: *Des milieux et des hommes: fragments d'histoires croisées* (eds. Muxart T, Vivien FD, Villalba B & Burnouf J), pp. 103-114. Elsevier, Paris
- Marty P., Pélaquier E., Jaudon B. & Lepart J. (2003b) Spontaneous reforestation in a peri-Mediterranean landscape: history of agricultural systems and dynamics of woody species. In: *Environmental dynamics and history in Mediterranean regions* (ed. Fouache E), pp. 179-186. Elsevier, Paris
- Mason N.W.H., MacGillivray K., Steel J.B. & Wilson J.B. (2003) An index of functional diversity. *Journal of Vegetation Science*, 14, 571-578
- Mason N.W.H., Mouillot D., Lee W.G. & Wilson J.B. (2005) Functional richness, functional evenness and functional divergence: The primary components of functional diversity. *Oikos*, 111, 112-118
- May R.M. (1975) Patterns of species abundance and diversity. In: *Ecology and evolution of communities*, pp. 81-120. Harvard University Press, Cambridge, Mass.
- McAuliffe J.R. (1984) Competition for space, disturbance, and the structure of a benthic stream community. *Ecology*, 65, 894-908
- McGill B.J., Enquist B.J., Weiher E. & Westoby M. (2006) Rebuilding community ecology from functional traits. *Trends in Ecology & Evolution*, 21, 178-185
- McGill B.J., Etienne R.S., Gray J.S., Alonso D., Anderson M.J., Benecha H.K., Dornelas M., Enquist B.J., Green J.L. & He F. (2007) Species abundance distributions: moving beyond single prediction theories to integration within an ecological framework. *Ecology Letters*, 10, 995-1015
- McIntyre S., Heard K.M. & Martin T.G. (2003) The relative importance of cattle grazing in subtropical grasslands: does it reduce or enhance plant biodiversity? *Journal of Applied Ecology*, 40, 445-457
- McIntyre S. & Lavorel S. (2001) Livestock grazing in subtropical pastures: steps in the analysis of attribute response and plant functional types. *Journal of Ecology*, 89, 209-226
- McNaughton S.J. (1979) Grazing as an optimization process: Grass-ungulate relationships in the Serengeti. *American Naturalist*, 113, 691-703
- McNaughton S.J. (1992) Laboratory-simulated grazing: interactive effects of defoliation and canopy closure on Serengeti grasses. *Ecology*, 73, 170-182

- Michalet R., Brooker R.W., Cavieres L.A., Kikvidze Z., Lortie C.J., Pugnaire F.I., Valiente-Banuet A. & Callaway R.M. (2006) Do biotic interactions shape both sides of the humped-back model of species richness in plant communities? *Ecology Letters*, 9, 767-773
- Milchunas D.G., Sala O.E. & Lauenroth W.K. (1988) A generalized model of the effects of grazing by large herbivores on grassland community structure. *American Naturalist*, 132, 87-106
- Mokany K. & Ash J. (2008) Are traits measured on pot grown plants representative of those in natural communities? *Journal of Vegetation Science*, 19, 119-126
- Moran P.A.P. (1958) The rate of approach to homozygosity. *Annals of Human Genetics*, 23, 1-5
- Moreau J.C. (1981) Evolution de l'utilisation agricole du territoire de deux communes du Larzac: Sainte Eulalie de Cernon-Saint Michel. In: Ecole Supérieure d'Agriculture, Purpan
- Morris W.F. & Wood D.M. (1989) The role of lupine in succession on Mount St. Helens: facilitation or inhibition? *Ecology*, 70, 697-703
- Mouillot D., Mason W.H.N., Dumay O. & Wilson J.B. (2005) Functional regularity: a neglected aspect of functional diversity. *Oecologia*, 142, 353-359
- Naeem S. & Li S. (1997) Biodiversity enhances ecosystem reliability. *Nature*, 390, 507-509
- Naeem S., Thompson L.J., Lawler S.P., Lawton J.H. & Woodfin R.M. (1994) Declining biodiversity can alter the performance of ecosystems. *Nature*, 368, 734-737
- Noy-Meir I., Gutman M. & Kaplan Y. (1989) Responses of Mediterranean grassland plants to grazing and protection. *Journal of Ecology*, 77, 290-310
- Oosterheld M. & McNaughton S.J. (1991) Effect of stress and time for recovery on the amount of compensatory growth after grazing. *Oecologia*, 85, 305-313
- Oksanen J. (1996) Is the humped relationship between species richness and biomass an artefact due to plot size? *Journal of Ecology*, 84, 293-295
- Oksanen J., Kindt R. & O'Hara R.B. (2005) vegan: Community Ecology Package. In:
- Oksanen L., Sannu M. & Magi M. (2006) On the indices of plant-plant competition and their pitfalls. *Oikos*, 112, 149-155
- Olf H. & Ritchie M.E. (1998) Effects of herbivores on grassland plant diversity. *Trends in Ecology & Evolution*, 13, 261-265
- Ostro L.E.T., Young T.P., Silver S.C. & Koontz F.W. (1999) A geographic information system method for estimating home range size. *The Journal of wildlife management*, 63, 748-755
- Pakeman R.J. (2004) Consistency of plant species and trait responses to grazing along a productivity gradient: A multi-site analysis. *Journal of Ecology*, 92, 893-905
- Palmer M.W. (1994) Variation in species richness: Towards a unification of hypotheses. *Folia Geobotanica et Phytotaxonomica*, 29, 511-530
- Parmesan C., Gaines S.D., Gonzalez L., Kaufman D.M., Kingsolver J., Peterson A.T. & Sagarin R. (2005) Empirical perspectives on species borders: from traditional biogeography to global change. *Oikos*, 108, 58-75

- Parmesan C. & Yohe G. (2003) A globally coherent fingerprint of climate change impacts across natural systems. *Nature*, 421, 37-42
- Pavoine S., Ollier S. & Dufour A.B. (2005) Is the originality of a species measurable? *Ecology Letters*, 8, 579-586
- Petchey O.L. & Gaston K.J. (2002) Functional diversity (FD), species richness and community composition. *Ecology Letters*, 5, 402-411
- Petchey O.L. & Gaston K.J. (2006) Functional diversity: back to basics and looking forward. *Ecology Letters*, 9, 741-758
- Pickett S.T.A. & White P.S. (1985) *The Ecology of natural disturbance and patch dynamics*. Academic Press, Orlando.
- Pielou E.C. (1969) *An introduction to mathematical ecology*. Wiley, New York.
- Pimm S.L. (1984) The complexity and stability of ecosystems. *Nature*, 307, 321-326
- Pimm S.L., Russell G.J., Gittleman J.L. & Brooks T.M. (1995) The Future of Biodiversity. *Science*, 269, 347-350
- Podani J., Csontos P. & Tamás J. (2000) Additive trees in the analysis of community data. *Community Ecology*, 1, 33-41
- Poorter H. & de Jong R. (1999) A comparison of specific leaf area, chemical composition and leaf construction costs of field plants from 15 habitats differing in productivity. *New Phytologist*, 143, 163-176
- Poorter H. & Garnier E. (1999) Ecological significance of inherent variation in relative growth rate and its components. In: *Handbook of Functional Plant Ecology* (eds. Pugnaire FI & Valladares F), pp. 81-120. Marcel Dekker, Inc., New-York
- Poorter H. & Garnier E. (2007) Ecological significance of inherent variation in relative growth rate and its components. In: *Functional Plant Ecology (2nd Edition)* (eds. Pugnaire FI & Valladares F), pp. 67-100. CRC Press, Boca Raton
- Poschlod P., Kiefer S., Tränkle U., Fischer S. & Bonn S. (1998) Plant species richness in calcareous grasslands as affected by dispersability in space and time. *Applied Vegetation Science*, 1, 75-90
- Preston F.W. (1948) The commonness and rarity of species. *Ecology*, 29, 254-283
- Proulx M. & Mazumder A. (1998) Reversal of grazing impact on plant species richness in nutrient-poor vs. nutrient-rich ecosystems. *Ecology*, 79, 2581-2592
- Pueyo S., He F. & Zillio T. (2007) The maximum entropy formalism and the idiosyncratic theory of biodiversity. *Ecology Letters*, 10, 1017-1028
- Pugnaire F.I. & Luque M.T. (2001) Changes in plant interactions along a gradient of environmental stress. *Oikos*, 93, 42-49
- Pulliam H.R. (2000) On the relationship between niche and distribution. *Ecology Letters*, 3, 349-361
- Purvis A. & Hector A. (2000) Getting the measure of biodiversity. *Nature*, 405, 212-219
- Pykälä J. (2004) Cattle grazing increases plant species richness of most species trait groups in mesic semi-natural grasslands. *Plant Ecology*, 175, 217-226

- Pykälä J., Luoto M., Heikkinen R.K. & Kontula T. (2005) Plant species richness and persistence of rare plants in abandoned semi-natural grasslands in northern Europe. *Basic and Applied Ecology*, 6, 25-33
- R Development Core Team (2007) R: A language and environment for statistical computing. URL <http://www.R-project.org>
- Rao C.R. (1982) Diversity: Its measurement, decomposition, apportionment and analysis. *Sankhya: The Indian Journal of Statistics*, 44, 1-22
- Raunkiaer C. (1934) *The life forms of plants and statistical plant geography*. English Edition edn. Oxford University Press, Oxford.
- Rees M., Grubb P.J. & Kelly D. (1996) Quantifying the impact of competition and spatial heterogeneity on the structure and dynamics of a four-species guild of winter annuals. *American Naturalist*, 147, 1-32
- Rees M. & Long M.J. (1992) Germination biology and the ecology of annual plants. *American Naturalist*, 139, 484-508
- Rees M. & Westoby M. (1997) Game-theoretical evolution of seed mass in multi-species ecological models. *Oikos*, 78, 116-126
- Reich P.B., Ellsworth D.S., Walters M.B., Vose J.M., Gresham C., Volin J.C. & Bowman W.D. (1999) Generality of leaf trait relationships: a test across six biomes. *Ecology*, 80, 1955-1969
- Reich P.B., Knops J., Tilman D., Craine J., Ellsworth D., Tjoelker M., Lee T., Wedin D., Naeem S., Bahaeddin D., Hendrey G., Jose S., Wrage K., Goth J. & Bengtson W. (2001) Plant diversity enhances ecosystem responses to elevated CO₂ and nitrogen deposition. *Nature*, 410, 809-812
- Reich P.B., Walters M.B. & Ellsworth D.S. (1997) From tropics to tundra: Global convergence in plant functioning. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 94, 13730-13734
- Rényi A. (1961) On measures of entropy and information. In: *Proceedings of the 4th Berkeley Symposium on Mathematical Statistics and Probability* (ed. Neymann J), pp. 547-561. University of California Press
- Richardson D.M., Pysek P., Rejmanek M., Barbour M.G., Panetta F.D. & West C.J. (2000) Naturalization and invasion of alien plants: concepts and definitions. *Diversity & Distributions*, 6, 93-107
- Roscher C., Schumacher J., Baade J., Wilcke W., Gleixner G., Weisser W.W., Schmid B. & Schulze E.D. (2004) The role of biodiversity for element cycling and trophic interactions: an experimental approach in a grassland community. *Basic and Applied Ecology*, 5, 107-121
- Rosenfeld J.S. (2002) Functional redundancy in ecology and conservation. *Oikos*, 98, 156-162
- Rosenzweig M.L. (1995) *Species diversity in space and time*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Ryser P. & Urbas P. (2000) Ecological significance of leaf life span among Central European grass species. *Oikos*, 91, 41-50
- Sala O.E., Chapin F.S., Armesto J.J., Berlow E., Bloomfield J., Dirzo R., Huber-Sanwald E., Huenneke L.F., Jackson R.B., Kinzig A., Leemans R., Lodge D.M., Mooney H.A.,

- Oosterheld M., Poff N.L., Sykes M.T., Walker B.H., Walker M. & Wall D.H. (2000) Biodiversity - Global biodiversity scenarios for the year 2100. *Science*, 287, 1770-1774
- Salette J., Lemaire G., Robichet J. & Huguet L. (1984) Teneur en azote soluble du ray-grass d'Italie semé en automne: évolution au cours de la croissance de printemps. *Fourrages*, 97, 3-16
- Schamp B.S., Chau J. & Aarssen L.W. (2008) Dispersion of traits related to competitive ability in an old-field plant community. *Journal of Ecology*, 96, 204-212
- Schiffers K. & Tielbörger K. (2006) Ontogenetic shifts in interactions among annual plants. *Journal of Ecology*, 94, 336-341
- Schwinning S. & Weiner J. (1998) Mechanisms determining the degree of size asymmetry in competition among plants. *Oecologia*, 113, 447-455
- Shimatani K. (2001) On the measurement of species diversity incorporating species differences. *Oikos*, 93, 135
- Shipley B., Vile D. & Garnier E. (2006) From plant traits to plant communities: A statistical mechanistic approach to biodiversity. *Science*, 314, 812-814
- Silvertown J. (1980) The dynamics of a grassland ecosystem - Botanical equilibrium in the Park Grass experiment. *Journal of Applied Ecology*, 17, 491-504
- Silvertown J. & Law R. (1987) Do plants need niches? Some recent developments in plant community ecology. *Trends in Ecology and Evolution*, 2, 24-26
- Silvertown J., Poulton P., Johnston E., Edwards G., Heard M. & Biss P.M. (2006) The Park Grass Experiment 1856-2006: its contribution to ecology. *Journal of Ecology*, 94, 801-814
- Silvertown J., Servaes C., Biss P. & Macleod D. (2005) Reinforcement of reproductive isolation between adjacent populations in the Park Grass Experiment. *Heredity*, 95, 198-205
- Simpson E.H. (1949) Measurement of Diversity. *Nature*, 163, 688
- Smith B. & Wilson J.B. (1996) A consumer's guide to evenness indices. *Oikos*, 76, 70
- Smith T.M., Shugart H.H. & Woodward F.I. (1997) *Plant Functional Types: Their Relevance to Ecosystem Properties and Global Change*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Snaydon R.W. (1970) Rapid population differentiation in a mosaic environment. I. The response of *Anthoxanthum odoratum* to soils. *Evolution*, 24, 257-269
- Snaydon R.W. & Davies M.S. (1972) Rapid population differentiation in a mosaic environment. II. Morphological variation in *Anthoxanthum odoratum* L. *Evolution*, 26, 390-405
- Sprugel D.G. (1983) Correcting for bias in log-transformed allometric equations. *Ecology*, 64, 209-210
- Sterelny K. (2006) Local ecological communities. *Philosophy of Science*, 73, 215-231
- Stubbs W.J. & Wilson J.B. (2004) Evidence for limiting similarity in a sand dune community. *Journal of Ecology*, 92, 557-567

- Suding K.N. & Goldberg D.E. (1999) Variation in the effects of vegetation and litter on recruitment across productivity gradients. *Journal of Ecology*, 87, 436-449
- Suding K.N., Goldberg D.E. & Hartman K.M. (2003) Relationships among species traits: Separating levels of response and identifying linkages to abundance. *Ecology*, 84, 1-16
- Sugihara G., Bersier L.F., Southwood T.R.E., Pimm S.L. & May R.M. (2003) Predicted correspondence between species abundances and dendrograms of niche similarities. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 100, 5246-5251
- Tewksbury J.J. & Lloyd J.D. (2001) Positive interactions under nurse-plants: spatial scale, stress gradients and benefactor size. *Oecologia*, 127, 425-434
- Thomas C.D., Cameron A., Green R.E., Bakkenes M., Beaumont L.J., Collingham Y.C., Erasmus B.F.N., Siqueira M.F.D., Grainger A. & Hannah L. (2004) Extinction risk from climate change. *Nature*, 427, 145-148
- Thompson K. (1987) The resource ratio hypothesis and the meaning of competition. *Functional Ecology*, 1, 297-303
- Thompson K. (1988) Competition reconsidered - A reply to Tilman. *Functional Ecology*, 2, 114-116
- Thuiller W. (2004) Patterns and uncertainties of species' range shifts under climate change. *Global Change Biology*, 10, 2020-2027
- Tilman D. (1982) *Resource competition and community structure*. Princeton University Press.
- Tilman D. (1987) The importance of the mechanisms of interspecific competition. *American Naturalist*, 129, 769-774
- Tilman D. (1987) On the meaning of competition and the mechanisms of competitive superiority. *Functional Ecology*, 1, 304-315
- Tilman D. (2001) Functional diversity. In: *Encyclopedia of Biodiversity* (ed. Levin S), pp. 109-120. Academic Press, San Diego
- Tilman D. (2007) Resource competition and plant traits: a response to Craine et al. 2005. *Journal of Ecology*, 95, 231-234
- Tilman D., Knops J., Wedin D., Reich P., Ritchie M. & Siemann E. (2001) The influence of functional diversity and composition on ecosystem processes. *Science*, 277, 1300-1302
- Tilman D. & Pacala S. (1993) The maintenance of species richness in plant communities. In: *Species diversity in ecological communities* (eds. Ricklefs RE & Schluter D), pp. 13-25. The University of Chicago Press, Chicago
- Tilman D., Wedin D. & Knops J. (1996) Productivity and sustainability influenced by biodiversity in grassland ecosystems. *Nature*, 379, 718-720
- Valiente-Banuet A. & Ezcurra E. (1991) Shade as a cause of the association between the cactus *Neobuxbaumia tetetzo* and the nurse plant *Mimosa luisana* in the Tehuacan Valley, Mexico. *Journal of Ecology*, 79, 961-971
- Valladares F., Wright S.J., Lasso E., Kitajima K. & Pearcy R.W. (2000) Plastic phenotypic response to light of 16 congeneric shrubs from a Panamanian rainforest. *Ecology*, 81, 1925-1936

- Van Andel J. (2005) Communities: interspecific interactions. In: *Restoration Ecology* (eds. Van Andel J & Aronson J), p. 319. Blackwell Publishing, Oxford
- van der Maarel E. (2005) *Vegetation ecology*. Blackwell Pub., Malden, MA; Oxford.
- Varnamkhasti A.S., Milchunas D.G., Lauenroth W.K. & Goetz H. (1995) Production and rain use efficiency in short-grass steppe: grazing history, defoliation and water resource. *Journal of Vegetation Science*, 6, 787-796
- Vernet J.-L. (1972) Nouvelle contribution à l'histoire de la végétation holocène des Grands Causses d'après les charbons de bois. *Bulletin Societe Botanique France*, 119, 169-184
- Vesk P.A., Leishman M.R. & Westoby M. (2004) Simple traits do not predict grazing response in Australian dry shrublands and woodlands. *Journal of Applied Ecology*, 41, 22-31
- Vesk P.A. & Westoby M. (2001) Predicting plant species' responses to grazing. *Journal of Applied Ecology*, 38, 897-909
- Vile D., Shipley B. & Garnier E. (2006) Ecosystem productivity can be predicted from potential relative growth rate and species abundance. *Ecology Letters*, 9, 1061-1067
- Violle C., Navas M.-L., Vile D., Kazakou E., Fortunel C., Hummel I. & Garnier E. (2007b) Let the concept of trait be functional! *Oikos*, 116, 882-892
- Violle C., Richarte J. & Navas M.-L. (2006) Effects of litter and standing biomass on growth and reproduction of two annual species in a Mediterranean old-field. *Journal of Ecology*, 94, 196-205
- Vitousek P.M., Mooney H.A., Lubchenco J. & Melillo J.M. (1997) Human domination of Earth's ecosystems. *Science*, 277, 494-499
- Walker L.R. & Chapin F.S. (1986) Physiological controls over seedling growth in primary succession on an Alaskan floodplain. *Ecology*, 67, 1508-1523
- Warton D.I. (2008) Raw data graphing: an informative but under-utilized tool for the analysis of multivariate abundances. *Austral Ecology*, 33, 290-300
- Webb C.O., Ackerly D.D., McPeck M.A. & Donoghue M.J. (2002) Phylogenies and community ecology. *Annual Review in Ecology and Systematics*, 33, 475-505
- Wedin D. & Tilman D. (1993) Competition among grasses along a nitrogen gradient: Initial conditions and mechanisms of competition. *Ecological Monographs*, 63, 199-229
- Weigelt A. & Jolliffe P. (2003) Indices of plant competition. *Journal of Ecology*, 91, 707-720
- Weiher E., Clarke G.D.P. & Keddy P.A. (1998) Community assembly rules, morphological dispersion, and the coexistence of plant species. *Oikos*, 81, 309-322
- Weiher E. & Keddy P.A. (1995) Assembly rules, null models, and trait dispersion - new questions front old patterns. *Oikos*, 74, 159-164
- Weiher E. & Keddy P.A. (1999) *Ecological assembly rules - Perspectives, advances, retreats*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Weiher E., Van der Werf A., Thompson K., Roderick M., Garnier E. & Eriksson O. (1999) Challenging Theophrastus: A common core list of plant traits for functional ecology. *Journal of Vegetation Science*, 10, 609-620
- Welden C.W. & Slauson W.L. (1986) The intensity of competition versus its importance - An overlooked distinction and some implications. *Quarterly Review of Biology*, 61, 23-44

- Westoby M. (1998) A leaf-height-seed (LHS) plant ecology strategy scheme. *Plant and Soil*, 199, 213-227
- Westoby M., Falster D.S., Moles A.T., Vesk P.A. & Wright I.J. (2002) Plant ecological strategies: Some leading dimensions of variation between species. *Annual review of Ecology, Evolution and Systematics*, 33, 125-159
- Whittaker R.H. (1953) A consideration of climax theory: The climax as a population and pattern. *Ecological Monographs*, 23, 41-78
- Whittaker R.H. (1965) Dominance and diversity in land plant communities. *Science*, 147, 250-260
- Whittaker R.H. (1972) Evolution and measurement of species diversity. *Taxon*, 21, 213-251
- Whittaker R.H. (1975) *Communities and Ecosystems*. Macmillan, New York.
- Wilson J.B. (1991) Methods for fitting dominance/diversity curves. *Journal of Vegetation Science*, 2, 35-46
- Woodward F.I. & Diament A.D. (1991) Functional approaches to predicting the ecological effects of global change. *Functional Ecology*, 5, 202-212
- Wright I.J., Reich P.B., Westoby M., Ackerly D.D., Baruch Z., Bongers F., Cavender-Bares J., Chapin T., Cornelissen J.H.C., Diemer M., Flexas J., Garnier E., Groom P.K., Gulias J., Hikosaka K., Lamont B.B., Lee T., Lee W., Lusk C., Midgley J.J., Navas M.-L., Niinemets U., Oleksyn J., Osada N., Poorter H., Poot P., Prior L., Pyankov V.I., Roumet C., Thomas S.C., Tjoelker M.G., Veneklaas E.J. & Villar R. (2004) The worldwide leaf economics spectrum. *Nature*, 428, 821-827
- Wright I.J. & Westoby M. (2001) Understanding seedling growth relationships through specific leaf area and leaf nitrogen concentration: generalisations across growth forms and growth irradiance. *Oecologia*, 127, 21-29
- Zotz G. (2002) Categories and CAM - blurring divisions, increasing understanding? *New Phytologist*, 156, 4-6

Annexes

– Annexe 1 –

**Differential impacts of plant interactions on herbaceous species
recruitment: disentangling factors controlling emergence, survival
and growth of seedlings**

Oecologia (Sous presse)

Adeline FAYOLLE^{1*}, Cyrille VIOLLE¹ and Marie-Laure NAVAS²

¹ CNRS, UMR Centre d'Ecologie Fonctionnelle et Evolutive (UMR 5175), 1919, Route de Mende, 34293 Montpellier Cedex 5, France

² Montpellier SupAgro, UMR Centre d'Ecologie Fonctionnelle et Evolutive, 2 Place Viala, 34060 Montpellier Cedex 1, France

* Author for correspondence; e-mail: adeline.fayolle@cefe.cnrs.fr; tel: (+) 33 4 67 61 32 40; fax: (+) 33 4 67 41 32 40

Running headline: Plant-plant interactions during recruitment

Differential impacts of plant interactions on herbaceous species recruitment: disentangling factors controlling emergence, survival and growth of seedlings

Adeline Fayolle · Cyrille Violle · Marie-Laure Navas

Received: 3 April 2008 / Accepted: 3 December 2008
© Springer-Verlag 2009

Abstract Recruitment is a crucial event in the plant life cycle that is very sensitive to interaction with established vegetation. Based on a large comparative experiment, we tested the hypothesis that the components of recruitment—emergence time and rate, seedling survival and biomass—differ in response to plant–plant interactions during recruitment. The consequences for the population are predicted with a simple demographic model assessing the response of seed production. In a common garden experiment, we recorded the recruitment of four target species in an individual-based survey protocol. A total of 7,680 seeds were sown within 20 neighbourhoods, consisting of 19 mono-specific herbaceous stands and a control treatment without vegetation. We measured transmitted light, temperature and moisture at soil surface to characterise the environmental conditions within neighbourhoods. The mean height of neighbours controlled temperature buffering and light interception and thus depicted the interaction gradient. Emergence rate and time increased with neighbour height in two of the four target species, while seedling survival and biomass significantly decreased with neighbour height in three and all four target species, respectively. We recorded a shift in seedling neighbour interactions under the tallest neighbours that largely favoured emergence but

strongly depressed seedling survival and biomass. The components of recruitment were predicted to differ in their impact on later adult performance. Biomass strongly contributed to predicted seed production in three target species, and emergence had an equal or greater impact on a fourth species. These results confirm the fundamental role of plant–plant interactions in the recruitment of herbaceous species through a complex combination of habitat amelioration, which facilitates emergence and light competition, which in turn limits seedling survival and biomass.

Keywords Competition · Facilitation · Seedling emergence · Seedling growth · Seedling survival

Introduction

Recruitment is a crucial event in the plant life cycle and strongly influences population dynamics and community composition (Grubb 1977; Harper 1977). This life-history stage is very vulnerable because of a strong sensitivity to biotic and abiotic factors (Kitajima and Fenner 2000). Plant–plant interactions between established communities and recruiting species play a central role in the recruitment success. A first line of evidence is the general depressing effect of established vegetation on seedling recruitment, as illustrated in seed addition experiments (Gross and Werner 1982; Foster 1999). A second and indirect line of evidence is the commonly observed pattern of improved seedling recruitment in competitor-free gaps (Bullock 2000). However, the processes underlying these interactions remain to be clarified.

While recruitment is often limited by neighbouring plants because of resource competition (Gross and Werner 1982; Foster 1999), positive interactions also occur in some

Communicated by Miguel Franco.

A. Fayolle (✉) · C. Violle
CNRS, UMR Centre d'Ecologie Fonctionnelle et Evolutive
(UMR 5175), 1919, Route de Mende,
34293 Montpellier Cedex 5, France
e-mail: adeline.fayolle@cefe.cnrs.fr

M.-L. Navas
Montpellier SupAgro, UMR Centre d'Ecologie Fonctionnelle
et Evolutive, 2 Place Viala, 34060 Montpellier Cedex 1, France

circumstances (Callaway and Walker 1997; Suding and Goldberg 1999). Both theoretical and empirical studies highlight the fact that the intensity of plant–plant interactions varies with the life stage and/or fitness component considered (Aarssen and Keogh 2002; Eckstein 2005; Liancourt et al. 2005). Ontogenic shifts in plant interactions have also been recorded throughout the entire life cycle: facilitation for the early phase gradually shifts to competition as plants become adults (Valiente-Banuet et al. 1991; Miriti 2006; Schiffers and Tielbörger 2006; Violle et al. 2006). In these studies, recruitment is most often treated as a single stage and assessed by changes in the number of surviving seedlings. However, recruitment is already a complex phase including both timing and rate of emergence, survival and early growth. We hypothesised here that the components of recruitment would differ in response to plant–plant interactions, and investigated how each of them would contribute to future adult seed production.

To address these issues, we separated the different factors acting on recruitment success in a large comparative experiment. Following seed sowing for four target species into 20 neighbourhoods—19 herbaceous species grown in monocultures and a control treatment without vegetation—we monitored individual seedlings until establishment. The different neighbour species had a wide range of functional traits and created different micro-environmental conditions (Violle et al. 2007). The target species differed in seed mass and early growth form, two traits known to affect seedling recruitment (Grubb 1977; Fenner and Thompson 2005). We then used a simple demographic model to assess the overall effect of neighbour interactions on estimated future adult performance in terms of seed production. We addressed the following questions: (1) when and how do recruiting seedlings interact with established neighbours? (2) Can we relate the outcome of interactions to the environmental conditions prevailing under the cover of neighbours? (3) What are the likely consequences of plant interactions during recruitment for future adult performance?

Material and methods

Experimental design

We conducted the seed sowing experiment between March and May 2005 at the Centre d'Ecologie Fonctionnelle et Evolutive experimental gardens in Montpellier, France (43° 51' N, 3° 56' E, elevation 60 m a.s.l.). During the experiment, the average daily temperature was $12.9^{\circ}\text{C} \pm 1.4$; and the rainfall was 26 mm (data from the onsite meteorological station).

The experimental design was based on 20 neighbourhoods established in a common garden: 19 herbaceous

neighbour species grown in 1.2×1.2 m mono-specific plots and control plots of the same dimensions without vegetation (Table 1, Fig. 1a). The neighbourhoods were replicated four times and distributed randomly in the common garden covering a total area of 128 m² including plots and borders. Neighbour species differed in life forms: eight species are therophytes, seven hemicryptophytes and four chamaephytes (Table 1). Species displayed a range of size-related traits and had contrasting depletion effects on light and soil water availability under plant cover (Violle et al. 2007). The neighbourhood plots were established in autumn 2003 with a standard plant density of 100 plants/m², 144 plants/plot. Before transplantation, individuals were grown in a greenhouse from seeds or ramets (according to species) collected in the field sites described by Garnier et al. (2004) and Navas et al. (2003) during summer 2003. In autumn 2004 and 2005, annual and biennial neighbour species were re-transplanted. After settlement, we added neither water nor nutrients. Neighbourhoods were regularly weeded by hand to maintain density and mono specific status, as were the control plots.

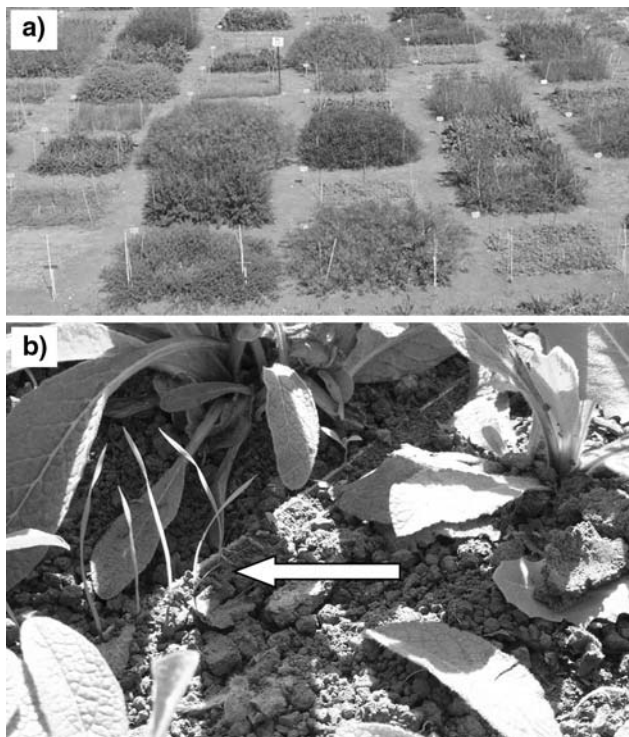
The four target species, *Bromus madritensis*, *Crepis foetida*, *Geranium rotundifolium* and *Daucus carota*, were short-lived species differing in seed size and seedling life forms. We collected seeds 1 year before the experiment (2004) from a large number of individuals grown in mono-specific plots in the experimental garden. We selected viable seeds on morphological criteria. For each target species, we performed germination tests under controlled conditions (germination incubators, 22°C, 12 h day/12 h night) to control for high germination ability. Seeds of *Geranium rotundifolium* were scarified. Target species were sown in four orthogonal plastic trays per plot within each neighbourhood (Fig. 1b). Trays were buried so that their surface was flush with the ground. Each tray consisted of 24 separated cells. One seed was sown in each cell so that seed emergence and seedling growth were monitored individually and isolated from the influence of neighbouring seedlings (Fig. 1b). The cells provided a fixed amount of soil ($1.1 \times 1 \times 2.5$ cm = 2.75 cm³) per seed/germinated seedling. Six seeds per target species were sown consecutively in each tray with a different spatial organisation for the four trays. The total number of individually monitored target seeds/seedlings was 7,680 (six seeds per target species per tray $\times$ four target species $\times$ four trays per neighbourhood $\times$ 20 neighbourhoods $\times$ four neighbourhood replicates).

Data recording

Every 2 days from seed sowing (21 March 2005) to seedling harvest (21 April 2005) we recorded seedling emergence and survival. Above-ground biomass of harvested individuals was weighed after 2 days drying at 60°C.

Table 1 Neighbour species grown in mono-specific plots

Species	Family	Abbreviation	Life span ^b	Life form ^c
<i>Arenaria serpyllifolia</i> (L.)	Caryophyllaceae	As	A	Th
<i>Bituminosa bituminaria</i> (L.)	Fabaceae	Bb	P	Ch
<i>Brachypodium phoenicoides</i> (L.) Roem. & Schult.	Poaceae	Bp	P	He
<i>Bromus erectus</i> (Huds.)	Poaceae	Be	P	He
<i>Bromus madritensis</i> (L.) ^a	Poaceae	Bm	A	Th
<i>Calamintha nepeta</i> (L.) Savi	Lamiaceae	Cn	P	Ch
<i>Crepis foetida</i> (L.) ^a	Asteraceae	Cf	A	Th
<i>Dactylis glomerata</i> (L.)	Poaceae	Dg	P	He
<i>Daucus carota</i> (L.) ^a	Apiaceae	Dc	B	He
<i>Geranium rotundifolium</i> (L.) ^a	Geraniaceae	Gr	A	Th
<i>Inula conyza</i> (D.C.)	Asteraceae	Ic	P	He
<i>Lolium perenne</i> (L.)	Poaceae	Lp	P	He
<i>Medicago minima</i> (L.)	Fabaceae	Mm	A	Th
<i>Picris hieracioides</i> (L.)	Asteraceae	Ph	B	He
<i>Rubia peregrina</i> (L.)	Rubiaceae	Rp	P	Ch
<i>Teucrium chamaedrys</i> (L.)	Lamiaceae	Tc	P	Ch
<i>Tordylium maximum</i> (L.)	Apiaceae	Tm	A	Th
<i>Trifolium angustifolium</i> (L.)	Fabaceae	Ta	A	Th
<i>Veronica persica</i> (Poir.)	Scrophulariaceae	Vp	A	Th

^a Target species^b A Annual, B biennial, P perennial^c Th therophyte, He hemicryptophyte, Ch chamaephyte**Fig. 1** Experimental design. **a** Overview of the neighbourhood plots, **b** four *Bromus madritensis* and one *Crepis foetida* seedlings in a tray under a perennial neighbourhood (*Inula conyza*)

For each target species we assessed the four components of recruitment: emergence rate and time, seedling survival rate and above-ground biomass. Because there was no statistical

effect of tray within plots, as recorded by nested ANOVA, we pooled the data per plot for each target species.

We recorded in each plot the daily minimal temperature at soil surface (29 March), with an infrared thermometer (MiniTemp MT2, Raytek, Santa Cruz, CA). The fraction of light transmitted to the soil surface through plant cover was recorded (12 April) with a “fish-eye” optical sensor (LAI 2000, Plant Canopy Analyzer, Li-Cor, Lincoln, NE). Each measure was replicated four times within a plot. We measured soil water content of the upper 20 cm (representing the critical soil layer for seedling establishment) within each plot (18 April) with a reflectometric system (Time Domain Reflectometry system; Trase System Model 6050X1, Soil Moisture Equipment, Goleta, CA). We also quantified neighbour height as the mean height of four random adult plants per plot (12 April).

Quantifying the outcome of interaction

To assess the effects of neighbourhood on recruitment, we calculated the log response ratio (lnRR; Hedges et al. 1999) of each recruitment component as:

$$\ln RR(X_{ij}) = \ln \left(\frac{X_{ij}}{X_{ic}} \right) \quad (1)$$

where X_{ij} and X_{ic} are respectively the value of the recruitment component X of target species i sown in neighbourhood j , and that in the control treatment c (i.e. ‘no neighbour’ plots). A negative lnRR indicates competition, a positive one indicates facilitation.

To assess the impact of interactions on population performance of each target species, we built a simple demographic model. We assumed that the number of seeds (N_{ij}) produced by target species i in interaction with neighbourhood j depended on: the number of sown seeds (n_{ij}), the probability of seedling emergence (e_{ij}), the probability of seedling survival (s_{ij}) and the fecundity of surviving individuals (F_{ij}), as follows:

$$N_{ij} = n_{ij} \times e_{ij} \times s_{ij} \times F_{ij} \quad (2)$$

Since all target species were monocarpic, plant fecundity (F_{ij}) depended on plant final biomass and biomass allocation to reproduction (Samson and Werk 1986). We further assumed that (1) plant biomass at reproduction was proportional to seedling biomass at the end of the recruitment stage (b_{ij}), and (2) biomass allocation coefficient to reproduction is species specific (independent of the neighbourhood). The first assumption is consistent with experimental data for *B. madritensis* and *C. foetida* transplanted at the seedling stage in the same neighbourhoods and collected at maturity (C.V., unpublished data). The second assumption is consistent with the observed positive linear relationship within species between seed production and plant size (Damgaard 2004). Thus,

$$F_{ij} = \alpha_i \times b_{ij} \quad (3)$$

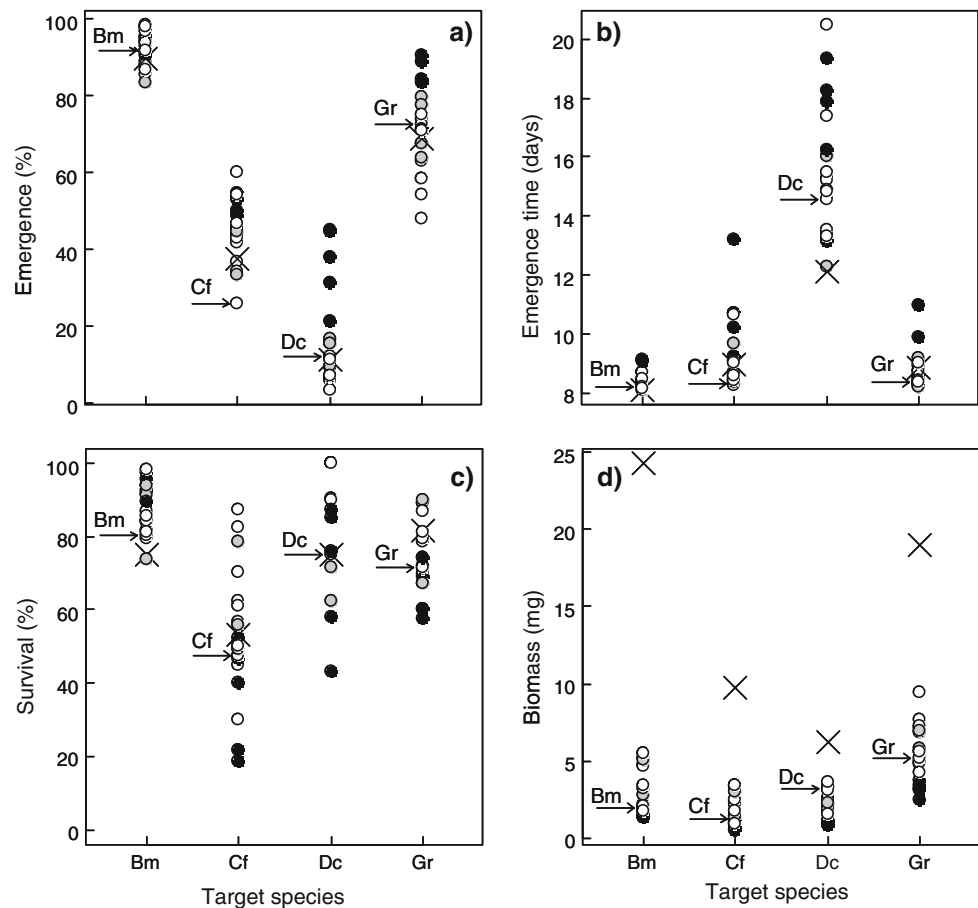
where α_i combined the allocation coefficient to reproduction and biomass gained between the seedling and reproductive stages. As α_i was species specific, and since the same number of seeds was sown in each neighbourhood j , including the control c , the lnRR of estimated seed production (N_{ij}) was:

$$\ln RR(N_{ij}) = \ln \left(\frac{e_{ij} \times s_{ij} \times b_{ij}}{e_{ic} \times s_{ic} \times b_{ic}} \right) \quad (4)$$

Data analysis

We performed a principal component analysis (PCA) on micro-environmental variables among neighbours, with neighbour height added as a supplementary variable. We tested for differences in neighbour scores on the first axis among life forms with a one-way analysis of variance. We estimated the effect of micro-environmental variables, as captured by the first two principal components (PC1 and PC2), on the lnRR of target recruitment components, with multiple regressions. We then tested the correlation between neighbour height and lnRR of recruitment components with Pearson's correlation coefficient. In the case of significant relationships, covariance analyses (ANCOVA)

Fig. 2 Recruitment responses of four target species to variation in composition of neighbourhoods. **a** Emergence, **b** emergence time (in days after seed sowing), **c** survival of emerged seedlings, and **d** above-ground biomass at the end of the experiment. Target species abbreviations: *Bm* *Bromus madritensis*, *Cf* *Crepis foetida*, *Dc* *Daucus carota*, *Gr* *Geranium rotundifolium*. Symbols indicate mean response ($n = 4$) to different life forms: short-lived species (annual and biennial) (○), chamaephytes (●) and hemicryptophytes (●) and to control treatment without neighbours (×). Arrows indicate conspecific neighbours



were performed to test the effect of target identity with neighbour height as a covariate. All data were analysed using R-CRAN software (R Development Core Team 2007; <http://cran.r-project.org>).

Results

Target response over recruitment

The four target species exhibited different patterns of recruitment with respect to the components considered (Fig. 2). Recruitment of *B. madritensis* was roughly similar among different neighbourhoods: seedlings emerged early as a flush, most of them surviving until the end of experiment, and the percentage of survival recorded was lowest in the control plot. In contrast, for *D. carota*, emergence rate (3–45%) and time (12–22 days), and survival (43–100%) were highly variable among neighbours. The other two target species had a grouped emergence of a moderate (*C. foetida*) to large (*G. rotundifolium*) number of seedlings and highly variable survival (18–82% and 57–90% respectively). For all target species, the final biomass of seedlings was larger in the control treatment than in any other neighbourhood, indicating a strong competitive effect of all neighbours. Recruitment of seedlings with conspecific neighbours was not constantly different to that with heterospecific neighbours, with the exception of the lower emergence of *C. foetida* with conspecific neighbours compared to heterospecific neighbours (Fig. 2a).

Micro-environmental conditions under neighbourhoods

The micro-environmental conditions differed strongly among neighbourhoods (Fig. 3). The first principal component (PC1, accounting for 62% of variation) was positively correlated with temperature at soil surface, and negatively with transmitted light under the cover of neighbours. Neighbour height was correlated strongly with PC1 and was related to both transmitted light ($r_p = -0.89$, $P < 0.001$) and temperature at soil surface ($r_p = 0.83$, $P < 0.001$). The second principal component (PC2, accounting for 33% of variation) was correlated with soil moisture. PC1 discriminated neighbours according to life span ($F_{2,16} = 18.9$, $P < 0.001$). Perennial species differed from short-lived species (annuals and biennials) in having a higher stature, higher light interception and causing a stronger buffering of temperature at the soil surface; chamaephytes species had intermediate coordinates on PC1 but were strongly separated on PC2 in relation to maintenance of soil moisture ($F_{2,16} = 8.9$, $P = 0.002$).

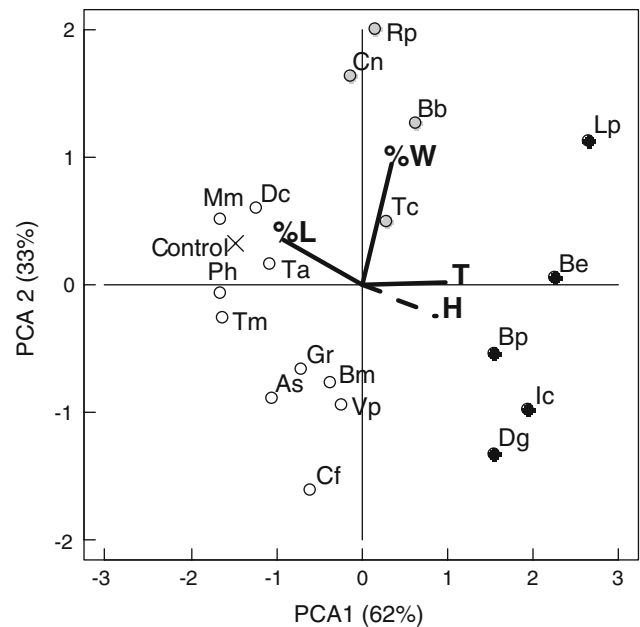


Fig. 3 Principal component analysis on percentage of light transmitted at ground level (%L), minimum temperature at soil surface (T) and soil moisture (%W) under the 20 neighbourhoods (19 neighbour species and a control treatment without vegetation). Neighbour height (H) was added as a supplementary variable in the analysis (dashed line). Symbols as in Fig. 2. See Table 1 for the abbreviations of neighbour species

Linking target response to micro-environmental conditions

In multiple regression analyses, target responses were driven largely by light interception and temperature buffering (PC1), with infrequent and weak effects of soil moisture (PC2) (Table 2). We detected different patterns of interactions depending on the recruitment component considered. PC1 had a positive effect on the lnRR of emergence rate for *D. carota* and *G. rotundifolium*, and of emergence time for *B. madritensis* and *C. foetida*. PC1 had a negative effect on the lnRR of survival and biomass for all target species except *B. madritensis* survival (Table 2).

Based on the strong correlation between neighbour height and PC1 (Fig. 3, $r_p = 0.85$, $P < 0.001$), this size-related trait was used to represent the gradient of interaction. *D. carota* and *G. rotundifolium* exhibited a positive relationship between the lnRR of emergence rate and neighbour height: emergence was facilitated within the tallest neighbours and depressed at the other end of the neighbour height gradient (Fig. 4a). The emergence of both *B. madritensis* and *C. foetida* was delayed in relation to neighbour height compared to the control plots without neighbours (hence the positive slopes and lnRR values: Fig. 4b). The decrease in lnRR of survival (all species but *B. madritensis*) with neighbour height indicated a shift in interaction from facilitation to competition along the

Table 2 Effect of micro-environmental conditions under the cover of neighbours on target response to interaction

	<i>Bromus madritensis</i>						
	Emergence rate	1.45	0.265	ns		ns	
	Emergence time	4.17	0.035	*	(+)	ns	
	Survival	1.89	0.183	ns		ns	
	Biomass	18.71	<0.001	***	(−)	***	(+)
	<i>Crepis foetida</i>						
	Emergence rate	1.15	0.342	ns		ns	
	Emergence time	8.21	0.004	***	(+)	ns	
	Survival	4.59	0.027	*	(−)	ns	
	Biomass	8.69	0.002	**	(−)	*	(+)
	<i>Daucus carota</i>						
	Emergence rate	20.07	<0.001	***	(+)	ns	
	Emergence time	0.67	0.526	ns		ns	
	Survival	6.67	0.008	**	(−)	ns	
	Biomass	17.81	<0.001	***	(−)	ns	
	<i>Geranium rotundifolium</i>						
	Emergence rate	12.26	<0.001	***	(+)	ns	
	Emergence time	2.24	0.139	ns		ns	
	Survival	4.92	0.022	*	(−)	ns	
	Biomass	29.36	<0.001	***	(−)	***	(+)

The log response ratio (lnRR) was calculated for the four target species and each component of recruitment. Principal component 1 (PC1) was positively correlated with minimum temperature and negatively with the percentage of light transmitted. PC2 represented soil moisture (Fig. 3). *F*-ratios and *P* values of linear models are given

ns not significant

Significant *P* values and sign of parameter estimates are indicated for each predictor

* *P* < 0.05; ** *P* < 0.01; *** *P* < 0.001

The log response ratio (lnRR) was calculated for the four target species and each component of recruitment. Principal component 1 (PC1) was positively correlated with minimum temperature and negatively with the percentage of light transmitted. PC2 represented soil moisture (Fig. 3). *F*-ratios and *P* values of linear models are given

ns not significant

Significant *P* values and sign of parameter estimates are indicated for each predictor

* *P* < 0.05; ** *P* < 0.01;

*** *P* < 0.001

neighbour height gradient (Fig. 4c). Lastly, the competitive effect of neighbours on target species biomass increased with neighbour height (Fig. 4d). Covariance analysis revealed similar slopes among target species ($F_{3,263} = 0.6$, $P = 0.616$) but significantly different intercepts ($F_{3,263} = 83.8$, $P < 0.001$). The effect of conspecific neighbours was not consistently different compared to other neighbours with a similar height.

Consequences for population performance

Interactions were predicted to depress seed production of *B. madritensis*, *C. foetida* and *G. rotundifolium* in relation to neighbour height (Fig. 4e). Population performance was differentially depressed by competition among these three target species as covariance analyses revealed different intercepts ($F_{2,205} = 33.3$, $P < 0.001$) and slopes ($F_{2,205} = 3.7$, $P = 0.027$). Interactions for the predicted seed production of *D. carota* were neutral and indifferent to neighbour species identity.

Discussion

The experimental design allowed us to assess the direct impact of adult plant interactions on recruitment, while avoiding other confounding factors such as interactions

between seedlings, seed loss by predation or leaching (see Moles and Westoby 2004). Furthermore, since censuses were performed regularly, we were able to differentiate the four components of recruitment—emergence time and rate, seedling survival and biomass—and to separately analyse any differential responses to established neighbours.

Recruitment within established neighbourhoods depended on micro-environmental conditions (Figs. 2, 3). Light and temperature at soil surface level were the most important factors controlling target species recruitment (Table 2). The lack of a clear effect of soil moisture on recruitment confirmed that water was not a limiting resource during this experiment (Violle et al. 2007). Differences in soil moisture among neighbourhoods were small (from 18 to 28%) and there was sufficient water for germination in the trays within all neighbourhoods. Plant height appears as a valid surrogate for light and thermal micro-climate under the cover (Fig. 3). This trait is a continuous indicator of subtle changes in the micro-environment compared to plant life form or architecture (Tremmel and Bazzaz 1993). Interestingly, contrary to previous studies that show a stronger effect of intraspecific competition compared to interspecific competition, (e.g. Rees et al. 1996, for winter annual species), we did not detect a consistent effect of established conspecific neighbours on recruitment compared to neighbour species with a similar height (Fig. 4). Also, in the search for traits

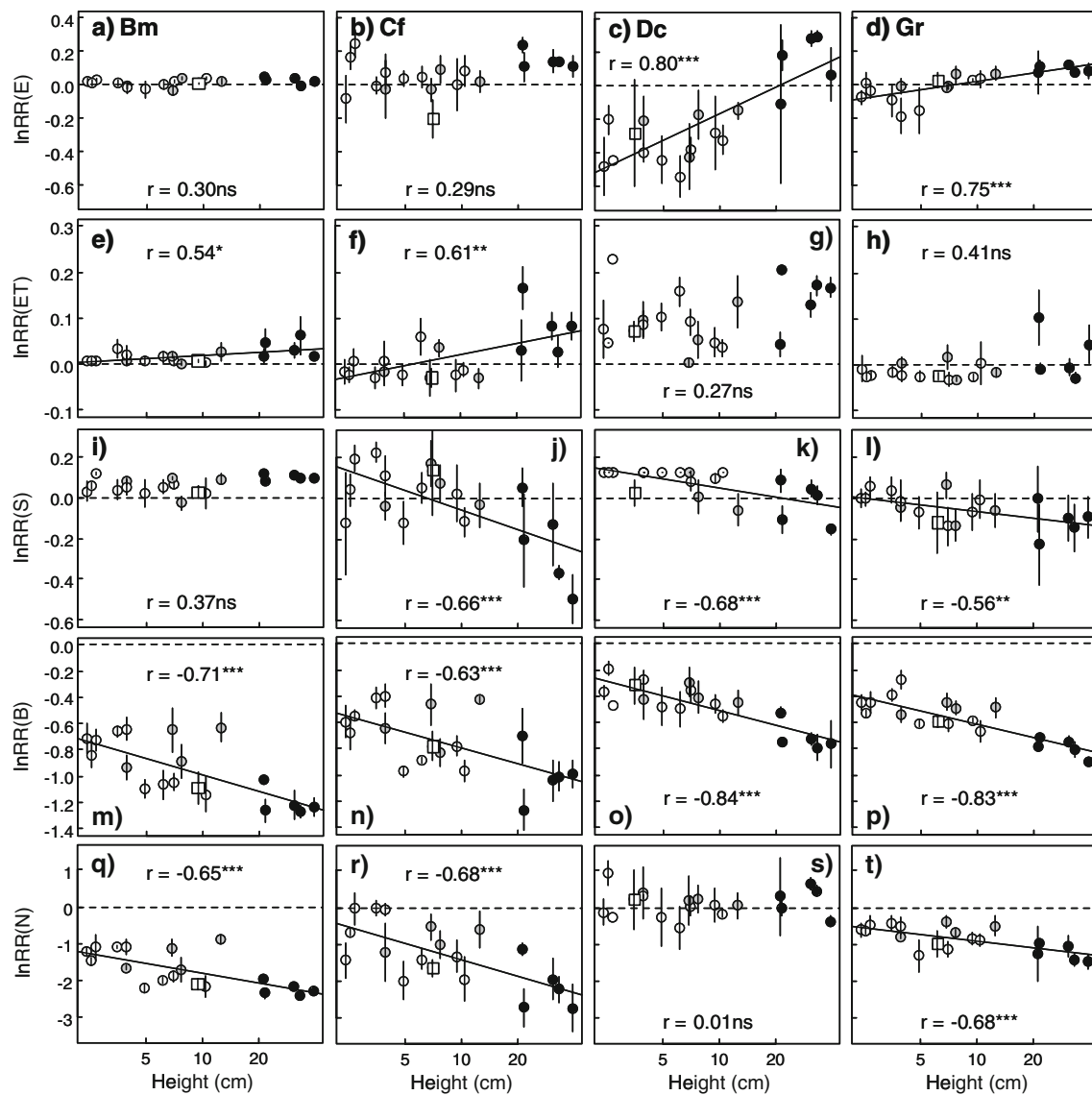


Fig. 4 Effect of variation in neighbour height on four target species measured by the log response ratio (lnRR). Dashed lines indicate a neutral response, positive lnRR a positive effect on emergence (E; a–d), emergence time (ET; e–h), survival rate (S; i–l), above-ground biomass (B; m–p) and predicted seed production of adult plants (N; q–t) obtained from a simple demographic model. Plotted

values are the mean ($n = 4$) $\pm$ SE for each neighbourhood. Target species abbreviations and symbols as in Fig. 2. Conspecific neighbours are indicated ($\square$). Pearson's coefficients are given, with level of significance: ns non significant, * $P < 0.05$, ** $P < 0.01$, *** $P < 0.001$

predicting plant competitive ability, height was found to be a good predictor of the neighbourhood competitive effect (McGill et al. 2006). This was demonstrated first for adult plants (Gaudet and Keddy 1988) and, in this study, for recruiting seedlings. However, this is only true on a very limited spatial scale (i.e. within the vicinity of individual plants) and varies with the spatial heterogeneity of neighbouring plants. Hence, the generalisation of this relationship in multi-species communities remains to be established.

The tallest neighbours had the strongest facilitative effect on seedling emergence but also the strongest competitive

effect on seedling survival and growth (Fig. 4). Changes in direction of interactions with plant development have already been documented for annual species (Miriti 2006; Schiffrers and Tielbörger 2006), cacti (Valiente-Banuet et al. 1991) and tree seedlings (DeSteven 1991a, 1991b; Rousset and Lepart 2000). However, to our knowledge, this is the first study to document a shift in the direction of interactions during the recruitment phase alone of herbaceous species. This shift in interaction was driven by neighbour height (an indicator of micro environmental conditions under the cover of neighbours). Whilst the facilitative effect of tall neighbours was probably due to a

buffering effect on temperature that favoured germination and then seedling emergence, the competitive effect of established vegetation on seedling survival and biomass was clearly related to competition for light (Table 2, Fig. 4). Thus, competitive and facilitative interactions act simultaneously during the recruitment phase as shown for adult plants (Bertness and Callaway 1994; Callaway and Walker 1997; Holmgren et al. 1997). The resulting overall direction of such interactions will depend on the competitive effect of the community itself, in relation to the extent of resource depletion (Goldberg 1990) relative to its facilitative effect due to habitat amelioration (Bruno et al. 2003).

Concordant responses to interaction with established neighbours were recorded among target species for survival and biomass (Figs. 2, 4). This strong and convergent response among recruiting target species was independent of seed and seedling traits but depended of neighbour identity as observed by Leishman (1999). Our results highlight the fundamental role of competition for light during the recruitment phase when survival or biomass is considered. The linear relationships between log-transformed neighbour height and $\ln RR$ for biomass are not consistent with the asymmetric nature of competition for light (Schwinning and Weiner 1998). We believe this result and the similar response between target species is a consequence of the small differences in size between target seedlings compared to the huge differences in size between seedlings and neighbouring adult plants.

To assess the relative effect that the differential response in seedling emergence, survival and biomass would have on adult performance, we employed a simple demographic model. This model predicted that emergence would have an equal or greater impact on the next generation than early growth (Fig. 4). The predicted response for seed production of *D. carota* was neutral and indifferent of neighbour identity due to opposite patterns between emergence and both survival and biomass. The other three species all displayed large changes in biomass compared to emergence, and responded continuously to the neighbour height gradient. In previous studies, contrasting effects of neighbours on seedling emergence and survival have rarely been experimentally disentangled because of the labour-intensive nature of such data collection. This may have lead to confusing patterns, as both trophic and non-trophic mechanisms with opposite effects are involved. In addition, the lack of models incorporating multiple mechanisms of interactions has already been highlighted in the ecological literature (Goldberg et al. 2001). The use of demographic tools is a promising way to study such plant interactions and their consequence at the population and community level. For example, “Life table response experiments” have been used to detect the effect of competition on plant vital rates and how vital rates affect population growth rate

(Freville and Silvertown 2005). We strongly advocate the integration of individual-based processes in further studies of population and community organisation.

Acknowledgments The experiment conducted complied with French law. The authors are grateful to J. Richarte, E. Martinez, S. Villéger, C. Collin, J. Devaux, A. Blanchard and D. Degueldre for field assistance. They sincerely thank the ECOPAR group and O. Gimenez of the CEFE CNRS, M. Franco and an anonymous referee for their helpful comments and advice on earlier drafts of the manuscript. A.F. thanks A. Patry for help and encouragement throughout this project and invaluable corrections. This is a publication from the GEOTRAITS project (French National Programme ECCO-PNBC).

References

- Aarssen L, Keogh T (2002) Conundrums of competitive ability in plants: what to measure? *Oikos* 96:531–542
- Bertness M, Callaway R (1994) Positive interactions in communities. *Trends Ecol Evol* 9:191–193
- Bruno J, Stachowicz J, Bertness M (2003) Inclusion of facilitation into ecological theory. *Trends Ecol Evol* 18:119–125
- Bullock J (2000) Gaps and seedling colonization. In: Fenner M (ed) *Seeds: the ecology of regeneration in plant communities*, 2nd edn. CAB International, Wallingford, UK
- Callaway R, Walker L (1997) Competition and facilitation: a synthetic approach to interactions in plant communities. *Ecology* 78:1958–1965
- Damgaard C (2004) *Evolutionary ecology of plant-plant interactions. An empirical modelling approach*. Aarhus University Press, Aarhus, Denmark
- DeSteven D (1991a) Experiments on mechanisms of tree establishment in old-field succession—seedling emergence. *Ecology* 72:1066–1075
- DeSteven D (1991b) Experiments on mechanisms of tree establishment in old-field succession—seedling survival and growth. *Ecology* 72:1076–1088
- Eckstein R (2005) Differential effects of interspecific interactions and water availability on survival, growth and fecundity of three congeneric grassland herbs. *New Phytol* 166:525–536
- Fenner M, Thompson K (2005) *The ecology of seeds*. Cambridge University Press, Cambridge, UK
- Foster B (1999) Establishment, competition and the distribution of native grasses among Michigan old-fields. *J Ecol* 87:476–489
- Freville H, Silvertown J (2005) Analysis of interspecific competition in perennial plants using life table response experiments. *Plant Ecol* 176:69–78
- Garnier E et al (2004) Plant functional markers capture ecosystem properties during secondary succession. *Ecology* 85:2630–2637
- Gaudet C, Keddy P (1988) A comparative approach to predicting competitive ability from plant traits. *Nature* 334:242–243
- Goldberg D (1990) Components of resource competition in plant communities. In: Grace J, Tilman D (eds) *Perspective on plant competition*. Academic, San Diego, CA, pp 27–49
- Goldberg D, Turkington R, Olsvig-Whittaker L, Dyer A (2001) Density dependence in an annual plant community: variation among life history stages. *Ecol Monogr* 71:423–446
- Gross K, Werner P (1982) Colonizing abilities of “Biennial” plant species in relation to ground cover: implications for their distributions in a successional sere. *Ecology* 63:921–931
- Grubb P (1977) Maintenance of species-richness in plant communities—importance of the regeneration niche. *Biol Rev Camb Philos Soc* 52:107–145

- Harper J (1977) Population biology of plants. Academic, London
- Hedges L, Gurevitch J, Curtis P (1999) The meta-analysis of response ratios in experimental ecology. *Ecology* 80:1150–1156
- Holmgren M, Scheffer M, Huston M (1997) The interplay of facilitation and competition in plant communities. *Ecology* 78:1966–1975
- Kitajima K, Fenner M (2000) Ecology of seedling regeneration. In: Fenner M (ed) *Seeds: the ecology of regeneration in plant communities*, 2nd edn. CABI, Oxon, UK
- Leishman M (1999) How well do plant traits correlate with establishment ability? Evidence from a study of 16 calcareous grassland species. *New Phytol* 141:487–496
- Liancourt P, Callaway R, Michalet R (2005) Stress tolerance and competitive-response ability determine the outcome of biotic interactions. *Ecology* 86:1611–1618
- McGill B, Enquist B, Weiher E, Westoby M (2006) Rebuilding community ecology from functional traits. *Trends Ecol Evol* 21:178–185
- Miriti M (2006) Ontogenetic shift from facilitation to competition in a desert shrub. *J Ecol* 94:973–979
- Moles A, Westoby M (2004) What do seedlings die from and what are the implications for evolution of seed size? *Oikos* 106:193–199
- Navas M, Ducout B, Roumet C, Richarte J, Garnier J, Garnier E (2003) Leaf life span, dynamics and construction cost of species from Mediterranean old-fields differing in successional status. *New Phytol* 159:213–228
- Rees M, Grubb P, Kelly D (1996) Quantifying the impact of competition and spatial heterogeneity on the structure and dynamics of a four-species guild of winter annuals. *Am Nat* 147:1–32
- Rousset O, Lepart J (2000) Positive and negative interactions at different life stages of a colonizing species. *J Ecol* 88:401–412
- Samson D, Werk K (1986) Size-dependent effects in the analysis of reproductive effort in plants. *Am Nat* 127:667–680
- Schiffers K, Tielbörger K (2006) Ontogenetic shifts in interactions among annual plants. *J Ecol* 94:336–341
- Schwinning S, Weiner J (1998) Mechanisms determining the degree of size asymmetry in competition among plants. *Oecologia* 113:447–455
- Suding K, Goldberg D (1999) Variation in the effects of vegetation and litter on recruitment across productivity gradients. *J Ecol* 87:436–449
- Tremmel D, Bazzaz F (1993) How neighbour canopy architecture affects target plant performance. *Ecology* 74:2114–2124
- Valiente-Banuet A, Vite F, Zavalahurtado J (1991) Interaction between the cactus *Neobuxbaumia tetetzo* and the nurse shrub *Mimosa luisana*. *J Veg Sci* 2:11–14
- Violle C, Lecoeur J, Navas M (2007) How relevant are instantaneous measurements for assessing resource depletion under plant cover? A test on light and soil water availability in 18 herbaceous communities. *Funct Ecol* 21:185–190
- Violle C, Richarte J, Navas M (2006) Effects of litter and standing biomass on growth and reproduction of two annual species in a Mediterranean old-field. *J Ecol* 94:196–205

– Annexe 2 –

Estimating survival rates in ecological studies: an alternative point estimator of the probability when sample sizes are small

Soumis à *Ecology* dans la section *Statistical Report* (Refusé !)

Christian DAMGAARD¹ and Adeline FAYOLLE²

¹ Department of Terrestrial Ecology, NERI, University of Aarhus, Vejlsovej 25, 8600 Silkeborg, Denmark

² CNRS, UMR Centre d'Ecologie Fonctionnelle et Evolutive (UMR 5175), 1919 Route de Mende, 34293 Montpellier Cedex 5, France

Abstract

It is argued that the best summary statistic for communicating results of frequency data in ecological studies not necessarily is the maximum likelihood estimate, even though this estimator has superior asymptotic estimation properties. Ecological studies of probabilities, e.g. rates of survival or establishment in natural habitats, are often characterised by relatively small sample sizes and unbalanced designs. In such cases with relatively large uncertainty, we argue that it is preferable to use the mean of the posterior distribution as the point estimator of probability.

Keywords: frequency data, binomial distribution, small sample size, unbalanced design

Introduction

For communicating complicated ecological results it is often necessary to construct indices or graphs that use point estimates of the outcome of an ecological process. Here we will discuss an alternative point estimator of frequency data for constructing such indices and graphs. Individual survival is an important variable that often is measured in empirical studies in ecology or conservation biology, and when survival, or other frequency data, are analysed, it is typically assumed that the number of survivors is a binomially distributed random variable and population survival is usually reported by the maximum likelihood estimate of the survival probability, $\hat{p} = x/n$, where x is the number of survivors and n is number of individuals at a fixed starting point. However, the maximum likelihood estimates of the survival probability have some undesirable properties that are usually encountered:

1. Ecological studies often have relatively few replicates. This means that the uncertainty of the survival probability is relatively large, or using Bayesian terminology, the density of the posterior distribution of the survival probability is relatively wide. Since the shape of the density of the posterior distribution is generally asymmetric the

maximum likelihood estimate is not necessarily the most informative point estimate of the posterior distribution, especially when either no or all individuals survive.

2. Ecological studies are often unbalanced. It is common to compare survival between treatments that differ in the number of individuals at the start because of uncontrolled differences in germination success or population size. For example, when comparing zero survivors out of ten with zero survivors out of five, our belief of a low survival is stronger in the case where ten individuals are followed, but this notion is not reflected in the maximum likelihood estimates, which both are zero.
3. Ecologists often use indices to summarise results. It is common to use ratios of survival probabilities in various ecological indices and it is a practical problem that the estimate of survival probability often is zero when only a few individuals are followed.

Method proposed

In this note it is argued that it is preferable to estimate the probability parameter by the mean of the posterior distribution of the probability rather than the maximum likelihood estimate when a point estimate of the probability is needed. The mean of the posterior distribution of a binomially distributed variable is not more complicated to calculate compared to the maximum likelihood estimate and it does not suffer from the above-mentioned problems in studies of frequency data with small sample sizes and unbalanced designs. The Bayesian posterior distribution of the probability parameter p in the binomial distribution given the number of individuals that fulfil a certain criteria (e.g. alive or germinated), x , out a total number of individuals, n , is calculated as:

$$\pi(p | x, n) = \frac{l(x, n | p) \pi(p)}{\int l(x, n | p) \pi(p) dp} \quad (1),$$

where $l(x, n | p)$ is the likelihood function of the binomial distribution and $\pi(p)$ is the prior distribution of the probability p . A convenient and prior distribution for probabilities is the beta distribution: $\pi(p) = (1-p)^{\beta-1} p^{\alpha-1} / \text{Beta}(\alpha, \beta)$, where $\alpha, \beta > 0$, which is a flexible distribution in the domain between zero and one. If the beta distribution is chosen as the prior distribution, then the mean of the posterior distribution is:

$$\bar{p} = E[\pi(p | x, n)] = \frac{x + \alpha}{n + \alpha + \beta} \quad (2),$$

and in the simplifying case of an uniformly distributed (uninformative) prior distribution, i.e., $\alpha = \beta = 1$, then

$$\bar{p} = \frac{x + 1}{n + 2} \quad (3).$$

This expression has been derived earlier (Chew 1971), but the result is typically not used by ecologists dealing with frequency data (e.g. emergence or survival rate in the context of small sample sizes and unbalanced designs). The use of the maximum likelihood estimate as the summary statistic of the probability is motivated by its superior asymptotic estimation properties, i.e. $\hat{p}$ is the minimum variance unbiased estimator of the probability parameter in the binomial distribution (Johnson *et al.* 1993). In contrast, the mean of the posterior distribution, $\bar{p}$, is a biased although consistent (i.e. the bias becomes negligible for large sample sizes) estimator of the probability parameter p in the binomial distribution. In the case of an uninformative prior distribution the bias is $\bar{p} - \hat{p} = (1 - 2\hat{p})/(n + 2)$. However, the reason for calculating summary statistics in ecological studies is to provide a good representation of our knowledge of the process, and it is not necessarily the summary statistic with the best asymptotic estimation properties that is the best at communicating our knowledge.

Motivating example

Imagine two plots where the survival of five and ten individuals, respectively, is followed. In both plots there are zero survivors. The densities of the posterior distribution of the survival probability, assuming that the number of survivors is binomially distributed and there is no prior information, are shown in Fig. 1. The density of the posterior distribution may be interpreted as our ignorance or uncertainty about the probability of survival after we have made our observations (Clark 2007). Clearly we are more certain that the survival probability is low in the plot with ten individuals compared to the plot with five individuals and this knowledge is reflected in the shape of the densities of the posterior distribution, i.e., the density in the case of $n = 5$ is more flat and consequently has a relatively larger variance compared to $n = 10$. However, this information is not reflected in the maximum likelihood estimate of the survival probability, which is zero in both cases. On the other hand, the means of the densities of the posterior distribution of the survival probability are $1/12$ and $1/7$, respectively, which is a better representation of the difference between the two densities and consequently our uncertainty of the survival probability. Furthermore, note that the maximum likelihood estimates of the survival probability have relatively little support in the data, i.e. the mode of the asymmetric density at $\hat{p} = 0$ is a poor representation of the survival data as represented by their posterior distributions.

Discussion

In general it can not be recommended to base a statistical analysis of frequency data on point estimates of the probability parameter. It is better to use the collective properties of the assumed binomial distribution, e.g. by using generalized linear models (McCullagh & Nelder 1999), rather than basing a statistical analysis on point estimates. However, in the sometimes difficult task of communicating complicated ecological results, it is often desirable to construct indices or graphs that summarise key ecological messages, and for this point

estimates are indispensable. For example, a common research question in ecological studies is to compare survival between two treatments along an environmental gradient or through time. In order to account for the effect of unexplained spatial heterogeneity in a natural environment the study is often arranged as a number of randomly positioned paired plots, which may be unbalanced and have relatively small sample sizes. A popular choice for depicting and analysing the effects of a treatment is to look at the log response ratio (lnRR index), which is the logarithm of the ratio of the mean response between the modified and control treatment (Hedges *et al.* 1999), or other related indices. The lnRR index is an effect size index that was developed in a meta-analyse context and is now widely used in the plant interaction literature (see Armas *et al.* (2004), and Oksanen *et al.* (2006) for a comparison of commonly used index quantifying plant interactions). The lnRR index presents two desirable properties which make it relatively easy to analyse the effects of the treatment using standard statistical methods: (1) the lnRR index linearizes the metric, the log ratio is affected equally by changes in either nominator or denominator that means symmetry for changes in either the modified or the control treatment and (2) normalizes the sampling distribution that is originally skewed (Hedges *et al.* 1999). Furthermore the key ecological messages are easily displayed on graphs, where $\log(1) = 0$ is the point of interest corresponding to no difference between the modified and control treatment. However, a drawback of the index is that it is not defined for an extreme response such as no survivors in either the modified or control treatment. Our argument is now that when constructing such indices, it is better to summarise our uncertainty of the probability parameter after we have made our observations by the mean of the Bayesian posterior distribution rather than summarising the probability parameter by the maximum likelihood estimator. This allows a fair comparison of subplots with an unequal and low number of replicates, and avoids the practical problem of undefined indices due to zero values, which have relatively little support by the data. Furthermore, when constructing

indices or graphs using the mean of the posterior distribution of the probability it is possible to include additional information in the prior distribution. For example, if background mortality is known to vary along an environmental gradient then this knowledge may be integrated in the prior distribution. This integration of knowledge into the index will enable a more comprehensive graphical representation of the data, which in some cases may be useful when communicating ecological results (see Chew (1971) for a thorough discussion of how to choose a prior distribution).

The question of the relevant point estimator for the probability parameter in the binomial distribution is not a new problem. The problem has been studied since the 18th century, where it was introduced by Pierre-Simon Laplace as “the sunrise problem”, i.e., "What is the probability that the sun will rise tomorrow?". The solution of Laplace was identical to expression (3), although he derived it differently. Nevertheless, the solutions to the problem are generally unknown to ecologists, who consistently use the maximum likelihood estimator as the point estimator of the probability parameter, even at the price of discarding data, without realising that there exist meaningful alternatives.

Conclusion

In this note the mean of the Bayesian posterior distribution is suggested as a relevant estimator of the probability parameter in order to incorporate the uncertainty of our knowledge in studies dealing with frequency data, small sample sizes and unbalanced design.

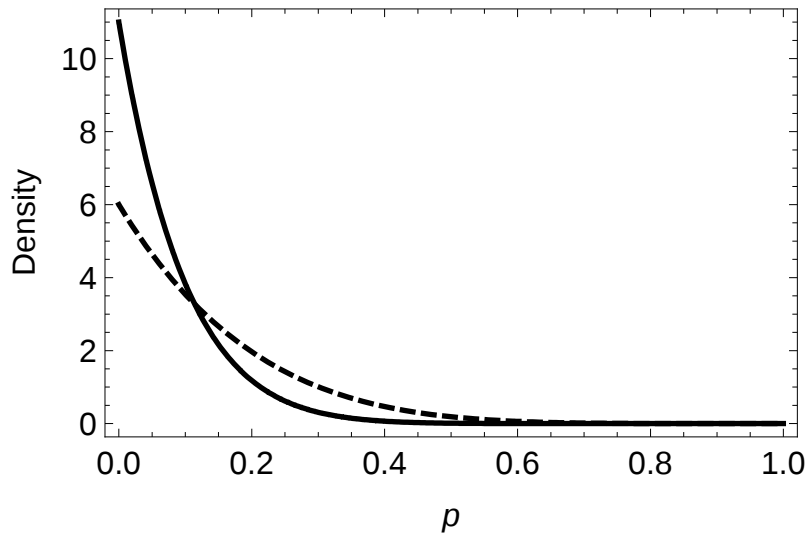
References

- Armas C., Ordiales R. & Pugnaire F.I. (2004) Measuring plant interactions: A new comparative index. *Ecology*, 85, 2682-2686
- Chew V. (1971) Point estimation of the parameter of the binomial distribution. *American Statistician*, 25, 47-50

- Clark J.S. (2007) *Models for ecological data*. Princeton University Press, Princeton.
- Hedges L., Gurevitch J. & Curtis P. (1999) The meta-analysis of response ratios in experimental ecology. *Ecology*, 80, 1150-1156
- Johnson N.L., Kotz S. & Kemp A. (1993) *Univariate discrete distributions*. John Wiley, New York.
- McCullagh P. & Nelder J.A. (1999) *Generalized linear models*. Chapman & Hall, Boca Raton.
- Oksanen L., Sammul M. & Magi M. (2006) On the indices of plant-plant competition and their pitfalls. *Oikos*, 112, 149-155

Figure

Figure 1. The density of the posterior distribution of the survival probability (the parameter p) for $x = 0$ (zero survivors) when $n = 10$ (full line) and $n = 5$ (dashed line), assuming an uninformative prior distribution ($\alpha = \beta = 1$). The maximum likelihood estimates of the two cases are equal ($\hat{p}(x = 0, n = 10) = \hat{p}(x = 0, n = 5) = 0$), whereas the means of the posterior distributions differ ($\bar{p}(x = 0, n = 10) = 1/12 < \bar{p}(x = 0, n = 5) = 1/7$), in accordance with our increased belief in a low survival in the case of ten individuals. Note that the variance of the posterior distribution is larger in the case of $n = 5$ compared to $n = 10$, which reflects our relatively larger uncertainty of the survival probability.



– Annexe 3 –

Survival facilitation and biomass competition in herbaceous communities: the role of plant phenology to explain interspecific differences

En préparation pour *Journal of Vegetation Science*

Adeline FAYOLLE¹, Christian DAMGAARD², Cyrille VIOLLE³, Eric GARNIER¹ & Marie-Laure NAVAS^{1,4}

¹ CNRS-CEFE, UMR 5175, 1919, Route de Mende, 34293 Montpellier Cedex 5, France

² Department of Terrestrial Ecology, National Environmental Research Institute, University of Aarhus, DK-8600 Silkeborg, Denmark

³ School of Biology, Georgia Institute of Technology, Atlanta, GA 30332, USA

⁴ Montpellier SupAgro, UMR 5175, 2 Place Viala, 34060 Montpellier Cedex 1, France

Running headline : Plant phenology and interspecific interactions

Abstract

1. Aim. This study aimed to disentangle the contrasted response between survival facilitation and biomass competition usually observed in plant-plant interaction experiments. In a comparative experiment involving five graminoid target species and four herbaceous communities, changes in plant interactions through time and the response to interactions among target performance (survival and biomass), target species and communities were investigated.

2. Location. The study was conducted on the Larzac Causse, a limestone plateau in Southern France submitted to harsh winters and severe summer droughts. Five native perennial graminoids that differed in stature, phenology and local abundance were transplanted in four plant communities that differed in both land use and soil type and had strongly contrasted specific and functional structure.

3. Methods. Target individuals of the five investigated species were followed over a growing season in the four plant communities as well as in paired control plots in which the vegetation had been removed. Allometric relationships were established between morphology and biomass to estimate the growth of individual plants.

4. Results. The response to interactions was consistent among the five species in the four communities and was independent of community structure and functional diversity. Survival tended to be favoured under the cover of neighbours because of micro climatic amelioration under plant cover during winter. The effect of plant-plant interactions on plant growth was initially approximately neutral and afterwards became more and more competitive over the growing season. Biomass depletion of target individuals was strongly attributable to the height of the neighbouring plants and thus to light/water competition for all species. Both the timing of response and the outcome of competition at the end of the experiment were strongly related to species phenology: earlier phenology enable species to avoid competition.

5. Main conclusions. Plant phenology explains inter-specific differences in response to interactions. The timing of plant-plant interactions explains the differential response between survival facilitation and biomass competition in herbaceous plant communities. The relationship between plant trait and competitive response needs however further examination across growth forms.

Key-words: Biomass, Competition, Facilitation, Herbaceous species, Phenology, Survival

Introduction

Plants interact in different ways and the outcome of plant interactions ranges between competition and facilitation. Competition is the negative effect of a plant on the performance of another plant because of the use of the same resources (Welden & Slauson 1986). Facilitation is the positive effect of a plant on the performance of another plant (Bruno *et al.* 2003) due to microclimatic amelioration, improved soil fertility or water availability close to the benefactor (e.g. Franco & Nobel 1988; e.g. Hunter & Aarssen 1988; Gomez-Aparicio *et al.* 2005). Theoretical and empirical studies have highlighted the fact that positive and negative interactions occur simultaneously in plant communities (e.g. Greenlee & Callaway 1996; Callaway & Walker 1997; Holmgren *et al.* 1997; Pugnaire & Luque 2001). The outcome of the interactions measured in plant interaction experiments on a single performance thus corresponds to the sum of these negative and positive effects (Brooker & Callaghan 1998). A new pattern is emerging in the study of the balance between competition and facilitation involving several measures of ecological success and/or vital rates. Indeed, differential response have been reported in several experiments: between adult survival and plant growth (Liancourt *et al.* 2005), between survival, plant growth and reproduction

(Eckstein 2005), between seedling and adult for both survival and growth (Howard & Goldberg 2001; Schiffers & Tielbörger 2006) and among a single life-stage: between emergence and both survival and biomass during recruitment (Fayolle *et al.* 2009). These results may suggest a differential impact of plant interactions on different measures of ecological success based on a temporal dependence and/or different environmental cue. Indeed competition is a resource-driven process while facilitation is usually a micro-climatic amelioration (*e.g.* temperature buffering, evapotranspiration limitation).

The hypotheses tested in this study are that the net-effect of plant-plant interactions may vary *i)* with the investigated measure of ecological success (survival *versus* biomass) since they are driven by different process (micro-climate *versus* resource) and *ii)* with time since both processes do not necessarily occur simultaneously. Furthermore, using a comparative analysis of the functional traits and resource-use strategies of the different species, we speculate on the different mechanisms that may explain the different outcomes of plant interactions during the growing season. In order to test this hypothesis a plant interactions experiment was established in calcareous grassland communities differing in land use and soil type. The four communities strongly differed in specific structure (species composition and abundance) and functional structure (species trait values and distribution within communities). Target individuals of five native perennial graminoid species, which exhibited different resource-use strategies and abundance patterns, were transplanted into the four herbaceous communities and in paired control plots where the vegetation had been removed. Regular censuses were performed throughout the experiment to record survival and to estimate biomass of target individuals, as well as the height of the neighbouring plant communities.

Materiel & Methods

Field site

The experiment was conducted at the INRA La Fage experimental station (43°55'N, 3°05'E, 790 m above sea level) located on the Larzac Causse, 100 km north of Montpellier, Southern France. This limestone plateau is submitted to recurrent summer droughts and severe winter conditions. The mean annual temperature is 9.5°C and the mean annual precipitation 1075mm, most of which falling in Spring and Autumn. Typical landscape of the Larzac Causse consists of a mosaic of calcareous rangelands dominated by *Bromus erectus* with scattered shrubs, mainly the unpalatable *Buxus sempervirens* and *Juniperus communis* and woodlands of the native *Pinus sylvestris* and introduced *Pinus nigra*. This study explicitly focuses on herbaceous communities of the experimental station.

Plant communities

The four herbaceous plant communities selected differed in land use treatment and soil type (Table 1). The grazed and fertilized community on limestone has been intensively grazed and has received mineral nitrogen and phosphorous (65 and 40 kg.ha⁻¹.y⁻¹ respectively) since 1978. This community was dominated by *Bromus erectus*, *Bromus hordeaceus* and *Poa bulbosa* and was characterized by a high proportion of annual species and low species richness. The grazed communities on limestone and dolomite are slightly sheep grazed since 1972. These two communities were both characterized by the strong dominance of *B. erectus* and high species richness due to lots of forb species with very low relative abundance. The abandoned community on dolomite has been prevented from sheep grazing since 1987. This community was characterized by the codominance of *B. erectus*, *C. humilis* and *S. pennata* and low species richness. The floristic composition of each community was assessed in 2007 with eight quadrats of one m² per community type.

The functional characteristics of the four communities were characterized by the mean trait value weighed by species relative abundance (Violle *et al.* 2007), calculated for four traits involved in resource use (Table 1). This functional descriptor described the trait value of a randomly selected individual. Traits were measured on both dominant and minor species (72 species of the 83 encountered) in 2006 following standardized protocols Cornelissen *et al.* (2003). The specific leaf area (SLA, ratio of a leave surface on its dry mass) and the leaf dry mater content (LDMC) were measured on 10 individuals among the 30 randomly selected for the reproductive height (repH) measurements. The species leaf isotopic composition in carbone ($d^{13}C$) was conducted on three samples obtained by pooling the 10 original leaves used for the SLA and LDMC. A gradient in SLA and LDMC values was detected: species exhibited high SLA and low LDMC in the sheep grazed and fertilized community on limestone, intermediate trait value in the grazed communities, while low SLA and high LDMC in the abandoned community on dolomite. Traits variations were less important among communities for repH and $d^{13}C$.

Target species

We selected as target species five native perennial graminoid species with contrasted stature and phenology that differed in relative abundance in the four communities. *Bromus erectus* Huds. is an erected grass, 30-100 cm high, with an intermediate phenology and dominant in all communities (14-43% relative abundance). *Brachypodium pinnatum* (L.) P.Beauv. is an erected and rhizomatous grass, 30-90 cm high, with a late phenology and slightly abundant in the sheep grazed communities (~ 0.5% relative abundance). *Carex humilis* Leyss. is a clonal sedge, 5-10 cm high, with an early phenology and that forms rings of densely aggregated ramets. This species is relatively abundant in the sheep grazed community on limestone and dolomite (2.5 and 5% relative abundance respectively) and dominant in the abandoned community on dolomite (22% relative abundance). *Festuca christiannii-bernardii* Kerguélen,

25-50 cm high and *Koeleria vallesiana* (Honck.) Gaudin, 10-50 cm high, are both cespitose grasses with an intermediate phenology which are subordinate species *sensu* Grime (1998) in the grazed and abandoned communities (1-8% and 2-5% relative abundance respectively). These characteristics of target species were extracted from local flora (Bernard 1996). Target species traits (SLA, LDMC, repH and $\delta^{13}\text{C}$) were also measured as these species naturally occurred in the four communities.

Plant interaction experiment

As recruitment is rare for the species considered we focused on the adult stage. After multiplication and growth of ramets collected in the abandoned treatment so that plants were not grazed the year before the experiment, individuals were transplanted on the field site (10th of October) into the four communities as followed. Four pairs of with and without vegetation plots were established per community and fenced to prevent grazing during the experiment. Within each plot four individuals per target species were randomly located in the community. Control plots were regularly weeded by hand during the experiment. Every two months during winter and every month until March, survival was recorded and morphology was characterized by plant height and lateral spread for each of the 640 target individuals (5 target species $\times$ 4 individuals per plot $\times$ 4 types of community $\times$ 2 neighbour density: with and without vegetation $\times$ 4 replicates). At the same time, community height was measured on four random plants per plot. At the end of the experiment (27th of July 2007), the above-ground biomass of each surviving individual was collected and dried two days at 60°C.

Quantifying interactions

Each transplanted plant was monitored regularly to record early mortality. Survival probability, p , was estimated per interaction plot as the mean of the posterior distribution of the probability to take into account the unbalanced mortality due to transplantation. Thus,

$$p_t = \frac{n_t + 1}{n_{t1} + 2} \quad (1)$$

where n_t and n_{t1} are respectively the number of surviving individuals at time t and $t1$ (first census the 7th of december 2006).

To model target plant growth with and without vegetation and thus reconstruct the timing of interactions, Log transformed allometric relationships between individual plant dry biomass and their height and lateral spread measured at the end of the experiment were established for each target species ($R^2 > 0.40$ and $P < 0.001$, Table 2). The estimated biomass was corrected in order to control for a systematic bias introduced by the log-transformation (Sprugel 1983). Lateral spread was the best predictor of dry biomass for each target species. The estimated effect of vegetative height was only significant for *B. erectus*. However, since the aim of the regression solely was to estimate biomass, both the lateral spread and height coefficients were used for the estimation. The median of target plant species biomass per plot was used to detect the average interaction experienced by all plot ‘members’.

We calculated the Log Response Ratio (lnRR index, Hedges *et al.* 1999) to quantify the direction and strength of interactions as:

$$\ln RR(X_{ij}) = \ln\left(\frac{X_{ij}}{X_{ic}}\right) \quad (2)$$

where X_{ij} and X_{ic} are the performance X , survival or biomass, of target species i with neighbour j and in c the paired control plot without vegetation respectively. A negative value of the lnRR index indicates competition, whereas a positive value indicates facilitation.

Statistical analysis

Analyses of variance were performed to identify differences among communities for both specific (species richness and evenness) and functional (SLA, LDMC, repH and $\delta^{13}\text{C}$) descriptors. Significant differences among communities were detected with Tukey post-hoc test. The possible facilitative or competitive effect of neighbours was tested *i*) using the Wilcoxon test between each paired of target biomass with and without neighbours and *ii*) by

comparing observed survival with simulated expected survival in a model of binomial distributed survival with equal survival probabilities. Analyses of variance were used to identify differences in the final outcome of interactions (lnRR index for survival and biomass) and the effect of target species, neighbour identity and the interaction term. Repeated analyses of variance were performed to test for the fixed effects of community identity and time, as well as their interaction, on the lnRR index. We linked lnRR index to the height of neighbouring communities with Spearman's correlation coefficient for each community. A linear regression was fitted per target species between mean data per community for each census and community height. Slope of the regression and final lnRR for biomass was finally related to target species traits with Spearman's regression coefficient. The statistical analyses were conducted with the R-CRAN software (R Development Core Team 2007).

Results

Outcome of interactions at the end of the growing season

Target performances were significantly different with and without vegetation at the end of experiment (Fig. 1). There was a positive effect of vegetation on survival of all target species but *B. erectus*. The grazed and fertilized community had the strongest facilitative effect. Outcome of interactions measured on survival thus depended on both target species identity and community type (Table 3). Strong competitive interactions for biomass were observed for all species but *C. humilis*. Outcome of interactions measured on biomass depended only on species identity without differences between communities (Table 3). The same result was obtained when *C. humilis* was not considered in the analysis. The non-significant interaction term between community type and target species identity for both survival and biomass indicated a convergent response of the five target species. Given the low range of variation of

lnRR for biomass and survival, neighbour ranking were weakly conserved among target species and were not clearly linked to either functional or specific community structure.

Temporal changes in plant-plant interactions

Neutral interaction (*B. erectus*, lnRR not significantly different from 0) and increasing facilitation (the four other target species, lnRR > 0) were observed in the four communities over time for target plant survival (Fig. 2A to E). For *B. pinnatum*, *C. humilis* and *F. christiannii-bernardii*, there was a significant effect of community type in the temporal pattern of survival due to the more facilitative effect of the grazed and fertilized community than any other communities. Neutral, facilitative and competitive effects of neighbouring communities were observed on the biomass of the target plants (Fig. 2F to J). There was a significant and negative effect of time for each target plant species. Indeed after the stable winter and early spring phase (until the day 150, mid April), biomass depletion increased over time to reach its maximum at the end of the experiment; except for *C. humilis*, which exhibited a pattern of facilitative to neutral interactions. The significant effect of interaction between time and community for *B. erectus*, *C. humilis* and *F. christiannii-bernardii* was due to the less competitive effect of the grazed and fertilized community on limestone.

Neighbour growth and interaction intensity

Growth of the four communities started in mid may (180 days after the beginning of the experiment). Maximum reproductive and vegetative height was reached in mid June and stayed constant until the end of the experiment. The outcome of interaction measured on biomass at each census was clearly explained by community height (Fig. 3). Significant negative relationships were found between lnRR of biomass and vegetative height for all target species: the slope of these relationships indicated the speed of biomass depletion due to neighbour height. In the target viewpoint, a flat slope was interpreted as a strong competitive response, *C. humilis* for example, because target plant biomass was weakly affected by the

growth of neighbours, while a deep slope indicated a weak competitive response, *B. pinnatum* for example. Interestingly, the slope of these relationships was correlated to target species phenology as measured with the onset of flowering (Fig. 4).

Discussion

Variations in plant interactions

The contrasted pattern of interactions detected depended on the performance considered both in terms of dynamics and outcomes at the end of the experiment. The established communities had a facilitative effect on survival of all target species but *B. erectus* and this facilitative effect was higher in the grazed and fertilized community (Figs. 1, 2). The established communities had a competitive effect on biomass of all target species except *C. humilis*, and the effect of competition was lower in the grazed and fertilized community (Figs. 1, 2). Target biomass depletion was clearly linked to neighbour growth, as measured with vegetative height (Fig. 3). Differences in experienced interaction over time and between survival and biomass were thus clearly detected in this experiment as proposed by Aarssen & Keogh (2002). The result of a facilitated survival and a depleted biomass is consistent with previous work in other herbaceous systems: alpine plant communities (Liancourt *et al.* 2005) or central European grasslands under contrasted water availability levels (Eckstein 2005). The switch in interactions over time was not due to target ontogeny in this experiment but to micro-climatic and resource availability modifications under the plant cover in each community (see the development below).

From protection to resource competition

The climate on the Larzac Causse is particularly harsh and plant growth is constrained to a short time period. The observed facilitation for survival that occurred early in the season is consistent with the hypothesis of microclimate amelioration under the cover of neighbours

during winter. In contrast, target biomass reduction (competition) was initiated by neighbouring vegetation growth (Fig. 2). Competition was strongly linked to plant height in the community over the growing season (Fig. 3). In the search for traits predicting plant competitive ability, size related trait and particularly height appeared as a good predictor of competitive effect as proposed by McGill (2006) for multispecific communities and demonstrated for adult plants in pair wise experiments (e.g. Gaudet & Keddy 1988; Keddy & Shipley 1989). The relevance of this relationship in multi-species communities with contrasted specific and functional structure and over a growing season is firstly demonstrated here. The resources at the basis of the interaction were not quantified but we hypothesized the role of light and/or water limitation since plant height was already demonstrated as a good proxy of light and water availability under plant cover with a mechanistic approach in an experimental garden (Violle 2007).

Similarity of neighbour effect

Communities with a contrasted specific and functional structure had the same positive effect on survival and competitive effect on biomass (Table 3). This result may illustrate the dominance of perennial graminoid species, particularly *B. erectus* in these four communities. Thus the micro-climate modification and resource depletion under plant cover of each community may be similar (Tremmel & Bazzaz 1993; Leishman 1999) and successfully depicted with plant height. When plant are not prevented from growing, competition intensity at the end of the growing season is the same although strong differences in community specific and functional structure. Symmetrically, intense root competition in rough fescue grassland despite its severe impact on individual plants was demonstrated to have little effect on overall community structure (Lamb & Cahill 2008). The importance of competition in herbaceous communities thus appears to depend on the external factors that prevent the

competition process such as grazing and disturbance in a wider view (Welden & Slauson 1986; Brooker *et al.* 2005).

Interaction intensity and target species characteristics

Species with a contrasted strategy and abundance patterns responded in the same way to interactions but with different magnitude of response (Table 3). The timing and speed of response to interactions because of difference in phenology and growth rate was already highlighted as a limitation to the interpretation of neighbour manipulation experiments (Aarssen & Epp 1990). The regular censuses and allometric relationships established in this experiment allowed to follow the timing of interactions. Indeed the speed of target response was clearly related to plant phenology (Fig. 3) so as the outcome of interactions at the end of the experiment (Fig. 4). Interestingly the other trait tested in this experiment such as specific leaf area did not indicate any effect of plant growth rate on species response to interactions. The competitive response identified in this study thus corresponded to the escaping strategy *sensu* Keddy (1998). Among these native graminoid species the plants that acquire resource earlier suffer the least of competition. However plant response to competition may be growth form dependent and relationship between plant traits and competitive response needs further examination.

Acknowledgements

This publication is part of the DIVHERBE project (French National Programme ECOGER). The authors want to thank Jacques Bouix and Paul Autran for access to the experimental station INRA La Fage. Alain Blanchard and David Degueldre helped to set up the experiments *in situ*. Virginie Pons and Marine Birouste assisted in the data collection and biomass weighing.

References

- Aarssen L.W. & Epp G.A. (1990) Neighbor manipulations in natural vegetation - A review. *Journal of Vegetation Science*, 1, 13-30
- Aarssen L.W. & Keogh T. (2002) Conundrums of competitive ability in plants: what to measure? *Oikos*, 96, 531-542
- Bernard C. (1996) *Flore des Causses*. Bulletin de la Société Botanique du Centre-Ouest.
- Brooker R., Kikvidze Z., Pugnaire F., Callaway R., Choler P., Lortie C. & Michalet R. (2005) The importance of importance. *Oikos*, 109, 63-70
- Brooker R.W. & Callaghan T.V. (1998) The balance between positive and negative plant interactions and its relationship to environmental gradients: a model. *Oikos*, 81, 196-207
- Bruno J.F., Stachowicz J.J. & Bertness M.D. (2003) Inclusion of facilitation into ecological theory. *Trends in Ecology & Evolution*, 18, 119-125
- Callaway R.M. & Walker L.R. (1997) Competition and facilitation: A synthetic approach to interactions in plant communities. *Ecology*, 78, 1958-1965
- 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. (2003) A handbook of protocols for standardised and easy measurement of plant functional traits worldwide. *Australian Journal of Botany*, 51, 335-380
- Eckstein R.L. (2005) Differential effects of interspecific interactions and water availability on survival, growth and fecundity of three congeneric grassland herbs. *New Phytologist*, 166, 525-536
- Fayolle A., Violle C. & Navas M.-L. (2009) Differential impacts of plant interactions on herbaceous species recruitment: disentangling factors controlling emergence, survival and growth of seedlings. *Oecologia (In press)*

- Franco A.C. & Nobel P.S. (1988) Interactions between seedlings of *Agave deserti* and the nurse plant *Hilaria rigida*. *Ecology*, 69, 1731-1740
- Gaudet C.L. & Keddy P.A. (1988) A comparative approach to predicting competitive ability from plant traits. *Nature*, 334, 242-243
- Gomez-Aparicio L., Gomez J.M., Zamora R. & Boettinger J.L. (2005) Canopy vs. soil effects of shrubs facilitating tree seedlings in Mediterranean montane ecosystems. *Journal of Vegetation Science*, 16, 191-198
- Greenlee J.T. & Callaway R.M. (1996) Abiotic stress and the relative importance of interference and facilitation in montane bunchgrass communities in western Montana. *American Naturalist*, 148, 386-396
- Grime J.P. (1998) Benefits of plant diversity to ecosystems: immediate, filter and founder effects. *Journal of Ecology*, 86, 902-910
- Hedges L., Gurevitch J. & Curtis P. (1999) The meta-analysis of response ratios in experimental ecology. *Ecology*, 80, 1150-1156
- Holmgren M., Scheffer M. & Huston M.A. (1997) The interplay of facilitation and competition in plant communities. *Ecology*, 78, 1966-1975
- Howard T.G. & Goldberg D.E. (2001) Competitive response hierarchies for germination, growth, and survival and their influence on abundance. *Ecology*, 82, 979-990
- Hunter A.F. & Aarssen L.W. (1988) Plants helping plants. *Bioscience*, 38, 34-40
- Keddy P., Fraser L. & Wisheu I. (1998) A comparative approach to examine competitive response of 48 wetland plant species. *Journal of Vegetation Science*, 9, 777-786
- Keddy P. & Shipley B. (1989) Competitive hierarchies in herbaceous plant-communities. *Oikos*, 54, 234-241
- Lamb E.G. & Cahill J.F.J. (2008) When competition does not matter: Grassland diversity and community composition. *American Naturalist*, 171, 777-787

- Leishman M.R. (1999) How well do plant traits correlate with establishment ability? Evidence from a study of 16 calcareous grassland species. *New Phytologist*, 141, 487-496
- Liancourt P., Callaway R.M. & Michalet R. (2005) Stress tolerance and competitive-response ability determine the outcome of biotic interactions. *Ecology*, 86, 1611-1618
- McGill B.J., Enquist B.J., Weiher E. & Westoby M. (2006) Rebuilding community ecology from functional traits. *Trends in Ecology & Evolution*, 21, 178-185
- Pielou E.C. (1969) *An introduction to mathematical ecology*. Wiley, New York.
- Pugnaire F.I. & Luque M.T. (2001) Changes in plant interactions along a gradient of environmental stress. *Oikos*, 93, 42-49
- R Development Core Team (2007) R: A language and environment for statistical computing. URL <http://www.R-project.org>
- Schiffers K. & Tielbörger K. (2006) Ontogenetic shifts in interactions among annual plants. *Journal of Ecology*, 94, 336-341
- Sprugel D.G. (1983) Correcting for bias in log-transformed allometric equations. *Ecology*, 64, 209-210
- Tremmel D.C. & Bazzaz F.A. (1993) How neighbor canopy architecture affects target plant performance. *Ecology*, 74, 2114-2124
- Violle C. (2007) Compétition, réduction des ressources et traits fonctionnels dans les communautés herbacées. In: *Biologie des Populations et Ecologie*. Université Montpellier II, Sciences et Techniques du Languedoc, Montpellier
- Violle C., Navas M.-L., Vile D., Kazakou E., Fortunel C., Hummel I. & Garnier E. (2007) Let the concept of trait be functional! *Oikos*, 116, 882-892
- Welden C.W. & Slauson W.L. (1986) The intensity of competition versus its importance - An overlooked distinction and some implications. *Quarterly Review of Biology*, 61, 23-44

Tables

Table 1. Plant community description: specific and functional structure. The quantitative variables are summarised by mean values ($\pm$ standard error). Letters indicate significant mean contrasts among communities at $P < 0.05$ (Tukey's honestly significant difference Post-hoc test). Dominant species correspond to those species that contribute to 80% of the total biomass of the community (Grime 1998). Richness is the species density per square meter and evenness is the Pielou's J (1969). Community functional parameter (mean functional trait weighed by species relative abundance) is given for: SLA, specific leaf area; LDMC, leaf dry mater content; repH, reproductive height and $d^{13}C$, leaf isotopic composition in carbone.

		Community type			
		Fertilized and sheep grazed on limestone	Sheep grazed on limestone	Sheep grazed on dolomite	Abandonned on dolomite
Species	Dominant Species	<i>Poa bulbosa</i> <i>Bromus erectus</i> <i>Bromus hordeaceus</i> <i>Vulpia myuros</i> <i>Festuca rubra</i>	<i>Bromus erectus</i> <i>Vulpia myuros</i> <i>Festuca rubra</i>	<i>Bromus erectus</i> <i>Stipa pennata</i>	<i>Stipa pennata</i> <i>Bromus erectus</i> <i>Carex humilis</i> <i>Festuca christiannii-bernardii</i> <i>Koeleria vallesiana</i>
	Richness	^a 11.2 ($\pm$ 1.7)	^b 18.5 ($\pm$ 1.5)	^b 18.6 ($\pm$ 1.3)	^a 12.6 ($\pm$ 0.7)
	Evenness	^{ab} 0.71 ($\pm$ 0.02)	^{ab} 0.71 ($\pm$ 0.02)	^a 0.68 ($\pm$ 0.03)	^b 0.79 ($\pm$ 0.02)
Traits	SLA ($m^2.kg^{-1}$)	^a 22.00 ($\pm$ 0.61)	^b 17.52 ($\pm$ 0.55)	^c 14.87 ($\pm$ 0.36)	^d 12.79 ($\pm$ 0.41)
	LDMC ($mg.g^{-1}$)	^a 276 ($\pm$ 8)	^b 303 ($\pm$ 6)	^b 321 ($\pm$ 7)	^c 382 ($\pm$ 11)
	repH (cm)	^a 69.0 ($\pm$ 1.7)	^b 79.8 ($\pm$ 4.2)	^b 85.9 ($\pm$ 0.5)	^b 82.5 ($\pm$ 1.4)
	$d^{13}C$ (‰)	^a -27.92 ($\pm$ 0.02)	^{ab} -27.87 ($\pm$ 0.09)	^b -27.67 ($\pm$ 0.06)	^c -27.32 ($\pm$ 0.08)

Table 2. Allometric relationships between dry biomass and both plant vegetative height and lateral spread for each target species. The correction factor was calculated with the formula given by Sprugel (1983). The total number of surviving individuals (n) and used to fit the allometric relationships is indicated. Levels of significance for estimated coefficients correspond to: ns: non significant; *: $P < 0.05$; **: $P < 0.01$; ***: $P < 0.001$.

Target species		n	R ²	Estimated coefficients			Correction Factor
				Intercept	Lateral Spread	Vegetative Height	
<i>Bromus erectus</i>	Be	112	0.75***	-4.584***	1.953***	-0.516**	1.560
<i>Brachypodium pinnatum</i>	Bp	96	0.88***	-6.128***	2.031***	0.003ns	1.344
<i>Carex humilis</i>	Ch	77	0.40***	-4.933***	1.147***	0.076ns	1.290
<i>Festuca christiannii-bernardii</i>	Fcb	122	0.75***	-6.065***	2.335***	0.184ns	1.482
<i>Koeleria vallesianna</i>	Kv	121	0.64***	-5.224***	2.358***	-0.390ns	1.540

Table 3. Analyses of variance testing the effect of target species identity and community type on the final Log Response Ratio (lnRR) for survival and biomass. Since the interactions were not significant (lnRR not different from 0) for *B. erectus* survival and *C. humilis* biomass, analyses of variance were also performed without *B. erectus* survival and *C. humilis* biomass. The results are shown in brackets.

Performance	Source of variation (df)	<i>F</i>	<i>P</i>
Survival (without <i>Be</i>)			
	Target identity (4)	2.53 (1.76)	0.005 (0.167)
	Community type (3)	5.12 (5.23)	0.003 (0.003)
	Target identity X Community type (12)	0.66 (0.377)	0.781 (0.941)
Biomass (without <i>Ch</i>)			
	Target identity (4)	26.59 (5.55)	< 0.001 (0.002)
	Community type (3)	2.22 (1.66)	0.096 (0.189)
	Target identity X Community type (12)	0.95 (1.19)	0.503 (0.324)

Figure legends

Figure 1. Target survival (A to E) and biomass (F to J) with (black bars) and without (white bars) vegetation at the end of the experiment in the four communities. Significant differences in the Wilcoxon paired t-test are given, with level of significance: ns: non significant; ' : $P < 0.1$; *: $P < 0.05$; **: $P < 0.01$; ***: $P < 0.001$. Note the different scale between species for biomass.

Figure 2. Mean values ($\pm$ standard error) of interaction intensity (Log Response Ratio) over the growing season for survival (A to E) and biomass (F to J) of the five target species in the four communities. Symbols indicate community identity. The dotted line ($y = 0$, neutral interaction) delimits facilitative (above) and competitive interactions (under).

Figure 3. Interaction intensity measured on biomass (Log Response Ratio) and neighbour growth (Vegetative height) for the five target species in the four communities. Linear regressions between Log Response Ratio and community height are shown and Spearman correlation coefficients are given. Symbols indicate community identity. Significance levels correspond to: ns: non significant; *: $P < 0.05$; **: $P < 0.01$; ***: $P < 0.001$.

Figure 4. Relationship between target species phenology and mean ($\pm$ standard error) interaction intensity measured on biomass (Log Response Ratio) at the end of the experimentation in the four communities. The Spearman's correlation coefficient given is significant at $P < 0.05$.

Fig. 1

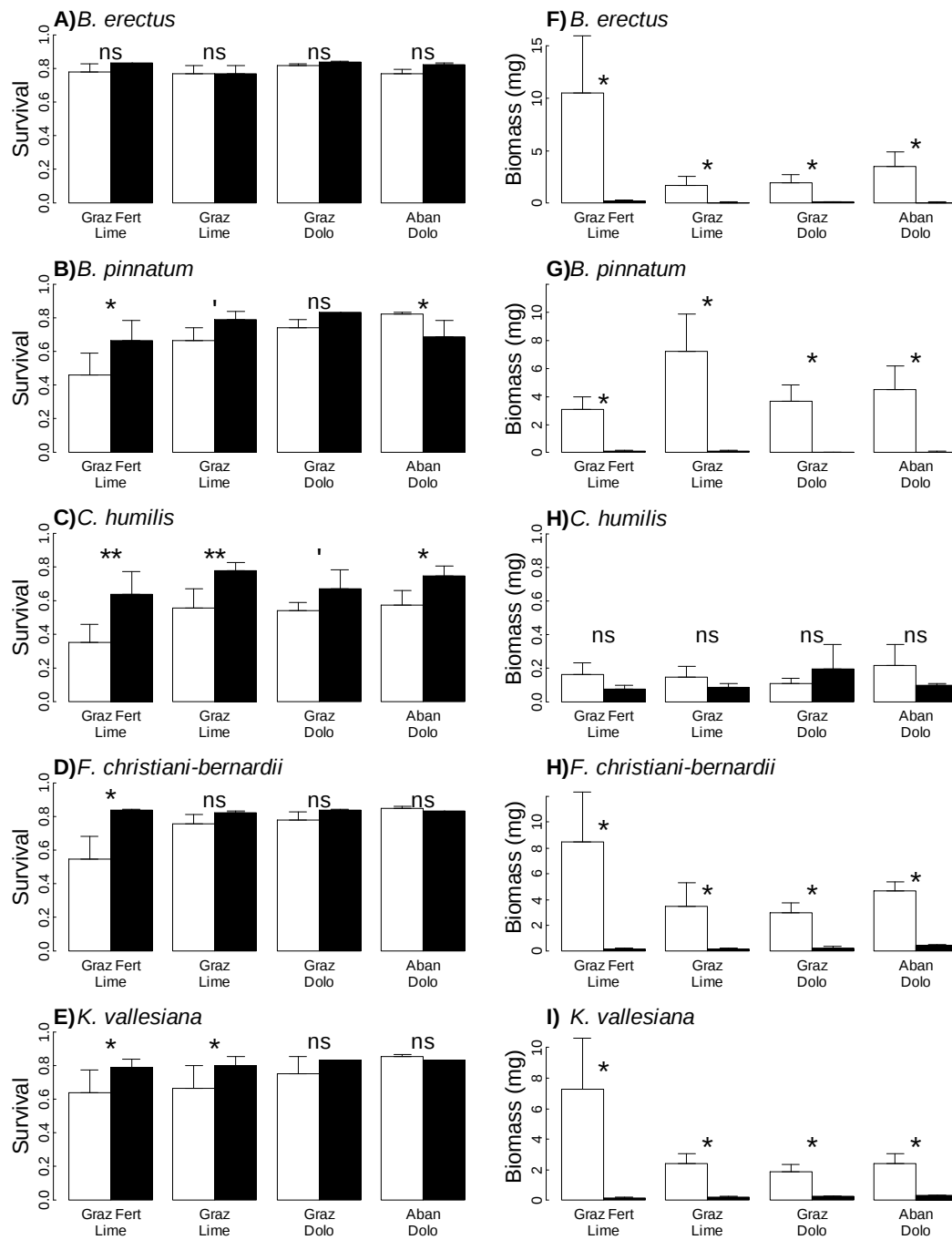


Fig. 2

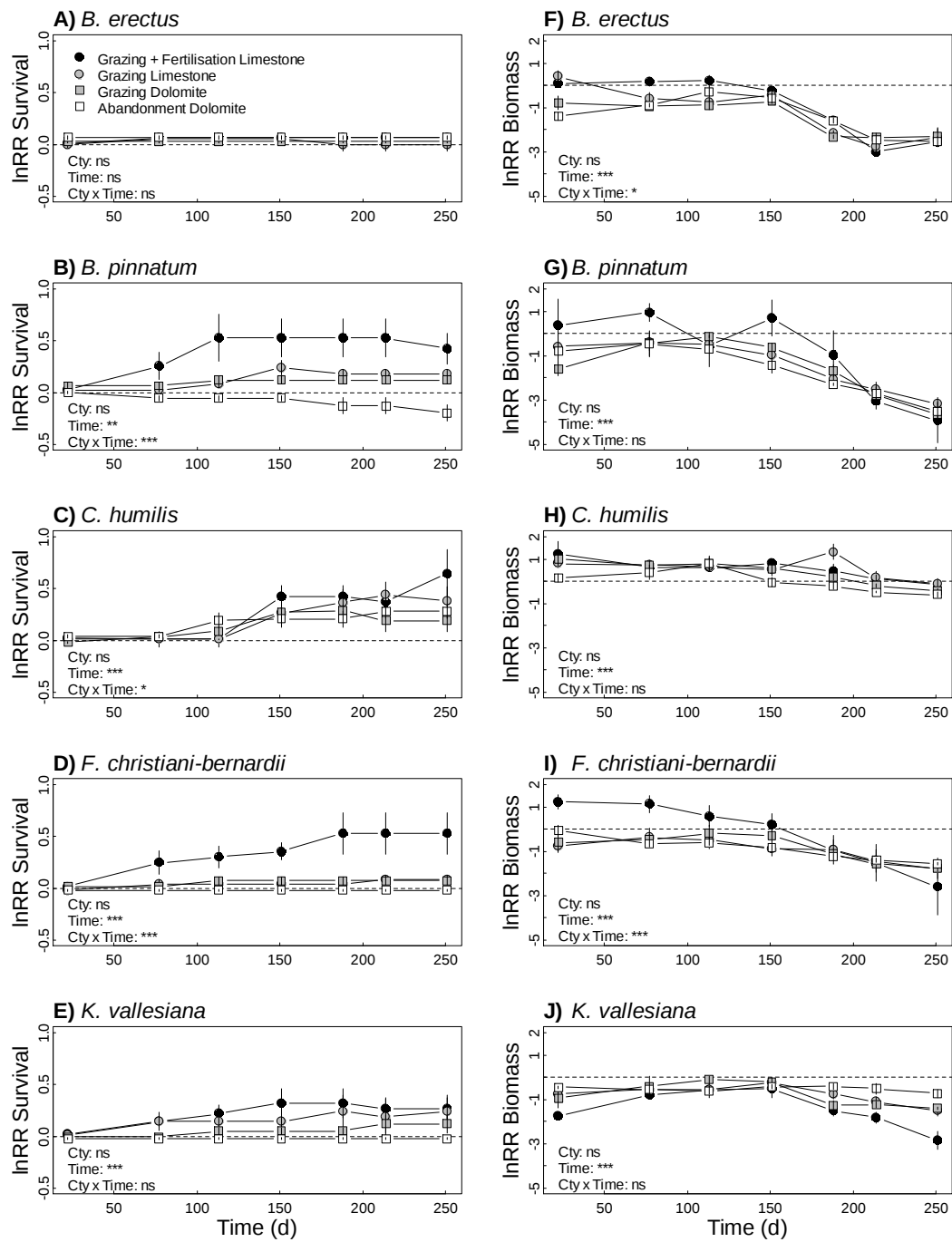


Fig. 3

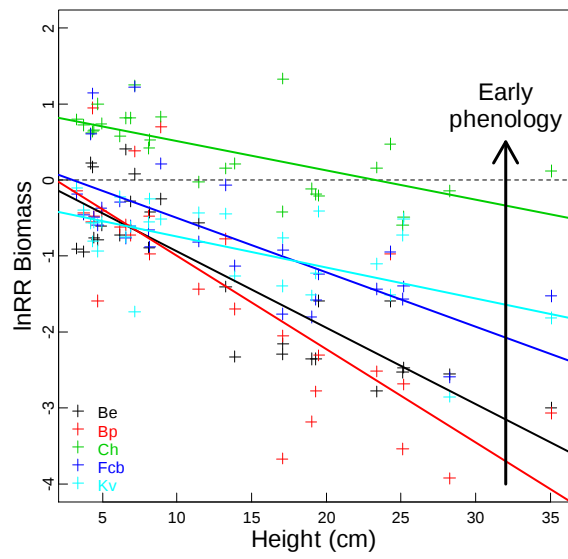
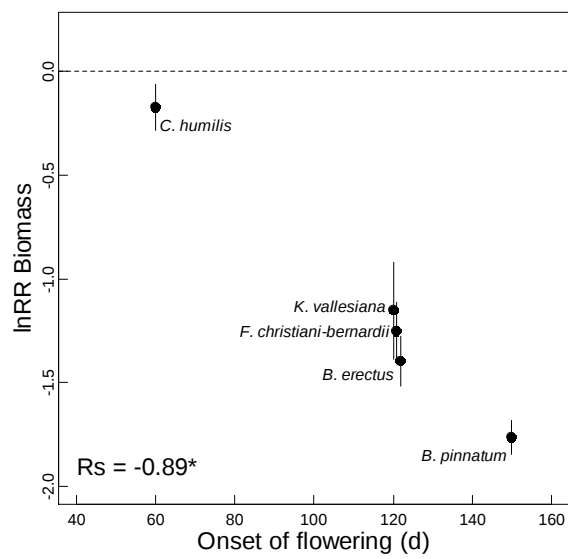


Fig. 4



RESUME en français

La réponse des communautés de plantes herbacées à la gestion du pâturage a été étudiée sur le domaine INRA de La Fage, Causse du Larzac. L'intensité de l'utilisation des terres est vue comme un filtre de perturbation et de ressource qui trie les espèces. Les traits fonctionnels sont placés au cœur d'une approche intégrée de l'étude de la structure des communautés.

Les variations continues des traits liés à l'acquisition des ressources et à une phénologie précoce traduisent le remplacement d'espèces tolérantes au stress par des espèces rudérales, le long du gradient d'intensité d'utilisation (évitement du pâturage). Les espèces graminoides sont présentes et particulièrement abondantes tout le long du gradient d'intensité d'utilisation des terres. Les changements d'identité des espèces et d'identité fonctionnelle reflètent néanmoins des différences de tolérance au pâturage entre ces espèces. A l'échelle de la communauté, la forte convergence fonctionnelle de ces traits confirme l'effet « filtre » des pratiques de gestion sur les espèces dominantes.

Par ailleurs, la richesse spécifique est maximale pour des niveaux intermédiaires de pâturage. Elle est associée à la coexistence de plusieurs types biologiques et à une forte richesse fonctionnelle. Ces résultats sont interprétés comme une extension de l'hypothèse de perturbation intermédiaire aux traits des espèces coexistantes.

Enfin, l'étude de la dynamique des interactions entre plantes expérimentées par cinq espèces cibles a permis d'identifier *i)* une tendance à la facilitation de la survie, et *ii)* une intense compétition pour la biomasse liée à la croissance des voisins. Si l'effet des communautés de structure spécifique et fonctionnelle contrastée est similaire, la réponse des espèces cibles dépend fortement de l'identité de l'espèce, et de la phénologie. Les espèces les plus précoces souffrent le moins de la compétition et bénéficie le plus de la facilitation.

COMMUNITY STRUCTURE OF HERBACEOUS PLANTS IN THE CAUSSES : SPECIES FUNCTIONAL STRATEGY AND INTERSPECIFIC INTERACTIONS

RESUME en anglais

Plant community response to grazing management was studied on the INRA La Fage experimental station, Larzac Causse. Land use practices were considered as a disturbance and resource filter that remove species. The integrated approach of community structure used in this study was centred on plant functional traits.

Continuous variations of plant traits associated with resource acquisition and early phenology indicated the replacement of stress tolerant species by ruderals along the gradient of land use intensity (grazing avoidance). Graminoids were particularly abundant in these communities. Changes in species identity and species functional identity were consistent with the grazing tolerance strategy. At the community scale, the strong functional convergence among dominant species confirmed the filtering effect of grazing management on these traits.

Species richness reached its maximum at intermediate grazing. Maximal richness was associated with the coexistence of many growth forms and an important functional richness. These results are interpreted as an extension of the intermediate disturbance hypothesis to the traits of coexisting species.

Finally, plant interaction dynamics experienced by five target species allowed us to identify the tendency of facilitated survival and intensely depressed biomass. The effect of communities was roughly similar although huge differences in specific and functional structure. The response to interaction was species dependent and strongly driven by plant phenology. The earlier plant suffered the least from competition and benefited the most from facilitation.

DISCIPLINE : *Biologie des populations et Ecologie*

MOTS-CLES : abandon, abondance des espèces, communauté végétale, diversité, fertilisation, interactions interspécifiques, pâturage, traits fonctionnels

INTITULE ET ADRESSE DE L'U.F.R. OU DU LABORATOIRE : CEFE CNRS –
UMR 5175 - 1919 Route de Mende –
F34293 Montpellier cedex 5