HAL
open science

Hétérogénéité spatiale des composantes spécifiques et fonctionnelles des communautés prairiales subalpines dans un contexte de déprise pastorale

Claire Deleglise

To cite this version:

Claire Deleglise. Hétérogénéité spatiale des composantes spécifiques et fonctionnelles des communautés prairiales subalpines dans un contexte de déprise pastorale. Sciences et techniques de l'agriculture. Université de Grenoble, 2011. Français. NNT : 2011GRENS009 . tel-00609989

HAL Id: tel-00609989

https://theses.hal.science/tel-00609989v1

Submitted on 20 Jul 2011

HAL is a multi-disciplinary open access archive for the deposit and dissemination of scientific research documents, whether they are published or not. The documents may come from teaching and research institutions in France or abroad, or from public or private research centers.

L'archive ouverte pluridisciplinaire **HAL**, est destinée au dépôt et à la diffusion de documents scientifiques de niveau recherche, publiés ou non, émanant des établissements d'enseignement et de recherche français ou étrangers, des laboratoires publics ou privés.

UNIVERSITÉ DE GRENOBLE

THÈSE

Pour obtenir le grade de

DOCTEUR DE L'UNIVERSITÉ DE GRENOBLE

Spécialité : **Modèles, Méthodes et Algorithmes en Biologie**

Arrêté ministériel : 7 août 2006

Présentée par

Claire DELEGLISE

Thèse dirigée par **Didier ALARD** et
codirigée par **Grégory LOUCOUGARAY**

préparée au sein de l'Unité de Recherches *Ecosystèmes Montagnards* du Cemagref de Grenoble
dans **l'École Doctorale EDISCE**

Hétérogénéité spatiale des composantes spécifiques et fonctionnelles des communautés prairiales subalpines dans un contexte de déprise pastorale

Thèse soutenue publiquement le **30 mai 2011** devant le jury composé de :

M. Bernard AMIAUD
Maître de Conférences HDR, ENSAIA-INPL, Rapporteur
M. Grégory MAHY
Professeur, Université de Liège-Gembloux, Rapporteur
M. Pascal CARRERE
Ingénieur de recherche, INRA Crouël - Clermont-Ferrand, Examinateur
Mme Sandra LAVOREL
Directeur de recherche, CNRS LECA, Examinateur
M. Didier ALARD
Professeur, Université Bordeaux 1, Directeur de thèse
M. Grégory LOUCOUGARAY
Chargé de recherche, Cemagref de Grenoble, Co-Directeur de thèse

Avant-propos

Ce travail de thèse a été financé par le Cemagref et réalisée au groupement de Grenoble au sein de l'Unité Ecosystèmes Montagnards.

Ce manuscrit, déposé à l'Ecole doctorale EDISCE, se présente sous la forme d'une thèse sur articles. Il comporte un niveau de lecture en français : introduction du contexte général et des méthodes employées, introduction et synthèse de chacune des trois parties, discussion générale. Un second niveau de lecture est proposé par les articles en anglais ou français qui composent chaque partie. Sept articles ont ainsi été rédigés, l'un est publié, et un second a été accepté, dans une revue internationale à comité de lecture et deux autres sont en préparation.

Remerciements

J'aimerais remercier sincèrement au fil de ces quelques lignes toutes les personnes qui m'ont accompagnée dans ce travail et sans lesquelles il n'aurait pu être réalisé.

Grégory, il ne va pas être facile de tout faire 'loger' avec seulement quelques lignes ! Merci ! Merci, pour t'être autant investi ! Merci de m'avoir encadré comme tu l'as fait, en me guidant et en me conseillant autant que nécessaire, avec toujours beaucoup de soutien, une vision positive et rassurante et d'avoir permis autant de réflexions sur chaque élément de la thèse. Merci évidemment pour les au moins 5000 relevés botaniques que tu as fais pour cette thèse (on en comptabilise plus de 10000 à nous deux !!), pour l'apprentissage botanique sous l'œil du Grand Veymont, du télécabine des Babars, du Grand Pic Favier ou encore des crêtes de la Molière.

Didier, merci pour ton encadrement à distance, même si ce n'est pas toujours facile. Ta vision structurante, tes remarques et corrections ont toujours été très constructives.

Je tiens à remercier les membres du jury d'avoir accepté de s'investir dans l'évaluation de cette thèse, malgré des emplois du temps chargés. J'en suis très honorée, merci à Bernard Amiaud, Grégory Mahy, Pascal Carrère et Sandra Lavorel.

Merci également aux membres du comité de thèse qui ont donné de leur temps pour venir écouter, conseiller et discuter mes débuts de thèse de manière rassurante et constructive. Merci à Anne Bonis, Alain Bédécarrats, Pascal Carrère, Joël Chadœuf et Dominique Orth.

Dans la foulée, je voudrais remercier toutes les personnes qui sont venus nous aider pour le travail de terrain. Merci pour ces longues journées à noter sans relâche ces centaines de chiffres, et à faire de multiples prélèvements sans râler (ou presque !). Merci Gilles et Nathan pour nous avoir été fidèles au fils des saisons, merci Claude, Stéphanie, Sophie pour les coups de mains indispensables et toujours dans la bonne humeur. Merci aux stagiaires Sandra, Anouk, Aude, Alix et Benjamin pour avoir participé de manière très significative à ce travail, au laboratoire, pour les stats ou sur les prairies, d'avoir été émerveillés de tout et si efficaces. Un merci particulier, encore, à Gilles, Nathan et aussi Claude d'avoir été si tenaces pour finir le broyage et la NIRS, pas toujours marrant de moucher vert ! Un grand merci à Sébastien pour tout le travail sur les données NIRS et la calibration.

Je voudrais remercier les collègues qui, de près ou de loin, m'ont aidé dans ce travail par leur soutien, leurs relectures, conseils, réflexions, coups de pouces en statistiques, et surtout pour leur bonne humeur, leur gentillesse et leur sympathie: Thomas, qui m'a initié en stage, merci pour tout, ton rire nous manque dans les couloirs du Cemagref quand tu n'es pas là !, Stéphanie, Ghislain, Patrick, Yoan, Georges, Benoit, Jean-Jacques, Alain, André, Julien, Vincent. Merci aux collègues d'horizons autres qu'écologique pour leur présence et soutien dans la dernière ligne droite : Sophie, Coralie, Céline et Romain. Merci encore Gilles pour tous les débugages de dernière minute. Merci Catherine et Denise pour l'aide administrative et votre sympathie, un grand merci François pour les arrangements de fin de thèse ! Et à tous, merci d'avoir contribué à la bonne ambiance de travail qui règne ici !

Je remercie les gestionnaires des milieux sur lesquels nous avons travaillé de nous laisser cette opportunité. En particulier Pierre-Eymard Biron, conservateur de la Réserve Naturelle

des Hauts-Plateaux du Vercors, ainsi que les gardes de la réserve pour l'entretien du dispositif d'exclos depuis 20 ans. Sur Huez, merci au berger et à Claude, Gilles, Nathan et Sébastien de s'occuper du dispositif d'exclos. Sur la Molière, merci à Vincent, alpagiste, pour nous avoir permis d'installer nos défens, et pour la tarte à la myrtille au gite, après les dures journées de la fin du terrain.

Je remercie aussi Fransceco de Bello pour son script permettant de calculer la diversité fonctionnelle et de faire tourner des modèles nuls.

Egalement, merci à tous, les amis de Grenoble, pour tous ces moments partagés, les sorties peuf', les peaux d'ici et d'ailleurs, les sommets en glace, neige ou rocher, les Chamechaude avant et après taf', les trips vélo-saccoches, les refuges où il fait froid, les levers de soleil magiques au-dessus de mers de nuages, les bivouacs au clair de lune et bien sûr toutes ces bières improvisées entre la Bobine, la Nat, le Yassou, le Bootsy… et les montagnes: Bertrand, Jojo, Cécile, Barbara, Ivan, Yoanna, Maria, Mélanie, Lionel, Florent, Tany, Max, Laure, Clément, Seb, Florence, Greg, Laurène, Sophie. Merci Ivan de m'avoir acceuillie au début dans ce qui est devenue la maison des bières puis l'asile, et surtout pour ces souvenirs inoubliables de colloc' avec Barbara, Yoanna et Maria.

Enfin, merci mes parents et ma famille adorés (ainsi que Pépito !), pour tous ces moments partagés uniques et tout simplement pour cet équilibre que vous m'apportez. Merci Bertrand pour tout le reste, et la liste est longue, il est temps que l'on recolle les peaux ensemble !! Vite y'a bientôt plus de neige !

Résumé

L'hétérogénéité spatiale est aujourd'hui reconnue comme un facteur primordial pour la diversité et le fonctionnement des écosystèmes prairiaux, mais reste souvent négligée dans l'analyse de l'impact de différents modes d'utilisation pastorale. Les communautés prairiales subalpines sont des milieux hautement diversifiés, au cœur d'enjeux écologiques, socio-économiques et culturels. Depuis plusieurs décennies, des changements d'usage, notamment l'extensification conduisant parfois à l'abandon du pâturage, affectent ces prairies dans de vastes régions des Alpes. Connaitre la réponse spatiale de ces communautés à ces changements d'usage peut constituer un enjeu important pour mieux prédire les conséquences en termes de valeurs écologiques et agronomiques.

L'objectif général de ce travail est (i) d'identifier l'organisation spatiale de composantes spécifiques et fonctionnelles de communautés prairiales subalpines dans des situations contrastées d'usage : pâturage traditionnel et abandon sur le moyen terme (~20 ans), (ii) de comprendre les mécanismes liés au pâturage influençant cette organisation spatiale et (iii) d'explorer les conséquences potentielles de l'organisation spatiale des composantes spécifiques et fonctionnelles sur les valeurs d'usage de ces milieux.

Ce travail révèle que l'arrêt du pâturage conduit à des modifications importantes de l'organisation spatiale à la fois des espèces et de traits fonctionnels aériens. La variabilité spatiale de ces composantes est systématiquement augmentée à différentes échelles spatiales en situation d'abandon, révélant un grain plus grossier d'hétérogénéité spatiale. Ce grain plus grossier est lié à une plus faible coexistence locale des espèces et des traits et à une convergence fonctionnelle plus forte que sous l'effet diversificateur du pâturage traditionnel. En revanche, même si une réponse en termes de patrons spatiaux des espèces est également observée, celle-ci n'est pas systématique, indiquant l'absence d'une action structurante forte du pâturage qui agit donc surtout sur la variabilité. Une expérimentation in situ montre en effet que la formation de patrons spatiaux marqués en réponse à une action de défoliation sélective semble limitée dans ces prairies relativement peu productives. De plus, une faible structuration spatiale du couvert en termes de quantité et qualité du fourrage a été observée dans les zones pâturées, en cohérence avec la forte diversité et le grain fin de variabilité spatiale des assemblages d'espèces et de traits. Ces résultats suggèrent ainsi l'expression d'un pâturage peu sélectif exprimé par les troupeaux ovins dans ces milieux peu productifs, et la prépondérance du filtre abiotique dans la détermination des assemblages spatiaux des espèces et des traits. La formation de patchs très contrastés et très structurés spatialement en réponse au pâturage est plus probable dans des milieux très productifs où la sélectivité des herbivores est favorisée et la repousse de la végétation permise.

La prise en compte de la variabilité autour de la réponse moyenne des communautés se révèle donc un élément essentiel pour analyser l'évolution des prairies subalpines en réponse aux changements d'usages pastoraux. Une des perspectives fortes suite à ce travail est l'analyse de la synergie entre la réponse de l'hétérogénéité spatiale du couvert et celle du compartiment souterrain (traits racinaires, mycorhization, diversité microbienne…).

Mots-clés : Variabilité spatiale, patrons spatiaux, traits fonctionnels végétaux, diversité fonctionnelle, autocorrélation spatiale, échelle spatiale, abandon du pâturage, pâturage extensif, prairies subalpines, Vercors, Oisans

Abstract

Spatial heterogeneity is now widely recognized as a key component of diversity and functioning of grazed plant communities but is still often neglected for the analysis of the impact of changes in pastoral uses. Subalpine grassland communities are species-rich habitats of high conservative, economic and cultural values. In large regions of the Alps, these grasslands have experienced a decrease in pastoral use and even abandonment in the last decades. The investigation of the spatial response of these communities to these changes in pastoral use can be a key issue to better predict ecological and agronomical consequences of such changes.

The main objective of this study is (i) to identify the spatial organization of species and traits of subalpine grassland communities in contrasted situations of pastoral use: traditional grazing vs. abandonment (~20 years), (ii) to understand grazing-induced mechanisms influencing this spatial organisation and (iii) to explore the potential consequences of the spatial organization of species and traits on the pastoral value of these grasslands.

This work reveals that grazing cessation leads to strong modifications of the spatial organization of both species and aerial functional traits. The spatial variability of these components is systematically increased at different spatial scales following grazing abandonment which revealed a coarser grain of spatial heterogeneity. This coarser grain of heterogeneity is link to a lower species and trait local coexistence and to a stronger functional convergence than under the fine-scale diversifying action of traditional grazing. Besides, despite we also observed a response in terms of spatial patterns, this one is not systematic which indicates the absence of strongly structuring action of grazing. An in situ experiment indeed showed that spatial pattern creation in response to selective defoliation is limited in these relatively low productive grassland communities. In addition, we also evidenced that pastoral values (forage quality) exhibited poor spatial heterogeneity in grazed grasslands in relation to the fine-grained spatial variability of species and plant traits. These results suggest the presence of low selective grazing, promoted by sheep herds, low productivity of subalpine communities and the predominance of the abiotic filter in the determination of spatial assemblages of species and traits. Stronger spatial patterns of vegetation in response to grazing may be expected in more productive environments where competitive interactions between species are more intense and plant regrowth permitted.

Therefore, the consideration of the spatial variability in addition to the mean response of community components appeared to be essential in the analysis of subalpine grassland community dynamics in response to land use changes. One of the strong perspectives following this work is to analyse the association between spatial responses of vegetation components and those of belowground components (root traits, microbial diversity…).

Keywords : Spatial variability, spatial patterns, plant functional traits, functional diversity, spatial autocorrelation, spatial scale, grazing abandonment, extensive grazing, subalpine grasslands, Alps

Sommaire

Remerciements …… 3
Résumé…… 5
Abstract…… 7

Introduction Générale …….. 13
1. Définitions de l'hétérogénéité spatiale : échelle, grain, variabilité et patrons ...……... 16
2. Origine et importance de l'hétérogénéité spatiale au sein des communautés végétales…... 26
3. Le rôle du pâturage sur l'hétérogénéité spatiale de la végétation ……..……. 32
4. Les prairies subalpines comme modèle d'étude ……...…...……. 36
5. Problématique générale et questions abordées dans la thèse ……..……..... 40

Sites d'étude et dispositifs …… 43
1. Sites et dispositif d'étude de l'abandon du pâturage en alpage …….. 44
2. Site et dispositif d'étude de la Molière ……..... 58

Partie I - Variabilité, patrons et assemblages spatiaux des espèces et des traits en réponse au pâturage et à l'abandon ……..… 63

Introduction de la Partie I …….…… 64

Chapitre I.1- Spatial patterns of species and plant traits in response to 20 years of grazing exclusion in subalpine grassland communities 67
Chapitre I.2 - Effects of grazing exclusion on the spatial variability of subalpine plant communities: a multiscale approach……..... 91
Chapitre I.3 - Spatial organization of functional diversity and trait assembly in grazed vs. ungrazed subalpine plant communities...……... 113

Synthèse de la Partie I ...…….…….. 136

Partie II - Importance du patron spatial de défoliation sur la structure, la dynamique et l'hétérogénéité spatiale intra-communauté ……...….. 139

Introduction de la Partie II ……... 141

Chapitre II.1 - Effects of the grain size of spatial patterns of defoliation on community structure and dynamics: an experiment in a subalpine grassland 143
Chapitre II.2 – Le patron spatial de défoliation influence-t-il l'hétérogénéité spatiale des espèces et des traits ? Une approche expérimentale……..... 171

Synthèse de la Partie II ……..…..... 199

Partie III - Déterminants de la variabilité spatiale des valeurs d'usage en prairie subalpine : quelle importance de la structure à échelle fine des communautés ?……..……..... 201

Introduction de la Partie III …… 202

Chapitre III.1- Variabilité spatiale et interrelations entre la structure aérienne du couvert et les composantes des valeurs d'usage au sein de communautés prairiales subalpines 203

Chapitre III.2 - Importance de la composition spécifique et fonctionnelle du couvert à différentes échelles pour la construction des composantes de la valeur d'usage fourragère en prairie subalpine ...…….. 227

Synthèse de la Partie III …….……. 255

Discussion générale …… 257

1. Existence d'une réponse spatiale des espèces et des traits …… 258
2. Conséquences sur l'organisation spatiale générale de la végétation ……. 263
3. Quelles conséquences de l'organisation spatiale des espèces et des traits pour la construction des valeurs d'usage et le fonctionnement des communautés ? ……. 265
4. Les réponses spatiales observées sont-elles liées à la faible productivité générale des prairies subalpines ? …… 266
5. Perspectives ……. 267

Bibliographie générale …… 271

Annexe…… 285

Introduction générale

Les écosystèmes prairiaux naturels et semi-naturels représentent potentiellement un tiers de la surface terrestre (Schantz, 1954). Ils abritent une biodiversité élevée et possèdent un rôle majeur dans le fonctionnement de la biosphère de part leur influence sur les flux de matières et d'espèces biologiques (Lemaire et al., 2005). Sous l'action des changements globaux – des bouleversements rapides induits par les activités humaines en interactions avec les fluctuations naturelles des grands processus de la biosphère – ces écosystèmes subissent une altération de leur diversité biologique sans précédent (Vitousek et al., 1997; Hooper et al., 2005). Ces changements sont préoccupants car l'érosion de la biodiversité est la perte d'une assurance du bon fonctionnement écologique de ces écosystèmes, comme la résistance ou la résilience aux perturbations naturelles et aux invasions biologiques (Chapin et al., 2000; Loreau et al., 2001; Díaz et al., 2007). C'est aussi le risque de voir disparaître des services rendus par ces écosystèmes tels que la prévention de l'érosion du sol, le maintien de la qualité de l'eau, et bien sûr la production fourragère pour l'élevage ainsi que des services d'ordre esthétiques, touristiques et de récréation (Viviroli et al., 2003; Green et al., 2005; Hopkins and Holz, 2006). Au regard des services qu'ils rendent aux sociétés humaines, l'étude de ces écosystèmes et de leurs mutations actuelles est devenue essentielle (Daily et al., 1997).

Dans les Alpes, les prairies de montagne sont le réservoir d'une forte biodiversité, abritant souvent plus d'espèces que les prairies de plaines environnantes (MacDonald *et al.*, 2000) et servent de refuge pour un nombre croissant d'espèces qui étaient auparavant communes dans toute l'Europe (Nösberger *et al.*, 1994). Ces prairies sont également essentielles à la production de fourrage pour l'agriculture de montagne et le maintien des activités socio-économiques qui y sont liées (Dorioz, 1998; Dobremez *et al.*, 2000). Le plus souvent 'semi-naturelles', les prairies de montagne, situées entre 800 m et 1800 m sous la limite des arbres, résultent d'une longue histoire de pratiques pastorales. Ces systèmes semi-naturels riches en espèces et pourvus d'une longue histoire de perturbations (ici le pâturage) sont très sensibles à des changements du régime de perturbations, ceux-ci entraînant souvent des conséquences négatives sur leur diversité et leur fonctionnement (Milchunas *et al.*, 1988). La généralisation de l'extensification des pratiques pastorales, amorcée dans un passé récent avec le déclin de l'agriculture de montagne (Dobremez *et al.*, 2000; Rounsevell *et al.*, 2005), est alors une menace très sérieuse sur ces milieux à fort intérêt conservatoire. (Sala *et al.*, 2000) et peut conduire à la vulnérabilité de services critiques pour les sociétés humaines (Quétier, 2006).

Prédire les conséquences de tels changements du régime de perturbations sur la diversité et la structure des communautés végétales pâturées ainsi que sur les services qui y sont associés, tels que la production fourragère, est devenu une grande préoccupation. Ceci nécessite une bonne compréhension des mécanismes liés aux grands herbivores régissant l'assemblage des espèces et de leurs caractéristiques fonctionnelles au sein des communautés (Austrheim and Eriksson, 2001; Diaz *et al.*, 2001; Dupré and Diekmann, 2001; de Bello *et al.*, 2005; Pakeman and Marriott, 2010). Un aspect souvent négligé mais qui peut néanmoins être primordial quand aux conséquences des changements des pratiques pastorales est la dimension spatiale de l'assemblage des espèces végétales et de leurs caractéristiques fonctionnelles au sein des communautés (Collins *et al.*, 2000; Adler *et al.*, 2001b). En effet, la dimension spatiale est inhérente aux systèmes pâturés, en raison à la fois des processus liés aux espèces végétales, et, ceux liés à l'action des herbivores, qui s'organisent dans l'espace à des échelles variées (Olff and Ritchie, 1998; Adler *et al.*, 2001), et l'organisation spatiale des communautés est d'ailleurs de plus en plus reconnue comme un facteur déterminant pour la diversité et les processus des écosystèmes (Kolasa and Pickett, 1991; Wu and Loucks, 1995; Dieckman *et al.*, 2000; Silvertown and Wilson, 2000).

Dans ce contexte, les objectifs principaux de ce travail de thèse sont (i) d'appréhender l'hétérogénéité spatiale des assemblages d'espèces et de traits fonctionnels et (ii) d'identifier les mécanismes liés au pâturage par les herbivores influençant cette hétérogénéité spatiale au sein de systèmes extensifs de prairies de montagne soumises à l'abandon.

1. Définitions de l'hétérogénéité spatiale : échelle, grain, variabilité et patrons

1.1 Définitions et terminologies générales

Le terme d'**hétérogénéité spatiale** est intuitivement simple lorsqu'il est mis en opposition avec l'**homogénéité spatiale**, l'absence de variation dans l'espace. En 1972, Smith définit un environnement comme hétérogène lorsque le taux d'un processus varie entre différents endroits de l'espace, au contraire l'environnement est homogène si ce processus a un taux uniforme entre ces différents endroits. De nombreuses définitions et concepts on suivi depuis et il faudrait plusieurs livres pour tous les réunir et les confronter (Greig-Smith, 1961; Allen and Starr, 1982; Kolasa and Pickett, 1991; Dutilleul, 1993; Wu and Loucks, 1995; Dale, 1999). Nous intéressant ici à la seule hétérogénéité spatiale (et non temporelle), nous avons choisi la définition de Smith qui peut s'appliquer aux individus, aux espèces, à leurs caractéristiques, mais aussi aux facteurs environnementaux ou à toute autre variable écologique. Deux aspects de l'hétérogénéité spatiale peuvent cependant être distingués: (i) le degré de variation des valeurs de la variable d'intérêt, appelé **variabilité spatiale** et (ii) l'agencement spatial de ces valeurs, que nous appellerons indifféremment **patron** ou **structure spatiale** (Figure 1).

La **variabilité spatiale** fait référence au contraste et à la variété des valeurs prises par la (les) variable(s) étudiée(s), quelque soit leur agencement dans l'espace (i.e. sans prendre en compte la localisation spatiale des valeurs) (Dutilleul, 1993). Dans le cas précis où la variabilité spatiale peut être prédictible ou répétable, autrement dit non aléatoire, il y a présence de **patrons** ou **structures spatiales,** qui font référence au motif que forment les valeurs de la variable étudiée dans l'espace, et prennent en compte de manière explicite la localisation spatiale des valeurs (Legendre and Fortin, 1989; Dale, 1999).

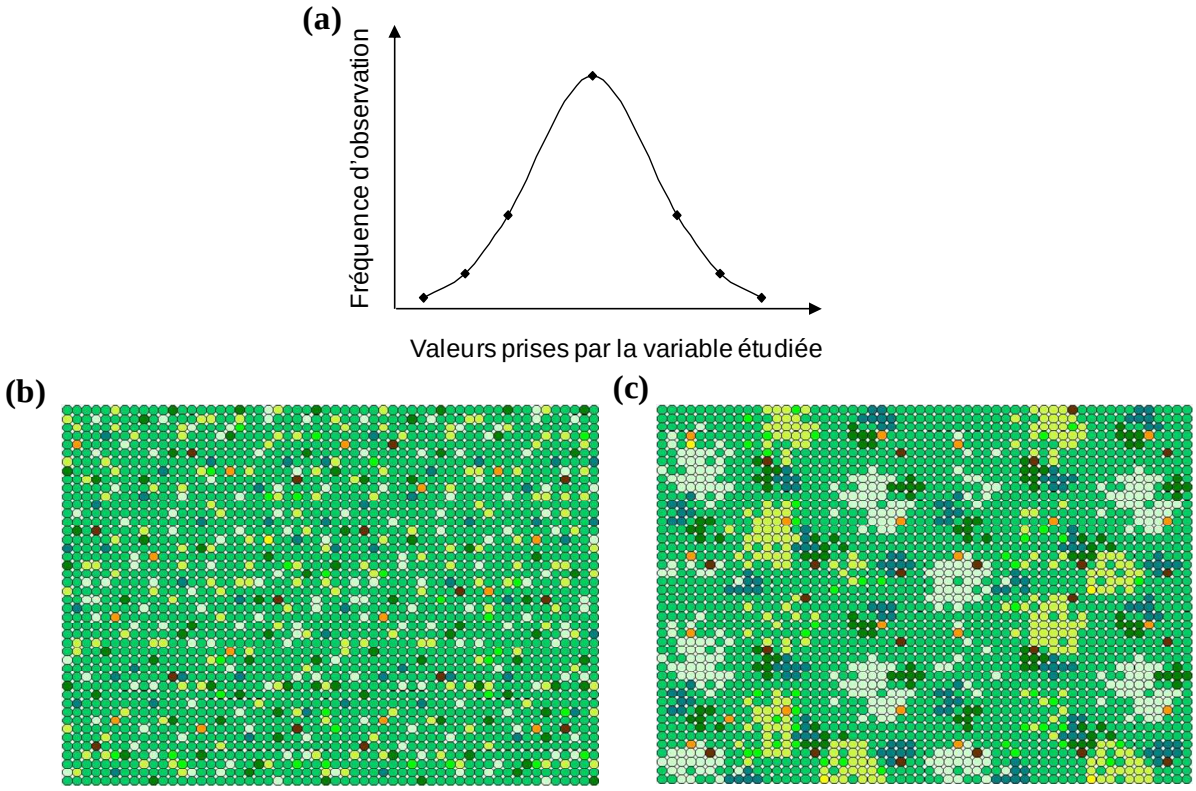

Figure 1. Représentation schématique de la variabilité spatiale d'une variable étudiée (a) pouvant correspondre à différents agencements spatiaux des valeurs de la variable : (b) motif aléatoire et (c) motif agrégé non aléatoire (i.e. formation de patrons). La résolution spatiale utilisée pour la mesure de la variabilité correspond aux pixels. Les différents niveaux de coloration représentent différentes classes de valeurs prises par la variable étudiée.

Ainsi définie, l'hétérogénéité spatiale augmente de différentes manières (Figure 2) : (i) avec l'augmentation du **contraste** entre les valeurs prises par la variable étudiée, faisant augmenter la variance de la distribution statistique des valeurs; (ii) avec l'augmentation de la **variété** des valeurs prises par la variable (également constructrice de la distribution statistique); (iii) avec l'augmentation de l'**écart à l'aléatoire** de l'agencement spatial de la variable étudiée, e.g. les individus d'une espèce sont de plus en plus agrégés ou ségrégés spatialement par rapport à ce que le hasard permettrait.

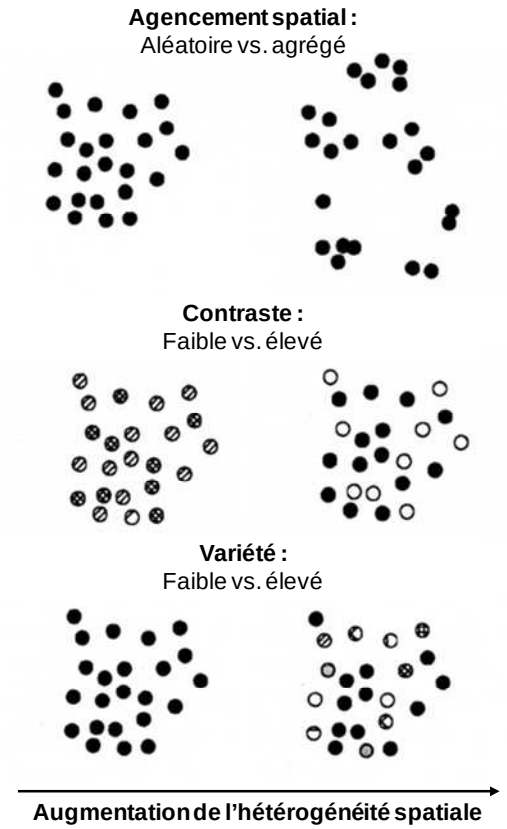

Figure 2. L'hétérogénéité spatiale peut être exprimée par l'agencement spatial des objets étudiés (a) : les motifs agrégés sont plus hétérogènes que des motifs uniformes ou aléatoires ; l'hétérogénéité augmente également avec l'augmentation du contraste (b) et de la variété (c) des objets (D'après Garcia, 2003).

1.2 Importance de l'échelle spatiale

L'échelle spatiale est une notion centrale pour l'étude de l'hétérogénéité spatiale, du fait que toute variable présente un certain degré de variabilité ou d'agrégation spatiale à une échelle ou une autre (Levin, 1992), pouvant être perçue comme homogène ou hétérogène selon l'échelle d'observation (Dutilleul, 1993).

1.2.1 Le grain spatial de la végétation

L'agencement spatial des individus ou de toute variable écologique possède un **grain spatial**. Le grain spatial, aussi nommé résolution spatiale, correspond à la plus petite échelle spatiale à laquelle les individus ou variables étudiés montrent le maximum d'hétérogénéité spatiale. Ainsi, plus le grain est fin, plus l'hétérogénéité spatiale est élevée à échelle fine (Allen and Starr, 1982; Kotliar and Wiens, 1990; Kolasa and Rollo, 1991). D'après certains auteurs, les individus ou les variables sont organisés de manière hétérogène uniquement lorsque le grain auquel ils s'imbriquent est perceptible (Palmer, 1988; Laca, 2000). Des individus imbriqués à un grain spatial très fin d'hétérogénéité peuvent donner une allure homogène à la

communauté végétale et être considérés comme ayant une répartition spatiale « aléatoire » (Figure 3).

Figure 3. Illustration de l'imbrication de deux espèces à différents grains d'hétérogénéité : grain extrêmement fin et non perceptible ou *aléatoire* (gauche), moyen (centre) et grossier (droite) (D'après Waßmuth, 2008).

1.2.2 Echelle spatiale d'observation : étendue et grain d'échantillonnage

L'échelle spatiale d'observation doit être choisie en prenant autant que possible en compte les connaissances existantes sur les échelles pertinentes pour les entités écologiques étudiées (Dale, 1999; Dungan *et al.*, 2002). Selon Dugan et al. (2002), la définition de l'échelle spatiale d'observation requiert la prise en compte de l'**échelle du phénomène** : il s'agit de la structure 'réelle' de la variable analysée et du/des processus qui en sont à l'origine. En particulier, l'échelle d'observation doit être suffisamment large pour couvrir le phénomène dans son intégralité (Allen and Hoekstra, 1991). Sans cela, le risque est de ne pas détecter l'existence de structures spatiales alors qu'elles existent à une échelle plus large, en d'autres termes de conclure à l'homogénéité alors qu'il y a hétérogénéité (Dale 1999, Figure 4).

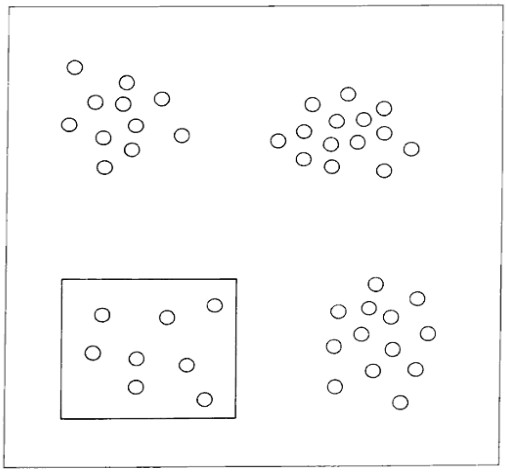

Figure 4. Interaction entre les processus de dispersion et l'échelle spatiale à laquelle ils sont mesurés. Les cercles dessinés dans le petit carré semblent agencés aléatoirement alors que, dans le grand carré, ils semblent agrégés. Le passage d'une échelle à une autre peut amener à passer d'une perception d'homogénéité à une perception d'hétérogénéité (D'après Dale 1999).

Dans les études, l'échelle spatiale fait couramment implicitement référence à l'**étendue** de la zone d'investigation, sur laquelle sont effectuées les mesures. Des études conduites à plusieurs échelles spatiales impliquent un changement de l'étendue de la zone d'étude, comme par exemple des mesures effectuées au sein d'une petite placette (quelque m²), puis au sein d'une pâture entière (plusieurs ha) et au sein d'un paysage (e.g. Austrheim and Eriksson, 2001, voir aussi Bossuyt and Hermy, 2004, pour des échelles spatiales fines).

En plus de tenir compte de l'échelle du phénomène, la définition de la zone d'étude dépend des objectifs. Pour des objectifs de gestion des milieux, la zone d'étude peut être très vaste (e.g. parcelle entière ou quartier d'alpage pour l'étude de la colonisation spatiale d'une espèce envahissante, Spiegelberger *et al.*, 2006). La mise en évidence de mécanismes locaux, tels que les stratégies spatiales et les interactions entre espèces, à lieu à l'échelle du voisinnage des plantes (e.g. placette expérimentale de l'ordre du m², Herben *et al.*, 1993; Herben *et al.*, 1995).

Une deuxième caractéristique est essentielle pour capter l'hétérogénéité d'un phénomène : la taille des échantillons, et leur agencement spatial (i.e. espacement entre échantillons). La taille des échantillons correspond à la **résolution spatiale** ou **grain spatial de l'échantillonnage**, et est parfois également nommé « échelle » dans les études, ce qui peut prêter à confusion avec l'étendue totale de la zone d'étude. Lorsque l'étendue de la zone d'étude reste inchangée au cours de l'échantillonnage mais que la taille des échantillons (ex : surface des quadrats) augmente, alors la résolution spatiale diminue ou le grain spatial augmente (Figure 5). De même que l'étendue de la zone d'étude, le grain spatial de l'échantillonnage est crucial pour détecter l'hétérogénéité d'un phénomène étant donné que celle-ci ne sera pas détectée si elle est comprise au sein de chaque échantillon (Palmer, 1988; Allen and Hoekstra, 1991).

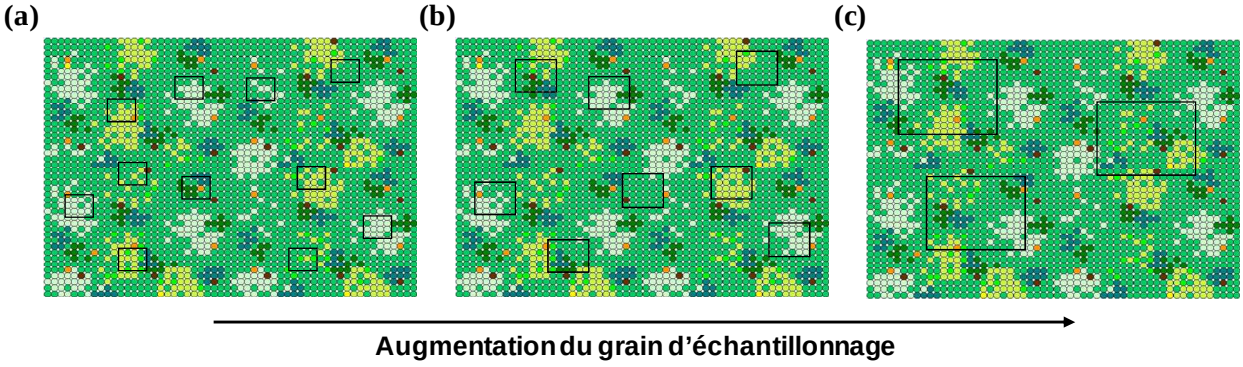

Figure 5. Au sein d'une étendue donnée, le choix du grain d'échantillonnage peut déterminer la perception de l'hétérogénéité que l'on aura d'un phénomène. Un grain d'échantillonnage

fin (a) entraîne une perception d'hétérogénéité spatiale forte car chaque échantillon contient une faible part de toute la variabilité possible alors qu'un grain d'échantillonnage trop grossier pour le phénomène étudié (c) conduit à une perception d'homogénéité car tous les échantillons sont identiques.

Le choix du grain de l'échantillonnage prend en compte la taille des individus et l'échelle spatiale à laquelle ils s'imbriquent (i.e. le grain intrinsèque de la végétation, cf Figure 3) de manière à ne pas capter toute la variabilité de la végétation dans un seul relevé, ni d'être à une échelle inférieure à la résolution maximale de la végétation (Palmer, 1988; Allen and Hoekstra, 1991).

1.3 La variabilité spatiale

1.3.1 Différentes mesures de la variabilité spatiale

La variabilité spatiale s'estime par la variation des valeurs prises par la variable écologique étudiée lors de mesures en différentes locations, sans prise en compte explicite de la localisation spatiale des mesures (Dutilleul, 1993)
Le degré de 'variation' peut être estimé par des mesures : (i) de variance sur le pool global de valeurs mesurées, (ii) de la distance ou dissimilitude des valeurs entre locations deux à deux (e .g. distance euclidienne, dissimilarité de bray-curtis), ou encore (iii) du rapport des valeurs mesurées en chaque location au pool global des valeurs (i.e. diversité beta). Alors que la mesure de la variabilité spatiale de caractéristiques de la végétation telles que la hauteur du couvert fait souvent intervenir des mesures de la variance, la variabilité spatiale de la composition floristique est appréhendée par des mesures de distance entre échantillons (e.g. Collins and Smith, 2006; Kohyani *et al.*, 2008; Veen *et al.*, 2008) et le turnover, ou renouvellement spatial, des espèces entre locations par la proportion d'espèces présentes localement en rapport au nombre d'espèces total (e.g. Bossuyt and Hermy, 2004; Legendre *et al.*, 2005).

1.3.2 Mesure de la variabilité spatiale à différents grains d'échantillonnage

La variabilité spatiale étant fortement dépendante du grain spatial de l'échantillonnage (cf Figure 5), une méthode pour s'affranchir du risque de passer d'une perception d'homogénéité à une perception d'hétérogénéité, et vice et versa, selon le grain d'échantillonnage utilisé, est

d'échantillonner la végétation à différents grains spatiaux (Dutilleul, 1993; Adler *et al.*, 2001). Surtout, cette méthode renseigne sur le grain intrinsèque de la végétation. Dans une étude de la variabilité spatiale de la hauteur du couvert végétal, Laca (2000) a réalisé des mesures de hauteur à un grain d'échantillonnage de 2 x 2 m sur toute la surface d'une parcelle et a poolé les échantillons contigus pour obtenir artificiellement des mesures à des grains d'échantillonnage plus larges (jusqu'à 16 x 16 m). Il montre des différences de l'évolution de la variance des valeurs de la hauteur avec l'augmentation de la surface d'échantillonnage, selon que les valeurs de hauteur forment des motifs ou sont distribuées de manière aléatoire (Figure 6). Lorsque la distribution spatiale montre un motif (i.e. une structuration spatiale à grain grossier), la diminution de la variance est faible avec l'augmentation du grain d'échantillonnage (Figure 6 a, c). En revanche, une distribution aléatoire de cette variable se traduit par une rapide diminution de la variance quand on augmente la surface d'échantillonnage (Figure 6 b, c).

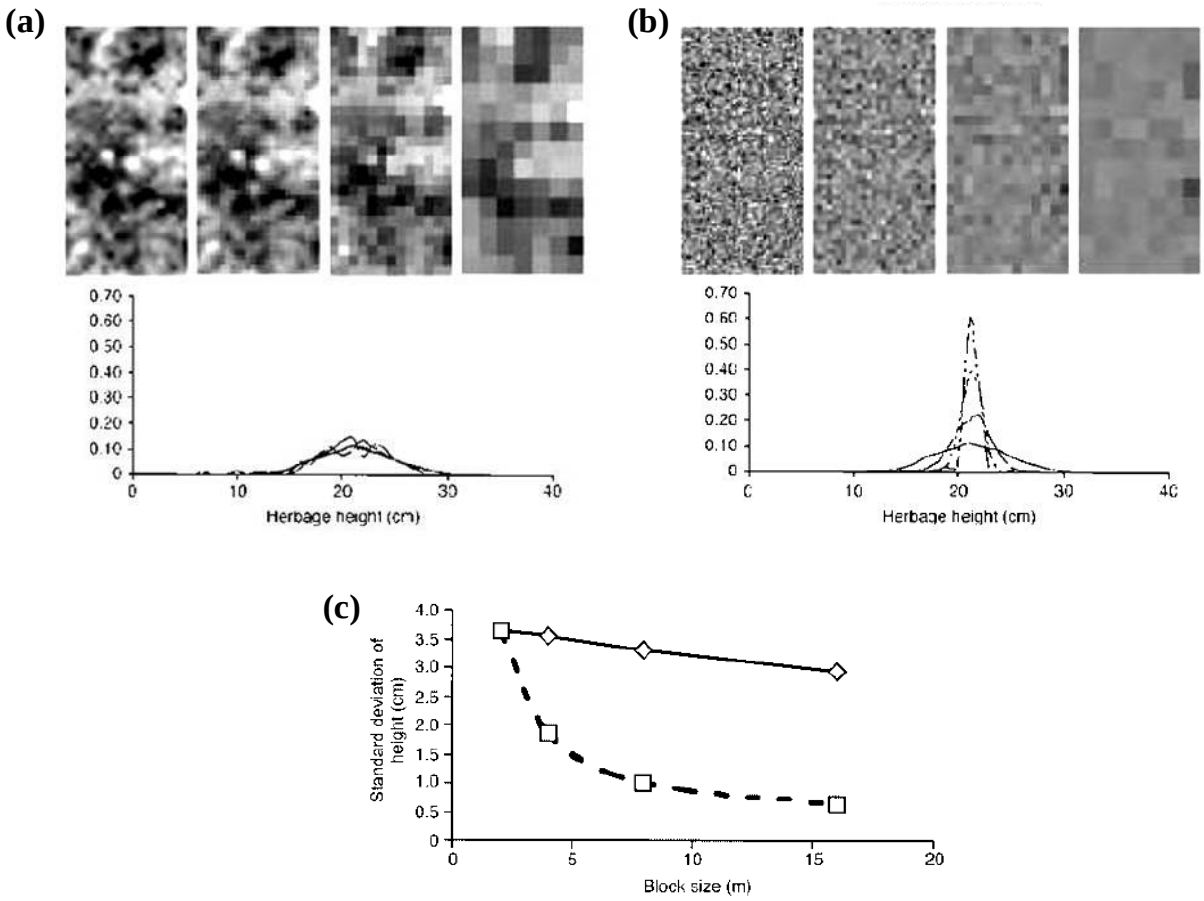

Figure 6. Effet du grain spatial d'échantillonnage ('block size') sur les distributions statistique et spatiale de la hauteur du couvert d'une prairie au Texas : (a) distributions spatiale et statistique de la hauteur du couvert observée et (b) distributions spatiale et statistique aléatoires simulées sur la base des mêmes valeurs. La partie supérieure de chaque figure présente la distribution spatiale des hauteurs moyennes dans la même parcelle, mesurée

dans des quadrats de 2 x 2 m, 4 x 4 m, 8 x 8 m et 16 x 16 m, de gauche à droite. Les carrés sombres ont les hauteurs moyennes les plus élevées. La partie inférieure de chaque figure présente la fonction de densité de probabilité de la hauteur (ligne continue : 2 x 2 m ; tirets : 4 x 4 m ; petits pointillés : 8 x 8 m et tirets-pointillés : 16 x 16 m). Lorsque la distribution spatiale présente un motif à un grain grossier (a), la probabilité de rencontrer une valeur particulière est stable avec l'augmentation du grain spatial de mesure alors que lorsque la distribution spatiale est aléatoire ou présente un grain très fin (b), la probabilité de rencontrer la valeur moyenne augmente fortement. Ainsi, avec l'augmentation du 'block size' (c), la variance diminue très rapidement dans le cas d'une distribution spatiale aléatoire (courbe avec tirets) en comparaison avec une distribution spatiale formant des motifs (ligne continue) (D'après Laca 2000).

Cette étude montre aussi qu'un même niveau de variabilité spatiale de la végétation peut être mesuré pour différents types d'hétérogénéité spatiale sous-jacents: la présence de patrons spatiaux (i.e. structuration spatiale à un grain grossier) mais aussi l'absence de ces patrons (i.e. distribution aléatoire) comme révélé au grain d'échantillonnage de 2 x 2 m (cf Figure 6 c, voir aussi Figure 1). De ce fait, il apparaît nécessaire de s'intéresser aux patrons spatiaux créateurs de cette variabilité.

1.4 Les patrons spatiaux

1.4.1 Définition et notion de patch

Les patrons spatiaux ou structures spatiales sont l'agencement dans l'espace de toute variable présentant un certain degré de prédictibilité (Dale 1999). Ils sont un moyen de décrire une hétérogénéité spatialement explicite : formes, tailles, régularité, espacement et contraste de motifs, appelés « **patchs** ». Les patchs sont des entités au sein desquelles les valeurs d'une variable étudiée présentent un certain degré d'homogénéité et un contraste fort avec les valeurs des entités environnantes (Adler *et al.*, 2001, Figure 7).

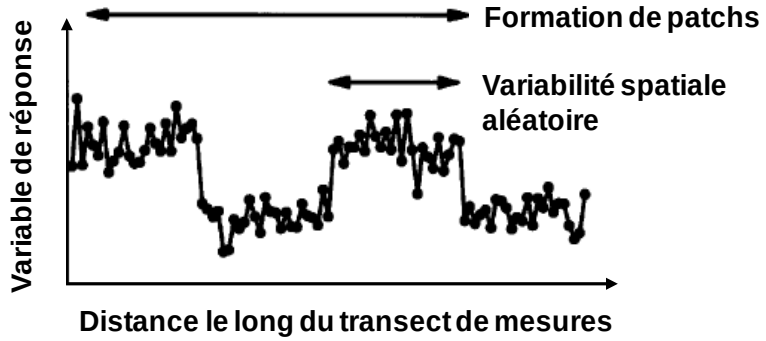

Figure 7. Représentation conceptuelle de données organisées en 'patchs'. Au sein de chaque patch, les valeurs de la variable étudiée sont distribuées aléatoirement et on ne détecte pas d'hétérogénéité spatiale prédictible. A une échelle plus large qui inclue les différents patchs, la distribution des valeurs est prédictible et donc détectée comme formant des 'patchs' (D'après Adler *et al.*, 2001).

1.4.2 Choix de l'échelle spatiale d'observation

La quantification des patrons spatiaux requiert la localisation spatialement explicite des valeurs mesurées d'une variable (e.g. à l'aide de coordonnées géographiques) et s'appuie sur des mesures de dépendance spatiale entre locations (Legendre and Fortin, 1989; Dale, 1999).

La mesure explicite des structures spatiales ne permet cependant pas de s'affranchir de l'échelle spatiale. De la même manière que pour la mesure de la variabilité spatiale, les choix de l'étendue de la zone d'étude et la résolution de l'échantillonnage peuvent influencer la perception de l'hétérogénéité que l'on aura et doivent autant que possible prendre en compte les connaissances relatives aux échelles pertinentes connues pour mettre en évidence les structures spatiales des entités étudiées (Dale 1999). La distance choisie entre échantillons est également importante pour l'étude de la structure spatiale des entités écologiques. Dale (1999) recommande l'utilisation de quadrats contigus pour étudier la structure fine de la végétation. S'il permet de réduire l'effort d'échantillonnage, l'espacement régulier des échantillons n'est souvent pas approprié et peut donner des résultats trompeurs dans le cas d'une interaction entre l'échelle de la structure étudiée et l'espacement des échantillons (Dale, 1999, Figure 8).

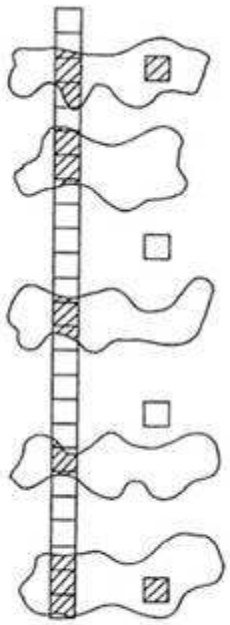

Figure 8. Des quadrats espacés régulièrement peuvent intéragir avec l'espacement des patchs de la végétation. Alors que des quadras contigus détectent tous les patchs et les interpatchs, des quadrats espacés régulièrement détectent des interpachs beaucoup plus grands qu'en 'réalité' (la taille des quadrats étant au préalable adaptée à la structure de la végétation étudiée) (D'après Dale, 1999).

Pour l'étude des patrons spatiaux de la végétation herbacée, des grilles de cellules contigues (ou lattices) sont souvent utilisées (e.g. Herben *et al.*, 1993; Herben *et al.*, 1995; Law *et al.*, 1997). Les coordonnées de chaque cellule sont ainsi connues et la structure spatiale fine des espèces ou de variables mesurées dans chaque cellule peut être décrite. Les échantillonnages non contigus sont aussi utilisés dans les communautés herbacées lorsqu'elles présentent un grain grossier d'hétérogénéité, i.e. souvent de part la présence d'espèces très structurantes, comme les ligneux, et d'une moindre richesse floristique (e.g. Adler and Lauenroth, 2000; Pottier *et al.*, 2007).

1.4.3 Quantifier les patrons spatiaux

La dépendance spatiale quantifie la ressemblance entre les valeurs d'une variable en fonction de la distance entre les observations (Fortin *et al.*, 2002). Si la ressemblance, ou la dissemblance, entre deux valeurs, séparées d'une distance donnée, est plus grande que celle qu'on pourrait attendre au hasard alors la variable étudiée présente une dépendance spatiale significative à cette distance. Ceci indique un certain degré de structuration spatiale de la variable à l'échelle spatiale étudiée. La dépendance spatiale peut être appréhendée à l'aide de différentes métriques dont les coefficients *I* de Moran et *C* de Geary, des estimateurs de l'autocorrelation spatiale, répandus dans les analyses spatiales de la végétation (Legendre and Fortin, 1989). L'utilisation de tests de randomisation sur ces estimateurs, permutant de

manière aléatoire et un grand nombre de fois les valeurs des cellules, et le calcul d'une valeur p associée, permet de juger de la significativité de l'autocorrelation spatiale estimée.

Le calcul de la dépendance spatiale à différentes classes de distances permet de révéler la taille des patchs formés par les variables, i.e. la distance sur laquelle la dépendance spatiale est significative (Legendre and Fortin, 1989), et l'intensité de la dépendance spatiale révèle le degré de contraste entre les patchs (Figure 9).

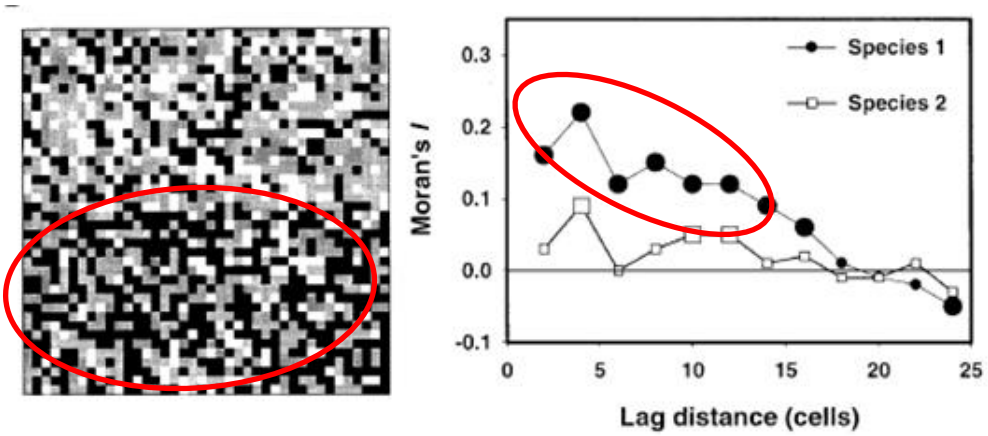

Figure 9. Exemple de patrons spatiaux simulés de deux espèces. Sur la gauche, la carte spatiale de l'occupation des cellules par l'espèce 1 (en noir) et l'espèce 2 (en gris), les cases vides sont en blanc. A droite, les autocorrelogrammes pour les deux espèces réalisés sur la base du calcul des coefficients *I* de Moran à différentes classes de distances (en nombre de cellules). Les symboles larges indiquent des valeurs significatives des coefficients *I* de Moran (test de Bonferroni après correction). On observe que l'espèce 1 (cellules noires) forme de grands patchs : elle est spatialement autocorrellée sur une quinzaine de cellules. Le patron spatial de l'espèce 2 est en revanche plutôt aléatoire et ne forme pas de patch (pas d'autocorrelation spatiale significative sur des classes de distances consécutives).

2. Origine et importance de l'hétérogénéité spatiale au sein des communautés végétales

L'importance de l'hétérogénéité spatiale de la végétation est liée à son omniprésence dans les communautés végétales (Kolasa and Rollo, 1991). De plus, il est de plus en plus reconnu que l'hétérogénéité spatiale reflète les processus écologiques, et que, simultanément, elle peut les déterminer (Kolasa and Pickett, 1991; Turner and Gardner, 1991; Wu and Loucks, 1995; Pacala and Levine, 1997; Murrel *et al*., 2001). En effet, sous l'effet de divers processus écologiques, les entités composant les communautés se distribuent dans l'espace de manière hétérogène à une échelle spatiale ou une autre (Levin, 1992). En retour, cette hétérogénéité

peut jouer un rôle fondamental dans les phénomènes d'invasion, la stabilité des écosystèmes (résistance aux perturbations, résilience) (Pacala and Deutschman, 1995; Rees *et al*., 1996; Neuhauser and Pacala, 1999), ainsi que pour le maintien de la biodiversité (Tilman, 1994; Pacala and Levine, 1997).

2.1 Origine de l'hétérogénéité spatiale au sein des communautés végétales

L'hétérogénéité spatiale de la végétation qui est observée dans les communautés végétales est la résultante de nombreux facteurs endogènes (interactions biotiques et dispersion des plantes) et exogènes (hétérogénéité des conditions abiotiques, perturbations) intervenant sur l'organisation spatiale des espèces ou de leurs caractéristiques (Dale, 1999; Bolker *et al.*, 2003; Herben and Hara, 2003). Bien sûr les systèmes naturels sont soumis simultanément à ces différents facteurs même si nous les présentons ci-dessous de manière individualisée.

2.1.1 Les facteurs endogènes : stratégies des espèces et interactions biotiques

L'hétérogénéité spatiale de la végétation a pour origine première le fait que les processus biotiques, liés aux plantes, sont spatialisés. Ainsi, la dispersion des individus, par graines ou propagules d'origine clonale a souvent lieu sur des distances limitées, et, en conséquence, les espèces tendent à s'organiser de manière agrégée (i.e. hétérogène) à une échelle spatiale ou une autre (Levin, 1992; Dieckman *et al.*, 2000). Cette agrégation peut avoir lieu de manière plus ou moins lâche et sur de plus ou moins grandes distances, en fonction de la taille des individus, de leurs caractéristiques morphologiques et de dispersion clonale ou sexuée (Herben and Hara, 2003). Par exemple, les traits clonaux des espèces peuvent beaucoup influencer les patrons spatiaux des espèces à une échelle fine (Herben *et al.*, 1994). Selon que les espèces ont un système clonal stolonifère ou. rhizomateux, qu'elles produisent de courts ou longs internodes, qu'elles présentent une architecture clonale ramifiée ou non va influencer leur degré d'expansion spatiale et/ou d'agrégation intraspécifique (e.g. stratégies 'phalange' et 'guerilla' décrites par Lovett-Doust, 1981). Les capacités de colonisation spatiale propres à chaque espèce sont ensuite modulées par les interactions de voisinage avec les autres espèces. Ainsi, sous l'effet de la compétition interspécifique, les espèces ont tendance à être ségrégées spatialement (Tilman, 1994; Silvertown and Wilson, 2000; Purves and Law, 2002; Stoll and Bergius, 2005). Une telle ségrégation interspécifique peut conduire à la formation de patchs d'individus conspécifiques, un mécanisme décrit dans les modèles théoriques comme

permettant la coexistence des espèces (Pacala and Levin, 1997; Murrell *et al.*, 2001). A l'inverse, lorsque les effets compétitifs sont faibles, comme dans des conditions de fort stress, les espèces peuvent s'associer dans l'espace par des effets de facilitation (Callaway, 1995; Kikvidze *et al.*, 2005). Ce type d'interaction biotique peut conduire à la formation de patch d'espèces plurispécifiques.

Ainsi, de part la dispersion limitée des espèces, leur diversité de stratégies possibles et l'influence des interactions biotiques, la répartition spatiale des espèces tend à être hétérogène au sein des communautés et peut ainsi conduire à de l'hétérogénéité spatiale de la végétation, sous la forme de patches d'espèces plus ou moins mono- ou pluri-spécifiques, de contraste et de tailles variables (Figure 10).

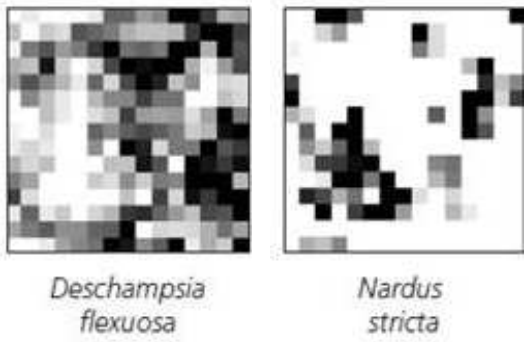

Figure 10. Exemple de la répartition spatiale de deux espèces graminéennes (*Deschampsia flexuosa* et *Nardus stricta*) au sein d'un plot de 50 x 50 cm dans une communauté prairiale de montagne. L'intensité du gris est proportionnel à l'abondance de l'espèce (le blanc indique l'absence). On observe que ces deux espèces sont spatialement ségrégées ce qui entraîne la formation de patrons spatiaux ou 'patchs' de chaque espèce (D'après Law *et al.*, 1997).

2.1.2 Les facteurs exogènes abiotiques

La gamme des conditions physiques du milieu (ressources en nutriments, pH du sol, température, quantité et qualité de la lumière incidente, etc.) pour lesquelles une espèce peut survivre et se reproduire est restreinte. L'hétérogénéité spatiale de ces contraintes physiques explique ainsi une part non négligeable de l'organisation spatiale des plantes à diverses échelles (e.g. Grime, 1979; Maestre, 2006; Maestre and Reynolds, 2007). Aux larges échelles, on parle de 'filtrage environnemental' (Weiher and Keddy, 1995 ; Diaz *et al*., 1998). A des échelles fines, les variations locales des caractéristiques et de la profondeur des sols, de la ressource en eau ou en nutriments, de la quantité de lumière incidente sont autant de filtres qui s'appliquent localement et influencent la répartition spatiale des espèces (Snaydon, 1962; Burgman, 1987; Law *et al.*, 2002). Par exemple, dans une prairie calcaire riche en espèces, Law et al. (2002) montrent que certaines espèces sont localisées préférentiellement dans les microsites de sol profonds alors que d'autres là où le sol est superficiel (Figure 11).

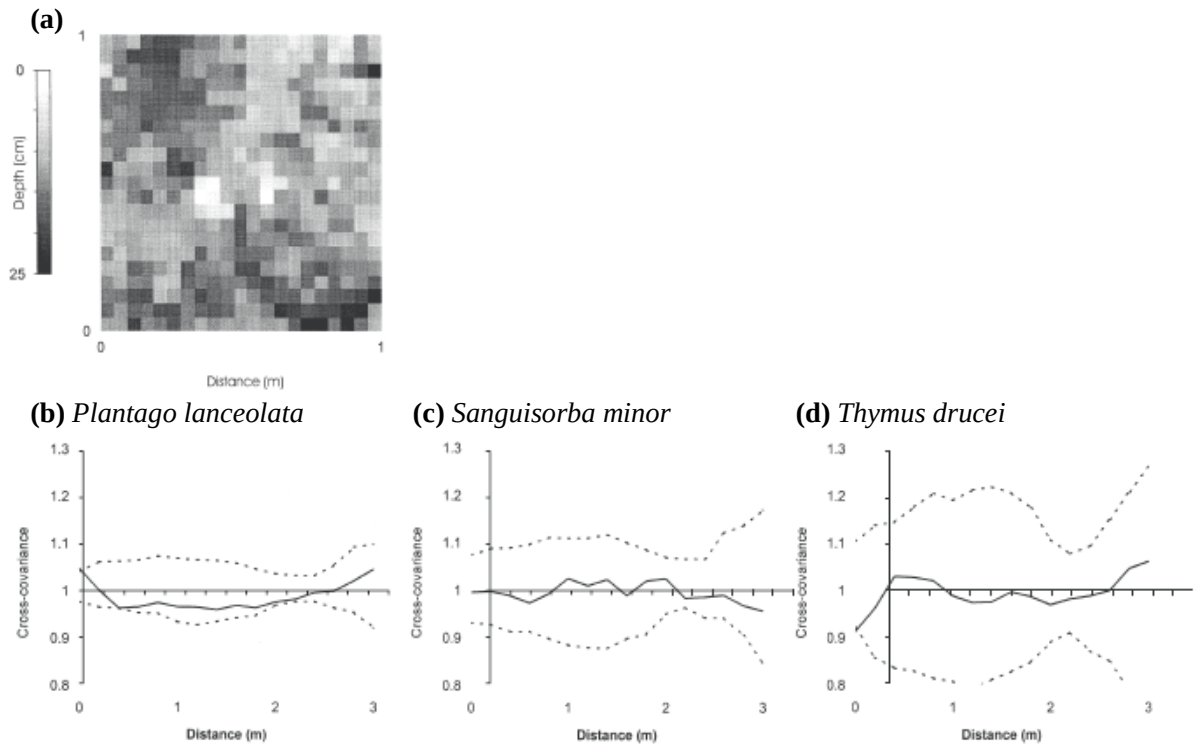

Figure 11. Exemple de la répartition spatiale de plusieurs espèces d'une pelouse calcaire diversifiée reflétant la réparition spatiale de la profondeur du sol. La réparition spatiale de la profondeur du sol au sein d'un quadrat de 1 x 1 m découpé en cellules de 5 x 5 cm est représentée en (a). L'association spatiale entre la profondeur du sol et les espèces [*Plantago lanceolata* (b), *Sanguisorba minor* (c) et *Thymus drucei* (d)] a été réalisée à l'aide de fonctions de covariance. Les courbes en pointillés représentent les enveloppes à l'intérieur desquelles l'association spatiale n'est pas significative à 99%. Alors que *Plantago lanceolata* est associé avec les sols profonds (cross-covariance significative et positive à la première classe de distance), *Thymus drucei* est associé aux sols les plus superficiels (cross-covariance significative et négative à la première classe de distance) et *Sanguisorba minor* est distribuée indépendamment de la profondeur du sol (D'après Law *et al.*, 2002).

De part leurs attributs fonctionnels, les espèces n'ont pas les mêmes capacités d'exploiter les ressources d'un milieu et/ou de résister aux mêmes stress, ce qui peut expliquer en partie leur répartition spatiale en réponse à des variations des conditions abiotiques (des espèces réparties différemment dans un milieu selon la profondeur du sol ont par exemple des chances de présenter des traits racinaires différents) (Pottier *et al.*, 2007).

2.1.3 Les perturbations

Les perturbations (e.g. pâturage, inondations, incendies) sont un élément fondamental influençant l'hétérogénéité spatiale de la végétation dans les prairies (Collins, 1989; Chaneton and Facelli, 1991; Glenn *et al.*, 1992). Les perturbations jouent un rôle majeur en créant des

trouées favorables à la régénération des espèces (niche de régénération, *sensu* Grubb, 1977). Le remplissage de ces trouées dépend de processus locaux de dispersion des individus sous forme d'élongation clonale, de dispersion de graines ou de la germination des individus contenus dans la banque de graines du sol (Bullock *et al.*, 1995b; Kotanen, 1997; Zobel *et al.*, 2000). Il a été montré qu'en dehors de la fréquence et l'intensité, la taille des perturbations (i.e. taille des trouées) était un facteur déterminant pour la nature des processus de régénération (Kotanen, 1997). Plus les perturbations ont lieu sur de grandes surfaces, plus les processus de recolonisation sont aléatoires (pluie de propagules) alors que des petites trouées sont rapidement recolonisées par élongation clonale des individus adjacents (Bullock *et al.*, 1995; Kotanen, 1997). Ainsi, plus les perturbations sont larges par rapport au grain de la végétation, plus elles sont susceptibles de favoriser l'hétérogénéité spatiale de la végétation (Coffin and Lauenroth, 1988).

Parmi elles, le pâturage a une place centrale dans la détermination de l'hétérogénéité spatiale de la végétation des communautés prairiales. Nous détaillons ses effets dans la partie 3.

2.2 Importance de l'hétérogénéité spatiale au sein des communautés végétales

2.2.1 Hétérogénéité spatiale et coexistence des espèces

L'agrégation intraspécifique des individus et la formation de patchs monospécifiques est souvent prédite dans les modèles théoriques comme un gage de la persistance et de la forte coexistence des espèces au sein des communautés végétales (Rees *et al.*, 1996; Pacala and Levin, 1997; Murrell *et al.*, 2001; Bolker *et al.*, 2003). En effet, une telle organisation spatiale des espèces peut réduire l'intensité de la compétition interspécifique qui a ainsi lieu seulement le long des frontières des patchs car les individus interagissent surtout avec leurs proches voisins (Pacala and Levin, 1997). Ceci permet alors la persistance d'espèces faiblement compétitives qui seraient autrement exclues (Tilman 1994).

Le grain spatial auquel s'exprime l'agrégation des espèces est de ce fait primordial car il détermine la proportion de contact entre les individus des différentes espèces : lorsque les espèces sont imbriquées à un gain très fin, il est probable que le système évolue vers l'exclusion des espèces les moins compétitives (Monzeglio and Stoll, 2005). Avec l'augmentation du grain spatial (i.e., patchs monospécifiques plus grands), les interactions deviennent plus dominées par de la compétition intraspécifique (à l'intérieur des agrégats), ce

qui permet une coexistence plus durable des espèces (hypothèse de la ségrégation spatiale de Pacala, 1997)

Cependant, sur une surface donnée, un grain très grossier (i.e. des patches monospécifiques très grands) ne permettra pas la coexistence de nombreuses espèces et est surtout l'expression de la dominance compétitive de certaines espèces dans le milieu (e.g. tâches de graminées monopolistes, Pottier, 2008).

Le grain spatial de l'agrégation des espèces influence également leurs dynamiques locales, comme le degré d'extension clonale ou de dispersion par graines (Turnbull *et al.*, 2007). En effet, lorsque le grain est fin, la possibilité de dispersion des espèces dans les patches ouverts est égale pour tous les individus (i.e. il n'y a pas de contrainte de dispersion, *sensu* Tilman, 1994) alors que lorsque le grain augmente, la dispersion des plantes devient dépendante de la localisation particulière de chaque patch ouvert.

2.2.2 Influence de l'hétérogénéité spatiale sur le fonctionnement des communautés

L'influence de l'hétérogénéité spatiale fine des espèces sur leurs dynamiques locales peut probablement se répercuter à diverses échelles, en influençant les flux de nutriments et cycles de la matière (Rossignol *et al.*, 2006), la productivité et l'invasibilité des systèmes ainsi que la stabilité des populations d'espèces (Rees *et al.*, 1996; De Boeck *et al.*, 2006; Turnbull *et al.*, 2007). Par exemple, Mokany et al. (2008b) ont testé différents niveaux d'agrégation intraspécifique dans des communautés végétales expérimentales et montré que l'augmentation de l'agrégation intraspécifique pouvait diminuer l'interception de la ressource lumineuse via une réduction de la complémentarité entre espèces pour la distribution des feuilles faisant de la photosynthèse. D'autres études sur des communautés expérimentales montrent qu'en faisant diminuer le grain des patrons d'agrégation, la production primaire ou la stabilité des populations d'espèces peuvent être améliorées (De Boeck *et al.*, 2006; Turnbull *et al.*, 2007; Lamosova *et al.*, 2010).

Nous retenons que l'hétérogénéité spatiale est une caractéristique inhérente des communautés végétales, de part l'agrégation spatiale des espèces à une échelle ou une autre sous l'effet de processus biotiques mais aussi de la distribution hétérogène des conditions abiotiques qui filtrent localement les espèces sur la base de leur caractéristiques fonctionnelles. L'existence de l'hétérogénéité spatiale peut ainsi prendre la forme de variabilité spatiale des assemblages

d'espèces et de traits mais aussi de patrons d'agrégation des espèces, plus ou moins mono- ou pluri-spécifiques, entrainant possiblement la formation de patrons spatiaux des caractéristiques fonctionnelles, fortement susceptibles d'influencer des processus clés du fonctionnement des communautés.

3. Le rôle du pâturage sur l'hétérogénéité spatiale de la végétation

Le rôle des perturbations liées au pâturage peut être prépondérant pour la construction de l'hétérogénéité spatiale des communautés végétales.

3.1 Utilisation hétérogène de la ressource par les herbivores et formation de patrons spatiaux de la végétation

L'influence du pâturage sur l'hétérogénéité spatiale de la végétation provient du fait que les herbivores n'utilisent pas la ressource de manière uniforme mais peuvent la sélectionner. Les herbivores font des choix alimentaires visant à maximiser leur ingestion énergétique (théorie de l'approvisionnement optimal, Charnov, 1976) et s'alimentent ainsi préférentiellement sur la végétation la plus riche en azote, aux tissus jeunes et à forte digestibilité (Jefferies *et al.*, 1994; Parsons *et al.*, 1994). Ceci, depuis l'échelle du paysage (choix des communautés) jusqu'à celle de la bouchée au sein des patchs choisis (Senft *et al.*, 1987; WallisDeVries *et al.*, 1999). Ces choix alimentaires peuvent être une des causes principales de la formation de patrons spatiaux dans la végétation des prairies pâturées. En effet, la qualité nutritive de la végétation est souvent améliorée dans les zones pâturées (McNaughton, 1979; McNaughton, 1984; Jefferies *et al.*, 1994), de part une réduction de la quantité de matériel sénescent et le maintien des plantes dans des stades phénologiques jeunes par la défoliation (Richards *et al.*, 1962; Hobbs, 1999) ou également par l'augmentation des nutriments dans le sol via les déjections (Holland and Detling, 1990). La mise en place d'un tel rétrocontrôle positif entre le pâturage et la végétation peut entraîner la formation d'un patron spatial dans la végétation composé de l'alternance de patchs de haute et médiocre qualité fourragère. Le pâturage préférentiel des patchs de bonne qualité fourragère entretient et renforce ce patron dans le temps, ce qui entraîne de fort contrastes entre les différents patchs et ainsi une forte hétérogénéité de la végétation. Les contrastes s'expriment en terme de physionomie du couvert (e.g. hauteur) et de qualité fourragère (i.e. digestibilité, matières azotées totales) mais

aussi en terme d'assemblages d'espèces et de traits (Bakker *et al.*, 1983; Ring *et al.*, 1985; Cingolani *et al.*, 2005; Olofsson *et al.*, 2008). Ainsi les espèces des patchs pâturés portent des traits leur permettant une repousse rapide alors que les espèces des patchs non pâturés sont souvent caractérisées par des traits liés à la conservation efficace des nutriments (i.e. stratégies 'acquisitive' vs. 'conservative', Diaz *et al.*, 2001; Cingolani *et al.*, 2005). Aussi la pression de pâturage forte au sein des patchs pâturés favorise des espèces de petite taille ou au port prostré et, plus largement, ayant des traits leur permettant de résister à la défoliation (Briske, 1996).

3.2 Influence du milieu et des pratiques

La mise en place d'un tel rétrocontrôle positif entre la végétation et les herbivores, induisant un scénario de pâturage 'cyclique' (McNaughton, 1979), a une plus forte probabilité d'apparaître dans des milieux productifs car il requiert la repousse rapide, au cours de la même saison de végétation, des plantes dans les patchs pâturés (Hobbs and Swift, 1988). De plus, dans ces systèmes, ce scénario sera facilité par l'accumulation d'une forte quantité de biomasse de faible qualité fourragère dans les patchs non pâturés. D'autre part, les pratiques pastorales peuvent limiter l'expression de la sélectivité des herbivores et ainsi ce scénario. La conduite en troupeaux du pâturage contraint par exemple les herbivores à consommer la végétation sur des surfaces choisie par le berger et pouvant être relativement restreintes (Adler *et al.*, 2001). Egalement un chargement trop élevé des herbivores diminue la ressource disponible et peut conduire à la disparition de patrons spatiaux des patchs pâturés et non pâturés qui sinon s'exprimeraient à des chargements inférieurs (Berg *et al.*, 1997, Figure 12). Enfin, la nature des herbivores influence également la formation de patchs de végétation, chaque herbivore ayant des capacités morphologiques (e.g. dentition) et physiologiques différentes (Illius and Hodgson, 1996; Kiehl *et al.*, 1996; Ménard *et al.*, 2002) qui influent sur leurs choix alimentaires.

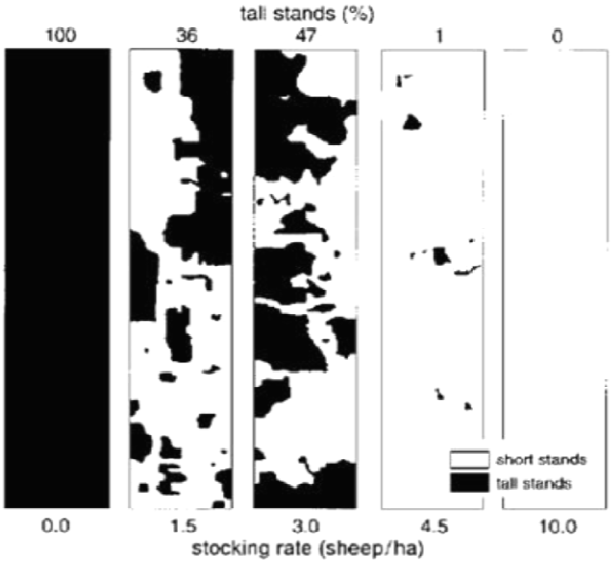

Figure 12. Création de patchs de *Festuca rubra* de hauteur contrastée selon le chargement animal dans un pré salé en Belgique. L'absence de pâturage ou le pâturage intensif conduisent à des couverts de hauteur spatialement homogène alors que des chargements intermédiaires entrainent de l'hétérogénéité de la hauteur du couvert (D'après Berg et al. 1997).

3.3 Sélection de la ressource à différentes échelles spatiales

La sélectivité des herbivores peut s'exprimer à différentes échelles. La sélection de la ressource à une échelle large est souvent contrôlée par l'hétérogénéité à échelle large du milieu telle que des variations de topographie (Senft *et al.*, 1987). A une échelle intra-communauté, les herbivores choisissent les patchs ou tâches de végétation les plus appétents et, au sein des patchs choisis, ils peuvent de nouveau choisir les bouchées selon la répartition des espèces les plus appétentes. Cependant, des études ont montré qu'à une échelle qui est fine par rapport à la taille des herbivores, la sélection de la ressource pouvait être aléatoire (WallisDeVries *et al.*, 1999). Ainsi au sein d'un patch choisi, l'application des bouchées est très susceptible d'être un phénomène stochastique (Schwinning and Parsons, 1999; Parsons and Dumont, 2003). En effet, à des échelles qui sont fines par rapport aux herbivores, la ressource est perçue comme homogène par les animaux, ce qui favorise un scénario de pâturage de type 'homogène' décrit par (Adler *et al.*, 2001, Figure 13). Ce scénario est prédit atténuer l'hétérogénéité spatiale de la végétation à cette échelle. Dans les milieux où la maille d'hétérogénéité de la végétation est fine par rapport à l'échelle de prélèvement des animaux (i.e. la bouchée), comme dans les prairies naturelles très diversifiées, ce type de scénario peut aussi se rencontrer à des échelles plus larges que le patch de végétation choisi. Egalement, le comportement grégaire des animaux pâturant en troupeaux peut faire diminuer le degré de sélectivité des herbivores et favoriser ce type de pâturage non sélectif (Augustine and McNaughton, 1998).

3.4 Pâturage et hétérogénéité spatiale pré-existante des communautés végétales

Le pâturage n'est pas toujours créateur d'hétérogénéité spatiale au sein des communautés, il a même parfois été montré que le pâturage tendait à l'homogénéisation du couvert végétal (Collins and Smith, 2006). Adler et al. (2001) montrent en effet, qu'indépendamment du milieu, de la nature ou du chargement des herbivores, la résultante de l'effet du pâturage sur l'hétérogénéité spatiale de la végétation provient de l'interaction entre la réponse du pâturage à l'hétérogénéité spatiale pré-existante de la végétation et cette dernière (Figure 12). A une échelle donnée, si le pâturage a lieu de manière aléatoire par rapport à l'organisation spatiale de la végétation, dans ce cas il risque d'atténuer l'hétérogénéité intrinsèque de la végétation (i.e. liée aux facteurs endogènes des plantes et/ou aux conditions abiotiques hétérogènes). Si le pâturage est en revanche calqué sur les patches de végétation (e.g. patches appétents et non appétents), il peut renforcer l'hétérogénéité spatiale de la végétation.

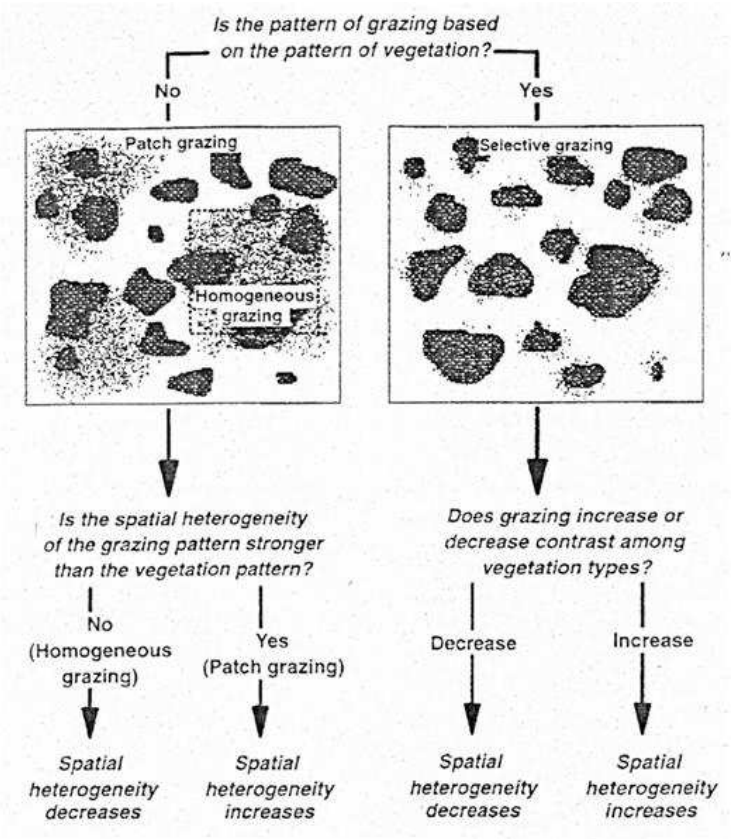

Figure 13. Schéma représentant les prédictions des effets du pâturage sur l'hétérogénéité spatiale de la végétation. Dans les dessins schématiques, les différents niveaux de gris représentent les motifs de végétation, tandis que les points noirs représentent la distribution du pâturage. Le schéma de gauche, montre un patron spatial du pâturage indépendant de celui de la végétation (pâturage 'homogène'), qui est susceptible de faire diminuer la végétation sauf s'il est lui-même distribué en patchs et s'il forme des contrastes plus forts dans la végétation. Dans le schéma de droite, le patron de pâturage est calqué sur les patchs préexistants et peut faire augmenter l'hétérogénéité de la végétation dans le cas où il maintient les contrastes entre végétation pâturée et non pâturée. Le schéma de gauche montre aussi comme le patron du pâturage dépend de l'échelle d'observation : une échelle large d'observation révèle un pâturage par

patchs, alors qu'une échelle confinée dans une zone pâturée (indiquée par le carré) perçoit un pâturage homogène (Adler *et al.*, 2001).

3.5 Actions du pâturage induisant de la variabilité spatiale à échelle fine

Trois actions majeures associées au pâturage, que sont la défoliation, le piétinement, et les dépôts d'urine et de fèces, peuvent créer de la variabilité des conditions biotiques et abiotiques à une échelle fine. Ces différentes actions ont lieu de manière localisée (patch d'urine, bouchées...) et introduisent de la variabilité spatiale (i.e. contraste et variété) des conditions abiotiques et effets compétitifs entre plantes au sein de la communauté (Jaramillo and Detling, 1992; Steinauer and Collins, 1995; Rietkerk *et al.*, 2000; Augustine and Frank, 2001; Kohler *et al.*, 2006). Les trouées et autres niches de régénération ainsi créées peuvent être recolonisées par dispersion de graines ou de propagules d'origine clonales (Kohler *et al.*, 2006) ce qui augmente la mobilité des espèces (van der Maarel and Syskes, 1993) et ainsi la variabilité spatiale en terme de composition floristique mais aussi fonctionnelle : des espèces portant des traits variés (e.g. espèces nitrophiles, héliophiles…) peuvent bénéficier de la création des niches (Dupré and Diekmann, 2001; Pierce *et al.*, 2007).

Dans les communautés prairiales pâturées, les perturbations introduites par les herbivores sont ainsi très susceptibles de créer de la variabilité spatiale à une échelle fine, ainsi que de conduire à la formation de patrons spatiaux de tailles, formes et agencements variés à l'échelle où leur sélectivité alimentaire s'exprime.

4. Les prairies subalpines comme modèle d'étude

4.1 Des milieux hautement diversifiés et multi-usages

Les prairies subalpines sont le réservoir d'une flore riche, abritant de nombreuses espèces végétales spécialisées (Nösberger *et al.*, 1994; MacDonald *et al.*, 2000) et représentent un point chaud de biodiversité en Europe (Körner and Spehn, 2002). Si ces écosystèmes remplissent toujours une importante fonction économique et sociale en liaison avec les activités d'élevage et de pastoralisme, leurs rôles dans le maintien d'une certaine qualité esthétique du paysage et dans la gestion de la biodiversité constituent autant d'enjeux à prendre en compte (Cozic and Bornard, 1998; Dorioz, 1998; Pfimlin *et al.*, 2001). En France,

les nombreux statuts de protection qui existent sur ces milieux attestent de l'importance de les préserver (Parc National, Réserve Naturelle de France, Espace Naturel Sensible, zone Natura 2000…).

Figure 14. Diversité floristique d'une pelouse calcaire subalpine (Hauts-Plateaux du Vercors, Isère)

4.2 Des milieux façonnés par l'Homme et à l'équilibre

La déforestation et le pâturage extensif par les herbivores domestiques, débuté il y a parfois plusieurs milliers d'années, ont joué un rôle prépondérant dans la formation des prairies subalpines telles que nous les observons aujourd'hui en Europe (Quétier, 2006). Dans le système traditionnel de l'élevage pastoral, les troupeaux d'herbivores domestiques, essentiellement ovins, pâturent sur de grandes étendues de prairies et sont déplacés selon les saisons pour laisser à la végétation le temps de repousser et pour aller chercher ailleurs l'herbe nécessaire à l'alimentation des animaux. L'utilisation adaptée, selon la saison et l'année, des différents quartiers d'alpages, la rotation régulière des zones de couche et les nombreuses actions d'entretien ont déterminé, en interaction avec le climat subalpin et la diversité des conditions édaphiques, les types de végétation présents aujourd'hui sur ces milieux, formant des communautés végétales riches en espèces. De part l'ancienneté de l'activité pastorale, l'équilibre de ces milieux est particulièrement vulnérable aux changements d'utilisation des terres, et dans ce cadre, la déprise agricole en montagne peut avoir un impact sans précédent sur leur pérennité (MacDonald *et al.*, 2000; Quétier, 2006).

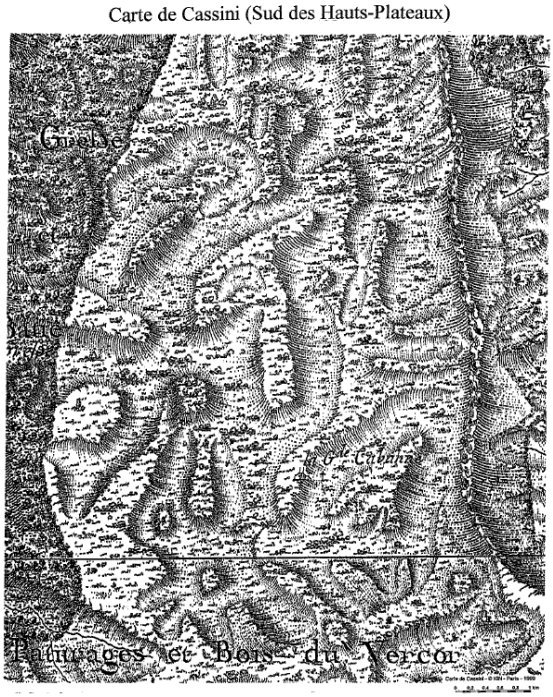

Figure 15. Carte de Cassini de 1777. Carte géographique précise la plus ancienne (18ème siècle) couvrant l'ensemble de la France. Ici, elle atteste de la présence des pâturages et boisements sur les Hauts-Plateaux du Vercors (Isère), déjà décrit comme tels.

Figure 16.
Le Grand Veymond, Drôme, 2346 m. Berger et troupeau d'ânes. Carte postale ancienne, B. Roche (Musée Dauphinois de Grenoble A81.646, A82.1465, PNRV 38186.74)

4.3 Un équilibre menacé par le déclin de l'agriculture de montagne

Les alpages sont des milieux présentant de nombreux handicaps naturels qui les empêchent de répondre à la course à la productivité amorcée par le monde agricole il y a une cinquantaine d'années. Le climat rude, la faible productivité et la variabilité de la production, les reliefs marqués, l'éloignement des sièges d'exploitation et les difficultés d'accès sont autant de contraintes qui rendent difficilement intensifiables ces milieux (Tasser and Tappeiner, 2002).

Le retour du loup sur certaines régions complique également l'activité pastorale (Cugno, 2002) et peut représenter une contrainte supplémentaire. Ne répondant souvent plus à la logique actuelle de rentabilité de l'agriculture, ces milieux sont marginalisés au profit des prairies de vallées plus facilement mécanisables et où l'activité agricole s'est intensifiée (entraînant en général des conséquences dramatiques sur ces milieux également). En dépit des soutiens financiers que reçoit l'agriculture de montagne dans les Alpes, dans le but du maintien des pratiques traditionnelles de gestion au regard des services fournis par ces écosystèmes, l'abandon se généralise sur les zones les plus en marge de la rentabilité depuis plusieurs dizaines d'années (Dobremez *et al.*, 2000; MacDonald *et al.*, 2000; Marriott *et al.*, 2004). L'allègement de la charge pastorale, allant jusqu'à l'abandon des alpages les plus reculés, provoque un changement du régime de perturbations ancestral, et peut se traduire par des conséquences profondes et durables sur la diversité, la composition et le fonctionnement de ces prairies (Tasser and Tappeiner, 2002; Lavorel *et al.*, 2004; Quétier *et al.*, 2007).

4.4 Dynamique des milieux abandonnés

Les travaux conduits sur les prairies de montagne pour étudier les effets des changements de pratiques pastorales, et en particulier l'abandon du pâturage, sur la dynamique de la végétation montrent généralement une modification de la composition en espèces et notamment une perte de la qualité et de la production fourragère (Dorée *et al.*, 2001; Krahulec *et al.*, 2001; Marriott *et al.*, 2004; Lanta *et al.*, 2009; Mayer *et al.*, 2009). Cependant la dégradation de la diversité végétale ne semble pas systématique et est probablement le résultat de facteurs complexes (Austrheim and Eriksson, 2001; Dullinger *et al.*, 2003; Mayer *et al.*, 2009). De même, si la colonisation par des espèces envahissantes (e.g. Veratrum album, Spiegelberger *et al.*, 2006) ou par les ligneux bas (Dorée *et al.*, 2001; Tasser and Tappeiner, 2002) et les ligneux (Ostermann, 1992; Dullinger *et al.*, 2003) est souvent rapporté, il existe des cas où elle n'a pas lieu en raison de blocage successionnels dans ces milieux très contraints (i.e. sols pauvres et climat rude). L'utilisation des traits fonctionnels pour révéler des modifications du fonctionnement de ces écosystèmes suite à l'extensification des pratiques est apparue prometteuse (Lavorel *et al.*, 2004). Il semble que les espèces compétitives et conservatrices colonisent ces milieux, conduisant à un ralentissement des flux de nutriments et cycles de la matière (Lavorel *et al.*, 2004). Cependant ces études restent rares dans le cas précis de l'abandon du pâturage en milieu subalpin. Par ailleurs, il se peut que les changements liés à l'abandon soient complexes et dépendent du contexte local et de

l'interaction avec d'autres facteurs, par exemple le réchauffement climatique favoriserait également la colonisation par les ligneux. Il ressort cependant de ces études que la réponse locale des communautés végétales est importante à prendre en compte car elle peut déterminer le fonctionnement des écosystèmes et se répercuter à des échelles supérieures (Austrheim and Eriksson, 2001).

5. Problématique générale et questions abordées dans la thèse

Dans les prairies subalpines, l'abandon du pâturage semble avoir le potentiel d'impacter la composition spécifique (diversité, composition en espèces), les traits des espèces et certains processus du fonctionnement, tel que le turnover des nutriments et la production fourragère.

Cependant, une caractéristique rarement prise en compte, et pourtant inhérente aux systèmes pâturés, est l'hétérogénéité spatiale de la végétation. Dans de très nombreux systèmes, le pâturage a été montré être un élément clé de la création ou du maintien d'une certaine hétérogénéité de la végétation à des échelles variées, et, celle-ci est de plus en plus reconnue comme un facteur déterminant pour la diversité et les processus des écosystèmes.

Ainsi la prise en compte de l'hétérogénéité spatiale des communautés pourrait être une étape importante pour la compréhension des mécanismes à l'œuvre lors de l'abandon du pâturage en prairies subalpines. L'objectif principal de ce travail de thèse est de déterminer comment sont organisées spatialement des composantes spécifiques et fonctionnelles des communautés prairiales subalpines dans des situations contrastées d'utilisation pastorale. Dans cet objectif, plusieurs axes sont abordés et présentés dans les différentes parties du manuscrit. Les questions et hypothèses propres à chaque partie seront présentées en introduction de chaque partie.

La première partie du manuscrit a pour but d'évaluer les effets respectifs du pâturage traditionnel et de l'abandon depuis plus de 20 ans sur l'hétérogénéité spatiale de communautés subalpines. Nous étudions dans cette partie la réponse spatiale des espèces et de traits en termes de variabilité spatiale, de patrons spatiaux et de règles d'assemblages.

La deuxième partie du manuscrit étudie par quels mécanismes le pâturage peut modifier la répartition spatiale des espèces et des traits en étudiant précisément l'effet de l'hétérogénéité de la défoliation à une échelle locale. Nous nous demandons si le grain spatial de l'hétérogénéité de la défoliation est une caractéristique déterminante pour supporter des modifications de l'hétérogénéité spatiale de la végétation.

La troisième partie du manuscrit se propose d'aborder comment sont organisées dans l'espace des composantes des valeurs d'usage des prairies et leur lien avec la structure spatiale fine des caractéristiques spécifiques et fonctionnelles des communautés.

Sites d’études et dispositifs

Les études de la première et la troisième partie du manuscrit s'appuient sur un dispositif de plots pâturés et d'exclos situés sur des alpages du Vercors et de l'Oisans que nous présentons dans un premier temps avec les communautés étudiées au sein de ces alpages. Dans un second temps, nous présentons un troisième alpage, situé dans le massif du Vercors, sur lequel nous avons réalisé une expérimentation dont les résultats sont présentés dans les études composant la deuxième partie du manuscrit.

1. Sites et dispositif d'étude de l'abandon du pâturage en alpage

1.1 Présentation des alpages

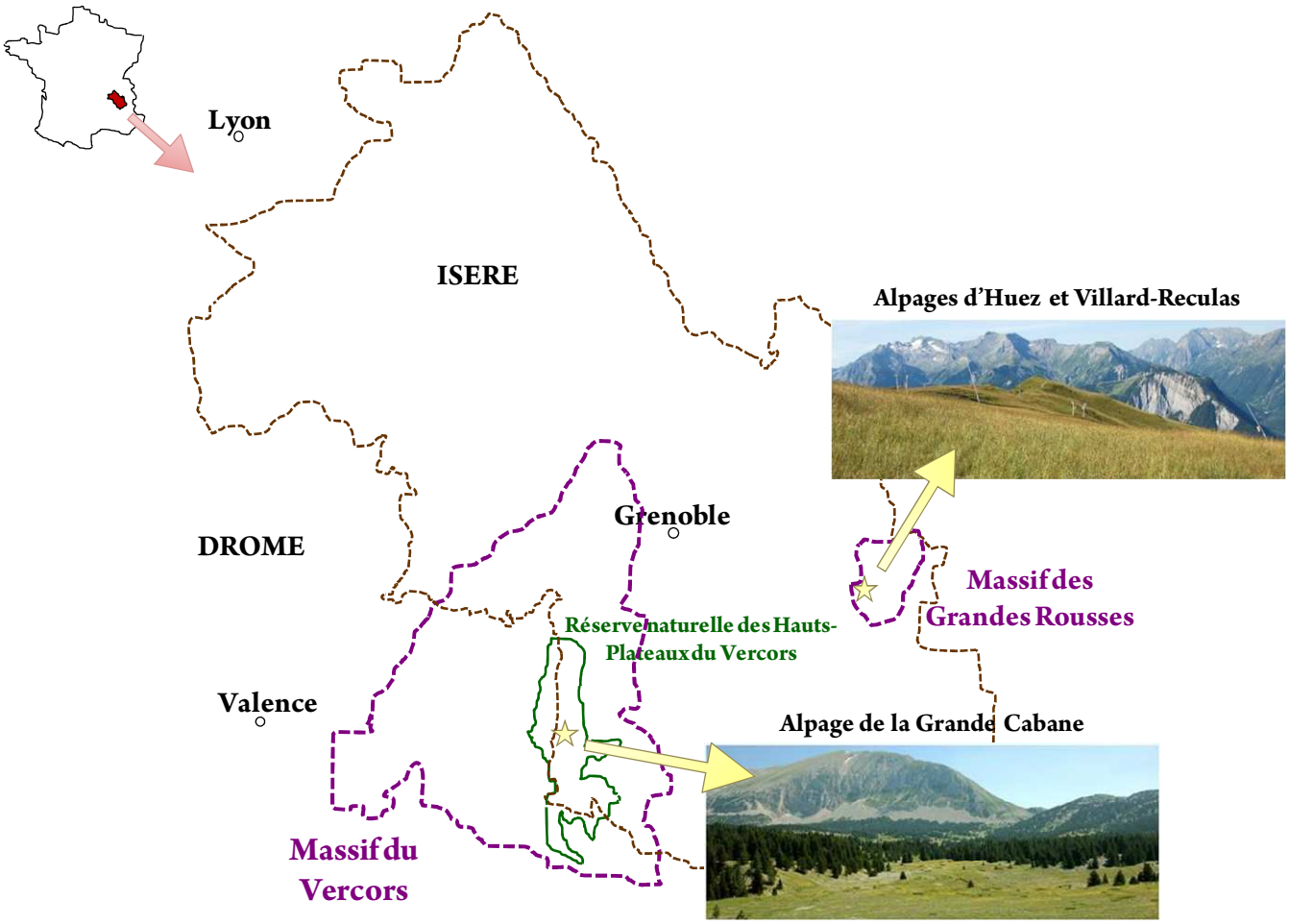

Figure 1. Localisation des alpages de l'étude. Ces alpages font partie du réseau de sites d'études de la Zone Atelier Alpes.

1.1.1 L'alpage de la grande cabane

1.1.1.1 Présentation, enjeux et gestion pastorale d'un site protégé et touristique

Situé au cœur de la Réserve Naturelle des Hauts-Plateaux du Vercors (Figure 1), dans le massif du Vercors (Préalpes françaises), l'alpage de la Grande Cabane s'étend sur environ 1500 ha à cheval sur deux départements : l'Isère et la Drôme. L'alpage de la Grande Cabane est constitué d'une mosaique de pelouses calciphiles à acidiphiles (Ritter, 1969) résultant d'un micro-relief marqué (alternance de buttes et dépressions sur de petites surfaces). Les pelouses sont bordées de landes et de boisements de pins à crochets. La dynamique de ces boisements naturels de Pin à crochets, sur un territoire soumis à un pâturage ovin séculaire, tend localement à la fermeture du milieu, avec un certain nombre de conséquences pour la gestion de la biodiversité de la Réserve (Véron *et al.*, 2004). L'alpage de la Grande Cabane est pâturé depuis le Moyen-Âge par de grands troupeaux ovins transhumants et n'a jamais été fertilisé. Avec la création de la réserve (1985) et la tâche de gestion confiée au Parc Naturel Régional du Vercors en 1986, il est recherché l'adaptation des pratiques pastorales à l'entretien des paysages (conservation de zones ouvertes et mixtes) ainsi qu'à la gestion des milieux fragiles (Dupuis *et al.*, 1989; Ostermann, 1992; Rolland, 2001) et à la préservation des équilibres avec la faune sauvage. L'alpage de la Grande Cabane accueille aujourd'hui, chaque année en période estivale (mi-Juin - fin Septembre), environ 2000 ovins transhumants de la plaine de Crau (1 à 2 brebis/ha). Le Parc a aussi la charge de concilier les utilisations pastorales avec les activités touristiques et l'accueil d'un public très nombreux durant la période estivale.

1.1.1.2 Climat subalpin et système hydrologique karstique

Situé à une altitude variant de 1600 à 1700 m, ce site bénéficie d'un climat de type montagnard : humide, frais, riche en neige et à ensoleillement moyen. La pluviométrie annuelle est élevée (1380 mm) et bien répartie sur l'année avec environ 479 mm tombant durant la saison de végétation (mai-septembre). Les températures hivernales sont froides (-2,2 °C en janvier) et fraiches en été (11,4 °C en juillet), la température étant en moyenne de 9.8°C durant la période de végétation. (mai à septembre) (Les valeurs indiquées sont des moyennes réalisées sur 10 ans provenant de données de la station météorologique de Gerland). L'enneigement dure en moyenne de 6 à 7 mois entre novembre et avril-mai.

Le sous-sol des Hauts-Plateaux du Vercors est caractérisé par un épais socle calcaire (faciès Urgonien, Delannoy, 1981) qui affleure presque partout, en ce qui nous concerne, sur l'alpage de la Grande Cabane. Le taux d'infiltration des précipitations est considérable sur calcaire (entre 60 et 70 %, Al Anbar, 1979). Ainsi, les précipitations abondantes n'empêchent pas la sécheresse du sol. On ne trouve aucun cours d'eau de surface et seules, quelques sources de faible débit, sont permises par l'affleurement d'une couche de calcaires marneux. Les sols qui en résultent sur l'alpage de la Grande Cabane sont des rendzines. Sur ces sols plus ou moins profonds et parfois squelettiques (<5 cm) différentes communautés végétales peuvent être distinguées selon un gradient d'acidité édaphique.

1.1.1.3 Etudes de deux communautés végétales

Nous nous intéressons à deux pelouses calcicoles de xéricité contrastée, due en partie à la profondeur du sol. Ces deux communautés végétales sont riches en espèces (50-60 espèces/m²) et très représentées sur l'alpage (d'après la typologie d'Ostermann, 1992). La première, très peu productive et nommée « pelouse sèche » est une communauté calciphile xérophile à *Globularia cordifolia*, *Festuca glauca* (var. curvula) et *Carex sempervirens ;* la deuxième, une communauté calciphile mésophile nommée « pelouse fraîche » est plus productive, abritant, comme espèces principales *Festuca commutata* (var. nigrescens), *Agrostis capillaris*, *Carex sempervirens* et *Globularia nudicaulis*. Les pelouses sèches sont situées sur les sols les plus superficiels avec des affleurements rocheux et la présence de cailloux, alors que les pelouses fraîches sont sur sols un peu plus profonds et présentent un couvert plus dense (le détail des caractéristiques de ces deux communautés est présenté dans le Tableau 1).

1.1.2 Les alpages d'Huez et de Villard-Reculas

1.1.2.1 Présentation, gestion pastorale et enjeux au sein d'une station de sport d'hiver aux multi-usages

Les communes d'Huez et Villard Reculas, localisées dans le massif des Grandes Rousses (et plus largement dans celui de l'Oisans) dans le département de l'Isère, possèdent un vaste domaine pastoral (localisation générale sur la Figure 1). Une partie de ces alpages, à laquelle nous nous intéressons, est située sur le domaine skiable de la station de sport d'hiver de l'Alpe

d'Huez, à une altitude supérieure à 1800 m et allant jusque 2200 m (210 ha sont situés du côté de l'Alpe d'Huez, 240 ha sur Villard-Reculas). Ces alpages ont la caractéristique d'avoir été pâturées historiquement en partie par des troupeaux bovins et en partie par des ovins transhumants (Bornard and Dubost, 1987). Leur utilisation a fortement diminué entre 1950 et 1970 en raison du fort déclin général de l'agriculture de montagne qui n'a pas épargné ces communes. La fermeture de la dernière exploitation a eu lieu au début des années 1980, une époque à laquelle les alpages ne sont plus parcouru que très extensivement par un troupeau d'ovins venus de Crau, alors que, parallèlement, la station de ski de l'Alpe d'Huez se développe (Bornard and Dubost, 1987). Les évolutions de la végétation, notamment le risque d'enfrichement, qui s'en est suivi, ont amené à la remise en exploitation du domaine pastoral en 1980, sous l'impulsion de la Fédération des Alpages d'Isère. Depuis, les alpages sont pâturés de manière extensive, en période estivale, par un troupeau d'environ 300 génisses d'un groupement pastoral sur l'Alpe d'huez, et par un troupeau d'environ 1100 ovins transhumants sur Villard-Reculas. Le pâturage des pistes de ski est un atout pour la station (entretien des pistes, limitation des risques naturels) et est primordial pour la gestion de ces milieux prairiaux et leur biodiversité. Cependant, cette activité pastorale est confrontée à l'urbanisation croissante de la station, aux aménagements liés à la création et la réorganisation du domaine skiable, à la multiplication des activités de loisirs estivales concurrentes sur l'espace (VTT, hippisme, aéromodélisme, tir à la carabine…) qui rendent le travail des bergers de plus en plus difficile (Bernard-Brunet and Gaucherand, 2007). Les alpages d'Huez et Villard-Reculas sont donc actuellement au cœur de problèmes liés aux multi-usages et leur durabilité ne sera permise que par des compromis à trouver entre le développement des activités economico-touristiques et la volonté de maintenir ces espaces et leur ressources agricoles, écologiques et patrimoniales.

1.1.2.2 Climat subalpin, substrat géologique cristallin et types de végétation caractéristiques

Les alpages d'huez et de Villard-Reculas bénéficient d'une pluviométrie annuelle moyenne (940 mm) mais bien répartie sur l'année avec 400 mm concentrés sur la période estivale (mai-septembre). Les températures sont froides durant la période hivernales (-2°C en moyenne au mois de janvier) et fraiches l'été (12,6°C en moyenne au mois de juillet) avec une moyenne de 10,6°C sur la période estivale complète. L'enneigement est fort et perdure jusqu'en juin pour les parties les plus élevées des alpages (les valeurs indiquées proviennent de moyennes

réalisées sur une période 10 ans, les données sont issues d'une station météorologique située sur la station de l'Alpe d'Huez).

Les alpages étudiés présentent localement des pentes faibles à modérées (10 à 40 %) et sont pourvus de sols relativement profonds (1 m en moyenne) assis sur des substrats cristallins (côté Alpe d'Huez) ou marno-calcaires (côté Villard-Reculas) (Bornard and Dubosc, 1987). Deux grands types de formations végétales sont retrouvés sur ces alpages, selon, principalement, l'exposition de la zone (Jouglet and Doree, 1987): les pelouses à *Festuca paniculata* sur les faciès exposés Sud et les landes à ligneux bas (*Vaccinium myrtillus* et *Vaccinium uliginosum*) accompagnés de la graminée acidophile *Nardus stricta* sur des pentes d'exposition préférentiellement Nord et sur sols acides.

1.1.2.3 Communauté végétale étudiée

La communauté végétale étudiée, que nous appelons « landes », est un mélange des deux formations citées ci-dessus (une sorte de 'prairie-landes'). Les ligneux bas sont présents de manière importante mais pas suffisamment pour former des landes et *Festuca paniculata* est présente localement dans des abondances variables. La qualité fourragère de cette communauté est médiocre, les ligneux bas étant refusés des animaux et les graminées coriaces, que sont le nard et la fétuque paniculée, étant peu appréciées des animaux en exploitation extensive. En revanche, cette communauté est assez productive : 2 à 4 t de matière sèche à l'hectare. La richesse spécifique est relativement élevée (50 à 60 espèces/100 m²). Les sites étudiés où est présent ce type de végétation sont très sensibles à l'envahissement pas les ligneux en l'absence de pâturage (Dorée *et al.*, 2001). Les détails des caractéristiques de cette communauté sont décrits dans le tableau 1.

1.2. Dispositifs et échelles d'observation

1.2.1 Stations permanentes sur les alpages de la Grande Cabane et d'Huez - Villard-Reculas

En 1980, sur les Alpages de l'Alpe d'Huez - Villard-Reculas, et en 1988 sur l'alpage de la Grande Cabane, des stations d'observation permanentes (plots) ont été installées par l'équipe agro-pastorale du Cemagref dans le but de suivre la dynamique de la végétation pâturées sur ces alpages. Les dispositifs de suivi consistent en des couples de plots répartis dans les types de végétation représentatifs des situations rencontrées sur chaque alpage. Chaque couple de

plot est constitué d'un plot pâturé de 10 x 10 m, repéré par ses coordonnées géographiques et par des plaquettes permanentes posées au sol, ainsi que d'un plot non pâturé de même surface, situé à proximité et comparable (végétation initiale, pente, exposition), mis en défens au moyen d'une clôture posée avant l'arrivée des animaux chaque année et enlevée avant l'hiver. L'intérêt de ce dispositif est de pouvoir aujourd'hui comparer des situations pâturées et abandonnées du pâturage depuis au moins 20 ans au sein de différentes communautés végétales représentatives des types de végétation rencontrés dans les alpages du Vercors et de l'Oisans.

Nous avons utilisés 6 couples de plots pâturés/en défens sur l'alpage de la Grande Cabane (parmi les 11 que compte encore le dispositif), 3 répartis dans chacune des communautés végétales étudiées sur cet alpage. 3 couples de plots étudiés sont donc localisés dans des « pelouses sèches » et 3 dans des « pelouses fraîches » (Figure 2). Sur les alpages d'Huez – Villard-Reculas, nous avons étudiés 3 couples représentatifs des « landes » que l'on rencontre sur ces alpages (Figure 3).

Les couples de plots représentatifs d'une même communauté ont été considérés comme des réplicats indépendants les uns des autres étant donné les distances les séparant (au minimum plusieurs centaines de mètres, cf Figures 2 et 3). Pour les analyses statistiques, chaque couple de plots a été considéré comme un bloc de manière à s'affranchir des particularités locales propres à chaque station d'observation (pente, exposition, sol, environnement boisé ou non…). Les trois communautés végétales étudiées ont été considérées de manière équivalente (c'est-à-dire que nous n'avons pas pris en compte d'effet site (alpage)) bien que nous sommes conscient que les deux communautés végétales étudiées sur l'alpage de la Grande Cabane partagent plus de caractéristiques communes entre elles (ex : climat) qu'avec la communauté étudiée sur les alpages d'Huez – Villard-Reculas.

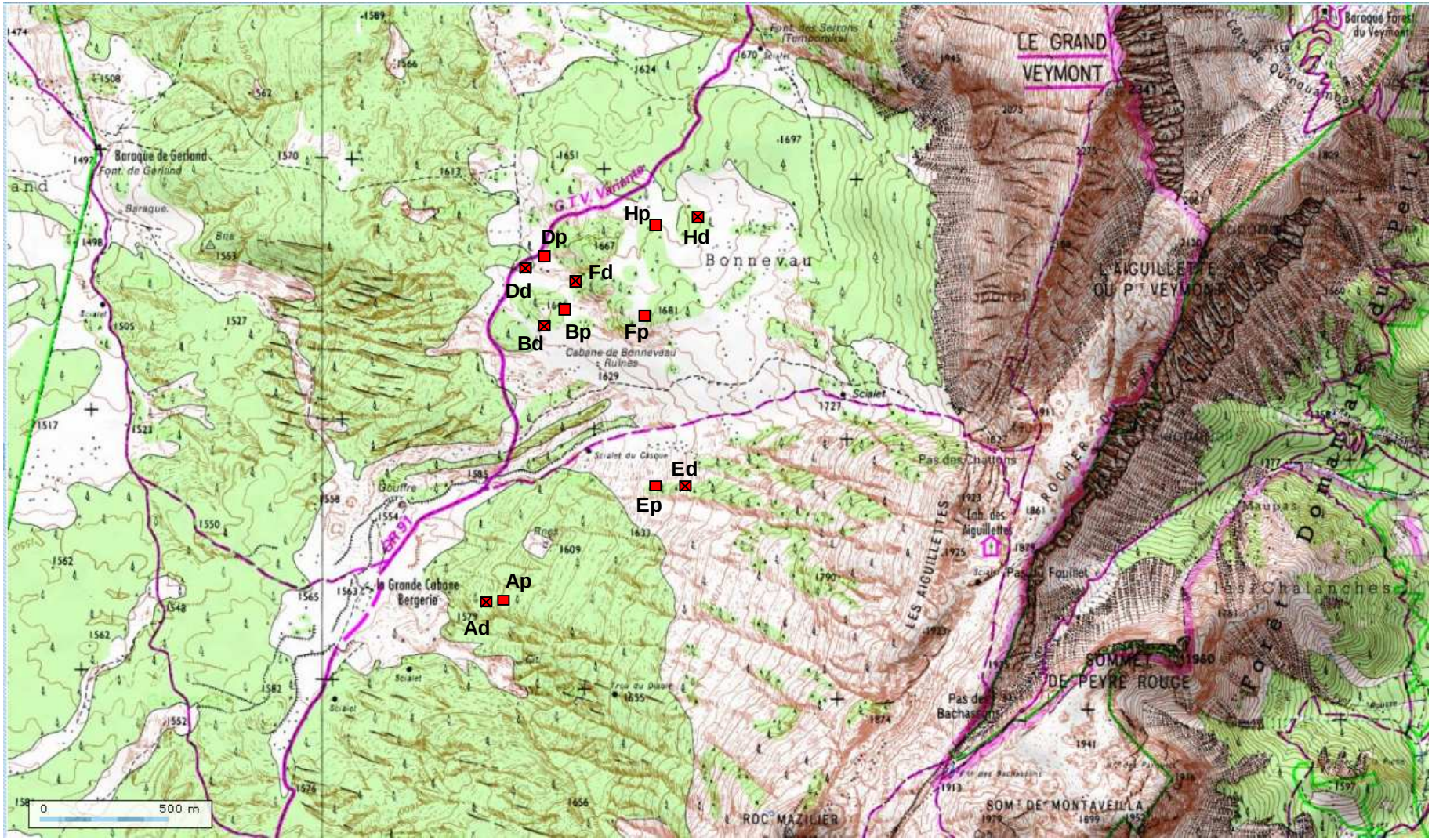

Figure 2. Localisation des six couples de plots pâturés (carrés vides) et en défens (carrés avec croisillon) sur l'alpage de la Grande Cabane. Les couples de plots A, B et D sont localisés sur des pelouses sèches et les couples E, F et H sur des pelouses fraîches.

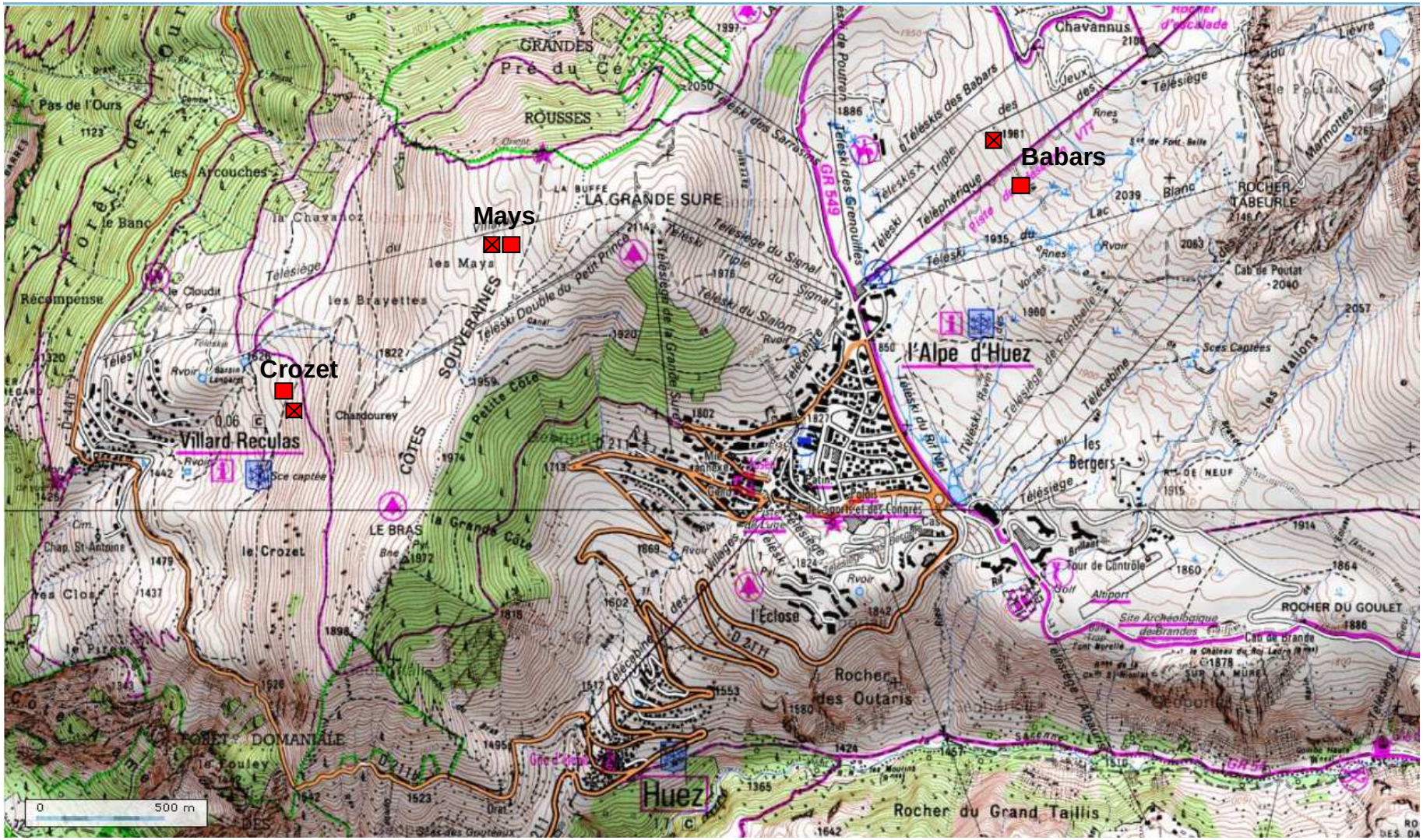

Figure 3. Localisation des trois couples de plots pâturés (carrés vides) et en défens (carrés croisillons) sur les alpages d'Huez et Villard-Reculas

1.2.2 Différentes approches spatiales de la végétation

1.2.2.1 Variabilité spatiale de la végétation à différents grains d'échantillonnage

Pour appréhender la variabilité spatiale de la végétation, nous avons disposé des quadrats de manière aléatoire au sein des surfaces de 10 x 10 des plots et en respectant des distances minimales entre quadrats, permettant l'indépendance des relevés. La variabilité spatiale de la végétation a été réalisée à différents grains d'échantillonnage à l'aide de l'utilisation de 7 jeux de quadrats différents, de tailles s'échelonnant entre 25 cm² et 1 m² (Figure 4). La plus petite taille de quadrats a été choisie en raison de la diversité des espèces qu'il existe jusqu'à des échelles très fines sur les communautés étudiées (e.g. jusqu'à 12 espèces recensées sur 25 cm²).

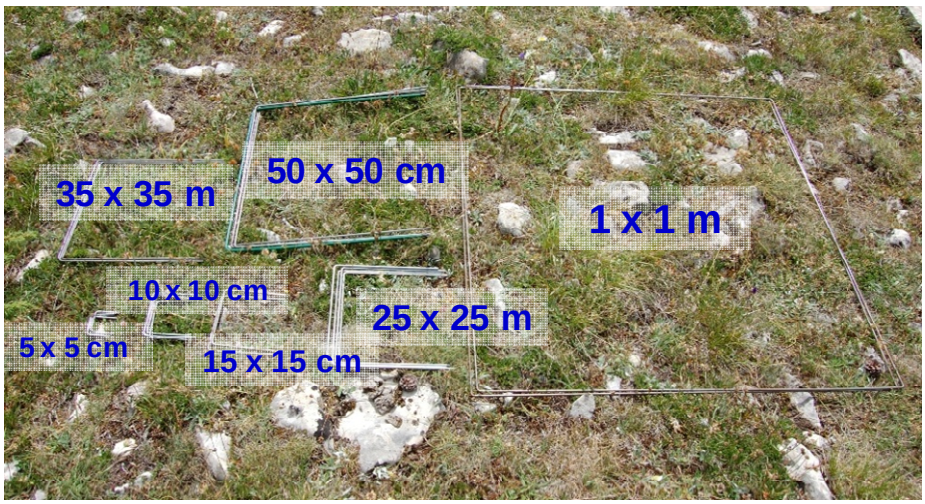

Figure 4. Jeux de quadrats de 7 tailles différentes pour échantillonner la végétation à différents grains spatiaux

1.2.2.1 Patrons spatiaux de la végétation

Les patrons spatiaux de la végétation ont été estimés à partir d'un dispositif de quadrats contigus disposés le long de deux transects de 10 m de long, disposés perpendiculairement l'un par rapport à l'autre à l'intérieur des plots (pour les plots en pente, l'un des transects est perpendiculaire à la pente et l'autre dans la pente). La végétation a été échantillonnée dans 100 quadrats contigus de 100 cm² (10 cm x 10 cm) sur chacun des transect (un quadrat étant commun à l'intersection des deux transects) (Figure 5).

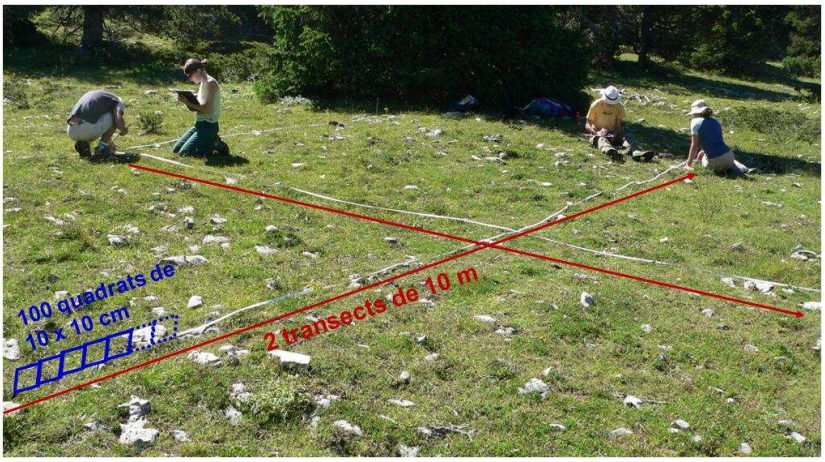

Figure 5. Echantillonnage spatialisé de la végétation à l'aide de deux transects de 10 m (Plot A pâturé, pelouses sèches)

1.3. Comparaison des trois communautés

1.3.1 Productivité et contraintes édaphiques contrastées

Les trois communautés que nous étudions sur les alpages de la Grande Cabane et d'Huez-Villard-Reculas présentent des niveaux de production de biomasse et de contraintes abiotiques différentes (Tableau 1).

Nous avons mesuré la production de biomasse au moment du pic de végétation et sous cage si la période de pâturage était déjà commencée. Nous considérons qu'elle représente une estimation de la productivité du système étant donnée que la production de végétation herbacée redémarre à zéro chaque année suite à la période d'enneigement hivernale, excepté pour les ligneux bas sur les prairies de landes mais pour lesquelles seules les pousses de l'année ont été récoltées (et pas les tiges lignifiées).

Les pelouses sèches représentent la communauté la plus contrainte, notamment en raison d'un stress hydrique fort sur des sols extrèmement superficiels (Ostermann, 1992) et présentent une végétation rase avec la plus faible production de biomasse (Tableau 1). Les pelouses fraiches sont intermédiaires, avec un stress hydrique moins prononcé et une production de biomasse supérieure. Les landes sont la communauté la plus productive, avec une végétation haute et dense.

Nous avons mesuré les taux de consommation sur ces différentes communautés, à l'aide d'un dispositif de cages mobiles durant la saison de pâturage. Les estimations du taux de consommation sont assez similaires entre communautés (bien qu'un peu plus élevées sur les

Alpage	Alpage de la Grande Cabane		Alpages d'Huez et Villard-Reculas
Site	Réserve Naturelle des Hauts-Plateaux du Vercors		Station de sports d'hiver de l'Alpe d'Huez
Massif	Vercors		Grandes Rousses (Oisans)
Communauté végétale	**Pelouses calciphiles xérophiles** "Pelouses sèches"	**Pelouses calciphiles mésophile** "Pelouses fraîches"	**Pelouses acidophiles à landes** "Landes"
Altitude (m)	1600 - 1650	1600 - 1650	1800 - 1900
Sol			
Profondeur du sol (cm)	< 5	~ 15	40 - 100
pH du sol	6.2	6.0	5.5
Végétation			
Production de biomasse au pic ($T.ha^{-1}$)	1.3	2.2	3.2
Hauteur de la canopée (cm)	~5 - 10	~10 - 15	~15 - 25
Espèces principales	***Globularia cordifolia, Festuca ovina, Carex sempervirens,*** *Hieracium pilosella, Thymus serpyllum, Veronica spicata*	***Globularia nudicaulis, Carex sempervirens, Festuca nigrescens,*** *Festuca ovina, Plantago montana, Lotus corniculatus*	***Vaccinium myrtillus, Nardus stricta,*** *Festuca rubra, Deschampsia flexuosa, Festuca paniculata, Potentilla erecta, Luzula nutans*
Richesse spécifique (sur 100 m²)	~45 - 50	~55 - 60	~50 - 60
Digestibilité (%)	56.2	56.9	52.1
Teneur en azote (g/Kg)	14.3	15.4	13.9
Pâturage			
Herbivores	Ovins	Ovins	Ovins-Bovins
Taux de consommation (%)	47.8	39.9	37.7

Tableau 1. Caractéristiques des communautés végétales étudiées (ordres de grandeur ou moyennes par station).

pelouses sèches) (Tableau 1). Cependant, ce même niveau de consommation a probablement plus d'impact sur les pelouses sèches, déjà très contraintes.

1.3.2 Description botanique et fonctionnelle

Sur la Figure 6 on observe qu'en termes de composition en groupes de formes de vie, ces communautés se distinguent par :

- La présence forte d'espèces à rosettes dans les pelouses fraîches et sèches
- La présence de ligneux bas dans les landes, plus importante dans les défens que dans les plots pâturés
- Une abondance un peu plus élevée de graminées dans les landes que dans les pelouses sèches et fraîches
- Un recouvrement de cailloux, sol nu et litière plus élévé dans les pelouses sèches
- La présence de légumineuses à une abondance supérieure dans les défens que dans les zones pâturées pour les pelouses sèches et fraîches.

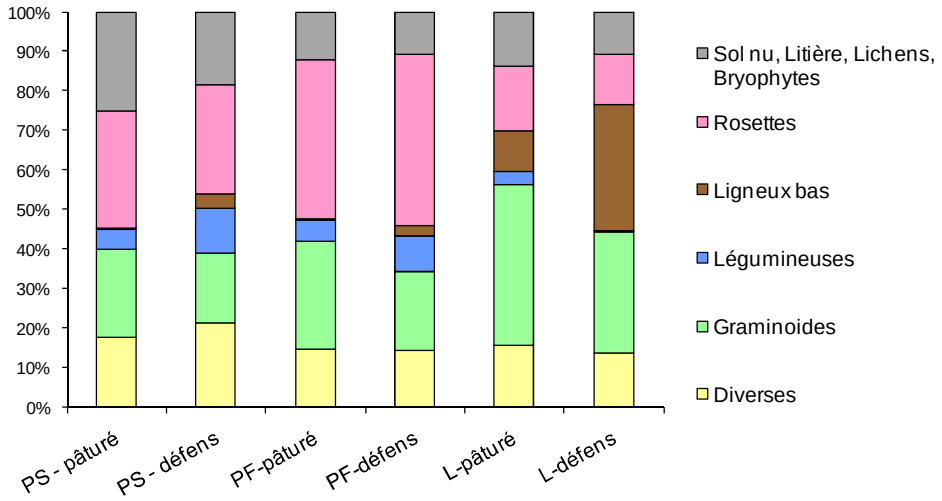

Figure 6. Abondance des groupes d'espèces (formes de vie) par communauté et par régime. PS : Pelouses sèches, PF : Pelouses fraîches, L : Landes

Les trois communautés se distinguent également en termes de composition fonctionnelle (Figure 7).

Les landes sont caractérisées par des espèces à stratégie conservative : forte teneur en matière sèche et faible teneur en azote foliaire, et ce d'autant plus en défens que dans les zones pâturées. Les pelouses fraîches abritent des espèces à stratégie plus acquisitive que les deux autres communautés : plus fortes surface spécifique foliaire et teneur en azote foliaire,

et de manière plus prononcée dans les défens que dans les zones pâturées. Enfin les pelouses sèches sont caractérisées par des espèces à très faible hauteur végétative et très faible surface spécifique foliaire et ce d'autant plus dans les zones pâturées que dans les défens.

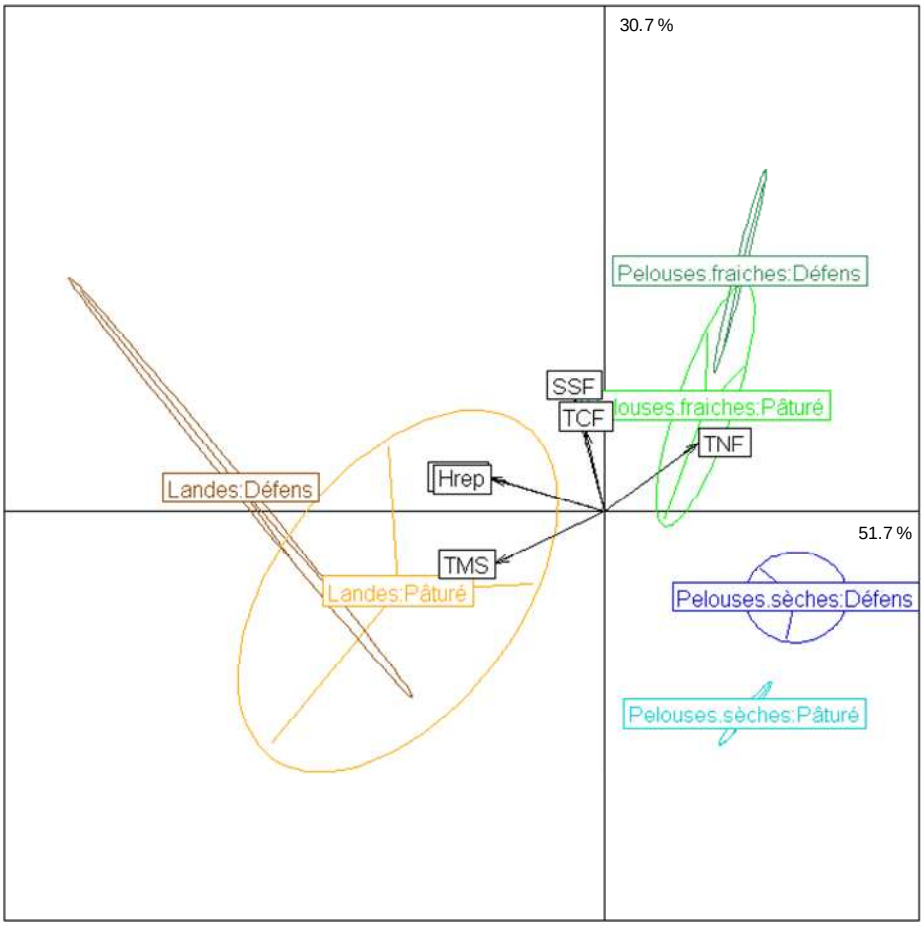

Figure 7. Analyse en composantes principales réalisée sur la base des valeurs agrégées de différents traits pour les trois communautés prairiales subalpines étudiées, dans les zones en défens et dans les zones pâturées. Hveg : Hauteur végétative, Hrep : Hauteur reproductive, SSF : Surface spécifique foliaire, TCF : Teneur en carbone foliaire, TNF : Teneur en azote folaire, TMS : Teneur en matières sèches des tiges et des feuilles.

1.3.3 Evolution de l'abondance des espèces principales depuis la mise en place du dispositif

Lors de la mise en place des dispositifs d'exclos sur les alpages de la Grande Cabane (1988) et sur Huez et Villard-Reculas (1980), l'emplacement des placettes a été choisi de manière à représenter la végétation caractéristique des communautés rencontrées sur ces alpages. La situation des plots pâturé/défens appartenant à un même couple est environ identique : topographie, exposition, altitude, environnement etc. et la composition floristique initiale est similaire. Il existe des variations non négligeables entre couples de plots censés représenter une même communauté, expliquant l'écart-type élévé observé pour certaines espèces

(Figure 8). Sur la figure 8 sont indiquées les abondances des espèces principales dans chacune des trois communautés au moment de la mise en place du dispositif (1980 ou 1988) et en 2009. Des différences importantes entre les deux dates peuvent être imputables aux différentes méthodes de relevés (relevés linéaires points-quadrat vs. estimation du recouvrement). La structure des pelouses sèches pour les espèces abondantes ne semble pas avoir beaucoup évolué entre 1988 et 2009, on peut toutefois noter une diminution de certaines graminées (ex : *Koeleria pyramidata*) peut-être en partie due aux méthodes de relevés différentes. Dans les pelouses fraiches, une espèce en rosettes (*Globularia nudicaulis)* semble avoir fortement augmenté alors que les graminées sont en abondances plus faibles. Dans les landes, on note le doublement de l'abondance des ligneux (*Vaccinium myrtillus* + *Vaccinium uliginosum*) dans les plots en défens entre les deux dates.

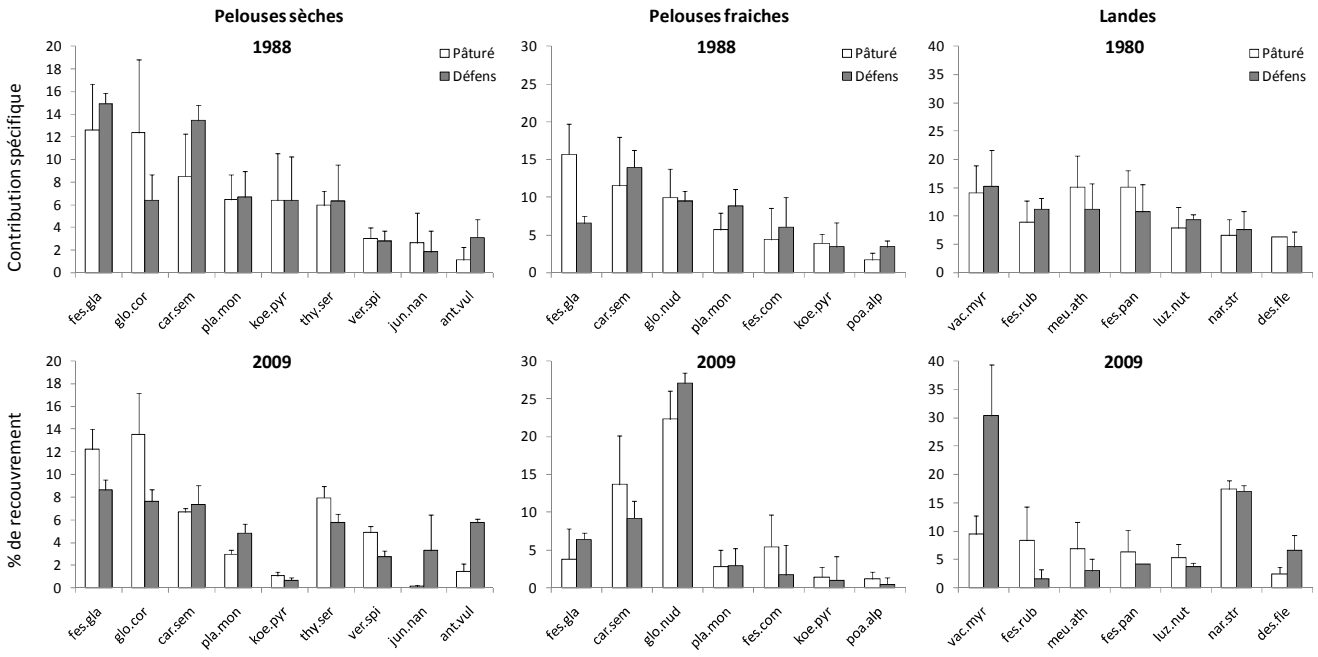

Figure 8. Abondance des espèces principales dans les trois communautés étudiées (Pelouses sèches, Pelouses fraîches, Prairies-Landes) au moment de la mise en place du dispositif en 1980 ou 1988 et en 2009 dans les plots pâturés et en défens (N= 3 ± ET). Les relevés de végétation ont été réalisés à l'aide de la méthode linéaire de points-quadrats en 1980 ou 1988 (contribution spécifique, Daget and Poissonnet, 1971) et selon une estimation du % de recouvrement des espèces au sein de quadrats de 25 x 25 cm en 2009 (%). Abréviations : fes.gla : *Festuca glauca*, glo.cor : *Globularia cordifolia*, car.sem : *Carex sempervirens*, pla.mon : *Plantago montana*, koe.pyr : *Koeleria pyramidata*, thy.ser : *Thymus serpyllum*, ver.spi : *Veronica spicata*, jun.nan : *Juniperus nana*, ant.vul : *Anthyllis vulneraria*, glo.nud : *Globularia nudicaulis*, fes.com : *Festuca commutata*, poa.alp : *Poa alpina*, vac.myr : *Vaccinium myrtillus* + *Vaccinium uliginosum*, fes.rub : *Festuca rubra*, meu.ath : *Meum*

athamanticum, fes.pan : *Festuca paniculata*, luz.nut : *Luzula nutans*, nar.str : *Nardus stricta*, des.fes : *Deschampsia flexuosa*.

2. Site et dispositif d'étude de la Molière

2.1 Présentation de l'alpage de la Molière

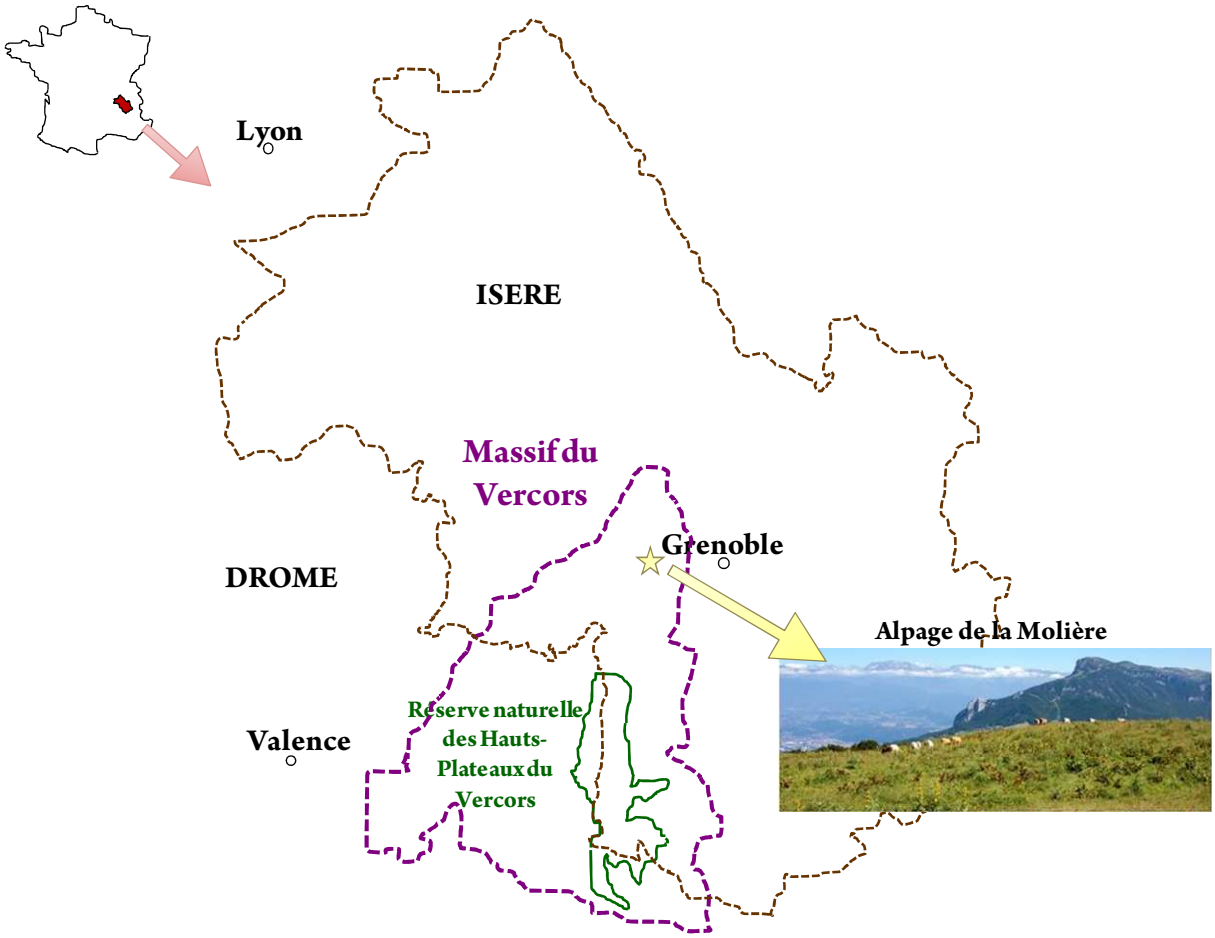

Figure 9. Localisation de l'alpage de la Molière

2.1.1 Présentation, enjeux et gestion pastorale

L'alpage de la Molière est situé sur le plateau de la Molière et du Sornin, à l'extrémité nord du massif du Vercors et à cheval sur les communes d'Autrans, Engins et Lans-en-Vercors dans le département de l'Isère (Figure 9). Il s'étend sur environ 500 ha, comprenant le replat du plateau (environ 300 ha) et des versants plus abrupts montant vers les crêtes. La majorité des prairies est établie sur des pentes douces et replats entre 1550 et 1600 m d'altitude. Cet alpage a été l'un des derniers importants alpages accueillants des ovins transhumants (jusqu'à 8000 moutons venant du Sud de la France). Avec la déprise agricole, pendant les

années 1950-1970 l'alpage n'accueillait plus que 1000 ovins transhumants chaque année sur sa partie Sud et le reste était parcouru par des génisses. A partir de 1986, les bovins (environ 300 génisses d'un groupement pastoral) remplacent complètement les ovins durant les 4 mois et demi de la saison estivale (Juin- mi-Octobre). Le pâturage extensif actuel est nécessaire pour le maintien des pâtures acidiphiles, tributaires d'une activité pastorale équilibrée, ainsi que pour l'entretien des pelouses des sols calcaires, classées d'intérêt communautaire, et localisées sur quelques secteurs des pentes de l'alpage (Loucougaray *et al.*, 2007). La qualité des paysages ainsi que la richesse du patrimoine naturel font du site d'alpage de la Molière, situé en périphérie proche de l'agglomération grenobloise, un espace soumis à une forte pression de fréquentation touristique.

1.3.2 Climat et végétation

L'alpage se trouve dans l'un des principaux pôles de précipitations du Vercors, la pluviométrie moyenne annuelle est ainsi relativement élevée (1492 mm) avec 621 mm tombant durant la période de végétation (mai à septembre). Les températures sont en moyenne de - 2 °C en janvier, de 14,5°C en juillet et de 12,3°C sur les 5 mois de la période de végétation (les valeurs indiquées sont des moyennes, réalisées sur une période de 10 ans, de données récoltées sur la commune d'Autrans, www.climateque.fr, le site n'étant pas équipé de station météorologique). La nature du substrat du sol est calcaire et très homogène, et c'est donc la topographie, par son influence sur la migration et la redistribution des éléments issus de l'altération de la roche, qui apporte une variabilité aux sols. Sur l'alpage de la Molière deux formations végétales principales sont distinguées (Loucougaray *et al.*, 2007). La communauté végétale acidiphile à *Festuca nigrescens* (Fétuque noircissante), localement colonisés par *Veratrum lobelanium* (Vérâtre vert) et par *Cirsium eriophorum* (Cirse laineux) est la plus étendue de l'alpage et fournit la ressource fourragère principale du troupeau bovin. *Nardus stricta* (Nard raide) y est présent ponctuellement mais peu recouvrant. La deuxième formation est largement dominée par *N. stricta*. Cette communauté végétale est classée comme habitat prioritaire au sein de la directive « Habitats » EC 1992 (code Eur 15 : 6230). Cette communauté est établie sur les sols les plus acides de l'alpage (dépôts gréseux du Crétacé supérieur ou sols lessivés). Il s'agit d'un milieu relativement vulnérable compte-tenu des surfaces réduites qu'il occupe.

1.3.3 Communauté végétale étudiée

Nous nous sommes intéressés à la communauté à *F. nigrescens* pour mener une expérimentation de défoliation, en choisissant une zone relativement homogène et en évitant localement les zones colonisées par *V. labelanium* et *C. eriophorum*. Cette communauté subalpine peut être rattachée à l'association *Triseto-Polygonion bistortae* dont la matrice végétale est composée d'une matrice graminéenne à *F. nigrescens*, *Agrostis capillaris*, *Phleum alpinum*, *Deschampsia flexuosa* et *Nardus stricta*. De nombreuses légumineuses et diverses sont présentes au sein de la matrice graminéenne consitituant un richesse spécifique élevée. Les autres graminées dominantes sont la graminée généraliste *Agrostis capillaris* et les graminées acidophiles *Deschampsia flexuosa* et *N. stricta*. Cette communauté est riche en espèces et relativement productive pour une communauté végétale subalpine (environ 3 t/ha de matière sèche au pic de biomasse).

2.2 Dispositif expérimental

Une expérimentation a été mise en place sur l'alpage de la Molière pour étudier les effets de l'hétérogénéité spatiale de la défoliation. Nous avons choisi deux zones (blocs) pour installer 24 plots permanents de 80 x 80 cm chacun. Les blocs ont été mis en défens pour éviter l'intéraction entre le pâturage par les génisses et les traitements expérimentaux. La taille des plots a été choisie de façon à ce qu'ils soient suffisamment larges pour être représentatifs des assemblages locaux d'espèces de la communauté étudiée mais suffisamment petits pour que les conditions abiotiques puissent être considérées homogènes au sein de chaque plot. Les traitements ont consistés en la défoliation de la végétation sur 50 % de la surface de chaque plot selon trois différents grains d'hétérogénéité spatiale (i.e. pour une même surface, la taille des patches défoliés augmente et le nombre de patches diminue, Figure 10). La hauteur de coupe a été réalisée à 1 cm du sol pour réaliser un fort contraste entre patchs défoliés et non défoliés. Les traitements ont été répétés deux années consécutives au début de la saison de pâturage, après les relevés de végétation. Un quatrième traitement consiste en l'absence totale de défoliation de la végétation. La végétation a été échantillonnée de manière spatialisée à l'aide de grilles de 8 x 8 cellules de 10 x 10 cm chacune (64 cellules au total par plot).

Figure 10. Dispositif expérimental de la Molière : 3 plots après application des traitements (de gauche à droite : défoliation hétérogène selon un grain fin, moyen et grossier).

Figure 11. Vue d'ensemble de l'expérimentation au sein d'un des blocs

Partie I

Variabilité, patrons et assemblages spatiaux des espèces et des traits en réponse au pâturage et à l'abandon

Introduction de la Partie I

Le pâturage par les grands herbivores est un des principaux modes de gestion des écosystèmes prairiaux et représente un enjeu important pour leur conservation et le maintien de leur diversité (Bakker, 1998; van Wieren and Bakker, 2008). Les communautés végétales soumises à une longue histoire de pâturage peuvent être très sensibles à des changements des régimes de perturbations pouvant conduire à des conséquences négatives sur leur diversité et leur fonctionnement (Milchunas *et al.*, 1988; Adler *et al.*, 2004). De tels changements d'usages pastoraux sont observés dans les Alpes, où une part croissante des prairies subalpines - des milieux riches en espèces, façonnés par une longue histoire de pâturage - est sujette à l'allègement des pratiques, voire l'abandon, depuis plusieurs dizaines d'années, dans le contexte des mutations de l'agriculture (MacDonald *et al.*, 2000; Marriott *et al.*, 2004). Des conséquences négatives sur les milieux sont déjà observées en termes de diversité et de composition floristique et fonctionnelle (Austrheim and Eriksson, 2001; Dullinger *et al.*, 2003; Lavorel *et al.*, 2004) et sur les valeurs d'usage de ces prairies (Tasser and Tappeiner, 2002).

D'autre part, le pâturage est considéré comme un élément clé de la création ou du maintien d'une certaine hétérogénéité à des échelles variées au sein des systèmes prairiaux (Bakker *et al.*, 1983; Glenn *et al.*, 1992; Berg *et al.*, 1997; Cid and Brizuela, 1998; Adler *et al.*, 2001). Dans de nombreuses études, l'hétérogénéité spatiale est de plus en plus reconnue comme un facteur déterminant pour la diversité et le fonctionnement des écosystèmes (Baur *et al.*, 2006; Rossignol *et al.*, 2006; Marion, 2010; Rossignol *et al.*, 2011) et un intérêt croissant lui est porté pour la gestion des prairies pâturées au travers le monde (Adler *et al.*, 2001; Kohyani *et al.*, 2008). En dépit de ce rôle central, l'hétérogénéité spatiale est une caractéristique qui reste peu étudiée, et, son rôle dans les dynamiques végétales observées suite à l'abandon du pâturage dans des systèmes pastoraux anciens, comme en montagne, reste largement inconnu. On peut par exemple se demander si l'augmentation de l'abondance des ligneux bas parfois observée en réponse à l'abandon du pâturage dans les prairies subalpines (Tasser and Tappeiner, 2002) est le résultat de la dispersion localisée de ces individus qui s'étendent et forment des patchs de plus en plus grands, dès lors que cette dispersion n'est plus contrainte par les perturbations liées aux herbivores. Plus largement, on peut se demander si les changements de compositions floristiques et fonctionnelles ainsi que la baisse de la diversité et de certains processus s'accompagnent de changements de

l'organisation spatiale des espèces et des caractéristiques fonctionnelles au sein des communautés suite à l'abandon du pâturage.
Dans cette première partie nous cherchons à identifier comment l'organisation spatiale des espèces et des traits fonctionnels au sein de communautés subalpines est affectée par l'abandon du pâturage vs. le maintien du pâturage traditionnel.

Les trois chapitres composant cette partie s'appuient sur un dispositif de couples de plots, soit pâturés traditionnellement ou soit mis en défens depuis au moins 20 ans, et localisés dans trois communautés végétales subalpines, différant, entre autres, par leur niveau de production de biomasse. Le travail présenté dans ces chapitres s'appuie sur les hypothèses suivantes :

(i) En raison des contraintes climatiques et édaphiques sur la croissance des plantes en milieu subalpin, l'abandon du pâturage ne conduit pas à la colonisation uniforme du milieu par une espèce dominante mais permet l'augmentation, localement, de la dominance de certaines espèces qui, par dispersion localisée et parfois compétition exclusive, s'étendent et/ou s'agrègent spatialement dans les microsites qui leur sont favorables.

(ii) A l'inverse, le pâturage, par ses actions localisées (i.e. défoliation, piétinement…), empêche l'augmentation des dominances locales en contraignant la dispersion des plantes (e.g. réduction de la propagation clonale) et/ou en réduisant les mécanismes de compétition exclusive, et favorise la diversité à une échelle fine.

(iii) Nous faisons également l'hypothèse que l'intensité de ces mécanismes sera modulée en fonction des communautés végétales, de part des niveaux de compétition entre les espèces ou de contraintes sur la dispersion locale probablement différents.

Différentes questions sont déclinées dans chaque chapitre :

Dans le chapitre I.1, à l'aide d'une approche spatialement explicite et en se positionnant à une échelle d'observation pertinente, nous posons les questions suivantes : l'abandon du pâturage cause-t-il un changement de l'organisation spatiale des espèces qui se traduit par

une augmentation des patrons spatiaux (i.e. augmentation de la taille des patchs et du contraste entre les patchs) (i) des plantes, ainsi que (ii) de différents traits fonctionnels ?

Dans le chapitre I.2, nous mobilisons une approche multi-échelle en faisant varier le grain de l'échantillonnage et nous intéressons à l'interaction entre la variabilité spatiale de la végétation et l'échelle spatiale : l'abandon entraîne-t-il une variabilité spatiale de la composition floristique et fonctionnelle à une échelle plus large qu'en situation de pâturage, c'est-à-dire conduit-il à l'expression de l'hétérogénéité spatiale de ces composantes à un grain plus grossier ?

Dans le chapitre I.3, à l'aide d'une méthode de partitionnement de la diversité à différents grains d'échantillonnage, nous nous intéressons à l'organisation spatiale de la diversité fonctionnelle, qui peut refléter la proportion des traits qui sont sélectionnés localement à partir du pool de valeurs de traits de la communauté et ainsi refléter les règles d'assemblages sous-jacentes (convergence, divergence fonctionnelle ou assemblage neutre). Nous posons les questions suivantes : l'abandon du pâturage favorise-t-il une augmentation du grain de l'hétérogénéité spatiale de la diversité fonctionnelle ? Conduit-il à une modification des règles d'assemblage des traits ? A quelles échelles spatiales ces modifications interviennent-elles ?

Chapitre I.1 - Spatial patterns of species and plant traits in response to 20 years of grazing exclusion in subalpine grassland communities

Claire Deléglise[1], Grégory Loucougaray[1], Didier Alard[2]

[1]Unité Ecosystèmes Montagnards, Cemagref de Grenoble, 2 rue de la Papèterie, 38402 Saint-Martin d'Hères Cedex, France

[2]Université de Bordeaux, UMR INRA 1202 BIOGECO, Avenue des Facultés, F-33405 Talence, France; Email: d.alard@ecologie.u-bordeaux1.fr

Sous presse, ***Journal of Vegetation Science***
22 (2011): 402-413

Abstract

Questions: Does long term grazing exclusion affect spatial patterns of canopy height, plant species, and plant traits in subalpine grassland communities? Are spatial patterns of species and traits similarly affected by grazing exclusion? Are changes in spatial patterns of species associated with changes in species abundances?

Location: Subalpine grasslands in Vercors and Oisans Mountains, Alps (France).

Methods: Spatial sampling of vegetation and measurements of plant traits were carried out within a set of 9 pairs of grazed and ungrazed 10 × 10 m-plots distributed in three species-rich plant communities with different productivities. We estimated within-plot spatial patterns of canopy height, species, and aggregated trait values by measuring the extent (or "patch size") and intensity of spatial dependence with Moran's *I* coefficients. Abundance-weighted averages for species' patch size and intensity of spatial dependence were calculated across all species per plot and across species per life form. Such measures derived from analysis of spatial dependence were considered "spatial traits".

Results: Response of spatial patterns to grazing exclusion was only detected in terms of patch size whereas intensity of spatial dependence was not affected. Changes in spatial patterns were community-dependent because spatial traits based on patch size of canopy height and species increased following grazing exclusion only in the less productive community. Unexpectedly, changes in spatial patterns of species did not support changes in spatial patterns of trait values. Abundances and patch sizes of several life forms were significantly affected by grazing exclusion. However, at the scale investigated, changes in the abundance of life forms did not correspond to changes in their spatial patterns and vice versa.

Conclusions: Our results suggest that in species-rich communities, grazing alters the spatial spread of species (i.e., patch size) rather than intraspecific aggregation (i.e., intensity of spatial dependence). Our results additionally revealed possible mechanisms of species spatial reorganization that are independent of abundance variation. Therefore, it is important to consider changes in spatial patterns in addition to changes in mean values of vegetation features when assessing the impacts of grazing management.

Keywords : Spatial patterns; Moran's *I*; grazing exclusion; subalpine grasslands; canopy height; plant traits; life forms; Western Alps

Nomenclature : Flora Europea (Tutin et al. 1964-1980)

Introduction

Spatial heterogeneity of vegetation is a key feature of plant communities that can influence both diversity and ecosystem functioning (Pacala & Levin 1997, Murrell et al. 2001). The primary causes of within-plant community spatial patterns can be both biotic and abiotic processes. Spatially limited dispersal of species (Herben et al. 2000, Pottier et al. 2007), competitive interactions (Tilman 1994, Stoll & Bergius 2005), and soil resource heterogeneity (Burgman 1987) are some of the main processes that shape spatial patterns of plants by influencing intraspecific spatial aggregation. In return, such patterns of species aggregation can modify the relative importance of intra- vs. inter-specific competition and influence local species coexistence (Pacala & Levin 1997, Stoll & Prati 2001). Intraspecific aggregation may also lead to the coexistence of patches with contrasting plant functional traits (Schamp et al. 2008) and subsequently influence local community processes such as litter decomposability (Rossignol et al. 2006) and efficiency of resource uptake or biomass production (De Boeck et al. 2006, Turnbull et al. 2007).

In grassland communities, grazing is one of the main disturbances mediating vegetation spatial heterogeneity (Bakker 1998, Adler et al. 2001). For example, grazing can reduce the grain size of heterogeneity of canopy height and plant species in many types of grasslands (e.g., Bakker et al. 1983, Gibson 1988, Berg et al. 1997). Herbivores can directly reduce the spatial extension of some species through selective grazing and may indirectly favor the spatial dynamic of less competitive species by locally decreasing competitive exclusion (Adler et al. 2001, Pazos et al. 2007). In grasslands dominated by perennial species, trampling and defoliation can directly influence the spatial extension and aggregation of clones in the following ways: reduction of clonal mobility (Bullock et al. 1994, Tamm et al. 2002) and/or decreased distance of lateral spread (Benot et al. 2010, Smit et al. 2010), through limitation of internode length (Amiaud et al. 2008) or fragmentation of clone patches (Charpentier et al. 1998). Finally, herbivore-induced local disturbances such as urine and feces deposition create heterogeneous spatial distribution of nutrients or soils gaps, which in turn may influence the spatial distribution of plants (Haynes & Williams 1993, Steinauer & Collins 1995, Gillet et al. 2010).

The effects of grazing on spatial patterns in vegetation can be investigated through the quantification of spatial dependence, i.e., the relationship between the values of one variable observed in different locations (Dale 1999). When referring to spatial patterns, two

important components should be considered because they each refer to different aspects of spatial heterogeneity: (1) the extent and (2) intensity of spatial dependence. The extent of spatial dependence, also called “patch size” (Legendre & Fortin 1989), reflects the grain at which the patchiness of the variable is expressed. When the variable of interest is species abundance, patch size is related to the expression of species distance of spreading, e.g., propagation via rhizomes, stolons, or propagules (Herben et al. 1995). The intensity of spatial dependence refers more to the contrast between patches and can thus reflect the level of intraspecific aggregation (Purves & Law 2002).

In upland areas, extensive grazing by large herbivores is a widespread form of land use that is a key issue for the conservation of species-rich grasslands (Austrheim & Eriksson 2001, Marriott et al. 2004, Pavlů et al. 2007). The exclusion of grazing can lead to the dominance of tall and competitive species such as long-standing and dense small shrubs or tall grasses and forbs (Tasser & Tappeiner 2002, Pavlů et al. 2007, Mayer et al. 2009). One of the processes involved in the dominance of such species may be enhanced propagation in space and/or higher intraspecific aggregation, which can be detected through increased patch size and intensity of spatial dependence. These changes are likely to occur according to species morphological characteristics or life forms (e.g., graminoids, rosette forbs, small shrubs) that give them different abilities to expand or locally exclude others species (Herben et al. 1993, Dupré & Diekmann 2001). As a result, an increase in the patch size and intensity of the spatial dependence of species would expectedly be related to an increase in species abundance as species form larger and/or denser patches. However, the relationship between the response of species’ spatial patterns and the response of species’ abundance has been poorly studied (but see Adler et al. 2001), although it can reveal processes of spatial reorganization of species.

In this study, we aimed to describe how 20 years of grazing exclusion has affected current spatial patterns of different vegetation components (canopy height, abundance of species and life forms, and aggregated plant traits) in plant communities in the Western Alps. This was achieved by measuring the extent and intensity of spatial dependence in a set of grazed and ungrazed paired-plots belonging to three subalpine plant communities differing in their levels of productivity. As the majority of species in subalpine grasslands have clonal strategies, we hypothesized that the absence of disturbance favored clonal propagation and competitive exclusion and thus increased both patch size and intensity of

spatial dependence for the different components. However, because competition and the consequent dominance of certain species after grazing cessation should be stronger in more productive communities (Olff & Ritchie 1998, Austrheim & Eriksson 2001), we expected increases in patch size and contrast between patches to be more pronounced in our most productive communities. In addition, because species-intraspecific aggregation is likely to support trait convergence (Grime 2006, Schamp et al. 2008), we suggest that changes in the intensity of spatial dependence of species can support similar changes for plant traits.

We consequently addressed the following questions: (1) Does grazing exclusion lead to an increase in patch size and/or contrast between patches in the studied subalpine communities? (2) Do changes in spatial patterns of species support changes in spatial patterns of plant trait values? (3) Do changes in spatial patterns of species correspond to changes in their overall abundance in the community? (4) Is the spatial response of communities related to their level of productivity?

Materials and Methods

Study sites and plant communities

The study was conducted in two sites in the Western Alps, France: "Hauts-Plateaux du Vercors" Nature Reserve (VERC) and Alpe d'Huez ski resort (HUEZ) (see Table 1 for details). Snow cover (>1 m) usually lasts from November until the end of April. Mean annual precipitation is 1380 mm for VERC and 940 mm for HUEZ. Temperatures average 11.4°C in July and -2.2°C in January for VERC and 12.6°C in July and -2.0°C in January for HUEZ. During the vegetation growth period (May–September), the mean temperature and precipitation are 9.8°C and 479 mm, respectively, for VERC and 10.6°C and 400 mm, respectively, for HUEZ (Temperature and precipitation data were collected from http://climatheque.meteo.fr/).

The vegetation survey was based on three plant communities: (1) xeric calcareous grasslands ("xeric grasslands") and (2) mesic calcareous grasslands ("mesic grasslands") on VERC and (3) acidic heath grasslands ("heath grasslands") on HUEZ. These three plant communities are characterized by high species richness (50 to 70 species per 100 m²) and present different levels of abiotic constraints as revealed by the increase in biomass production from xeric to heath grasslands (see Table 1). Despite large amounts of precipitation for VERC, xeric

grasslands and, to a lesser extent, mesic grasslands are subject to harsh water deficiency due to shallow soils and a karst hydrological system resulting in weak field moisture capacity. The studied subalpine grasslands have been grazed by sheep since the middle ages. Presently, they are very extensively to moderately grazed from mid-June until end of September by sheep or cattle (Table 1).

Site	« Hauts-Plateaux du Vercors » Nature Reserve, "VERC" 44°52'N; 05°28'E Vercors Mountains		Alpe d'Huez ski resort, "HUEZ" 45°05'N; 06°03'E Oisans Mountains
Plant community	Xeric calcareous grassland "xeric grassland"	Mesic calcareous grassland "mesic grassland"	Acidic heath grassland "heath grassland"
Altitude (m a.s.l.)	1650	1650	1830
Soil depth (cm)	< 5	~ 15	40-100
Soil pH	6.2 ± 0.1	6.0 ± 0.03	5.5 ± 0.2
Biomass at peak (T.ha-1)	1.3 ± 0.2	2.2 ± 0.3	3.2 ± 0.3
Canopy height (cm)	5.5 ± 0.8	10.2 ± 1.3	15.7 ± 2.7
Ellenberg N value (Ecological indicator for Nitrogen)	2.2 ± 0.1	2.7 ± 0.1	2.8 ± 0.1
Ellenberg F value (Ecological indicator for Moisture)	3.6 ± 0.1	4.2 ± 0.1	4.6 ± 0.2
Main species	***Globularia cordifolia, Festuca ovina, Carex sempervirens,*** *Hieracium pilosella, Thymus serpyllum, Veronica spicata*	***Globularia nudicaulis, Carex sempervirens, Festuca nigrescens,*** *Festuca ovina, Plantago montana, Lotus corniculatus*	***Vaccinium myrtillus, Nardus stricta,*** *Festuca rubra, Deschampsia flexuosa, Festuca paniculata, Potentilla erecta, Luzula nutans*
Grazers	Sheep	Sheep	Sheep, Cattle
Above ground biomass comsumed (%)	47.8 ± 13.6	39.9 ± 12.1	37.7 ± 11.1

Table 1. General description of plant community characteristics. Species' names in bold letters are dominant species (abundance > 10%), whereas other species are co-dominant (abundance > 5%).

Field sampling

In each plant community, we sampled three paired plots (or blocks, a total of nine paired plots) during July and August 2008. The blocks were 500 m to several kilometers away from each other and considered independent. Plots (10 × 10 m) were either grazed or ungrazed and paired plots were associations between a grazed plot and its matched ungrazed plot. Paired plots had similar initial species composition when the experiment was set up. Ungrazed plots were permanent livestock exclosures that have been maintained within studied pastures since 1980 for HUEZ and 1988 for VERC.

In each plot, we established two perpendicular 10 m-transects crossing at the center (5 m). In order to collect fine-scale spatial data, we located 100 quadrats (10 × 10 cm) contiguously along each transect (resulting in a total of 199 quadrats per plot including a quadrat shared by the two transects in the center). This sampling approach was selected to define a suitable resolution size (i.e., size of quadrats) and extent (i.e., size of plots) for spatial analysis of plant species within the studied communities (Fortin et al. 2002).

In each quadrat, we measured canopy height as the height of the dominant vegetation (without taking into account rare shoots) and recorded species abundances by visual estimation as the percentage of ground cover.

In each plant community and for each treatment (grazed and ungrazed), we measured four plant traits that can reflect species' strategies in response to grazing (Diaz et al. 2001). According to protocols described in Cornelissen et al. (2003), we measured species vegetative height (VH) with 20 replicates per species and specific leaf area (SLA), leaf dry matter content (LDMC), and leaf nitrogen content (LNC) with 10 replicates per species for at least all species necessary to reach 80% cover in each of the 100 cm² quadrats.

All measurements were made before the grazing period for grazed plots.

Data analysis

Abundance of life forms

Species were classified into five life forms: graminoids, legumes, rosette forbs, non-rosette forbs, and small shrubs. Abundance of life forms at the plot scale is the cumulative plot-scale abundance of all species belonging to each life form.

Aggregated trait values

For each of the four plant traits, we calculated aggregated (i.e., weighted according to the relative abundance of species) traits values in each of the 199 quadrats per plot, as in Garnier et al. (2004): $\sum_i p_i \times trait_{sp_{i,j}}$ where p_i is the relative abundance of the ith species in each quadrat and $trait_{sp_{i,j}}$ the measured trait value for the ith species in the treatment j (grazed or ungrazed).

Spatial patterns

We calculated a measure of spatial autocorrelation to test the statistical significance of spatial dependence (Fortin et al. 2002) of canopy height, individual abundance of species (for species occurring in at least 20 quadrats out of 199), and aggregated trait values. We used Moran's *I* coefficient, which measures the degree of correlation between the values of a variable as a function of spatial locations (Cliff & Ord 1981, Fortin et al. 2002). At a given distance class, a value of Moran's *I* approaching 1 indicates high positive spatial correlation

whereas a value near 0 indicates no spatial relationship and a value approaching -1 indicates high negative spatial correlation.

We calculated Moran's *I* coefficient for all distance classes (d) and constructed autocorrelograms by plotting *I*(d) over increasing distance classes (Legendre & Fortin 1989). Here, the distance class was bounded in order to keep a fine scale resolution (10 cm). The sampling design allowed enough pairs of observations to ensure the power of the test at all distance classes up to 500 cm. We, therefore, based autocorrelograms on only the first 50 distance classes (up to 500 cm). The significance of spatial autocorrelation was tested individually for each distance class using a randomization test and was tested globally for the whole autocorrelogram using the Bonferroni correction for multiple tests, and by setting the significance level at $p<0.001=0.05/50$ (50 distance classes tested) (Legendre & Legendre 1998). These analyses were carried out using PASSAGE, version 2.0 (Rosenberg & Anderson 2011).

Grain of patchiness and contrast between patches of vegetation were derived from the autocorrelograms and defined as: (1) the extent of spatial dependence or "patch size" assessed as the first distance class showing no significant spatial autocorrelation (Legendre & Fortin 1989), and (2) the intensity of spatial dependence or "Global Moran's *I*" defined as the weighted mean of Moran's *I* coefficients, respectively. This "global" coefficient includes all distance comparisons up to 500 cm weighted by the inverse of the distance class; thus, points close together contribute more to the index than points far apart (Adler & Lauenroth 2000).

Many species were only present in a subset of plots, which prevented a comparison of their spatial characteristics (patch size and global Moran's *I*) between grazing treatments and plant communities. Consequently, we took an interest in the community spatial response to treatments and calculated abundance-weighted average patch size or global Moran's *I* across all species at the plot scale, following the same formula as for aggregated plant traits: $\sum_i p_i \times spatial\ characteristic_i$ where p_i is the relative abundance of the ith species at the plot scale and $spatial\ characteristic_i$ is the estimated patch size or global Moran's *I* for the ith species in the plot considered. We also calculated an abundance-weighted average patch size or global Moran's *I* per life form following: $\sum_i p_{i(g_j)} \times spatial\ characteristic_i$ where $p_{i(g_j)}$ is the relative abundance of the ith species in life form j at the plot scale and *spatial*

characteristic$_i$ is the estimated patch size or global Moran's *I* for the ith species. Such measures derived from spatial autocorrelation analysis were considered "spatial traits".

Statistical analysis

Effects of grazing treatment (grazed vs. ungrazed), plant community (xeric, mesic, and heath grasslands), and their interactions were tested using a mixed-effects analysis of variance (ANOVA) with plant community and grazing treatment as fixed factors and blocks (paired plots) as a random nested factor. The paired grazed and ungrazed plots were blocked to control for local conditions specific to each pair. Data tested were life form abundances, spatial characteristics (patch size and global Moran's *I*) of canopy height and aggregated trait values, and, abundance-weighted average of spatial characteristics (spatial traits) of species and life forms. These analyses were performed with R 2.8.0 (R Development Core Team 2008) using the package *nlme*.

Results

Spatial pattern of canopy height

Patch size for canopy height ranged from 30 cm in heath grasslands up to more than 1 m in xeric grasslands (Fig. 1A) and was significantly different between plant communities ($F_{2;6}$=7.3, P=0.025). The interaction between grazing treatment and plant community was marginally significant for patch size ($F_{2;6}$=4.5, P=0.064), suggesting that grazing exclusion induced an increase in patch size of canopy height only in xeric grasslands where patch size of canopy height varied from 47 ± 23.3 cm in grazed plots to 123 ± 8.8 cm in ungrazed plots (Fig. 1A). No significant effects were detected for the global Moran's *I* (intensity of spatial dependence) (P>0.05) (Fig. 1B).

Spatial patterns of species

The effect of grazing exclusion on the average patch size for all species was community-dependent as revealed by the significant interaction term ($F_{2;6}$=6.5, P=0.031). This was mainly because of an increased average patch size following grazing exclusion in xeric

grasslands (Fig. 1C). No significant effects were observed for the average global Moran's *I* (*P*>0.05) (Fig. 1D).

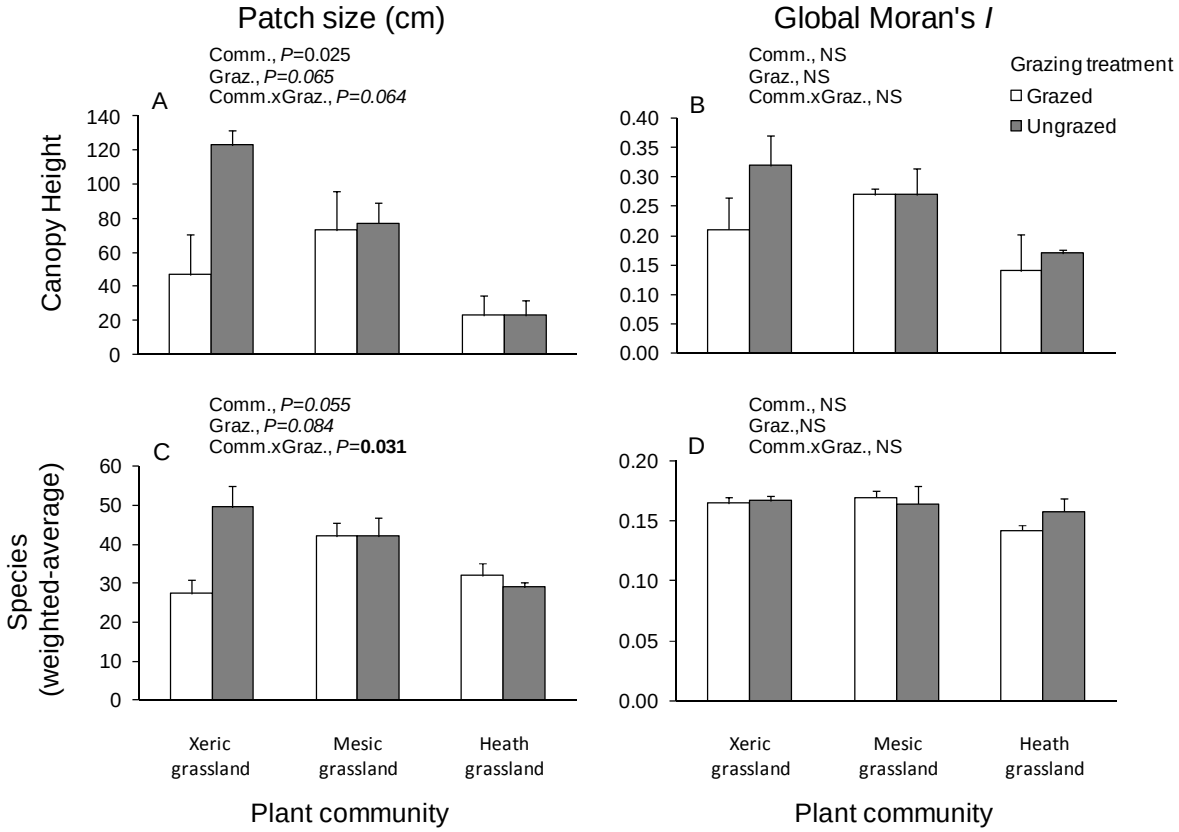

Figure 1. Patch size and global Moran's *I* of canopy height (A and B) and average patch size and average global Moran's *I* (C and D) for all species in grazed (clear bars) and ungrazed (grey bars) plots. Bars represent mean values ± SE (n=3). *P*-values are from ANOVA testing for the main effects of plant community (Comm.), grazing treatment (Graz.), and their interaction (Comm. × Graz.), and are listed in each panel (NS indicates *P*> 0.1).

Abundances and spatial patterns of life forms

Grazing exclusion significantly decreased graminoid abundance across all communities whereas it promoted legumes in xeric grasslands (Tab. 2, Fig. 2). Rosette forbs, non-rosette forbs, and small shrub abundances were not significantly influenced by grazing exclusion, although small shrub abundance showed a strong tendency to increase after cessation of grazing in heath grasslands (Fig. 2I).

We have presented results for average patch size only (Tab. 2) because no significant effects were detected for intensity of spatial dependence. The patch size of rosette forbs and non-rosette forbs showed a significant response to grazing exclusion. This was mainly because of an increase in the average patch size of these two life forms in ungrazed plots in xeric grasslands (Fig. 2D, 2H). Small shrubs only contributed sufficient cover to warrant analyses

in heath grasslands; hence, spatial patterns for this life form were assessed only in this community. No significant difference in patch size was detected between grazed and ungrazed plots (Fig. 2J).

		Abundance		Average patch size	
	DF	*F*	*P*	*F*	*P*
Graminoids					
Plant community	2; 6	1.8	0.249	0.5	0.627
Grazing treatment	1; 6	30.9	**0.001**	1.3	0.297
Plant community × Grazing treatment	2; 6	1.5	0.288	0.6	0.596
Rosette forbs					
Plant community	2; 6	5.7	**0.040**	7.9	**0.021**
Grazing treatment	1; 6	1.5	0.264	4.2	*0.087*
Plant community × Grazing treatment	2; 6	0.2	0.822	9.7	**0.013**
Legumes					
Plant community	2; 6	7.9	**0.021**	1.0	0.414
Grazing treatment	1; 6	5.8	*0.053*	0.0	0.998
Plant community × Grazing treatment	2; 6	9.8	**0.013**	1.9	0.222
Non-rosette forbs					
Plant community	2; 6	0.2	0.807	6.3	**0.034**
Grazing treatment	1; 6	0.6	0.459	19.3	**0.005**
Plant community × Grazing treatment	2; 6	1.1	0.406	2.5	0.162
Small shrubs					
Plant community	2; 6	7	**0.027**	_	_
Grazing treatment	1; 6	3.3	0.117	_	_
Plant community × Grazing treatment	2; 6	2.5	0.162	_	_

Table 2. Summary of ANOVAs for the effects of plant community, grazing treatment and their interaction on the abundance and average patch size of life forms. Significant *P*-values are in boldface and marginally significant *P*-values ($0.05<P<0.1$) are in italics.

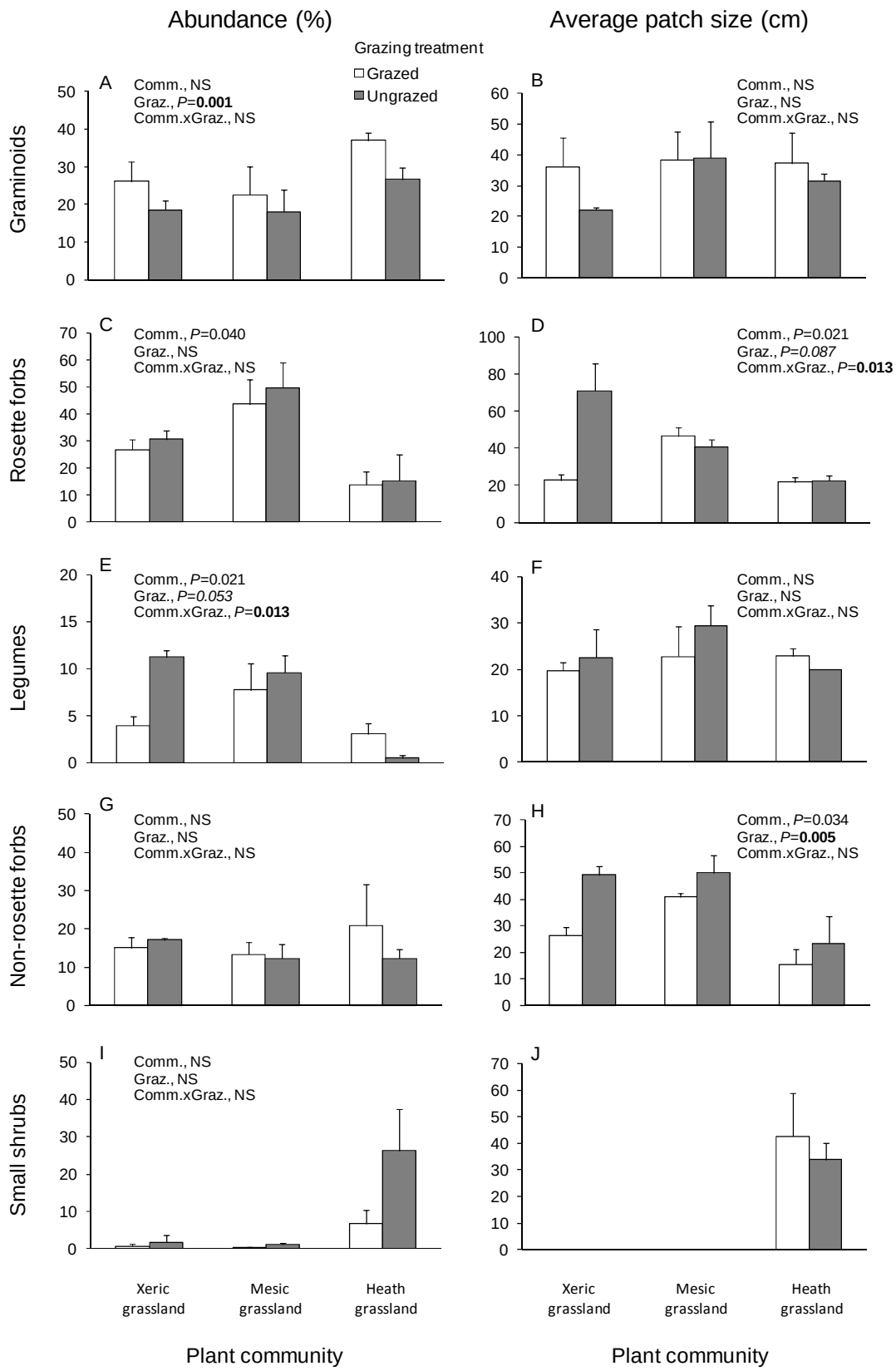

Figure 2. Abundance and average patch size of life forms: graminoids (A and B), rosette forbs (C and D), legumes (E and F), non-rosette forbs (G and H), and small shrubs (I and J) in grazed (clear bars) and ungrazed (grey bars) plots. Bars represent mean values ± SE (n=3). *P*-values are from ANOVA testing for the main effects of plant community (Comm.), grazing treatment (Graz.), and their interaction (Comm. × Graz.) and are listed in each panel (NS indicates *P*> 0.1).

Spatial patterns of plant trait values

Spatial patterns of aggregated plant trait values showed considerable between-plot variability within each treatment and plant community (Fig. 3). No significant effects of grazing exclusion were detected for patch size or intensity of spatial dependence (Tab. 3).

		Patch size		Global Moran's *I*	
	DF	*F*	*P*	*F*	*P*
SLA					
Plant community	2; 6	1.5	0.296	0.9	0.452
Grazing treatment	1; 6	1.7	0.243	0.3	0.603
Plant community × Grazing treatment	2; 6	0.5	0.655	0.7	0.549
VH					
Plant community	2; 6	0.8	0.494	2.7	0.148
Grazing treatment	1; 6	0.6	0.465	1.1	0.333
Plant community × Grazing treatment	2; 6	1.8	0.240	0.001	0.998
LDMC					
Plant community	2; 6	0.4	0.664	0.9	0.452
Grazing treatment	1; 6	0.1	0.765	0.2	0.679
Plant community × Grazing treatment	2; 6	0.8	0.505	3.2	0.112
LNC					
Plant community	2; 6	0.6	0.579	0.7	0.520
Grazing treatment	1; 6	1.2	0.313	0.3	0.581
Plant community × Grazing treatment	2; 6	0.5	0.622	0.2	0.791

Table 3. Summary of ANOVAs for the effects of plant community, grazing treatment and their interaction on the patch size and global Moran's *I* of aggregated trait values: Specific leaf area (SLA), vegetative height (VH), leaf dry matter content (LDMC), and leaf nitrogen content (LNC).

Figure 3. Patch size of aggregated trait values: Specific leaf area, SLA (A), vegetative height, VH (B), leaf dry matter content, LDMC (C), and leaf nitrogen content, LNC (D) in grazed (clear bars) and ungrazed (grey bars) plots. Bars represent mean values ± SE (n=3). *P*-values are from ANOVA testing for the main effects of plant community (Comm.), grazing treatment (Graz.), and their interaction (Comm. × Graz.) and are listed in each panel (NS indicates *P*> 0.1)

Discussion

Exclusion of grazing for more than 20 years in the subalpine grasslands affected the spatial patterns of several vegetation features. Not all vegetation characteristics exhibited spatial responses to grazing exclusion; canopy height and species or life forms showed a coarser grain of patchiness, while trait values were not consistently affected.

Influence of grazing exclusion as a function of the plant community

According to previous studies, contrasting effects of grazing on vegetation spatial heterogeneity under different abiotic conditions are likely to occur (Adler et al. 2001, de Bello et al. 2007). However, this statement arises from the comparison of distinct studies that used different measurements of spatial heterogeneity and various grazing systems. This makes difficult to draw general conclusions. In this study, we found that changes in spatial

heterogeneity following grazing exclusion only occurred in the low productive xeric community as indicated by the coarser grain of patchiness for canopy height and species. In contrast, almost no differences in spatial patterns were found between grazed and ungrazed plots in the more productive mesic and heath communities. Our results did not support the hypothesis that grazing exclusion leads to more pronounced spatial patterns of vegetation features in more productive communities because of more intense competition and increased intraspecific aggregation (Tilman 1994, Olff & Ritchie 1998, Adler et al. 2001). We expected both patch size and intensity of spatial dependence to be lower in grazed than in ungrazed plots in productive communities and especially in heath grasslands because of the dominance of small shrubs in the absence of grazing. However, at the scale investigated, small shrubs contributed a continuous cover and occurred in almost all quadrats in ungrazed plots leading to a lack of spatial structure (Adler & Lauenroth 2000) that did not allow distinguishing spatial patterns of small shrubs between grazed and ungrazed plots. In the intermediate-productive mesic community, damages to clonal species caused by grazing could have been dampened through compensatory growth (Wang et al. 2004), which subsequently reduced differences in spatial patterns between grazed and ungrazed plots. In the xeric community, our results did not support earlier findings that showed increased intensity of spatial dependence under grazing in vegetation of water-limited environments (Golluscio et al. 2005). In xeric conditions, grazing can indeed promote pre-existing contrasts between patches of vegetation (Aguiar & Sala 1999, Golluscio et al. 2005) through increased bare soil and nutrient spatial heterogeneity (Rietkerk et al. 2000, de Bello et al. 2007). The studied xeric community presented a relatively continuous vegetation cover and did not show such contrast between vegetation phases or high heterogeneity in bare soil cover. It is likely that grazing was randomly distributed at the scale of vegetation spatial patterns and thus overshadowed pre-existing spatial heterogeneity in vegetation (Adler et al. 2001) by dampening the patchy patterns of species (Adler & Lauenroth 2000).

Spatial pattern of canopy height

In xeric grasslands, canopy height formed medium sized patches (~50 cm) in grazed plots compared to large patches (~130 cm) in ungrazed plots. The creation of more and smaller coexisting patches of canopy height under grazing is a common observation already described in many types of grasslands (e.g., Bakker et al. 1983, Berg et al. 1997). Most of the studies that have described heterogeneity of canopy height have focused on the relative

cover of patches of different heights (Berg et al. 1997, Cid et al. 2008); very few focused on the spatial characteristics of those patches, such as patch size, which provide information on the grain of patchiness of vegetation. However, differences in such spatial characteristics could indicate important consequences for ecosystem functioning. Semmartin & Oesterheld (2001) experimentally demonstrated that increasing the size of short vegetation patches through defoliation enhanced primary productivity because of increased light availability and decreased edge effects. Thereby, a vegetation matrix composed of large patches of different heights in ungrazed plots should favor contrasts in light availability between patches and therefore influence primary productivity (Semmartin & Oesterheld 2001).

Spatial patterns of species and plant traits

In the xeric community, the average patch size of species was affected by grazing treatment, while the intensity of spatial dependence was not. This suggests that grazing altered the spatial spread of species rather than their intraspecific aggregation. The larger patch size in ungrazed plots compared to grazed ones was possibly due to clonal growth because fine scale spatial extension of species can be strongly related to clonality in species-rich grasslands (Herben et al. 1995, Pottier et al. 2007). Grazing, through trampling and defoliation, could have strongly limited the extension of clones by decreasing the number and length of internodes between ramets (Moen et al. 1999, Amiaud et al. 2008). On the other hand, the absence of significant response in intensity of spatial dependence can be ascribed to a weak level of intraspecific aggregation because species may not strongly compete and exclude each other under harsh abiotic conditions (Kikvidze et al. 2005). In the xeric community, species patches should thus overlap, enabling species with different space occupancy strategies (e.g., guerilla and matrix-forming phalanx species) to intermingle in space (Herben et al. 1993). This suggests that an increased intensity of spatial dependence following grazing exclusion is more likely to occur in communities strongly dominated by few species (Adler & Lauenroth 2000) than in co-dominated species-rich communities such as the ones studied.

The extent of spatial dependence of aggregated traits was highly variable plot-to-plot (ranging from 10 cm to more than 1 m) but did not increase following grazing exclusion, contrary to what occurred for species. In addition, we did not find changes in the intensity of spatial dependence of aggregated trait values. Such results can be explained by two main reasons. Firstly, we assumed that changes in the spatial patterns of traits should be supported

by changes in the intensity of spatial dependence of species. Actually, an increase in intraspecific aggregation, which is a form of trait convergence (Grime 2006, Schamp et al. 2008), could enhance the contrast of trait values between different patches. Consequently, it is likely that the absence of consistent change in the intensity of spatial dependence of species (i.e., intraspecific aggregation), following grazing exclusion, prevented any increase in the intensity of spatial dependence for traits. Secondly, spatial dependence was measured between aggregated trait values calculated at the vegetation sampling scale (10 × 10 cm), a scale large enough in such species-rich communities to include numerous species (up to 14 species; data not shown). At this scale, aggregated trait values did not mirror the trait value of a dominant species but arose from the co-dominance of many species that can hold contrasted trait values (Grime 2006). Therefore, the observed high co-dominance of species can explain that the increased spatial extent of species in ungrazed plots did not support similar changes in aggregated trait values.

The spatial patterns of plant traits were not influenced by grazing but we found that aggregated values at the community scale were (data not shown). This supports the previous conclusions that the responses of plant traits to grazing mainly occur at the community scale (Garnier et al. 2004).

Changes in abundance and spatial patterns of life forms

Changes in the abundances of different plant life forms in response to grazing exclusion have been observed in mountain grasslands (Dupré & Diekmann 2001, Pavlů et al. 2007). We found that some of these life forms also showed significant changes in their spatial extent after grazing exclusion. Interestingly, changes in the spatial patterns of life forms did not necessarily correspond to changes in their abundance and vice versa. Graminoid abundance decreased by nearly 25% with grazing exclusion in all communities, whereas legume (in xeric grasslands) and small shrub (in heath grasslands) abundances increased. In contrast, grazing exclusion had no effect on rosette forb and non-rosette forb abundances. Despite the change in their abundance, especially in heath grasslands, graminoids exhibited the same patchiness in grazed and ungrazed plots (roughly 40 cm). Herben et al. (1993) noted that *Festuca rubra* and *Nardus stricta*, two of the dominant graminoid species present in our mesic and heath grasslands, behaved as matrix-forming phalanx species when abundant, thus spreading uniformly and lacking spatial structure in the community, possibly explaining why their spatial pattern did not respond to grazing

exclusion. On the other hand, the absence of change in the abundance of rosette forbs obscured significant modifications of their spatial patterns. In xeric grasslands, where rosette forbs represented almost 30% of the vegetation cover, their patch size increased from nearly 20 to 70 cm following grazing exclusion. The increase in patch size of rosette forbs while their abundance remained constant may reflect the outcome of species interactions (Adler et al. 2001). The existence of a size threshold for the maintenance of patches is likely because the spatial arrangement of species can influence their within-community persistence or extinction by affecting competitive interactions (Rees et al. 1996, Bolker et al. 2003). Thus, the smallest patches could have disappeared because they were more exposed to interspecific competition, whereas the largest patches were able to expand because they suffered less from competition, which would result in a global larger patch size.

These observations suggest two possible mechanisms of species spatial re-arrangement. On one hand, changes in abundance without modifications in patch size can reveal either variation in species density within pre-existing patches or the creation or disappearance of patches (van der Maarel & Syskes 1993). On the other hand, modifications in patch size while abundance remains constant can be the result of fusion or fragmentation of pre-existing patches, such as through trampling by herbivores for clonal graminoids (Charpentier et al. 1998).

This study showed that, in species-rich grasslands, grazing exclusion affects spatial patterning of plants not only via changing intraspecific aggregation. Actually, grazing exclusion can also and independently influence the spatial extension of species, through their distance of spreading, while maintaining a certain level of local species coexistence. In agreement with theoretical approaches, our results hence suggest that interactions between endogenous factors (intra- and interspecific competition) and exogenous factors (grazing, spatial patterns of resources) may be important in driving spatial patterns in plant communities (Pacala & Levin 1997, Bolker et al. 2003). Overall, this study stresses that it is important to consider changes in spatial patterns in addition to changes in mean values of vegetation features when assessing the impacts of grazing management, because both kinds of changes may occur independently from each other. Future research may indentify the ecosystem consequences of the observed changes in spatial patterns.

Acknowledgments

We are grateful to Pierre-Eymard Biron for allowing us to work on the “Hauts-Plateaux du Vercors” Nature Reserve, to C. Bernard-Brunet for the maintenance of the exclosures and to the managers and shepherds of the grasslands. We thank many people for helping with the field work, especially G. Favier and N. Daumergue. We thank T. Spiegelberger, V. Jung, A. Prinzing and two anonymous referees for providing insightful comments and constructive discussions on earlier versions of this manuscript. We greatly acknowledge J.M. Dwyer for reviewing the English language. This research was conducted on the long term research site Zone Atelier Alpes, a member of the ILTER-Europe network. ZAA publication n°6.

References

Adler, P.B. & Lauenroth, W.K. 2000. Livestock exclusion increases the spatial heterogeneity of vegetation in the shortgrass steppe, Colorado. *Applied Vegetation Science* 3: 213-222.

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

Aguiar, M.R. & Sala, O.E. 1999. Patch structure, dynamics and implications for the functioning of arid ecosystems. *Trends in Ecology & Evolution* 14: 273-277.

Amiaud, B., Touzard, B., Bonis, A. & Bouzillé, J.-B. 2008. After grazing exclusion, is there any modification of strategy for two guerrilla species: *Elymus repens* (L.) Gould and *Agrostis stolonifera* (L.)? *Plant Ecology* 197: 107-117.

Austrheim, G. & Eriksson, O. 2001. Plant species diversity and grazing in the Scandinavian mountains - patterns and processes at different scales. *Ecography* 24: 683-695.

Bakker, J.P. 1998. The impact of grazing on plant communities. In: WallisDeVries, M.F., Bakker, J.P. & Van Wieren, S.E. (eds.) *Grazing and conservation management*, pp. 137-184. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht.

Bakker, J.P., de Leeuw, J. & van Wieren, S.E. 1983. Micro-patterns in grassland vegetation created and sustained by sheep-grazing. *Vegetatio* 153-161.

Benot, M.-L., Mony, C., Merlin, A., Marion, B., Bouzillé , J.-B. & Bonis, A. 2010. Clonal growth strategies along flooding and grazing gradients in Atlantic coastal meadows. *Folia Geobotanica* in press.

Berg, G., Esselink, P., Groeneweg, M. & Kiehl, K. 1997. Micropatterns in Festuca rubra-dominated salt-marsh vegetation induced by sheep grazing. *Plant Ecology* janv-14.

Bolker, B.M., Pacala, S.W. & Neuhauser, C. 2003. Spatial dynamics in model plant communities: what do we really know? *The American Naturalist* 162: 135-148.

Bullock, J.M., Clear Hill, B. & Silvertown, J. 1994. Tiller dynamics of two grasses - responses to grazing, density and weather. *Journal of Ecology* 331-340.

Burgman, M.A.. 1987. An analysis of the distribution of plants on granite outcrops in southern Western Australia using Mantel tests. *Vegetatio* 71: 79-86.

Charpentier, A., Mesléard, F. & Thompson, J.D. 1998. The effects of rhizome severing on the clonal growth and clonal architecture of Scirpus maritimus. *Oikos* 107-116.

Cid, M.S., Ferri, C.M., Brizuela, M.A. & Sala, O. 2008. Structural heterogeneity and productivity of a tall fescue pasture grazed rotationally by cattle at four stocking densities. *Grassland Science* 54: 9-16.

Cliff, A.D. & Ord, J.K. 1981. *Spatial processes: models & applications*. Pion Limited, London.

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.

Dale, M.R.T. 1999. *Spatial pattern analysis in plant ecology*. Cambridge University Press, Cambridge, UK.

de Bello, F., Lepš, J. & Sebastia, 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 Boeck, H.J., Nijs, I., Lemmens, C.M.H.M. & Ceulemans, R. 2006. Underlying effects of spatial aggregation (clumping) in relationships between plant diversity and resource uptake. *Oikos* 113: 269-278.

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.

Dupré, C. & Diekmann, M. 2001. Differences in species richness and life-history traits between grazed and abandoned grasslands in Southern Sweden. *Ecography* 24: 275-286.

Fortin, M.J., Dale, M.R.T. & ver Hoef, J. 2002. *Spatial analysis in ecology*. John Wiley & Sons, Ltd, Chichester.

Garnier, E., Cortez, J., Billès, G., Navas, M.-L., Roumet, C., Debussche, M., Laurent, G., Blanchard, A., Aubry, D., Bellmann, A., Neill, C. & Toussaint, J.-P. 2004. Plant functional markers capture ecosystem properties during secondary succession. *Ecology* 2630-2637.

Gibson, D.J. 1988. The relationship of sheep grazing and soil heterogeneity to plant spatial patterns in dune grassland. *Journal of Ecology* 76: 233-252.

Gillet, F., Kohler, F., Vandenberghe, C. & Buttler, A. 2010. Effect of dung deposition on small-scale patch structure and seasonal vegetation dynamics in mountain pastures *Agriculture, Ecosystems & Environment* 135: 34-41.

Golluscio, R.A., Pérez, J.A., Paruelo, J.M. & Ghersa, C.M. 2005. Spatial heterogeneity at different grain sizes in grazed versus ungrazed sites of the Patagonian steppe. *Ecoscience* 12: 103-109.

Grime, J.P. 2006. Trait convergence and trait divergence in herbaceous plant communities: Mechanisms and consequences. *Journal of Vegetation Science* 17: 255-260.

Haynes, R.J. & Williams, P.H. 1993. Nutrient cycling and soil fertility in the grazed pasture ecosystem. *Advances in agronomy* 49: 119-199.

Herben, T., During, H.J. & Krahulec, F. 1995. Spatiotemporal dynamics in mountain grasslands: species autocorrelations in space and time. *Folia Geobotanica et Phytotaxonomica* 30: 185-196.

Herben, T., During, H.J. & Law, R. 2000. Spatio-temporal patterns in grassland communities. In: Dieckman, U., Law , R. & Metz, H. (eds.) *The geometry of ecological interactions*, pp. 48-64. Cambridge University Press, Cambridge.

Herben, T., Krahulec, F., Hadinvovà, V. & Kovarovà, M. 1993. Small-scale spatial dynamics of plant species in a grassland community over six years. *Journal of Vegetation Science* 4: 171-178.

Kikvidze, Z., Pugnaire, F.I., Brooker, R.W., Choler, P., Lortie, C.J., Michalet, R. & Callaway, R.M. 2005. Linking patterns and processes in alpine plant communities: a global study. *Ecology* 86: 1395-1400.

Legendre, P. & Fortin, M.-J. 1989. Spatial patterns and ecological analysis. *Vegetatio* 80: 107-138.

Legendre, P. & Legendre, L. 1998. *Numerical Ecology*. Elsevier Science BV, Amsterdam, NL.

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.

Mayer, R., Kaufmannb, R., Vorhauserc, K. & Erschbamer, B. 2009. Effects of grazing exclusion on species composition in high altitude grasslands of the Central Alps. *Basic and Applied Ecology* 10: 447-455.

Moen, J., Ingvarsson, P.K. & Walton, D.W.H. 1999. Estimates of structural complexity in clonal plant morphology: comparison of grazed and ungrazed *Acaena magellanica* rhizomes. *Canadian Journal of Botany* 77: 869-876.

Murrell, D.J., Purves, D.W. & Law, R. 2001. Uniting pattern and process in plant ecology. *Trends in Ecology & Evolution* 529-530.

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

Pacala, S.W. & Levin, S.A. 1997. Biologically generated spatial pattern and the coexistence of competing species. In: Tilman, D. & Kareiva, P. (eds.) *Spatial Ecology: The Role of Space in Population Dynamics and Interspecific Interactions*, pp. 204-232. Princeton University Press, Princeton, NJ.

Pavlů, V., Hejcman, M., Pavlů, L. & Gaisler, J. 2007. Restoration of grazing management and its effect on vegetation in an upland grassland. *Applied Vegetation Science* 10: 375-382.

Pazos, G.E., Bisigato, A.J. & Bertiller, M.B. 2007. Abundance and spatial patterning of coexisting perennial grasses in grazed shrublands of the Patagonian Monte. *Journal of Arid Environments* 70: 316-328.

Pottier, J., Marrs, R.H. & Bedecarrats, A. 2007. Integrating ecological features of species in spatial pattern analysis of a plant community. *Journal of Vegetation Science* 18: 223-230.

Purves, D.W. & Law, R. 2002. Fine-scale spatial structure in a grassland community: quantifying the plant's-eye view. *Journal of Ecology* 90: 121-129.

R Development Core Team. 2008. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. ISBN 3-900051-07-0, URL http://www.R-project.org

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. The American Naturalist 147: 1-32.

Rietkerk, M., Ketner, P., Burger, J., Hoorens, B. & Olff, H. 2000. Multiscale soil and vegetation patchiness along a gradient of herbivore impact in a semi-arid grazing system in West Africa. *Plant Ecology* 148: 207-224.

Rosenberg, M.S., & Anderson, C.D. 2011. PASSaGE: Pattern Analysis, Spatial Statistics and Geographic Exegesis. Version 2. *Methods in Ecology and Evolution* 2: In press.

Rossignol, N., Bonis, A. & Bouzillé , J.-B. 2006. Consequence of grazing pattern and vegetation structure on the spatial variations of net N mineralisation in a wet grassland. *Applied Soil Ecology*.

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.

Semmartin, M. & Oesterheld, M. 2001. Effects of grazing pattern and nitrogen availability on primary productivity. *Oecologia* 126: 225-230.

Smit, C., Bakker, E.S., Apol, M.E.F. & Olff, H. 2010. Effects of cattle and rabbit grazing on clonal expansion of spiny shrubs in wood-pastures. *Basic and Applied Ecology* in press.

Steinauer, E.M. & Collins, S.L. 1995. Effects of urine deposition on small-scale patch structure in prairie vegetation. *Ecology* 76: 1195-1205.

Stoll, P. & Bergius, E. 2005. Pattern and process: competition causes regular spacing of individuals within plant populations. *Journal of Ecology* 93: 395-403.

Stoll, P. & Prati, D. 2001. Intraspecific aggregation alters competitive interactions in experimental plant communities. *Ecology* 82: 319-327.

Tamm, A., Kull, K. & Sammul, M. 2002. Classifying clonal growth forms based on vegetative mobility and ramet longevity: a whole community analysis. *Evolutionary Ecology* 15: 383-401.

Tasser, E. & Tappeiner, U. 2002. Impact of land use changes on mountain vegetation. *Applied Vegetation Science* 5: 173-184.

Tilman, D. 1994. Competition and biodiversity in spatially structured habitats. *Ecology* 75: 2-16.

Turnbull, L.A., Coomes, D.A., Purves, D.W. & Rees, M. 2007. How spatial structure alters population and community dynamics in a natural plant community. *Journal of Ecology* 95: 79-89.

Tutin, T.G., Heywood, V.H., Burges, N.A., Moore, D.M., Valentine, D.H., Walters, D.H. & Webb, D.A. 1964-1980. *Flora Europea*. Cambridge University Press, Cambridge, UK.

van der Maarel, E. & Syskes, M.T. 1993. Small-scale plant species turnover in a limestone grassland: the carousel model and some comments on the niche concept. *Journal of Vegetation Science* 4: 179-188.

Wang, Z., Li, L., Han, X. & Dong, M. 2004. Do rhizome severing and shoot defoliation affect clonal growth of *Leymus chinensis* at ramet population level? *Acta Oecologica* 26: 255-260.

Chapitre I.2 - Effects of grazing exclusion on the spatial variability of subalpine plant communities: a multiscale approach

Claire Deléglise[1], Grégory Loucougaray[1], Didier Alard[2]

[1]Unité Ecosystèmes Montagnards, Cemagref de Grenoble, 2 rue de la Papèterie, 38402 Saint-Martin d'Hères Cedex, France

[2]Université de Bordeaux, UMR INRA 1202 BIOGECO, Avenue des Facultés, F-33405 Talence, France; Email: d.alard@ecologie.u-bordeaux1.fr

Accepté dans ***Basic and Applied Ecology***

Abstract

The fine-scale structure of plant communities is a key component for understanding the dynamics in vegetation following changes in land management but needs to be assessed at an appropriate scale. We studied the response of plant diversity and spatial variability of species and trait composition to grazing vs. grazing exclusion (>20 years) using different grain sizes of sampling in three subalpine plant communities. Species composition, diversity, and the aggregated values of 4 leaf traits were assessed at 7 grain sizes (within quadrats ranging from 25 cm² to 1 m²) in 9 grazed and ungrazed paired-plots. Evenness and species richness showed a strongly community-dependent response as they increased following grazing exclusion in the less productive community and decreased in the two more productive ones. Although species richness was influenced by grazing exclusion at grains larger than 625 cm², evenness was affected at the finest grain investigated (25 cm²). In contrast, spatial variability of species composition was similarly affected across the three plant communities and increased following grazing exclusion from the 100 cm²-grain size. Grazing led to a sharper decline of spatial variability with increasing quadrat size revealing that the grain of spatial heterogeneity was finer in grazed plots relative to that in ungrazed ones. The response of spatial variability of aggregated trait values was less consistent, possibly because of functional redundancy between species. However, grazing exclusion increased the spatial variability of the aggregated values of leaf dry matter content and leaf carbon and nitrogen content. We suggest that spatial variability of species composition could be useful for detecting within-communities changes in response to grazing management as it was detectable using a very fine scale of sampling and responded similarly to grazing treatment in every community. Such spatial variability in species composition can induce spatial organization of plant traits that may be important for community functioning.

Keywords: spatial heterogeneity, species diversity, plant leaf traits, quadrat size, herbivores, subalpine grasslands

Nomenclature: Flora Europea (Tutin et al. 1964-1980)

Introduction

Grazing has an undeniable influence on the diversity and spatial heterogeneity of grasslands (Adler, Raff & Lauenroth 2001; Bakker 1998). Selective grazing on particular species or functional groups can lead to local extinction or colonization of plant species as well as to changes in the within-community spatial organization of vegetation (Berg, Esselink, Groeneweg & Kiehl 1997; Gibson 1988; Pazos, Bisigato & Bertiller 2007). In addition, the heterogeneous spatial distribution of local disturbances induced by grazing, such as trampling, gap creation, or nutrient deposition, can also create spatial heterogeneity in vegetation (Adler et al. 2001; Augustine & Frank 2001). Such heterogeneity can be detected through variability in the values of vegetation attributes across space (Dutilleul 1993) and, specifically in plant assemblages, through the dissimilarity in species composition between sampling units (Collins 1992). This spatial variability in plant composition may be crucial for conservation goals of semi-natural grazed grasslands as it was recently evidenced that it could explain differences in species richness between different grazing management systems (Marion, Bonis & Bouzillé 2010).

However, spatial scales are a critical issue when assessing the effects of grazing on both diversity (Chaneton & Facelli 1991; Klimek, Marini, Hofmann & Isselstein 2008) and spatial heterogeneity of vegetation (Adler et al. 2001; Allen & Starr 1982). The effect of grazing on species diversity has been predicted to vary across spatial scales by promoting species coexistence at local scales while reducing the pool of species at large ones (Olff & Ritchie 1998). Usually, multi-scale studies compare the impact of grazing across a large range of spatial scales (i.e., some cm^2 or m^2 to several ha) (de Bello, Lepš & Sebastia 2007; Dorrough, Ash, Bruce & McIntyre 2007; Dullinger, Dirnböck, Greimler & Grabherr 2003). The effects of large herbivores across a range of small surface areas have rarely been investigated, but they can readily shift from positive to neutral when they are assessed from scales of a few cm^2 to ones of a few m^2 (Dupré & Diekmann 2001).

Spatial heterogeneity in vegetation is also highly sensitive to spatial scale and more specifically to the grain size of sampling, i.e., the surface area of sampling units within a study area (Allen & Hoekstra 1991). Spatial variability among sampling units is usually thought to decrease with increasing sampling unit size because the probability of capturing a greater fraction of the overall variability within each sampling unit increases. In particular, fine-grained spatial heterogeneity could be easily perceived as homogeneity if the sampling

unit is large enough to capture most of the variability (Adler et al. 2001; Allen et al. 1991). In tallgrass prairie, Veen et al. (2008) found that grazing, when compared to matched ungrazed situations, enhanced the variability of species composition when recorded within small sampling units (0.25 m²), whereas, this variability was decreased when species composition was assessed in larger sampling units (10 m² to 200 m², Collins & Smith 2006). By decreasing the abundance of dominant species and homogenizing the distribution of species throughout grasslands, grazing could indeed have enhanced a fine-scale variability that appeared as homogeneity when assessed at a large grain-size of sampling. Hence, the choice of the grain size is a determinant for revealing the impact of grazing on the spatial heterogeneity of vegetation.

The influence of grazing on the distribution of species abundances and dominance within plant communities can also be dependent on environmental conditions, mainly resource availability and productivity (Cingolani, Cabido, Renison & Solís Neffa 2003; Olff et al. 1998). In productive environments, where communities can be dominated by a few competitive species in the absence of disturbances, grazing may enhance the local coexistence of species by reducing the competitive effects of dominants and increasing resource heterogeneity (Bakker, Blair & Knapp 2003; Proulx & Mazumder 1998). Grazing is then expected to enhance the spatial variability of vegetation, relative to ungrazed situations, by decreasing the probability of sampling the same species in different locations. In less productive communities, depending on the grazing intensity, herbivores can either decrease species diversity by leading to the dominance of only few grazing-avoiding or -tolerant species while excluding others (Augustine & McNaughton 1998) or enhance the already relatively high local coexistence by increasing species evenness at a fine scale (Dupré et al. 2001; Enyedi, Ruprecht & Deak 2008). In both cases, spatial variability is expected to decrease. On the one hand, if a few species become dominant, there is a high probability that the same species may be recorded between sampling units. On the other hand, a more even distribution of species throughout the community may reduce the dissimilarities between sampling units by increasing the probability of recording most of the species within a single sample unit (Adler et al. 2001; Collins et al. 2006).

In the subalpine regions of the Alps, large areas of mountain grasslands have recently experienced a reduction in grazing intensity or have been abandoned (MacDonald, Crabtree, Wiesinger, Dax, Stamou et al. 2000; Rudmann-Maurer, Weyand, Fischer & Stöcklin 2008; Tasser & Tappeiner 2002). These changes in land use threaten the conservation of such areas since they are strongly dependent on extensive grazing to maintain high species

diversity, agricultural quality, and characteristic landscapes (Austrheim & Eriksson 2001; Marriott, Fothergill, Jeangros, Scotton & Louault 2004), mainly through limiting shrub encroachment and colonization by unpalatable species (Tasser et al. 2002). Before reaching secondary succession stage, such communities can experience progressive and less perceptible changes in their fine-scale structure (Mayer, Kaufmann, Vorhauser & Erschbamer 2009), which can readily affect their functioning and may influence larger scale patterns of vegetation (Jefferies, Klein & Shaver 1994). Hence, from a conservation perspective, the impact of abandonment on plant community structure at local scales has become a key issue in the conservation of subalpine plant communities (Austrheim et al. 2001).

In this study, we aimed to compare species diversity (i.e., richness and evenness) and vegetation spatial heterogeneity of subalpine grassland communities between traditionally grazed plots and their long-term (>20 years) ungrazed equivalents by sampling vegetation at 7 different grain sizes. Spatial heterogeneity was estimated as the spatial variation of species composition but also of plant leaf trait values, as plant traits can drive species response to grazing abandonment (Diaz, Noy-Meir & Cabido 2001; Pakeman & Marriott 2010). We used a set of 9 grazing exclosures that are located in 3 subalpine grassland communities with similar extensive grazing management but differing in their levels of productivity. We made the following predictions: (i) Because grazing effects are dependent on the level of community productivity, we expected plant diversity and spatial variability to be positively affected by grazing in the most productive communities and negatively affected in the less productive one. (ii) We hypothesized that the slopes of decreasing spatial variability with increasing grain size of sampling would be different between grazed and ungrazed plots because of the expected effect of grazing on species evenness at a fine scale. This should reveal differences in the grain of heterogeneity of vegetation between grazed and ungrazed plots. (iii) As species can be spatially organized according to their trait values in response to local grazing disturbances, we finally expected that the response of the spatial variability of aggregated leaf traits would be similar to that of species composition.

Materials and Methods

Study sites and plant communities

The study was conducted in mountain pastures situated in the “Hauts-Plateaux du Vercors” Nature Reserve (“VERC”) and in the Alpe d’Huez ski resort (“HUEZ”), Western Alps, France. All pastures on VERC and HUEZ are located at an altitude ranging between 1600 and 1800 m a.s.l. The climate is subalpine, with high precipitation (mean annual precipitation is 1380 mm for VERC and 940 mm for HUEZ), low winter temperatures (on average, -2.0°C in January for VERC and -2.2 °C for HUEZ), and long-lasting snow cover (usually November–April) (Deléglise et al., *submitted*). The vegetation survey was based on 3 subalpine plant communities: xeric calcareous grasslands (“xeric grasslands”) and mesic calcareous grasslands (“mesic grasslands”) located on VERC and acidic heath grasslands (“heath grasslands”) on HUEZ. Xeric grasslands are dominated by the rosette forb *Globularia cordifolia* and the grass *Festuca ovina* and characterized by calcareous shallow soils and low biomass production (1.3 $t.ha^{-1}$ at peak). Heath grasslands, with higher biomass production (3.2 $t.ha^{-1}$ at peak), are established on deeper soils and are dominated by the acidophilous grasses *Nardus stricta*, *Festuca rubra*, and *Deschampsia flexuosa* and the small shrub *Vaccinium myrtillus*. Mesic grasslands are dominated by the rosette forb *Globularia nudicaulis* and the grass *Festuca nigrescens* and represent intermediate biomass production (2.2 $t.ha^{-1}$ at peak). Xeric grasslands and, to a lesser extent, mesic grasslands are subject to harsh water deficiency due to shallow soils and a karst hydrological system resulting in weak field moisture capacity. The three communities display high species richness (50–60 species/100 m^2). All of the studied pastures have been traditionally grazed by sheep for many centuries, and equilibrium between grazing regime and vegetation dynamics has probably been established. Nowadays, they are very extensively to moderately grazed (40–50% of above-ground net primary production consumed) by sheep or cattle from mid-June until the end of September.

Field sampling

Our sampling was based on 9 pairs of grazed and ungrazed plots (10 × 10 m) situated in VERC and HUEZ, with 3 paired-plots belonging to each plant community. Paired-plots had similar species composition at the time the experiment was set up. Ungrazed plots are permanent livestock exclosures that have been maintained within pastures since 1980 for HUEZ and since 1988 for VERC. Vegetation was sampled during peak flowering in July 2009.

In each of the 18 plots, the vegetation composition was sampled at 7 different grain sizes, within quadrats ranging in surface area from 0.0025 m² to 1 m² (Table 1). At each grain size, quadrats were located at random within 100-m² plots. In each of the 156 quadrats per plot, we recorded plant species abundance by visual estimation as a percentage of ground cover.

We measured 4 leaf traits: specific leaf area (SLA), leaf dry matter content (LDMC), leaf nitrogen content (LNC), and leaf carbon content (LCC), as these traits can reflect changes in species strategies in relation to grazing and ecosystem productivity (Diaz et al. 2001; Rusch, Skarpe & Halley 2009). According to protocols described by Cornelissen et al. (2003), traits were measured in 10 replicates per species and for at least those species needed in order to reach 80% coverage in each of the 156 quadrats of each plot. Traits were measured for each plant community and in grazed and ungrazed treatments.

	Grain size (m²)						
	0.0025	0.01	0.0225	0.0625	0.1225	0.25	1
Equivalent quadrat size	*5x5 cm*	*10x10 cm*	*15x15 cm*	*25x25 cm*	*35x35 cm*	*50x50 cm*	*1x1 m*
Number of quadrats	40	40	20	20	16	12	8
Number of pairwise comparisons	N=780	N=780	N=190	N=190	N=120	N=66	N=28

Table 1. Number of sampled quadrats per plot at each grain size and number of possible pairwise comparisons

Data analysis

At each grain size, species richness and evenness were estimated as the mean number of, respectively, species and evenness occurring per quadrat. The evenness in each quadrat was calculated using the following formula (Pielou 1966):

$E = \frac{-\sum_{i=1}^{N} p_i \ln(p_i)}{\ln(N)}$ where p_i is the relative abundance of species *i* in a quadrat, and *N* is the number of species in this quadrat.

Spatial variability of species composition was assessed as the dissimilarity in species composition among quadrats by using Euclidean Distance (*ED*) (Collins, Micheli & Hartt 2000), which is calculated as follow:

$ED_{jk} = \sqrt{\sum_{S_{jk}} (p_{ij} - p_{ik})^2}$ where p_{ij} is the relative abundance of species *i* in quadrat *j*, p_{ik} is the relative abundance of species *i* in quadrat *k*, and S_{jk} is the total number of species in

quadrats *j* and *k*. At each grain size, we averaged *ED* among all possible pairwise comparisons of quadrats (see Table 1).

For each of the four plant leaf traits, we calculated aggregated (i.e., weighed according to the relative abundance of species) traits values (*AggV*) in each of the 156 quadrats per plot, as in Garnier et al. (2004):

$AggV = \sum_i p_i \times X_{sp_{i,j}}$ where p_i is the relative abundance of species *i* in a quadrat, and $X_{sp_{i,j}}$ is the measured trait value for species *i* in treatment *j* (grazed, ungrazed). The spatial variability of plant trait values was then assessed at each grain size as the coefficient of variation (*CV*) of aggregated values, as follows:

$CV = \frac{\overline{AggV}}{AggV_{sd}}$ where $\overline{AggV}$ and $AggV_{sd}$ are the mean and the standard deviation, respectively, of *AggV* across quadrats at the grain size considered.

To examine if the effect of grazing treatment on the spatial variability of species composition (ED) and aggregated leaf trait values (CV) was dependent on the grain size of sampling, we determined in each plot the intercept and the slope of linear regressions between log(ED) or log(CV) and log(grain size).

The effects of plant community (xeric, mesic, heath grasslands), grazing treatment (grazed vs. ungrazed), and their interaction were tested using a mixed-effects ANOVA, with plant community and grazing treatment as fixed factors and paired-plots (= blocks) as a random nested factor. The paired grazed and ungrazed plots were blocked to control for local conditions specific to each pair. At each grain size, data tested were species richness, evenness, ED, and CVs as well as the intercept and slope of linear regressions. These analyses were performed with R 2.8.0 (R Development Core Team 2008) by using the *nlme* package.

Results

Effects of grazing on species richness, evenness, and spatial variability in species composition

Species richness was significantly different between the three plant communities at all grain sizes, mesic grasslands being the most species-rich community. In contrast, neither evenness nor the variability of species composition (except at the finest grain size tested, 0.0025 m²) was significantly influenced by community type (Table 2).

Grazing treatment had a significant influence on species richness only at the largest grain sizes studied (0.0625, 0.25, and 1 m²). At these grain sizes, grazing treatment significantly interacted with the plant community (Table 2). In heath grasslands, and to a lesser extent in mesic grasslands, species richness was higher in the grazed plots, whereas in xeric grasslands species richness was higher in the ungrazed plots (Fig. 1 A–C).

Grazing treatment affected evenness only at the finest grain sizes (0.0025, 0.01, and 0.0225 m²) either directly or through interactive effects with the plant community (Table 2). Evenness was lower in ungrazed plots compared to that in grazed ones for mesic and heath grasslands, while almost no change was observed in xeric grasslands (Fig. 1 D–F).

The variability in species composition showed significant differences between grazed and ungrazed plots at all grain sizes larger than 0.0025 m² (Table 2) as dissimilarities in species composition increased with grazing exclusion in all plant communities (Fig. 1 H–J). This effect was also revealed through a significant effect of grazing treatment on intercepts of log-log regressions (Table 4). Significant differences in slopes of log-log regressions between the two treatments revealed a sharper decrease in species composition variability with increasing grain size in grazed plots than in ungrazed ones.

		Grain size (m²)													
		0.0025		0.01		0.0225		0.0625		0.1225		0.25		1	
	DF	*F*	*p*	*F*	*p*	*F*	*p*	*F*	*p*	*F*	*p*	*F*	*p*	*F*	*p*
Species richness															
Plant community	2; 6	**24.5**	**0.001**	**23.7**	**0.001**	**25.1**	**0.001**	**24.5**	**0.001**	**9.0**	**0.016**	**22.6**	**0.002**	**28.3**	**0.001**
Grazing treatment	1; 6	1.3	0.305	1.9	0.221	3.8	0.100	**7.2**	**0.036**	2.0	0.203	**5.9**	**0.051**	**10.8**	**0.017**
Plant community × Grazing treatment	2; 6	*3.7*	*0.089*	1.9	0.232	1.8	0.249	**5.4**	**0.045**	2.4	0.176	**7.5**	**0.023**	**5.2**	**0.049**
Evenness															
Plant community	2; 6	1.0	0.411	0.7	0.525	0.8	0.488	2.3	0.184	*4.2*	*0.072*	2.3	0.178	0.6	0.558
Grazing treatment	1; 6	2.2	0.187	**72.5**	**<0.001**	2.0	0.208	*5.0*	*0.068*	3.7	0.102	3.6	0.105	1.6	0.250
Plant community × Grazing treatment	2; 6	**5.1**	**0.050**	1.5	0.296	**6.7**	**0.030**	2.5	0.160	2.9	0.131	3.6	0.095	0.4	0.658
Spatial variability in species composition (ED)															
Plant community	2; 6	**8.0**	**0.020**	0.7	0.548	0.9	0.444	0.4	0.674	0.8	0.509	0.1	0.915	0.3	0.760
Grazing treatment	1; 6	1.8	0.224	**16.8**	**0.006**	**6.4**	**0.045**	**17.1**	**0.006**	**7.2**	**0.036**	**11.5**	**0.015**	**24.0**	**0.003**
Plant community × Grazing treatment	2; 6	0.5	0.619	1.5	0.298	0.1	0.902	0.8	0.510	*3.8*	*0.086*	0.2	0.809	1.1	0.397

Table 2. Summary of ANOVAs for the effects of plant community, grazing treatment and their interaction on species richness, evenness and spatial variability of species composition (Euclidean distance) at each grain size. Significant p-value are in bold-face, marginally significant p-values (0.05<p<0.1) are in italics.

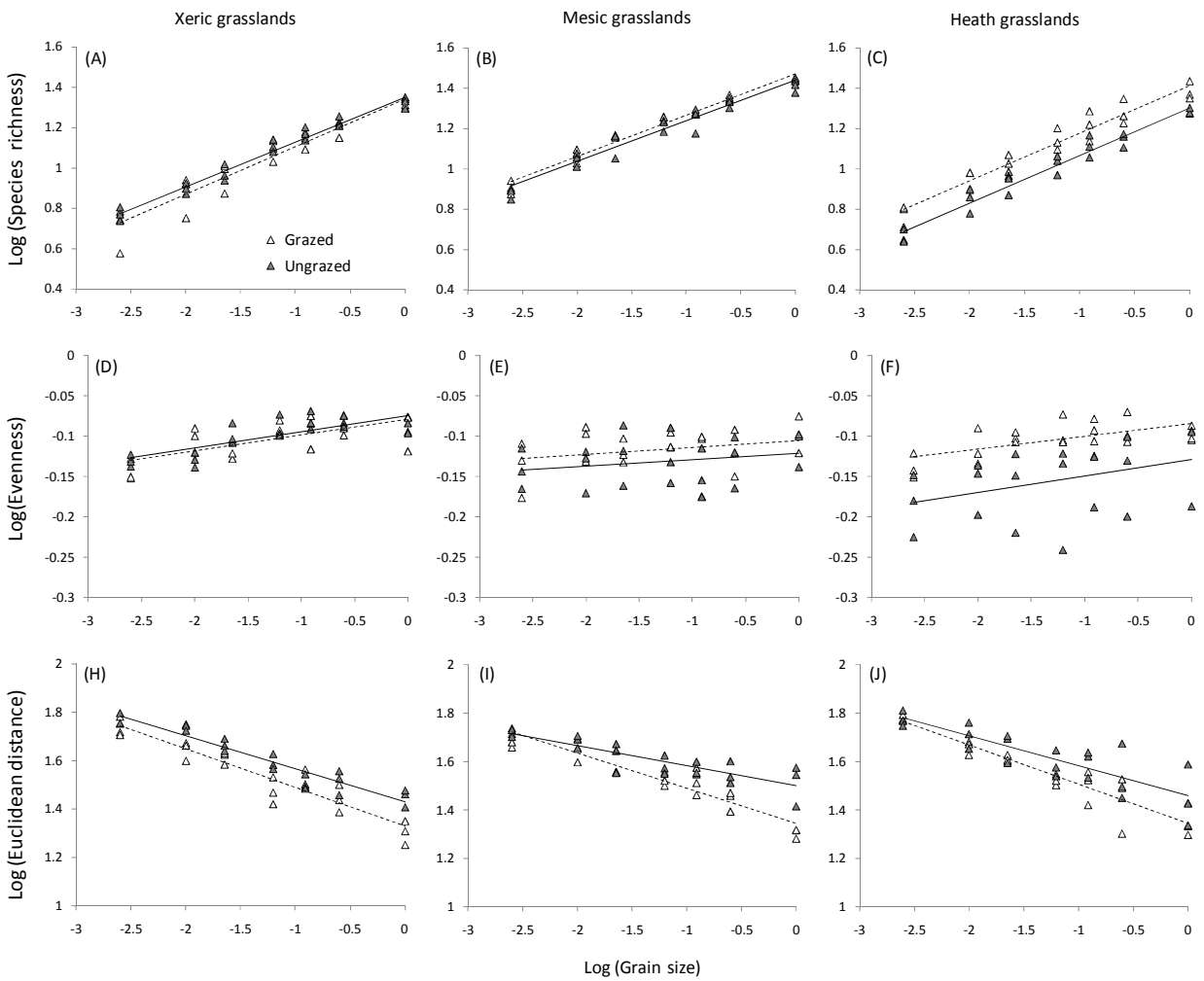

Figure 1. Log-log representation of species richness (A, B, C), evenness (D, E, F) and Euclidean distance (H, I, J) in each plant community for grazed (open symbols) and ungrazed (solid symbols) plots across seven grain sizes. Solid lines represent the linear regressions for ungrazed plots and dash lines for grazed plots.

Effects of grazing on spatial variability of leaf trait values

The spatial variability (CV) of aggregated leaf traits (except LDMC) was found to be significantly different between plant communities, especially at the finest grain sizes (Table 3). Globally, the CV of aggregated traits increased with grazing exclusion, although this effect was found to be significant for only three traits and only at certain grain sizes (Table 3). Grazing exclusion significantly increased the CV of aggregated values of LCC for 5 grain sizes out of 7, although the differences between grazed and ungrazed plots were very low (Fig. 2 H–J). At the largest grain sizes, grazing exclusion also enhanced the CV of aggregated values of LDMC (Fig. 2 D–F). The effect of grazing treatment on the CV of

aggregated values of LNC was to be found community dependent since the CV of aggregated values of LNC increased with grazing exclusion, at fine grain sizes, only in xeric grasslands (Fig. 2 K–M).

The effect of grazing was significant or marginally significant on the slopes of the log-log regressions between the CVs of the aggregated values of LDMC, LNC, or LCC and grain size (Table 4). The CVs of these leaf traits decreased or tended to decrease faster with increasing grain size in grazed plots compared to those in ungrazed ones.

		Grain size (m²)													
		0.0025		0.01		0.0225		0.0625		0.1225		0.25		1	
	DF	*F*	*p*	*F*	*p*	*F*	*p*	*F*	*p*	*F*	*p*	*F*	*p*	*F*	*p*
CV of SLA															
Plant community	2; 6	**7.9**	**0.021**	**8.4**	**0.019**	2.1	0.205	1.4	0.312	3.2	0.111	2.5	0.161	2.8	0.138
Grazing treatment	1; 6	1.2	0.311	2.8	0.147	**7.9**	**0.031**	1.9	0.219	*4.0*	*0.091*	1.2	0.322	1.7	0.239
Plant community × Grazing treatment	2; 6	0.6	0.564	1.6	0.277	0.4	0.661	0.5	0.604	0.6	0.601	0.3	0.748	0.8	0.480
CV of LDMC															
Plant community	2; 6	1.0	0.426	0.2	0.795	0.1	0.925	0.1	0.940	1.3	0.340	0.3	0.719	1.4	0.313
Grazing treatment	1; 6	0.5	0.487	*4.2*	*0.087*	*4.8*	0.071	3.7	0.101	**5.8**	**0.053**	*3.9*	*0.096*	**12.2**	**0.013**
Plant community × Grazing treatment	2; 6	1.9	0.223	2.6	0.157	1.4	0.316	1.0	0.421	0.8	0.474	1.7	0.265	0.3	0.783
CV of LNC															
Plant community	2; 6	**13.7**	**0.006**	**12.9**	**0.007**	**6.3**	**0.034**	*3.7*	*0.092*	*4.5*	*0.064*	1.9	0.235	0.8	0.478
Grazing treatment	1; 6	0.3	0.594	*4.3*	*0.084*	0.0	0.993	0.3	0.613	*4.5*	*0.079*	0.8	0.398	2.3	0.178
Plant community × Grazing treatment	2; 6	**5.0**	**0.053**	**6.3**	**0.033**	1.5	0.302	2.7	0.147	0.6	0.573	0.7	0.536	0.9	0.451
CV of LCC															
Plant community	2; 6	**25.8**	**0.001**	**17.1**	**0.003**	**10.0**	**0.012**	**9.2**	**0.015**	**15.9**	**0.004**	**11.9**	**0.008**	3.3	0.106
Grazing treatment	1; 6	**9.7**	**0.021**	**15.1**	**0.008**	2.6	0.160	**18.4**	**0.005**	3.4	0.115	**10.3**	**0.019**	8.5	0.027
Plant community × Grazing treatment	2; 6	**7.6**	**0.023**	0.9	0.443	0.9	0.440	0.8	0.489	3.4	0.103	2.0	0.215	1.0	0.417

Table 3. Summary of ANOVAs for the effects of plant community, grazing treatment and their interaction on coefficient of variation (CV) of aggregated leaf trait values at each grain size. SLA: specific leaf area, LDMC: leaf dry matter content, LNC: leaf nitrogen content and LCC: leaf carbon content. Significant p-value are in bold-face, marginally significant p-values (0.05<p<0.1) are in italics.

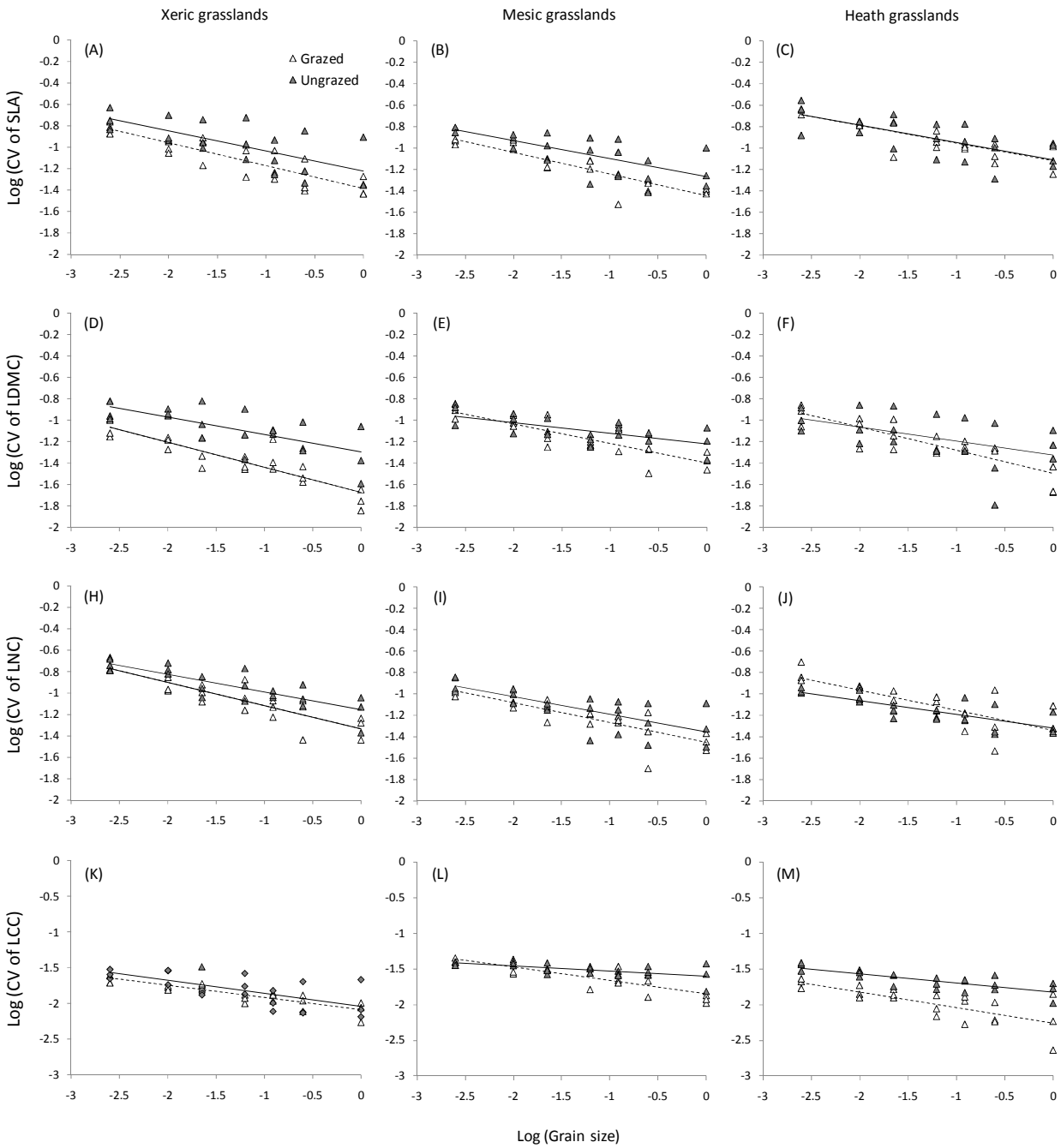

Figure 2. Log-log representation of CV of aggregated leaf trait values in each plant community for grazed (open symbols) and ungrazed (solid symbols) plots across seven grain sizes: SLA: specific leaf area (A, B, C), LDMC: leaf dry matter content (D, E, F), LNC: leaf nitrogen content (H, I, J) and LCC: leaf carbon content (K, L, M). Solid lines represent the linear regressions for ungrazed plots and dash lines for grazed plots.

	DF	Slope		Intercept	
		F	*p*	*F*	*p*
Spatial variability in species composition (ED)					
Plant community	2; 6	2.0	0.212	0.5	0.653
Grazing treatment	1; 6	**31.0**	**0.001**	**133.8**	**<0.0001**
Plant community × Grazing treatment	2; 6	2.4	0.173	2.3	0.182
CV of SLA					
Plant community	2; 6	0.8	0.504	*3.7*	*0.090*
Grazing treatment	1; 6	1.5	0.264	3.1	0.131
Plant community × Grazing treatment	2; 6	0.3	0.767	0.7	0.549
CV of LDMC					
Plant community	2; 6	2.2	0.192	2.4	0.174
Grazing treatment	1; 6	**12.6**	**0.012**	**13.8**	**0.010**
Plant community × Grazing treatment	2; 6	0.0	0.954	1.1	0.393
CV of LNC					
Plant community	2; 6	1.0	0.423	2.7	0.147
Grazing treatment	1; 6	*4.9*	*0.068*	3.0	0.133
Plant community × Grazing treatment	2; 6	0.3	0.730	0.6	0.574
CV of LCC					
Plant community	2; 6	1.0	0.433	**5.9**	**0.038**
Grazing treatment	1; 6	*4.4*	*0.081*	**10.7**	**0.017**
Plant community × Grazing treatment	2; 6	1.6	0.274	2.1	0.200

Table 4. Summary of ANOVAs for the effects of plant community, grazing treatment and their interaction on the slope and intercept of log-log regressions between spatial variability (Euclidean Distance and CV of leaf traits) and grain size. Significant p-value are in bold-face, marginally significant p-values (0.05<p<0.1) are in italics.

Discussion

Grazing exclusion and species diversity at different grain sizes

Long term grazing exclusion in subalpine grasslands has led to changes in both species richness and evenness at the different grain sizes investigated. If grazing exclusion was generally found to decrease species diversity in grasslands (e.g., Bakker 1998; Dullinger et al. 2003; Enyedi et al. 2008), our results showed that, in the studied subalpine grasslands, the response of local diversity is dependent on the grain size at which it is assessed and on the type of community. Significant effects of grazing treatment were detected for species richness only from the 25 × 25 cm-grain size and not for smaller ones, while evenness was affected at the finest grain sizes (from 5 × 5 cm). This indicates that grazing probably influenced species richness at the community scale through changes in the distribution of relative dominance between species at very fine scale. Indeed, a higher evenness at a fine

spatial scale would allow room for a higher species number at larger scales (Chaneton et al. 1991).

In addition, an interaction between grazing treatment and plant community occurred at grain sizes at which species richness and evenness were significantly affected. We found a negative effect of grazing exclusion (i.e., a decrease in species richness and evenness) in the two more productive communities (heath and mesic grasslands) in contrast with a positive or neutral effect in the less productive community (xeric grasslands). These results are consistent with the generally admitted reversal effect of grazing on species diversity between productive and unproductive environments (Olff et al. 1998; Proulx et al. 1998). In mesic and heath grasslands, moderate grazing pressure increased plant diversity probably through a reduction in competitive exclusion and/or an increase in the heterogeneity of resource availability and establishment opportunities (Bakker et al. 2003; Dupré et al. 2001; Veen et al. 2008). In contrast, in the subalpine xeric grasslands with harsher environmental conditions, species coexistence in the absence of grazing can be promoted by their similar competitive ability (Dullinger et al. 2003), while grazing would induce species deletion through trampling and defoliation (Austrheim et al. 2001; de Bello et al. 2007). So far, evidence from mountain habitats that productivity interacts with grazing effects is rare (Austrheim et al. 2001). Here, we have shown that it can be detected at different scales according to the studied component of diversity: at a very fine scale for evenness (25 cm^2) and at a larger one for species richness (625 cm^2).

Grazing exclusion and spatial variability of species composition

Unlike species diversity, spatial variability in species composition was similarly influenced by grazing exclusion across all plant communities. In contrast with the often reported results showing creation or increase in within-community spatial heterogeneity with grazing (e.g., Bakker, de Leeuw & van Wieren 1983; Berg et al. 1997; Veen et al. 2008), we showed that spatial variability increased following long-term grazing exclusion. However, these opposite effects of grazing on spatial variability can be related to the scale of investigation or to a higher level of productivity of the communities of these previous studies. In such grasslands, grazing may have promoted spatial heterogeneity by preventing them from being homogeneously dominated by tall and competitive species. In comparison, studied subalpine communities are not entirely dominated in the absence of disturbances, probably due to the relatively limiting abiotic conditions (i.e., harsh climate, short growing

season) that may confer similar competitive ability to a greater number of species (Dullinger et al. 2003). In addition, even after more than 20 years of grazing exclusion, subalpine communities can still present a transitory stage because of relatively slow colonization rates (Vandvik 2004). Hence, spatial heterogeneity could increase due to the slow spatial extension of species favored by grazing exclusion (Deléglise et al., *submitted*) until the community has been colonized more homogeneously.

Moreover, our results showed that the detected effect of grazing treatment on spatial variability varied with grain size. Compared to grazing exclusion, grazing led to a sharper decline in spatial variability with increasing grain size. This reflected a finer grain of spatial heterogeneity in species composition maintained through grazing. According to our predictions, this effect can be linked to higher species coexistence and evenness within quadrats as observed in mesic and heath grasslands, thus increasing the probability of recording the same species between sampling units. Grazing can locally reduce species dominance and intraspecific aggregation, for example, through restraining clonal expansion (Smit, Bakker, Apol & Olff 2010) and/or enhancing fine-scale environmental heterogeneity (Augustine et al. 2001). Similarly, larger-scale findings reported that in abandoned pastures few abundant species with numerous interstitial species composed the matrix of the vegetation, whereas in grazed pastures the structure of the vegetation was less pronounced with a more even distribution of species abundances (Dupré et al. 2001; Enyedi et al. 2008). However, we also found a finer grain of heterogeneity maintained through grazing in xeric grasslands, whereas no increase in species coexistence and evenness was detected within quadrats. As expected in a highly abiotic-constrained community, grazing may have caused the dominance of tolerant species while suppressing others (Augustine et al. 1998; de Bello et al. 2007). An increase in the probability of sampling the same species in different quadrats can therefore occur if the dominant species are loosely distributed in space and not locally clumped in patches. This is supported by earlier findings showing that, in the xeric community, species exhibited less pronounced spatial patterns in grazed than in ungrazed plots (Deleglise et al., *submitted*).

A lower spatial variability of species composition in grazed plots relative to that in ungrazed ones was revealed at all grain sizes except the finest one (5 × 5 cm). At the finest grain, the high variability in species composition between quadrats, unmodified by grazing treatment, probably reflects that limitation on species coexistence within quadrats (i.e., competitive exclusion, absence of suitable habitat) should be the main factor driving species spatial organization at those very fine scales (Bossuyt & Hermy 2004).

Grazing exclusion and spatial variability of plant leaf traits

As grazing exclusion modified spatial variability of species composition, one can expect it influences the spatial variability of aggregated plant traits as well. Our results partly supported this statement as long-term exclusion promoted spatial variability (i.e., coefficient of variation among quadrats) of some aggregated leaf trait values. As for the spatial variability of species composition, grazing treatment showed a grain size-dependent effect on the spatial variability of the three aggregated leaf traits: LDMC, and to a lesser extent LNC and LCC, but almost no effect was detected for the spatial variability of SLA. The decrease in the spatial variability of these traits with increasing grain sizes was steeper in grazed plots than in ungrazed ones. Combined with a higher spatial variability of aggregated trait values in ungrazed plots, it indicated that grazing exclusion led to a more coarse grain of plant trait spatial heterogeneity. Hence, the aggregated values of leaf traits were more contrasted between samples in ungrazed plots, possibly resulting from a higher spatial aggregation of species with similar traits values. This may reveal the spatial extension of species with conservative strategies (i.e., with high LDMC and LCC, low LNC), such as small shrubs in heath grasslands alternating with patches of less conservative grass species, a mosaic already found in more arid environments with grazing exclusion (Bisigato & Bertiller 1997; Pazos et al. 2007). Despite grazing having no effect on the average aggregated values of LDMC and LCC at the community scale (data not shown), it possibly induced a spatial reorganization of these traits. This may have importance for the functioning and dynamics of communities, such as nutrient cycling (Rossignol, Bonis & Bouzillé 2006), especially when concerning traits related to nutrient conservation and decomposability rates.

However, in contrast to the effect of grazing treatment on the spatial variability of species composition, the effect of grazing treatment was this time less pronounced, occurring only at largest (i.e., for LDMC) or finest (i.e., for LNC) grain sizes and sometimes in interplay with the type of community. This weaker sensitivity of spatial aggregated trait values may indicate the existence of functional redundancy between species (i.e., different species can share similar trait values) that can override the spatial heterogeneity in species composition. Indeed, mechanisms that support the coexistence of different species do not necessarily support functional differentiation between those species (de Bello, Leps & Sebastia 2006). Therefore, functional redundancy can dampen the potential local influence

on community functioning and dynamics that is generally attributed to the spatial heterogeneity of species composition (De Boeck, Nijs, Lemmens & Ceulemans 2006; Turnbull, Coomes, Purves & Rees 2007).

Conclusion

Long-term grazing exclusion in subalpine grasslands affected local community structure mainly through promoting a more coarse grain of vegetation spatial heterogeneity. Unlike species richness or evenness, the response of spatial heterogeneity was similar across plant communities, suggesting that diversity can be partly disconnected from the response of spatial heterogeneity of vegetation. This stresses the interest of using spatial heterogeneity to detect the effects of changes in grazing management intensity on vegetation. Moreover, spatial variability in species composition partially induced spatial organization of plant traits that may be important for community functioning.

Acknowledgments

We are grateful to Pierre-Eymard Biron for allowing us to work on the “Hauts-Plateaux du Vercors” Nature Reserve, to C. Bernard-Brunet for the maintenance of the exclosures and to the managers and shepherds of the grasslands. We thank many people for helping with the field work, especially G. Favier and N. Daumergue. This research was conducted on the long term research site Zone Atelier Alpes, a member of the ILTER-Europe network.

References

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

Allen, T.F.H., & Hoekstra, T.W. (1991). Role of heterogeneity in scaling of ecological systems under analysis. In: J. Kolasa, & S.T.A. Pickett (Eds.), *Ecological Heterogeneity*. New York: Springer-Verlag.

Allen, T.F.H., & Starr, T.B. (1982). *Hierarchy: Perspectives for Ecological Complexity.* Chicago: University of Chicago Press.

Augustine, D.J., & Frank, D.A. (2001). Effects of migratory grazers on spatial heterogeneity of soil nitrogen properties in a grassland ecosystem. *Ecology, 82*, 3149-3161.

Augustine, D.J., & McNaughton, S.J. (1998). Ungulate effects on the functional species composition of plant communities: Herbivore selectivity and plant tolerance. *Journal of Wildlife Management, 62*, 1165-1183.

Austrheim, G., & Eriksson, O. (2001). Plant species diversity and grazing in the Scandinavian mountains - patterns and processes at different scales. *Ecography, 24*, 683-695.

Bakker, C., Blair, J.M., & Knapp, A.K. (2003). Does resource availability, resource heterogeneity or species turnover mediate changes in plant species richness in grazed grasslands ? *Oecologia, 137*, 385-391.

Bakker, J.P. (1998). The impact of grazing on plant communities. In: M.F. WallisDeVries, J.P. Bakker, & S.E. Van Wieren (Eds.), *Grazing and conservation management* (pp. 137-184). Dordrecht: Kluwer Academic Publishers.

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

Berg, G., Esselink, P., Groeneweg, M., & Kiehl, K. (1997). Micropatterns in Festuca rubra-dominated salt-marsh vegetation induced by sheep grazing. *Plant Ecology*, janv-14.

Bisigato, A.J., & Bertiller, M.B. (1997). Grazing effects on patchy dryland vegetation in northern Patagonia. *Journal of Arid Environments, 36*, 639-653.

Bossuyt, B., & Hermy, M. (2004). Species turnover at small scales in dune slack plant communities. *Basic and Applied Ecology, 5*, 321-329.

Chaneton, E.J., & Facelli, J.M. (1991). Disturbance effects on plant community diversity : spatial scales and dominance hierarchies. *Vegetatio*, 143-155.

Cingolani, A.M., Cabido, M., Renison, D., & Solís Neffa, V. (2003). Combined effects of environment and grazing on vegetation structure in Argentine granite grasslands. *Journal of Vegetation Science, 14*, 223-232.

Collins, S.L. (1992). Fire frequency and community heterogeneity in tallgrass prairie vegetation. *Ecology, 73*, 2001-2006.

Collins, S.L., Micheli, F., & Hartt, L. (2000). A method to determine rates and patterns of variability in ecological communities. *Oikos*, 285-293.

Collins, S.L., & Smith, M.D. (2006). Scale-dependent interaction of fire and grazing on community heterogeneity in tallgrass prairie. *Ecology, 87*, 2058-2067.

Cornelissen, J.H.C., Lavorel, S, Garnier, E., & Diaz, S. (2003). A handbook of protocols for standardised and easy measurement of plant functional traits worldwide. *Australian Journal of Botany*, 335-380.

de Bello, F., Leps, J., & Sebastia, M.-T. (2006). Variations in species and functional plant diversity along climatic and grazing gradients. *Ecography, 29*, 801-810.

de Bello, F., Lepš, J., & Sebastia, 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 Boeck, H.J., Nijs, I., Lemmens, C.M.H.M., & Ceulemans, R. (2006). Underlying effects of spatial aggregation (clumping) in relationships between plant diversity and resource uptake. *Oikos, 113*, 269-278.

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.

Dorrough, J.W., Ash, J.E., Bruce, S., & McIntyre, S. (2007). From plant neighbourhood to lanscape scales: how grazing modifies native and exotic plant species richness in grassland. *Plant Ecology, 191*, 185-198.

Dullinger, S., Dirnböck, T., Greimler, J., & Grabherr, G. (2003). A resampling approach for evaluating effects of pasture abandonment on subalpine plant species diversity. *Journal of Vegetation Science, 14*, 243-252.

Dupré, C., & Diekmann, M. (2001). Differences in species richness and life-history traits between grazed and abandoned grasslands in Southern Sweden. *Ecography, 24*, 275-286.

Dutilleul, P. (1993). Spatial heterogeneity and the design of ecological field experiments. *Ecology, 74*, 1646–1658.

Enyedi, Z.M., Ruprecht, E., & Deak, M. (2008). Long-term effects of the abandonment of grazing on steppe-like grasslands. *Applied Vegetation Science, 11*, 55-62.

Garnier, E., Cortez, J., Billès, G., Navas, M.-L., Roumet, C., Debussche, M., Laurent, G., Blanchard, A., Aubry, D., Bellmann, A., Neill, C., & Toussaint, J.-P. (2004). Plant functional markers capture ecosystem properties during secondary succession. *Ecology*, 2630-2637.

Gibson, D.J. (1988). The relationship of sheep grazing and soil heterogeneity to plant spatial patterns in dune grassland. *Journal of Ecology, 76*, 233-252.

Jefferies, R.L., Klein, D.R., & Shaver, G.R. (1994). Vertebrate herbivores and northern plant communities: reciprocal influences and responses. *Oikos*, 193-206.

Klimek, S., Marini, L., Hofmann, M., & Isselstein, J. (2008). Additive partitioning of plant diversity with respect to grassland management regime, fertilisation and abiotic factors. *Basic and Applied Ecology, 9*, 626-634.

MacDonald, D., Crabtree, J.R., Wiesinger, G., Dax, T., Stamou, N., Fleury, P., Gutierrez Lazpita, J., & Gibon, A. (2000). Agricultural abandonment in moutain areas of Europe: environmental consequences and policy response. *Journal of Environmental Management, 59*, 47-69.

Marion, B., Bonis, A., & Bouzillé , J.-B. (2010). How much does grazing-induced heterogeneity impact plant diversity in wet grasslands? *Ecoscience, 17*, 1-11.

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.

Mayer, R., Kaufmann, R., Vorhauser, K., & Erschbamer, B. (2009). Effects of grazing exclusion on species composition in high altitude grasslands of the Central Alps. *Basic and Applied Ecology, 10*, 447-455.

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

Pakeman, R.J., & Marriott, C.A. (2010). A functional assessment of the response of grassland vegetation to reduced grazing and abandonment. *Journal of Vegetation Science, 21*, 683-694.

Pazos, G.E., Bisigato, A.J., & Bertiller, M.B. (2007). Abundance and spatial patterning of coexisting perennial grasses in grazed shrublands of the Patagonian Monte. *Journal of Arid Environments, 70*, 316-328.

Pielou, E.C. (1966). Shannon's Formula as a Measure of Specific Diversity: Its Use and Misuse. *American Naturalist, 100*, 463-465.

Proulx, M., & Mazumder, A. (1998). Reversal of grazing impact on plant species richness in nutrient-poor vs. nutrient-rich ecosystems. *Ecology, 79*, 2581-2592.

R Development Core Team. (2008). R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. ISBN 3-900051-07-0, URL http://www.R-project.org

Rossignol, N., Bonis, A., & Bouzillé , J.-B. (2006). Consequence of grazing pattern and vegetation structure on the spatial variations of net N mineralisation in a wet grassland. *Applied Soil Ecology*.

Rudmann-Maurer, K., Weyand, A., Fischer, M., & Stöcklin, J. (2008). The role of landuse and natural determinants for grassland vegetation composition in the Swiss Alps. *Basic and Applied Ecology, 9*, 494-503.

Rusch, G.M., Skarpe, C., & Halley, D.J. (2009). Plant traits link hypothesis about resource-use and response to herbivory. *Basic and Applied Ecology, 10*, 466-474.

Smit, C., Bakker, E.S., Apol, M.E., & Olff, H. (2010). Effects of cattle and rabbit grazing on clonal expansion of spiny shrubs in wood-pastures. *Basic and Applied Ecology, in press*.

Tasser, E., & Tappeiner, U. (2002). Impact of land use changes on mountain vegetation. *Applied Vegetation Science, 5*, 173-184.

Turnbull, L.A., Coomes, D.A., Purves, D.W., & Rees, M. (2007). How spatial structure alters population and community dynamics in a natural plant community. *Journal of Ecology, 95*, 79-89.

Tutin, T.G., Heywood, V.H., Burges, N.A., Moore, D.M., Valentine, D.H., Walters, D.H. & Webb, D.A. (1964-1980). *Flora Europea*. Cambridge, UK: Cambridge University Press.

Vandvik, V. (2004). Gap dynamics in perennial subalpine grasslands: trends and processes change during secondary succession. *Journal of Ecology, 92*, 86-96.

Veen, G.F., Blair, J.M., Smith, M.D., & Collins, S.L. (2008). Influence of grazing and fire frequency on small-scale plant community structure and resource variability in native tallgrass prairie. *Oikos, 117*, 859-866.

Chapitre I.3 - Spatial organization of functional diversity and trait assembly in grazed vs. ungrazed subalpine plant communities

Claire Deléglise[1], Grégory Loucougaray[1], Didier Alard[2]

[1]Unité Ecosystèmes Montagnards, Cemagref de Grenoble, 2 rue de la Papèterie, 38402 Saint-Martin d'Hères Cedex, France

[2]Université de Bordeaux, UMR INRA 1202 BIOGECO, Avenue des Facultés, F-33405 Talence, France; Email: d.alard@ecologie.u-bordeaux1.fr

En préparation

Abstract

Both long-term history of pastoral use and environmental conditions have shaped the pool of traits values of grazed subalpine plant communities, and, consequently, their functional diversity (FD). The within-community spatial organization of FD is largely unknow despite its response to changes in pastoral use, such as the reduction of grazing intensity, could greatly influence local processes and functioning. In this study, we compared the effects of traditional extensive grazing vs. long-term grazing exclusion (>20 years) on the within community spatial heterogeneity of FD for three plant traits via its partitioning within alpha and beta components using a multi-grain size survey. We stated that differences in spatial heterogeneity of FD would be driven through changes in local assembly rules of traits at different scales in response to grazing treatment. At larger grain size than 100 cm^2 and for the three traits, grazing led to less spatial heterogeneity of FD (i.e., decrease of the beta component of FD) whereas exclusion favored the existence of more contrasted sets of trait values between samples. A null model approach revealed the existence of strong trait convergence in both grazed and ungrazed situations and at all grain sizes considered: co-occuring species have more functionally similar trait values than expected at random. This suggests that fine-scale abiotic variations are the major driver for local assembly rules of the studied traits. However, we found that trait convergence was reduced under grazing which revealed that grazing caused relaxed abiotic opportunies and/or reduced biotic limitations on the diversity of trait values. Grazing thus led to the creation of smaller and more functionally diversified patches than exclusion where a coarser grain of heterogeneity of FD occurred through large and less diversified, but more contrasted, patches. Understanding the consequences of such spatial organization of the FD on local processes and functioning appears to be a necessary stage to better analyze the response of grasslands communities to changes in pastoral use and grazing management.

Keywords: Grazing exclusion, spatial partitioning, functional diversity, alpha and beta diversity, trait assembly rules, trait convergence, subalpine grasslands

Introduction

Plant communities are characterized by a level of functional diversity (FD), i.e., the kind, range and relative abundance of trait values, which have been identified to strongly influence ecosystem processes and services (Hooper *et al.*, 2005; Mason *et al.*, 2005; Díaz *et al.*, 2007; Scherer-Lorenzen, 2008). In old pastoral systems, the FD of plant communities is the result of long term evolutionary history of grazing that has selected the current pool of trait values in interaction with environmental conditions (Milchunas *et al.*, 1988; Adler *et al.*, 2004). Grazing is often described as a 'filter' that constrain the FD by selecting species with similar ecological tolerance, i.e., with trait values that confer them the ability to tolerate or avoid grazing actions (e.g. Diaz *et al.*, 1992; Briske, 1996). However, if many studies have focused on the way grazing determines pools of trait values at community scales (e.g. Diaz *et al.*, 2001; McIntyre and Lavorel, 2001; Cingolani *et al.*, 2005; Louault *et al.*, 2005; de Bello *et al.*, 2006), the spatial heterogeneity of FD, i.e., the way the trait values are spatially organized within plant communities, in response to grazing has not been studied yet. The fine scale spatial organization of trait values might yet be of important relevance for local processes and functioning (Lamosova *et al.*, 2010; Rossignol *et al.*, 2010) and grazing is likely to influence it through selection pressures on traits values at different spatial scale.

The spatial heterogeneity of FD in a community may be determined by the processes that drive trait assembly, i.e. that select the range of trait values, from the community trait pool, occurring locally. For example, if specific abiotic factors constrain locally the range of viable functional traits (Weiher and Keddy, 1995), the spatial distribution of those abiotic factors could determine the spatial heterogeneity of FD. Different processes driving trait assembly may be distinguished: those that constrain the species to be more functionally similar than if they were selected at random from the community pool, or 'trait convergence', those that allow more functionally dissimilar species to co-occur than at random, or 'trait divergence' and random processes (Grime 2006). Trait convergence can result of constraining abiotic conditions ('*environmental* or *niche filtering*' *sensu* Weiher and Keddy 1995, Diaz *et al.*, 1998) or the competitive exclusion between species (Grime 2006). In both cases, only species that hold traits conferring them the ability to persist locally are selected (Grime 2006). Trait convergence is thus achieved either through the coexistence of species with similar trait values or through the intraspecific aggregation of a particular species that expand under given abiotic conditions (Schamp *et al.*, 2008). In

contrast, trait divergence results of niche differentiation between species (Weiher and Keddy, 1995; Silvertown, 2004; Grime, 2006) that can be achieved, for example, through disturbances causing relaxed abiotic and biotic conditions and an increase in functional niches (Pierce *et al.*, 2007). Because trait convergence restrains the proportion of FD (from the community pool) that occurs locally, it may promote high spatial heterogeneity of FD across the community. In contrast, by allowing a high proportion of FD to occur locally, mechanism of trait divergence may lead to low spatial heterogeneity of FD. Overall, this is the spatial scale at which these mechanisms of trait convergence or divergence operate that will influence the spatial heterogeneity of the FD. Trait assembly rules, such as trait convergence, occurring at a very fine scale will be rapidly perceived as homogeneity whereas large-scale trait convergence may lead to spatial heterogeneity of FD at a coarse grain.

Grazing is likely to influence such trait assembly rules and subsequent spatial heterogeneity in FD through induced small-scale disturbances (Day and Detling, 1990; Glenn *et al.*, 1992; Steinauer and Collins, 1995; Kohler *et al.*, 2006), the creation of contrasted patches with specific abiotic conditions at different spatial scales (Rietkerk *et al.*, 2000), or local alteration of biotic processes, e.g. release in competition (Huntly, 1992; Olff and Ritchie, 1998) and modification of species spatial patterns (Adler *et al.*, 2001; Deléglise *et al.*, 2011). In particular, grazing has been reported to create very fine-grained spatial heterogeneity in abiotic conditions (e.g. patches inferior to 10 cm^2 for soil resources, (Augustine and Frank, 2001). This should lead to increased small-scale diversity of functional niches, in comparison to ungrazed situations (Pierce et al. 2007), and may promote trait divergence at very fine scale though the spatial segregation of functional niches. In contrast, the cessation of disturbances with the exclusion of grazing may lead to reduction in functional niches and, locally, to long-lasting homogenization of abiotic conditions (Augustine and Frank, 2001; Pierce *et al.*, 2007). This may favour competitive interactions and the intraspecific aggregation of species (Olff and Ritchie, 1998), and can be assumed to lead to trait convergence at large spatial scales (Grime, 2006; Schamp *et al.*, 2008). We thus hypothesized that: (i) grazing, through promoting mechanisms of trait divergence at very fine scales, can cause a spatial homogenization of the FD, whereas, (ii) grazing exclusion, through causing trait convergence on large areas will favour the contrast of trait values between locations at a large scale and lead to a coarse grain of spatial heterogeneity of the FD.

This study was conducted in traditionally grazed species-rich subalpine grasslands of the Western Alps, where low productive plant communities have experienced a reduction of grazing intensity or abandonment over the last decades (Tasser and Tappeiner, 2002; Marriott *et al.*, 2004; Mayer *et al.*, 2009). The objectives of this study are to determine the respective effects of long-history of extensive grazing and grazing exclusion (20 years) on the spatial heterogeneity of the FD, at different grain sizes of sampling, of three plant traits (Specific leaf area, leaf dry matter content and plant vegetative height) that are recognized to strongly respond to grazing and to reflect resources acquisition and competitive strategies (Wilson *et al.*, 1999; Diaz *et al.*, 2001; Cingolani *et al.*, 2005; Louault *et al.*, 2005). We quantified the spatial heterogeneity of FD at the different grain sizes by partitioning the FD into within- and among-samples components by analogy to the alpha and beta diversity concept of Whittaker (1975) (Ricotta, 2005; de Bello *et al.*, 2009) and using a multi-grain size survey. Low spatial heterogeneity of FD will be detected through high proportion of alpha FD and low proportion of beta FD (i.e., low contrast in sets of trait values between samples), whereas, high proportion of beta FD will indicate high spatial heterogeneity of FD (i.e., high contrast in sets of trait values between samples). We hypothesized that changes in spatial heterogeneity of FD is based on the effect of grazing treatment on trait assembly rules (trait convergence vs. trait divergence). We used a null model approach to test for such assembly rules in both grazing and exclusion treatments at the different grain sizes of sampling.

Materials and methods

Study sites and plant communities

The study was conducted in mountain pastures situated in the “Hauts-Plateaux du Vercors” Nature Reserve (“VERC”) and in the Alpe d’Huez ski resort (“HUEZ”), Western Alps, France. All pastures on VERC and HUEZ are located at an altitude ranging between 1600 and 1800 m a.s.l. The climate is subalpine, with high precipitation (mean annual precipitation is 1380 mm for VERC and 940 mm for HUEZ), low winter temperatures (on average, -2.0°C in January for VERC and -2.2 °C for HUEZ), and long-lasting snow cover (usually November–April) (for details see Deléglise et al., in press). The vegetation survey was based on three subalpine plant communities: xeric calcareous grasslands (“xeric

grasslands") and mesic calcareous grasslands ("mesic grasslands") located on VERC and acidic heath grasslands ("heath grasslands") on HUEZ. Xeric grasslands are dominated by species with low vegetative height such as the rosette forb *Globularia cordifolia* and the short stature grass *Festuca ovina*. Mesic grasslands are dominated by slightly taller species such as the rosette forb *Globularia nudicaulis* and the grass *Festuca nigrescens* and heath grasslands are composed of more species presenting high tissue toughness such as the small shrub *Vaccinium myrtillus* as well as unpalatable grasses such as *Nardus stricta*, *Deschampsia flexuosa* and *Festuca paniculata*. Biomass production increases from xeric to heath grasslands (1.3 $t.ha^{-1}$ to 3.2 $t.ha^{-1}$ at peak). The three communities display high species richness (50-60 species per 100 m²). Xeric grasslands and, to a lesser extent, mesic grasslands are subject to harsh water deficiency due to shallow soils and a karst hydrological system on VERC resulting in weak field moisture capacity. All of the studied pastures have been traditionally grazed by sheep for many centuries, and equilibrium between grazing regime and vegetation dynamics has probably been established. Nowadays, they are very extensively to moderately grazed (40–50% of above-ground net primary production consumed) by sheep or cattle from mid-June until the end of September.

Data sampling

Multi-grain vegetation sampling

Our sampling was based on 9 pairs of grazed and ungrazed plots (10 × 10 m) situated in VERC and HUEZ, with 3 paired-plots belonging to each plant community. Paired-plots had similar species composition at the time the experiment was set up. Ungrazed plots are permanent livestock exclosures that have been maintained within pastures since 1980 for HUEZ and since 1988 for VERC. Vegetation was sampled during peak flowering in July 2009.

In each of the 18 plots, the vegetation composition was sampled at 7 different grain sizes, within quadrats ranging in surface area from 0.0025 m² to 1 m². Vegetation composition was thus recorded in 40 quadrats of 0.0025-m², 40 of 0.01-m², 20 of 0.0225-m², 20 of 0.0625-m², 16 of 0.1225-m², 12 of 0.25-m² and 8 of 1-m² in each plot (156 quadrats at total per plot). At each grain size, quadrats were located at random within the 100-m² plots. In each quadrats, we recorded plant species abundance by visual estimation as a percentage of ground cover.

Measures in situ of functional traits

We measured three key vegetative traits: specific leaf area (SLA), leaf dry matter content (LDMC) and plant vegetative height (VH). SLA, LDMC and VH are indeed strong markers of grazing avoidance or tolerance strategies (Diaz et al. 2001). Grazing avoidance can be realised through short stature or prostate forms (e.g. low VH) and/or the low palatability of tissues (e.g. high LDMC) (Wilson *et al.*, 1999; Diaz *et al.*, 2001). Grazing tolerance can occur through the ability of species to regrowth rapidly, i.e. with rapid resources acquisition strategies (e.g. species with high SLA, low LDMC) (Wilson et al. 1999). SLA, VH and LDMC can also mirror the competitive ability of species and their resources use strategies (from more "acquisitive", i.e. higher SLA, lower LDMC, to more "conservative" strategies, i.e. lower SLA, higher LDMC, Westoby, 1998; Weiher *et al.*, 1999; Díaz *et al.*, 2004). We measured these plant traits in June 2008 in each combinations of treatment (grazed, ungrazed) and plant community (xeric, mesic and heath grasslands) according to protocols described by Cornelissen *et al.* (2003). Per combination, SLA and LDMC were measured with 10 replicates per species and VH with 20 replicates per species, for at least those species needed in order to reach 80% coverage in each of the 156 quadrats of each plot.

Data analysis

Partitioning of functional trait diversity (FD) with the Rao index

We quantified FD, separately for each trait, using the Rao index, a generalization of the Simpson's index of diversity, which is the sum of the trait dissimilarity among all possible pairs of species weighted by the product of the species relative abundance (Ricotta, 2005; Leps *et al.*, 2006). By considering species abundance, the Rao index gives high importance to the dissimilarity between dominant species. The Rao index was computed on the basis of abundance data instead of biomass data because it has been shown to give similar results (Lavorel *et al.*, 2008; Mouchet *et al.*, 2010) and it is a non-destructive and a much less time-consuming method when dealing with species-rich communities.

We calculated spatial components (i.e. alpha, gamma and beta) of FD of each of the three traits considered, at the seven grain sizes in each of the 18 plots, as explained hereafter:

- Alpha functional diversity (αFD)

In each quadrat, αFD calculated with the Rao index is the sum of the trait dissimilarities among all possible pairs of species, weighted by the product of the species relative abundance, as follow:

$\alpha FD = \sum_{i,S}\sum_{j,S} d_{ij} p_i p_j$ where S is the total number of species in the quadrat considered, d_{ij} the dissimilarity between each pair of species *i* and *j*, p_i and p_j the relative abundances of species *i* and *j* respectively in the quadrat. d_{ij} is calculated as 1 minus the overlap between the trait value distribution of species *i* and the trait value distribution of species *j*. Trait value distributions were computed using the average and standard deviation of the trait values measured in situ for each species and assuming normal distribution of trait values as proposed by Leps et al. (2006) and de Bello et al. (2009) for quantitative traits.

We calculated dissimilarities, and consequently the FD index, for each trait separately because each trait may be a different predictor of community functioning and/or response to grazing and because, in some cases, the combination of traits that are not very relevant can lead to patterns much more difficult to explain (Leps et al. 2006).

At each grain size $\bar{\alpha}$FD is the mean αFD found within quadrats:

$\bar{\alpha}FD = \frac{\sum_n \alpha FD}{n}$ where *n* is the number of quadrats at the grain size considered.

- Gamma functional diversity (γFD)

We calculated γFD on the basis of a single sample containing species abundances equal to the average of species abundances over all quadrats of the grain size considered:

$\gamma FD = \sum_{i,S'}\sum_{j,S'} d_{ij}\left(\frac{\sum_n p_i}{n}\frac{\sum_n p_j}{n}\right)$ with *S'* the total number of species occurring by considering all the quadrats at the grain size considered.

- Beta functional diversity (βFD)

As we chose the Whittaker's additive approach (Whittaker 1975), following de Bello et al. (2009) methodology, βFD equals γFD-$\bar{\alpha}$FD and represents the degree of functional difference between quadrats at the grain size considered.

- Proportion of alpha and beta functional diversity: $\bar{\alpha}$FD(%) and βFD(%)

At last, we computed alpha and beta FD as percentage of gamma FD as: $\bar{\alpha}FD(\%) = \bar{\alpha}FD\frac{\gamma FD}{100}$ and $\beta FD(\%) = \beta FD\frac{\gamma FD}{100}$.

Assessment of trait assembly rules using null models

We used the null modeling approach described in de Bello et al. (2009), in which species composition data is randomized, to obtain 'null' distributions of species composition (i.e. species abundance x quadrat matrix). Randomizations were done per plot at each grain size by keeping (1) the same average species richness per quadrat in the observed and randomized data, (2) the same frequency of species (i.e. number of quadrats where a species occur), (3) the mean abundance of species across quadrats constant (for details see de Bello et al. 2009). For each simulation (i.e. in each of the 18 plots at the seven different grain sizes), species composition (i.e. species abundance data) was randomized 999 times. Mean and standard deviation of alpha and beta FD were calculated on the 999 "null" distributions of species composition, in the same way as described for the observed data. Null modeling and computation of associated expected values were performed with R 2.8.0 (R Development Core Team. 2008) using *vegan* and *ade4* packages.

The observed alpha and beta FD were expressed relative to that expected at random using the standardized effect size (SES) index of Gotelli and McCabe (2002):

$SES = \frac{FD_{obs} - FD_{null}}{SD_{null}}$ where FD_{obs} is the observed alpha or beta FD and FD_{null} and SD_{null} are the mean and the standard deviation, respectively, of the alpha or beta FD obtained from the 999 null distributions. The SES quantifies, in units of standard deviation, the direction and the magnitude of the deviation of each observed FD value from the null distribution. The deviation from the null distribution is significant (at the level of 5%) when SES values are above 1.96 or below -1.96 (two-tailed procedure, Gotelli and McCabe 2002). The deviation is significant toward trait convergence when the observed $\bar{\alpha}$FD(%) is significantly lower than the 'null' $\bar{\alpha}$FD(%) which correspond to the observed βFD(%) being higher than the 'null' βFD(%) because the method is additive. Trait convergence is thus realized when the SES of $\bar{\alpha}$FD(%) is below -1.96 while the SES of βFD(%) is consequently above 1.96. On the other hand, the deviation is significant toward trait divergence when the observed

$\bar{\alpha}$FD(%) is significantly higher than the 'null' $\bar{\alpha}$FD(%) which is realized when the SES of $\bar{\alpha}$FD(%) is above 1.96 and the SES of βFD(%) is below -1.96.

Statistical analyses

Effects of grazing treatment (grazed vs ungrazed), plant community (xeric, mesic, heath grasslands) and interactions were tested using a mixed-effects ANOVA with plant community and grazing treatment as fixed factors and paired-plots (=blocks) as a random nested factor. The paired grazed and ungrazed plots were blocked to control for local conditions specific to each pair. Observed FD ($\bar{\alpha}$FD(%) or βFD(%)) and deviation from null expectation (we chose the SES of βFD(%)) were tested at each grain size.

These analyses were performed with R 2.8.0 (R Development Core Team, 2008) using the package *nlme* for the mixed-effects ANOVAs.

Results

Observed proportions of α and β functional diversity (α FD(%), βFD(%)) across different grain sizes

The method being additive, statistical analysis gives similar results for the effects of grazing treatment and plant communities for both $\bar{\alpha}$FD(%) and βFD(%).

For the three plant traits, βFD(%) was not significantly different between plant communities except at the finest grain (5 x 5 cm and to a lesser extent 10 x 10 cm) (Table 1). Mesic grasslands exhibited the lowest βFD(%) of SLA, VH and LDMC at these fine grains (Fig. 1).

At grain sizes larger than 5 × 5 cm, grazing significantly or nearly significantly reduced the observed βFD(%) of the three plant traits in the three plant communities (Table 1).

βFD(%) logically decreased with increasing grain size (Figure 1) as a greater part of vegetation variability, and thus of the overall FD, is captured when size of sampling unit increases. This decrease was intensified under grazing as revealed by the significant effect of grazing on the slope of regressions between log(βFD(%)) and log(grain size) (Table 2).

		Grain size (m²)													
		0.0025		0.01		0.0225		0.0625		0.1225		0.25		1	
βFD(%)	DF	*F*	*p*	*F*	*p*	*F*	*p*	*F*	*p*	*F*	*p*	*F*	*p*	*F*	*p*
SLA															
Plant community	2; 6	**10.5**	**0.011**	*3.8*	*0.085*	2.3	0.182	0.7	0.533	0.3	0.774	0.3	0.765	0.1	0.934
Grazing treatment	1; 6	0.7	0.440	**13.4**	**0.011**	*5.3*	*0.060*	**6.8**	**0.040**	3.2	0.126	3.6	0.106	**10.2**	**0.019**
Plant community × Grazing treatment	2; 6	0.1	0.900	1.6	0.278	1.8	0.237	0.2	0.805	3.2	0.114	0.7	0.551	1.0	0.424
LDMC															
Plant community	2; 6	**7.6**	**0.023**	*3.8*	*0.086*	3.2	0.111	0.6	0.556	0.1	0.905	0.0	0.964	0.0	0.974
Grazing treatment	1; 6	0.6	0.474	**24.8**	**0.003**	*4.1*	*0.090*	**19.5**	**0.005**	*5.6*	*0.056*	**8.4**	**0.027**	**12.3**	**0.013**
Plant community × Grazing treatment	2; 6	1.5	0.306	0.8	0.498	1.2	0.374	0.2	0.801	**7.6**	**0.023**	0.9	0.473	0.9	0.462
VH															
Plant community	2; 6	*4.6*	*0.063*	**5.7**	**0.041**	*4.0*	*0.078*	2.1	0.208	0.6	0.565	0.5	0.619	0.8	0.507
Grazing treatment	1; 6	1.8	0.231	**11.6**	**0.014**	*5.4*	*0.059*	**7.1**	**0.037**	4.0	0.091	**19.5**	**0.005**	**7.7**	**0.032**
Plant community × Grazing treatment	2; 6	0.2	0.850	0.5	0.624	2.0	0.212	0.0	0.968	**5.9**	**0.039**	0.2	0.804	0.6	0.559

Table 1 Summary of ANOVAs for the effects of plant community, grazing treatment and their interaction on proportions of beta functional diversity (βFD(%)) of specific leaf area (SLA), leaf dry matter content (LDMC) and vegetative height (VH) at each grain size. Significant p-value are in bold-face, marginally significant p-values (0.05<p<0.1) are in italics.

		Slope		Intercept	
	DF	*F*	*p*	*F*	*p*
SLA					
Plant community	2; 6	1.0	0.434	2.8	0.137
Grazing treatment	1; 6	**14.8**	**0.009**	2.4	0.171
Plant community × Grazing treatment	2; 6	2.3	0.186	3.0	0.122
LDMC					
Plant community	2; 6	1.1	0.401	0.1	0.891
Grazing treatment	1; 6	**29.6**	**0.002**	**44.6**	**0.001**
Plant community × Grazing treatment	2; 6	*3.6*	*0.092*	3.1	0.121
VH					
Plant community	2; 6	1.3	0.338	1.4	0.313
Grazing treatment	1; 6	**10.7**	**0.017**	**18.5**	**0.005**
Plant community × Grazing treatment	2; 6	1.9	0.235	1.6	0.281

Table 2 Summary of ANOVAs for the effects of plant community, grazing treatment and their interaction on the slope and intercept of log-log regressions between beta functional diversity and grain size. Significant p-value are in bold-face, marginally significant p-values (0.05<p<0.1) are in italics

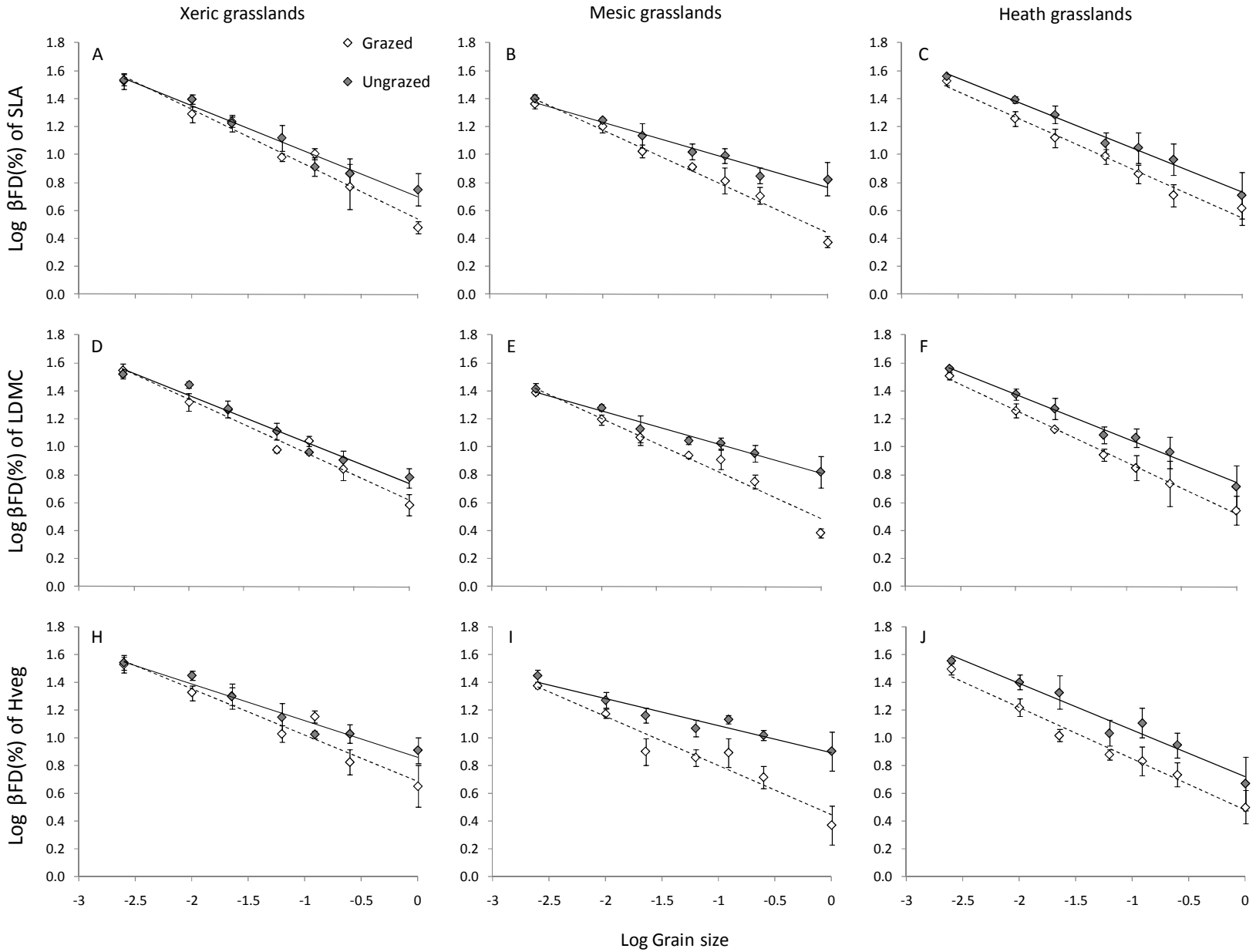

Figure 1 Log-log representation of proportions of beta functional diversity (βFD(%)) of specific leaf area, SLA (A, B, C), leaf dry matter content, LDMC (D, E, F) and vegetative height, VH (H, I, J) in each plant community for grazed (open symbols) and ungrazed (solid symbols) plots across seven grain sizes. Symbols are mean values (n=3) ± SE. Solid lines represent the linear regressions for ungrazed plots and dotted lines for grazed plots.

Deviation of observed from expected functional diversity (SES)

The SES of βFD(%) was above 1.96 in all 18 plots at the first five grain sizes (5 x 5 cm to 35 x 35 cm); in 16, 17 and 18 plots at the 50 x 50 cm-grain size for VH, SLA and LDMC respectively and in 15, 15 and 18 plots at the 1 x 1 m-grain size for VH, SLA and LDMC respectively, revealing that observed βFD(%) was almost always significantly higher than expected at random and thus, that $\bar{\alpha}$FD(%) was lower than expected at random. This provided evidence for mechanisms of trait convergence acting on all traits and at all grain sizes considered in both grazing and exclusion treatments.

For the three plant traits, the degree of trait convergence (SES of βFD(%)) was not significantly affected by the plant community but was affected by grazing (Table 3). The effect of grazing was especially revealed for VH: convergence in VH values was significantly lower in grazed than ungrazed plots at several fine (10 x 10 cm, 15 x 15 cm) and large grain sizes tested (1 x 1 m, and a tendency was observed at the 50 x 50-cm grain size) (Figure 2). At the 1m²-grain size grazing also reduced the convergence in LDMC and tended to reduce it for SLA values (Table 3).

		Grain size (m²)													
		0.0025		0.01		0.0225		0.0625		0.1225		0.25		1	
SES of βFD(%)	DF	*F*	*p*	*F*	*p*	*F*	*p*	*F*	*p*	*F*	*p*	*F*	*p*	*F*	*p*
SLA															
Plant community	2; 6	1.9	0.227	0.5	0.633	0.8	0.492	1.4	0.322	0.7	0.550	0.7	0.543	1.1	0.406
Grazing treatment	1; 6	0.0	0.997	3.1	0.128	0.2	0.675	0.3	0.595	0.4	0.551	2.3	0.184	*4.5*	*0.078*
Plant community × Grazing treatment	2; 6	0.7	0.533	0.4	0.677	3.3	0.108	0.7	0.543	1.2	0.368	1.8	0.244	2.2	0.191
LDMC															
Plant community	2; 6	0.5	0.609	0.7	0.533	4.0	0.079	1.7	0.258	0.7	0.551	0.5	0.628	1.2	0.376
Grazing treatment	1; 6	1.2	0.317	0.0	0.913	2.5	0.168	0.0	0.908	0.1	0.729	1.5	0.262	**13.1**	**0.011**
Plant community × Grazing treatment	2; 6	0.6	0.572	0.3	0.783	1.1	0.402	0.4	0.699	0.4	0.710	2.4	0.176	3.7	0.090
VH															
Plant community	2; 6	1.5	0.295	7.0	0.027	4.2	0.073	1.6	0.273	1.0	0.414	1.1	0.388	0.1	0.889
Grazing treatment	1; 6	0.8	0.397	**7.7**	**0.032**	**5.9**	**0.051**	1.4	0.284	2.4	0.169	*5.3*	*0.061*	**6.9**	**0.039**
Plant community × Grazing treatment	2; 6	0.1	0.881	0.3	0.751	6.3	0.034	0.7	0.519	1.3	0.347	0.6	0.565	1.1	0.379

Table 3 Summary of ANOVAs for the effects of plant community, grazing treatment and their interaction on standardized effect size (SES) of beta functional diversity of specific leaf area (SLA), leaf dry matter content (LDMC) and vegetative height (VH) at each grain size. Significant p-value are in bold-face, marginally significant p-values (0.05<p<0.1) are in italics

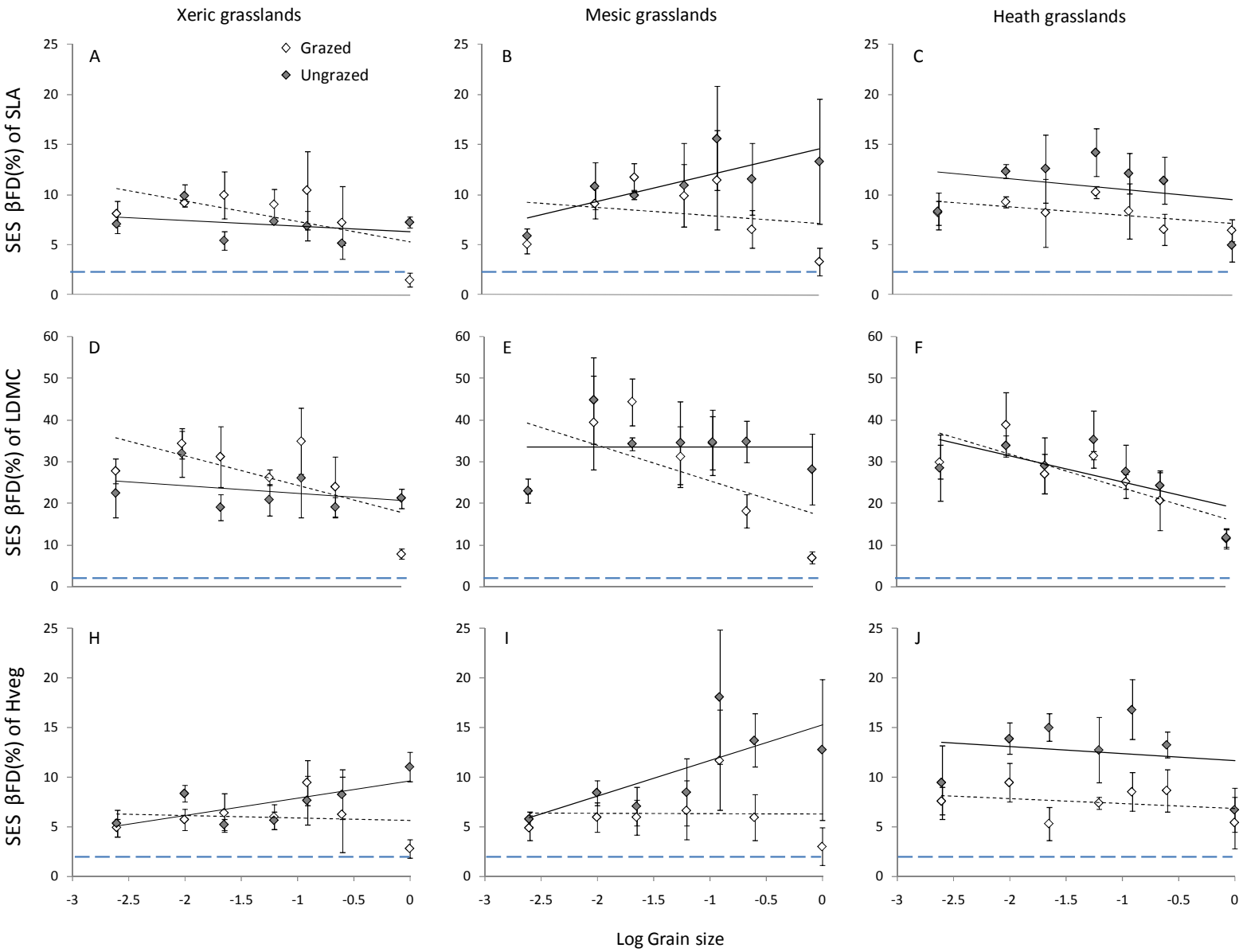

Figure 2 Representation, on a log-scale of grain size, of the standardized effect size of beta functional diversity (SES βFD(%)) for specific leaf area, SLA (A, B, C), leaf dry matter content, LDMC (D, E, F) and vegetative height, VH (H, I, J) in each plant community for grazed (open symbols) and ungrazed (solid symbols) plots. Symbols are mean values (n=3) ± SE. Solid lines represent the linear regressions for ungrazed plots and dotted lines for grazed plots.

In each panel, the horizontal dashed line indicates a standardized effect size of 2.0 which is the approximate 5% significance level.

Discussion

In subalpine grasslands, extensive grazing and long-term grazing exclusion led to contrasted spatial organization of plant trait values. Compared to traditional extensive grazing, grazing exclusion increased the spatial heterogeneity of FD of the three vegetative traits: SLA, VH and LDMC. However, the positive effect of grazing exclusion on the spatial heterogeneity of FD was detected only from the 100 cm^2-grain size of sampling, reflecting that, at finer spatial scales, the spatial organization of trait values is controlled by others factors than grazing. In addition, in the grazed plots, the steeper decrease of the spatial heterogeneity of FD with increasing grain size of sampling evidenced that the spatial heterogeneity of FD occurred at a finer spatial grain than in ungrazed plots. Such an increased homogeneity in spatial organization of trait values within grazed plots revealed that a higher proportion of the overall FD occurred locally which involves higher coexistence of different trait values from the 100 cm^2 grain size. At such spatial scales, commonly reported effects of grazing, such as reduction in species competitive dominance and/or increased heterogeneity of abiotic conditions through small-scale disturbances (Steinauer and Collins, 1995; Kohler *et al.*, 2006; Olofsson *et al.*, 2008; Veen *et al.*, 2008), should have allowed more functionally diverse species to coexist, in comparison to ungrazed situations. These results are consistent with Grime's (2006) predictions that disturbances can increase the diversity at fine spatial scales for trait related to resource use and acquisition strategies in plant communities. In particular, these results support earlier findings in an alpine community, where grazing was found to create more relaxed abiotic opportunities and led to more functional diversity related to CSR strategies than in long-term ungrazed communities (Pierce et al. 2007). For example, nutrient input through defecation could produce niches with less stringent abiotic limitations that allow species with strategies other than dominant stress-tolerators to establish (e.g. competitive ruderals, Pierce et al. 2007). In contrast, local limitations on FD were stronger following long-term grazing exclusion due to possible homogenization of abiotic conditions or increased competitive effects (Grime 2006). Species may have formed larger patches in ungrazed areas (Díaz *et al.*, 2007; Scherer-Lorenzen, 2008).

Such differences in the spatial heterogeneity of FD were expected to result from differences in traits assembly processes and the spatial scale at which they occur.

Unexpectedly, despite differences in local FD at many scales between grazed and ungrazed plots, mechanisms of trait convergence were evidenced in both situations and at all scales assessed: species assemblages were more functionally similar than expected at random for VH, SLA and LDMC. The predominance of functional convergence as the dominant assembly process, in both grazed and ungrazed situations, suggests that local abiotic conditions, rather than disturbance (such as grazing), drive the within-community trait assembly (Grime, 2006; Mason *et al.*, 2011). Hence, the primary cause for local assembly rules and spatial heterogeneity of FD appears to be the micro-spatial variations of abiotic conditions occurring until the largest spatial grain investigated. Through attempt to maximise resource acquisition, co-occuring species are likely to hold similar trait values adapted to local limiting conditions and resources (Grime 2006, Mason et al. 2011) and/or adapted to the resistance to local stress such as cold temperatures, long snow cover or drought (Weiher and Keddy, 1995). For example, in xeric grasslands, spatial variations in soil depth (i.e. depressions alternating with bedrock coming through the soil surface) should create contrasted microsites in terms of nutrient and water availability and then promote local functional convergence. The spatial variations of abiotic conditions can also favour the intraspecific aggregation of species within favourable microsites where these species exclude others by competitive superiority (Grime, 2006; Reitalu *et al.*, 2008; Schamp *et al.*, 2008). Such mechanism may occur in heath grasslands where shrubs and conservative grasses, growing in tussock, locally colonize favourable microsites which would result in low FD and be perceived as trait convergence. Convergence for LDMC and SLA values could thus be expected as these plant traits are strong markers of species resource use dynamics, i.e., from more 'acquisitive' strategy (in the most fertile microsites) to more 'conservative' one (in dry and nutrient-poor microsites) (Wilson *et al.*, 1999). Convergence in VH at fine spatial scale has sometimes been argued to be the result of competition for light since taller species are disproportionably advantaged (Mason et al. 2011). However, competition for light may be weak in low productive environments (Wilson and Tilman, 1993) and VH may rather reflect the resource use strategy of species and/or their response to abiotic stress (i.e. low stature species will be found in nutrient and water deficient microsites) similarly than SLA and LDMC, than be a marker of competitive process.

Although trait convergence occurred in both grazed and ungrazed conditions, we found evidence that grazing can significantly decrease the level of trait convergence at some scales, and make traits assemblages closer to randomness. This is consistent with the

positive effect of grazing on local FD creating more relaxed abiotic opportunities or reduction of biotic limitations on the FD (Grime 2006, Pierce et al. 2007) although it is not strong enough in such subalpine communities to lead to trait divergence. Grazing thus appears as a factor that diversifies abiotic-induced convergent trait assemblages. However, we mainly observed this positive effect of grazing on VH, whereas the reduction of the pressure for convergence in SLA and LDMC was only observed at the largest grain size investigated (1 m^2). If SLA, LDMC and VH may represent the same axe of resource acquisition strategies (explaining that they are similarly convergent in response to the abiotic limitations in absence of grazing), they may reflect different axes of grazing tolerance/avoidance strategies. Thus, for one resource acquisition strategy, that is reflected through SLA and LDMC values (Wilson et al. 1999), the response to grazing may especially occur through changes in VH values. In this sense, Mason et al. (2011) even found evidence for contrasted trait assembly, within a single community, between traits (i.e. most were convergent whereas one showed divergence) since different traits can reflect different axes of resources acquisition strategies and/or response to disturbance.

Contrary to our expectations, grazing did not cause trait divergence, i.e., the co-occurrence of less functionally similar species than permitted at random. The diversification of functional niches and their spatial differentiation though grazing effects could indeed be expected to cause trait divergence between species segregated within different microsites and sampled together at a grain size of sampling that encompass the different microsites. This effect of grazing may occur in more productive and fertile systems that enable greater expression of herbivores selectivity and where grazing would thus create more pronounced patchiness in vegetation (e.g. Bakker *et al.*, 1983; Berg *et al.*, 1997). In such productive systems, grazing can be expected to be the main filter controlling trait assemblages. Moreover, sheep, the main herbivore species in the studied subalpine systems, are known to graze non selectively on larges areas (i.e. 'homogeneous grazing' scenario by contrast to 'patch grazing', *sensu* Adler *et al.*, 2001) which should not favor the creation of the spatial differentiation of patches. Trait divergence is also more likely to occur in highly self-organized communities such as arid steppes exhibiting strong spatial patterns of vegetation maintained through grazing (Cid and Brizuela, 1998; de Bello *et al.*, 2006; Lin *et al.*, 2010).

Conclusion

In this study we demonstrated that the effect of grazing vs. long-term grazing exclusion on the spatial heterogeneity of FD could be evidenced through the use of easily measurable plant traits such as vegetative height. Our results demonstrated that grazing, although not changing the direction of trait assembly rules, reduced the grain size of the spatial heterogeneity of FD through a positive effect on FD at very local scales. We propose to test grazing effects on the spatial heterogeneity of FD among different herbivores species and along a productivity gradient in order to improve our understanding of the interaction between environmental conditions and grazing in determining trait assembly rules and spatial heterogeneity of FD. Also, in low fertile communities, where species may rather compete for below ground nutrients than for light (Wilson and Tilman 1993), the study of the assembly rules for root traits may be an interesting issue.

The difference in grain size of the spatial heterogeneity of FD between grazed than ungrazed situations may locally have an influence on ecosystem processes (i.e. through differences in the functional complementary between species, Diaz et al. 2007, Scherer-Lorenzen 2008). The understanding of the consequences of such spatial organization of the FD on local processes and functioning appears to be an important stage to better analyse the response of grassland communities to changes in pastoral use and management.

References

Adler, P.B., Milchunas, D.G., Lauenroth, W.K., Sala, O.E., Burke, I.C., 2004. Functional traits of graminoids in semi-arid steppes: a test of grazing histories. Journal of Applied Ecology, 653-663.

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

Augustine, D.J., Frank, D.A., 2001. Effects of migratory grazers on spatial heterogeneity of soil nitrogen properties in a grassland ecosystem. Ecology 82, 3149-3161.

Bakker, J.P., de Leeuw, J., van Wieren, S.E., 1983. Micro-patterns in grassland vegetation created and sustained by sheep-grazing. Vegetatio, 153-161.

Belsky, A.J., 1992. Effects of grazing, competition, disturbance and fire on species composition and diversity in grasslands communities. Journal of Vegetation Science, 187-200.

Berg, G., Esselink, P., Groeneweg, M., Kiehl, K., 1997. Micropatterns in Festuca rubra-dominated salt-marsh vegetation induced by sheep grazing. Plant Ecology, janv-14.

Briske, D.D., 1996. Strategies of plant survival in grazed systems: a functional interpretation. The Ecology and Management of Grazing Systems, 37-67.

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

Cingolani, A.M., Posse, G., Collantes, M.B., 2005. Plant functional traits, herbivores selectivity and response to sheep grazing in Patagonian steppe grasslands. Journal of Applied Ecology.

Cornelissen, J.H.C., Lavorel, S, Garnier, E., Diaz, S., 2003. A handbook of protocols for standardised and easy measurement of plant functional traits worldwide. Australian Journal of Botany, 335-380.

Day, T.A., Detling, J.K., 1990. Grassland patch dynamics and herbivore grazing preference following urine deposition. Ecology 71, 180-188.

de Bello, F., Leps, J., Sebastia, M.-T., 2006. Variations in species and functional plant diversity along climatic and grazing gradients. Ecography 29, 801-810.

de Bello, F., Thuiller, W., Leps, J., Choler, P., Clément, J.C., Macek, P., Sebastia, M.-T., Lavorel, S., 2009. Partitioning of functional diversity reveals the scale and extent of trait convergence and divergence. Journal of Vegetation Science 20, 475-486.

Deléglise, C., Loucougaray, G., Alard, D., 2011. Spatial patterns of species and plant traits in response to 20 years of grazing exclusion in subalpine grassland communities. Journal of Vegetation Science, in press.

Diaz, S., Acosta, A., Cabido, M., 1992. Morphological analysis of herbaceous communities under different grazing regimes. Journal of Vegetation Science, 689-696.

Diaz, S., Cabido, M., Casanoves, F., 1998. Plant functional traits and environmental filters at a regional scale. Journal of Vegetation Science 9, 113-122.

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., Pérez-Harguindeguy, N., Pérez-Rontomé, 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., Chapin, F.S., Tecco, P.A., Gurvich, D.E., Grigulis, K., 2007. Functional Diversity — at the Crossroads between Ecosystem Functioning and Environmental Filters. In: Canadell, J.G., Pataki, D.E., Pitelka, L.F. (Eds.), Terrestrial Ecosystems in a Changing World Springer-Verlag, Berlin, pp. 81-91.

Diaz, S., Noy-Meir, I., Cabido, M., 2001. Can grazing response of herbaceous plants be predicted from simple vegetative traits? Journal of Applied Ecology, 497-508.

Glenn, S.M., Collins, S.L., Gibson, D.J., 1992. Disturbance in tallgrass prairie: local and regional effects on community heterogeneity. Lanscape Ecology 7, 243-251.

Gotelli, N.J., McCabe, D.J., 2002. Species co-occurrence: a meta-analysis of J.M. Diamond's assembly rules model. Ecology, 2091-2096.

Grime, J.P., 2006. Trait convergence and trait divergence in herbaceous plant communities: Mechanisms and consequences. Journal of Vegetation Science 17, 255-260.

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., Setala, H., Symstad, A.J., Vandermeer, J., Wardle, D.A., 2005. Effects of biodiversity on ecosystem functioning: A consensus of current knowledge. Ecol. Monogr. 75, 3-35.

Huntly, N., 1992. Herbivores and the dynamics of communities and ecosystems. Annual Review of Ecology and Systematics 22, 477-503.

Kohler, F., Gillet, F., Gobat, J.M., Buttler, A., 2006. Effect of cattle activities on gap colonization in mountain pastures. Folia Geobotanica 41, 289-304.

Lamosova, T., Dolezal, J., Lanta, V., Lepš, J., 2010. Spatial pattern affects diversityeproductivity relationships in experimental meadow communities. Acta Oecologica 36, 325-332.

Lavorel, S., Grigulis, K., McIntyre, S., Williams, N.S.G., Garden, D., Dorrough, J., Berman, S., Quétier, F., Thébault, A., Bonis, A., 2008. Assessing functional diversity in the field – methodology matters! Functional Ecology 22, 134-147.

Leps, J., de Bello, F., Lavorel, S., Berman, S., 2006. Quantifying and interpreting functional diversity of natural communities: practical considerations matter. Preslia 78, 481-501.

Lin, Y., Hong, M., Han, G., Zhao, M., Bai, Y., Chang, S.X., 2010. Grazing intensity affected spatial patterns of vegetation and soil fertility in a desert steppe. Agriculture, Ecosystems and Environment 138, 282-292.

Louault, F., Pillar, V.D., Aufrère, J., Garnier, E., Soussana, J.-F., 2005. Plant traits and functional types in response to reduced disturbance in a semi-natural grassland. Journal of Vegetation Science, 151-160.

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.

Mason, N.W.H., de Bello, F., Dolezal, J., Leps, J., 2011. Niche overlap reveals the effects of competition, disturbance and contrasting assembly processes in experimental grassland communities. J. Ecol., in press.

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

Mayer, R., Kaufmann, R., Vorhauser, K., Erschbamer, B., 2009. Effects of grazing exclusion on species composition in high altitude grasslands of the Central Alps. Basic and Applied Ecology 10, 447-455.

McIntyre, S., Lavorel, S., 2001. Livestock grazing in subtropical pastures: steps in the analysis of attribute response and plant functional types. J. Ecol. 89, 209-226.

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. The American Naturalist, 87-105.

Mouchet, M.A., Villéger, S., Mason, N.W.H., Mouillot, D., 2010. Functional diversity measures: an overview of their redundancy and their ability to discriminate community assembly rules. Functional Ecology 24, 867-876.

Olff, H., Ritchie, M.E., 1998. Effects of herbivores on grassland plant diversity. Trends in Ecology & Evolution 13, 261-265.

Olofsson, J., de Mazancourt, C., Crawley, M.J., 2008. Spatial heterogeneity and plant species richness at different spatial scales under rabbit grazing. Oecologia 156, 825-834.

Pierce, S., Luzzaro, A., Caccianiga, M., Ceriani, R.M., Cerabolini, B., 2007. Disturbance is the principal α-scale filter determining niche differentiation, coexistence and biodiversity in an alpine community. J. Ecol. 95, 698-706.

R Development Core Team., 2008. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. ISBN 3-900051-07-0, URL http://www.R-project.org

Reitalu, T., Prentice, H.C., Sykes, M.T., Lönn, M., Johansson, L.J., Hall, K., 2008. Plant species segregation on different spatial scales in semi-natural grasslands. Journal of Vegetation Science 19, 407-416.

Ricotta, C., 2005. A note on functional diversity measures. Basic and Applied Ecology 6, 479-486.

Rietkerk, M., Ketner, P., Burger, J., Hoorens, B., Olff, H., 2000. Multiscale soil and vegetation patchiness along a gradient of herbivore impact in a semi-arid grazing system in West Africa. Plant Ecology, 207-224.

Rossignol, N., Chadoeuf, J., Carrère, P., Dumont, B., 2010. A hierarchical model for analysing the stability of vegetation patterns created by grazing in temperate pastures. Applied Vegetation Science, 1-12.

Schamp, B.S., Chau, J., Aarssen, L.W., 2008. Dispersion of traits related to competitive ability in an old-field plant community. J. Ecol. 96, 204-212.

Scherer-Lorenzen, M., 2008. Functional diversity affects decomposition processes in experimental grasslands. Functional Ecology 22, 547-555.

Silvertown, J., 2004. Plant coexistence and the niche. Trends in Ecology & Evolution 19, 605-611.

Steinauer, E.M., Collins, S.L., 1995. Effects of urine deposition on small-scale patch structure in prairie vegetation. Ecology 76, 1195-1205.

Tasser, E., Tappeiner, U., 2002. Impact of land use changes on mountain vegetation. Applied Vegetation Science 5, 173-184.

Veen, G.F., Blair, J.M., Smith, M.D., Collins, S.L., 2008. Influence of grazing and fire frequency on small-scale plant community structure and resource variability in native tallgrass prairie. Oikos 117, 859-866.

Weiher, E., Keddy, P.A., 1995. Assembly rules, null models, and trait dispersion : new questions from old patterns. Oikos 74, 159-164.

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, 609-620.

Westoby, M., 1998. A leaf-height-seed (LHS) plant ecology strategy scheme. Plant and Soil, 213-227.

Whittaker, R.J., 1975. Communities and ecosystems. Macmillan, New York.

Wilson, P.J., Thompson, K., Hodgson, J.G., 1999. Specific leaf area and leaf dry matter content as alternative predictors of plant strategies. New Phytologist 143, 155-162.

Wilson, S.D., Tilman, D., 1993. Plant competition and ressource availability in response to disturbance and fertilization. Ecology 74, 599-611.

Synthèse de la Partie I

Nous avons montré dans cette partie que l'abandon du pâturage depuis 20 ans a un effet sur l'organisation spatiale des espèces et des traits dans différentes communautés prairiales subalpines pouvant être indépendant des réponses moyennes (composition et diversité).

Les réponses spatiales des espèces et des traits peuvent se traduire par deux formes d'hétérogénéité : une variabilité spatiale non prédictible (Chapitres I.2, I.3), et une structuration spatiale prédictible, non aléatoire, des assemblages d'espèces (Chapitre I.1).

L'abandon du pâturage depuis 20 ans a favorisé l'augmentation de la variabilité spatiale des assemblages d'espèces et de traits à différentes échelles spatiales de manière similaire au sein des trois communautés subalpines étudiées, et indépendamment de la réponse de la diversité spécifique qui est, elle, influencée par le niveau de productivité (Chapitre I.2). Cette variabilité spatiale plus faible en situation de pâturage que d'abandon est conjointe à une augmentation de la coexistence des espèces et des traits dès des échelles très fines (100 cm^2) (au moins dans les deux communautés les plus productives) ce qui révèle une action positive du pâturage (réduction des dominances, diversification des niches et facilitation de la colonisation aléatoire…) s'exprimant à ces échelles (Chapitres I.2, I.3).
La modification de la variabilité spatiale de la diversité fonctionnelle a révélé que les assemblages de traits sous-jacents semblent pilotés majoritairement par les conditions environnementales ('convergence fonctionnelle') dès des échelles très fines (25 cm^2), un mécanisme ainsi prépondérant dans des milieux contraints comme les prairies d'altitude (Chapitre I.3). Toutefois, en comparaison avec les situations non pâturées, le pâturage limite cette convergence fonctionnelle, conduisant ainsi à une variabilité spatiale moins forte en raison d'une coexistence locale des valeurs de traits plus importante.
Egalement, les modifications de la variabilité spatiale se sont parfois accompagnées de changements de patrons spatiaux des espèces comme nous l'avons mis en évidence dans les pelouses sèches (Chapitre I.1). Ceci a révélé des mécanismes sous-jacents liés à l'expansion spatiale des espèces en l'absence des perturbations par les herbivores, ne s'accompagnant en revanche pas d'une augmentation de l'intensité de l'agrégation intraspécifique dans ces milieux riches en espèces, où les mécanismes d'exclusion compétitive sont probablement très lents.

La réponse spatiale des espèces et des traits en termes de patrons spatiaux prédictibles semblent donc beaucoup moins forte et systématique qu'en termes de variabilité spatiale. Ainsi, à l'échelle considérée, les changements des pratiques semblent agir principalement via une action diffuse, répartie aléatoirement sur les mécanismes de colonisation et d'extinction locales d'espèces. Ces actions entraînent des modifications de la variabilité spatiale des espèces et des traits, mais impactent plus faiblement l'extension spatiale et l'agrégation intraspécifique des espèces.

Enfin, l'accroissement de l'écart de variabilité spatiale entre les situations pâturées et l'abandon, avec l'augmentation du grain spatial d'échantillonnage, indique qu'une plus grande proportion de la diversité spécifique et fonctionnelle est captée d'autant plus vite dans les situations pâturées (Chapitres I.2, I.3). Ceci révèle que la variabilité spatiale plus faible en situation pâturée s'explique par des assemblages d'espèces et de traits qui s'organisent à un grain plus fin sous l'effet des herbivores. A l'inverse, avec l'arrêt du pâturage, les assemblages se structurent en patchs de végétation de composition spécifique et fonctionnelle intrinsèquement plus homogènes mais plus contrastés entre eux. Ceci conduit ainsi à former une végétation qui se structure par la coexistence de ses entités à un grain plus large que sous la pression du pâturage extensif.

Nous nous interrogeons dans les parties suivantes sur les mécanismes qui peuvent être liés à l'action des herbivores et participer à l'émergence d'une telle organisation spatiale, ainsi qu'aux conséquences de cette organisation sur la construction des valeurs d'usage en prairies pâturées.

Partie II

Importance du patron spatial de défoliation sur la structure, la dynamique et l'hétérogénéité spatiale intra-communauté

Introduction de la Partie II

Les perturbations peuvent opérer sur une très vaste gamme d'échelles, depuis l'échelle du voisinage des plantes jusqu'à celle du paysage (Pickett and White, 1985), et sont un facteur central de la dynamique et de la diversité des milieux (Grubb, 1977). Le pâturage peut être considéré comme une perturbation complexe, pouvant agir sur les plantes et leur environnement abiotique et biotique à des échelles variées, et déterminer, en interaction avec les conditions environnementales, la diversité floristique et fonctionnelle des communautés végétales (Milchunas *et al.*, 1988; Collins, 1989; Belsky, 1992; Diaz *et al.*, 1992; Bullock *et al.*, 2001). A une échelle fine, l'action de défoliation par les herbivores ouvre des trouées dans le couvert et représente un filtre modifiant localement les taux de colonisation et d'extinction (Olff and Ritchie, 1998) et ainsi les assemblages d'espèces et de traits à des échelles supérieures. A cette échelle fine, la défoliation peut déjà créer de la variabilité spatiale en augmentant la variété et les contrastes spatiaux des conditions abiotiques et biotiques (Olofsson *et al.*, 2008; Veen *et al.*, 2008), et également probablement modifier les patrons spatiaux des plantes en entraînant localement des possibilités d'extension/régression spatiale des espèces. La défoliation par les herbivores peut également être hétérogène à cette échelle, en raison de la sélection des bouchées par les herbivores. Cependant, selon la sélectivité des herbivores, la manière dont sont appliquées les bouchées dans l'espace varie. Une des caractéristiques importantes qui résulte de ces différences possibles de sélectivité est le grain spatial auquel a lieu l'hétérogénéité de la défoliation. L'application de bouchées sur de larges surfaces peut résulter en un grain grossier de l'hétérogénéité de la défoliation (i.e. peu de grands patchs) alors que l'application de petites bouchées de manière discrète en des endroits distincts entraîne une hétérogénéité à un grain fin (i.e. nombreux petits patchs).

Le grain spatial est probablement une caractéristique clé des patrons spatiaux de la défoliation, dans le sens où il détermine certainement l'intensité et la nature des processus propres à l'ouverture de la canopée (i.e. dynamique spatiale des espèces, modifications des conditions biotiques et abiotiques…). Il a cependant été très peu étudié dans des systèmes naturels.

Dans cette partie, nous cherchons à déterminer si le grain spatial de la défoliation peut être un mécanisme clé pour la structuration des communautés végétales avec les hypothèses suivantes :

- Chapitre II.1 : Le patron spatial de la défoliation, selon le grain auquel il est appliqué peut être déterminant pour la dynamique de la composition spécifique et fonctionnelle de la communauté en modifiant de façon contrastée les conditions biotiques et abiotiques au sein de la communauté.
- Chapitre II .2 : Le grain spatial du patron de défoliation peut influencer les patrons spatiaux à échelle fine des espèces et expliquer l'hétérogénéité spatiale observée à l'échelle de la communauté.

Pour tester ces hypothèses nous avons mis en place une expérimentation *in situ* permettant de simuler des patrons spatiaux de défoliation à différents grains. La dynamique du couvert et sa structuration spatiale ont été suivis durant deux années consécutives au sein de plots permanents.

Chapitre II.1 - Effects of the grain size of spatial patterns of defoliation on community structure and dynamics: an experiment in a subalpine grassland

Claire Deléglise[1], Grégory Loucougaray[1], Didier Alard[2]

[1]Unité Ecosystèmes Montagnards, Cemagref de Grenoble, 2 rue de la Papèterie, 38402 Saint-Martin d'Hères Cedex, France
[2]Université de Bordeaux, UMR INRA 1202 BIOGECO, Avenue des Facultés, F-33405 Talence, France; Email: d.alard@ecologie.u-bordeaux1.fr

En préparation

Abstract

Grazed communities can be characterized by a mosaic of short defoliated and tall undefoliated vegetation patches. These mosaics can have different spatial grains, i.e. the size of patches and thus the length of edges can vary. At a similar intensity of defoliation, the grain size of defoliation can be an important factor driving changes in community structure and dynamics at both community and patch-scales. To test this hypothesis, we conducted an experiment with the simulation of three different grain sizes of spatial patterns of defoliation (fine, medium and coarse) within permanent plots (80 x 80 cm) in a subalpine grassland community. Vegetation sampling and measures of light availability were realised at both plot- and patch-scales after one and two years of treatments. The different variables studied (light availability, canopy height, litter, species composition and diversity, aggregated traits) were similarly affected by the different grain sizes of defoliation at plot-scale. In comparison to the total absence of defoliation, light availability and species diversity increased whereas canopy height and litter abundance decreased. Numerous species benefited from canopy openings and increased in abundance whereas the dominant grass species *Agrostis capillaris* was disfavoured. However, this absence of response to the grain size of defoliation at plot-scale hid strong responses at patch-scale. The grain size influenced the level of contrast in canopy structure and species composition and could promote the differentiation of two vegetation phases when it was large enough. For most of variable the patch-scale response was linear to the increase in grain size whereas for two species, we observed a threshold in grain size. Species diversity and aggregated plant traits values did not respond to the grain size at patch scale but were different between defoliated and undefoliated patches. Our results suggest that the spatial patterns through which herbivores place their bite at a fine scale may strongly determine local structure and composition of communities despite a similar effect at a larger scale.

Keywords: Spatial patterns, grain size, experimental defoliation, light, species compositon, plant traits, subalpine grasslands

Introduction

Mosaics of short, heavily grazed areas and tall, lightly grazed patches are observed in many grazing systems throughout the world (Bakker *et al.*, 1983; McNaughton, 1984; Ring *et al.*, 1985; Berg *et al.*, 1997; Cid and Brizuela, 1998; Olofsson *et al.*, 2008). The spatially heterogeneous use of plant resources by herbivores, through selective defoliation, and their recurrent exploitation of previously grazed patches (McNaughton, 1979; WallisDeVries and Schippers, 1994) can lead to the maintenance over time of spatial patterns of short and tall vegetation patches in grasslands (Adler *et al.*, 2001; Mouissie *et al.*, 2008). The level of spatial and temporal stability of patches influences community processes such as above ground productivity, nutrient cycling and litter decomposability (McNaughton, 1985; Rossignol *et al.*, 2011). Also it can lead to changes in vegetation dynamics at a fine scale and create strong differentiation in floristic and trait composition between patches (e.g. short nutritive patches vs. tall unpalatable ones , Bakker *et al.*, 1983; Ring *et al.*, 1985; Willms *et al.*, 1988; Cid and Brizuela, 1998; Olofsson *et al.*, 2008). However, according to the diet selection and characteristics of grazers, in interaction with the level of plant resources, the way how grazers place their bite can vary (WallisDeVries *et al.*, 1999; Parsons and Dumont, 2003) and determine the size and spatial arrangement of defoliated patches. Numerous, discrete and small bites will lead to a fine grained heterogeneity of defoliation, whereas the occurrence of concentrated and/or large bites in few places will promote a coarse grained heterogeneity. Such differences in the grain size of the heterogeneity of defoliation may be a key factor in determining vegetation structure and dynamics at both local and community scales (Laca, 2000), but has so far poorly been investigated.

The grain size of spatial patterns determines, for a given area, the size and number of patches. Therefore, the grain size is one of the most important characteristics of spatial patterns of defoliation because it controls the proportion of contact between defoliated and undefoliated plants (i.e. patch margins) relative to the surface of patches. Edge effects from undefoliated vegetation occurring within defoliated patches will thus depend on the grain size. They are expected to be high under fine-grained spatial patterns of defoliation due to the proximity of the centre of each defoliated patch from patch margins. As the grain size becomes coarser, the centre of each defoliated patch becomes independent of undefoliated patches, which dampens the magnitude of edge effects from undefoliated plants (Semmartin and Oesterheld, 2001). For instance, stronger light penetration will occur within larger defoliated patches since the distance between the centre of each patch and patch margins,

where shading from undefoliated vegetation occurs, increases (Semmartin and Oesterheld, 2001), and, more generally abiotic conditions may change more drastically within large than small defoliated patches. Changes in the nature and intensity of biotic processes may also operate according to the grain size of spatial patterns of defoliation. The colonization of defoliated patches through short-range dispersion of propagules (e.g. clonal elongation) from surrounding undefoliated plants may be much pronounced under fine- than coarse-grained disturbance (Bergelson *et al.*, 1993; Arnthórsdóttir, 1994; Bullock *et al.*, 1995; Kotanen, 1997; Rogers and Hartnett, 2001). Similarly, under fine-grained defoliation, clonal individuals can easily partly escape the disturbance and undefoliated ramets then support the regrowth of defoliated ones through integrative compensation (Hutchings, 1999; Jónsdóttir and Callaghan, 1999) whereas under a coarser grained defoliation, the probability to damage the entire clonal individuals is more likely (Benot *et al.* 2011). Thus, with the increasing grain size of spatial patterns of defoliation, clonal colonization and compensatory regrowth of defoliated plants will be reduced which should decrease the constraints on species immigration and favor changes in vegetation composition to occur. Higher space and light availability within defoliated patches may increase the probability of establishment for new species (i.e. through long-range propagules dispersal or the expression of the seed bank, Bergelson *et al.*, 1993; Zobel *et al.*, 2000) as well as the expansion of poorly competitive species (Grubb, 1977; Tilman, 1994) and then enhance species diversity (Tilman and Pacala, 1993). But, at the same time, since undefoliated patches become larger as well, we can expect constraints on plant establishment and competitive effects to increase within undefoliated patches (Grime, 2001). As a result, with the increasing grain size, contrasts in vegetation composition between defoliated and undefoliated patches are likely to strengthen such as observed spatial patterns of grazing lawns and ungrazed areas in natural grazing systems (Bakker *et al.*, 1983; McNaughton, 1984; Cingolani *et al.*, 2005). This may also support, in proportion to grain size, contrasts in trait values between the two types of patches since decrease competition for light may favor short species with high growth rate within defoliated patches whereas cessation of disturbances within undefoliated patches would promote species with conservative strategies (Diaz *et al.*, 2001; Díaz *et al.*, 2004; Cingolani *et al.*, 2005; Louault *et al.*, 2005).

Hence changes in diversity, species and trait composition following defoliation could highly depend on the grain size of the spatial patterns of defoliation since it determines the availability of different resources (e.g. space, light) and the kind of biotic processes that operate (Tilman, 1994; Bullock *et al.*, 1995; Kotanen, 1997; Semmartin and Oesterheld,

2001). Mechanisms involved in the response to defoliation suggest that changes in diversity and composition will either (i) be proportional to the increase in grain size of the spatial patterns of defoliation or (ii) exhibit a threshold revealing a minimal required grain size for the defoliation to have an effect (i.e. due to mechanisms of compensatory growth). In addition, with the increasing grain size of spatial patterns, contrast between defoliated and undefoliated patches is likely to occur due to lower compensatory growth from defoliated species, higher changes in abiotic and biotic conditions and the selection of contrasted sets of species and traits within each type of patch. We thus hypothesized that (iii) an increase in the grain size of heterogeneity of defoliation will promote the differentiation in diversity and composition (species and traits) between undefoliated and defoliated patches.

To assess the effect of the grain size of spatial patterns of defoliation on different community components (i.e. light availability, canopy height, litter cover, species diversity and composition, and several aggregated traits), we set up an experiment in a subalpine grassland community in which we simulated mosaics of defoliated and undefoliated patches. We repeatedly simulated spatial patterns of defoliated and undefoliated patches at three different grain sizes (fine, medium and coarse grain sizes) through cutting aerial biomass within permanent plots for two years. We study the response of community components at 1) the community scale (i.e. including defoliated and undefoliated patches) and at 2) the patch-scale (i.e. within defoliated or undefoliated patches). We specifically addressed the following questions: i) Does the grain size of the spatial pattern of defoliation influence the different vegetation components at the community scale? ii) Does an increased grain size of the spatial pattern of defoliation causes an increased contrast between defoliated and undefoliated patches? iii) Is the response of community components linear with the increase in grain size or is there a threshold of grain size?

Materials and methods

Study site

The experiment was set up in a subalpine plant community located in the Vercors mountains, French Alps (5°35’49’’E, 45°11’16’’N, 1550 m above see level). The plant community belongs to a large mountain pasture site (300 ha) grazed every summer (June-September) by cattle. The site had long been traditionally grazed by sheep herds but is

nowadays extensively used by heifers with about 0.3 livestock unit per ha. Climate is subalpine with high annual precipitations (10-years mean annual precipitation is 1492 mm), low winter temperatures (temperature averages -2°C in January) and long-lasting snow cover (usually November-April). During the summer month (June-September), precipitations average 620 mm and temperature 14.5°C (http://climatheque.meteo.fr). The plant community is dominated by abundant forming-matrix grasses such as acidophilous grasses *Festuca rubra*, *Deschampsia flexuosa*, *Nardus stricta* and the more generalist grass *Agrostis capillaris*. Many forbs are present within the grass matrix and species richness is high (50-60 species per 100 m²). The productivity is relatively high in such subalpine grassland with an estimated biomass at peak reaching about 3 $t.ha^{-1}$.

Experimental design

Twenty-four permanent plots (80 x 80cm each) were established in 2008 and arranged in 3 rows of 4 plots within 2 blocks that were considered independent. Blocks were fenced to avoid interaction between natural grazing and experimental treatments. We chose a plot size large enough to represent local species assemblages of the plant community but small enough to consider homogeneity in environmental conditions within each plot. Each plot was subdivided following a grid of 8 x 8 cells (10 x 10 cm each, total of 64 cells per plot).
Three treatments consisted in the defoliation of vegetation following three different spatial patterns differing in their grain size (fine, medium and coarse). A fourth treatment consisted in no defoliation at all ('Undefoliated treatment', UD). The four treatments were arranged in a full-factorial design (6 replicates per treatment randomly assigned to each row in each block). In all the defoliated plots, 50% of the total aerial biomass cover was clipped (at 1 cm-high above ground) through three different spatial patterns according to each treatment resulting in three different mosaics of defoliated and undefoliated patches (Figure 1). The fine-grained mosaic (T1) was realised by clipping every other cells (i.e. each defoliation patch was 100 cm²), the medium-grained mosaic (T4) by clipping four contiguous cells arranged in square (400 cm²) and the coarse-grained mosaic (T16) by clipping 16 cells equivalent to one quarter of the whole plot (1600 cm²) (Figure 1). The first clipping was done in July 2008. Each year of the experiment, clipping was made after vegetation sampling was done. Each grid of 64 cells was positioned each year at exactly the same position thanks to nails and plastic stems that marked permanent plots.

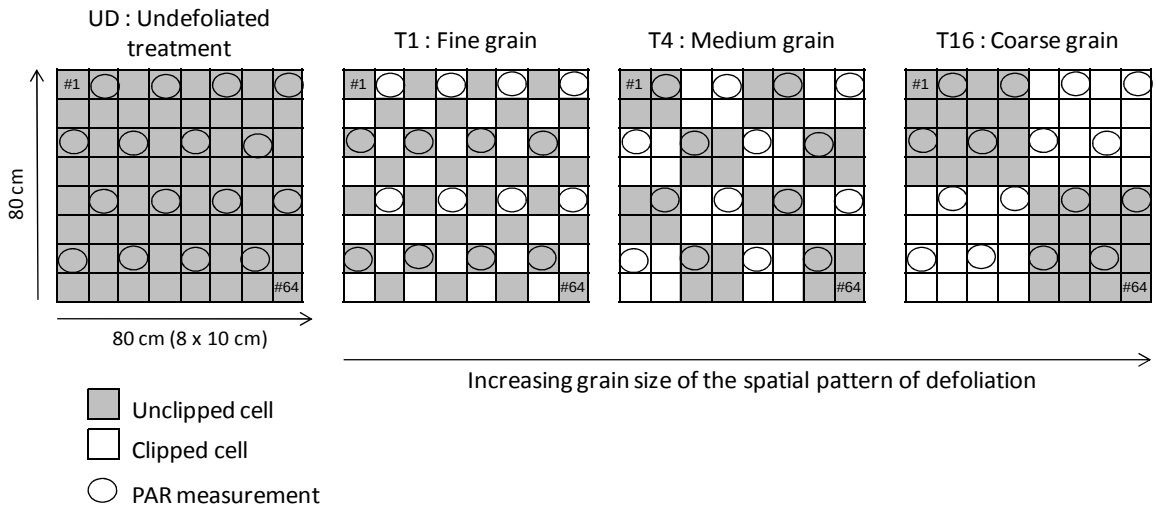

Figure 1. Representation of the four treatments. In the three treatments with defoliation, vegetation was clipped in 50% of the plot cells and only the grain size of the spatial pattern of defoliation was different. Measurements of Photosynthetically Active Radiation (PAR) were realized in 16 cells indicated by a circle.

Data collection

In each of the 64 cells of the 24 plots, vegetation assessment (sampling) consisted in measuring the height of the dominant species (hereafter "canopy height") and the abundance (as percentage of ground cover) of all plant species and litter. Canopy height and species abundance were assessed the first time in July 2008 before the first clipping treatment (initial stage or Y0) and then in July 2009 (Y1) and July 2010 (Y2) before clipping treatments.

In 2009, we measured 5 plant traits: vegetative height (VH), specific leaf area (SLA), leaf dry matter content (LDMC), leaf nitrogen content (LNC) and leaf carbon content (LCC). VH, SLA and LDMC can reflect different plant strategies in response to defoliation (Diaz *et al.*, 2001). Defoliation, indeed, often selects for short species as light is no more a limiting resource and shorter species reduce the cost associated with high vegetative forms (Strauss and Agrawal, 1999). SLA and LDMC can reflect a fundamental axis of differentiation among species from more 'acquisitive' (higher SLA, lower LDMC) to more 'conservative' (lower SLA, higher LDMC) strategies (Díaz *et al.*, 2004). Under defoliation, species with 'acquisitive' strategies can regrow more rapidly after defoliation than species with 'conservative' strategies (Wilson *et al.*, 1999; Diaz *et al.*, 2001). However, in resource-limited environments, where the conservation of resources within protected tissues is essential, species with 'conservative' strategies may be advantaged (Wilson *et al.*, 1999). In

addition to SLA and LDMC, LCC and LNC are of particular relevance as they can reflect ecosystems properties and functioning (e.g. net primary productivity, litter decomposition rate, total soil carbon and nitrogen, Garnier *et al.*, 2004). Following protocols described in Cornelissen et al. (2003), traits were measured with 20 replicates per species for VH and with 10 replicates per species for SLA, LDMC, LNC and LCC. Traits were assessed for at least all species needed to reach 80% of percent cover in each of the 64 cells of each plot.

In 2010, we measured the Photososynthetically Active Radiations (PAR) available below the canopy (at 2 cm above ground) and above the canopy (at about 50 cm above ground) in a set of 16 cells in each plot (cells had the same coordinates in each plots, Figure 1). We assessed the 'light availability' (LA) as the proportion of the PAR available above the canopy that passed through the canopy as: $LA = \frac{BelowcanopyPAR}{AboveCanopyPAR} \times 100$. PAR was measured with an LI-COR type LI-250A equipped with a PAR LI-190 light sensor. The set of the 16 cells was chosen in order to realize an equal number of measurements in clipped and unclipped cells in each treatment with defoliation. LA was assessed after clipping in order to estimate the instantaneous light availability induced by the four treatments.

Data analysis

- ***Response of the vegetation at plot scale***

In order to test the response to the treatments at the community scale, we averaged the values of vegetation variables across all cells per plot.

In each plot, LA was thus computed as the average values of LA across 16 cells and canopy height as the average values of height in the 64 cells. Abundance of species and litter were assessed as the mean abundance in the 64 cells. We analyzed the response of the 15 more abundant species. The two grass species with setaceous leaves: *Deschampsia flexuosa* and *Festuca rubra*, were often detected together, i.e. they were present together in numerous cells. It was possible to distinguish the presence of each species but it was not possible to visually estimate their respective cover percentage as they strongly resemble and intermingle at vegetative stage. Therefore we pooled the abundance of these two species together.

Species richness was computed as the total number of species in each 80x80-cm plot. Shannon diversity index and evenness (Pielou, 1966; Magurran, 2004) were computed on the basis of a single sample containing species abundances equal to the average of species abundances in the 64 cells.

Aggregated trait values (*AggV*) were calculated for each of the 5 plant traits in each of the 64 cells per plot by weighting trait values according to the relative abundance of species: $AggV = \sum_i p_i \times X_i$ where p_i is the relative abundance of species *i* in one cell and X_i the measured trait value for species *i*. We then averaged the 64 values per plot.

- ***Response of the vegetation at patch scale (clipped vs. unclipped patches)***

In order to test the local response of the vegetation to clipping according to the three different spatial patterns of defoliation, we averaged the values of vegetation variables across the 32 clipped cells on the one hand, and across the 32 unclipped cells on the other hand (corresponding to 8 cells in each case for LA measurements). The undefoliated treatment was therefore excluded of this analysis.

Statistical analysis

Prior to analysis, we checked for normality and homogeneity of variances and realised log-transformation of data when necessary.

- ***Plot-scale response***

LA, only recorded in Y2, was analyzed using a two-way ANOVA testing the effects of blocks and treatments (T1, T4, T16, UD).

We used a mixed-effect model of ANOVA to test the effects of treatments on canopy height, litter cover, species diversity indices, species abundance and aggregated traits. Block, treatment (T1, T4, T16, UD) and year (Y1, Y2) were set as fixed factors and plots as a random nested factor (in order to take into account the dependence of the data measured on the same plot at different times). To remove a priori variability that should be attributed to sources independent of the treatments used, we took into account the initial stage of the tested variables by using their value measured in 2008 as a covariate.

- ***Patch-scale response***

We added the effect of clipping to the models described above to test the effect of the spatial pattern of defoliation on patch scale values. The undefoliated treatment was removed of this analysis.

LA was analyzed with an ANOVA testing the effects of blocks, spatial pattern of defoliation (T1, T4, T16), clipping (clipped, unclipped) and their interaction.

For canopy height, litter cover, species diversity indices, species abundance and aggregated traits, we used a mixed-effect model of ANOVA with block, grain size of spatial patterns of defoliation (T1, T4, T16), clipping (clipped, unclipped) and year (Y1, Y2) set as fixed factors and plots as a random nested factor. We took into account the initial stage of the tested variables by using their value measured in 2008 as a covariate.

These analyses were performed with R 2.8.0 (R Development Core Team 2008) by using the *nlme* package.

Results

Light availability (LA), canopy height and litter cover

LA, canopy height and litter were significantly affected by treatments at plot scale (Table 1a), but rather through a difference between, on the one hand, the defoliation treatments, and, on the other hand, the undefoliated one, than through differences between the three treatments with defoliation. Absence of defoliation for two years (undefoliated treatment) led to lower LA and to higher canopy height and litter cover than with any spatial pattern of defoliation (Figure 2a-c). The second model, including the patch-scale response ('clipping' effect), revealed that, although the spatial pattern of defoliation had no effect at the plot scale, it significantly influenced the patch-scale responses of LA, litter cover and canopy height as indicated by the significant interaction term between clipping and spatial pattern of defoliation (Table 1b). The difference between clipped and unclipped cells values (i.e. higher LA and lower canopy height and litter cover in clipped cells) increased with increasing the grain size of the spatial patterns of defoliation (Figure 3a-c).

a) Plot-scale response

		Light absorption		Height	Litter
	DF/Error	*F*	DF/Error	*F*	*F*
Covariate 2008			1 ; 18	**35.7*** **	**5.1***
Block	1 ; 19	2.6	1 ; 18	2.3	**6.1***
Treatment	3 ; 19	**23.8*** **	3 ; 18	**6.5** **	**7.6** **
Year			1 ; 20	**33.9*** **	**8.7** **
Treatment x Year			3 ; 20	0.2	1.2

b) Patch-scale response

	DF/Error	*F*	DF/Error	*F*	*F*
Covariate 2008			1 ; 44	**20.1*** **	0.2
Block	1 ; 14	3.4 **.**	1 ; 14	2.0	**5.0***
Grain of defoliation	2 ; 14	0.1	2 ; 14	0.9	1.6
Clipping	1 ; 15	**269.8*** **	1 ; 44	**24.9*** **	**36.4*** **
Year			1 ; 44	**53.9*** **	**7.2***
Grain x Clipping	2 ; 15	**38.7*** **	2 ; 44	**15.1*** **	**9.7*** **
Grain x Year			2 ; 44	0.5	1.2
Clipping x Year			1 ; 44	0.5	0.0
Grain x Clipping x Year			2 ; 44	1.0	0.2

Table 1. Results of ANOVAs for a) the test of plot-scale values and b) the test of patch-scale values of light absorption, canopy height and litter abundance. The significance of the F-values is: ***=p<0.001, **=p<0.01, *=p<0.05, **.**=0.05<p<0.1.

Species diversity indices

Species richness was not significantly affected by treatments at plot scale whereas Shannon diversity and evenness were (Table 2a). It was mainly due to a decrease of diversity and evenness in undefoliated plots compared to plots that experienced defoliation, after two years of experiment (Figure 2e, 2f). The effect of the grain size of the spatial pattern of defoliation was not significant at both the plot-scale (see ‘spatial pattern’ effect in the second model, Table 2b) and the patch-scale (‘spatial pattern x clipping’ effect, Table 2b). However, we found a significant effect of clipping independent of the spatial patterns of defoliation on all diversity indices (Table 2b) due to an increased species diversity indices in clipped cells compared to unclipped ones (Figure 3d-f). Although not significant, a tendency to higher differences between clipped and unclipped cells in coarse-grained compared to fine-grained spatial patterns of defoliation was displayed (Figure 3d-f).

a) Plot-scale response		Species richness	Shannon index	Evenness
	DF/Error	*F*	*F*	*F*
Covariate 2008	1 ; 18	**61.4*** **	**20.1*** **	**10.6** **
Block	1 ; 18	**10.7** **	0.4	0.3
Treatment	3 ; 18	1.9	**9.1*** **	**3.4* **
Year	1 ; 20	2.8	**5.0* **	0.9
Treatment x Year	3 ; 20	1.4	0.3	0.7

b) Patch-scale response				
	DF/Error	*F*	*F*	*F*
Covariate 2008	1 ; 44	**39.9*** **	**12.1** **	0.9
Block	1 ; 14	2.6	0.3	0.0
Grain of defoliation	2 ; 14	1.8	0.7	0.1
Clipping	1 ; 44	**6.2* **	**11.5** **	**12.1** **
Year	1 ; 44	0.3	**24.4*** **	**56.4*** **
Grain x Clipping	2 ; 44	0.9	0.7	0.8
Grain x Year	2 ; 44	1.8	1.7	1.2
Clipping x Year	1 ; 44	0.2	0.5	0.8
Grain x Clipping x Year	2 ; 44	0.3	0.5	0.5

Table 2. Results of ANOVAs for a) the test of plot-scale values and b) the test of patch-scale values of species diversity indices. The significance of the F-values is: ***=p<0.001, **=p<0.01, *=p<0.05, **.**=0.05<p<0.1.

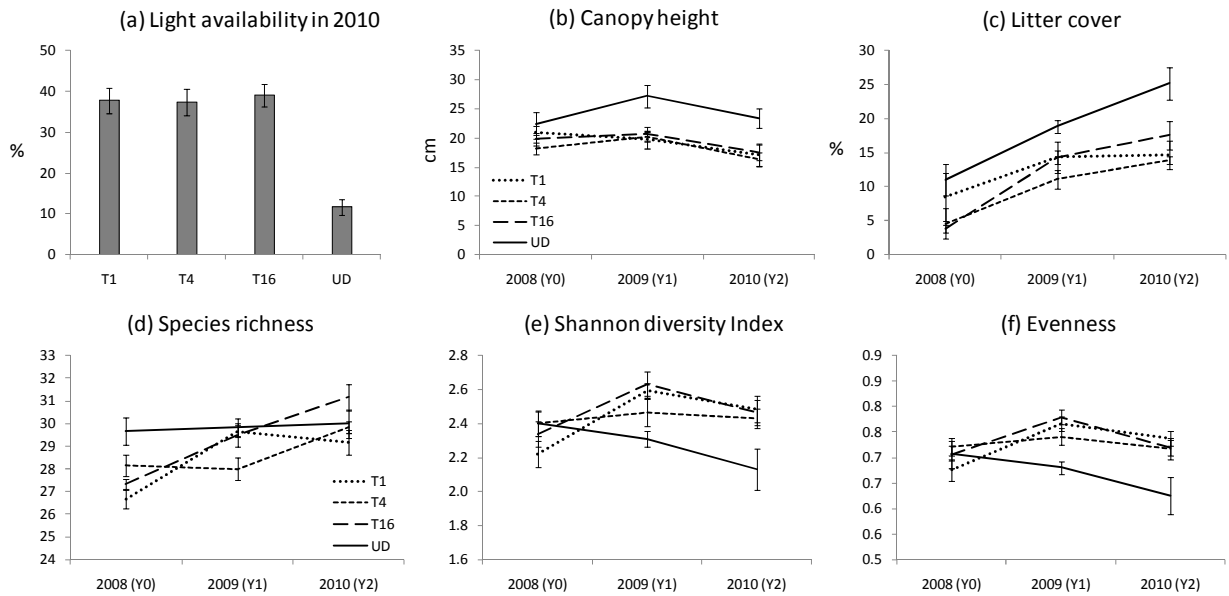

Figure 2. Plot-scale values of light absorption in 2010 (a), canopy height (b), litter cover (c) and species diversity indices (d-f) over the three years of the experiment (2008 represents the initial stage of the study before the first clipping) in the three treatments of defoliation (T1: fine-grained, T4: medium-grained, T16: coarse-grained) and the undefoliated one (UD). Data are mean values (n=6) ± SE.

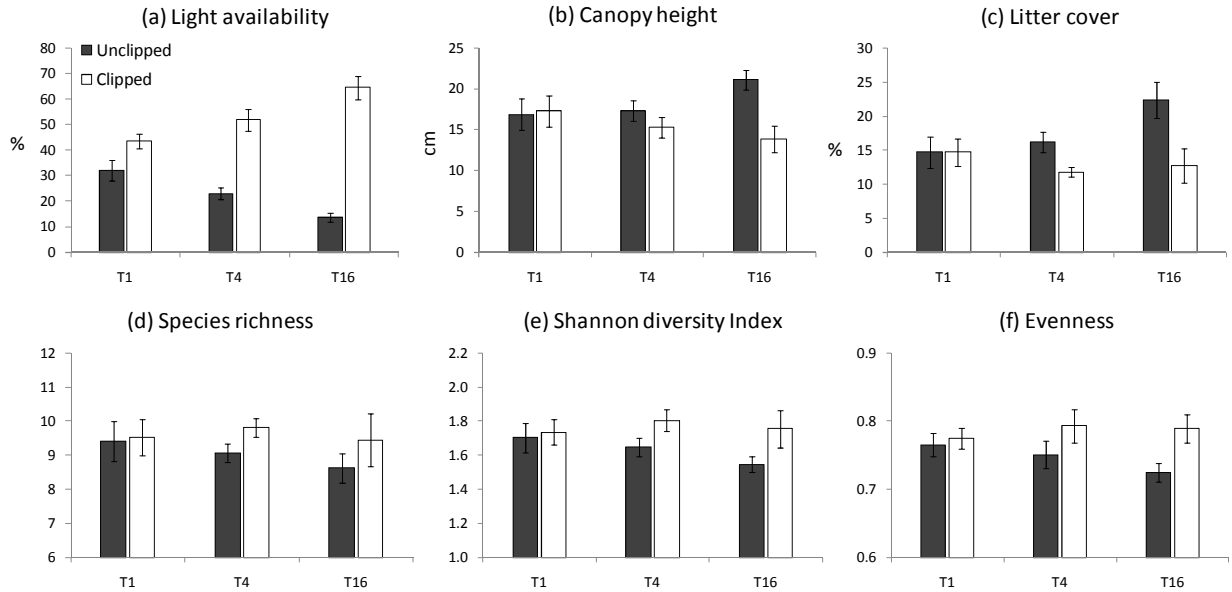

Figure 3. Patch-scale values (Clipped/Unclipped) of light absorption (a), canopy height (b), litter cover (c) and species diversity indices (d-f) in 2010 (Y2) in the three treatments of defoliation (T1: fine-grained, T4: medium-grained, T16: coarse-grained). Bars are mean values (n=6) ± SE.

Species composition

Some of the species showed no response to the treatments at plot-scale (Table 3a) and exhibited strong year-to-year or plot-to-plot variability (e.g. *Lotus corniculatus*, Figure 4d). Other species were significantly affected by the treatments at plot-scale, mainly due to contrasted responses between the undefoliated treatment and the defoliation ones (Table 3a). Many species (i.e. *Achillea millefolium*, *Luzula campestris*, *Nardus stricta*, *Trifolium pratense*, *Trifolium repens*) were negatively affected by the absence of defoliation (undefoliated treatment): their abundances decreased between 2008 and 2010 in undefoliated plots while remaining stable, increasing, or decreasing less sharply in treatments where defoliation occurred (Figure 4). In contrast, one of the dominant grass species, *A. capillaris* showed an opposite response, being negatively affected at plot-scale in defoliation treatments, regardless of the grain size of spatial patterns, but being favoured in undefoliated treatment (Figure 4a). The abundance of the setaceous grasses Deschampsia flexuosa and Festuca rubra was significantly affected by the grain size of the spatial patterns of defoliation at plot-scale (Table 3b). The abundance of these two species pooled together decreased in all treatments between 2008 and 2010 but sharper in the coarse-grained defoliation treatment than in the fine- and medium-grained treatments.

At patch scale, the grain size of the spatial patterns of defoliation significantly affected abundances of many species (Table 3b). Species responding positively to defoliation at plot scale (compared to the total absence of defoliation) were also positively affected in clipped cells compared to unclipped ones (Figure 5) and *A. capillaris* was negatively affected in clipped cells compared to unclipped ones (Figure 5a). The degree of these contrasts in species abundances between clipped and unclipped cells increased with increasing the grain size of spatial patterns for several species (*A. capillaris*, *A. millefolium L. campestris*, *N. stricta*, *T. pratense*, *T repens*, Figure 5). For two species (*N. stricta* and *T. pratense*), the significant interaction between clipping and the grain size of spatial patterns, while the global clipping effect was not significant, revealed that their abundances were significantly affected by clipping only from a threshold value of the grain size of the spatial patterns (Table 3b). Both *N. stricta* and *T. pratense* were more abundant in clipped than unclipped cells only in the coarse grained treatment (Figure 5c, 5e).

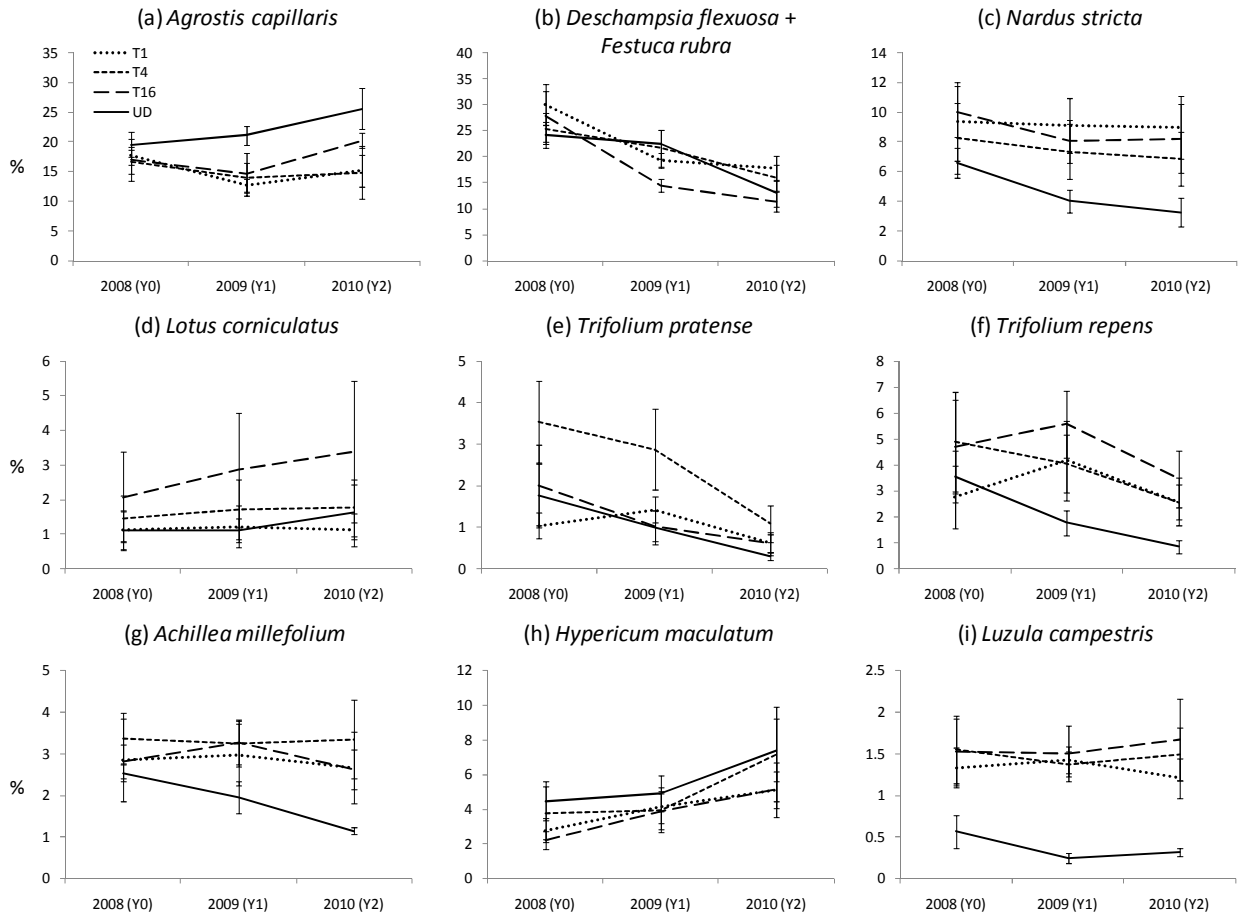

Figure 4. Plot-scale abundances of a selection of species: main grass species (a-c), legume species (d-f) and three other forbs or graminoid (g-f) over the three years of the experiment (2008 represents the initial stage of the study before the first clipping) in the three treatments of defoliation (T1: fine-grained, T4: medium-grained, T16: coarse-grained) and the undefoliated one (UD). Data are mean values (n=6) ± SE.

a) Plot-scale response

	DF/Error	*A. millefolium*	*A. capillaris*	*D. flexuosa & F. rubra*	*H. pilosella*	*H. maculatum*	*L. corniculatus*	*L. campestris*	*N. stricta*	*P. erecta*	*R. acris*	*T. serpyllum*	*T. pratense*	*T. repens*	*V. chamaedrys*
		F	*F*	*F*	*F*	*F*	*F*	*F*	*F*	*F*	*F*	*F*	*F*	*F*	*F*
Covariate 2008	1 ; 18	**83.7*** **	**38.9*** **	**8.1* **	**102.4*** **	**128*** **	**197.7*** **	**57.8*** **	**104.1*** **	**218.5*** **	**59.2** **	**456.8*** **	**64.9*** **	**19.0*** **	**114.7*** **
Block	1 ; 18	0.9	0.1	1.3	2.0	1.2	1.3	10.7**	1.9	4.0	1.0	0.0	3.6 .	2.3	4.0
Treatment	3 ; 18	**6.4** **	**4.2* **	2.8.	1.6	0.8	1.1	**4.6* **	**8** **	1.7	2.1	0.8	2.9 .	**3.4* **	0.6
Year	1 ; 20	**6.2* **	3.9 .	**26.7*** **	0.2	**13.4** **	1.8	0.1	3.3 .	1.6	0.1	**7.4* **	**39.0*** **	**16.7*** **	1.6
Treatment x Year	3 ; 20	0.8	1.5	**3.3* **	0.3	0.9	0.8	0.6	0.6	0.9	0.5	0.2	1.2	0.4	0.7

b) Patch-scale response

	DF/Error	*F*	*F*	*F*	*F*	*F*	*F*	*F*	*F*	*F*	*F*	*F*	*F*	*F*	*F*
Covariate 2008	1 ; 44	**49.1*** **	**32.9*** **	**7.2* **	**52.4*** **	1.4	**384.3*** **	**22.2*** **	**46.0*** **	**63.5*** **	**9.1** **	**183.9*** **	**41.4*** **	**33.6*** **	**6.2* **
Block	1 ; 14	0.9	0.0	1.9	0.0	0.2	**31.6*** **	**17.8** **	0.1	3.7.	0.1	**13.3** **	**12.1** **	0.4	**5.4* **
Grain of defoliation	2 ; 14	0.0	1.6	**4.0* **	0.2	0.4	2.2	0.7	0.5	0.2	0.6	0.2	2.9 .	0.6	0.4
Clipping	1 ; 44	**20.6*** **	**20.1*** **	0.1	0.2	**4.6* **	**4.0* **	**25.5*** **	3.1 .	0.7	**4.1* **	0.5	0.0	**11.2** **	1.7
Year	1 ; 44	**4.7* **	**8.8** **	**16.5*** **	0.5	**12.5*** **	0.0	0.0	0.0	0.6	0.2	**12.4** **	**44.8*** **	**28.8*** **	0.3
Grain x Clipping	2 ; 44	**4.1* **	**6.0** **	0.3	0.0	0.3	1.3	2.9 .	**4.1* **	1.0	1.8	0.7	**3.8* **	**3.9* **	2.7 .
Grain x Year	2 ; 44	0.5	2.0	1.3	0.3	0.7	0.1	1.1	0.1	0.7	0.1	0.6	2.6 .	0.3	0.5
Clipping x Year	1 ; 44	2.9 .	**5.1* **	0.8	0.0	0.2	0.0	3.5 .	0.0	1.6	0.2	0.1	0.0	0.3	0.9
Grain x Clipping x Year	2 ; 44	0.4	1.4	1.5	0.5	0.1	0.2	0.7	0.7	0.0	0.3	0.0	1.0	0.2	0.3

Table 3. Results of ANOVAs for the tests of species abundances at a) plot- and b) patch-scale. The significance of the F-values is: ***=p<0.001, **=p<0.01, *=p<0.05, **.**=0.05<p<0.1.

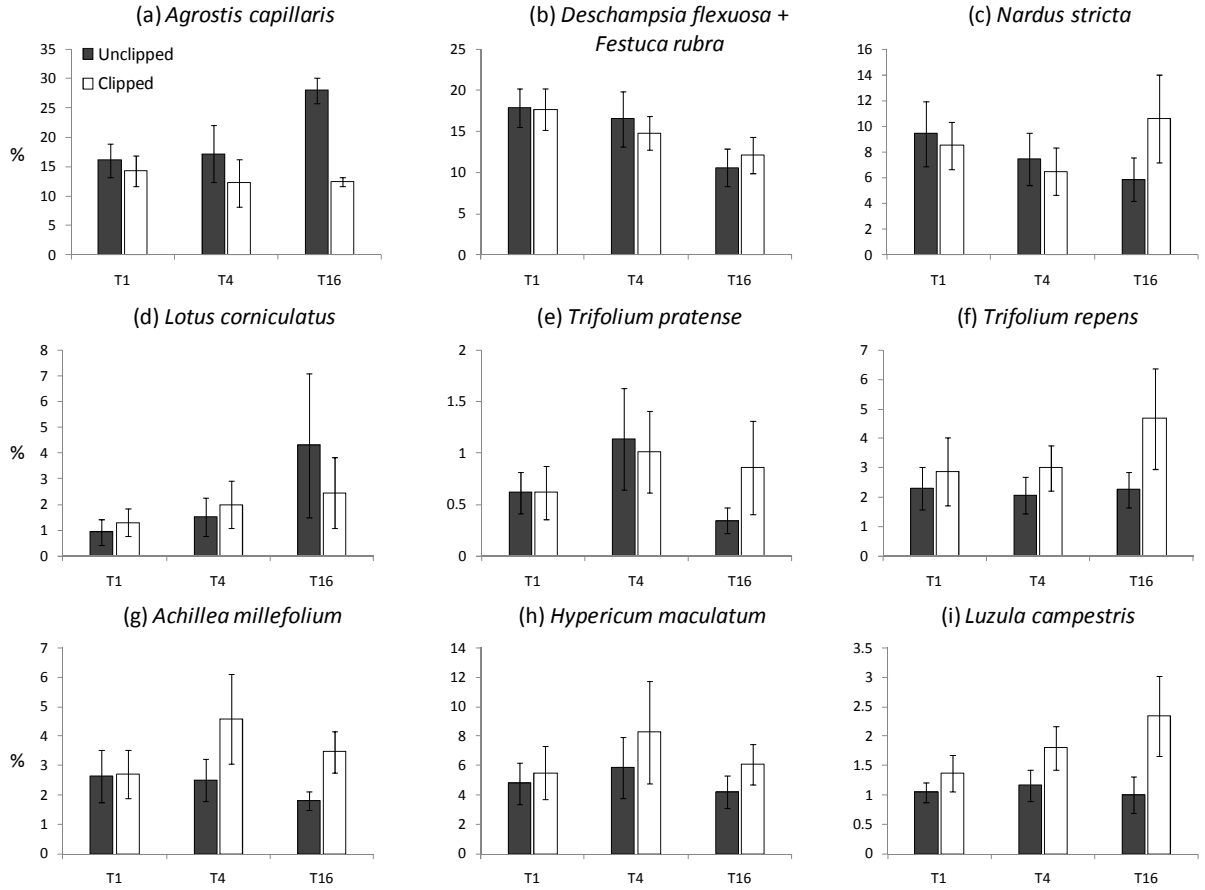

Figure 5. Patch-scale abundances (Clipped/Unclipped) of a selection of species: main grass species (a-c), legume species (d-f) and three other forbs or graminoid (g-f) in 2010 (Y2) in the three treatments of defoliation (T1: fine-grained, T4: medium-grained, T16: coarse-grained). Bars are mean values (n=6) ± SE.

Aggregated trait values

At plot scale, treatments significantly modified the aggregated value of VH that increased in the undefoliated treatment after two years of experiment (Figure 6a). Other traits were not significantly affected (Table 4a). At patch scale, clipping had a significant effect on all aggregated traits except SLA, with higher aggregated values of VH, LDMC and LCC in unclipped cells than in clipped ones whereas aggregated value of LNC was higher in clipped cells (Figure 7). This effect was found independent of the grain size of the spatial patterns of defoliation (Table 4b).

a) Plot-scale response		VH	SLA	LDMC	LNC	LCC
	DF/Error	*F*	*F*	*F*	*F*	*F*
Covariate 2008	1 ; 18	**47.4*** **	**43.5*** **	**70.0*** **	**52.8*** **	**29.6*** **
Block	1 ; 18	2.1	0.7	1.3	1.5	**12.3** **
Treatment	3 ; 18	**6.4** **	2.1	2.4**.**	1.4	1.7
Year	1 ; 20	**8.7** **	**9.0** **	1.7	0.7	**26.6*** **
Treatment x Year	3 ; 20	0.3	2.6.	0.6	1.2	0.1

b) Patch-scale response						
	DF/Error	*F*	*F*	*F*	*F*	*F*
Covariate 2008	1 ; 44	**7.7* **	**27.9*** **	**51.9*** **	**39.2*** **	**18.2*** **
Block	1 ; 14	2.8	1.3	1.4	2.5	**11.2** **
Grain of defoliation	2 ; 14	0.9	2.6	1.0	1.1	0.9
Clipping	1 ; 44	**16.5*** **	0.0	**5.6* **	**4.5* **	**5.8* **
Year	1 ; 44	**14.3*** **	2.3	**3.6.**	**5.2* **	**49.8*** **
Grain x Clipping	2 ; 44	2.3	2.0	1.1	0.9	2.6**.**
Grain x Year	2 ; 44	1.4	0.6	1.7	0.0	0.5
Clipping x Year	1 ; 44	3.1**.**	0.9	0.2	7.5	0.0
Grain x Clipping x Year	2 ; 44	0.4	2.2	0.0	0.8	0.0

Table 4. Results of ANOVAs for the tests of aggregated trait values at a) plot- and b) patch-scale (VH=Vegetative Height, SLA=Specific Leaf Area, LDMC=Leaf Dry Matter Content, LNC=Leaf Nitrogen Content, LCC=Leaf Carbon Content). The significance of the F-values is: ***=p<0.001, **=p<0.01, *=p<0.05, **.**=0.05<p<0.1.

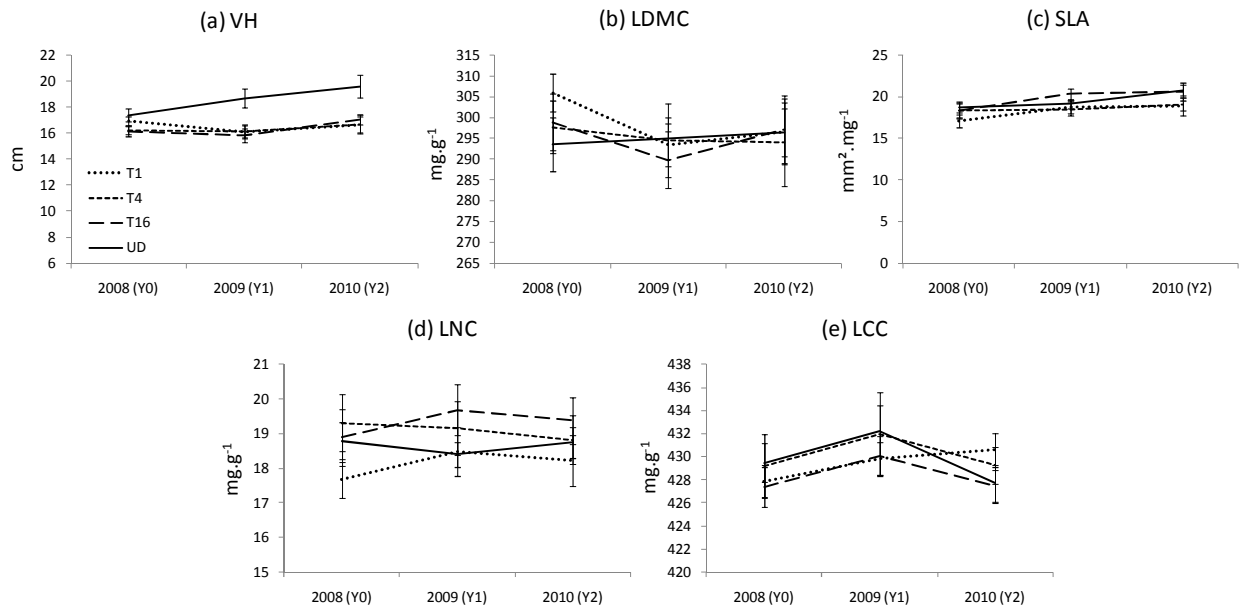

Figure 6. Plot-scale values of aggregated traits (VH=Vegetative height, LDMC=Leaf dry matter content, SLA=Specific leaf area, LNC=Leaf nitrogen content, LCC=Leaf carbon content) over the three years of the experiment (2008 represents the initial stage of the study before the first clipping) in the three treatments of defoliation (T1: fine-grained, T4: medium-grained, T16: coarse-grained) and the undefoliated one (UD). Data are mean values (n=6) ± SE.

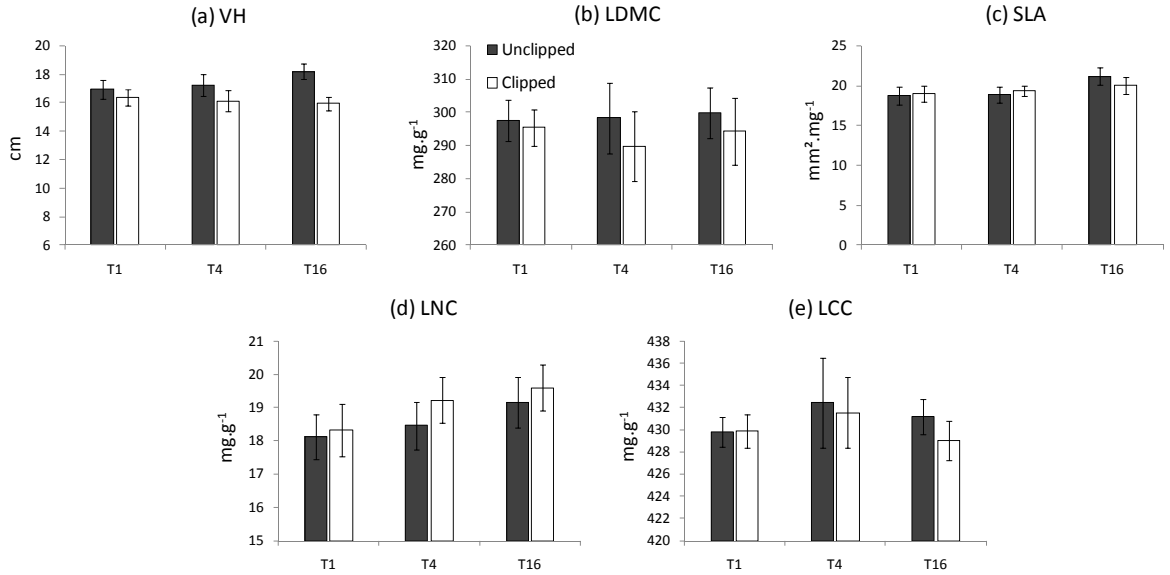

Figure 7. Patch-scale values (Clipped/Unclipped) of aggregated traits (VH=Vegetative height, LDMC=Leaf dry matter content, SLA=Specific leaf area, LNC=Leaf nitrogen content, LCC=Leaf carbon content) in 2010 in the three treatments of defoliation (T1: fine-grained, T4: medium-grained, T16: coarse-grained). Bars are mean values (n=6) ± SE.

Discussion

After only two years of experiment, the different components of the subalpine plant community, i.e. canopy height, litter cover, diversity, species abundances and plant traits, were all affected by the different treatments, either only by defoliation itself (i.e. independently of the spatial patterns at which it was applied) or by the grain size of the spatial pattern of defoliation. The detection of theses responses were shown to be strongly dependent on the within-community spatial scale at which they are assessed.

Community-scale response to spatial patterns of defoliation

At the plant community-scale, we detected a general effect of defoliation on the vegetation, regardless of the grain size of the spatial patterns at which it was applied. Canopy height and litter cover were reduced in all treatments of defoliation and species diversity was maintained whereas it decreased in the undefoliated treatment. Thus, the grain size of the spatial pattern of defoliation did not appear to be a significant driver of the community-scale dynamics since the three grain sizes experimentally tested did not lead to contrasted dynamics of species or diversity at this scale. This can be explained by a similar effect of the different spatial patterns of defoliation on the mean light availability (i.e. PAR

arriving at 2 cm above soil surface). Whatever the grain size of the spatial patterns of defoliation, light availability was increased compared to the absence of defoliation at plot-scale (40 % vs. 12%). The general effect of defoliation was probably to limit the competition for light, in consistence with the maintenance of the canopy height around 17-20 cm in all defoliation treatments compared to 25-30 cm in the undefoliated one (Wilson and Tilman, 1993). Local destruction of the vegetal matrix, regardless of the size of canopy openings, may have also controlled the dominance of competitively superior species (Grime, 1973), such as *A. capillaris* which abundance increase in absence of defoliation. As a consequence, inferior competitive and/or with high light requirement species were maintained in all defoliation treatments (e.g. *Trifolium repens*, *Nardus stricta*) while almost disappearing in undefoliated one, which prevented from the decrease in diversity that occurred in absence of defoliation. Also, defoliation prevented from a high increase in litter cover which can have a negative impact on species recruitment by inhibiting germination and survival (Foster and Gross, 1998; Mayer and Erschbamer, 2011).

Absence of community-scale response can hide small-scale response to the spatial pattern of defoliation

A finer-scale analysis of the response of the vegetation revealed that a similar response to different spatial patterns of defoliation at the community-scale hid strong differences in vegetation dynamics at the patch scale. The apparent similar responses of vegetation at community scale were in fact differently built in space according to the grain size of the spatial patterns, i.e. through a contrast between defoliated and undefoliated patches that depends on the grain size. The contrast between defoliated and undefoliated patches indeed increased in proportion to grain size for several components of the plant community (i.e. canopy height, litter cover, species composition). These contrasted responses at patch scale however compensated each other and led to the similar response at community-scale which stresses the importance of inter-patch variability in absence of community-scale response (Benedetti-Cecchi, 2003).

At the community scale, although total defoliated area (i.e. 50 % of the plot surface) was equivalent in all defoliation treatments, we could expect the positive effect of space and light availability to be more intense with increasing the grain size of the spatial patterns, due to reduced edge effects from undefoliated vegetation (e.g. shading, clonal propagation,

Bullock *et al.*, 1995; Kotanen, 1997; Semmartin and Oesterheld, 2001). Light availability indeed increased in proportion to grain size within defoliated patches, from 43.5 % in the fine-grained treatment to 63.5 % in the coarse-grained treatment. But, this positive effect was balanced with a compensating negative effect within undefoliated patches: light availability gradually decreased from 32 % to 13.6 %, reaching in the coarse grained treatments a value close to the one observed in total absence of defoliation (i.e. undefoliated treatment). As a result, all defoliation treatments caused similar global effect on light availability at community-scale, but fine scale contrasts between defoliated and undefoliated patchs was enhanced from the fine to the coarse grained treatment. These increased fine-scale contrasts, in proportion to grain size, in light availability, and more generally in abiotic conditions, may have triggered fine-scale changes in vegetation dynamics.

The low contrast in abiotic conditions created by the fine-grained treatment was followed by weak vegetation differences in both kinds of patches. Defoliated plants can have regrew to their initial height in the fine-grained treatment through mechanisms of compensatory growth. The fine-grained disturbance may have only partly damaged clonal individuals that could rapidly regrowth after defoliation through integrative compensation between defoliated and undefoliated ramets (Jónsdóttir and Callaghan, 1989; Hutchings, 1999; Jónsdóttir and Callaghan, 1999). Also undefoliated neighbors can have quickly colonized available space through clonal elongation which prevented from compositional changes to occur, e.g. the establishment of new species through seed dispersal or the expression of the seed bank (Kotanen, 1997). On the other hand, undefoliated plants should have benefited of light availability from the adjacent canopy openings as the centre of each undefoliated patch is not far from a defoliated area. This should have contributed to the weak contrast between defoliated and undefoliated patches.

In contrast, in the medium-grained treatment, and to a wider extent in the coarse-grained treatment, strong changes have occurred in both kinds of patches, probably due to higher contrasts in abiotic conditions and reductions from edge effects. On the one hand, constraints on plant growth and establishment within defoliated patches have decreased, as revealed by shorter canopy height (~14 cm), lower dominance of the generalist grass *A. capillaris* and increased abundance of many species (e.g. *Achillea millefolium, T. repens, T. pratense, H. maculatum*) (Grime, 2001). The negative response of *A. capillaris* can be indebted to its short clonal ramifications (Rameau et al. 1993), i.e. to a compact growth form (*phalanx* strategy, *sensu* Lovett-Doust, 1981), that limits the proportion of ramets escaping defoliation and potentially supporting the regrowth of damaged ones, thus limiting

mechanisms of integrative compensation between ramets. On the other hand, the severity of competition for light and space increased in undefoliated patches, as reflected through increased canopy height (Grime, 2001). This conferred superior competitive ability to *A. capillaris* (i.e. a shade tolerant species, Rameau *et al.*, 1993) which abundance reached values close to those we observed in the undefoliated treatment (~30%). These changes, combined with higher litter cover, are consistent with the evolution of ungrazed patches observed in natural grazing systems, with dominance of few species, accumulation of litter and senescent material (Bakker *et al.*, 1983; Olofsson *et al.*, 2008; Rossignol *et al.*, 2011).

Such increased contrast between defoliated and undefoliated patches from fine to coarse-grained treatment could be expected to drive similar changes for species diversity and plant trait values. However the similar positive response of species diversity to the different spatial patterns of defoliation at community-scale was built through the same fine-scale response: an increase in defoliated patches, compared to undefoliated ones, independently of the grain size of spatial patterns. Moreover this fine-scale contrast was relatively weak (a difference of 1 or 2 species between defoliated and undefoliated patches in average). The deletion or recruitment of species is thus a slower process than changes in species relative abundances (Vandvik, 2004). This revealed that processes occurring in the largest defoliated patches we simulated were still controlled by neighboring species, i.e. species regrew to different extents because of changes in light availability and competitive effects but still limited random processes of species immigration. Species recruitment through seed germination may even require top soil removal as it was done in gap experiments conducted in subalpine grasslands (Vandvik, 2004; Kohler *et al.*, 2006). Similarly, the changes in aggregated trait values between patches were independent of the grain size of spatial patterns. The degree of changes (i.e. higher LNC in defoliated patches and higher LDMC and LCC in undefoliated ones) was relatively weak but could nevertheless traduce a slowdown in nutrient turnover within undefoliated patches (Cornelissen and Thompson, 1997; Garnier *et al.*, 2004), consistently with the observed dynamic in these patches (i.e. higher canopy height, litter cover and species dominance, Rossignol *et al.*, 2011). Because of slow dynamics in subalpine grasslands (Körner, 1999; Vandvik, 2004), we can expect that additive years of experiment are necessary to detect stronger fine scale differentiation in trait values between patches.

Gradual vs threshold response to the increased grain size

We stated that the grain size was a key determinant of edges effects within mosaics of defoliated and undefoliated patches since it determines the ratio between patch size and length edges. As we simulated a linear increase in grain size from the fine- to the coarse-grained mosaic, edge effects and subsequent changes could thus be expected to be gradual as well. We observed such gradual response for light availability due to a direct link between the degree of shading from the surrounding undefoliated plants and the ratio patch size/edges (Semmartin and Oesterheld, 2001). Other responses were revealed linear as well and thus affected by the linear decrease in edge effects: canopy height, litter cover, and the abundance of most species including *A. capillaris*. The gradual response of the abundant grass species *A. capillaris* indicates that its dominance can be contained through very fine-grained defoliation, probably via weak clonal elongation capacities and tillers growing close to the parent shoots, but that, in return, this spatial strategy conferred it rapid superior competitive ability in absence of disturbance (Bolker and Pacala, 1999). The similar responses of *A. capillaris* and other community components suggest that this species has an important role in the community structure at fine scale in response to disturbances.

However, some species exhibited a threshold in their fine-scale response to defoliation. For instance the acidophilous grass *N. stricta* and the legume *T. pratense* increased locally in defoliated patches, while decreasing in undefoliated ones, only in the coarse-grained treatment whereas they showed almost no contrast between the two types of patches in the fine- and medium-grained treatments. This can be related to particular requirements of these species such as sufficiently high level of light availability or low level of competition to persist and/or expand locally. *N. stricta* have indeed been currently reported to persist only under a certain level of grazing intensity conferring a sufficiently short sward height (a few cm, (Hulme *et al.*, 1999) or to expand only when other species are removed (Herben *et al.*, 1997).

Moreover, we hypothesized that a linear decrease in edge effects and thus in competition and colonization by adjacent species, would allow an increased species recruitment, independent of surrounding vegetation (i.e. through long distance dispersal, Kotanen, 1997). We did not observe such result as species diversity was affected at the patch-scale regardless of the grain size of spatial patterns of defoliation (i.e. slight increase within defoliated patches). It is likely that the range of tested grain sizes was too narrow to allow such increase in random processes and that the re-colonization of defoliated patches always occurred through clonal extension of directly adjacent plants.

Conclusion

The apparent similar response of subalpine plant communities to different spatial patterns of defoliation was found to hide contrasted local responses, highly dependent on the grain size of these spatial patterns. The grain size influenced the level of contrast in canopy structure and species composition and can promote the differentiation of two vegetation phases when it is large enough. As such contrasts may be also reflected by differences in averaged functional traits of plants, it strengthens the importance of considering such spatial variability, and not only the mean response to disturbance, to infer the impact of disturbances on the processes and dynamics (Benedetti-Cecchi 2003).

In the context of grassland management and conservation, these results stress the importance to take into account the different spatial phases created by herbivores and to study their impact at different spatial scales. In particular, the sampling of vegetation should be organized according to the spatial patterns of grazing, i.e. to the corresponding relevant sorts of habitats or patches created by herbivores, which would provide much more power to detect grazing effects (Huntly, 1995; Adler et al. 2001).

References

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

Arnthórsdóttir, S., 1994. Colonization of experimental patches in mown grassland. Oikos 70, 73-79.

Bakker, J.P., de Leeuw, J., van Wieren, S.E., 1983. Micro-patterns in grassland vegetation created and sustained by sheep-grazing. Vegetatio 55, 153-161.

Benedetti-Cecchi, L., 2003. The importance of the variance around the mean effect size of ecological processes. Ecology 84, 2335-2346.

Berg, G., Esselink, P., Groeneweg, M., Kiehl, K., 1997. Micropatterns in Festuca rubra-dominated salt-marsh vegetation induced by sheep grazing. Plant Ecology, janv-14.

Bergelson, J., Newman, J.A., Floresroux, E.M., 1993. Rates of weed spread in spatially heterogeneous environments. Ecology 74, 999-1101.

Bolker, B.M., Pacala, S.W., 1999. Spatial moment equations for plant competition: Understanding spatial strategies and the advantages of short dispersal. American Naturalist 153, 575-602.

Bullock, J.M., Clear Hill, B., Silvertown, J., Sutton, M., 1995. Gap colonization as a source of community change: effects of gap size and grazing on the rate and mode of colonization by different species. Oikos 72, 273-282.

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

Cingolani, A.M., Posse, G., Collantes, M.B., 2005. Plant functional traits, herbivores selectivity and response to sheep grazing in Patagonian steppe grasslands. Journal of Applied Ecology 42, 50-59.

Cornelissen, J.H.C., Thompson, K., 1997. Functional leaf attributes predict litter decomposition rate in herbaceous plants. New Phytologist 135, 109-114.

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., Pérez-Harguindeguy, N., Pérez-Rontomé, 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.

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.

Foster, B.L., Gross, K.L., 1998. Species richness in a successional grassland: effects of nitrogen enrichment and plant litter. Ecology 79, 2593–2602.

Garnier, E., Cortez, J., Billès, G., Navas, M.-L., Roumet, C., Debussche, M., Laurent, G., Blanchard, A., Aubry, D., Bellmann, A., Neill, C., Toussaint, J.-P., 2004. Plant functional markers capture ecosystem properties during secondary succession. Ecology 85, 2630-2637.

Grime, J.P., 1973. Competitive exclusion in herbaceous vegetation. Nature 242, 344–347.

Grime, J.P., 2001. Plant strategies, vegetation processes, and ecosystem properties. John Wiley & Sons Ltd, Chichester, UK.

Grubb, P.J., 1977. The maintenance of species-richness in plant communities: the importance of the regeneration niche. Biological Review 52, 107-145.

Herben, T., Krahulec, F., Hadincova, V., Pechackova, S., 1997. Fine-scale species interactions of clonal plants in a mountain grassland: A removal experiment. Oikos 78, 299-310.

Hulme, P.D., Pakeman, R.J., Torvell, L., Fisher, J.M., Gordon, I.J., 1999. The effects of controlled sheep grazing on the dynamics of upland Agrostis-Festuca grassland. Journal of Applied Ecology 36, 886-900.

Hutchings, M.J., 1999. Clonal plant as cooperative systems: benefits in heterogeneous environments. Plant Species Biology 14, 1-10.

Jónsdóttir, I.S., Callaghan, T.V., 1989. Localized defoliation stress and the movement of ^{14}C-photoassimilates between tillers of *Carex bigelowii*. Oikos 54, 211-219.

Jónsdóttir, I.S., Callaghan, T.V., 1999. Localized defoliation stress and the movement of ^{14}C-photoassimilates between tillers of *Carex bigelowii*. Oikos 54, 211-219.

Kohler, F., Gillet, F., Gobat, J.M., Buttler, A., 2006. Effect of cattle activities on gap colonization in mountain pastures. Folia Geobotanica 41, 289-304.

Körner, C., 1999. Alpine Plant Life. Functional Plant Ecology of High Mountain Ecosystems. Springer-Verlag, Berlin.

Kotanen, P.M., 1997. Effects of gap area and shape on recolonisation by grassland plants with different reproductive strategies. Canadian Journal of Botany 75, 352–361.

Laca, E.A., 2000. Modelling spatial aspects of plant-animal interactions. In: Lemaire, G., Hodgson, J., Moraes, A., Nabinger, C., Carvalho, P.C. (Eds.), International symposium on grassland ecophysiology and grazing ecology, Curitiba, Parana, Brazil, pp. 209-231.

Louault, F., Pillar, V.D., Aufrère, J., Garnier, E., Soussana, J.-F., 2005. Plant traits and functional types in response to reduced disturbance in a semi-natural grassland. Journal of Vegetation Science 16, 151-160.

Lovett-Doust, L., 1981. Population dynamics and local specialization in a clonal perennial (Ranunculus repens). I. The dynamics of ramets in contrasting habitats. Ecology 69, 743-755.

Magurran, A.E., 2004. Measuring Biological Diversity. Blackwell Science, United Kingdom.

Mayer, R., Erschbamer, B., 2011. Seedling recruitment and seed-/microsite limitation in traditionally grazed plant communities of the alpine zone. Basic and Applied Ecology 12, 10-20.

McNaughton, S.J., 1979. Grazing as an optimization process: grass- ungulate relationships in the Serengeti. American Naturalist 113, 691-703.

McNaughton, S.J., 1984. Grazing lawns: animals in herds, plant form, and coevolution. The American Naturalist 124, 863-886.

McNaughton, S.J., 1985. Ecology of a grazing ecosystem: The Serengeti. Ecological Monographs 55, 259-294.

Mouissie, A.M., Apol, M.E., Heil, G.W., van Diggelen, R., 2008. Creation and preservation of vegetation patterns by grazing. Ecological Modelling 218, 60-72.

Olofsson, J., de Mazancourt, C., Crawley, M.J., 2008. Spatial heterogeneity and plant species richness at different spatial scales under rabbit grazing. Oecologia 156, 825-834.

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

Pielou, E.C., 1966. Shannon's Formula as a Measure of Specific Diversity: Its Use and Misuse. American Naturalist 100, 463-465.

R Development Core Team, 2008. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. ISBN 3-900051-07-0, URL http://www.R-project.org

Rameau, J.C., Mansion, D., Dumé, G., Timbal, J., Lecointre, A., Dupont, P., Keller, R., 1993. Flore forestière française. Tome 1: Plaines et collines.

Ring, C.B., Nicholson, R.A., Launchbaugh, J.L., 1985. Vegetational traits of patch-grazed rangeland in West-central Kansas. Journal of Range Management 38, 51-55.

Ring II, C.B., Nicholson, R.A., Launchbaugh, J.L., 1985. Vegetational traits of patch-grazed rangeland in West-central Kansas. Journal of Range Management, 51-55.

Rogers, W.E., Hartnett, D.C., 2001. Temporal vegetation dynamics and recolonisation mechanisms on different-sized soil disturbances in tallgrass prairie. American Journal of Botany 88, 1634–1642.

Rossignol, N., Bonis, A., Bouzillé , J.-B., 2011. Grazing-induced vegetation patchiness controls net N mineralization rate in a semi-natural grassland. Acta Oecologica, in press.

Semmartin, M., Oesterheld, M., 2001. Effects of grazing pattern and nitrogen availability on primary productivity. Oecologia 126, 225-230.

Strauss, S.Y., Agrawal, A.A., 1999. The ecology and evolution of plant tolerance to herbivory. Trends in Ecology and Evolution 14, 179-185.

Tilman, D., 1994. Competition and biodiversity in spatially structured habitats. Ecology 75, 2-16.

Tilman, D., Pacala, S., 1993. The maintenance of species richness in plant communities. University of Chicago Press, Chicago.

Vandvik, V., 2004. Gap dynamics in perennial subalpine grasslands: trends and processes change during secondary succession. Journal of Ecology 92, 86-96.

WallisDeVries, M.F., Laca, E.A., Demment, M.W., 1999. The importance of scale of patchiness for selectivity in grazing herbivores. Oecologia 121, 355-363.

WallisDeVries, M.F., Schippers, P., 1994. Foraging in a landscape mosaic: selection for energy and minerals in free-ranging cattle Oecologia 100, 107-117.

Willms, W.D., Dormaar, J.F., Schaalje, G.B., 1988. Stability of grazed patches on rough fescue grasslands. Journal of Range Management 41, 503-508.

Wilson, P.J., Thompson, K., Hodgson, J.G., 1999. Specific leaf area and leaf dry matter content as alternative predictors of plant strategies. New Phytologist 143, 155-162.

Wilson, S.D., Tilman, D., 1993. Plant competition and ressource availability in response to disturbance and fertilization. Ecology 74, 599-611.

Zobel, M., Otsus, M., Liira, J., Moora, M., Möls, T., 2000. Is small-scale species richness limited by seed availability or microsite availability? 81, 3274-3282.

Chapitre II.2 - Le patron spatial de défoliation influence-t-il l'hétérogénéité spatiale des espèces et des traits ? Une approche expérimentale

Résumé

L'hétérogénéité spatiale de la végétation au sein des communautés prairiales peut être créée par la défoliation sélective des herbivores. Cependant les effets comparés de différents patrons spatiaux de défoliation, i.e. avec différents grains spatiaux, sont relativement méconnus, en particulier leurs conséquences respectives sur les patrons spatiaux des espèces à échelle fine. Nous avons testé, à une échelle locale (plots ~ 1m²) au sein d'une communauté subalpine traditionnellement pâturée, l'effet de la défoliation selon des patrons spatiaux réalisés à trois grains différents (fin, moyen et grossier) en augmentant la taille des patchs défoliés pour une surface totale défoliée constante et en comparant avec un traitement non défolié. La quantification des patrons spatiaux des espèces, à l'aide d'analyses d'autocorrélation spatiale, a permis de mettre en évidence une influence du grain de défoliation sur la structuration spatiale de plusieurs espèces, bien que la majorité des espèces soit peu affectée. Notamment, l'espèce dominante *A. capillaris* présente des patrons spatiaux plus prononcés (augmentation de l'intensité de l'autocorrélation) en réponse à un grain grossier de défoliation. La mise en relation du patron spatial de cette espèce dominante avec celui de caractéristiques du couvert (hauteur, quantité de litière), à l'aide de cross-corrélogrammes, permet de montrer une association spatiale significative favorisée par le traitement au grain le plus grossier. De plus, la caractérisation des patrons spatiaux valeurs agrégées de différents traits végétatifs montre une modification des patrons spatiaux de la hauteur végétative en réponse au grain le plus grossier, ce qui suggère que l'effet cumulatif des changements spatiaux de plusieurs espèces à ce grain, entraîne une réponse spatiale en termes de traits. Il semble donc qu'à partir d'une valeur seuil, le grain spatial de défoliation peut favoriser la formation d'un patron spatial de certaines espèces dominantes et satellites plus fort, susceptible au cours du temps de conduire à une divergence marquée de la structure spatiale interne des différents patchs. Ces résultats soulignent l'importance d'étudier les patrons spatiaux des plantes à des échelles fines pour obtenir une meilleure compréhension des mécanismes liés aux herbivores dans la création de l'hétérogénéité spatiale de la végétation au sein de communautés diversifiées.

Introduction

Aux échelles fines, l'hétérogénéité spatiale des communautés prairiales est fortement liée aux dynamiques spatiales des espèces qui la composent. L'étude des patrons spatiaux des espèces au sein des communautés apparaît alors essentielle pour la compréhension de la dynamique et du fonctionnement des communautés (Tilman and Kareiva, 1997; Murrell *et al.*, 2001) ainsi que pour appréhender les mécanismes de la coexistence des espèces dans ces communautés (Herben *et al.*, 1993; Pacala, 1997).

En milieu prairial dominé par des espèces pérennes, la dynamique spatiale des espèces est très fortement liée à leur stratégie de dispersion clonale (Lovett-Doust, 1981; Herben and Hara, 2003; Pottier *et al.*, 2007; Benot *et al.*, 2010; Pottier and Evette, 2010). Certaines espèces ont la capacité de se propager sur de grandes distances et peuvent former de grands patchs lâches (e.g. stratégie 'guerilla') alors que d'autres s'agrègent fortement sur de courtes distances et forment des patchs localisés mais denses (e.g. stratégie 'phalanx') (Lovett-Doust, 1981). L'expansion spatiale des espèces peut cependant être modulée par de nombreux facteurs externes comme l'hétérogénéité de la ressource lumineuse ou des nutriments (Huber and Wiggerman, 1997; Law *et al.*, 2002) ou les processus biotiques tels que la compétition intra ou inter-spécifique (Thorhallsdottir, 1990; Tilman, 1994; Herben *et al.*, 2001). Mais surtout, en milieu pâturé, la dynamique spatiale des espèces peut être fortement influencée par les perturbations liées aux herbivores et, en particulier, la défoliation, qui endommage directement les individus, agit sur l'hétérogénéité de la ressource lumineuse et influence les interactions biotiques (Bergelson, 1990; Adler *et al.*, 2001).

Dans les prairies pâturées, la défoliation par les herbivores a lieu le plus souvent de manière hétérogène, de part l'expression de la sélectivité des herbivores (Bergelson, 1990; WallisDeVries *et al.*, 1999; Adler *et al.*, 2001). A des échelles spatiales fines (i.e. à l'intérieur d'une station d'alimentation choisie par les herbivores), la sélection spatiale se fait par rapport à la perception de l'hétérogénéité du couvert qu'ont les herbivores et peut se traduire par un choix plus ou moins précis et ainsi par différentes tailles de bouchées, selon, entre autres facteurs, les caractéristiques morphologiques et physiologiques des herbivores (Wright *et al.*, 2001; Ménard *et al.*, 2002; Parsons and Dumont, 2003). Cela peut induire différents patrons de défoliation variant notamment par le grain de la maille de défoliation, i.e. la taille respective des zones défoliées et non défoliées et leur répétition dans l'espace.

Les conséquences de différents patrons spatiaux de la défoliation, et en particulier du grain auquel ils ont lieu, sur la dynamique spatiale fine des espèces ont été peu étudiées alors qu'ils pourraient permettre une meilleure compréhension des mécanismes liés aux herbivores dans la création de l'hétérogénéité spatiale des communautés.

Le grain de l'hétérogénéité spatiale de la défoliation peut potentiellement jouer un rôle important dans la structure spatiale des communautés en déterminant le degré d'hétérogénéité des conditions abiotiques et biotiques (Semmartin and Oesterheld, 2001; Chapitre II.1). Une augmentation du grain de l'hétérogénéité de la défoliation peut en effet conduire à de plus grands contrastes des conditions abiotiques et biotiques et une dynamique plus différenciée du patch défolié par rapport à la végétation adjacente non défoliée, notamment via la diminution des effets de bordures (Chapitre II.1). De grands patchs de défoliation peuvent par exemple favoriser la recolonisation par des espèces peu compétitives pour la ressource lumineuse par un effet fort sur l'accès à cette ressource et également augmenter les chances d'installation de l'arrivée d'une propagule par phénomènes aléatoires (Grubb, 1977; Kotanen, 1997). A l'inverse, un grain plus fin de défoliation réduit l'effet positif d'accès à la lumière (Semmartin and Oesterheld, 2001), maintient une certaine compétition par des effets de bordures et limite ainsi les phénomènes de recrutement aléatoire par propagules en donnant la priorité à des mécanismes de recolonisation par élongation clonale des espèces voisines (Bullock *et al.*, 1995; Kotanen, 1997). Bien sûr ces mécanismes ne modifient les dynamiques spatiales des espèces qu'en fonction de la tolérance de chaque espèce à la défoliation. Les patches défoliés peuvent ainsi soit être des barrières limitant l'extension spatiale des espèces qui sont peu tolérantes à la défoliation, soit représenter des opportunités (via la limitation de la compétition) pour les espèces tolérantes ou voisines non touchées, voir stimulées par la défoliation (Benot *et al.*, 2009). Les espèces tolérantes sont par exemple celles qui ont la capacité de repousser par intégration clonale depuis des ramets non défoliés (Hutchings, 1999).

Dans cette étude, nous testons l'effet de patrons spatiaux de la défoliation à trois grains différents sur la réponse spatiale des espèces d'une communauté prairiale subalpine à l'aide de grilles spatialisées. La réponse spatiale des espèces aux différents traitements est quantifiée à l'aide de mesures d'autocorrélation spatiale (Legendre and Fortin, 1989). Dans le but de déterminer si les patrons spatiaux des espèces sont liés à des changements de la physionomie du couvert (hauteur, proportion de litière) engendrés par les patrons de défoliation (Chapitre II.1), nous testons également les liens spatiaux entre les espèces et

caractéristiques du couvert en utilisant des mesures de cross-corrélations. Enfin, de manière à déterminer si des changements des patrons des espèces supportent des changements des patrons de traits végétatifs des espèces, nous avons aussi quantifié les patrons spatiaux des valeurs agrégées de différents traits à l'aide de mesures d'autocorrélation spatiale.

Notre hypothèse principale est que les modifications des patrons spatiaux des plantes en réponse à la défoliation sont fonction du grain spatial auquel est appliquée l'hétérogénéité de la défoliation, en raison de l'importance des effets de bordures dans la repousse des zones défoliées. A un grain fin, en raison de la repousse possible par intégration clonale entre ramets, on peut s'attendre à ne détecter que peu de changements. A un grain grossier, l'augmentation des contrastes des conditions abiotiques et biotiques, entre patchs défoliés et non défoliés, peut favoriser l'agrégation intraspécifique de certaines espèces exploitatrices des espaces libres et riches en ressources dans les patchs défoliés ou des espèces ne tolérant pas les dommages de la défoliation dans les patchs non défoliés.

Matériel et Méthodes

Site d'étude

L'expérimentation a été établie sur une communauté végétale subalpine localisée à une altitude de 1550 m au sein de l'alpage de la Molière (300 ha), dans le massif du Vercors (5°35'49''E, 45°11'16''N). L'alpage est utilisé durant la saison estivale (Juin-Septembre) pour le pâturage. Cet alpage a été traditionnellement pâturé par des troupeaux ovins mais est désormais pâturé extensivement par des troupeaux de génisses (environ 0.3 UGB par ha) depuis 25 ans. Le climat est subalpin avec des précipitations annuelles importantes (1492 mm, moyenne sur 10 ans), de faibles températures hivernales (la température est en moyenne de -2°C en Janvier) et une longue période d'enneigement (couramment de Novembre à Avril). Durant les mois d'été (Juin-Septembre), les précipitations sont en moyenne de 621 mm et la température avoisine en moyenne 14.5°C (http://climatheque.meteo.fr). La communauté subalpine étudiée peut être rattachée à l'association du *Triseto-Polygonion bistortae* dont la matrice végétale est composée de *Festuca rubra*, *Agrostis capillaris*, *Phleum alpinum* et de graminées acidophiles comme *Deschampsia flexuosa* et *Nardus stricta*. De nombreuses herbacées sont présentent au sein de la matrice graminéenne constituant une richesse spécifique élevée (50-60 espèces/100

m²). La communauté est relativement productive pour une communauté subalpine avec une biomasse mesurée au pic de production d'environ 3 $t.ha^{-1}$.

Dispositif expérimental

Vingt-quatre plots permanents de 80×80 cm ont été établis en juillet 2008 et disposés en 3 rangées de 4 plots dans deux blocs considérés indépendants. Les blocs ont été mis en défens pour éviter l'interaction entre le pâturage par les génisses et les traitements expérimentaux. La taille des plots a été choisie de façon à ce qu'ils soient suffisamment larges pour être représentatifs des assemblages locaux d'espèces de la communauté étudiée mais suffisamment petits pour que les conditions abiotiques puissent être considérées homogènes au sein de chaque plot. Chaque plot a été sub-divisé selon une grille de 8 x 8 cellules de 10 x 10 cm chacune (64 cellules au total par plot).

Les trois traitements de défoliation de la végétation ont été réalisés selon trois patrons spatiaux différant par leur grain (fin, moyen, grossier). Un quatrième traitement correspond à l'absence totale de défoliation sur le plot. Six réplicats ont été réalisés par traitement (attribué aléatoirement au sein de chacune des 3 rangées dans les deux blocs). Dans les trois traitements avec défoliation, la biomasse aérienne des plantes a été coupée (à 1 cm du sol) sur 50 % de la surface des plots selon différents patrons spatiaux de défoliation, dépendant de chaque traitement, résultant en trois différentes mosaïques de patchs défoliés et non défoliés (Figure 1). La mosaïque à grain fin (T1) a été réalisée en coupant la végétation dans une cellule (100 cm²) sur deux, la mosaïque à grain moyen (T4) en coupant 4 cellules contigües (arrangées en un carré de 400 cm²) sur deux et la mosaïque à grain grossier (T16) en coupant 16 cellules correspondant à un quartier du plot (1600 cm²) sur deux (Figure 1). Les coupes ont été réalisées pour la première fois en juillet 2008. Chaque année de l'expérimentation, les coupes de végétation ont été réalisées après les relevés de végétation. Chaque grille de 64 cellules a pu être positionnée chaque année au même endroit grâce aux clous métalliques et aux tiges de plastiques matérialisant chaque plot.

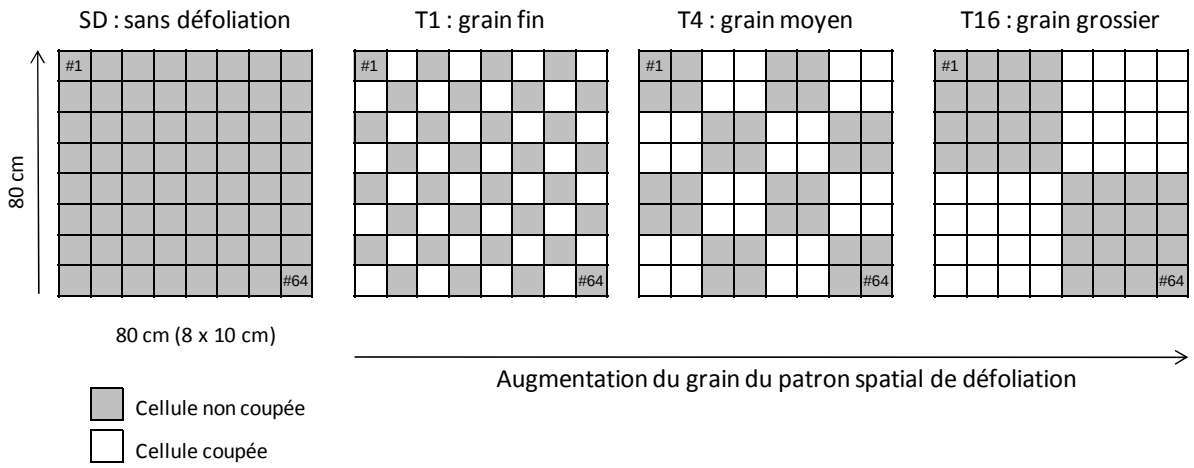

Figure 1: Représentation des quatre traitements : un traitement sans défoliation (SD), et trois traitements avec défoliation. Pour les traitements de défoliation, la végétation a été coupée sur 50 % de la surface de chaque plot et seul le grain du patron spatial de la défoliation varie.

Echantillonnage de la végétation

Dans chacune des 64 cellules et pour chacun des 24 plots, l'échantillonnage de la végétation a consisté à mesurer la hauteur du couvert (comme la hauteur du couvert dominant) et à estimer l'abondance (comme le pourcentage de recouvrement du sol) de toutes les espèces présentes et de la litière. L'échantillonnage de la végétation a été réalisé pour la première fois en juillet 2008 avant la première application des coupes de manière à représenter l'état initial (A0) et ensuite en juillet 2009 (A1) et juillet 2010 (A2) avant les coupes.

En 2009, nous avons mesuré 5 traits fonctionnels : la hauteur végétative (Hveg), la surface spécifique foliaire (SSF), la teneur en matière sèche des feuilles et tiges (TMS), la teneur en azote des feuilles (TNF) et la teneur en carbone des feuilles (TCF). Ces traits ont été choisis car ils peuvent refléter les stratégies des espèces en réponse à la défoliation et aux conditions abiotiques du milieu (Wilson *et al.*, 1999; Diaz *et al.*, 2001) mais également refléter des processus de l'écosystème comme le turnover des nutriments (Garnier *et al.*, 2004; Lavorel *et al.*, 2004). D'après les protocoles décrits dans Cornelissen *et al*. (2003), nous avons estimé Hveg avec 20 réplicats par espèces, et la SSF, TMS, TNF et TCF avec 10 réplicats par espèces. Nous avons mesuré les traits de toutes les espèces, nécessaires pour obtenir au moins 80 % de recouvrement dans chacune des 64 cellules de chaque plot. Nous avons calculé les valeurs agrégées de chaque trait à l'échelle des cellules en moyennant les valeurs

de traits des différentes espèces et en les pondérant selon l'abondance relative des espèces (Garnier *et al.*, 2004).

Analyse de la structuration spatiale des espèces (ou patrons spatiaux)

L'analyse de la structuration spatiale des espèces permet d'appréhender l'hétérogénéité spatiale de manière spatialement explicite, en intégrant de manière formelle la position spatiale de chaque cellule en même temps que les valeurs prises par les espèces au sein de chaque cellule. Nous avons analysés les patrons spatiaux de l'abondance des 10 espèces principales (*Festuca rubra* et *Deschampsia flexuosa* ont cependant été traitées ensemble comme une seule espèce, cf Chapitre II.1). Les patrons spatiaux sont quantifiés par la dépendance spatiale de ces variables sur chacune des grilles de 64 cellules. Nous avons utilisé une mesure d'autocorrélation spatiale pour tester la significativité statistique de la dépendance spatiale (Fortin et al. 2002). Celle-ci a été calculée à l'aide du coefficient *I* de Moran qui mesure le degré de corrélation (ou intensité de la dépendance spatiale) entre les valeurs d'une variable en différentes locations, séparées d'une classe de distance donnée (Cliff and Ord, 1981; Fortin *et al.*, 2002). A une classe de distance donnée, une valeur du coefficient *I* de Moran proche de 1 indique une forte autocorrélation spatiale positive alors qu'une valeur proche de 0 indique l'absence de corrélation et des valeurs approchant -1 indiquent une forte autocorrélation spatiale négative.

En raison de la résolution d'échantillonnage de nos grilles de 64 cellules de 10 x 10 cm, nous avons choisi de calculer le coefficient *I* de Moran aux classes de distance 10, 20, 30, 40, 50, 60 et 70 cm pour les variables mesurées sur l'ensemble des cellules. A chaque classe de distance testée, le nombre de paires de cellules séparées par la classe de distance est suffisant (>150) pour assurer la puissance des tests statistiques. La significativité des autocorrélations spatiales a été testée pour chaque classe de distance en utilisant un test des randomisations et en plaçant le seuil de significativité à $p<0.05$ (Legendre and Legendre, 1998).

Des autocorrélogrammes ont été construits en projetant les coefficients *I* de Moran en fonction des classes de distance (Legendre and Fortin, 1989). Les autocorrélogrammes permettent d'estimer la taille de patch (ou étendue de la dépendance spatiale) des variables étudiées qui correspond à la classe de distance maximale à laquelle la variable montre une autocorrélation spatiale positive significative (Legendre and Fortin, 1989), pouvant refléter l'extension spatiale des espèces. L'intensité de l'autocorrélation à la première classe de

distance peut elle, refléter l'intensité de l'agrégation intraspécifique des espèces à cette classe de distance.

Dans le but de déterminer si le cumul des changements des patrons spatiaux des espèces supportait des changements des patrons des traits, nous avons aussi réalisé les calculs d'autocorrelation spatiale sur les valeurs des traits agrégés calculés à l'échelle des cellules.

Ces analyses ont été réalisées avec le logiciel PASSAGE, version 2.0 (Rosenberg and Anderson, 2011).

Analyse de l'association spatiale entre les espèces et les caractéristiques du couvert

La détermination de relations spatiales potentielles entre les espèces et les caractéristiques du couvert mesurées à l'échelle des cellules (hauteur, litière) a été réalisée à l'aide de cross-corrélogrammes. Une cross-corrélation significative et positive à une classe de distance donnée indique que lorsqu'une valeur haute de la première variable est détectée dans une cellule, des valeurs hautes de la deuxième variable sont présentes dans les cellules distantes de la classe testée. Ainsi une cross-corrélation significative et positive aux premières classes de distances testées indique souvent l'adéquation spatiale des patrons spatiaux de chaque variable. Nous avons réalisé des cross-corrélations seulement avec une espèce principale (*A. capillaris*) car la plus faible abondance des autres espèces (et notamment leur absence de nombreuses cellules au sein des plots) n'a pas permis d'obtenir des relations significatives. Le coefficient *I* de Moran a été utilisé comme coefficient de cross-corrélation pour tester l'écart à l'indépendance de l'association entre les couples de variables à chacune des classes de distances testées. La significativité de l'écart a été testée à l'aide d'un test de randomisation et en suivant la procédure progressive de Bonferroni (Legendre and Legendre, 1998). Les analyses ont été réalisées avec R 2.8.0 (R Development Core Team, 2008) en utilisant la fonction 'correlog' du package 'ncf'.

Traitement statistique

Pour tester l'effet du traitement, de l'année et de leur interaction, nous avons utilisé un modèle hiérarchisé d'analyse de la variance avec des effets mixtes. Les effets du bloc, du traitement (T1, T4, T16, SD), et de l'année (A1, A2) ont été testés comme des effets fixes

alors que les plots ont été testés comme un effet emboité et aléatoire (chaque plot étant l'unique représentant de lui-même parmi un nombre très grand de plot possibles). Nous avons pris en compte l'état initial des variables en utilisant leur valeur mesurée en 2008 comme covariable, de manière à s'affranchir de la variabilité initiale entre plots.

Les données testées sont les caractéristiques des patrons spatiaux des espèces et des traits issues des autocorrélogrammes : la taille de patch, correspondant à l'étendue de la dépendance spatiale, et les coefficients *I* de Moran à chaque classe de distance testée, correspondant à l'intensité de la dépendance spatiale.

De même pour les cross-corrélogrammes nous avons testé les effets des traitements sur la distance de la dépendance spatiale et son intensité (coefficients *I* de Moran à chaque classe de distance testée) entre les espèces d'une part et la physionomie du couvert d'autre part. Nous avons vérifié la normalité et l'homogénéité des variances et réalisé des transformations logarithmiques lorsque nécessaire.

Ces analyses ont été réalisées avec R 2.8.0 (R Development Core Team, 2008) en utilisant le package 'nlme'.

Résultats

Structures spatiales des espèces en réponse au grain de défoliation

La majorité des espèces présentent une autocorrélation spatiale significative et positive à la première classe de distance et parfois également à la deuxième classe de distance aux différents moments de l'expérimentation (Figures 2-4). Ceci révèle la formation de patches par ces espèces sur des distances très courtes (10 à 20 cm). Globalement, les coefficients *I* de Moran sont relativement faibles (i.e. <0.3) ce qui indique une agrégation spatiale assez lâche sur les distances de 10 à 20 cm, excepté pour *Thymus serpyllum* qui forme des patches plus dense (coefficients >0.5, Figure 4d).

Les traitements de défoliation n'ont pas modifié la taille de patch des espèces, excepté pour une espèce, *Trifolium repens* (Table 1), dont la taille de patch est légèrement plus grande dans le traitement au grain grossier après deux ans d'expérimentation que dans les autres traitements (13.3 cm dans ce traitement contre 8.3 cm; 6.7 cm et 5 cm, en moyenne, dans les traitements aux grain fin, moyen et sans défoliation respectivement).

Les traitements ont en revanche modifié significativement l'intensité de l'autocorrélation spatiale de certaines espèces au bout de deux ans d'expérimentation (Table 1). Pour certaines espèces, les modifications liées aux traitements ne sont cependant pas interprétables étant donné que des différences significatives sont trouvées entre des valeurs d'aucorrelation spatiale elles-mêmes non significatives (voir par exemple *Trifolium pratense* à la classe de distance de 50 cm, Figure 3b). En revanche pour les espèces *A. capillaris, Lotus corniculatus, Luzula campestris* et *T. repens,* un effet significatif des traitements est détecté de par des différences entre le traitement de défoliation au grain le plus grossier, où l'autocorrelation est très significative, et les trois autres traitements où l'autocorrelation est plus faiblement significative, voir non significative. En effet le patron spatial de ces espèces est plus prononcé à la première classe de distance (i.e. intensité de l'autocorrélation spatiale plus forte) et/ou à la 4eme classe de distance dans le traitement de défoliation au grain grossier que dans les trois autres traitements (Figure 2a, 3c, 4c) indiquant une plus forte agrégation de ces espèces dans le traitement de défoliation au grain grossier au sein de cellules séparées de 10 cm et/ou un plus grand contraste entre cellules distantes de 40 cm. Pour *L. corniculatus* l'autocorrelation est plus prononcée aux classes de distances de 60 et 70 cm dans le traitement au grain le plus grossier (Figure 3a).

	DF/Error	Taille de patch	Moran's *I*						
			10 cm	20 cm	30 cm	40 cm	50 cm	60 cm	70 cm
		F	*F*	*F*	*F*	*F*	*F*	*F*	*F*
A. capillaris									
Covariable 2008	1 ; 18	13.6**	7.9*	8.2*	6.2*	3.8.	5.5*	1.4	8.0*
Bloc	1 ; 18	0.6	1.1	2.2	0.0	0.0	4.0.	0.7	0.1
Traitement	3 ; 18	1.2	2.2	1.6	2.0	3.5*	0.5	1.5	0.9
Année	1 ; 20	0.1	0.9	0.1	0.0	1.5	0.2	0.9	0.1
Traitement x Année	3 ; 20	0.9	2.7.	2.2	0.3	4.9*	3.8*	0.0	1.0
A. millefolium									
Covariable 2008	1 ; 18	0.6	3.0.	0.3	2.3	0.7	6.5*	0.0	0.1
Bloc	1 ; 18	1.8	1.3	0.3	0.7	0.0	0.1	0.0	0.1
Traitement	3 ; 18	1.4	2.1	1.5	1.6	0.5	1.1	0.3	0.1
Année	1 ; 20	4.2*	0.3	1.7	4.7*	2.0	1.7	0.0	2.5
Traitement x Année	3 ; 20	1.0	0.2	0.1	1.4	1.0	0.9	1.3	0.1
D. flexuosa & F. rubra									
Covariable 2008	1 ; 18	3.7.	0.1	13.**	8.8**	5.0*	5.2*	4.6*	12.**
Bloc	1 ; 18	0.4	0.2	0.0	0.2	0.3	1.9	0.0	2.7
Traitement	3 ; 18	0.6	0.7	0.3	1.0	0.3	1.1	0.0	1.0
Année	1 ; 20	0.5	0.2	0.2	0.4	0.0	0.0	0.7	0.0
Traitement x Année	3 ; 20	0.2	0.1	0.4	0.4	0.4	3.8*	0.5	0.1
H. maculatum									
Covariable 2008	1 ; 18	0.8	5.2*	3.3.	0.5	4.1.	5.5*	0.2	17.1***
Bloc	1 ; 18	0.1	0.8	0.4	0.0	0.9	0.0	3.2.	0.0
Traitement	3 ; 18	0.4	1.3	0.0	0.7	1.9	2.0	1.9	2.2
Année	1 ; 20	0	0.0	0.1	0.6	0.4	0.1	3.6.	0.3
Traitement x Année	3 ; 20	0.7	0.5	0.5	0.4	0.3	0.7	2.0	0.6
L. corniculatus									
Covariable 2008	1 ; 18	25.***	38.4***	11.5***	8.9**	9.5**	18.0**	31.4***	21.8***
Bloc	1 ; 18	2.1	0.0	0.1	0.0	0.9	0.0	0.4	0.1
Traitement	3 ; 18	0.9	0.7	2.3	1.1	1.8	0.5	4.1*	4.1*
Année	1 ; 20	0.5	0.3	0.2	2.1	0.5	0.4	0.1	7.5*
Traitement x Année	3 ; 20	0.7	1.1	0.6	1.6	0.6	0.0	1.5	2.4.
L. campestris									
Covariable 2008	1 ; 18	0.3	0.8	0.0	1.2	0.6	0.0	6.2*	0.3
Bloc	1 ; 18	0.9	0.6	0.0	0.6	0.0	0.4	1.5	0.1
Traitement	3 ; 18	3.0.	3.3*	1.3	0.5	2.3	1.6	0.0	1.1
Année	1 ; 20	1.3	0.6	0.9	0.3	3.1.	0.8	0.2	0.4
Traitement x Année	3 ; 20	1.0	2.9.	3.4*	2.0	1.5	0.4	0.9	1.1
N. stricta									
Covariable 2008	1 ; 18	6.2*	11.2**	3.1.	17.7**	10.1**	5.7*	3.6.	11.3**
Bloc	1 ; 18	0.0	0.2	0.5	0.0	0.0	0.0	0.2	0.5
Traitement	3 ; 18	1.6	1.4	2.8.	1.1	0.0	0.4	0.1	0.5
Année	1 ; 20	0.0	0.6	2.0	1.8	3.4.	5.6*	3.2.	3.5.
Traitement x Année	3 ; 20	0.3	1.4	1.7	1.3	0.2	1.9	1.0	0.8
T. pratense									
Covariable 2008	1 ; 18	48.***	0.5	0.1	2.3	7.8*	199.7***	66.2***	21.5***
Bloc	1 ; 18	0.0	1.5	1.4	1.5	0.6	0.0	0.7	0.1
Traitement	3 ; 18	0.3	2.1	0.4	0.2	0.1	4.4*	1.2	0.9
Année	1 ; 20	0.1	12.**	1.7	0.6	2.8	0.2	0.1	0.3
Traitement x Année	3 ; 20	2	1.3	0.9	0.8	2.0	0.9	1.0	1.4
T. repens									
Covariable 2008	1 ; 18	6.4*	2.9	4.1.	0.8	6.3*	1.5	3.7.	20.1***
Bloc	1 ; 18	0.6	0.8	0.1	1.0	5.9*	0.0	0.0	0.0
Traitement	3 ; 18	3.5*	5.0*	1.3	1.9	2.6.	1.2	1.4	1.5
Année	1 ; 20	3.5.	4.9*	0.2	0.2	1.3	5.5*	1.5	1.0
Traitement x Année	3 ; 20	0.2	0.3	1.2	3.0*	0.4	0.3	0.6	1.0
T. serpyllum									
Covariable 2008	1 ; 18	2.1	273.0***	81.0***	4.4*	131.4***	5.4*	1.7	1.8
Bloc	1 ; 18	0.1	0.5	0.0	0.3	3.2.	1.4	0.1	0.0
Traitement	3 ; 18	2.2	0.8	1.8	2.9.	0.9	0.1	0.8	0.8
Année	1 ; 20	2.1	0.0	0.4	0.3	0.0	4.3*	0.3	0.4
Traitement x Année	3 ; 20	0.0	0.1	4.0*	1.1	0.9	0.3	1.2	0.8

Table 1. Résultats des ANOVAs pour le test des traitements, de l'année et de leur interaction sur la taille de patch et les coefficients *I* de Moran, aux 7 classes de distances

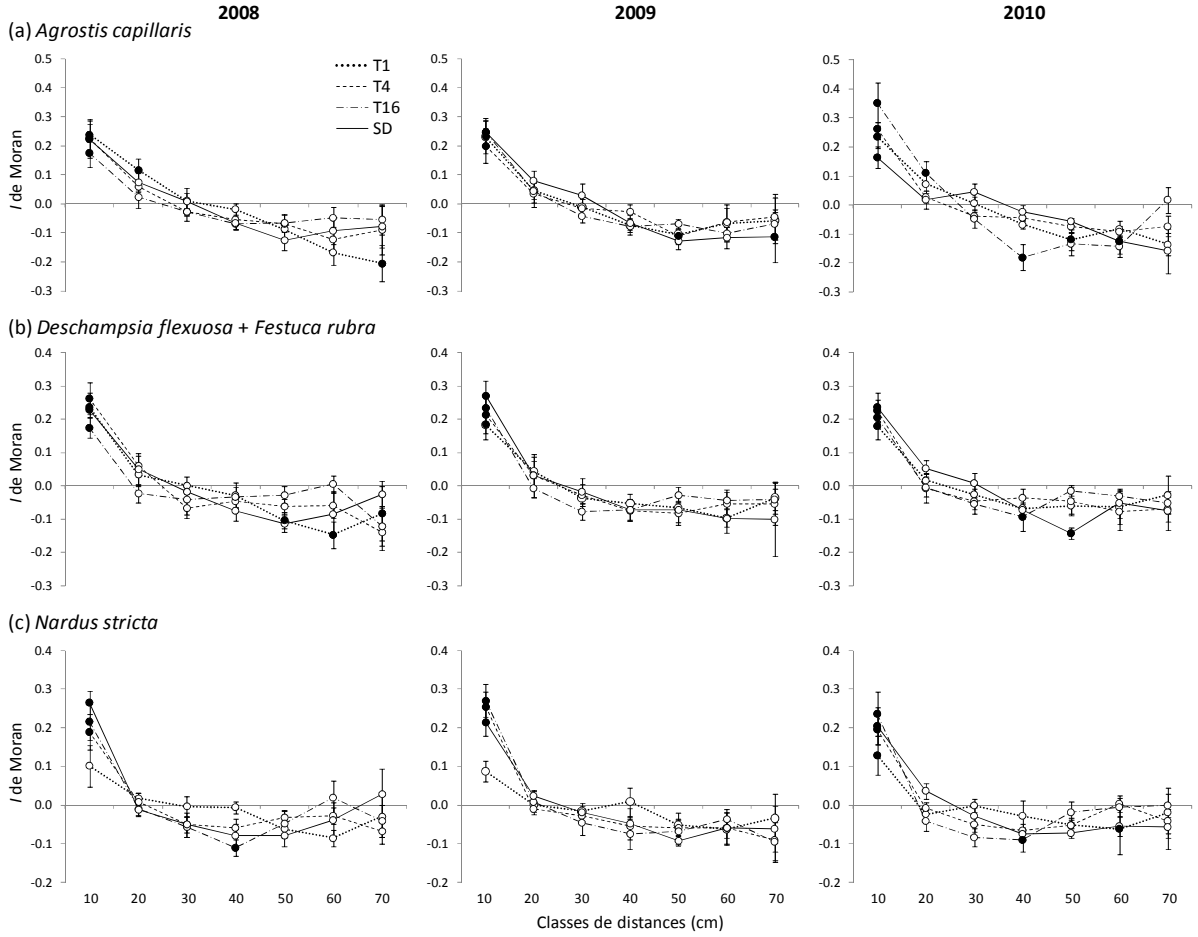

Figure 2. Autocorrélogrammes moyens (chaque point est la moyenne de 6 réplicats ± SE) des principales espèces graminéennes (*Agrostis capillaris*, *Deschampsia flexuosa* + *Festuca rubra*, *Nardus stricta*) en 2008 (état initial), 2009 et 2010 pour les 3 traitements de défoliation (grain fin : T1, grain moyen : T4, grain grossier : T16) et le traitement sans défoliation (SD). Les ronds pleins indiquent que l'autocorrélation spatiale est significative (procédure de Bonferroni) pour au moins 4 des 6 réplicats, les ronds vides indiquent que l'autocorrélation n'est pas significative pour au moins 3 des 6 réplicats.

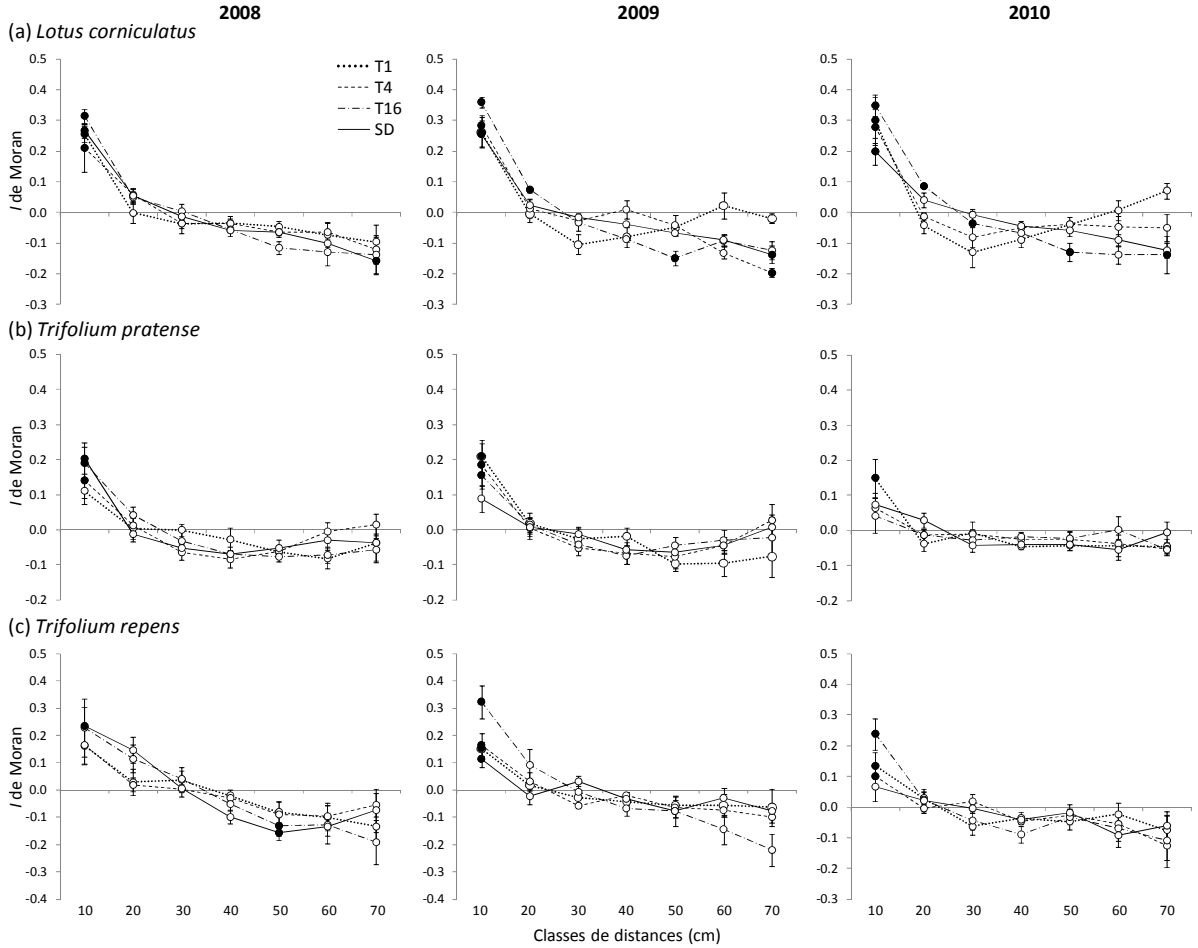

Figure 3. Autocorrélogrammes moyens (chaque point est la moyenne de 6 réplicats ± SE) des principales espèces légumineuses (*Lotus corniculatus*, *Trifolium pratense*, *Trifolium repens*) en 2008 (état initial), 2009 et 2010 pour les 3 traitements de défoliation (grain fin : T1, grain moyen : T4, grain grossier : T16) et le traitement sans défoliation (SD). Les ronds pleins indiquent que l'autocorrélation spatiale est significative (procédure de Bonferroni) pour au moins 4 des 6 réplicats, les ronds vides indiquent que l'autocorrélation n'est pas significative pour au moins 3 des 6 réplicats.

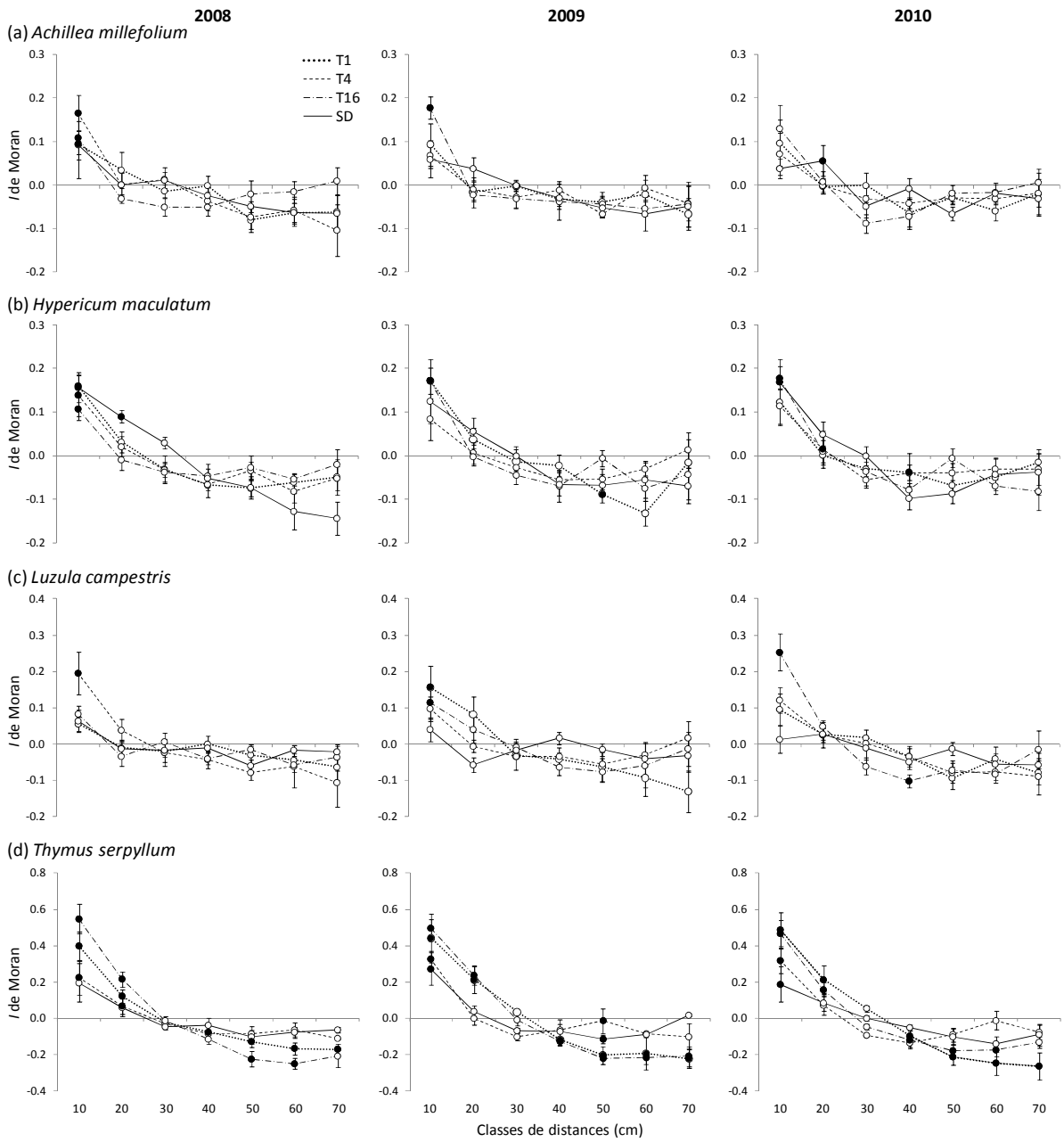

Figure 4. Autocorrélogrammes moyens (chaque point est la moyenne de 6 réplicats ± SE) des diverses, et une graminoide, les plus abondantes en 2008 (état initial), 2009 et 2010 pour les 3 traitements de défoliation (grain fin : T1, grain moyen : T4, grain grossier : T16) et le traitement sans défoliation (SD). Les ronds pleins indiquent que l'autocorrélation spatiale est significative (procédure de Bonferroni) pour au moins 4 des 6 réplicats, les ronds vides indiquent que l'autocorrélation n'est pas significative pour au moins 3 des 6 réplicats.

Cross-correlations entre *A. capillaris* et les caractéristiques du couvert

Nous ne présentons que les résultats obtenus avec l'une des graminées dominantes, *A. capillaris*, étant donné la non significativité des cross-correlations réalisées avec d'autres espèces. Au début de l'expérimentation, il existe déjà des relations spatiales entre *A.*

capillaris et les deux caractéristiques physionomiques du couvert étudiées que sont la hauteur et la litière. L'abondance d'*A. capillaris* est associée positivement à la hauteur du couvert sur des distances de 10 à 30 cm (i.e. cross-correlations positives et significatives à ces classes de distances, Figure 5a) mais n'est pas associée spatialement aux valeurs de recouvrement de la litière. Les traitements ont un impact fort sur ces relations, à différentes classes de distances (Table 2). Cet effet est majoritairement du à une différence entre le traitement de défoliation au grain grossier et les autres traitements. En effet l'association spatiale aux premières classes de distances entre *A. capillaris* et la hauteur du couvert est renforcée en réponse au traitement de défoliation au grain grossier alors qu'elle semble même disparaître dans le traitement sans défoliation (Figures 5a). De plus, des relations spatiales qui n'étaient pas significatives initialement, entre *A. capillaris* et le recouvrement de la litière le deviennent en réponse au traitement de défoliation au grain grossier (Figures 5b).

testées, pour l'abondance des espèces principales. La significativité des valeurs de la statistique de test *F* est *** : p<0.001 ; ** : p<0.01 ; * : p<0.05 ; **.** : p<0.1.

A. capillaris x		Moran's *I*						
		10 cm	20 cm	30 cm	40 cm	50 cm	60 cm	70 cm
	DF/Error	*F*	*F*	*F*	*F*	*F*	*F*	*F*
Hauteur du couvert								
Covariable 2008	1 ; 18	10.7 **	22.4 ***	36.2 ***	0.0	0.72	11.5 **	15.3 **
Bloc	1 ; 18	1.2	0.8	1.3	0.1	0.0	0.1	0.2
Traitement	3 ; 18	3.3 *	2.4 .	0.5	11. ***	8.8 ***	1.5	0.6
Année	1 ; 20	5.6	3.3 .	4.4 *	0.5	0.7	9.1 **	6.6 *
Traitement x Année	3 ; 20	6.3 **	5.8 **	0.9	2.0	3.5 *	6.5 **	0.7
Litière								
Covariable 2008	1 ; 18	1.9	1.7	2.3	0.2	0.5	3.3 .	1.6
Bloc	1 ; 18	0.0	0.0	0.6	0.7	0.3	0.6	1.0
Traitement	3 ; 18	2.9 .	2.2	0.4	2.9 .	3.8 *	1.4	0.2
Année	1 ; 20	0.0	0.3	0.4	0.0	1.8	2.2	0.1
Traitement x Année	3 ; 20	1.8	1.5	1.2	0.9	1.1	1.7	0.6

Table 2. Résultats des ANOVAs pour le test des traitements, de l'année et de leur interaction sur les coefficients *I* de Moran, aux 7 classes de distances testées, de la cross-correlation entre l'abondance de l'espèce *A. capillaris* et les caractéristiques du couvert. La significativité des valeurs de la statistique de test *F* est *** : p<0.001 ; ** : p<0.01 ; * : p<0.05 ; **.** : p<0.1.

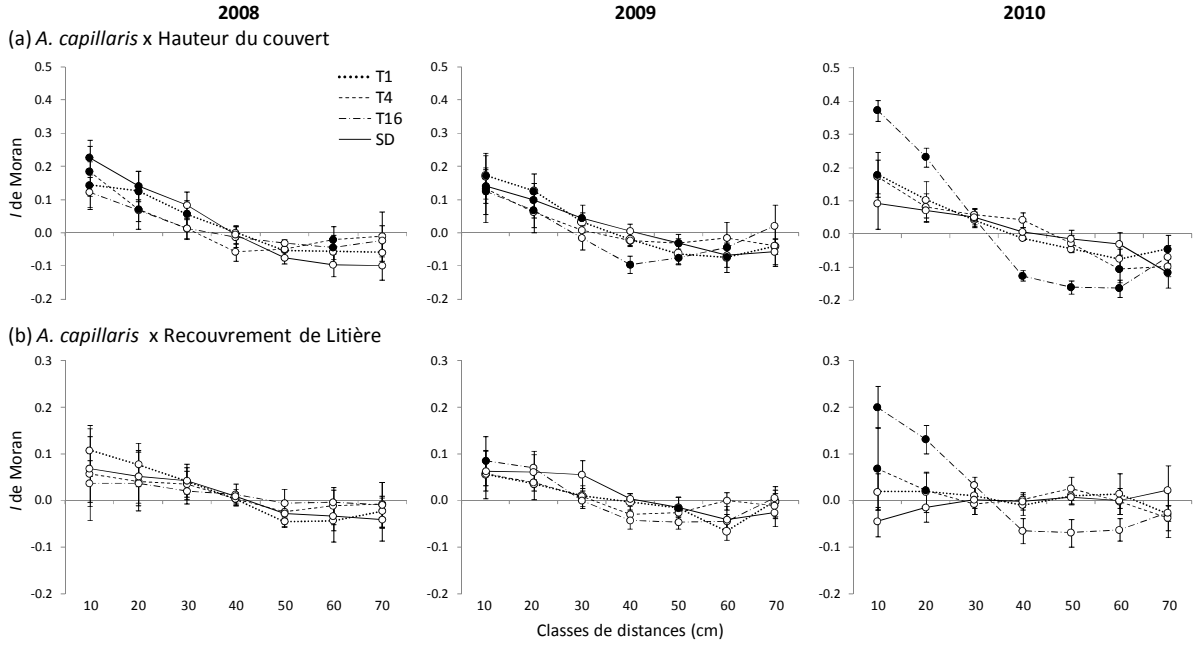

Figure 5. Cross-corrélogrammes moyens (chaque point est la moyenne de 6 réplicats ± SE) entre l'abondance de l'espèce *A. capillaris* et les caractéristiques mesurées du couvert en 2008, 2009 et 2010 pour les 3 traitements de défoliation (grain fin : T1, grain moyen : T4, grain grossier : T16) et le traitement sans défoliation (SD). Les ronds pleins indiquent que une cross-correlation significative (procédure de Bonferroni) pour au moins 4 des 6 réplicats, les ronds vides indiquent que la cross-correlation n'est pas significative pour au moins 3 des 6 réplicats.

Structures spatiales des traits agrégés

La structure spatiale des traits agrégés est surtout modifiée par les traitements pour la hauteur végétative (Table 3). Celle-ci est plus fortement prononcée, à différentes classes de distance, dans le traitement au grain grossier (T16) que dans les autres traitements (Figure 6).

	DF/Error	Taille de patch	Moran's *I*						
			10 cm	20 cm	30 cm	40 cm	50 cm	60 cm	70 cm
		F	*F*	*F*	*F*	*F*	*F*	*F*	*F*
Hauteur végétative									
Covariable 2008	1 ; 18	15.9**	23.0***	13.9**	0.1	12.9**	3.7.	1.3	4.6*
Bloc	1 ; 18	2.1	4.6*	1.0	0.3	0.1	0.4	1.0	1.2
Traitement	3 ; 18	1.8	3.1*	3.2*	0.7	3.1*	2.5.	0.5	0.0
Année	1 ; 20	1.1	3.6.	2.6	0.6	0.4	5.6	1.4	0.0
Traitement x Année	3 ; 20	2.5.	4.3*	1.7	1.1	3.2*	1.1	1.1	0.1
SSF									
Covariable 2008	1 ; 18	7.25*	6.9*	7.5*	8.2*	9.8**	5.0*	3.0	7.7*
Bloc	1 ; 18	9.4**	3.5.	4.9*	3.0	0.8	2.7	3.0	2.2
Traitement	3 ; 18	0.2	0.4	1.0	0.5	0.1	0.4	0.2	0.0
Année	1 ; 20	0.2	0.1	0.0	1.3	0.0	0.1	0.0	0.2
Traitement x Année	3 ; 20	1.2	0.4	0.4	0.4	0.5	1.8	0.1	1.1
TMS									
Covariable 2008	1 ; 18	11.1**	20.0***	6.0*	10.8**	8.3*	3.3.	6.5*	7.7*
Bloc	1 ; 18	0.0	0.3	0.4	0.0	0.3	0.3	0.1	0.2
Traitement	3 ; 18	1.2	0.9	1.1	0.8	0.6	1.2	1.0	0.7
Année	1 ; 20	0.1	0.0	0.3	0.7	0.3	0.1	0.0	0.1
Traitement x Année	3 ; 20	1.2	0.8	0.7	0.4	0.1	0.2	0.0	0.5
TNF									
Covariable 2008	1 ; 18	0.5	3.5.	3.6.	0.1	1.2	0.0	5.4*	1.6
Bloc	1 ; 18	0.3	0.8	0.9	0.4	0.8	0.0	0.9	1.8
Traitement	3 ; 18	0.9	0.7	1.5	1.1	0.0	1.2	1.0	0.2
Année	1 ; 20	0.1	0.4	0.0	0.4	3.6.	0.8	0.0	4.0.
Traitement x Année	3 ; 20	1.3	1.0	0.7	4.9*	1.7	0.9	0.6	1.2
TCF									
Covariable 2008	1 ; 18	3.8.	17.1**	17.4**	0.9	1.7	2.2	3.4.	16.**
Bloc	1 ; 18	1.7	1.0	1.3	1.1	0.0	2.1	0.9	0.4
Traitement	3 ; 18	1.6	0.3	0.6	0.9	4.4*	1.8	1.0	0.6
Année	1 ; 20	0.2	0.0	0.3	0.1	1.1	0.0	0.1	0.0
Traitement x Année	3 ; 20	0.6	0.4	1.0	1.2	0.6	2.4	1.9	2.7.

Table 3. Résultats des ANOVAs pour le test des traitements, de l'année et de leur interaction sur les coefficients *I* de Moran, aux 7 classes de distances testées, pour les valeurs agrégées des traits. *SSF* : surface spécifique foliaire, *TMS* : teneur en matière sèche, *TNF* : teneur en azote des feuilles, *TCF* teneur en carbone des feuilles. La significativité des valeurs de la statistique de test *F* est *** : p<0.001 ; ** : p<0.01 ; * : p<0.05 ; **.** : p<0.1.

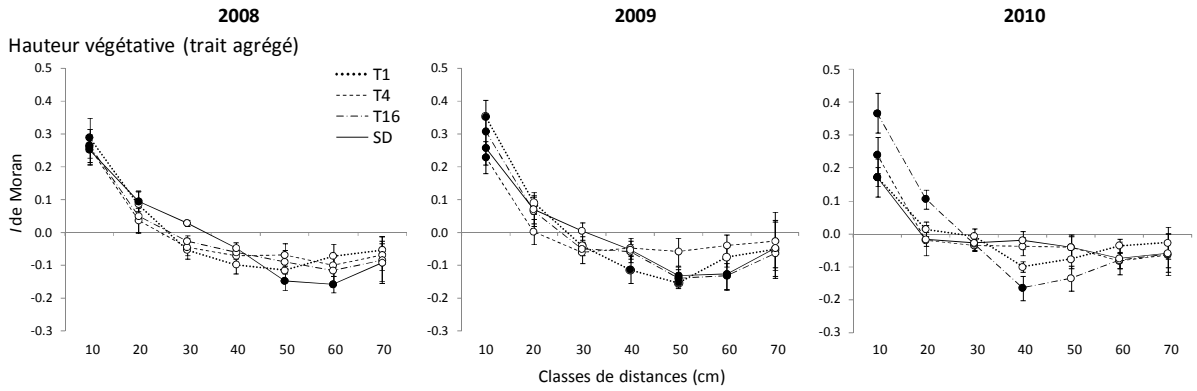

Figure 6. Nous représentons les résultats des autocorrelations spatiale des traits agrégés uniquement pour la hauteur végétative, qui est le seul trait affecté par les traitements. Les autocorrelogrammes représentés sont issus de la moyenne des autocorrélogrammes obtenus

pour chaque réplicat (chaque point est la moyenne de 6 réplicats ± SE) en 2008 (état initial), 2009 et 2010 pour les 3 traitements de défoliation (grain fin : T1, grain moyen : T4, grain grossier : T16) et le traitement sans défoliation (SD). Les ronds pleins indiquent que l'autocorrélation spatiale est significative (procédure de Bonferroni) pour au moins 4 des 6 réplicats, les ronds vides indiquent que l'autocorrélation n'est pas significative pour au moins 3 des 6 réplicats.

Discussion

Après deux années d'expérimentation, seul le traitement de défoliation au grain le plus grossier a entraîné une structuration spatiale plus forte de quelques espèces et notamment de la graminée généraliste *A. capillaris*, l'une des espèces dominante de la communauté. Pour la majorité des espèces étudiées, la défoliation n'a pas entraîné de modification significative de leur patron spatial initial (i.e. étendue et/ou intensité de l'autocorrélation spatiale), quelque soit le grain des patrons spatiaux.

Un faible effet des patrons de défoliation sur la structuration spatiale des espèces

L'analyse des patrons spatiaux au niveau spécifique a révélé que l'ensemble des espèces de la communauté présentait initialement, sous des conditions de pâturage extensif, une structure spatiale formée de patches de l'ordre de 10 à 20 cm d'extension. L'agrégation spatiale au sein de ces patchs est cependant relativement faible, indiquant une extension spatiale plutôt lâche (e.g. *Trifolium pratense*). La majorité des espèces co-dominantes de la communauté ayant une occurrence spatiale suffisamment élevée (elles sont présentes dans une grande proportion des 64 case de chaque plot, données non présentées), il est possible que cela ait conduit à la détection de patrons spatiaux de faible intensité, se rapprochant d'une structure spatiale aléatoire à l'échelle de notre analyse (Adler and Lauenroth, 2000). Dans de tels milieux prairiaux, l'agrégation intraspécifique peut aussi intervenir à des échelles relativement fines de quelques individus ou ramets (Purves and Law, 2002), donc à une résolution inférieure à celle de notre étude (100 cm^2) et expliquer la relative faible agrégation intraspécifique détectée.

Cette structure spatiale initiale est peu affectée par les différents traitements de défoliation. Cette faible réponse spatiale des espèces aux différents traitements de défoliation peut probablement s'expliquer par la longue histoire de pâturage associée à ces milieux. Les espèces présentes sont déjà issues d'une sélection sur le long terme par le filtre

biotique représenté par le pâturage et possèdent probablement les capacités d'éviter ou tolérer des conditions de défoliation (Briske, 1996; Diaz *et al.*, 2001) indépendamment de son grain d'expression. Leur patron spatial initial, avant l'expérimentation, correspond très certainement à leur réponse au pâturage extensif. Ainsi les petits patchs lâches que présentent la majorité des espèces leur permettent probablement d'être présentes à une faible abondance dans de nombreux endroits. Ce patron spatial peut être une stratégie, pour les espèces clonales, leur permettant d'échapper en différents endroits à la défoliation et par compensation intégrative entre ramets, de repousser en d'autres endroits (Hutchings, 1999). Plus largement, cette stratégie est décrite comme une adaptation des espèces à l'hétérogénéité des ressources, comprenant le cas particulier de la défoliation par les herbivores (Hutchings, 1999; Benot *et al.*, 2009). Ce type d'organisation spatiale peut être à l'origine de la persistance et la stabilité des populations de ces espèces à l'échelle de la communauté (Chapitre II.1). La faible structuration spatiale peut en effet être un gage de stabilité des populations si elle est liée à une forte mobilité à échelle très fine comme l'ont observé Herben *et al.* (1993) et Van der Mareel and Sykes (1993) dans différentes communautés végétales. Il semble donc que la majorité des espèces de cette communauté sont adaptées à une défoliation spatialement hétérogène sur de telles surfaces, probablement proche des modalités possibles de défoliation induites par le pâturage par les herbivores domestiques. La mise en place de processus de croissance compensatoire ou intégrative entre ramets pourrait ainsi leur permettre une apparente stabilité en réponse aux traitements.

Dans ce milieu, d'autres perturbations liées aux herbivores sont peut-être plus structurantes de l'organisation spatiale des espèces, telles que les patchs d'urine apportant des nutriments dans un milieu relativement peu productif. Différentes études simulant des patches d'urine ont montré de fortes réponses de la végétation, en terme de productivité locale (e.g. Semmartin and Oesterheld, 2001) mais également ayant attrait à la dispersion des espèces et comme par exemple l'augmentation de la densité des repousses depuis l'individu-parent dans un anneau autour du patch d'urine (Jaramillo and Detling, 1992).

Par ailleurs, dans le traitement sans aucune défoliation, on pouvait s'attendre à ce que l'expression de la dominance par certaines espèces en l'absence de perturbation se traduise par une augmentation de leur structuration spatiale (i.e. augmentation de l'étendue et/ou intensité de l'autocorrélation spatiale, Tilman, 1994; Adler and Lauenroth, 2000; Deléglise *et al.*, 2011). Cependant pour la majorité des espèces, et en particulier pour la graminée

généraliste *A. capillaris*, les analyses d'autocorrélation spatiale ont révélé une très faible structure spatiale dans ce traitement (i.e. autocorrélation spatiale rarement significative). Il est possible que les espèces qui ont profité de la situation sans perturbations et ont augmenté en abondance (comme *A. capillaris*, voir Chapitre II.1) se soient répandues de manière uniforme au sein des plots ce qui n'a pas été détecté comme une augmentation de leur structuration spatiale au cours de l'expérimentation, ni une démarcation par rapport aux autres traitements. Ceci est probablement lié à l'échelle spatiale d'analyse très locale (<1m²). Les espèces profitant de l'absence de perturbation peuvent s'étendre spatialement et former des patches détectables par les analyses spatiales dans le cas où elles ne colonisent pas l'intégralité de la surface étudiée (Herben *et al.*, 1993; Deléglise *et al.*, 2011). A une échelle qui intègre une certaine variabilité des conditions abiotiques (dépendant des milieux étudiés), les espèces peuvent en effet s'étendre spatialement au sein des microsites qui leur sont favorables et former des patchs plus grands qu'en présence de perturbations par les herbivores.

Un grain large de défoliation modifie toutefois la structure spatiale de certaines espèces, de la physionomie du couvert et d'un trait agrégé

Si la majorité des espèces n'a pas montré de changements en termes de structuration spatiale en réponse aux différents traitements de défoliation, le traitement au grain le plus grossier a toutefois permis une plus forte structuration spatiale de quatre des espèces étudiées (i.e. *A. capillaris*, *Trifolium repens*, *Lotus corniculatus*, *Luzula campestris*) en comparaison avec les autres traitements. L'autocorrélation spatiale est plus forte à la première classe de distance (positive) et/ou à la 4ème classe de distance (négative). Dans ce traitement, les cellules séparées de 10 cm sont majoritairement localisées dans la même modalité (i.e. défolié ou non défolié) alors que les cellules séparées de 40 cm appartiennent majoritairement à des modalités différentes. Une autocorrélation spatiale significative et fortement positive à 10 cm ou fortement négative à 40 cm révèle que ces espèces ont donc répondu spatialement au patron spatial de la défoliation, c'est-à-dire en s'agrégeant plus fortement à des distances inférieures à 40 cm que dans les autres traitements, ce qui en retour provoque leur ségrégation plus forte à des distances supérieures à 40 cm. Dans une étude précédente, nous avions révélé que la répartition des abondances de ces espèces au sein de chaque modalité (défolié/non défolié) était différente : alors que les espèces comme *T. repens*, *L. corniculatus* ou *L. campestris* étaient plus abondantes dans la modalité défoliée

pour diminuer dans la modalité non défoliée (pas de changement de l'abondance globale), l'espèce dominante *A. capillaris* montrait une réponse inverse en étant plus abondante dans les patchs non défoliés, probablement en raison d'une supériorité compétitive en l'absence de perturbations de ces patchs ainsi qu'une faible tolérance à la défoliation (Chapitre II.1). *T. repens*, *L. corniculatus* et *L. campestris*, en s'agrégeant localement là où de nouvelles ressources sont disponibles (i.e. espace et lumière) montrent une stratégie spatiale correspondant au type 'exploitatrice' d'après les travaux théoriques de Bolker & Pacala (1999). Dans ce contexte *A. capillaris*, en tolérant la compétition sur le long terme, notamment pour la ressource lumineuse, présente plutôt une stratégie dite de 'tolérance' (Bolker and Pacala, 1999).

La réalisation de cross corrélations entre *A. capillaris*, et des caractéristiques du couvert a permis de mettre en évidence que l'existence de relations spatiales entre *A. capillaris* et la hauteur du couvert ou le recouvrement de litière, était favorisée par un grain grossier de la défoliation. La réponse spatiale de l'espèce graminéenne *A. capillaris* observée dans le traitement au grain grossier, i.e. agrégation spatiale dans les zones non défoliées, sous-tend donc une structuration spatiale plus forte des caractéristiques du couvert dans ce traitement. Cette espèce est associée aux patchs non défoliés où la hauteur du couvert est haute, car elle est capable de tolérer la compétition pour la lumière, et son mode de propagation ne doit pas être gêné par l'accumulation de la litière. Ces caractéristiques du couvert sont, en retour, entretenues par l'augmentation de l'abondance de cette espèce formant des agrégats dense dans les patchs non défoliés. A partir d'un certain grain, le patron de défoliation, en modifiant le patron spatial de la physionomie du couvert, peut ainsi piloter celui de certaines espèces, et l'inversemment, et entretenir l'hétérogénéité spatiale de la végétation.

Cet effet positif de la défoliation au grain spatial le plus grossier sur la structuration spatiale des espèces et de la physionomie du couvert entraîne probablement une augmentation de l'agrégation spatiale d'espèces aux traits contrastés dans les différents types de patchs qui commence à se traduire en termes de formation de patchs de composition fonctionnelle différentes, comme par exemple la formation de patchs abritant des espèces de de différentes hauteur végétative.

Conclusion

Nos résultats montrent que l'hétérogénéité spatiale de l'occurrence d'une perturbation, plus spécifiquement son grain spatial, peut influencer la structuration spatiale des composantes des communautés végétales, notamment de la physionomie du couvert, des espèces et des traits. Un grain trop fin de la perturbation ne semble pas conduire à modifier durablement les patrons spatiaux au sein de la communauté, probablement en raison de la mobilité importante des espèces à une échelle très fine en milieux prairiaux (Van der mareel and Syskes, 1993; Herben *et al.* 1993) qui ne permet pas la formation de patrons spatiaux stables dans le temps. En revanche, au-delà d'un certain seuil de taille de grain spatial, la structure spatiale, de certaines espèces, dominantes ou satellites, est modifiée. A l'échelle considérée, ces changements se traduisent majoritairement par une augmentation de l'intensité de la dépendance spatiale, c'est-à-dire d'agrégation intraspécifique, plutôt que par des modifications de l'extension spatiale des patches. Ces changements sont susceptibles au cours du temps de conduire à une divergence marquée de la structure spatiale interne de ces patchs, notamment dans le cas d'une défoliation récurrente. Le grain du patron spatial de la défoliation, en altérant ou renforçant la stabilité des patrons spatiaux de la végétation, joue ainsi un rôle important dans le fonctionnement de la communauté. Les résultats de cette étude soulignent également l'importance d'étudier les patrons spatiaux des plantes à des échelles fines pour obtenir une meilleure compréhension des mécanismes liés aux herbivores dans la création de l'hétérogénéité spatiale de la végétation dans des communautés riches en espèces.

Références

Adler, P.B., Lauenroth, W.K., 2000. Livestock exclusion increases the spatial heterogeneity of vegetation in the shortgrass steppe, Colorado. Applied Vegetation Science 3, 213-222.

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

Benot, M.L., Mony, C., Merlin, A., Marion, B., Bouzillé , J.-B., Bonis, A., 2010. Clonal Growth Strategies Along Flooding and Grazing Gradients in Atlantic Coastal Meadows. Folia Geobotanica, in press.

Benot, M.L., Mony, C., Puijalon, S., Mohammad-Esmaeili, M., van Alphen, J.M., Bouzillé , J.-B., Bonis, A., 2009. Responses of clonal architecture to experimental defoliation: a comparative study between ten grassland species. Plant Ecology 201, 621-630.

Bergelson, J., 1990. Spatial patterning in plants: opposing effects of herbivory and competition. Journal of Ecology 78, 937-948.

Bolker, B.M., Pacala, S.W., 1999. Spatial moment equations for plant competition: Understanding spatial strategies and the advantages of short dispersal. American Naturalist 153, 575-602.

Briske, D.D., 1996. Strategies of plant survival in grazed systems: a functional interpretation. The Ecology and Management of Grazing Systems, 37-67.

Bullock, J.M., Clear Hill, B., Silvertown, J., Sutton, M., 1995. Gap colonization as a source of community change: effects of gap size and grazing on the rate and mode of colonization by different species. Oikos 72, 273-282.

Cliff, A.D., Ord, J.K., 1981. Spatial processes : models & applications. Pion Limited, London.

Cornelissen, J.H.C., Lavorel, S, Garnier, E., Diaz, S., 2003. A handbook of protocols for standardised and easy measurement of plant functional traits worldwide. Australian Journal of Botany 51, 335-380.

Deléglise, C., Loucougaray, G., Alard, D., 2011. Spatial patterns of species and plant traits in response to 20 years of grazing exclusion in subalpine grassland communities. Journal of Vegetation Science, in press.

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.

Fortin, M.J., Dale, M.R.T., ver Hoef, J., 2002. Spatial analysis in ecology. John Wiley & Sons, Ltd, Chichester.

Garnier, E., Cortez, J., Billès, G., Navas, M.-L., Roumet, C., Debussche, M., Laurent, G., Blanchard, A., Aubry, D., Bellmann, A., Neill, C., Toussaint, J.-P., 2004. Plant functional markers capture ecosystem properties during secondary succession. Ecology 85, 2630-2637.

Grubb, P.J., 1977. The maintenance of species-richness in plant communities: the importance of the regeneration niche. Biological Review 52, 107-145.

Herben, T., Hara, T., 2003. Spatial pattern formation in plant communities. In: Sekimura, T., Noji, S., Ueno, N., Maini, P.K. (Eds.), Morphogenesis and pattern formation in biological systems - experiments and models. Springer, New York, pp. 223-235.

Herben, T., Hara, T., Hadincova, V., Krahulec, F., Pechackova, S., Skalova, H., Suzuki, J.-C., 2001. Neighborhood effects and genetic structure in a clonal grass: The role of the spatial structure of the environment. Plant Species Biology, 01-nov.

Herben, T., Krahulec, F., Hadinvovà, V., Kovarovà, M., 1993. Small-scale spatial dynamics of plant species in a grassland community over six years. Journal of Vegetation Science 4, 171-178.

Huber, H., Wiggerman, L., 1997. Shade avoidance in the clonal herb Trifolium fragiferum: a field study with experimentally manipulated vegetation height. Plant Ecology 130, 53-62.

Hutchings, M.J., 1999. Clonal plant as cooperative systems: benefits in heterogeneous environments. Plant Species Biology 14, 1-10.

Jaramillo, V.J., Detling, J.K., 1992. Small-scale heterogeneity in a semi-arid North American grassland. II. Cattle grazing of simulated urine patches. Journal of Applied Ecology 29, 9-13.

Kotanen, P.M., 1997. Effects of gap area and shape on recolonisation by grassland plants with different reproductive strategies. Canadian Journal of Botany 75, 352–361.

Lavorel, S., Gaucherand, S., Quétier, F., Choler, P., Clément, J.C., Bornard, A., 2004. Past and present land use effects on subalpine grassland species and functional diversity. Land Use Systems in Grassland Dominant Regions, Luzern, Switzerland.

Law, R., Purves, D.W., Murrell, D.J., Dieckmann, M., 2002. Causes and effects of small-scale spatial structure in plant populations. Internal Institute for Applied Systems Analysis, pp. 1-24.

Legendre, P., Fortin, M.-J., 1989. Spatial patterns and ecological analysis. Vegetatio 80, 107-138.

Legendre, P., Legendre, L., 1998. Numerical Ecology. Elsevier Science BV, Amsterdam, NL.

Lovett-Doust, L., 1981. Population dynamics and local specialization in a clonal perennial (Ranunculus repens). I. The dynamics of ramets in contrasting habitats. Ecology 69, 743-755.

Ménard, C., Duncan, P., Fleurance, G., Georges, J.Y., Lila, M., 2002. Comparative foraging and nutrition of horses and cattle in European wetlands. Journal of Applied Ecology 39, 120-133.

Murrell, D.J., Purves, D.W., Law, R., 2001. Uniting pattern and process in plant ecology. Trends in Ecology & Evolution 16, 529-530.

Pacala, S.W., 1997. Dynamics of Plant Communities. In: Crawley, M.C. (Ed.), Plant Ecology. Blackwell Scientific, UK, pp. 532-555.

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

Pottier, J., Evette, A., 2010. Clonal Growth Strategies Along Flooding and Grazing Gradients in Atlantic Coastal Meadows. Folia Geobotanica 45, 59-75.

Pottier, J., Marrs, R.H., Bedecarrats, A., 2007. Integrating ecological features of species in spatial pattern analysis of a plant community. Journal of Vegetation Science 18, 223-230.

Purves, D.W., Law, R., 2002. Fine-scale spatial structure in a grassland community: quantifying the plant's-eye view. Journal of Ecology 90, 121-129.

R Development Core Team., 2008. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. ISBN 3-900051-07-0, URL http://www.R-project.org

Rosenberg, M.S., Anderson, C.D., 2011. PASSaGE: Pattern Analysis, Spatial Statistics and Geographic Exegesis. Version 2. Methods in Ecology and Evolution, in press.

Semmartin, M., Oesterheld, M., 2001. Effects of grazing pattern and nitrogen availability on primary productivity. Oecologia 126, 225-230.

Thorhallsdottir, T.H., 1990. The dynamics of a grassland community: a simultaneous investigation of spatial and temporal heterogeneity at various scales. Journal of Ecology 78, 884-908.

Tilman, D., 1994. Competition and biodiversity in spatially structured habitats. Ecology 75, 2-16.

Tilman, D., Kareiva, P., 1997. Spatial ecology : the role of space in population dynamics and interspecific interactions. Princeton University Press, New Jersey-USA.

van der Maarel, E., Syskes, M.T., 1993. Small-scale plant species turnover in a limestone grassland: the carousel model and some comments on the niche concept. Journal of Vegetation Science 4, 179-188.

WallisDeVries, M.F., Laca, E.A., Demment, M.W., 1999. The importance of scale of patchiness for selectivity in grazing herbivores. Oecologia 121, 355-363.

Wilson, P.J., Thompson, K., Hodgson, J.G., 1999. Specific leaf area and leaf dry matter content as alternative predictors of plant strategies. New Phytologist 143, 155-162.

Wright, I.A., Jones, J.R., Parsons, A.J., 2001. Effects of grazing by sheep or cattle on sward structure and subsequent performance of weaned lambs. Grass and Forage Science 56, 138-150.

Synthèse de la Partie II

Dans cette partie nous nous sommes intéressés à un mécanisme par lequel les herbivores sont susceptibles de créer de l'hétérogénéité de la végétation: la défoliation hétérogène à une échelle fine. En particulier nous avons testé l'effet du grain du patron spatial de la défoliation via le contrôle expérimental de différents patrons spatiaux de défoliation.

Nous avons montré, qu'en l'absence d'une réponse moyenne à l'échelle de la communauté, les contrastes entre patchs défoliés et non défoliés s'accentuent avec le grain du patron spatial de la perturbation, entraînant, une plus grande variabilité inter-patch, de part un effet important sur l'accès aux ressources (Chapitre II.1). Ainsi, la façon dont les herbivores positionnent leurs prélèvements de biomasse dans l'espace peut avoir des conséquences importantes sur le fonctionnement des communautés à échelle fine malgré des effets généraux similaires. En revanche, nous n'avons pas mis en évidence de réponse forte de la structure spatiale des espèces ou des traits fonctionnels (Chapitre II.2). Le grain le plus grossier des patrons spatiaux de défoliation a toutefois un effet non négligeable sur l'organisation spatiale d'une espèce dominante probablement fortement structurante pour les assemblages au sein de la communauté.

Ces résultats expérimentaux indiquent que dans les communautés subalpines, un pâturage sélectif même relativement prononcé ne serait pas nécessairement en mesure de se répercuter sur la structure spatiale, i.e. non aléatoire, des espèces et des traits. La réponse observée n'est toutefois issue que de 2 années d'expérimentation, et un suivi sur le plus long terme pourrait mener, au vu des premières réponses spatiales de certaines espèces et des contrastes entre patchs défoliés et non défoliés, à une structure plus forte.

Partie III

Déterminants de la variabilité spatiale des valeurs d'usage en prairie subalpine: quelle importance de la structure à échelle fine des communautés ?

Introduction de la Partie III

Les herbivores peuvent influencer les valeurs d'usage des prairies, et en particulier, en pilotant les assemblages spatiaux d'espèces et de traits, modifier l'organisation spatiale de ces valeurs d'usage (McNaughton, 1979). Connaître l'organisation spatiale de la structure aérienne du couvert et des propriétés fourragères des communautés prairiales subalpines peut constituer une information importante sur la perception qu'ont les herbivores de l'hétérogénéité spatiale de la ressource, et en retour suggérer des informations sur leur utilisation de cette ressource. Si l'importance de la structure floristique et fonctionnelle à l'échelle des parcelles a déjà été fortement soulignée comme déterminant des valeurs d'usage fourragères (Cruz *et al.*, 2002; Al Haj Khaled *et al.*, 2006; Da S. Pontes *et al.*, 2007; Ansquer *et al.*, 2009), les conséquences de la variabilité spatiale de cette structure à échelle fine restent méconnues.

Dans cette partie, nous posons les questions suivantes :

- Chapitre III.1 : Peut-on mettre en évidence une variabilité spatiale de fonctions réalisées du couvert et de composantes des valeurs d'usage fourragères, telles que la hauteur, l'interception lumineuse, la biomasse, la digestibilité et la teneur en azote du couvert, au sein de prairies subalpines pâturées ? Cette variabilité est-elle dépendante de l'échelle à laquelle on mesure ces composantes ?

- Chapitre III.2 : Les composantes des valeurs d'usage fourragères sont-elles expliquées localement par des caractéristiques spécifiques et fonctionnelles du couvert et à quelle échelle privilégiée ?

Chapitre III.1 - Variabilité spatiale et interrelations entre la structure aérienne du couvert et les composantes des valeurs d'usage au sein de communautés prairiales subalpines

Résumé

Le pâturage est influencé, et influence en retour, la structure et la qualité fourragère des communautés herbacées. Cependant, leur influence sur l'organisation spatiale de ces composantes dans les prairies subalpines reste largement méconnue alors qu'elle peut avoir un intérêt pour la gestion pastorale. Nous avons étudié la variabilité spatiale de la hauteur et de l'interception lumineuse du couvert ainsi que de la biomasse aérienne disponible et sa digestibilité et teneur en azote, dans trois communautés végétales subalpines. La comparaison de la hauteur et de l'interception lumineuse par le couvert entre des plots pâturés traditionnellement et des plots où le pâturage a été exclu depuis plus de 20 ans a montré que les valeurs moyennes de hauteur du couvert et d'interception lumineuse avaient augmenté suite à l'abandon et que la variabilité spatiale de l'interception lumineuse avait diminué. La variabilité spatiale de ces composantes est significativement influencée par le type de communauté, elle est notamment plus importante dans la communauté la moins productive et la plus contrainte. La variabilité spatiale de la biomasse aérienne disponible, de la digestibilité et de la teneur en azote du couvert, mesurée à différents grains spatiaux uniquement sur les plots pâturés, n'est pas affectée par le type de communauté. La variabilité de la biomasse, élevée au grain d'échantillonnage le plus fin, diminue avec l'augmentation du grain alors que la digestibilité et la teneur en azote montrent peu de variabilité dès les grains les plus fins. Des relations existent entre ces composantes mais semblent indépendantes du grain spatial d'échantillonnage auquel elles sont réalisées, ce qui suggère l'absence d'une forte structuration spatiale de ces composantes (i.e. comme la présence de patchs de valeurs nutritives différenciés). Il est probable que l'action d'un pâturage essentiellement ovin, peu sélectif, sur des systèmes subalpins peu productifs, permette une variabilité spatiale forte à échelle très fine pour certaines fonctions du couvert, comme l'interception lumineuse, mais ne favorise pas l'émergence d'une hétérogénéité spatiale de la ressource fourragère.

Introduction

En prairie pâturée, la structure du couvert végétal ainsi que sa qualité fourragère peuvent être fortement influencées par les herbivores (McNaughton, 1979). Le pâturage permet le maintien de couverts plus ras qu'en situation d'abandon et conjointement peut améliorer la productivité et la qualité fourragère du système dans de nombreux milieux (McNaughton, 1979; Jefferies *et al.*, 1994; Illius and Hodgson, 1996; Cingolani *et al.*, 2005). S'il est essentiel de connaître la quantité et la qualité de la ressource fourragère disponible pour les herbivores pour la gestion des prairies pâturées, leur variabilité spatiale à échelle fine, intra-communauté, est rarement prise en compte alors qu'elle peut représenter une étape essentielle pour mieux comprendre comment se construit la valeur d'usage fourragère pour les herbivores à l'échelle de la communauté.

En effet, l'organisation spatiale du couvert végétal et de la ressource fourragère peut influencer le comportement des herbivores au pâturage (Distel *et al.*, 1995; Prache *et al.*, 1998; Dumont *et al.*, 2000). En particulier, la taille des patches de végétation de bonne qualité fourragère (i.e. le grain spatial auquel s'exprime l'hétérogénéité de la ressource) influence la qualité du fourrage ingéré par les herbivores à l'échelle de la prairie (WallisDeVries *et al.*, 1999; Dumont *et al.*, 2002). Pour les herbivores, il est avantageux que la végétation préférentiellement pâturée (i.e. plus appétente et nutritive) soit agrégée, ou en d'autres termes qu'elle présente une hétérogénéité à une échelle plus large que celle à laquelle les herbivores sélectionnent la ressource (WallisDeVries *et al.*, 1999; Dumont *et al.*, 2002). La quantification du grain spatial auquel s'exprime l'hétérogénéité de la ressource est ainsi primordiale pour comprendre la perception de l'hétérogénéité par les animaux et leurs décisions d'alimentation. Une hétérogénéité exprimée à un grain très fin aura beaucoup de chances d'être perçue comme homogène par les grands herbivores et ainsi limiter l'expression d'un pâturage sélectif, spatialement hétérogène.

Les herbivores peuvent, en retour, modifier durablement la structure et la qualité du couvert végétal en favorisant des espèces de meilleure valeur nutritive. En effet, le pâturage favorise les espèces avec des stratégies d'acquisition rapide des ressources et pouvant repousser rapidement (i.e. peu de tissus de soutien et forte teneur en azote), et ainsi tolérer la défoliation (Diaz *et al.*, 2001; Cingolani *et al.*, 2005; Louault *et al.*, 2005). En parallèle, le pâturage, dans le cadre d'une gestion adaptée, empêche la propagation de plantes aux stratégies de conservation des nutriments, qui sont de médiocre qualité fourragère (i.e.

investissement dans les tissus de soutien peu digestibles) comme les ligneux bas ou certaines graminées aux tissus coriaces (Tasser and Tappeiner, 2002; Cingolani *et al.*, 2003). Surtout, si la pression de pâturage sur les espèces appétentes n'est pas trop importante en regard de leur possibilité de repousse dans le milieu, alors ces espèces, fréquemment pâturées sont maintenues dans un état végétatif (i.e. stimulation de la repousse), ce qui limite la quantité de matériel sénescent et augmente la proportion de jeunes tissus, ayant des valeurs énergétique et azotée élevées (McNaughton, 1979; Hutchings and Gordon, 2001). Ainsi, l'utilisation préférentielle par les herbivores de certaines zones, au sein des prairies, s'explique par l'entretien, localement, d'une végétation de meilleure qualité fourragère (McNaughton, 1979). Cette utilisation sélective de la ressource peut entraîner la formation de zones rases à forte teneur en azote alternant avec des patchs hauts (i.e. non consommés) dont la matière sénescente s'accumule au cours de chaque saison de végétation (McNaughton, 1979; Bakker *et al.*, 2003; Garcia, 2003). Par ailleurs, la modification par les herbivores des dynamiques entre zones très pâturées et moins pâturées (e.g. extension ou régression des espèces, décomposabilité des tissus) joue probablement un rôle important sur le fonctionnement en influençant localement les processus tels que l'activité microbienne et la minéralisation de la matière organique (Rossignol *et al.*, 2011).

On peut s'attendre à ce qu'un tel type d'organisation spatiale de la ressource, influencé par les herbivores, entraîne une hétérogénéité spatiale de la structure du couvert et de sa qualité fourragère détectée par des contrastes dans les valeurs de variables, telles que la hauteur ou la digestibilité de la végétation, mesurées en différents endroits de la prairie. Une telle organisation spatiale ne pourra cependant n'être détectée qu'à l'échelle spatiale des patches de végétation contrastée (i.e. correspondant au grain spatial auquel s'exprime l'hétérogénéité de la ressource). Egalement, on peut s'attendre à ce que des relations fortes entre certaines variables, comme par exemple entre la hauteur et la teneur en azote des tissus, soient détectées à cette échelle. Cependant, l'organisation spatiale de la ressource est largement méconnue au sein de systèmes pastoraux subalpins, essentiellement pâturés par des troupeaux ovins. En particulier, la connaissance de l'échelle à laquelle une telle organisation s'exprimerait est importante à prendre en compte car elle peut jouer un rôle dans l'échelle de perception de la ressource par les herbivores et le degré de sélectivité spatiale du pâturage.

Dans cette étude, nous nous intéressons à la variabilité spatiale de propriétés structurelles du couvert et de composantes des valeurs d'usage fourragères dans des prairies

subalpines, et à l'interaction entre l'échelle spatiale et cette variabilité pour mettre en évidence l'existence d'un éventuel grain seuil de taille de patch d'expression de ces composantes. L'étude s'appuie sur un dispositif de couples de plots pâturés/non pâturés, mis en place il y a vingt ans, permettant de comparer le pâturage traditionnel et l'abandon sur trois types de communautés prairiales subalpines, différant, entre autres, par leur niveau de production de biomasse. Les composantes des valeurs d'usage fourragères ont été cependant uniquement mesurées dans les plots pâturés. La végétation a été échantillonnée à différents grains spatiaux, et nous avons sélectionné plusieurs paramètres pour décrire la structure aérienne du couvert et les composantes des valeurs d'usage, i.e. propriétés fourragères du couvert : (1) la hauteur réalisée du couvert au pic de végétation ; (2) l'interception des radiations photosynthétiquement actives (PAR), reflétant l'utilisation de la ressource lumineuse par le couvert et ainsi mesurant le degré de fermeture du couvert (i.e. prend en compte à la fois l'architecture verticale et horizontale des plantes); (3) la biomasse aérienne disponible, représentant la capacité de production ; et deux composantes de la qualité nutritionnelle de la végétation : (4) la digestibilité et (5) la teneur en matières azotées totales.
L'objectif de cette étude est de répondre aux questions suivantes :

- Existe-t-il une variabilité spatiale de la structure et des propriétés fourragères du couvert ?
- Cette variabilité est-elle influencée par le type de communauté végétale et, pour les composantes liées à la structure, par le pâturage (vs abandon du pâturage) ?
- Peut-on déterminer un grain spatial permettant de mettre en évidence l'échelle à laquelle s'exprime l'hétérogénéité de la ressource pour les herbivores ?
- Les relations entre ces différentes composantes s'expriment-t-elle préférentiellement à un grain spatial particulier?

Matériel et Méthodes

Sites d'étude et communautés végétales

L'étude a été conduite sur des alpages situés sur la Réserve Naturelle des Hauts Plateaux du Vercors (« VERC ») dans le massif du Vercors, et sur la station de sports d'hiver de l'Alpe d'Huez (« HUEZ ») dans le massif des Grandes Rousses, faisant partie des Alpes et Préalpes du Dauphiné au sein des Alpes Occidentales françaises. Tous les alpages sont situés à une

altitude comprise entre 1600 et 1800 m. Le climat est subalpin avec de fortes précipitations (les précipitations annuelles sont de 1380 mm sur VERC et de 940 mm for HUEZ [moyennes sur 10 ans]) dont environ 400 m répartis durant la période de végétation (Mai-Septembre) et de basses températures hivernales (la température est en moyenne de -2.0°C en Janvier pour VERC et de -2.2 °C pour Huez [moyennes sur 10 ans]). Les alpages subissent une longue période d'enneigement s'étendant couramment de Novembre à Avril (cf Partie *Sites et dispositifs de l'étude*).

L'échantillonnage de la végétation a été réalisé sur trois communautés végétales subalpines : (1) des pelouses calcaires xérophiles ("pelouses sèches") et (2) des pelouses calcaires mésophiles ("pelouses fraiches") situées sur VERC et (3) des pelouses acidophiles à landes ("landes") situées sur HUEZ. Les pelouses sèches, faiblement productives (1.3 t.ha-1 au pic de production), présentent une végétation rase à *Globularia cordifolia* et *Festuca glauca* poussant sur des sols très superficiels (épaisseur : 1 à 5 cm) où le socle calcaire affleure et la présence de cailloux est importante. Les pelouses fraiches sont plus productives (2.2 t.ha-1 au pic de production) et présentent une végétation plus haute et plus dense à *Globularia nudicaulis* et *Festuca commutata* établie sur des sols un peu plus épais (~15 cm). Les landes avec une production de biomasse plus elévée (3.2 $t.ha^{-1}$ au pic), présentent une végétation haute à ligneux bas (*Vaccinium myrtillus* et *uliginosum*) et graminées plus ou moins acidophiles comme *Nardus stricta* et *Festuca paniculata*, établie sur des sols acidiphiles profonds (jusqu'à 1 m de profondeur). Les pelouses sèches, et dans une moindre mesure les pelouses fraiches, sont sujettes à un fort déficit hydrique dû aux sols peu profonds et au système hydrologique karstique sur VERC causant une rétention d'eau très limitée. Ces trois communautés subalpines présentent une forte richesse spécifique avec 50 à 60 espèces sur 100 m². Tous les alpages sont pâturés extensivement depuis plusieurs siècles et l'équilibre entre le régime de pâturage et la dynamique de la végétation a probablement été établi. A présent, ces alpages sont extensivement à modérément pâturés (40 à 50% de la biomasse est consommée durant la période de pâturage) entre mi-Juin et fin-Septembre par des troupeaux essentiellement ovins et quelques bovins (Pour des détails voir le Tableau 1 de la Partie *Sites et disposifs de l'étude*).

Protocole d'échantillonnage

L'échantillonnage a été réalisé au sein de 9 paires de plots pâturés et non pâturés (de 10 x 10 m chacun) situés sur les alpages de VERC et HUEZ, avec trois paires localisées dans chaque communauté étudiée. Les plots non pâturés sont des exclos permanents mis en place en 1980 sur HUEZ et en 1988 sur VERC. Ils sont situés à proximité du plot pâturé équivalent et présentaient une composition floristique similaire au moment de la mise en place du dispositif. L'échantillonnage de la végétation a été réalisé en Juillet 2009.

Dans chacun des 18 plots, la végétation a été échantillonnée à sept grains spatiaux à l'aide de différents jeux de quadrats dont la surface varie de 0.025 m² à 1 m² (156 échantillons par plot au total, Tableau 1). La résolution élevée de cet échantillonnage a été choisi en raison du grain fin d'hétérogénéité spatiale de la composition floristique présenté par ces prairies, relativement peu productives et très diversifiées (i.e., des quadrats même petits échantillonnent déjà une grande part de la variabilité spatiale totale de la composition floristique, Chapitre II.1). A chaque grain d'échantillonnage, les quadrats ont été placé au hasard au sein des plots de 100 m².

Grain spatial (m²)	0.0025	0.01	0.0225	0.0625	0.1225	0.25	1
Taille équivalente des quadrats (en cm de côté)	5x5	10x10	15x15	25x25	35x35	50x50	100x100
Nombre de quadrats	40	40	20	20	16	12	8
Nombre de quadrats avec prélèvement de biomasse	20	20	12	12	8	4	0
Nombre de quadrats utilisés pour les régressions	20 x 3	20 x 3	12 x 3	12 x 3	8 x 3	4 x 3	0

Tableau 1 Nombre de quadrats échantillonnés à chaque grain spatial dans un plot et nombre de quadrats utilisés pour les régressions (regroupement des 3 plots pâturés par communauté)

Mesures réalisées

Différentes variables ont été mesurées au sein des quadrats. Ces variables se répartissent en deux types : (1) les mesures indépendantes de la taille des quadrats car prises ponctuellement sur la végétation, (2) les mesures dépendantes de la taille des quadrats car réalisée sur la végétation recouvrant entièrement chaque quadrat. Les mesures du type (1) étaient non destructives de la végétation et ont pu être réalisées dans les plots pâturés et non pâturés. Les mesures de type (2), destructives, car nécessitant la coupe de la biomasse sur toute la surface des quadrats n'ont pu être réalisées que dans les plots pâturés étant donné l'importance de garder les dispositifs d'exclos intacts. De plus, les mesures de type (2), plus

longues à réaliser, ont été réalisées sur un sous-échantillon de quadrats à chaque grain d'échantillonnage (76 échantillons par plot au total, cf Tableau 1).

Les mesures de type (1) comprennent (i) la mesure de la hauteur du couvert (mesure de la hauteur du type de couvert dominant au sein de chaque quadrat) et (ii) l'interception lumineuse par le couvert. L'interception lumineuse du couvert a été estimée en mesurant les radiations photosynthétiquement actives (PAR) dessus et dessous le couvert végétal, à l'aide d'un LI-COR type LI-250A équipé d'un capteur PAR LI-190. Le taux d'interception lumineuse du couvert est définie comme $\frac{PAR\ dessus - PAR\ dessous}{PAR\ dessous} \times 100$. Les mesures de PAR ont été effectuées par jour clair et en veillant à ce que l'intensité des radiations soit constante entre les mesures effectuées dessus et dessous la végétation.

Les mesures de type (2) sont la mesure (i) de la quantité de biomasse, (ii) de la digestibilité et (iii) de la teneur en azote du couvert.

La biomasse a été récoltée sur chaque quadrat, sur la période du pic de biomasse pour chaque plot, en récoltant toute la biomasse aérienne des plantes à 1 cm du sol. La biomasse a été récoltée systématiquement avant le passage des herbivores. Elle représente donc la production du système entre le démarrage de la végétation et le pic de biomasse. Etant donné que sur ces milieux (excepté pour les landes avec ligneux bas) la végétation démarre à zéro chaque année, nous considérons cette mesure comme une estimation de la capacité de production du système. Dans le cas particulier des landes, et pour les quadrats échantillonnant majoritairement des ligneux bas, nous n'avons pas récolté les tiges très lignifiées ne représentant pas la production annuelle. La biomasse a ensuite été séchée 48h à 60°C puis pesée, individuellement par échantillon.

La digestibilité et la teneur en azote du couvert ont été estimées sur les échantillons de biomasse, séchés et broyés sur une grille de maille 0.5 mm, à l'aide de la spectroscopie proche infra-rouge (SPIR ou NIRS pour *Near infra-red spectroscopy*, en anglais). La SPIR est une technique analytique basée sur les propriétés d'absorption des rayonnements (infrarouges) de la matière organique. L'absorption des rayonnements étant liée à la composition chimique des échantillons, on peut estimer cette dernière par la mesure de l'absorption de lumière par l'échantillon. Ces mesures ont été faites avec un spectromètre en « réflectance » (c'est la lumière réfléchie par un échantillon qui est mesurée) de type Fourier 49 transform NIR spectrophotometer Antaris II (Thermo Fisher Scientific Inc., Milan,

Italie). La SPIR nécessite une phase d'étalonnage (ou « calibration ») basée sur des mesures de référence obtenues au laboratoire (analyse chimique pour l'azote et analyse enzymatique pour la digestibilité) et l'établissement des modèles mathématiques qui permettront de relier le spectre infrarouge au résultat de ces mesures. La calibration a été effectuée à l'aide d'un jeu d'échantillons de végétation provenant d'un spectre plus large de milieux et complétée à l'aide de 36 échantillons provenant de notre échantillonnage (4 échantillons par plot). Des calibrations de bonne qualité ont été obtenues : R^2=0.92 et 0.94 pour la digestibilité et l'azote, respectivement, Erreur-Standard= +/- 7.2% et +/- 0.29 g/Kg pour la digestibilité et l'azote, respectivement.

Analyse de la variabilité spatiale

La variabilité spatiale des variables de type (1) a été estimée à l'aide du calcul du coefficient de variation (CV), des valeurs prises par ces variables sur les 156 mesures effectuées (tous grains confondus étant donné l'indépendance de ces variables au grain d'échantillonnage). Le CV est calculé comme l'écart-type des valeurs rapporté à la moyenne des valeurs de la variable étudiée.
La variabilité spatiale des variables de type (2) a été estimée à l'aide du CV calculé à chaque grain d'échantillonnage. L'évolution du CV en fonction du grain d'échantillonnage peut renseigner sur le degré d'hétérogénéité (vs. aléatoire) des variables mesurées (Laca 2000).

Analyses statistiques

L'effet du régime (pâturé, non pâturé) n'a été testé que pour les variables de type (1). Un modèle hiérarchisé d'analyse de la variance (ANOVA) avec des effets mixtes a été utilisé pour tester l'effet de la communauté, du régime et leur interaction sur ces variables (valeurs moyennes et CV). Les effets de la communauté et du régime ont été testés comme des effets fixes et les paires de plots (ou bloc) ont été testées comme un facteur hiérarchisé au sein de l'effet communauté, et aléatoire (de manière à s'affranchir des conditions environnementales locales spécifiques à chaque paire de plots).
Les variables de type (2) (valeurs moyennes et CV) ont pu être comparées entre communautés, à chaque grain, à l'aide d'une ANOVA à un facteur.

Des régressions linéaires simples ont été effectué pour explorer les relations entre :

(i) l'interception lumineuse, la hauteur et la biomasse (comme éléments de la structure du couvert)

(ii) la digestibilité ou la teneur en azote (comme éléments de la qualité fourragère du couvert) et la hauteur ou la biomasse (comme éléments de la structure du couvert), aux différents grain d'échantillonnage.

Les régressions ont été effectuées sur tous les échantillons disponibles pour les variables de type (1) (i.e. tous grains d'échantillonnage confondus, 156 échantillons) et sur les échantillons disponibles à chaque grain d'échantillonnage pour les variables de type (2) (Tableau 1). Etant donné le faible nombre d'échantillons disponibles, par plot, aux larges grains d'échantillonnage (i.e., à 35 x35 et 50 x 50 cm), nous avons rassemblé les trois plots de chaque communauté pour effectuer les régressions, ceci pour tous les grains d'échantillonnage (Tableau 1). Des régressions logarithmiques ont été testées mais n'ont pas été conservées car elles n'amélioraient pas significativement les prédictions. Ces analyses ont été réalisées avec R 2.8.0 (R Development Core Team, 2008).

Résultats

Effet des traitements (pâturé vs non pâturé) sur les valeurs moyennes et la variabilité spatiale de la hauteur et l'interception lumineuse du couvert, selon les communautés

Les valeurs moyennes de l'interception lumineuse et la hauteur du couvert sont significativement différentes entre communautés (respectivement $F_{2,6}$=22.5, P=0.002 ; $F_{2,6}$=22.3, P=0.002). L'interception lumineuse et la hauteur varient identiquement : elles augmentent entre les pelouses sèches et les landes, avec des valeurs intermédiaires pour les pelouses fraîches (Figure 1a). L'arrêt du pâturage a un effet significatif sur ces deux variables : il augmente l'interception lumineuse et la hauteur dans toutes les communautés ($F_{1,6}$=19.4, P=0.004 ; $F_{1,6}$=7.5, P=0.034, respectivement pour l'interception et la hauteur, Figure 1a).

La variabilité spatiale, à la fois de l'interception lumineuse et de la hauteur du couvert, est significativement plus élevée dans les pelouses sèches que dans les autres communautés, (respectivement $F_{2,6}$=20.0, P=0.002 ; $F_{2,6}$=9.6, P=0.013, Figure 1b). L'arrêt du pâturage a un effet significatif sur la variabilité spatiale de l'interception lumineuse et conduit à sa

diminution dans les trois communautés ($F_{1,6}$=12.1, *P*=0.013, Figure 1b). En revanche, l'arrêt du pâturage n'a pas d'effet sur la variabilité spatiale de la hauteur du couvert ($F_{1,6}$=0.32, *P*=0.589).

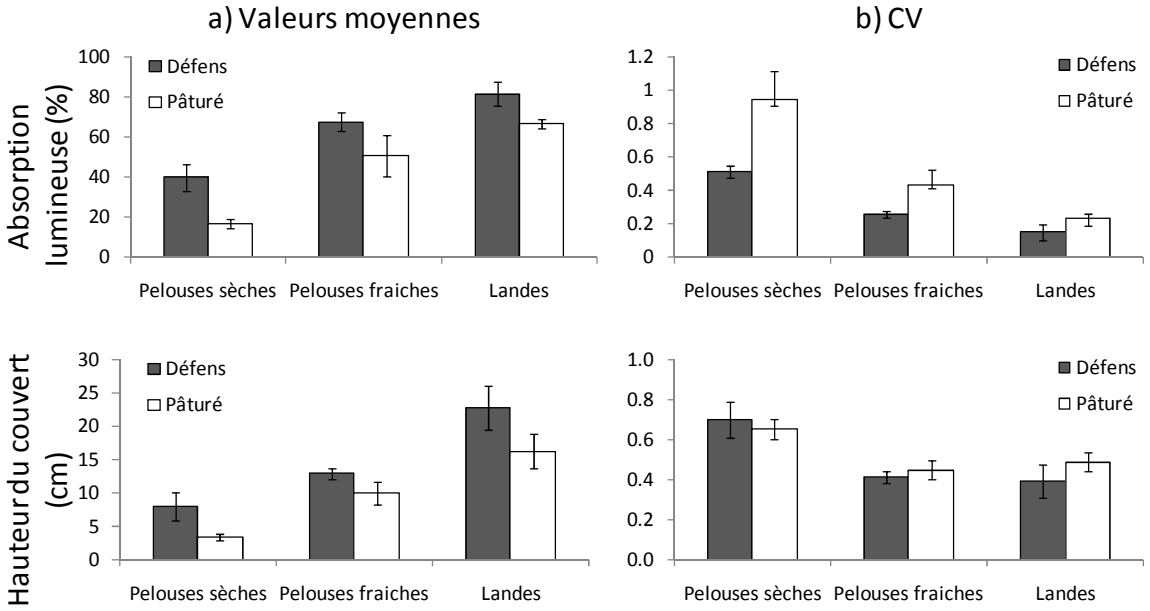

Figure 1 Valeurs moyennes (a) et coefficients de variation (CV) (b) (N=3 ± Erreur-type) de l'interception lumineuse et de la hauteur du couvert dans les trois types de communauté en fonction du régime (les barres foncées représentent la situation non pâturée depuis plus de 20 ans et les barres blanches celle du pâturage traditionnel).

Valeurs moyennes et variabilité spatiale de la biomasse, de la digestibilité et de la teneur en azote du couvert en situation pâturée, en fonction du grain spatial d'échantillonnage

Le patron d'augmentation de la biomasse aérienne disponible avec le grain d'échantillonnage dépend de la communauté. La biomasse augmente en effet plus vite, avec l'augmentation de la surface d'échantillonnage, dans les landes que dans les pelouses fraîches, et dans les pelouses fraîches que dans les pelouses sèches (Figure 2a). La différence des valeurs de biomasse entre communautés (plus élevée dans les landes et plus faible dans les pelouses sèches) est significative à partir du deuxième grain d'échantillonnage (100 cm²) ($F_{2,6}$=8.0, *P*=0.020). Ainsi, récoltée sur des quadrats de 5 x 5 cm, la biomasse n'est pas significativement différente entre communautés (même si on observe déjà une tendance, $F_{2,6}$=3.9, *P*=0.081). Les mesures de la digestibilité et de la teneur en azote de la biomasse sont relativement indépendantes de la surface d'échantillonnage.

Ces variables sont également peu affectées par la communauté (l'effet communauté est significatif à un seul grain [25 x 25 cm], les landes ayant une digestibilité et teneur en azote du couvert plus faible que les deux autres communautés à ce grain d'échantillonnage : $F_{2,6}$=8.8, P=0.016 ; $F_{2,6}$=8.0, P=0.020 respectivement pour la digestibilité et l'azote).

Enfin, similairement dans les trois communautés, la biomasse montre une forte variabilité spatiale diminuant avec le grain d'échantillonnage (Figure 2b). Au contraire, la variabilité spatiale de la digestibilité ou de la teneur en azote est très faible et ce dès le grain le plus fin d'échantillonnage et, par conséquent, diminue peu avec l'augmentation du grain d'échantillonnage, dans les différentes communautés (Figure 2b).

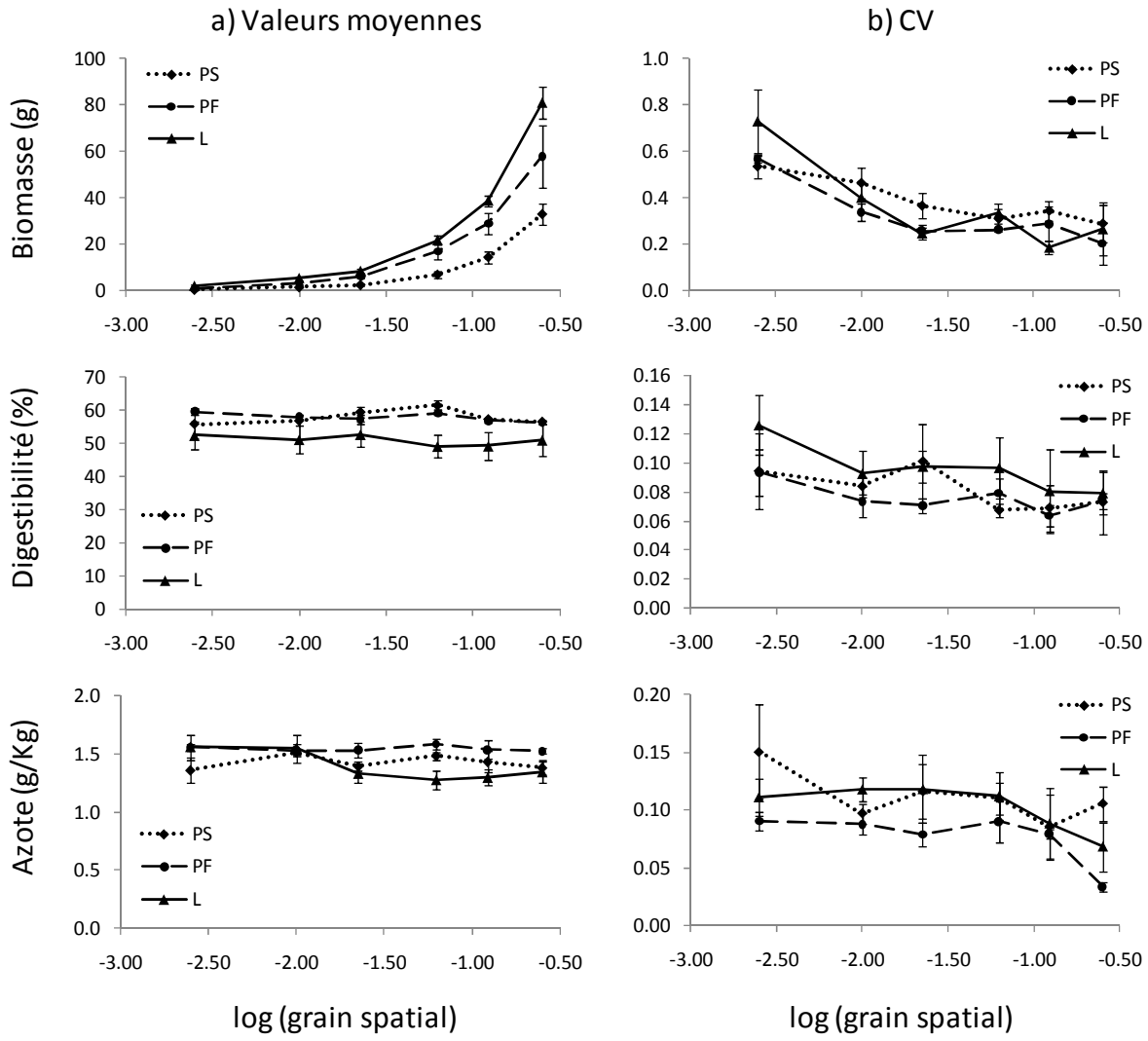

Figure 2 Valeurs moyennes (a) et coefficients de variation (CV) (b) (N=3 ± SE) de la biomasse, digestibilité et teneur en azote du couvert dans les trois types de communauté, uniquement dans les plots pâturés, en fonction du grain spatial d'échantillonnage. PS = Pelouses sèches ; PF = Pelouses fraiches ; L = Landes.

Relations entre les composantes de la structure aérienne du couvert

Les régressions effectuées entre l'interception lumineuse et la hauteur du couvert sont très significatives dans les trois communautés et ce quelque soit le régime, en raison du très grand nombre d'échantillons mobilisables pour chaque régression (156 x 3) et révèlent des relations positives. Cependant les régressions ne sont de bonne qualité (i.e. bon ajustement des points autour de la droite de régression traduit par un fort coefficient de détermination) que dans les pelouses sèches en situation d'exclusion du pâturage (R^2=0.49) et dans les pelouses fraiches en situation de pâturage (R^2=0.42). Les coefficients de détermination sont sinon faibles ($0.1<R^2<0.2$), voir très proches de zéro dans les cas des landes pâturées et non pâturées ($R^2<0.1$) (Figure 3).

La biomasse est très bien reliée à la hauteur, de manière positive, dans les landes et dans les pelouses fraîches avec de forts coefficients de détermination aux grains fins et/ou intermédiaires ($R^2>0.5$) (Tableau 2). Bien que significatives à presque tous les grains d'échantillonnage, les régressions sont cette fois moins bonnes dans les pelouses sèches ($0.2<R^2<0.4$).

Les régressions entre la biomasse et l'interception lumineuse révèlent des relations moins fortes (Tableau 2). La quantité de biomasse et l'interception lumineuse augmentent conjointement mais seulement dans les pelouses fraîches : les régressions sont significatives à tous les grains avec une très bonne relation au grain le plus large ($R^2>0.7$). Dans les landes et les pelouses sèches, les régressions sont de moins bonne qualité ($R^2<0.4$) et significatives seulement à quelques grains particuliers.

Relations entre la structure aérienne du couvert et la qualité fourragère

Les deux composantes de la qualité fourragère du couvert (digestibilité et teneur en azote) sont significativement et négativement reliées à la biomasse aérienne mais de manière très faible ($0.1<R^2<0.3$) et presque uniquement dans les landes, aux grains fins et intermédiaires (5 x 5 – 25 x 25 cm) (Tableau 2).

De la même manière que pour la biomasse, la hauteur est liée à la digestibilité et la teneur en azote surtout dans les Landes (Tableau 2). Les relations sont négatives et faibles ($0.1<R^2<0.4$) à presque tous les grains d'échantillonnage dans les landes. Cependant une relation significative entre la hauteur et la teneur en azote est aussi révélée dans les pelouses

fraiches, et cette fois positive, à deux grains spatiaux (10 x 10 et 35 x 35) (Tableau 2, Figure 4).

	Grain spatial (cm x cm)																	
	5 x 5			10 x 10			15 x 15			25 x 25			35 X 35			50 x 50		
	R^2			R^2			R^2			R^2			R^2			R^2		
Interception lumineuse - Biomasse																		
Pelouses sèches	**0.10**	*	+	**0.20**	***	+	**0.17**	*	+	0.02			0.003			0.01		
Pelouses fraîches	**0.40**	***	+	**0.21**	***	+	**0.40**	***	+	**0.55**	***	+	**0.42**	***	+	**0.74**	***	+
Landes	0.04			**0.10**	*	+	**0.36**	***	+	0.00			0.12	.		0.07		
Hauteur - Biomasse																		
Pelouses sèches	**0.28**	***	+	**0.39**	***	+	**0.22**	**	+	**0.24**	**	+	**0.22**	*	+	0.04		
Pelouses fraîches	**0.47**	***	+	**0.30**	***	+	**0.39**	***	+	**0.52**	***	+	**0.55**	***	+	0.30	.	
Landes	**0.67**	***	+	**0.65**	***	+	**0.16**	*	+	**0.47**	***	+	0.14	.		0.09		
Digestibilité - Biomasse																		
Pelouses sèches	0.08			<0.001			0.03			**0.22**	**	+	0.10			0.28	.	
Pelouses fraîches	**0.18**	**	-	0.05	.		<0.001			0.01			0.03			0.05		
Landes	**0.16**	**	-	**0.18**	***	-	**0.19**	**	-	**0.17**	*	-	<0.001			0.06		
Azote - Biomasse																		
Pelouses sèches	<0.001			0.004			0.02			0.05			0.16	.		0.27	.	
Pelouses fraîches	0.08	*		0.01			0.02			0.05			0.16	.		0.07		
Landes	**0.17**	**	-	**0.31**	***	-	**0.19**	**	-	**0.13**	*	-	0.02			0.05		
Digestibilité - Hauteur																		
Pelouses sèches	0.09	.		0.06	.		0.01			0.01			0.01			0.01		
Pelouses fraîches	0.04			0.02			0.04			0.01			0.02			0.12		
Landes	**0.14**	**	-	**0.29**	***	-	**0.23**	**	-	**0.21**	**	-	**0.29**	**	-	0.28	.	
Azote - Hauteur																		
Pelouses sèches	0.005			0.01			0.002			0.09	.		0.01			0.10		
Pelouses fraîches	0.01			**0.14**	**	+	0.01			0.06			**0.20**	*	+	0.21		
Landes	0.16	**	-	**0.40**	***	-	**0.20**	**	-	**0.22**	**	-	**0.33**	**	-	0.16		

Tableau 2 Résultats des régressions linéaires effectuées entre variables de la structure aérienne du couvert et de sa qualité fourragère, à différents grains spatiaux. Significativité de la statistique *F* pour le test du coefficient de détermination R^2: *** = $P<0.001$; **=$P<0.01$; *=$P<0.05$. '+' indique une relation positive ; '-' indique une relation négative.

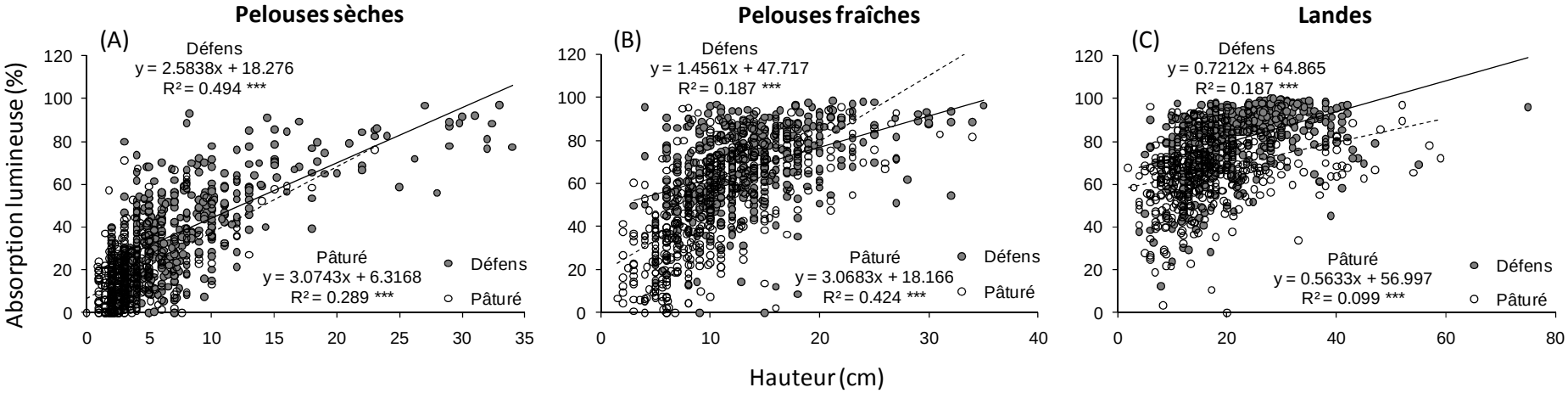

Figure 3. Illustration des relations entre la hauteur et l'interception lumineuse du couvert selon le type de communauté et en fonction du régime (symboles ouverts = pâturé ; symboles pleins = non pâturé) ainsi que des régressions linéaires associées (ligne pleine = non pâturé, ligne pointillée = pâturé). Les résultats des régressions linéaires sont indiqués ainsi que la significativité de la statistique *F* pour le test du coefficient de détermination R² : *** = *P*<0.001 ; **=*P*<0.01 ; *=*P*<0.05.

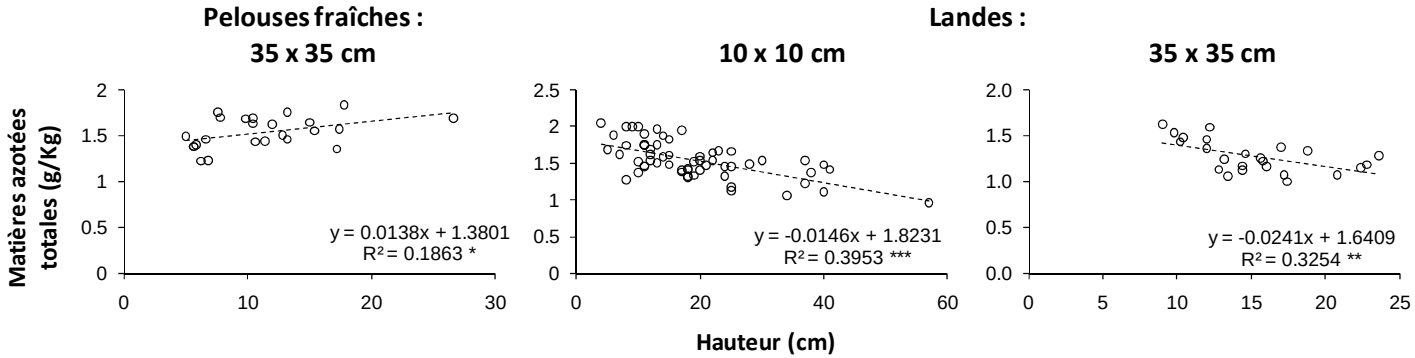

Figure 4. Illustration des deux formes de relations (positive vs. négative) qu'il peut exister entre la teneur en azote et la hauteur du couvert selon le type de communauté. Les résultats des régressions linéaires sont indiqués ainsi que la significativité de la statistique *F* pour le test du coefficient de détermination R² : *** = *P*<0.001 ; **=*P*<0.01 ; *=*P*<0.05.

Discussion

L'exclusion du pâturage depuis plus de vingt ans, en plus de modifier les valeurs moyennes de certaines composantes de la structure du couvert, peut influencer les contrastes spatiaux de ces composantes dans les communautés prairiales subalpines étudiées. D'autre part, les valeurs d'usage fourragères présentent des valeurs moyennes et une variabilité spatiale en conditions pâturées relativement constantes quelque soit l'échelle considérée et sont assez faiblement expliquées par des mesures simples de la structure aérienne selon le type de communauté.

Variabilité spatiale de l'utilisation de la ressource lumineuse par le couvert : influence de l'arrêt du pâturage et relations avec la structure aérienne du couvert

Si l'arrêt du pâturage favorise l'augmentation de la hauteur moyenne du couvert conjointement à celle de l'interception lumineuse, il ne diminue pas forcément leur variabilité spatiale. Nous avons ainsi observé une réponse découplée des valeurs moyennes et de la variabilité spatiale de la hauteur du couvert. Celle-ci a augmenté suite à l'exclusion du pâturage mais les contrastes spatiaux ont été conservés, contrairement à ce que l'on pouvait attendre (i.e. une diminution des contrastes avec l'arrêt du pâturage, e.g. Berg et al., 1997). Sur les mêmes plots l'analyse de l'extension spatiale des patchs de hauteur avait mis en évidence qu'ils s'exprimaient à un grain plus grossier en situation non pâturée (Chapitre I.1). L'expression de patchs de la hauteur du couvert à un grain plus ou moins grossier peut en effet correspondre à la même variabilité spatiale de la hauteur du couvert si le contraste de hauteur entre les différents patches est le même en zone pâturée et non pâturée. Cela corrobore l'absence d'effet significatif mesuré sur les contrastes de patchs (intensité de la dépendance spatiale) lors de la même étude (Chapitre I.1).

L'absence de différence de variabilité spatiale de la hauteur du couvert entre situations pâturées et situations non pâturées masque toutefois des modifications de la variabilité spatiale de l'interception lumineuse par le couvert. En effet, si l'interception lumineuse augmente en moyenne suite à l'exclusion du pâturage, la variabilité spatiale diminue, ceci dans toutes les communautés. Alors que l'on pouvait s'attendre à ce que l'interception lumineuse et la hauteur du couvert répondent de manière similaire, il s'avère que l'interception lumineuse est une propriété du couvert plus sensible à l'effet du pâturage.

L'interception lumineuse n'est en effet liée à la hauteur du couvert que dans certains cas (pelouses sèches non pâturées et pelouses fraîches pâturées) et est inexistante dans les landes. L'interception lumineuse est probablement affectée, en plus de la hauteur des plantes, par leur morphologie ou architecture aérienne. En effet, selon leur morphologie, les plantes n'occupent pas l'espace de manière proportionnelle à leur hauteur, ce qui peut déterminer différentes capacités d'interception de la ressource lumineuse pour une même hauteur végétative. Par exemple, une espèce sétacée comme *Nardus stricta* ayant ses limbes dans un plan à dominante verticale a une capacité d'interception plus faible qu'une dicotylédone type *Potentilla erecta* ayant ses feuilles dans un plan horizontal. L'effet positif du pâturage sur la variabilité spatiale de l'interception lumineuse pourrait ainsi indiquer des différences locales plus fortes de la stratégie d'utilisation de la ressource lumineuse via une composition plus variable en types morphologiques. Cette variabilité a, par ailleurs, probablement lieu à une échelle très fine (i.e. celle du voisinage des plantes) étant donné l'échelle de mesure des radiations lumineuses effectuées à l'aide d'un capteur PAR de 2 cm de haut et de 2 cm diamètre prenant surtout en compte l'effet de l'architecture de la touffe d'individus la plus proche. Ainsi ce résultat n'est pas contradictoire avec la présence d'hétérogénéité spatiale de la composition floristique s'exprimant à un grain spatial plus fin dans les zones pâturées que dans les zones non pâturées (Chapitre I.2) : à une échelle très fine la coexistence de types morphologiques de la végétation est supérieure dans les zones pâturées.

De même que la hauteur, la biomasse ne reflète que partiellement les capacités d'interception lumineuse du couvert, même aux grains spatiaux les plus fins, mais ceci seulement dans les landes et les pelouses sèches. En effet, dans les pelouses fraîches pâturées, les relations entre la biomasse et l'interception lumineuse sont très fortes, révélant une variabilité des types morphologiques probablement peu prononcée. A l'inverse, dans les pelouses sèches pâturées, de nombreuses espèces en rosettes ne dépassent pas 2 à 5 cm de haut, et leur capacité d'interception lumineuse mesurée à 2 cm du sol par le capteur PAR est donc très faible, alors qu'elles peuvent présenter localement une forte biomasse (e.g. coussinets denses de *Globularia cordifolia* ou *Hieracium pilosella*). Pour les landes, si les relations entre la biomasse et l'interception lumineuse sont médiocres, cela s'explique probablement par l'existence d'espèces de hauteur similaire mais aux architectures aériennes contrastées (e.g. *Nardus stricta* vs. *Potentilla erecta*). La biomasse aérienne même mesurée à des échelles très fines (25 cm²), apparaît ainsi un mauvais indicateur de l'interception lumineuse par le couvert dans certaines communautés et, de même que la hauteur, lisse les

contrastes spatiaux qu'il existe probablement en terme de types morphologiques des plantes. Un indice combinant la hauteur de la végétation et la biomasse pourrait être intéressant à tester pour rendre compte de la densité locale du couvert aérien, peut-être meilleure indicatrice de l'utilisation de la ressource lumineuse par le couvert.

D'autre part, les contrastes spatiaux de la hauteur du couvert et de l'interception lumineuse sont différents selon les communautés et atteignent les valeurs les plus élevées dans les pelouses sèches. Les pelouses sèches sont les pelouses bénéficiant des conditions de croissance pour les plantes les plus contraignantes, de part la très faible profondeur des sols sur lesquels elles se trouvent et le fort stress hydrique qu'elles subissent (Ostermann, 1992). La micro-hétérogénéité abiotique y est importante (e.g. variations de la profondeur du sol et affleurements rocheux) et cause l'alternance de zones de végétation très rabougrie avec des zones où la végétation y est plus dense et haute (Ostermann, 1992). Dans les autres communautés, le couvert est plus haut en moyenne et semble plus dense et plus continu, présentant une biomasse sur pied deux à trois fois plus élevée. Ainsi les contrastes spatiaux de la hauteur et de l'interception lumineuse en sont atténués en comparaison avec ce qu'il se passe dans les pelouses sèches.

Variabilité spatiale de composantes de la valeur d'usage fourragère en situation pâturée

La variabilité spatiale de la quantité de biomasse aérienne a été révélée forte lorsque mesurée à un grain très fin (25 cm^2) puis diminue vite avec l'augmentation du grain d'échantillonnage (à 50 x 50 cm, le CV est déjà très faible), quelque soit la communauté. Ceci indique que la biomasse dans les zones pâturées des communautés étudiées est hétérogène à un grain relativement fin en accord avec le grain fin d'hétérogénéité mesuré pour les espèces et les traits sur ces plots (Chapitre I.2). Nos résultats diffèrent donc de ce qui est observé sur des milieux herbacés plus productifs ou au contraire extrêmement contraints (e.g. communautés végétales des milieux arides) où l'hétérogénéité de la biomasse s'exprime souvent à un grain plus grossier (e.g. la taille des quadrats varie entre 20 cm et 5 m de côté pour l'étude de l'hétérogénéité de la biomasse dans une steppe aride de Patagonie, Golluscio et al., 2005). Ceci peut-être dû à la taille supérieure des plantes et/ou de l'échelle à laquelle elles forment des agrégations d'individus conspécifiques dans ces prairies. De plus, dans les milieux herbacés plus fertiles, le pâturage extensif peut causer une

hétérogénéité du couvert à une échelle bien plus large que dans des prairies peu productives en raison d'un pâturage sélectif plus marqué, favorisé par les capacités de repousse du couvert plus importante en conditions nutritives moins limitantes (Adler *et al.*, 2001; Marion *et al.*, 2010; Dumont *et al.*, soumis).

Les variabilités spatiales de la digestibilité et de teneur en azote sont faibles dans les trois communautés, en comparaison à la biomasse qui présente une hétérogénéité forte au grain le plus fin. La variabilité spatiale que l'on observe de ces composantes est en effet faible dès le grain d'échantillonnage le plus fin et reste stable avec l'augmentation du grain, ce qui révèle que toute la variabilité possible de la digestibilité ou de la teneur en azote du couvert est déjà incluse dans chaque quadrat au grain le plus fin. Ceci suggère que sur les milieux étudiés, en situation de pâturage, les espèces abondantes localement ne présentent pas de contrastes dans leur valeur nutritive suffisamment forte pour que leur répartition spatiale, montrant une hétérogénéité à un grain fin, supporte une structuration spatiale hétérogène de la digestibilité ou de la teneur en azote au grain le plus fin. Aussi, la diversité élevée des espèces et des traits comme la SSF, la TMS ou la TNF à un grain très fin d'hétérogénéité en situation pâturée (Chapitre I.2, I.3) peut expliquer que l'on capte à une échelle très fine toute la variabilité d'une mesure très intégrative comme la digestibilité ou la teneur en azote (Da S. Pontes et al., 2007; Duru et al., 2008).

De manière cohérente avec cette faible variabilité spatiale de la digestibilité et des matières azotées totales, aucun grain d'échantillonnage ne s'est particulièrement distingué pour la mise en évidence de relations entre ces composantes et la structure aérienne du couvert (hauteur ou biomasse). Ces relations, bien que faibles, ont d'ailleurs été essentiellement révélées dans les landes et sont presque inexistantes dans les autres communautés. Dans les landes, la qualité fourragère est négativement associée à la biomasse ou la hauteur du couvert à presque tous les grains d'échantillonnage, excepté les plus grossiers, en raison d'une augmentation de la quantité de plantes moins digestibles et moins concentrées en azote lorsque la biomasse augmente (Duru, 1994). Cette relation est par exemple classiquement observée lorsque le pâturage sélectif entraine au cours de la saison de pâturage, la formation de patches de refus où la végétation haute et dense est constituée d'espèces aux stratégies de conservation des nutriments, riches en tissus de soutien et peu digestibles, alors que les zones rases à faible biomasse sont constituées d'espèces aux stratégies favorisant l'acquisition rapide des nutriments (Bakker *et al.*, 1983; Cid and Brizuela, 1998; Garcia, 2003). Dans les landes, cette relation est probablement liée à la présence d'espèces structurantes pour les valeurs fourragères, telles que les ligneux bas et

grandes graminées (e.g. *Vaccinium myrtillus*, *Festuca paniculata*) dont les tissus sont très riches en composés structurant (lignine). Ces espèces forment des patchs localisés, de petite taille (i.e. dépendance spatiale significative sur 10 cm environ, Chapitre I.1), ce qui peut expliquer que la relation existe surtout aux grains les plus fins, puis que l'on capte rapidement toute la variabilité des valeurs fourragères aux autres grains. Au contraire, dans les autres communautés, les espèces herbacées sont probablement moins structurantes (i.e. moins contrastées) pour la digestibilité et la teneur en azote que dans les landes et/ou leur répartition spatiale un plus diffuse et moins structurée. Aussi, la relation, même très faible et observée à seulement quelques grains isolés dans les pelouses fraîches, qui va dans le sens inverse de celle observée dans les landes (i.e. relation positive entre la hauteur et la teneur en azote) peut révéler que dans les communautés plus contraintes, c'est la micro-variation des conditions favorables, comme la disponibilité en nutriments, qui pourrait jouer sur les faibles contrastes spatiaux des valeurs fourragères.

Conclusion

Nous avons montré dans cette étude que l'exclusion à long terme du pâturage peut modifier les contrastes spatiaux de certaines fonctions essentielles de l'écosystème prairial telle que l'utilisation de la ressource lumineuse par les plantes, probablement supportés par une modification de la répartition spatiale des espèces et des traits.

Malgré l'existence d'une hétérogénéité spatiale des espèces et des traits à un grain fin en situation pâturée, cela ne s'est pas traduit par une variabilité spatiale des composantes de la valeur d'usage fourragère, qui semblent ainsi très intégratives de la variabilité à grain fin des communautés. Cependant, une structuration spatiale de ces composantes un peu plus prononcée semble exister dans les landes, la communauté la moins contrainte et présentant des espèces structurantes. Il est probable que l'action d'un pâturage essentiellement ovin, peu sélectif, sur des systèmes subalpins peu productifs, permette une variabilité spatiale forte à échelle très fine pour certaines fonctions du couvert, comme l'interception lumineuse, mais ne favorise pas l'émergence d'une hétérogénéité spatiale de la ressource.

Références

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

Bakker, C., Blair, J.M., Knapp, A.K., 2003. Does resource availability, resource heterogeneity or species turnover mediate changes in plant species richness in grazed grasslands ? Oecologia 137, 385-391.

Bakker, J.P., de Leeuw, J., van Wieren, S.E., 1983. Micro-patterns in grassland vegetation created and sustained by sheep-grazing. Vegetatio 55, 153-161.

Berg, G., Esselink, P., Groeneweg, M., Kiehl, K., 1997. Micropatterns in Festuca rubra-dominated salt-marsh vegetation induced by sheep grazing. Plant Ecology, janv-14.

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

Cingolani, A.M., Cabido, M., Renison, D., Solís Neffa, V., 2003. Combined effects of environment and grazing on vegetation structure in Argentine granite grasslands. Journal of Vegetation Science 14, 223-232.

Cingolani, A.M., Posse, G., Collantes, M.B., 2005. Plant functional traits, herbivores selectivity and response to sheep grazing in Patagonian steppe grasslands. Journal of Applied Ecology 42, 50-59.

Da S. Pontes, L., Soussana, J.F., Louault, F., Andueza, D., Carrère, P., 2007. Leaf traits affect the above-ground productivity and quality of pasture grasses. Functional Ecology 21, 844-853.

Deléglise, C., Loucougaray, G., Alard, D., 2011. Spatial patterns of species and plant traits in response to 20 years of grazing exclusion in subalpine grassland communities. Journal of Vegetation Science, in press.

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.

Distel, R.A., Laca, E.A., Griggs, T.C., Demment, M.W., 1995. Patch selection by cattle:maximization of intake rate in horizontally heterogeneous pastures. Applied Animal Behaviour Science 45, 11-21.

Dumont, B., Carrère, P., D'Hour, P., 2002. Foraging in patchy grasslands: diet selection by sheep and cattle is affected by the abundance and spatial distribution of preferred species. Animal Research 51, 367-381.

Dumont, B., Maillard, J.F., Petit, M., 2000. The effects of the spatial distribution of plant species within the sward on the searching success of sheep when grazing. Grass and Forage Science 55, 138-145.

Dumont, B., Rossignol, N., Loucougaray, G., Carrère, P., Chadoeuf, J., Fleurance, G., Bonis, A., Farruggia, A., Gaucherand, S., Ginane, C., Louault, F., Marion, B.,

Mesléard, F., Yavercovski, N., soumis. When does grazing generate stable vegetation patterns in temperate pastures? Ecography.

Duru, M., 1994. Mineral nutrient status and botanical composition of pastures. II. Effects on nitrogen concentrations and digestibility of herbage. European Journal of Agronomy 3, 125-133.

Duru, M., Cruz, P., Al Haj Khaled, R., Ducourtieux, C., Theau, J.P., 2008. Relevance of Plant Functional Types based on Leaf Dry Matter Content for Assessing Digestibility of Native Grass Species and Species-Rich Grassland Communities in Spring. Agronomy Journal 100, 1622-1630.

Garcia, F., 2003. Mécanismes de développement de l'hétérogénéité du couvert végétal dans une prairie pâturée par des ovins. Institut National Agronomique de Paris-Grignon, p. 148.

Golluscio, R.A., Pérez, J.A., Paruelo, J.M., Ghersa, C.M., 2005. Spatial heterogeneity at different grain sizes in grazed versus ungrazed sites of the Patagonian steppe. Ecoscience 12, 103-109.

Hutchings, N.J., Gordon, I.J., 2001. A dynamic model of herbivore-plant interactions on grasslands. Ecological Modelling 136, 209-222.

Illius, A.W., Hodgson, J., 1996. Progress in understanding the ecology and management of grazing systems. CAB International, Wallingford UK.

Jefferies, R.L., Klein, D.R., Shaver, G.R., 1994. Vertebrate herbivores and northern plant communities: reciprocal influences and responses. Oikos 71, 193-206.

Louault, F., Pillar, V.D., Aufrère, J., Garnier, E., Soussana, J.-F., 2005. Plant traits and functional types in response to reduced disturbance in a semi-natural grassland. Journal of Vegetation Science 16, 151-160.

Marion, B., Bonis, A., Bouzillé , J.-B., 2010. How much does grazing-induced heterogeneity impact plant diversity in wet grasslands? Ecoscience 17, 1-11.

McNaughton, S.J., 1979. Grazing as an optimization process: grass- ungulate relationships in the Serengeti. American Naturalist 113, 691-703.

Ostermann, O., 1992. L'impact du pâturage ovin sur la dynamique de la végétation des peuplements subalpins de pins à crochets (Pinus uncinata). Méthodes et résultats en Vercors, France. PNRV - Cemagref - Georg-August Universitaet Goettingen.

Prache, S., Roguet, C., Petit, M., 1998. How degree of selectivity modifies foraging behaviour of dry ewes on reproductive compared to vegetative sward structure. Applied Animal Behaviour Science 57, 91-108.

R Development Core Team., 2008. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. ISBN 3-900051-07-0, URL http://www.R-project.org

Rossignol, N., Bonis, A., Bouzillé , J.-B., 2011. Grazing-induced vegetation patchiness controls net N mineralization rate in a semi-natural grassland. Acta Oecologica, in press.

Tasser, E., Tappeiner, U., 2002. Impact of land use changes on mountain vegetation. Applied Vegetation Science 5, 173-184.

WallisDeVries, M.F., Laca, E.A., Demment, M.W., 1999. The importance of scale of patchiness for selectivity in grazing herbivores. Oecologia 121, 355-363.

Chapitre III.2 - Importance de la composition spécifique et fonctionnelle du couvert à différentes échelles pour la construction des composantes de la valeur d'usage fourragère en prairies subalpines

Résumé

Comprendre comment se construisent les propriétés fourragères des communautés prairiales subalpines peut constituer un enjeu important dans un contexte de gestion de ces milieux. Si l'importance de la structure floristique et fonctionnelle à l'échelle des parcelles a déjà été fortement soulignée comme déterminant des valeurs d'usage fourragères, les conséquences de la variabilité spatiale de cette structure à échelle fine reste méconnue. Nous avons testé quelles caractéristiques de la structure des communautés (diversité spécifique, groupes d'espèces, traits agrégés et diversité fonctionnelle) permettent la meilleure prédiction de composantes de la valeur d'usage fourragère (biomasse aérienne, teneur en azote, digestibilité) à différents grains spatiaux d'échantillonnage, dans trois communautés prairiales subalpines pâturées. Nous n'avons pas mis en évidence de seuil de grain d'échantillonnage à partir duquel, ou en dessous duquel, les propriétés du couvert seraient mieux prédites. Cette absence de réponse au facteur « échelle d'échantillonnage » peut être attribuée au grain fin d'expression de l'hétérogénéité spatiale de ces communautés qui favorise la capture d'une large proportion de la variabilité spécifique ou fonctionnelle possible dès des échelles fines. Dans la communauté la plus productive les traits agrégés se sont révélés les meilleurs prédicteurs des propriétés fourragères, supportant l'hypothèse que les traits des espèces dominantes deviennent un facteur d'autant plus déterminant avec l'augmentation de la productivité du milieu. La diversité fonctionnelle de traits comme la teneur en azote foliaire ou la hauteur végétative peut également expliquer de manière significative les valeurs fourragères dans cette communauté, montrant que la complémentarité fonctionnelle entre les espèces dominantes joue un rôle non négligeable dans la construction des propriétés fourragères. Dans les pelouses sèches et fraîches, moins productives, l'existence de relations beaucoup plus faibles en général que dans les landes et la prédominance de la diversité spécifique pour expliquer les propriétés fourragères, reflètent probablement le rôle des conditions abiotiques limitantes qui conditionnent à la fois la diversité et les processus tels que la productivité. Il semble que l'hétérogénéité spatiale s'exprimant à un grain fin dans de tels milieux peu productifs n'entraîne donc pas des effets locaux prononcés qui conduiraient à une forte structuration spatiale des composantes de la valeur d'usage fourragère et permet ainsi la construction des valeurs moyennes des composantes fourragère de la communauté dès des échelles très fines.

Introduction

La production fourragère est une des valeurs d'usage des communautés prairiales subalpines, pâturées en saison estivale par des troupeaux transhumants. De la quantité et de la qualité fourragère de la végétation de ces communautés dépendra l'alimentation des troupeaux et l'utilisation pastorale, qui en retour influence ces propriétés (WallisDeVries, 1998). Si l'importance de la structure floristique et fonctionnelle (i.e. identité, abondance et diversité des espèces et des traits) à l'échelle des parcelles a déjà été fortement soulignée comme déterminant des valeurs d'usage fourragère (Cruz *et al.*, 2002; Al Haj Khaled *et al.*, 2006; Da S. Pontes *et al.*, 2007; Duru *et al.*, 2008; Ansquer *et al.*, 2009), l'importance de la variabilité spatiale de cette structure à échelle fine reste méconnue. Pourtant, en pilotant l'organisation spatiale des espèces et des traits les herbivores peuvent fortement influencer l'existence d'hétérogénéité spatiale des valeurs d'usage fourragères comme par exemple la création de patchs de qualités nutritives contrastées (McNaughton, 1979). Ainsi, il apparaît important de s'intéresser aux échelles auxquelles les caractéristiques spécifiques et fonctionnelles des communautés sont pertinentes pour expliquer la construction des valeurs fourragères.

La prédiction des propriétés et processus écosystémiques, notamment la production primaire, d'après la structure des communautés a souvent été réalisée à l'échelle des communautés (Naeem *et al.*, 1994; Tilman *et al.*, 1996; Hooper and Vitousek, 1998; Loreau *et al.*, 2002). Des relations positives ont été observées très tôt entre la diversité en espèces de communautés expérimentales et des processus écosystémiques tels que la productivité (voir Hooper *et al.*, 2005 pour une revue), puis confirmés par l'observation de relations similaires, se maintenant sur le long terme, dans des communautés naturelles et matures (Cardinale *et al.*, 2000; Tilman *et al.*, 2001; van Ruijnen and Berendse, 2009). Les hypothèses formulées sur les mécanismes sous-jacents à cette relation positive suggèrent que celle-ci reposerait sur l'augmentation de la complémentarité entre espèces, permettant par exemple une meilleure efficacité de l'utilisation des ressources ou résistance aux perturbations, avec l'augmentation de la diversité (Fridley, 2001; Loreau *et al.*, 2001).

Toutefois les relations positives entre diversité et fonctionnement ne sont pas systématiques et l'absence de réponse est aussi observée empiriquement (Hector, 1999; Huston *et al.*, 2000; Mokany *et al.*, 2008). La variabilité de la réponse peut dépendre de différents mécanismes comme la présence d'espèces ou groupes d'espèces clés ou *ingénieurs* pouvant déterminer en grande partie le fonctionnement. Egalement, la similarité

fonctionnelle de certaines espèces peut leur conférer le même rôle sur les processus (i.e. redondance fonctionnelle), plusieurs niveaux de diversité pouvant ainsi être relié au même niveau de réalisation d'un processus écosystémique (Diaz and Cabido, 2001). Pour palier ces limites, la prise en compte des caractéristiques fonctionnelles des espèces qui composent les communautés et non plus leur seule identité taxonomique est alors apparue comme une approche prometteuse (e.g. Lavorel *et al.*, 1997; Tilman *et al.*, 1997; Loreau, 2000; Lavorel and Garnier, 2002). Il existe désormais un large consensus admettant que les processus écosystémiques peuvent être plus fortement liés aux caractéristiques fonctionnelles des espèces qu'à la diversité spécifique (Diaz and Cabido, 2001; Hooper *et al.*, 2005; McGill *et al.*, 2006). Deux approches peuvent cependant être distinguées : l'utilisation des valeurs agrégées des traits fonctionnels (i.e. la moyenne pondérée des valeurs de traits d'une communauté, (Garnier *et al.*, 2004) et celle de la diversité fonctionnelle, c'est-à-dire l'étendue de la gamme des valeurs prises par les espèces (Petchey and Gaston, 2002; Mason *et al.*, 2003). La première approche se rapporte à l'hypothèse de contribution spécifique ('mass ratio hypothesis') qui stipule que les processus peuvent être prédits par les seules caractéristiques fonctionnelles des espèces les plus abondantes (i.e. représentant la plus grande part de la biomasse aérienne, Grime, 1998). La seconde se réfère à l'hypothèse de la complémentarité entre espèces : plus la diversité fonctionnelle est élevée, meilleure est l'efficacité de l'utilisation des ressources, de part une plus grande diversité des stratégies des espèces (Tilman, 1997), ce qui en conséquences permettrait, par exemple, une amélioration de la production primaire. L'hypothèse de contribution spécifique a été vérifiée pour différents processus tels que la décomposabilité de la litière (Garnier *et al.*, 2004; Cortez *et al.*, 2007; Fortunel *et al.*, 2009) ou l'humidité du sol (Gross *et al.*, 2008), et a pu amener à de meilleures prédictions en comparaison à l'approche via la diversité fonctionnelle dans quelques rares cas où les deux approches ont été évaluées ensembles (Mokany *et al.*, 2008; Schumacher and Roscher, 2009). Cependant, il n'existe pas de consensus autour de l'approche la plus adaptée à la prédiction des processus écosystémiques et il est possible que les deux mécanismes agissent ensembles (Diaz and Cabido, 2001; Diaz *et al.*, 2007).

Dans cette étude nous cherchons à déterminer les relations entre la structure spécifique et fonctionnelle des communautés et leurs propriétés fourragère. Cependant, de par l'existence, en prairies pâturées, d'une hétérogénéité spatiale des assemblages d'espèces et de traits pouvant être liée à l'existence de patrons spatiaux de végétation de qualité nutritive contrastée entretenus par les herbivores (Adler *et al.*, 2001), la construction des propriétés fourragères peut avoir lieu à des échelles très variables dépendant de l'échelle à

laquelle ces patrons s'expriment. En conséquence, nous nous intéressons dans cette études aux relations entre les propriétés fourragères (biomasse aérienne, digestibilité et teneur en azote du couvert) et les caractéristiques spécifiques (espèces et diversité) et fonctionnelles (traits agrégés et diversité) des communautés à différentes échelles spatiales fines (0.025 – 0.25 m²). Ces relations sont étudiées dans trois communautés prairiales subalpines, différant, entre autres, par leur niveau de productivité. La question principale que nous adressons est : Est-ce que la structure spatiale fine des communautés peut prédire les propriétés fourragères et à quelle échelle spatiale ?

Matériel et Méthodes

Sites d'étude et communautés végétales

L'étude a été conduite sur des alpages situés sur la Réserve Naturelle des Hauts Plateaux du Vercors (« VERC ») dans le massif du Vercors, et sur la station de sports d'hiver de l'Alpe d'Huez (« HUEZ ») dans le massif des Grandes Rousses, faisant partie des Alpes et Préalpes du Dauphiné au sein des Alpes Occidentales françaises. Tous les alpages sont situés à une altitude comprise entre 1600 et 1800 m. Le climat est subalpin avec de fortes précipitations (les précipitations annuelles sont de 1380 mm sur VERC et de 940 mm for HUEZ [moyennes sur 10 ans]) dont environ 400 m répartis durant la période de végétation (Mai-Septembre) et de basses températures hivernales (la température est en moyenne de -2.0°C en Janvier pour VERC et de -2.2 °C pour Huez [moyennes sur 10 ans]). Les alpages subissent une longue période d'enneigement s'étendant couramment de Novembre à Avril (cf Partie *Sites et dispositifs de l'étude*).

L'échantillonnage de la végétation a été réalisé sur trois communautés végétales subalpines : (1) des pelouses calcaires xérophiles ("pelouses sèches") et (2) des pelouses calcaires mésophiles ("pelouses fraiches") situées sur VERC et (3) des pelouses acidophiles à landes ("landes") situées sur HUEZ. Les pelouses sèches, faiblement productives (1.3 t.ha-1 au pic de production), présentent une végétation rase à *Globularia cordifolia* et *Festuca glauca* poussant sur des sols très superficiels (épaisseur : 1 à 5 cm) où le socle calcaire affleure et la présence de cailloux est importante. Les pelouses fraiches sont plus productives (2.2 t.ha-1 au pic de production) et présentent une végétation plus haute et plus dense à *Globularia*

nudicaulis et *Festuca commutata* établie sur des sols un peu plus épais (~15 cm). Les landes avec une production de biomasse plus elévée (3.2 $t.ha^{-1}$ au pic), présentent une végétation haute à ligneux bas (*Vaccinium myrtillus* et *uliginosum*) et graminées plus ou moins acidophiles comme *Nardus stricta* et *Festuca paniculata*, établie sur des sols acidiphiles profonds (jusqu'à 1 m de profondeur). Les pelouses sèches, et dans une moindre mesure les pelouses fraiches, sont sujettes à un fort déficit hydrique dû aux sols peu profonds et au système hydrologique karstique sur VERC causant une rétention d'eau très limitée. Ces trois communautés subalpines présentent une forte richesse spécifique avec 50 à 60 espèces sur 100 m². Tous les alpages sont pâturés extensivement depuis plusieurs siècles et l'équilibre entre le régime de pâturage et la dynamique de la végétation a probablement été établi. A présent, ces alpages sont extensivement à modérément pâturés (40 à 50% de la biomasse est consommée durant la période de pâturage) entre mi-Juin et fin-Septembre par des troupeaux essentiellement ovins et quelques bovins (Pour des détails voir Tableau 1 de la Partie *Sites et disposifs de l'étude*).

Protocole d'échantillonnage

L'échantillonnage a été réalisé au sein 9 plots pâturés (de 10 x 10 m chacun) situés sur les alpages de VERC et HUEZ, avec trois plots localisés dans chaque communauté étudiée. L'échantillonnage de la végétation a été réalisé en Juillet 2009. Dans chacun des 9 plots, la végétation a été échantillonnée à six grains spatiaux différents à l'aide de différents jeux de quadrats dont la surface varie de 0.025 m² à 0.25 m² (76 échantillons par plot au total, Tableau 1). A chaque grain d'échantillonnage, les quadrats ont été placés au hasard au sein des plots de 100 m².

Grain spatial (m²)	0.0025	0.01	0.0225	0.0625	0.1225	0.25
Taille équivalente des quadrats (en cm de côté)	5x5	10x10	15x15	25x25	35x35	50x50
Nombre de quadrats	20	20	12	12	8	4
Nombre de quadrats utilisés pour les régressions	20 x 3	20 x 3	12 x 3	12 x 3	8 x 3	4 x 3

Tableau 1 : Nombre de quadrats échantillonnés à chaque grain spatial dans un plot et nombre de quadrats utilisés pour les régressions linéaires par grain (regroupement des 3 plots de chaque communauté).

Mesures réalisées

Propriétés fourragères de la communauté : quantité et qualité de la biomasse

La biomasse a été récoltée pour chaque quadrat, à la période du pic de biomasse pour chaque plot, en récoltant toute la biomasse aérienne des plantes au-dessus de 1 cm du sol. La biomasse a été récoltée systématiquement avant le passage des herbivores. Nous considérons qu'elle représente la productivité du système, entre le démarrage de la végétation et le pic de biomasse, étant donné que la production de végétation herbacée redémarre à zéro chaque année suite à la période d'enneigement, excepté pour les espèces d'Ericacées des prairies de landes mais pour lesquelles seules les jeunes pousses de l'année ont été récoltées lors des prélèvements. La biomasse récoltée a ensuite été séchée 48h à 60°C puis pesée, individuellement par échantillon.

La digestibilité et la teneur en azote du couvert ont été estimées sur les échantillons de biomasse, séchés et broyés sur une grille de maille 0.5 mm, à l'aide de la spectroscopie proche infra-rouge (SPIR ou NIRS pour *Near infra-red spectroscopy*, en anglais). La SPIR est une technique analytique basée sur les propriétés d'absorption des rayonnements (infrarouges) de la matière organique. L'absorption des rayonnements étant liée à la composition chimique des échantillons, on peut estimer cette dernière par la mesure de l'absorption de lumière par l'échantillon. Ces mesures ont été faites avec un spectromètre en « réflectance » (c'est la lumière réfléchie par un échantillon qui est mesurée) de type Fourier 49 transform NIR spectrophotometer Antaris II (Thermo Fisher Scientific Inc., Milan, Italie). La SPIR nécessite une phase d'étalonnage (ou « calibration ») basée sur des mesures de référence obtenues au laboratoire (analyse chimique pour l'azote et analyse enzymatique pour la digestibilité) et l'établissement des modèles mathématiques qui permettront de relier le spectre infrarouge au résultat de ces mesures. La calibration a été effectuée à l'aide d'un jeu d'échantillons de végétation provenant d'un spectre plus large de milieux et complétée à l'aide de 36 échantillons provenant de notre échantillonnage (4 échantillons par plot). Des calibrations de bonne qualité ont été obtenues : R^2=0.92 et 0.94 pour la digestibilité et l'azote, respectivement, Erreur-Standard= +/- 7.2% et +/- 0.29 g/Kg pour la digestibilité et l'azote, respectivement.

Composition spécifique

L'abondance de toutes les espèces présentes au sein de chaque quadrat a été estimée visuellement. La diversité de chaque quadrat a été calculée via la richesse spécifique, l'indice de diversité de Shannon et l'équitabilité (Magurran 2004). Les espèces ont été regroupées dans 5 groupes en fonction de leur forme de vie : graminoïdes, légumineuses,

rosettes, diverses autre que légumineuse ou rosette, et ligneux bas. L'abondance de chaque groupe a été calculée au sein des quadrats.

Composition fonctionnelle

Nous avons mesurés 5 traits fonctionnels sur la majorité des espèces présentes dans chaque communauté, de manière à détenir les valeurs de traits des espèces participant pour environ 80 % de recouvrement dans chacun des quadrats. Les traits choisis sont la hauteur végétative (Hveg), la surface spécifique foliaire (SSF), la teneur en matière sèche des feuilles et tiges (TMS), la teneur en azote des feuilles (TNF) et la teneur en carbone des feuilles (TCF) de part leur relative simplicité de mesure et leur lien déjà avéré avec des processus écosystémiques tels que la décomposabilité de la litière et le turn over des nutriments (Cornelissen and Thompson, 1997; Garnier *et al.*, 2004), et avec la digestibilité de la matière organique (Da S. Pontes *et al.*, 2007; Duru *et al.*, 2008). Nous avons estimé Hveg avec 20 réplicats par espèces, et la SSF, TMS, TNF et TCF avec 10 réplicats par espèces suivant le protocole de Cornelissen *et al.* (2003).

Nous avons calculé les valeurs agrégées ($\bar{x}$) de chaque trait dans chaque quadrat en moyennant les valeurs de traits des différentes espèces et en les pondérant selon l'abondance relative des espèces (Garnier *et al.*, 2004), comme suit :

$\bar{x} = \sum_{i,S} p_i x_i$ où S est le nombre total d'espèces au sein du quadrat considéré, p_i l'abondance relative de l'espèce i dans le quadrat considéré et x_i la valeur de trait moyenne de cette espèce.

Pour estimer la diversité fonctionnelle de ces traits, nous avons utilisé l'indice d'entropie quadratique de Rao, DF_q (Botta-Dukát, 2005; Ricotta, 2005; Leps *et al.*, 2006). DFq est la somme des dissimilarités fonctionnelles entre toutes les paires d'espèces possibles, pondérée par l'abondance relative des espèces. Une espèce abondante donne ainsi un poids important à l'indice, calculé selon la formule :

$DF_q = \sum_{i,S} \sum_{j,S} d_{ij} p_i p_j$ où d_{ij} est la dissimilarité entre chaque paire d'espèces i et j, et p_i et p_j les abondances relatives des espèces i et j, respectivement, dans le quadrat. Le calcul de la dissimilarité fonctionelle, d_{ij}, entre deux espèces i et j est basé sur une quantification du

chevauchement entre les distributions statistiques des valeurs de traits des deux espèces. Les distributions des valeurs de traits des espèces ont été estimées sur la base de la moyenne et de l'écart-type des 20 (ou 10) valeurs mesurées et en faisant l'hypothèse simplificatrice que ces distributions suivaient des lois normales. Nous n'avons pas pu calculer la diversité fonctionnelle à l'aide de l'indice de Rao pour la TCF et la TNF du fait de l'absence de mesure d'écart-type, les limbes récoltés sur les différents individus ayant été *poolés* ensembles (en raison de la quantité minimale nécessaire pour le broyage). Nous avons donc calculé DF_q pour Hveg, la SSF et la TMS, séparément.

Pour la TCF et la TNF nous avons effectué des mesures de la variance fonctionnelle (DF_{var}), une autre estimation de la diversité fonctionnelle (Mason *et al.*, 2003; Mason *et al.*, 2005), basée sur la somme des écarts de la valeur de trait de chaque espèce à la valeur agrégée moyenne, pondérée par l'abondance relative des espèces, comme suit :

$$DF_{\text{var}} = \sum_{i,S} p_i (x_i - \bar{x})^2 .$$

Les estimations de la diversité fonctionnelle ont été réalisées sur la base de données d'abondance des espèces et non sur la base de données de biomasse de chacune des espèces, une méthode pourtant initialement privilégiée car réputée plus fiable. Cependant, les résultats peuvent être assez similaires avec les deux méthodes, et la mesure des abondances a l'avantage d'être non destructive et de demander beaucoup moins de temps dans le cas de l'échantillonnage d'assemblages riches en espèces (Lavorel *et al.*, 2008; Mouchet *et al.*, 2010).

Relation entre les propriétés fourragères et les caractéristiques spécifiques ou fonctionnelles

Des régressions linéaires simples ont été conduites pour estimer la capacité de chacune des différentes caractéristiques spécifiques et fonctionnelles à prédire les valeurs des propriétés fourragères au sein des différents jeux de quadrats de chaque grain spatial. Des relations logarithmiques ont pu être utilisées dans le cas où elles amélioraient le pouvoir explicatif des composantes spécifiques ou fonctionnelles. Etant donné le faible nombre d'échantillons disponibles par plot aux plus larges grains d'échantillonnage (i.e. à 35 x 35 et 50 x 50 cm), nous avons rassemblé les trois plots de chaque communauté pour effectuer les régressions, ceci pour tous les grains d'échantillonnage (voir Table 1).

Les analyses ont été réalisées avec R 2.8.0 (R Development Core Team, 2008).

Résultats

Hiérarchie des prédicteurs des propriétés du couvert en fonction des communautés

Une des différences notables que l'on observe en premier lieu est la différence des niveaux de prédictions selon les communautés, quelque soit le grain d'échantillonnage, les caractéristiques spécifiques ou fonctionnelles, ou la propriété fourragère considérée. Les caractéristiques étudiées prédisent les propriétés fourragères du couvert bien mieux dans les prairies-landes (Tableau 4) que dans les pelouses sèches (Tableau 2) et les pelouses fraîches (Tableau 3) où les relations sont les plus faibles et souvent non significatives.
De plus, la hiérarchie des différentes caractéristiques considérées pour leur niveau de prédiction dépend de la communauté. Dans les landes, les traits agrégés et les groupes d'espèces montrent les meilleures prédictions des différentes propriétés fourragères, la diversité fonctionnelle pouvant cependant avoir également un pouvoir prédictif élevé, alors que les indices de diversité spécifique expliquent très peu de variation des propriétés fourragères. Dans les pelouses fraîches et sèches, le pouvoir prédictif des différentes caractéristiques est différent et les traits agrégés expliquent moins de variation des propriétés fourragères que les indices de diversité spécifique. Les relations restent toutefois globalement faibles dans ces deux communautés, même lorsqu'elles sont significatives.

Prédiction des propriétés du couvert en fonction du grain d'échantillonnage

Le niveau de prédiction des différentes propriétés fourragères étudiées varie beaucoup avec le grain d'échantillonnage considéré, cependant, aucun grain ne semble privilégié (i.e. un grain auquel les régressions seraient toujours plus fortes qu'à un autre pour une propriété donnée). Par exemple, pour la biomasse des relations fortes (R^2>0.5) sont observées dans les landes aussi bien au grain le plus fin (e.g. avec le trait agrégé Hveg) qu'au grain le plus grossier (e.g. avec l'abondance de l'espèce *Vaccinium myrtillus*) selon la caractéristique considérée (Figure 3). De même pour la digestibilité, par exemple dans les pelouses fraîches, une bonne relation (R^2>0.5) est observée avec la diversité spécifique au grain le plus grossier alors que les relations avec la diversité fonctionnelle ne sont révélées qu'aux grains fins et intermédiaires (Figure 2). En revanche, si l'on ne considère qu'un seul type de

caractéristique (i.e. diversité spécifique, groupe d'espèce, diversité fonctionnelle ou trait agrégé) et qu'une seule propriété à la fois, il semble que certaines règles apparaissent à des grains particuliers. Ainsi si l'on ne considère que les indices de diversité spécifique, ils expliquent mieux les variations de la biomasse aux grains fins que grossiers dans les trois communautés (régressions significatives aux grains fins et intermédiaires et systématiquement non significatives aux grains les plus grossiers 35 x 35 et 50 x 50 cm). Aussi, les indices de la diversité fonctionnelle sont un meilleur prédicteur de la digestibilité au grain 35 x 35 cm, qu'aux autres grains, pour de nombreux traits dans au moins deux communautés (landes et pelouses sèches, Tableaux 2 & 4). En revanche, les traits agrégés peuvent présenter des relations fortes avec chacune des propriétés fourragères aussi bien aux grains fins que grossiers.

Diversité spécifique comme prédicteur des propriétés fourragères

Les indices de diversité spécifique montrent des relations assez bonnes ($R^2>0.4$) et toujours positives avec la digestibilité dans les trois communautés. Les relations sont moins fortes avec la biomasse ($0.1<R^2<0.3$) et sont négatives dans les landes et pelouses fraiches, mais positives dans les pelouses sèches. Enfin les relations avec la teneur en azote sont quasi inexistantes.

Groupes d'espèces et espèces dominantes comme prédicteur des propriétés fourragères

Dans les pelouses fraîches et sèches, les propriétés fourragères sont très peu expliquées par les groupes d'espèces ou espèces principales, à l'inverse des landes où des relations très fortes ont été détectées (Tableau 4). Ainsi pour cette communauté, les abondances des ligneux bas, dont l'espèce la plus fréquente est *Vaccinium myrtillus*, sont liées positivement à la biomasse ($R^2>0.7$) mais négativement à la digestibilité et la teneur en azote ($R^2>0.3$). Les rosettes et les légumineuses montrent une relation positive avec la digestibilité et la teneur en azote (respectivement $R^2>0.6$ et >0.2) et les graminoïdes sont liées positivement à la biomasse ($R^2>0.3$) mais négativement à la digestibilité ($R^2>0.4$).

Diversité fonctionnelle comme prédicteur des propriétés fourragères

La digestibilité est la propriété testée la mieux prédite par les diverses mesures de diversité fonctionnelle, à l'opposé de la biomasse aérienne disponible. La diversité fonctionnelle est liée positivement, pour tous les traits considérés, sauf la TCF, à la digestibilité dans les trois communautés. Seule la diversité fonctionnelle de la TCF peut montrer une relation négative (e.g. dans les pelouses fraîches à différents grains, Tableau 3). De même que pour la diversité spécifique, les relations entre la diversité fonctionnelle et la biomasse sont majoritairement positives dans les pelouses sèches et majoritairement négatives dans les landes et les pelouses fraîches (i.e. pour tous les traits considérés sauf pour la TCF, la relation s'inversant : positive cette fois dans les landes et pelouses fraîches mais négative dans les pelouses sèches).

Traits agrégés comme prédicteurs des propriétés fourragères

Enfin les traits agrégés semblent avoir un bon pouvoir prédictif dans les landes mais beaucoup moins prononcé dans les autres communautés. Hveg montre des relations positives significatives avec la biomasse dans toutes les communautés (bien que les relations soient très faibles dans les pelouses fraîches et sèches), des relations également positive avec la teneur en azote dans les landes et une relation négative avec la digestibilité dans cette même communauté. La TNF est le trait qui permet les meilleures prédictions de la digestibilité et teneur en azote du couvert (relations positives et significatives), essentiellement dans les landes (e.g. $R^2>0.7$ au grain le plus grossier, Figure 3). La TMS montre surtout des relations négatives avec la digestibilité (e.g. pelouses sèches et landes), parfois également négatives avec la teneur en azote du couvert (e.g. landes) et est quelquefois positivement liée à la biomasse (e.g. relations très faibles dans les landes). La SSF est un trait qui ne permet pas d'aussi bonnes prédictions que les autres traits dans les landes (régressions souvent non significatives). A l'inverse, dans les pelouses sèches et fraiches où les prédictions sont de moins bonne qualité, la SSF est un trait qui a un pouvoir prédictif équivalent aux autres traits selon les propriétés étudiées (e.g. $R^2>0.2$ pour la biomasse ou la teneur en azote dans les pelouses sèches, Figure 1). Enfin, les relations entre la TCF et les propriétés étudiées peuvent être positives, bien que souvent faibles, avec la biomasse (e.g. $R^2>0.2$ dans les landes).

Tableau 2. Régressions linéaires simples entre les propriétés fourragères du couvert et les caractéristiques spécifiques et fonctionnelles dans les **pelouses sèches** aux 6 grains spatiaux d'échantillonnage. DFq : Diversité fonctionnelle calculée à partir de l'indice d'entropie quadratique de Rao, DFvar : indice de diversité fonctionnelle de Mason, Hveg : Hauteur végétative, SSF : Surface spécifique foliaire, TMS : Teneur en matière sèche, TNF : Teneur en azote des feuilles, TNC : Teneur en carbone des feuilles. Significativité de la statistique *F* pour le test du coefficient de détermination R^2: *** = $P<0.001$; **=$P<0.01$; *=$P<0.05$; . =$P<0.1$. '+' indique une relation positive ; '-' indique une relation négative. Les R^2 significatifs et supérieurs à 0.2 sont en gras.

Tableau 3. Régressions linéaires simples entre les propriétés fourragères du couvert et les caractéristiques spécifiques et fonctionnelles dans les **pelouses fraiches** aux 6 grains spatiaux d'échantillonnage. DFq : Diversité fonctionnelle calculée à partir de l'indice d'entropie quadratique de Rao, DFvar : indice de diversité fonctionnelle de Mason, Hveg : Hauteur végétative, SSF : Surface spécifique foliaire, TMS : Teneur en matière sèche, TNF : Teneur en azote des feuilles, TNC : Teneur en carbone des feuilles. Significativité de la statistique *F* pour le test du coefficient de détermination R^2: *** = $P<0.001$; **=$P<0.01$; *=$P<0.05$; . =$P<0.1$. '+' indique une relation positive ; '-' indique une relation négative. Les R^2 significatifs et supérieurs à 0.2 sont en gras.

Tableau 4. Régressions linéaires simples entre les propriétés fourragères du couvert et les caractéristiques spécifiques et fonctionnelles dans les **landes** aux 6 grains spatiaux d'échantillonnage. DFq : Diversité fonctionnelle calculée à partir de l'indice d'entropie quadratique de Rao, DFvar : indice de diversité fonctionnelle de Mason, Hveg : Hauteur végétative, SSF : Surface spécifique foliaire, TMS : Teneur en matière sèche, TNF : Teneur en azote des feuilles, TNC : Teneur en carbone des feuilles. Significativité de la statistique *F* pour le test du coefficient de détermination R^2: *** = $P<0.001$; **=$P<0.01$; *=$P<0.05$; . =$P<0.1$. '+' indique une relation positive ; '-' indique une relation négative. Les R^2 significatifs et supérieurs à 0.2 sont en gras.

Tableau 2. Pelouses sèches

Pelouses sèches		Grain spatial (m²) 0.025			0.01			0.0225			0.0625			0.1225			0.25		
		r²	P		r²	P		r²	P		r²	P		r²	P		r²	P	
	Diversité spécifique																		
Biomasse	Richesse spécifique	0.101	*	+	**0.342**	***	**+**	**0.234**	**	**+**	**0.213**	**	**+**	0.040			0.007		
	Indice de Shannon	0.003			0.193	***	+	0.011			0.041			0.020			0.007		
	Equitabilité	0.067	*	-	0.031			0.031			0.013			0.118			0.002		
	Groupes d'espèces																		
	Diverses	0.010			**0.225**	***	**+**	0.013			0.070			0.011			0.034		
	Graminoides	0.071	*	+	0.048	.		0.064			0.074			0.017			0.004		
	Légumineuses	0.020			0.041			0.042			0.017			0.002			0.216		
	Rosettes	0.026			0.035			0.004			0.004			0.000			0.043		
	Espèces principales																		
	Carex sempervirens	0.036			0.055	.		0.038			0.070			0.048			0.004		
	Festuca glauca	0.018			0.008			0.046			0.077			0.009			0.032		
	Globularia cordifolia	0.005			0.034			0.004			0.040			0.043			0.009		
	Thymus serpyllum	0.007			0.075	*	+	0.008			0.017			0.012			0.011		
	Diversité fonctionnelle																		
	DFq (Hveg)	0.031			0.180	***	+	0.005			0.046			0.001			0.021		
	DFq (SSF)	0.002			0.068	*	+	0.003			0.044			0.005			0.110		
	DFq (TMS)	0.001			0.095	*	+	0.002			0.001			0.000			0.053		
	DFvar (TNF)	0.012			0.018			0.001			0.004			0.073			0.102		
	DFvar (TCF)	0.045			0.089	*	+	0.044			0.050			0.041			**0.268**	.	+
	Traits agrégés																		
	Hveg	0.013			0.087	*	+	0.095	.		0.025			0.021			0.001		
	SSF	0.006			**0.239**	***	**+**	0.165	*	+	0.035			0.016			0.003		
	TMS	0.002			0.004			0.005			0.057			0.025			0.117		
	TNF	0.000			0.013			0.014			0.003			0.005			0.148		
	TCF	0.000			0.115	**	-	0.042			0.092	.		0.008			0.011		
	Diversité spécifique																		
Digestibilité	Richesse spécifique	0.084			0.085	*	+	**0.282**	***	**+**	**0.259**	**	**+**	**0.245**	*	**+**	0.030		
	Indice de Shannon	0.041			0.081	*	+	0.150	*	+	0.075			**0.403**	***	**+**	0.058		
	Equitabilité	0.006			0.027			0.020			0.006			**0.243**	*	**+**	0.030		
	Groupes d'espèces																		
	Diverses	0.014			0.000			0.007			0.059			0.049			0.128		
	Graminoides	0.024			0.000			0.053			0.051			0.010			0.034		
	Légumineuses	0.051			0.025			0.030			0.025			0.024			0.033		
	Rosettes	0.000			0.002			0.013			0.132	*	+	0.055			0.056		
	Espèces principales																		
	Carex sempervirens	0.130	*	-	**0.223**	***	**-**	0.003			**0.259**	**	**-**	0.029			0.094		
	Festuca glauca	0.012			0.000			0.005			0.004			0.062			0.081		
	Globularia cordifolia	0.103	.		0.053	.		0.045			0.003			0.133	.		0.176		
	Thymus serpyllum	0.003			0.011			0.012			0.029			0.000			0.000		
	Diversité fonctionnelle																		
	DFq (Hveg)	0.012			0.031			0.008			0.061			0.089			0.004		
	DFq (SSF)	0.013			0.040			0.057			0.031			**0.400**	***	**+**	0.018		
	DFq (TMS)	0.021			0.000			0.140	*	+	0.008			0.144	.		0.001		
	DFvar (TNF)	0.198	*	+	0.046			0.137	*	+	0.047			**0.405**	***	**+**	0.133		
	DFvar (TCF)	0.064			0.004			0.012			0.092	.		0.043			0.214		
	Traits agrégés																		
	Hveg	0.025			0.013			0.061			0.074			0.051			0.014		
	SSF	0.169	*	+	0.053	.		0.069			0.138	*	+	0.078			**0.253**	.	+
	TMS	**0.312**	***	**-**	**0.235**	***	**-**	0.023			**0.398**	***	**-**	0.083			0.093		
	TNF	**0.314**	***	**+**	0.149	**	+	0.120	*	+	0.096	.		**0.308**	**	**+**	0.061		
	TCF	0.100	.		0.058	.		0.078	.		0.002			0.124	.		0.145		
	Diversité spécifique																		
Teneur en azote	Richesse spécifique	0.157	*	+	0.001			0.050			0.026			0.017			0.002		
	Indice de Shannon	0.102	.		0.045			0.063			0.062			0.075			0.145		
	Equitabilité	0.029			0.111	*	+	0.031			0.046			**0.213**	*	**+**	0.154		
	Groupes d'espèces																		
	Diverses	0.004			0.018			0.011			0.028			0.014			0.006		
	Graminoides	0.016			0.041			0.003			0.003			0.004			0.012		
	Légumineuses	0.052			0.004			0.078	.		0.064			0.001			0.021		
	Rosettes	0.002			0.046			0.001			0.032			0.025			0.012		
	Espèces principales																		
	Carex sempervirens	0.008			0.002			0.022			0.007			0.076			0.037		
	Festuca glauca	0.049			0.026			0.041			0.097	.		0.009			**0.251**	.	**-**
	Globularia cordifolia	0.063			0.114	**	-	0.003			0.018			0.045			0.047		
	Thymus serpyllum	0.021			0.062	.		0.003			0.082	.		0.050			0.016		
	Diversité fonctionnelle																		
	DFq (Hveg)	0.077			0.012			0.074			0.000			0.069			0.107		
	DFq (SSF)	0.028			0.060	.		0.015			0.000			0.004			0.076		
	DFq (TMS)	0.100	.		0.025			0.054			0.043			0.113			0.138		
	DFvar (TNF)	**0.218**	**	**+**	0.011			0.136	*	+	0.027			0.172	*	+	0.003		
	DFvar (TCF)	0.000			0.019			0.006			0.004			0.002			0.208		
	Traits agrégés																		
	Hveg	0.016			0.041			0.001			0.001			0.062			0.137		
	SSF	0.166	*	+	0.008			0.040			0.099	.		0.030			**0.278**	.	**+**
	TMS	0.036			0.005			0.012			0.014			0.072			0.000		
	TNF	0.134	*	+	0.028			0.052			0.100	.		0.083			0.027		
	TCF	0.119	.		0.106	*		0.003			0.003			0.004			0.051		

Tableau 3. Pelouses fraiches

Pelouses fraiches		Grain spatial (m²) 0.025			0.01			0.0225			0.0625			0.1225			0.25		
		r²	P		r²	P		r²	P		r²	P		r²	P		r²	P	
	Diversité spécifique																		
Biomasse	Richesse spécifique	0.000			0.031			0.000			0.000			0.001			0.003		
	Indice de Shannon	0.096	*	-	0.118	**	-	0.052			0.004			0.116			0.121		
	Equitabilité	0.180	***	-	0.132	**	-	0.080	.		0.003			0.163	.		0.139		
	Groupes d'espèces																		
	Diverses	0.097	*	-	0.005			0.033			0.007			0.032			**0.310**	.	-
	Graminoides	**0.274**	***	**+**	0.145	**	+	0.003			0.030			0.053			0.000		
	Légumineuses	0.000			0.003			0.000			0.002			0.100			0.014		
	Rosettes	0.005			0.000			0.077			0.035			0.015			**0.283**	.	**+**
	Espèces principales																		
	Carex sempervirens	**0.299**	***	**+**	**0.247**	***	**+**	0.067			0.077			0.056			0.012		
	Festuca commutata	0.001			0.038			0.000			0.000			0.000			0.001		
	Globularia nudicaulis	0.056	.		0.006			0.051			0.018			0.082			0.204		
	Diversité fonctionnelle																		
	DFq (Hveg)	0.135	**	-	0.074	*	-	0.012			0.001			0.060			0.068		
	DFq (SSF)	0.061	.		0.174	***	-	0.119	*	-	0.047			0.146	.		0.217		
	DFq (TMS)	0.024			0.011			0.000			0.016			0.099			0.082		
	DFvar (TNF)	0.092	*	-	0.056	.		0.005			0.019			0.018			0.108		
	DFvar (TCF)	0.006			0.002			0.046			0.009			0.000			0.191		
	Traits agrégés																		
	Hveg	0.083	*	+	0.014			0.014			0.086	.		0.081			0.038		
	SSF	0.180	***	-	0.107	*	-	0.083	.		0.035			0.137	.		0.023		
	TMS	0.164	**	+	0.125	**	+	0.019			0.033			0.033			0.000		
	TNF	0.015			0.030			0.013			0.057			0.101			**0.311**	.	+
	TCF	0.066	*	+	0.001			0.021			0.001			0.047			0.171		
	Diversité spécifique																		
Digestibilité	Richesse spécifique	0.136	**	+	0.045			0.016			0.002			0.003			**0.523**	**	**+**
	Indice de Shannon	**0.371**	***	**+**	0.092	*	+	0.122	*	+	0.000			0.016			0.158		
	Equitabilité	**0.354**	***	**+**	0.082	*	+	0.132	*	+	0.002			0.036			0.085		
	Groupes d'espèces																		
	Diverses	0.008			0.000			0.040			0.002			0.061			0.020		
	Graminoides	0.084	*	+	0.059	.		0.161	*	+	0.001			0.020			0.230		
	Légumineuses	0.039			0.001			0.066			0.000			0.035			0.211		
	Rosettes	0.020			0.005			**0.209**	**	**-**	0.003			0.000			0.145		
	Espèces principales																		
	Carex sempervirens	0.108	*		0.075	*		0.017			0.044			0.008			0.148		
	Festuca commutata	0.000			0.041			0.174	*		0.074			0.026			0.004		
	Globularia nudicaulis	**0.218**	***	**-**	0.070	*		**0.270**	**	**-**	0.025			0.004			**0.275**	.	-
	Diversité fonctionnelle																		
	DFq (Hveg)	**0.207**	***	**+**	0.044			0.164	*	+	0.039			0.096			0.053		
	DFq (SSF)	**0.200**	***	**+**	0.026			0.170	*	+	0.002			0.060			0.047		
	DFq (TMS)	0.179	**	+	0.058	.		0.063			0.002			0.046			0.087		
	DFvar (TNF)	0.197	***	+	0.034			**0.301**	***	**+**	0.013			0.009			0.150		
	DFvar (TCF)	0.083	*	-	0.059	.		**0.223**	**	**-**	0.055			0.098			0.121		
	Traits agrégés																		
	Hveg	0.007			0.004			0.088	.		**0.224**	**	**+**	0.114			0.088		
	SSF	0.022			0.008			0.006			0.001			0.031			0.004		
	TMS	0.016			0.051	.		0.008			0.005			0.020			0.109		
	TNF	0.002			0.020			0.000			0.089	.		0.026			0.002		
	TCF	**0.261**	***	**-**	0.086	*		**0.255**	**	**-**	0.044			0.013			**0.350**	*	-
	Diversité spécifique																		
Teneur en azote	Richesse spécifique	0.007			0.034			0.000			0.031			0.000			0.072		
	Indice de Shannon	0.012			0.027			0.003			0.009			0.012			0.001		
	Equitabilité	0.049			0.020			0.008			0.004			0.018			0.010		
	Groupes d'espèces																		
	Diverses	0.008			0.028			0.001			0.004			0.084			0.032		
	Graminoides	0.033			0.036			0.055			0.050			0.198	*	+	0.012		
	Légumineuses	0.018			0.015			0.018			0.017			0.100			0.043		
	Rosettes	0.087	*	+	0.013			0.033			0.000			0.027			0.023		
	Espèces principales																		
	Carex sempervirens	0.000			0.004			0.054			0.040			0.054			0.000		
	Festuca commutata	0.054	.		0.012			0.009			0.047			0.122	.		0.023		
	Globularia nudicaulis	0.116	*	+	0.004			0.031			0.065			0.026			0.007		
	Diversité fonctionnelle																		
	DFq (Hveg)	0.069	.		0.048	.		0.018			0.014			0.022			0.007		
	DFq (SSF)	0.050	.		0.052	.		0.018			0.015			0.085			0.006		
	DFq (TMS)	0.069	.		0.022			0.103	.		0.023			0.013			0.021		
	DFvar (TNF)	0.001			0.007			0.016			0.007			0.015			0.014		
	DFvar (TCF)	0.094	*	-	0.015			0.001			0.008			0.092			0.018		
	Traits agrégés																		
	Hveg	0.017			0.006			0.011			0.001			**0.302**	**	**+**	0.085		
	SSF	0.002			0.014			0.026			0.002			**0.344**	**	**-**	0.090		
	TMS	0.026			0.002			0.029			0.008			0.096			0.023		
	TNF	0.009			0.001			0.011			0.036			**0.293**	**	**-**	0.010		
	TCF	0.083	*	-	0.000			0.016			0.174	*		0.085			0.001		

Tableau 4. Landes

Landes		Grain spatial (m²) 0.025			0.01			0.0225			0.0625			0.1225			0.25		
		r²	P		r²	P		r²	P		r²	P		r²	P		r²	P	
	Diversité spécifique																		
Biomasse	Richesse spécifique	0.053	.		0.103	*	-	0.003			0.008			0.161	.		0.176		
	Indice de Shannon	0.091	*	-	0.168	**	-	0.016			0.001			0.058			0.020		
	Equitabilité	0.081	*	-	0.165	**	-	0.066			0.003			0.006			0.013		
	Groupes d'espèces																		
	Diverses	0.069	*	-	0.093	*	-	0.057			0.048			0.059			0.034		
	Graminoides	**0.334**	***	**+**	0.156	**	+	0.111	*	+	0.012			**0.218**	*	**+**	0.107		
	Légumineuses	0.022			0.090	*	-	0.159	*	-	0.089	.		0.095			0.164		
	Ligneux bas	0.001			0.014			0.185	**	+	**0.337**	***	**+**	0.004			**0.438**	*	**+**
	Rosettes	0.037			0.016			0.006			0.003			0.019			0.058		
	Espèces principales																		
	Nardus stricta	0.003			0.014			0.000			0.002			0.003			0.080		
	Vaccinium myrtillus	0.000			0.030			0.091	.		**0.374**	***	**+**	0.000			**0.715**	***	**+**
	Diversité fonctionnelle																		
	DFq (Hveg)	0.011			0.043			0.085	.		0.002			0.000			0.046		
	DFq (SSF)	0.057	.		0.151	**	-	0.006			0.026			0.034			0.040		
	DFq (TMS)	0.107	*	-	**0.275**	***	**-**	0.029			0.002			0.059			0.001		
	DFvar (TNF)	0.098	*	-	0.184	***	-	**0.209**	**	**-**	0.050			0.130	.		**0.315**	.	**-**
	DFvar (TCF)	0.003			0.000			0.116	*	+	**0.269**	**	**+**	0.000			**0.458**	*	**+**
	Traits agrégés																		
	Hveg	**0.681**	***	**+**	**0.471**	***	**+**	0.067			0.073			0.132	.		**0.328**	***	**+**
	SSF	0.170	**	-	0.188	***	-	0.068			0.000			0.046			0.035		
	TMS	0.067	*	+	0.087	*	+	0.143	*	+	0.104	.		0.024			0.027		
	TNF	**0.238**	***	**-**	**0.249**	***	**-**	**0.264**	**	**-**	0.021			0.173	*	-	0.154	*	**-**
	TCF	0.009			0.002			0.053			**0.292**	***	**+**	0.073			**0.247**	**	**+**
	Diversité spécifique																		
Digestibilité	Richesse spécifique	0.019			0.115	**	+	0.140	*	+	0.144	*	+	**0.422**	***	**+**	**0.233**	**	**+**
	Indice de Shannon	0.043			0.106	*	+	0.080	.		0.187	**	+	**0.486**	***	**+**	0.126	*	+
	Equitabilité	0.049	.		0.047	.		0.001			0.126	*	+	**0.297**	**	**+**	0.037		
	Groupes d'espèces																		
	Diverses	0.007			0.017			0.007			0.033			0.006			0.001		
	Graminoides	0.076	*	-	**0.221**	***	**-**	0.113	*	-	**0.410**	***	**-**	**0.495**	***	**-**	0.185		
	Légumineuses	0.168	**	+	0.167	**	+	**0.266**	**	**+**	0.068			0.183	*	+	0.110		
	Ligneux bas	0.050	.	-	0.104	*	-	0.061			0.148	*	-	**0.366**	**	**-**	**0.313**	.	**-**
	Rosettes	**0.277**	***	**+**	**0.501**	***	**+**	**0.554**	***	**+**	**0.475**	***	**+**	**0.774**	***	**+**	**0.648**	**	**+**
	Espèces principales																		
	Nardus stricta	0.056	.		0.007			0.016			0.002			0.078			**0.333**	*	**+**
	Vaccinium myrtillus	0.071	*	-	0.088	*	-	0.035			0.184	**	-	**0.434**	***	**-**	**0.329**	.	**-**
	Diversité fonctionnelle																		
	DFq (Hveg)	0.090	*	+	**0.356**	***	+	0.025			**0.317**	***	+	**0.456**	***	**+**	0.181		
	DFq (SSF)	0.104	*	+	**0.206**	***	+	0.172	*	+	**0.355**	***	+	**0.525**	***	**+**	**0.261**	.	**+**
	DFq (TMS)	0.098	*	+	**0.385**	***	+	**0.287**	***	**+**	**0.341**	***	+	**0.673**	***	**+**	**0.259**	.	**+**
	DFvar (TNF)	0.165	**	+	**0.315**	***	+	0.083	.		**0.298**	***	+	**0.345**	**	**+**	**0.289**	.	**+**
	DFvar (TCF)	0.008			0.000			0.002			0.028			0.020			0.205		
	Traits agrégés																		
	Hveg	0.073	*	-	0.090	*	-	**0.203**	**	**-**	0.195	**	-	**0.426**	***	**-**	**0.290**	.	**-**
	SSF	0.070	*	+	0.011			0.025			0.000			0.083			0.049		
	TMS	**0.255**	***	**-**	0.189	***	**-**	**0.343**	***	**-**	0.077			0.088			0.006		
	TNF	**0.346**	***	**+**	**0.537**	***	**+**	**0.292**	***	**+**	**0.330**	***	**+**	**0.412**	***	**+**	**0.784**	***	**+**
	TCF	0.113	**	-	0.049	.		0.065			0.161	*	-	0.193	*	-	0.089		
	Diversité spécifique																		
Teneur en azote	Richesse spécifique	0.062	.		0.116	**	+	0.019			0.109	*	+	**0.333**	**	**+**	**0.237**		**+**
	Indice de Shannon	0.073	*	+	0.122	**	+	0.003			0.100	.		**0.312**	**	**+**	0.111		
	Equitabilité	0.063	.		0.084	*	+	0.056			0.045			0.167	*	+	0.025		
	Groupes d'espèces																		
	Diverses	0.052	.		0.001			0.002			0.107	.		0.005			0.000		
	Graminoides	**0.229**	***	**-**	**0.225**	***	**-**	0.144	*	**-**	0.040			0.158	.		0.156		
	Légumineuses	0.146	**	+	**0.240**	***	+	**0.206**	**	+	**0.235**	**	+	**0.346**	**	+	**0.208**		+
	Ligneux bas	0.011			0.023			**0.215**	**	-	0.139	*	-	**0.312**	**	-	**0.205**		-
	Rosettes	0.158	**	+	**0.274**	***	+	**0.242**	**	+	**0.205**	**	+	**0.414**	***	+	**0.634**	**	+
	Espèces principales																		
	Nardus stricta	0.023			0.064	.		0.000			0.000			0.105			**0.355**	*	**+**
	Vaccinium myrtillus	0.005			0.023			0.180	**	-	0.126	*	-	**0.320**	**	**-**	**0.253**	.	**-**
	Diversité fonctionnelle																		
	DFq (Hveg)	0.092	*	+	**0.220**	***	**+**	0.004			0.115	*	**+**	0.175	*	**+**	0.146		
	DFq (SSF)	0.073	*	+	**0.276**	***	**+**	0.042			0.185	**	**+**	**0.391**	**	**+**	**0.266**	.	**+**
	DFq (TMS)	0.108	*	+	**0.351**	***	**+**	0.085	.		0.176	*	**+**	**0.511**	***	**+**	**0.262**	.	**+**
	DFvar (TNF)	**0.260**	***	**+**	**0.251**	***	**+**	0.052			**0.259**	**	**+**	**0.320**	**	**+**	0.229		
	DFvar (TCF)	0.009			0.017			0.070			0.067			0.034			0.122		
	Traits agrégés																		
	Hveg	0.134	**	-	**0.266**	***	**-**	0.177	*	-	0.079	.		**0.501**	***	**-**	**0.298**	.	**-**
	SSF	0.156	**	+	0.020			0.009			0.003			0.034			0.048		
	TMS	0.197	***	-	0.087	*	-	**0.252**	**	**-**	0.038			0.070			0.002		
	TNF	**0.378**	***	**+**	**0.465**	***	**+**	**0.278**	***	**+**	**0.238**	**	**+**	**0.234**	*	**+**	**0.817**	***	**+**
	TCF	0.004			0.001			0.105	.		0.098	.		0.134	.		0.044		

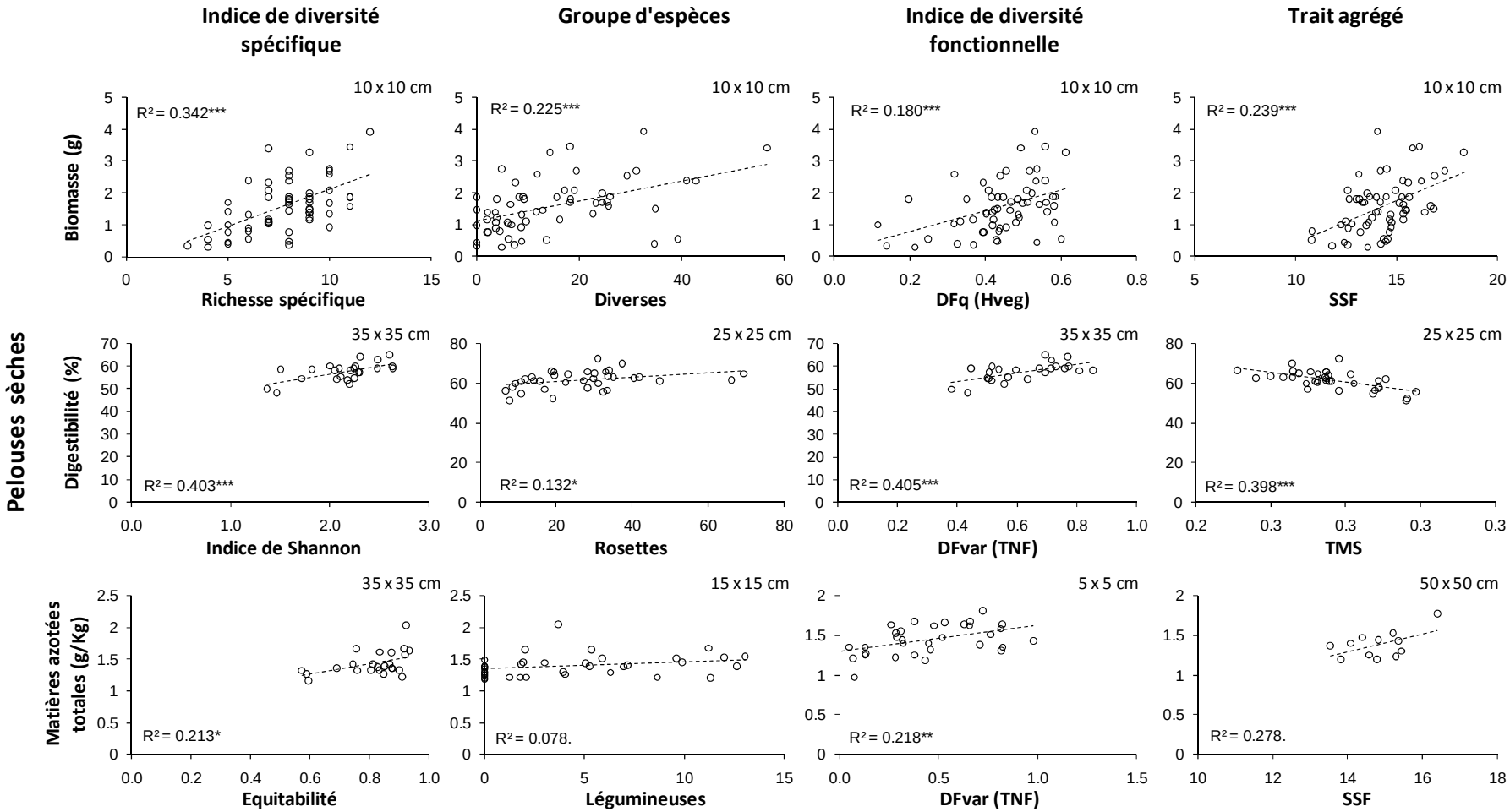

Figure 1. Représentation des régressions linéaires entre les propriétés fourragères du couvert et les caractéristiques spécifiques et fonctionnelles dans les **pelouses sèches.** Pour chaque type de régression, un seul grain est présenté (celui où la régression est la meilleure) et seule la variable qui permet la meilleure régression est représentée pour chaque groupe de caractéristiques (diversité spécifique, groupe d'espèces, diversité fonctionnelle, trait agrégé). DFq : Diversité fonctionnelle calculée à partir de l'indice d'entropie quadratique de Rao, DFvar : indice de diversité fonctionnelle de Mason, Hveg : Hauteur végétative (cm), SSF : Surface spécifique foliaire ($mm^2.mg^{-1}$), TMS : Teneur en matière sèche ($g.g^{-1}$), TNF : Teneur en azote des feuilles ($g.g^{-1}$), TNC : Teneur en carbone des feuilles ($g.g^{-1}$).

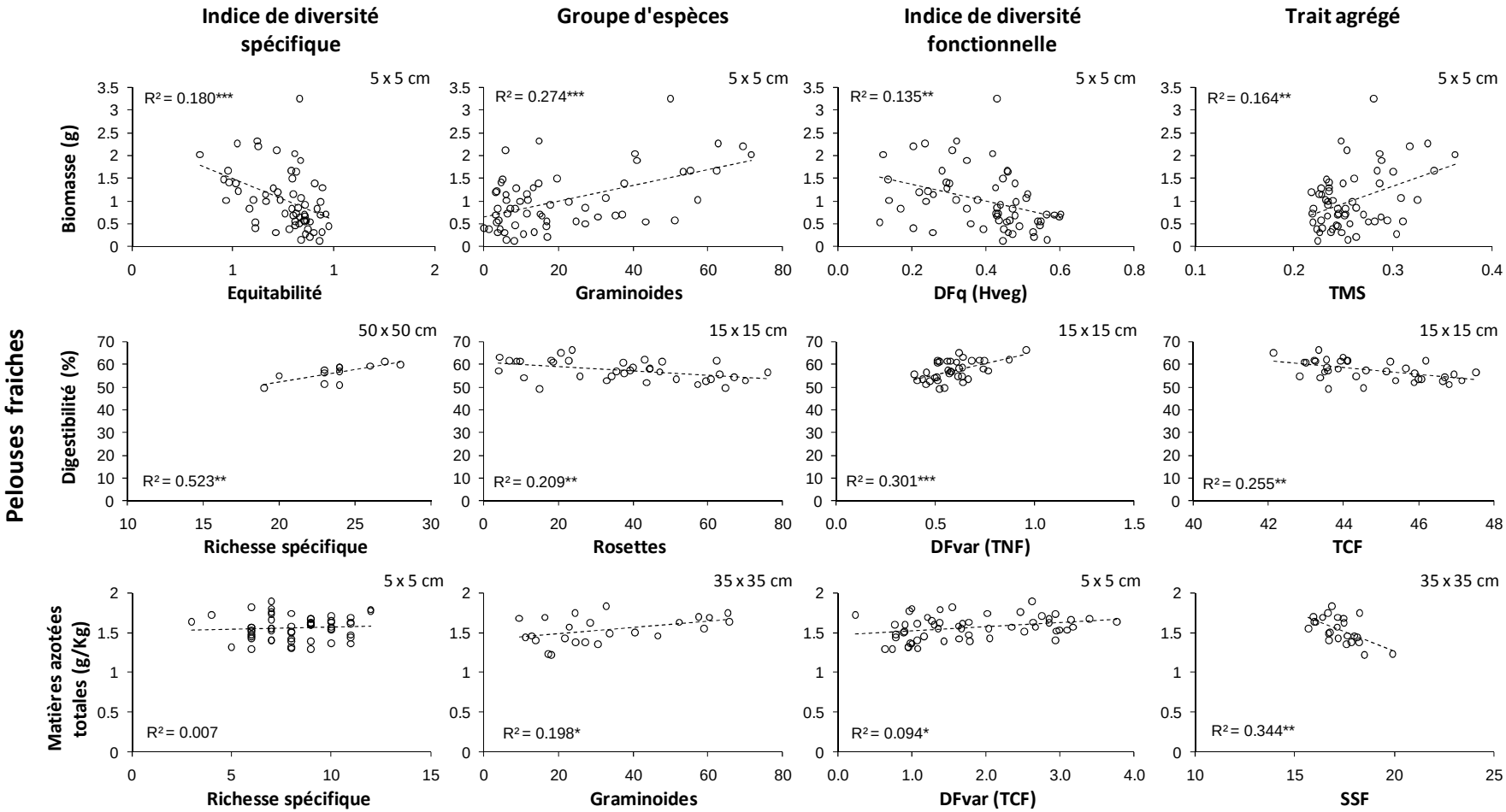

Figure 2. Représentation des régressions linéaires entre les propriétés fourragères du couvert et les caractéristiques spécifiques et fonctionnelles dans les **pelouses fraîches.** Pour chaque type de régression, un seul grain est présenté (celui où la régression est la meilleure) et seule la variable qui permet la meilleure régression est représentée pour chaque groupe de caractéristiques (diversité spécifique, groupe d'espèces, diversité fonctionnelle, trait agrégé). DFq : Diversité fonctionnelle calculée à partir de l'indice d'entropie quadratique de Rao, DFvar : indice de diversité fonctionnelle de Mason, Hveg : Hauteur végétative (cm), SSF : Surface spécifique foliaire ($mm^2.mg^{-1}$), TMS : Teneur en matière sèche ($g.g^{-1}$), TNF : Teneur en azote des feuilles ($g.g^{-1}$), TNC : Teneur en carbone des feuilles ($g.g^{-1}$).

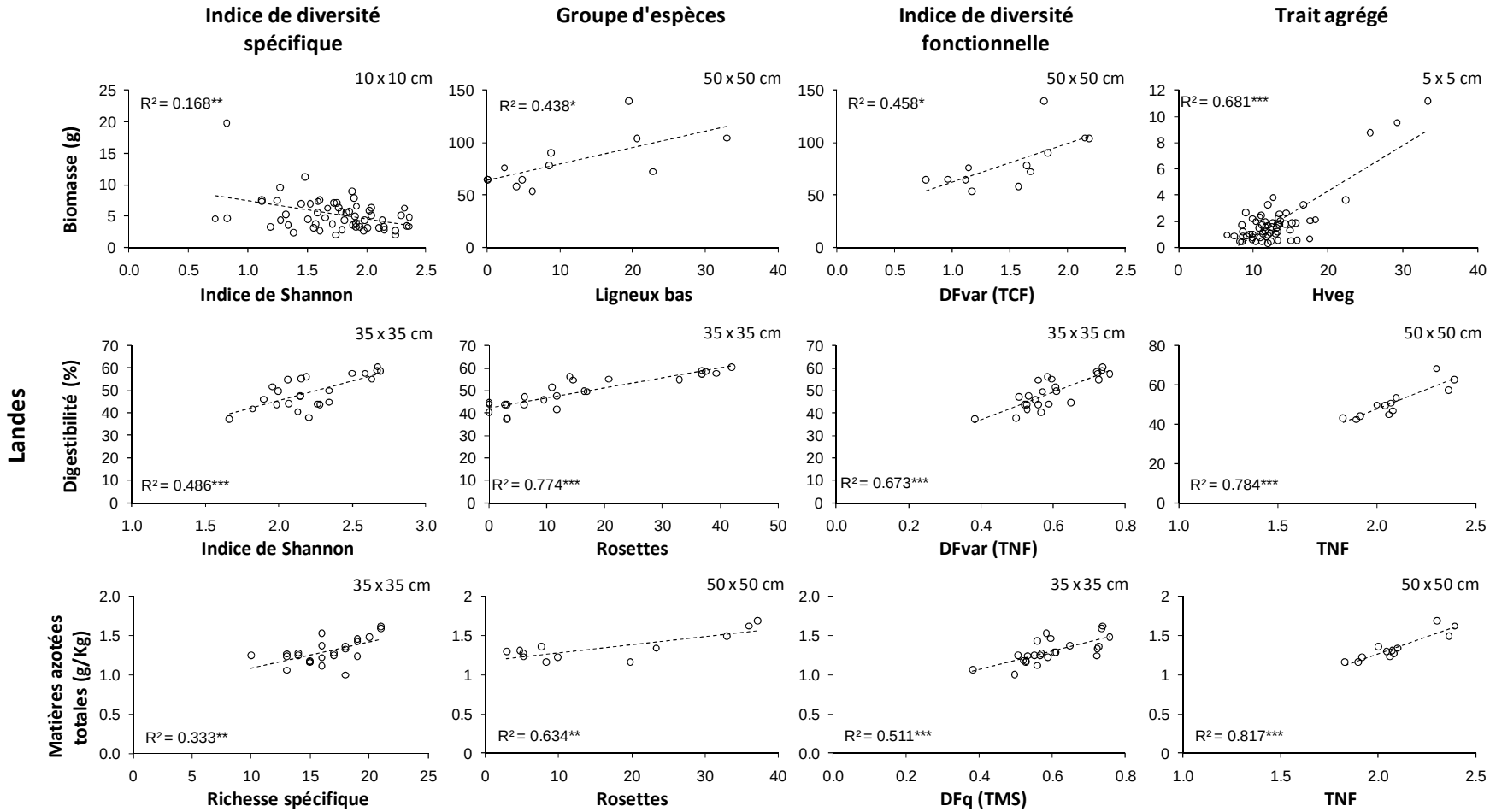

Figure 3. Représentation des régressions linéaires entre les propriétés fourragères du couvert et les caractéristiques spécifiques et fonctionnelles dans les **landes**. Pour chaque type de régression, un seul grain est présenté (celui où la régression est la meilleure) et seule la variable qui permet la meilleure régression est représentée pour chaque groupe de caractéristiques (diversité spécifique, groupe d'espèces, diversité fonctionnelle, trait agrégé). DFq : Diversité fonctionnelle calculée à partir de l'indice d'entropie quadratique de Rao, DFvar : indice de diversité fonctionnelle de Mason, Hveg : Hauteur végétative (cm), SSF : Surface spécifique foliaire ($mm^2.mg^{-1}$), TMS : Teneur en matière sèche ($g.g^{-1}$), TNF : Teneur en azote des feuilles ($g.g^{-1}$), TNC : Teneur en carbone des feuilles ($g.g^{-1}$).

Discussion

Si des relations de prédiction fortes peuvent exister entre différentes mesures de la structure spécifique et fonctionnelle des communautés et des propriétés fourragères du couvert (quantité, digestibilité et teneur en azote de la biomasse), nos résultats montrent qu'il n'existe pas clairement un grain spatial systématique auquel ces prédictions seraient améliorées. D'autre part les différentes caractéristiques des communautés testées comme prédicteurs, spécifiques et fonctionnelles, ne présentent pas les mêmes qualités de prédiction en fonction de la communauté et apparaissent donc difficilement généralisables en tant qu'indicateurs distincts pour ces propriétés pour les prairies subalpines.

Importance limitée du grain spatial pour la prédiction des propriétés fourragères

Contrairement à que nous pouvions attendre, nos résultats ne montrent pas de meilleures relations prédictives des caractéristiques spécifiques et fonctionnelles de la communauté pour les propriétés fourragères à un grain privilégié. Ceci est probablement à relier avec le grain fin d'hétérogénéité spatiale mis en évidence pour les caractéristiques spécifiques et fonctionnelles dans les communautés étudiées (Chapitres I.2, I.3) qui n'a donc pas favorisé l'émergence d'une structure spatiale des propriétés fourragère à une échelle particulière. Malgré ce grain fin d'hétérogénéité, nous pouvions penser, qu'au moins aux échelles les plus fines, il existe un lien plus direct entre ces caractéristiques des communautés et les propriétés du couvert, en raison d'une coexistence moins forte d'espèces et de valeurs de traits, due à des effets de dominance plus marqués et une moindre variabilité au sein de chaque échantillon (Gross *et al.*, 2009).

Toutefois, parmi les différentes relations testées, les relations entre la biomasse et les différents indices de la diversité spécifique sont les plus prononcées, malgré des prédictions relativement faibles ($r^2<0.3$), au premier ou deuxième grain le plus fin (5 x 5 ou 10 x 10 cm). Une plus forte richesse spécifique peut à ces échelles indiquer une meilleure complémentarité de l'utilisation de la ressource et déterminer positivement des processus de l'écosystème tels que la production de biomasse (Hooper *et al.*, 2005; Gross *et al.*, 2009). Cependant cette relation n'est significativement positive qu'au sein des pelouses sèches et reflète certainement également des différences locales des contraintes abiotiques limitant conjointement le nombre d'espèces et leur croissance, dans cette communauté aux fortes

contraintes édaphiques, ce qui provoque un effet artefactuel de la relation positive entre la diversité et la biomasse (Lawton *et al.*, 1998; Wardle, 2001). Au sein des communautés un peu plus productives que sont les landes et les pelouses fraîches, cette relation est cette fois significativement négative aux grain fins, en cohérence avec le modèle prédisant une relation en 'cloche' entre la diversité spécifique et la productivité (Wardle, 2001). Il est intéressant de montrer que ce modèle est vérifié dès des échelles très fines dans les communautés étudiées, ce qui révèle que dès lors que les conditions abiotiques deviennent moins limitantes, même très localement, certaines espèces peuvent dominer, ce qui réduit la diversité spécifique. Si cette relation est perdue ensuite, c'est probablement car les conditions globalement limitantes ne permettent pas la dominance exclusive des espèces à des échelles larges.

L'absence de relations plus fortes aux grains les plus fins pour les autres propriétés, la digestibilité et la teneur en azote, montre que ces propriétés sont peut-être rapidement intégratives des différences entre espèces et ainsi présentent une très faible variabilité spatiale dès des échelles très fines (Chapitre III.1), ce qui a pu favoriser une certaine indépendance des relations vis-à-vis de l'échelle spatiale à laquelle elles ont été mesurées.

Hiérarchie prédictive des différentes caractéristiques spécifiques et fonctionnelles

Nos résultats montrent qu'il existe une hiérarchie des capacités prédictives entre les différentes caractéristiques étudiées (i.e. diversité spécifique, groupes d'espèces, diversité fonctionnelle, traits agrégés) et que cette hiérarchie est différente selon la communauté considérée.

Dans les landes ce sont les caractéristiques fonctionnelles (traits agrégés essentiellement) puis l'abondance des espèces dominantes ou des types morphologiques qui sont de meilleurs indicateurs des propriétés fourragères, alors que la diversité spécifique est le meilleur indicateur de ces propriétés dans les pelouses sèches et fraîches. Ces résultats soulignent que l'hypothèse de contribution spécifique ('mass ratio hypothesis', Grime 1998) ne semble se vérifier que dans notre communauté la plus productive.

Les observations réalisées dans les landes renforcent l'idée que la prise en compte des caractéristiques fonctionnelles des espèces améliore la prédiction des propriétés et des processus écosystémiques. En effet la diversité spécifique a déjà été montrée être un médiocre indicateur de processus tels que la productivité primaire (Hector 1999, Mokany et al. 2008) en raison de la redondance fonctionnelle que peuvent présenter différentes espèces

mais également le fait qu'une espèce clé peut jouer un rôle prédominant dans le processus (Bengtsson, 1998; Fridley, 2001). Ainsi dans les landes, les propriétés fourragères semblent particulièrement bien reliées à l'abondance relative des ligneux bas et des composées à rosettes au travers de l'importance de la contribution de leurs valeurs de traits au sein des traits agrégés. La production, d'une part, et la qualité fourragère, d'autre part, semblent fortement contrôlées par les abondances relatives de l'éricacée *Vaccinium myrtillus* (caractérisée par une forte hauteur végétative et une teneur en matière sèche élevée) et des composées à rosettes qui présentent des teneurs en azote foliaires élevées dans ces milieux. Ces relations sont en accord avec l'hypothèse de contribution spécifique de Grime (1998). Cependant, la diversité spécifique, même en étant un moins bon prédicteur est corrélée significativement, de manière cohérente, négativement à la biomasse et positivement à la digestibilité et la teneur en azote, en raison d'une plus faible richesse spécifique là où les ligneux bas dominent alors qu'une plus forte richesse sera liée à la présence des rosettes, en l'absence de compétition forte pour la lumière (i.e. espèces héliophiles, Duru *et al.*, 2007).

En revanche, dans les pelouses sèches et fraîches, moins productives, l'abondance des espèces, des types dominants et les traits agrégés sont de moins bons prédicteurs des propriétés fourragères du couvert. La diversité spécifique, même avec un faible coefficient de détermination significatif, présente souvent de meilleures relations que les traits agrégés avec les propriétés fourragères. Dans ces pelouses, les composantes des valeurs fourragères sont probablement bien plus dépendantes des conditions abiotiques micro-locales (e.g. faible production de biomasse dans les microsites très secs avec la présence de cailloux) que des assemblages locaux d'espèces et de traits. Les valeurs de traits sélectionnées localement sont surtout représentatives d'un filtrage abiotique fort (Chapitre I.3) et reflètent peut-être des compromis différents de ceux de communautés plus productives, par exemple des compromis plus liés à la persistance et au maintien qu'à la production de biomasse car la compétition pour la lumière est faible dans ces pelouses. Pour palier à cet effet probable de l'hétérogénéité des conditions abiotiques, une méthode est d'intégrer directement dans les modèles de prédictions des données de l'environnement liées à chaque observation, ce qui peut largement améliorer les prédictions entre les processus et les traits agrégés (Mokany *et al.* 2008).

Trait agrégés vs diversité fonctionnelle : quel meilleur prédicteur ?

De manière générale les traits agrégés sont un meilleur prédicteur des propriétés fourragères du couvert que la diversité fonctionnelle pour les traits étudiés (traits aériens et majoritairement foliaires) quelque soit la communauté. Cette observation se vérifie cependant de manière plus forte dans les landes puis, dans une moindre mesure, dans les pelouses fraîches. Le caractère prédictif plus important des traits agrégés par rapport à la diversité fonctionnelle, et donc l'hypothèse de contribution spécifique, semblent directement et positivement relié au niveau de productivité des communautés. Cependant, la diversité fonctionnelle des traits foliaires et de la hauteur végétative peut également expliquer de façon significative certaines propriétés fourragères comme la digestibilité dans les landes et les pelouses sèches. En accord avec les observations de Mokany *et al.* (2008), le potentiel prédictif des processus écosystémiques de la diversité fonctionnelle est intermédiaire entre celui des traits agrégés et celui de la diversité spécifique. Il est probable que les traits fonctionnels des espèces dominantes et, dans une moindre mesure le degré de dissimilarité des valeurs prises par les traits de ces espèces, déterminent ensembles les processus écosystémiques régissant la valeur d'usage fourragère des prairies étudiées (Diaz and Cabido 2001). D'ailleurs, l'intégration simultanée des traits agrégés et des indices de diversité fonctionnelle dans un même modèle a été montré améliorer la prédiction finale des processus écosystémiques par rapport à la prédiction individuelle de chacune des caractéristiques (Mokany *et al.*, 2008; Schumacher and Roscher, 2009).

La diversité fonctionnelle peut aussi bien présenter des relations positives que négatives avec les différentes propriétés étudiées, selon la pertinence du trait considéré vis-à-vis de ces propriétés (Mokany *et al.* 2008, Schumacher and Roscher 2009). Une relation positive, par exemple entre la biomasse et la diversité fonctionnelle de la teneur en carbone foliaire ou entre la digestibilité et la diversité fonctionnelle de la teneur en azote foliaire, indique que le processus est positivement affecté par une plus grande dissimilarité entre les valeurs de traits des espèces dominantes. En revanche une relation négative, comme par exemple entre la digestibilité et la diversité fonctionnelle de la teneur en carbone foliaire indique que le processus est à son plus haut niveau lorsque les espèces dominantes ont toutes la même valeur particulière d'un trait (en l'occurrence une faible valeur de la teneur en carbone foliaire pour l'exemple cité). L'importance de la complémentarité entre espèces comme un mécanisme permettant un meilleur niveau de fonctionnement est donc très dépendante du processus et du trait considéré (Mokany *et al.* 2008).

Conclusion

Nos résultats laissent apparaître que les traits des espèces dominantes, mais également leur diversité jouent un rôle significatif dans la construction de propriétés fourragères de prairies subalpines pâturées sur une gamme d'échelles variées et parfois dès des échelles très fines. L'importance relative des caractéristiques spécifiques et fonctionnelles du couvert s'avèrent toutefois dépendante des conditions environnementales et du niveau de productivité des communautés. Dans les milieux les plus contraignants, les micro-variations de l'environnement abiotique jouent probablement un rôle prépondérant dans la construction de ces propriétés, pouvant être alors plus indépendantes des caractéristiques fonctionnelles.

Ces résultats apportent des éléments de la connaissance de la construction des valeurs d'usage d'après la structure des communautés en prairies subalpines. La spatialisation de la relation entre la structure spécifique et fonctionnelle et les composantes des valeurs d'usage fourragères peut conduire à influencer la création de patchs plus ou moins attractifs pour les herbivores et ainsi la stabilité ou non des patrons spatiaux de la communauté. Il semble que l'hétérogénéité spatiale s'exprimant à un grain fin dans de tels milieux peu productifs ne favorise pas l'émergence de patrons stables des propriétés fourragères qui seraient entretenus pas les herbivores et permet ainsi la construction des valeurs moyennes observées à l'échelle de la communauté dès des échelles très fines.

Références

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

Al Haj Khaled, R., Duru, M., Decruyenaere, V., Jouany, C., Cruz, P., 2006. Using Leaf Traits to Rank Native Grasses According to Their Nutritive Value. Rangeland Ecological Management 59, 648-654.

Ansquer, P., Duru, M., Theau, J.P., Cruz, P., 2009. Functional traits as indicators of fodder provision over a short time scale in species-rich grasslands. Annals of Botany 103, 117-126.

Bengtsson, J., 1998. Which species? What kind of diversity? Which ecosystem function? Som problems in studies of relations between biodiversity and ecosystem function. Applied Soil Ecology 10, 191-199.

Botta-Dukát, Z., 2005. Rao's quadratic entropy as a measure of functional diversity based on multiple traits

Journal of Vegetation Science 16, 533-540.

Cardinale, B.J., Nelson, K., Palmer, M.A., 2000. Linking species diversity to the functioning of ecosystems: on the importance of environmental context. Oikos 91, 175-183.

Cornelissen, J.H.C., Lavorel, S, Garnier, E., Diaz, S., 2003. A handbook of protocols for standardised and easy measurement of plant functional traits worldwide. Australian Journal of Botany 51, 335-380.

Cornelissen, J.H.C., Thompson, K., 1997. Functional leaf attributes predict litter decomposition rate in herbaceous plants. New Phytologist 135, 109-114.

Cortez, J., Garnier, E., Perez-Harguindeguy, N., Debussche, M., Gillon, D., 2007. Plant traits, litter quality and decomposition in a Mediterranean old-field succession. Plant and Soil, 19-34.

Cruz, P., Duru, M., Therond, O., Theau, J.P., Ducourtieux, C., Jouany, C., Al Haj Khaled, R., Ansquer, P., 2002. Une nouvelle approche pour caractériser les prairies naturelles et leur valeur d'usage. Fourrages 172, 335-354.

Da S. Pontes, L., Soussana, J.F., Louault, F., Andueza, D., Carrère, P., 2007. Leaf traits affect the above-ground productivity and quality of pasture grasses. Functional Ecology 21, 844-853.

Diaz, S., Cabido, M., 2001. Vive la différence: plant functional diversity matters to ecosystem processes. Trends in Ecology & Evolution 16, 646-655.

Diaz, S., Lavorel, S., de Bello, F., Quétier, F., Grigulis, K., Robson, M., 2007. Incorporating plant functional diversity effects in ecosystem service assessments. Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America, pp. 20684-20689.

Duru, M., Cruz, P., Al Haj Khaled, R., Ducourtieux, C., Theau, J.P., 2008. Relevance of Plant Functional Types based on Leaf Dry Matter Content for Assessing Digestibility of Native Grass Species and Species-Rich Grassland Communities in Spring. Agronomy Journal 100, 1622-1630.

Duru, M., Cruz, P., Theau, J.P., Jouany, C., Ansquer, P., Al Haj Khaled, R., 2007. Typologies de prairies riches en espèces en vue d'évaluer leur valeur d'usage: bases agro-écologiques et exemples d'application. Fourrages 192, 453-475.

Fortunel, C., Garnier, E., Joffre, R., Kazakou, E., Quested, H., Grigulis, K., Lavorel, S., Consortium, V., 2009. Plant functional traits capture the effects of land use change and climate on litter decomposability of herbaceous communities in Europe and Israel. Ecology 90, 598–611.

Fridley, J.D., 2001. The influence of species diversity on ecosytem productivity: how, where, and why? Oikos, 514-526.

Garnier, E., Cortez, J., Billès, G., Navas, M.-L., Roumet, C., Debussche, M., Laurent, G., Blanchard, A., Aubry, D., Bellmann, A., Neill, C., Toussaint, J.-P., 2004. Plant functional markers capture ecosystem properties during secondary succession. Ecology 85, 2630-2637.

Grime, J.P., 1998. Benefits of plant diversity to ecosystems: immediate, filter and founder effects. Journal of Ecology, 902-916.

Gross, N., Bloor, J.M.G., Louault, F., Maire, V., Soussana, J.F., 2009. Effects of land-use change on productivity depend on small-scale plant species diversity. Basic and Applied Ecology 10, 687-696.

Gross, N., Robson, T.M., Lavorel, S., Albert, C., Le Bagousse-Pinguet, Y., Guillemin, R., 2008. Plant response traits mediate the effects of subalpine grasslands on soil moisture. New Phytologist 180, 652–662.

Hector, A.e.a., 1999. Plant diversity and productivity experiments in European grasslands. Science, 1123-1127.

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., Setala, 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., Vitousek, P.M., 1998. Effects of plant composition and diversity on nutrient cycling. Ecological Monographs, 121-149.

Huston, M.A., Aaerssen, L.W., Austin, M.P., Cade, B.S., Fridley, J.D., Garnier, E., Grime, J.P., Hodgson, J., Lauenroth, W.K., Thompson, K., Wandermeer, J.H., Wardle, D.A., 2000. No consistent effect of plant diversity on productivity. Science 289, 1255.

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., Thébault, 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 and Evolution, 474-478.

Lawton, J.H., Naeem, S., Thompson, M.J., Hector, A., Crawley, M.J., 1998. Biodiversity and Ecosystem Function: Getting the Ecotron Experiment in its Correct Context. Functional Ecology 12, 848-852.

Leps, J., de Bello, F., Lavorel, S., Berman, S., 2006. Quantifying and interpreting functional diversity of natural communities: practical considerations matter. Preslia 78, 481-501.

Loreau, M., 2000. Biodiversity and ecosystem functioning: recent theoretical advances. OIKOS 91, 3-17.

Loreau, M., Naeem, S., Inchausti, P., 2002. Biodiversity and ecosystem functioning: synthesis and perspectives. Oxford University Press, Oxford.

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. Ecology - Biodiversity and ecosystem functioning: Current knowledge and future challenges. Science 294.

Mason, N.W.H., MacGillivray, K., Steel, J.B., Bastow, W.J., 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.

McGill, B.J., Enquist, B.J., Weiher, E., Westoby, M., 2006. Rebuilding community ecology from functional traits. Trends in Ecology & Evolution 21, 178-185.

McNaughton, S.J., 1979. Grazing as an optimization process: grass- ungulate relationships in the Serengeti. American Naturalist 113, 691-703.

Mokany, K., Ash, J., Roxburgh, S., 2008. Functional identity is more important than diversity in influencing ecosystem processes in a temperate native grassland. Journal of Ecology 96, 884-893.

Mouchet, M.A., Villéger, S., Mason, N.W.H., Mouillot, D., 2010. Functional diversity measures: an overview of their redundancy and their ability to discriminate community assembly rules. Functional Ecology 24, 867-876.

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.

Petchey, O.L., Gaston, K.J., 2002. Functional diversity (FD), species richness and community composition. Ecology Letters, 402-411.

R Development Core Team., 2008. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. ISBN 3-900051-07-0, URL http://www.R-project.org

Ricotta, C., 2005. A note on functional diversity measures. Basic and Applied Ecology 6, 479-486.

Schumacher, J., Roscher, C., 2009. Differential effects of functional traits on aboveground biomass in semi-natural grasslands. Oikos 118, 1659–1668.

Tilman, D., 1997. Distinguishing between the effects of species diversity and species composition. Oikos 80, 185.

Tilman, D., Knops, J., Wedin, D., Reich, P., Ritchie, M., Siemann, E., 1997. The influence of functional diversity and composition on ecosystem processes. Science 277, 1300-1302.

Tilman, D., Reich, P.B., Knops, J., Wedin, D., Mielke, T., Lehman, C., 2001. Diversity and productivity in a long-term grassland experiment. Science 294, 843-845.

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

van Ruijnen, J., Berendse, F., 2009. Long-term persistence of a positive plant diversity-productivity relationship in the absence of legumes. Oikos 118, 101-106.

WallisDeVries, M.F., 1998. Large herbivores as key factors for nature conservation. Grazing and nature conservation Management, janv-20.

Wardle, D., 2001. No observational evidence for the diversity enhancing productivity in Mediterranean shrubland. Oecologia 129, 620-621.

Synthèse de la Partie III

Dans cette partie nous nous sommes intéressés à l'organisation spatiale, intra-communauté, de caractéristiques de la structure aérienne du couvert et de composantes de valeurs d'usage fourragères dans des communautés subalpines pâturées, en relation avec la structure spatiale fine des caractéristiques spécifiques et fonctionnelles de ces communautés.

Nous montrons qu'il est possible qu'un grain fin d'hétérogénéité spatiale des communautés, accompagné d'une coexistence accrue à une échelle fine (mis en évidence dans la Partie I) soit favorable localement à la diversité des espèces et des types morphologiques pour la réalisation d'une fonction clé telle que l'utilisation de la ressource lumineuse par les plantes (Chapitre III.1). Cependant, de manière peu surprenante, l'organisation spatiale des assemblages d'espèces et de traits à un grain fin ne se traduit pas par la présence d'une structuration spatiale forte des valeurs d'usage fourragères comme l'existence de patchs de différentes qualités nutritives ou des zones de biomasse contrastées (Chapitre III.1). Ceci suggère l'existence d'un pâturage probablement peu sélectif sur ces prairies, qui, ne pilotant pas d'hétérogénéité spatiale des espèces et des traits à une échelle suffisamment large pour former des patrons spatiaux stables et prononcés, n'entraîne pas une hétérogénéité forte de la ressource au sein des communautés. La conséquence directe est que les valeurs moyennes de la qualité fourragère observées à l'échelle de la communauté peuvent être ainsi prédites dès des échelles très fines par les assemblages d'espèces et de traits (Chapitre III.2). Nous avons montré que, dans les communautés les plus contraintes, ce sont les assemblages spécifiques et notamment leur diversité qui étaient les principaux déterminants de ces valeurs d'usages (Chapitre III.2). Au sein de la communauté la plus productive, la contribution des valeurs de traits des espèces dominantes est cette fois prépondérante pour la prédiction de ces valeurs d'usage, probablement en présence d'espèces de qualité nutritive plus contrastées dans ces milieux (Chapitre III.2). Il semble que la variabilité spatiale à un grain fin des assemblages d'espèces et de traits puisse ainsi piloter à des échelles très fines, en interaction avec les conditions abiotiques locales, certaines valeurs d'usage des prairies subalpines.

Discussion générale

Ce travail soulève l'importance de la prise en compte des réponses spatiales des composantes spécifiques et fonctionnelles des communautés, en complément de leur suivi dynamique, pour comprendre le fonctionnement des systèmes pâturés dans le contexte de changements d'usages des terres. De manière générale, la variabilité des phénomènes, indépendamment de leur moyenne, est de plus en plus reconnue comme un attribut essentiel des systèmes écologiques et un nombre croissant d'études cite l'importance des informations écologiques contenues dans la variabilité et le fait qu'elle doit être considérée pour elle-même et non plus uniquement en association avec la valeur moyenne (Collins, 1992; Palmer *et al.*, 1997; Benedetti-Cecchi, 2003; Fraterrigo *et al.*, 2005; Fraterrigo and Rusak, 2008). Une des raisons de cet intérêt croissant est que la variabilité peut être une métrique très sensible et indépendante de la moyenne, capturant des effets qui, dans certains cas, ne seraient pas détectés ou cachés par la moyenne (Benedetti-Cecchi, 2003; Fraterrigo *et al.*, 2005; Hsieh *et al.*, 2006). Nos résultats soulignent qu'une réponse des valeurs moyennes à l'échelle des communautés, notamment suite à l'arrêt du pâturage, peut être découplée d'une réponse spatiale de certaines composantes de la végétation. Cela justifie l'intérêt de la prise en compte de la variabilité spatiale de la réponse de ces composantes au regard de l'apport d'informations qui serait occulté avec l'étude des valeurs moyennes seules.

Nous abordons dans cette synthèse générale plusieurs axes de discussion :

- La mise en évidence de l'existence d'une réponse spatiale, sous la forme de changements de (i) la variabilité spatiale et (ii) des patrons spatiaux des espèces et des traits.
- La caractérisation de modifications du grain spatial d'organisation des communautés en réponse à des changements d'utilisation pastorale.
- Les conséquences de telles organisations spatiales sur le fonctionnement et les valeurs d'usage des prairies subalpines.

1. Existence d'une réponse spatiale des espèces et des traits

Que ce soit au niveau spécifique ou des traits fonctionnels, les changements d'usages pastoraux, et en particulier l'abandon du pâturage, peuvent se traduire à la fois par des modifications moyennes mesurées à l'échelle de la communauté (diversité, abondance des espèces, traits agrégés…) mais également par des changements d'organisation spatiale

reflétés par une variabilité spatiale qui modèle les écarts autour de la réponse moyenne. Spatialement, cela peut se traduire par deux formes d'hétérogénéité : une variabilité spatiale non prédictible, et une structuration spatiale prédictible, non aléatoire, des assemblages d'espèces et de traits (Partie I). Ces deux types de réponses spatiales des espèces et des traits apportent des informations différentes mais complémentaires au suivi de la réponse de la composition et de la diversité des communautés. Elles sont le reflet de différents mécanismes qui agissent sur les assemblages des espèces et des traits et qui sont influencés par les diverses actions liées aux herbivores, qui elles mêmes peuvent se structurer dans l'espace.

1.1 La variabilité spatiale des assemblages des espèces et des traits reflète une action du pâturage à une échelle très fine

L'abandon du pâturage depuis 20 ans a favorisé l'augmentation de la variabilité spatiale des assemblages d'espèces et de traits à différentes échelles spatiales au sein de communautés subalpines (Chapitres I.2, I3). Cette augmentation apparaît comme le reflet fiable des mécanismes agissant sur les espèces qui opèrent sous l'effet de l'abandon du pâturage. En effet cette réponse est indépendante du type de communauté alors que la réponse de la diversité est, elle, influencée par le niveau de productivité.

L'augmentation de la variabilité de la composition floristique que nous avons observée va à l'encontre de nombreuses études ayant, au contraire, mis en évidence l'effet positif du pâturage sur la variabilité de la composition en espèces (e.g. Kohyani *et al.*, 2008; Veen *et al.*, 2008). Les perturbations générées par le pâturage vont, en général, réduire l'abondance des espèces dominantes, augmenter les ressources pour la croissance des plantes et créer des opportunités pour la colonisation par des espèces moins compétitives (Belsky, 1992; Glenn *et al.*, 1992; Olff and Ritchie, 1998; Dupré and Diekmann, 2001). En conséquence, le pâturage peut créer de forts contrastes de composition en espèces d'un point à l'autre au sein des communautés végétales. Les réponses spatiales que nous avons observées en termes de variabilité révèlent que ces actions du pâturage s'expriment en réalité à des échelles très fines dans les communautés subalpines que nous avons étudié (Chapitres I.2, I.3). Le pendant de cette variabilité spatiale plus faible en situation de pâturage que d'abandon est, en effet, l'augmentation de la coexistence à échelle très fine (à partir de 100 cm²) reflétant les actions positives du pâturage (réduction des dominances, diversification des niches et facilitation de la colonisation aléatoire…) s'exprimant à ces échelles. En conséquence, la

probabilité d'échantillonner des assemblages similaires en différentes locations augmente par rapport à la situation d'abandon où la coexistence des espèces et des traits est plus limitée localement et entraîne plus de contrastes d'un point à un autre dans l'espace.

1.2 La variabilité des assemblages de traits répond similairement à celle des espèces

L'intégration, au niveau des traits fonctionnels, de mécanismes plus ou moins indépendants de la réponse au niveau des espèces nous a conduit à prédire que la réponse spatiale des traits puisse être déconnectée par rapport à celle des espèces. Les possibilités de redondance fonctionnelle entre espèces du fait de l'adaptation aux conditions locales ou aux perturbations dues au pâturage, ou au contraire, l'existence de divergence fonctionnelle à diverses échelles en réponse à des contraintes biotiques comme la compétition, auraient pu dissocier la réponse de la structure spatiale des traits de celle observée pour les espèces (Diaz *et al.*, 2001). Toutefois, l'augmentation de la variabilité spatiale des assemblages de différents traits végétatifs (essentiellement foliaires) avec l'abandon des pratiques est similaire à celle observée pour les espèces. Les effets du pâturage sur les mécanismes d'assemblages des valeurs de traits permettent d'expliquer en partie la réponse spatiale de la diversité fonctionnelle au pâturage et à son arrêt dans les prairies subalpines (Chapitre I.3). Ces assemblages fonctionnels semblent pilotés majoritairement par les conditions environnementales ('*niche filtering*') dès des échelles très fines (25 cm²), un mécanisme logiquement prépondérant dans des milieux contraints comme les prairies d'altitude. Toutefois, en comparaison avec les situations non pâturées, le pâturage limite cette convergence fonctionnelle, conduisant ainsi à une variabilité spatiale moins forte en raison d'une coexistence locale des valeurs de traits plus importante. Ce mécanisme, similaire à celui observé au niveau spécifique, suggère que l'effet positif du pâturage sur l'ouverture de niches se traduit par l'installation d'espèces avec des valeurs de traits non nécessairement redondantes. Cet effet « divergent » du pâturage se révèle, pour les traits étudiés, à des échelles plus larges que l'effet sur la coexistence, et est systématiquement détecté à l'échelle du mètre carré, soulignant que les effets du pâturage à échelle très fine sur la coexistence peuvent se répercuter sur les mécanismes d'assemblage des traits à des échelles plus larges.

1.3 Les changements sont moins prononcés en termes de patrons spatiaux que de variabilité spatiale

Les patrons spatiaux permettent de mettre en évidence l'existence d'une structure prédictible de la variabilité spatiale, i.e. impliquant une organisation non aléatoire des espèces et des traits dans l'espace (Dale 1999). Nous montrons que de telles structures existent dans les communautés étudiées mais que leur réponse au changement des pratiques pastorales est moins prononcée que celle de la variabilité spatiale des assemblages d'espèces (Chapitres I.1, I.2, et II.1, II.2). L'augmentation de la variabilité spatiale suite à l'arrêt du pâturage ne s'accompagne pas forcément de modifications des patrons spatiaux, et donc à des assemblages fortement structurés dans l'espace.

Cependant lorsque des changements des patrons spatiaux sont détectés (Chapitre I.1), ceux-ci sont cohérents avec les observations concernant la variabilité spatiale : l'abandon du pâturage entraîne une augmentation de la taille des patchs des espèces et donc renforce la structuration dans l'espace des espèces. Les patrons spatiaux des espèces et des traits peuvent être affectés par les actions du pâturage qui fracturent par exemple les connections clonales des espèces et ainsi limite leur extension spatiale (Charpentier *et al.*, 1998; Benot *et al.*, 2009) et, à l'inverse, être renforcés en situation d'abandon par les mécanismes de compétition exclusive conduisant à plus d'agrégation intraspécifique ou d'expansion spatiale des espèces (Tilman, 1994; Pacala, 1997).

Toutefois, si nous avons détecté des changements spatiaux en termes de modification de l'extension spatiale des espèces, révélée par des changements de l'étendue de la dépendance spatiale, l'absence de réponse de l'intensité de la dépendance spatiale suggère qu'il n'y a pas de modifications de l'agrégation intraspécifique (Chapitre I.1). De tels changements sont probablement permis lorsque les filtres qui régissent la distribution dans l'espace des espèces et des traits deviennent très sélectifs. Par exemple, dans les milieux productifs où la compétition exclusive entre espèces peut opérer, des mécanismes biotiques forts tels que l'agrégation intraspécifique sont attendus conduire à la formation de patchs d'espèces bien distincts et contrastés (Berg *et al.*, 1997). Dans ces mêmes milieux, le pâturage peut aussi représenter un filtre très fort qui ne sélectionne localement que quelques espèces ou traits et ainsi conduit à la formation de patrons spatiaux prononcés (Adler *et al.*, 2001). Dans les milieux moins productifs tels que ceux étudiés, où une coexistence forte est permise à échelle fine, les mécanismes d'exclusion compétitive sont sûrement très réduits même après 20 ans d'abandon du pâturage, ce qui limite les contrastes entre patchs potentiels. D'autre part, dans les milieux riches en espèces, il est probable que des changements de l'agrégation intraspécifique soient longs en réponse à des changements d'usage et aient d'abord lieu à

des échelles extrêmement fines, celle de quelques individus ou ramets (Herben *et al.*, 1993; Law *et al.*, 1997; Purves and Law, 2002) que nous n'avons pas peut-être pas pu détecter à nos échelles d'analyse les plus fines. De plus, l'utilisation de transects est peut-être une méthode adaptée pour capter les changements d'extension spatiale des espèces mais pas d'agrégation intraspécifique dans les prairies riches en espèces, à la différence de l'utilisation de grilles ou lattices qui permettent d'explorer la dépendance spatiale dans toutes les directions de l'espace de manière plus fine.

1.4 Le contrôle expérimental d'une perturbation ne permet pas de construire de forts patrons spatiaux des espèces et des traits

Si la réponse spatiale des espèces ou des traits est pilotée majoritairement par les actions des herbivores, cette réponse devrait refléter de manière significative la façon dont ces actions sont appliquées dans l'espace. Notamment, dans le cas du pâturage, des patrons répétés de défoliation, avec création de patchs préférentiellement défoliés sont couramment observés en prairie. Via le contrôle expérimental de patrons spatiaux de défoliation nous n'avons cependant pas mis en évidence de réponse spatiale forte de la structure spatiale des espèces ou des traits fonctionnels malgré un effet important du grain spatial de la perturbation sur l'accès aux ressources (Partie II). Si les contrastes entre patchs défoliés et non défoliés s'accentuent avec le patron spatial de la perturbation, entraînant, une plus grande variabilité, ils ne se traduisent pas par une réponse significative en termes de patrons spatiaux pour la majorité des espèces. Ils ont toutefois un effet non négligeable sur l'organisation spatiale d'une espèce dominante probablement fortement structurante pour les assemblages au sein de la communauté. Ces résultats expérimentaux peuvent indiquer que dans les communautés subalpines, un pâturage sélectif prononcé ne serait pas nécessairement en mesure de se répercuter sur la structure spatiale des espèces et des traits. La réponse observée n'est toutefois issue que de 2 années d'expérimentation, et un suivi sur le plus long terme pourrait mener, au vu des premières réponses spatiales de certaines espèces et des contrastes entre patchs défoliés et non défoliés, à une structure plus forte.

A l'échelle considérée, les changements des pratiques semblent agir principalement via une action diffuse, répartie aléatoirement sur les mécanismes de colonisation et d'extinction locales d'espèces (Olff and Ritchie, 1998). Ces actions entraînent des modifications de la variabilité spatiale des espèces et des traits, mais impactent plus faiblement l'extension

spatiale et l'agrégation intraspécifique des espèces, influençant ainsi de manière moins prononcée les patrons spatiaux. Cela peut ainsi suggérer que la conduite pastorale : parcours, charge instantanée, comportement alimentaire (essentiellement des ovins sur nos sites), ne conduit pas à un pâturage sélectif prononcé ni à des contrastes spatiaux d'utilisation très marqués et ne permet pas la formation d'une structure spatiale de la végétation clairement marquée avec la présence de patchs mais a une action à une échelle très fine détectée par les modifications de la variabilité spatiale des espèces et des traits.

2. Conséquences sur l'organisation spatiale générale de la végétation

2.1 Deux modalités d'usage qui conduisent à des grains contrastés d'organisation spatiale de la végétation

La réponse spatiale des espèces et des traits à l'abandon du pâturage a été mise en évidence le long d'un gradient d'échelles depuis des assemblages très locaux (100 cm²) jusqu'à des assemblages représentatifs des communautés (1 m²) (Chapitres I.2, I.3). A l'échelle d'échantillonnage la plus fine que nous avons investie (25 cm²), la variabilité spatiale des assemblages d'espèces et de traits est forte, indépendamment de la situation pâturée ou abandonnée, reflétant des dominances d'espèces ou de valeurs de traits marquées à cette échelle et non modifiées par l'abandon du pâturage. L'accroissement de l'écart de variabilité spatiale entre les situations pâturées et l'abandon avec l'augmentation de l'échelle à la fois pour la composition spécifique et fonctionnelle indique qu'une plus grande proportion de la diversité spécifique et fonctionnelle est captée d'autant plus vite que l'échelle spatiale est grande. Cette approche multi-échelles, montrant la même tendance commune aux trois communautés étudiées, nous permet d'affirmer que la variabilité spatiale plus faible en situation pâturée, s'explique par des assemblages d'espèces et de traits qui s'organisent à un grain plus fin sous l'effet des herbivores. Il y a une imbrication plus forte des espèces et des traits en situation pâturée, ce qui traduit une coexistence plus forte conduisant à la répétition dans l'espace d'assemblages d'espèces et de traits plus similaires qu'en absence de pâturage. Malgré la mobilisation d'échelles fines, car 1 m² est en effet parfois la résolution maximale de certaines études, l'échelle maximale utilisée permet d'accéder à un niveau de très faible variabilité dans les zones pâturées, chaque observation incluant presque toute la variabilité possible des communautés. Ceci renforce donc l'image que l'on peut avoir de ces

communautés pâturées très diversifiées à échelle fine et présentant un grain fin d'hétérogénéité.

Ainsi, un des effets majeurs de l'arrêt du pâturage, outre les conséquences sur les changements d'abondances des espèces, de traits agrégés ou de diversité, est qu'il mène à la réorganisation des différentes composantes de la communauté à un grain plus grossier. Cela se traduit via l'augmentation des contrastes d'un point à l'autre de la communauté et ce dès des échelles très fines (100 cm²). Ces changements de structure spatiale s'appuient sur des modifications locales d'assemblages des espèces et des traits, qui interviennent à travers des phénomènes de réorganisation spatiale des espèces, parfois indépendantes des changements d'abondance. A des niveaux de diversité équivalents, les assemblages se restructurent en patchs de végétation de composition spécifique et fonctionnelle intrinsèquement plus homogènes mais plus contrastés entre eux sous l'expression de différents comportements spatiaux (expansion spatiale des individus et probablement augmentation de l'agrégation intraspécifique à une échelle très fine). Ils conduisent ainsi à former une végétation qui se structure par la coexistence de ses entités à un grain plus large que sous la pression de l'usage pastoral traditionnel.

2.2 Influence ou reflet d'un pâturage peu sélectif ?

Cette structuration à un grain fin des zones pâturées peut à la fois influencer et refléter un pâturage peu sélectif via l'absence de choix alimentaires contrastés par les animaux. Une maille fine de la végétation en prairie très diversifiée a de grande chance d'être perçue comme homogène par les herbivores, car inférieure à l'échelle à laquelle leur pâturage sélectif peut s'exprimer, et ne favorise pas l'expression de leurs préférences alimentaires (WallisDeVries *et al.*, 1999; Dumont *et al.*, 2002; Parsons and Dumont, 2003). Le pâturage, essentiellement ovin sur les systèmes étudiés, et conduit en troupeau, est également un facteur qui peut expliquer une faible sélectivité. Les ovins sont en effet connus pour leur faible comportement sélectif de la ressource fourragère, en comparaison d'autres espèces d'herbivores, et la conduite en troupeau par un berger peut induire une forte charge instantanée en divers endroits de l'alpage contrairement à un pâturage extensif libre (Adler *et al.*, 2001a; Parsons and Dumont, 2003). En retour, un patron de pâturage peu contrasté dans l'espace ne favorise pas l'émergence de patrons contrastés et stables de la végétation. C'est ce que suggère l'expérimentation que nous avons menée sur l'effet de différents patrons de défoliation (Partie II). C'est seulement à partir d'une perturbation entrainant

suffisamment de contraste spatial entre les zones perturbées et non perturbées que des modifications des patrons spatiaux des espèces et des traits peuvent se mettre en place (Chapitre II.2). Au dessous d'un certain seuil dans la création de ces contrastes, le pâturage peut ne pas entraîner de changements spatiaux des plantes qui supportent probablement ce type de perturbation via une forte instabilité spatiale à un grain très fin (Herben *et al.*, 1993; Van der Maarel and Syskes, 1993) ou des capacités de tolérances fortes à cette échelle surtout dans des milieux dont l'histoire de pâturage est ancienne (Adler *et al.*, 2004).

3. Quelles conséquences de l'organisation spatiale des espèces et des traits pour la construction des valeurs d'usage et le fonctionnement des communautés ?

A l'issue de la caractérisation de l'organisation spatiale générale de la végétation, nous pouvons nous interroger sur la signification d'une telle organisation, et les conséquences des changements observés en réponse aux changements d'usage, pour le fonctionnement et la dynamique de ces communautés. Il est possible qu'un grain fin d'hétérogénéité, accompagné d'une coexistence accrue à une échelle fine, soit favorable localement à la complémentarité entre espèces pour l'utilisation des ressources (De Boeck *et al.*, 2006; Mokany *et al.*, 2008b). Par exemple, la forte variabilité spatiale à une échelle fine des espèces peut entraîner celle de types biologiques aux architectures aériennes contrastées et modifier des fonctions essentielles telles que l'utilisation de la ressource lumineuse par les plantes (Chapitre III.1). Cependant, de manière peu surprenante, l'organisation spatiale des assemblages d'espèces et de traits à un grain fin ne se traduit pas par la présence d'une structuration spatiale forte des valeurs d'usage fourragères comme l'existence de patchs de différentes qualités nutritives ou des zones de biomasse contrastées (Chapitre III.1). Ceci confirme l'existence d'un pâturage probablement peu sélectif sur ces prairies, qui, ne pilotant pas d'hétérogénéité spatiale des espèces et des traits à une échelle suffisamment large pour former des patrons spatiaux stables et prononcés, 'manipule' très peu la ressource fourragère (au sens de McNaughton, 1979). Les valeurs moyennes de la qualité fourragère observées à l'échelle de la communauté peuvent être ainsi prédites dès des échelles très fines par les assemblages d'espèces et de traits. Nous avons montré que dans les communautés les plus contraintes, ce sont les assemblages spécifiques et notamment leur diversité qui étaient les principaux déterminants de ces valeurs d'usages (Chapitre III.2). Dès que le milieu

devient plus productif, au sein d'une gamme de productivité restant toutefois restreinte en milieu subalpin, la contribution des valeurs de traits des espèces dominantes est cette fois prépondérante pour la prédiction de ces valeurs d'usage (Chapitre III.2). Il semble que la variabilité spatiale à un grain fin des assemblages d'espèces et de traits puisse ainsi piloter à des échelles très fines, en interaction avec les conditions abiotiques locales, certains processus et services rendus par les écosystèmes prairiaux.

4. Les réponses spatiales observées sont-elles liées à la faible productivité générale des prairies subalpines ?

Si l'interaction entre un pâturage peu sélectif et des milieux faiblement productifs ne conduit pas à la mise en place d'une structure spatiale forte de la végétation (Parties I et III), nous avons observé que l'émergence d'une structure spatiale non aléatoire de la végétation pouvait avoir lieu sous l'action d'une perturbation très sélective et récurrente dans une communauté subalpine présentant un niveau de productivité un peu supérieur (Partie II). Il est donc envisageable que le cumul d'une action spatiale marquée des herbivores et d'un niveau de productivité élevé conduise au cours du temps à une divergence marquée de la structure spatiale interne des patchs ainsi formés, et tende à inverser l'effet du pâturage, par rapport à l'abandon, que nous avons décrit sur la végétation de prairies subalpines.

Le rôle structurant de la productivité pour la stabilité et l'échelle d'expression des patrons spatiaux a déjà été montré au sein d'un panel de prairies pâturées le long d'un gradient de productivité (Dumont *et al.*, soumis). Dans les prairies les plus productives, des patrons spatiaux stables s'expriment à une large échelle, probablement permis par des rétrocontrôles positifs entre la présence de bonne espèces fourragères au sein de larges patchs et le pâturage bovin au sein de ces patchs, dont la sélectivité est permise par le caractère extensif du pâturage. A l'inverse les prairies peu fertiles sont caractérisées par la présence de patrons s'exprimant à une échelle fine. Dans les deux cas la diversité peut être favorisée par le pâturage. Dans les prairies peu productives, la coexistence forte d'espèces au sein de patchs diffus plurispécifiques s'exprimant à une échelle très fine, comme nous l'avons observé (Chapitre I.1), est probablement permise par le rôle du pâturage diversifiant les niches de régénération et empêchant l'exclusion compétitive des espèces à cette échelle (Bakker *et al.*, 2006). Au sein des prairies plus productives, pâturées extensivement, la création de patchs

stables à une échelle large peut conduire à des dynamiques divergentes de la végétation sur le long terme et ainsi favoriser des opportunités pour des espèces différentes au sein des différentes phases de la végétation (Rossignol *et al.*, 2010). Dans ces prairies, on peut s'attendre à ce que le déterminisme abiotique soit moins important que celui engendré par le pâturage sur la diversité et la formation des patrons spatiaux.

On peut ainsi s'attendre à ce que les effets respectifs du pâturage et de l'abandon sur l'hétérogénéité spatiale des couverts s'inversent dans des communautés plus productives que les prairies subalpines (Figure 1). D'une part l'interaction forte entre le pâturage et les propriétés fourragères conduisent à la formation de patrons marqués, pouvant supporter de la divergence fonctionnelle. D'autre part, l'abandon dans des milieux fertiles autorise la colonisation rapide par des espèces compétitives (Belsky, 1992) pouvant se traduire par une homogénéisation du couvert et l'absence de patrons spatiaux.

5. Perspectives

5.1 Valider les effets des changements d'usage liés au pâturage sur un gradient plus large de conditions environnementales

L'extension de ce type d'analyses spatiales sur un gradient plus étendu de productivité pourrait être une étape à la mise en évidence de règles plus généralisables des mécanismes de l'hétérogénéité spatiale des espèces et des traits sur le fonctionnement, les valeurs d'usage et la diversité des communautés. Egalement, l'étude de modifications plus fines de changements de pratiques pourrait permettre d'affiner les connaissances sur le rôle de la nature des herbivores, du chargement, des modes d'application de ce chargement (charge moyenne sur l'année ou charge instantanée et forte) sur la modification de la variabilité vs. patrons spatiaux.

5.2 Etendre l'étude de l'hétérogénéité de la diversité fonctionnelle à d'autres traits

S'intéresser à d'autres traits que foliaires pourrait permettre de mieux comprendre les réponses spatiales observées au niveau spécifique et peut-être détecter d'autres réponses

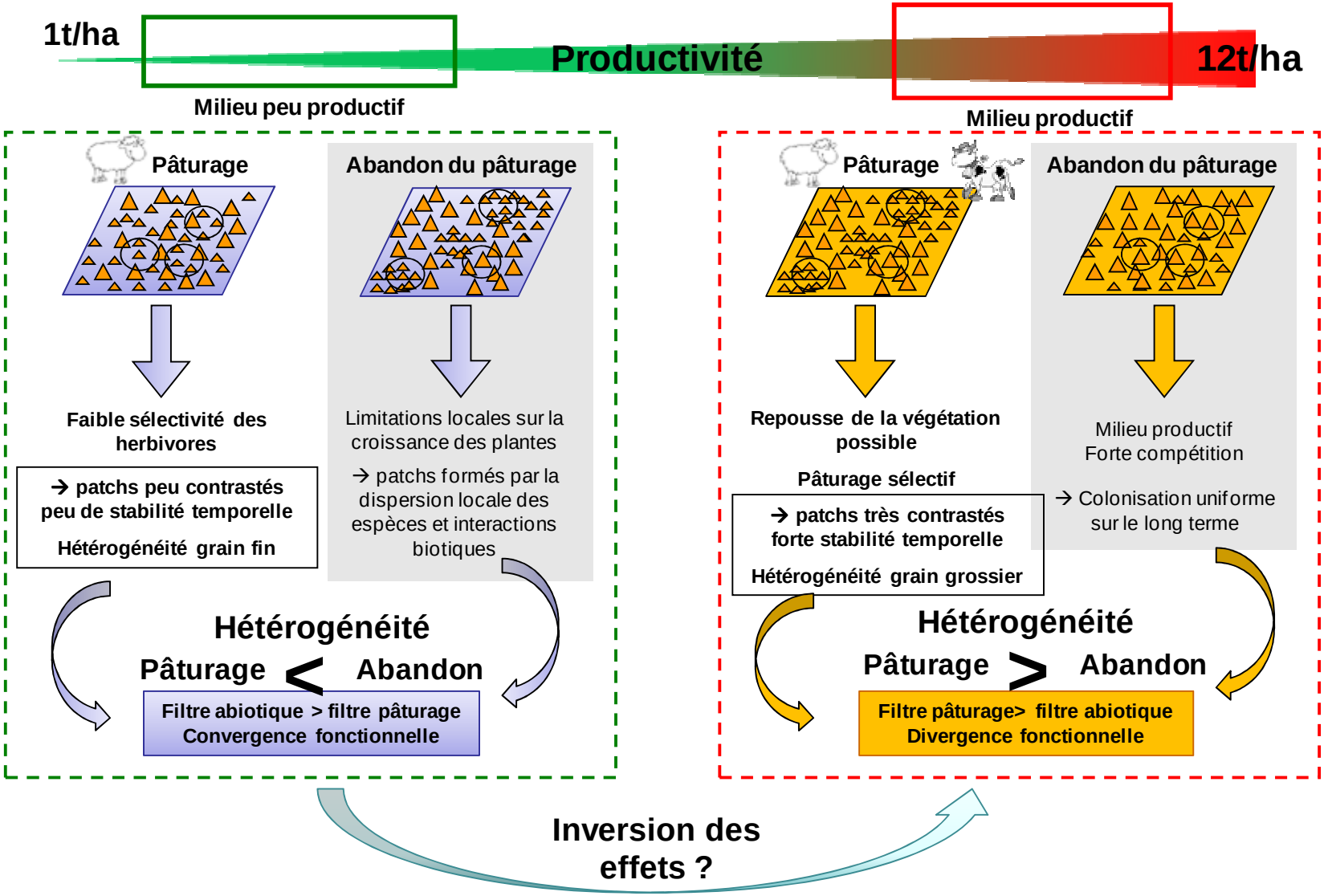

Figure 1. Effet du pâturage vs. abandon dépendant de la productivité du milieu ?

spatiales ou renforcer celles déjà observées. L'étude de traits racinaires dans des milieux où les espèces sont probablement plus en compétition pour les ressources du sol que pour la lumière pourrait apporter des clés de compréhension en ce qui concerne les règles d'assemblages des traits pilotées principalement par les conditions du milieu (Wilson and Tilman, 1993; Stubbs and Wilson, 2004; Fargione and Tilman, 2005) mais également concernant la construction des valeurs d'usage (Mokany *et al.*, 2008a). L'étude des traits liés à la dispersion des espèces pourrait également permettre une meilleure interprétation des réponses spatiales. Nous pouvons nous demander quelles sont les importances relatives de la dispersion clonale par rapport à la reproduction sexuée dans ces milieux et si de tels processus sont modifiés avec l'abandon du pâturage. Cependant, en altitude, où la régénération sexuée est rendue difficile par les contraintes climatiques (par exemple sur la germination, Ryser, 1993), la clonalité est probablement une alternative essentielle. L'étude de la réponse de certains traits clonaux (Tamm and Sammul, 2002; Amiaud *et al.*, 2008) à l'abandon du pâturage pourrait sûrement apporter des clés de compréhension des modifications des patrons spatiaux observés (Benot, 2009).

5.3 Conséquence de l'hétérogénéité spatiale de la végétation pour l'hétérogénéité des processus et le fonctionnement des écosystèmes prairiaux

On peut enfin se poser la question des conséquences des changements d'usage et de ces modifications dans l'organisation spatiale du couvert sur les processus qui opèrent à l'échelle de la communauté mais également sur l'hétérogénéité spatiale de ces processus et de leurs composantes. Comment répondent et s'organisent dans l'espace la diversité des microorganismes du sol, les flux de nutriments ? Existe-t-il des patrons spatiaux en lien avec la mycorhization en réponse à l'agrégation spatiale, ou une coexistence à différentes échelles d'espèces et de valeurs de traits ?

Nous avons mis en évidence un fort déterminisme abiotique dans les réponses spatiale des assemblages des traits qui est peut-être directement à l'origine de la variabilité et des patrons observés chez les plantes, de part des interactions entre les végétaux et les ressources locales du sol (eau, nutriments) ainsi qu'avec les microorganismes et la faune du sol. Ces interactions sont probablement modifiées par le pâturage, d'une part parce que le pâturage agit directement sur les plantes, la qualité de la litière et les processus de minéralisation qui en découlent dans le sol (Rossignol *et al.*, 2011). D'autre part, en raison d'actions directes comme le piétinement et la compaction du sol et qui peuvent modifier les processus qui s'y

produisent (McIntyre and Tongway, 2005; Peco *et al.*, 2006) ou les apports de nutriments qui peuvent avoir des effets très forts localement et au long-terme dans ces milieux faiblement fertiles pouvant présenter une faible résilience vis-à-vis de ce type de perturbations (Spiegelberger *et al.*, 2010).

Déterminer s'il existe une synergie spatiale entre les patrons aériens et souterrains, et comprendre l'impact que cela peut avoir sur la dynamique de la diversité et le maintien des services rendus par ces écosystèmes à haute valeur biologique et patrimoniale, apparaît comme un enjeu à développer (Wardle, 2002).

Bibliographie générale

Adler, P.B., Lauenroth, W.K., 2000. Livestock exclusion increases the spatial heterogeneity of vegetation in the shortgrass steppe, Colorado. Applied Vegetation Science 3, 213-222.

Adler, P.B., Milchunas, D.G., Lauenroth, W.K., Sala, O.E., Burke, I.C., 2004. Functional traits of graminoids in semi-arid steppes: a test of grazing histories. Journal of Applied Ecology, 653-663.

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

Al Anbar, N., 1979. Infiltration et écoulement en milieu karstique. Etude statistique des données climatologiques et hydrogéologiques. Hydrologie du bassin du Furon (Vercors, France). Thèse de doctorat en Géologie appliquée, 286 p.

Al Haj Khaled, R., Duru, M., Decruyenaere, V., Jouany, C., Cruz, P., 2006. Using Leaf Traits to Rank Native Grasses According to Their Nutritive Value. Rangeland Ecological Management 59, 648-654.

Allen, T.F.H., Hoekstra, T.W., 1991. Role of heterogeneity in scaling of ecological systems under analysis. In: Kolasa, J., Pickett, S.T.A. (Eds.), Ecological Heterogeneity. Springer-Verlag, New York.

Allen, T.F.H., Starr, T.B., 1982. Hierarchy: Perspectives for Ecological Complexity. University of Chicago Press, Chicago.

Amiaud, B., Touzard, B., Bonis, A., Bouzillé, J.-B., 2008. After grazing exclusion, is there any modification of strategy for two guerrilla species: *Elymus repens* (L.) Gould and *Agrostis stolonifera* (L.)? Plant Ecology 197, 107-117.

Ansquer, P., Duru, M., Theau, J.P., Cruz, P., 2009. Functional traits as indicators of fodder provision over a short time scale in species-rich grasslands. Annals of Botany 103, 117-126.

Augustine, D.J., Frank, D.A., 2001. Effects of migratory grazers on spatial heterogeneity of soil nitrogen properties in a grassland ecosystem. Ecology 82, 3149-3161.

Augustine, D.J., McNaughton, S.J., 1998. Ungulate effects on the functional species composition of plant communities: Herbivore selectivity and plant tolerance. Journal of Wildlife Management 62, 1165-1183.

Austrheim, G., Eriksson, O., 2001. Plant species diversity and grazing in the Scandinavian mountains - patterns and processes at different scales. Ecography 24, 683-695.

Bakker, E.S., Ritchie, M.E., Olff, H., Milchunas, D.G., Knops, J.M.H., 2006. Herbivore impact on grassland plant diversity depends on habitat productivity and herbivore size. Ecology Letters 9, 780-788.

Bakker, J.P., 1998. The impact of grazing on plant communities. In: WallisDeVries, M.F., Bakker, J.P., Van Wieren, S.E. (Eds.), Grazing and conservation management. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht, pp. 137-184.

Bakker, J.P., de Leeuw, J., van Wieren, S.E., 1983. Micro-patterns in grassland vegetation created and sustained by sheep-grazing. Vegetatio 55, 153-161.

Baur, B., Cremene, C., Groza, G., Rakosy, L., Schileyko, A.A., Baur, A., Stoll, P., Erhardt, A., 2006. Effects of abandonment of subalpine hay meadows on plant and invertebrate diversity in Transylvania, Romania. Biological Conservation 132, 261-273.

Belsky, A.J., 1992. Effects of grazing, competition, disturbance and fire on species composition and diversity in grasslands communities. Journal of Vegetation Science 3, 187-200.

Benedetti-Cecchi, L., 2003. The importance of the variance around the mean effect size of ecological processes. Ecology 84, 2335-2346.

Benot, M.L., 2009. Importance des traits clonaux dans la réponse à la défoliation et au pâturage chez des plantes herbacées. Thèse Unniversité Rennes 1.

Benot, M.L., Mony, C., Puijalon, S., Mohammad-Esmaeili, M., van Alphen, J.M., Bouzillé , J.-B., Bonis, A., 2009. Responses of clonal architecture to experimental defoliation: a comparative study between ten grassland species. Plant Ecology 201, 621-630.

Berg, G., Esselink, P., Groeneweg, M., Kiehl, K., 1997. Micropatterns in Festuca rubra-dominated salt-marsh vegetation induced by sheep grazing. Plant Ecology 132, 1-14.

Bernard-Brunet, C., Gaucherand, S., 2007. Diagnostic pastoral de l'alpage bovins d'Huez. Cemagref, 54 p.

Bolker, B.M., Pacala, S.W., Neuhauser, C., 2003. Spatial dynamics in model plant communities: what do we really know? The American Naturalist 162, 135-148.

Bornard, A., Dubost, M., 1987. Exploitation des pelouses et landes subalpines par des bovins et des ovins. CEMAGREF - INERM Grenoble, étude n° 211, 245 p.

Bossuyt, B., Hermy, M., 2004. Species turnover at small scales in dune slack plant communities. Basic and Applied Ecology 5, 321-329.

Briske, D.D., 1996. Strategies of plant survival in grazed systems: a functional interpretation. The Ecology and Management of Grazing Systems, 37-67.

Bullock, J.M., Clear Hill, B., Silvertown, J., Sutton, M., 1995. Gap colonization as a source of community change: effects of gap size and grazing on the rate and mode of colonization by different species. Oikos 72, 273-282.

Bullock, J.M., Franklin, J., Stevenson, M.J., Silvertown, J., Coulson, S., 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.

Burgman, M.A., 1987. An analysis of the distribution of plants on granite outcrops in southern Western Australia using Mantel tests. Vegetatio 71, 79-86.

Callaway, R.M., 1995. Positive interactions among plants. Botanical Review 61, 306-349.

Chaneton, E.J., Facelli, J.M., 1991. Disturbance effects on plant community diversity : spatial scales and dominance hierarchies. Vegetatio 93, 143-155.

Chapin, F.S., Zavaleta, E.S., Eviner, V.T., Naylor, R.L., Vitousek, P.M., Reynolds, H.L., Hooper, D.U., Lavorel, S., Sala, O.E., Hobbie, S.E., Mack, M.C., Diaz, S., 2000. Consequences of changing biodiversity. Nature 405, 234-242.

Charnov, E.L., 1976. Optimal foraging, the marginal value theorem. Theoritical Population Biology 9, 129-136.

Charpentier, A., Mesléard, F., Thompson, J.D., 1998. The effects of rhizome severing on the clonal growth and clonal architecture of Scirpus maritimus. Oikos, 107-116.

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

Cingolani, A.M., Posse, G., Collantes, M.B., 2005. Plant functional traits, herbivores selectivity and response to sheep grazing in Patagonian steppe grasslands. Journal of Applied Ecology 42, 50-59.

Coffin, D.P., Lauenroth, W.K., 1988. The effects of disturbance size and frequency on a shortgrass plant community. Ecology, 1609-1617.

Collins, S.L., 1989. Experimental analysis of patch dynamics and community heterogeneity in tallgrass prairie. Vegetatio, 57-66.

Collins, S.L., 1992. Fire frequency and community heterogeneity in tallgrass prairie vegetation. Ecology 73, 2001-2006.

Collins, S.L., Micheli, F., Hartt, L., 2000. A method to determine rates and patterns of variability in ecological communities. Oikos, 285-293.

Collins, S.L., Smith, M.D., 2006. Scale-dependent interaction of fire and grazing on community heterogeneity in tallgrass prairie. Ecology 87, 2058-2067.

Cozic, p., Bornard, A., 1998. Milieux pâturés d'altitude. I-Des milieux spécifiques : l'apport d'une approche écologique pour leur gestion. Fourrages 153, 69-79.

Cruz, P., Duru, M., Therond, O., Theau, J.P., Ducourtieux, C., Jouany, C., Al Haj Khaled, R., Ansquer, P., 2002. Une nouvelle approche pour caractériser les prairies naturelles et leur valeur d’usage. Fourrages 172, 335-354.

Cugno, D., 2002. Varying management pratices and protecting mountain sheep pastures from wolves and wild dogs. Fourrages 170, 105-122.

Da S. Pontes, L., Soussana, J.F., Louault, F., Andueza, D., Carrère, P., 2007. Leaf traits affect the above-ground productivity and quality of pasture grasses. Functional Ecology 21, 844-853.

Daget, P., Poissonet, J., 1971. Une méthode d’analyse phytologique des prairies. Critères d’application. Annales Agronomiques, 22, 5-41.

Daily, G.C., Alexander, S., Ehrlich, P.R., Goulder, L., Lubchenco, J., Matson, P.A., Mooney, H.A., Postel, S., Schneider, S.H., Tilman, D., Woodwell, G.M., 1997. Ecosystem Services: Benefits Supplied to Human Societies by Natural Ecosystems. Issues in Ecology 2, 1-16.

Dale, M.R.T., 1999. Spatial pattern analysis in plant ecology. Cambridge University Press, Cambridge, UK.

de Bello, F., Lepš, J., Sebastia, 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 Boeck, H.J., Nijs, I., Lemmens, C.M.H.M., Ceulemans, R., 2006. Underlying effects of spatial aggregation (clumping) in relationships between plant diversity and resource uptake. Oikos 113, 269-278.

Delannoy, J.J., 1981. Le Vercors septentrional. Le karst de surface et le karst souterrain. Recherches géomorphologiques sur un karst de moyenne montagne. Thèse de 3ème cycle.

Diaz, S., Acosta, A., Cabido, M., 1992. Morphological analysis of herbaceous communities under different grazing regimes. Journal of Vegetation Science 3, 689-696.

Díaz, S., Lavorel, S., Chapin, F.S., Tecco, P.A., Gurvich, D.E., Grigulis, K., 2007. Functional Diversity — at the Crossroads between Ecosystem Functioning and Environmental Filters. In: Canadell, J.G., Pataki, D.E., Pitelka, L.F. (Eds.), Terrestrial Ecosystems in a Changing World Springer-Verlag, Berlin, pp. 81-91.

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.

Dieckman, U., Law, R., Metz, H., 2000. The geometry of ecological interactions. Cambridge University Press, Cambridge.

Dobremez, L., Roybin, D., Dubois, M., Deloire, P., 2000. Evolution des pratiques pastorales dans les alpages laitiers des Alpes du Nord. Association française du pastoralisme. In : Le pastoralisme en France à l'aube des années 2000.

Dorée, A., Bornard, A., Bernard-Brunet, C., 2001. Evolution en vingt ans des pelouses et landes à myrtilles avec ou sans pâturage par des animaux domestiques (bovins et ovins). Alpages de Huez et Villard-Reculas (Isère, France). Cemagref.

Dorioz, J.M., 1998. Alpages, prairies et pâturages d'altitude, l'exemple du Beaufortain. Le Courrier de l'Environnement de l'INRA 35, 33-42.

Dullinger, S., Dirnböck, T., Greimler, J., Grabherr, G., 2003. A resampling approach for evaluating effects of pasture abandonment on subalpine plant species diversity. Journal of Vegetation Science 14, 243-252.

Dumont, B., Carrère, P., D'Hour, P., 2002. Foraging in patchy grasslands: diet selection by sheep and cattle is affected by the abundance and spatial distribution of preferred species. Animal Research 51, 367-381.

Dumont, B., Rossignol, N., Loucougaray, G., Carrère, P., Chadoeuf, J., Fleurance, G., Bonis, A., Farruggia, A., Gaucherand, S., Ginane, C., Louault, F., Marion, B., Mesléard, F., Yavercovski, N. When does grazing generate stable vegetation patterns in temperate pastures? Soumis à Ecography.

Dungan, J.L., Perry, J.N., Dale, M.R.T., Legendre, P., Citron-Pousty, S., Fortin, M.-J., Jakomulska, A., Miriti, M., Rosenberg, M.S., 2002. A balanced view of scale in spatial statistical analysis. Ecography 25, 626-640.

Dupré, C., Diekmann, M., 2001. Differences in species richness and life-history traits between grazed and abandoned grasslands in Southern Sweden. Ecography 24, 275-286.

Dupuis, M.F., Fischesser, B., Moyne, M.L., Sardat, N., 1989. Le paysage du Vercors. Premières propositions pour un programme de pratiques agricoles au service de l'entretien du paysage. Cemagref Grenoble - PNRV, p. 69pp.

Dutilleul, P., 1993. Spatial heterogeneity and the design of ecological field experiments. Ecology 74, 1646–1658.

Fargione, J., Tilman, D., 2005. Niche differences in phenology and rooting depth promote coexistence with a dominant C4 bunchgrass. Oecologia 143, 598-606.

Fortin, M.J., Dale, M.R.T., ver Hoef, J., 2002. Spatial analysis in ecology. John Wiley & Sons, Ltd, Chichester.

Fraterrigo, J.M., Rusak, J.A., 2008. Disturbance-driven changes in the variability of ecological patterns and processes. Ecology Letters 11, 756-770.

Fraterrigo, J.M., Turner, M.G., Pearson, S.M., Dixon, P., 2005. Effects of past land use on spatial heterogeneity of soil nutrients in southern appalachian forests. Ecological Monographs 75, 215-230.

Garcia, F., 2003. Mécanismes de développement de l'hétérogénéité du couvert végétal dans une prairie pâturée par des ovins. Thèse de l’Institut National Agronomique de Paris-Grignon, 148 p.

Glenn, S.M., Collins, S.L., Gibson, D.J., 1992. Disturbance in tallgrass prairie: local and regional effects on community heterogeneity. Lanscape Ecology 7, 243-251.

Green, K., Good, R.B., Johnston, S.W., Simpson, L.A., 2005. Alpine grazing in the Snowy Mountains of Australia: degradation and stabilisation of the ecosystem. In: Spehn, E.M., Liberman, M., Körner, C. (Eds.), Alpine grazing in the Snowy Mountains of Australia: degradation and stabilisation of the ecosystem. CRC Publishing, Boca Raton.

Greig-Smith, P., 1961. Data on pattern within plant communities. I. The analysis of pattern. Journal of Ecology 49, 695-702.

Grime, J.P., 1979. Plant strategies and vegetation processes. John Wiley, New York.

Grubb, P.J., 1977. The maintenance of species-richness in plant communities: the importance of the regeneration niche. Biological Review 52, 107-145.

Herben, T., During, H.J., Krahulec, F., 1995. Spatiotemporal dynamics in mountain grasslands: species autocorrelations in space and time. Folia Geobotanica et Phytotaxonomica 30, 185-196.

Herben, T., Hara, T., 2003. Spatial pattern formation in plant communities. In: Sekimura, T., Noji, S., Ueno, N., Maini, P.K. (Eds.), Morphogenesis and pattern formation in biological systems - experiments and models. Springer, New York, pp. 223-235.

Herben, T., Krahulec, F., Hadinvovà, V., Kovarovà, M., 1993. Small-scale spatial dynamics of plant species in a grassland community over six years. Journal of Vegetation Science 4, 171-178.

Herben, T., Marshall, C., Soukupova, L., 1994. Plant clonality: biology and diversity. Folia Geobotanica and Phytotaxonomica 29, 113-122.

Hobbs, N.T., 1999. Responses of large herbivores to spatial heterogeneity in ecosystems. In: Jung, H.G., Fahey, G.C. (Eds.), Nutritional ecology of herbivores: Proceedings of the Vth International Symposium on the Nutrition of Herbivores. American Society of Animal Science, Savory, pp. 97-129.

Hobbs, N.T., Swift, D.M., 1988. Grazing in herds: when are nutritional benefits realized? American Naturalist 131, 760-764.

Holland, E.A., Detling, J.K., 1990. Plant response to herbivory and belowground nitrogen cycling. Ecology, 1040-1049.

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., Setala, H., Symstad, A.J., Vandermeer, J., Wardle, D.A., 2005. Effects of biodiversity on ecosystem functioning: A consensus of current knowledge. Ecological Monographs 75, 3-35.

Hopkins, A., Holz, B., 2006. Grassland for agriculture and nature conservation: Production, quality and multi-functionality. Agronomy research 4, 3-20.

Hsieh, C.H., Reiss, C.S., Hunter, J.R., Beddington, J.R., May, R.M., Sugihara, G., 2006. Fishing elevates variability in the abundance of exploited species. Nature 443, 859-862.

Illius, A.W., Hodgson, J., 1996. Progress in understanding the ecology and management of grazing systems. CAB International, Wallingford UK.

Jaramillo, V.J., Detling, J.K., 1992. Small-scale heterogeneity in a semi-arid North American grassland. II. Cattle grazing of simulated urine patches. Journal of Applied Ecology 29, 9-13.

Jefferies, R.L., Klein, D.R., Shaver, G.R., 1994. Vertebrate herbivores and northern plant communities: reciprocal influences and responses. Oikos 71, 193-206.

Jouglet, J.P., Doree, A., 1987. Les formations végétales des alpages d'Huez et de Villard Reculas. In : Exploitation de pelouses et landes subalpines par des bovins et des ovins. Cemagref Grenoble-Inerm, Etude 211, 173-197.

Kiehl, K., Eischeid, I., Gettner, S., Walter, J., 1996. Impact of different sheep grazing intensities on slat marsh vegetation in northern Germany. Journal of Vegetation Science, 99-106.

Kikvidze, Z., Pugnaire, F.I., Brooker, R.W., Choler, P., Lortie, C.J., Michalet, R., Callaway, R.M., 2005. Linking patterns and processes in alpine plant communities: a global study. Ecology 86, 1395-1400.

Kohler, F., Gillet, F., Gobat, J.M., Buttler, A., 2006. Effect of cattle activities on gap colonization in mountain pastures. Folia Geobotanica 41, 289-304.

Kohyani, P.T., Bossuyt, B., Bonte, D., Hoffmann, M., 2008. Grazing as a management tool in dune grasslands: Evidence of soil and scale dependence of the effect of large herbivores on plant diversity. Biological conservation 141, 1687-1694.

Kolasa, J., Pickett, S.T.A., 1991. Ecological heterogeneity. Springer, New York.

Kolasa, J., Rollo, C.D., 1991. The Heterogeneity of heterogeneity. In: Kolasa, J., Pickett, S.T.A. (Eds.), Ecological Heterogeneity. Springer, New York.

Körner, C., Spehn, E. (Eds.), 2002. Mountain biodiversity - a global assessment. Parthenon Publishing, New York.

Kotanen, P.M., 1997. Effects of gap area and shape on recolonisation by grassland plants with different reproductive strategies. Canadian Journal of Botany 75, 352–361.

Kotliar, N.B., Wiens, J.A., 1990. Multiple scales of patchiness and patch structure: a hierarchical framework for the study of heterogeneity. Oikos 59, 253-260.

Krahulec, F., Skalova, H., Herben, T.H., V, Wildova, R., Pechackova, S., 2001. Vegetation changes following sheep grazing in abandoned mountain meadows. Applied Vegetation Science, 97-102.

Laca, E.A., 2000. Modelling spatial aspects of plant-animal interactions. In: Lemaire, G., Hodgson, J., Moraes, A., Nabinger, C., Carvalho, P.C. (Eds.), International symposium on grassland ecophysiology and grazing ecology, Curitiba, Parana, Brazil, pp. 209-231.

Lamosova, T., Dolezal, J., Lanta, V., Lepš, J., 2010. Spatial pattern affects diversity-productivity relationships in experimental meadow communities. Acta Oecologica 36, 325-332.

Lanta, V., Dolezal, J., Lantova, P., Kelisek, J., Mudrak, O., 2009. Effects of pasture management and fertilizer regimes on botanical changes in species-rich mountain calcareous grassland in Central Europe. Grass and Forage Science 64, 443-453.

Lavorel, S., Gaucherand, S., Quétier, F., Choler, P., Clément, J.C., Bornard, A., 2004. Past and present land use effects on subalpine grassland species and functional diversity. Land Use Systems in Grassland Dominant Regions, Luzern, Switzerland.

Law, R., Herben, T., Dieckman, U., 1997. Non-manipulative estimates of competition coefficients in a montane grassland community. Journal of Ecology 85, 505-517.

Law, R., Purves, D.W., Murrell, D.J., Dieckmann, M., 2002. Causes and effects of small-scale spatial structure in plant populations. Internal Institute for Applied Systems Analysis, pp. 1-24.

Legendre, P., Borcard, D., Peres-Neto, P.R., 2005. Analyzing beta diversity: partitioning the spatial variation of community composition data. Ecological Monographs 75, 435–450.

Legendre, P., Fortin, M.-J., 1989. Spatial patterns and ecological analysis. Vegetatio 80, 107-138.

Lemaire, G., Wilkins, R., Hodgson, J., 2005. Challenges for grassland science: managing research priorities. Agriculture, Ecosystems and Environment 108, 99-108.

Levin, S.A., 1992. The problem of pattern and scale in ecology. Ecology 73, 1943-1947.

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. Ecology - Biodiversity and ecosystem functioning: Current knowledge and future challenges. Science 294.

Loucougaray, G., Toupet, A.-L., Véron, F., 2007. Analyse de l'impact des dégats de sanglier (Sus crofa) sur la végétation d'Alpage. Cemagref

Lovett-Doust, L., 1981. Population dynamics and local specialization in a clonal perennial (Ranunculus repens). I. The dynamics of ramets in contrasting habitats. Ecology 69, 743-755.

MacDonald, D., Crabtree, J.R., Wiesinger, G., Dax, T., Stamou, N., Fleury, P., Gutierrez Lazpita, J., 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., 2006. Linking the spatial patterns of organisms and abiotic factors to ecosystem function and management: Insights from semi-arid environments. Ecology 6, 75-87.

Maestre, F.T., Reynolds, J.F., 2007. Amount or pattern? Grassland responses to the heterogeneity and availability of two key resources. Ecology 88, 501-511.

Marion, B., 2010. Impact du pâturage sur la structure de la végétation: intéractions biotiques, traits et conséquences fonctionnelles. Thèse Université Rennes 1.

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.

Mayer, R., Kaufmann, R., Vorhauser, K., Erschbamer, B., 2009. Effects of grazing exclusion on species composition in high altitude grasslands of the Central Alps. Basic and Applied Ecology 10, 447-455.

McIntyre, S., Tongway, D., 2005. Grassland structure in native pastures: links to soil surface condition. Ecological Management & Restauration 6, 43-50.

McNaughton, S.J., 1979. Grazing as an optimization process: grass- ungulate relationships in the Serengeti. American Naturalist 113, 691-703.

McNaughton, S.J., 1984. Grazing lawns: animals in herds, plant form, and coevolution. The American Naturalist 124, 863-886.

Ménard, C., Duncan, P., Fleurance, G., Georges, J.Y., Lila, M., 2002. Comparative foraging and nutrition of horses and cattle in European wetlands. Journal of Applied Ecology 39, 120-133.

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., Roxburgh, S., 2008a. Functional identity is more important than diversity in influencing ecosystem processes in a temperate native grassland. Journal of Ecology 96, 884-893.

Mokany, K., Ash, J.E., Roxburgh, S., 2008b. Effects of spatial aggregation on competition, complementarity and ressource use. Austral Ecology 33, 261-270.

Monzeglio, U., Stoll, P., 2005. Spatial patterns and species performances in experimental plant communities. Oecologia 145, 619-628.

Murrell, D.J., Purves, D.W., Law, R., 2001. Uniting pattern and process in plant ecology. Trends in Ecology & Evolution 16, 529-530.

Nösberger, J., Lehmann, J., Jeangros, B., Dietl, W., Kessler, P., Bassetti, P., Mitchley, J., 1994. Grassland production systems and nature conservation. In: T'Mannetje, P., Frame, J. (Eds.), Grassland and Society. Proceedings of the 15th General Meeting of the European Grassland Federation, Wageningen, pp. 255-265.

Olff, H., Ritchie, M.E., 1998. Effects of herbivores on grassland plant diversity. Trends in Ecology & Evolution 13, 261-265.

Olofsson, J., de Mazancourt, C., Crawley, M.J., 2008. Spatial heterogeneity and plant species richness at different spatial scales under rabbit grazing. Oecologia 156, 825-834.

Ostermann, O., 1992. L'impact du pâturage ovin sur la dynamique de la végétation des peuplements subalpins de pins à crochets (Pinus uncinata). Méthodes et résultats en Vercors, France. PNRV - Cemagref - Georg-August Universitaet Goettingen.

Pacala, S.W., 1997. Dynamics of Plant Communities. In: Crawley, M.C. (Ed.), Plant Ecology. Blackwell Scientific, UK, pp. 532-555.

Pacala, S.W., Levin, S.A., 1997. Biologically generated spatial pattern and the coexistence of competing species. In: Tilman, D., Kareiva, P. (Eds.), Spatial Ecology: The Role of Space in Population Dynamics and Interspecific Interactions. Princeton University Press, Princeton, NJ, pp. 204-232.

Pakeman, R.J., Marriott, C.A., 2010. A functional assessment of the response of grassland vegetation to reduced grazing and abandonment. Journal of Vegetation Science 21, 683-694.

Palmer, M.A., Hakenkamp, C.C., NelsonBaker, K., 1997. Ecological heterogeneity in streams: why variance matters. Journal of Am Benth 16, 189-202.

Palmer, M.W., 1988. Fractal geometry: a tool for describing spatial patterns of plant communities. Vegetatio 75, 91-102.

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

Parsons, A.J., Newman, J.A., Penning, P.D., Harvey, A., Orr, R.J., 1994. Diet preference of sheep: effects of recent diet, physiological state and species abundance. Journal of Animal Ecology 63, 465-478.

Peco, B., Sanchez, A.M., Azcarate, F., 2006. Abandonment in grazing systems: Consequences for vegetation and soil. Agriculture, Ecosystems & Environment 113, 284-294.

Pfimlin, A., Hubert, B., Leaver, D., 2001. Pâturage: importance actuelle et nouveaux enjeux. Fourrages, 117-135.

Pickett, S.T.A., White, P.S., 1985. The Ecology of Natural Disturbance and Patch Dynamics. Academic Press, New York.

Pierce, S., Luzzaro, A., Caccianiga, M., Ceriani, R.M., Cerabolini, B., 2007. Disturbance is the principal α-scale filter determining niche differentiation, coexistence and biodiversity in an alpine community. Journal of Ecology 95, 698-706.

Pottier, J., 2008. Structures spatiales et traits biologiques du voisinage de la plante au paysage. Le cas des digues restaurées des canaux de dérivation du Rhône. Thèse Université Joseph Fourier, Grenoble.

Pottier, J., Marrs, R.H., Bédécarrats, A., 2007. Integrating ecological features of species in spatial pattern analysis of a plant community. Journal of Vegetation Science 18, 223-230.

Purves, D.W., Law, R., 2002. Fine-scale spatial structure in a grassland community: quantifying the plant's-eye view. Journal of Ecology 90, 121-129.

Quétier, F., 2006. Vulnérabilité des écosystèmes semi-naturels européens aux changements d'utilisation des terres. Application aux prairies subalpines de Villard d'Arène, France. Thèse Université de Montpellier 2, France.

Quétier, F., Thébault, A., Lavorel, S., 2007. Plant traits in a state and transition framework as markers of ecosystem response to land-use change. Ecological Monographs 77, 33-52.

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. The American Naturalist 147, 1-32.

Richards, C.R., Haenlein, G.F.W., Calhoun, M.C., Connolly, J.D., Weaver, H.G., 1962. Date of cut vs. the combination of crude fiber and crude protein as estimators of forage quality. journal of Animal Science 21, 844-847

Rietkerk, M., Ketner, P., Burger, J., Hoorens, B., Olff, H., 2000. Multiscale soil and vegetation patchiness along a gradient of herbivore impact in a semi-arid grazing system in West Africa. Plant Ecology, 207-224.

Ring, C.B., Nicholson, R.A., Launchbaugh, J.L., 1985. Vegetational traits of patch-grazed rangeland in West-central Kansas. Journal of Range Management 38, 51-55.

Ritter, J., 1969. Les groupements végétaux des étages subalpin et alpin du Vercors méridional. Essai d'interprétation statistique. Thèse 3ème cycle, Orsay.

Rolland, C., 2001. Influence du pâturage sur la germination et la survie des semis de pin à crochets dans la Réserve Naturelle des Hauts-Plateaux du Vercors. Suivi expérimental et étude bibliolgraphique. Cemagref.

Rossignol, N., Bonis, A., Bouzillé, J.-B., 2006. Consequence of grazing pattern and vegetation structure on the spatial variations of net N mineralisation in a wet grassland. Applied Soil Ecology 31, 62-72.

Rossignol, N., Bonis, A., Bouzillé, J.-B., 2011. Grazing-induced vegetation patchiness controls net N mineralization rate in a semi-natural grassland. Acta Oecologica, in press.

Rossignol, N., Chadoeuf, J., Carrère, P., Dumont, B., 2010. A hierarchical model for analysing the stability of vegetation patterns created by grazing in temperate pastures. Applied Vegetation Science, 1-12.

Rounsevell, M.D.A., Ewert, F., Reginster, I., Leemans, R., Carter, T.R., 2005. Future scenarios of European agricultural land use II. Projecting changes in cropland and grassland. Agriculture, Ecosystems & Environment 107, 117-135.

Ryser, P., 1993. Influences of neighboring plants on seedling establishment in limestone grassland. Symp. of the International Assoc. for Vegetation Science EGER, HUNGARY, pp. 195-202.

Sala, O.E., Chapin, F.S., Armesto, J.J., Berlow, E., Bloomfeld, J., Dirzo, R., Huber-Sannwald, E., Huenneke, L.F., Jackson, R.B., Kinzig, A.P., Leemans, R., Lodge, D.M., Mooney, H.A., Oesterheld, M., Poff, L., Sykes, M.T., Walker, B.H., Walker, M., Wall, D.H., 2000. Global biodiversity scenarios for the year 2100. Science 287, 1770-1774.

Schantz, H.L., 1954. The place of grasslands in the earth's cover of vegetation. Ecology 35, 143-144.

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

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

Silvertown, J., Wilson, J.B., 2000. Spatial interactions among grassland plant populations. In: Dieckman, U., Law , R., Metz, H. (Eds.), The geometry of ecological interactions. Cambridge University Press, Cambridge, pp. 28-47.

Smith, F.E., 1972. Spatial heterogeneity, stability and diversity in ecosystems. Trans. Conn. Acad. Arts Sci. 44, 309-335.

Snaydon, R.W., 1962. Micro-distribution od *Trifolium repens* L. and its relation to soil factors. Journal of Ecology 50, 133-143.

Spiegelberger, T., Deléglise, C., DeDanieli, S., Bernard-Brunet, C., 2010. Resilience of acid subalpine grassland to short-term liming and fertilisation. Agriculture, Ecosystems & Environment 137, 158-162.

Spiegelberger, T., Matthies, D., Müller-Schärer, H., Schaffner, U., 2006. Scale-dependent effects of land use on plant species richness of mountain grassland in the European Alps. Ecography 29, 541-548.

Steinauer, E.M., Collins, S.L., 1995. Effects of urine deposition on small-scale patch structure in prairie vegetation. Ecology 76, 1195-1205.

Stoll, P., Bergius, E., 2005. Pattern and process: competition causes regular spacing of individuals within plant populations. Journal of Ecology 93, 395-403.

Stubbs, W.J., Wilson, J.B., 2004. Evidence for limiting similarity in a sand dune community. Journal of Ecology 92, 557–567.

Tamm, A.K., Sammul, M., 2002. Classifying clonal growth forms based on vegetative mobility and ramet longevity: a whole community analysis. Evolutionary Ecology 15.

Tasser, E., Tappeiner, U., 2002. Impact of land use changes on mountain vegetation. Applied Vegetation Science 5, 173-184.

Tilman, D., 1994. Competition and biodiversity in spatially structured habitats. Ecology 75, 2-16.

Turnbull, L.A., Coomes, D.A., Purves, D.W., Rees, M., 2007. How spatial structure alters population and community dynamics in a natural plant community. Journal of Ecology 95, 79-89.

Tutin, T.G., Heywood, V.H., Burges, N.A., Moore, D.M., Valentine, D.H., Walters, D.H., Webb, D.A., 1964-1980. Flora Europea. Cambridge University Press, Cambridge, UK.

van der Maarel, E., Syskes, M.T., 1993. Small-scale plant species turnover in a limestone grassland: the carousel model and some comments on the niche concept. Journal of Vegetation Science 4, 179-188.

van Wieren, S.E., Bakker, J.P., 2008. The impact of browsing and grazing herbivores on biodiversity. In: Gordon, I.J., Prins, H.H.T. (Eds.), The ecology of browsing and grazing. Springer, Berlin, pp. 263-292.

Veen, G.F., Blair, J.M., Smith, M.D., Collins, S.L., 2008. Influence of grazing and fire frequency on small-scale plant community structure and resource variability in native tallgrass prairie. Oikos 117, 859-866.

Véron, F., Bornard, A., Bernard-Brunet, C., Bernard-Brunet, J., Favier, G., Dorée, A., 2004. Dynamique respectives des pelouses et de la pinède de Pins à crochets (*Pinus uncinata* Miler ex Mirbel in Buffon) sous l'influence du pâturage ovin. Conséquences pour la gestion de la biodiversité dans la Réserve Naturelle des Hauts-Plateaux du Vercors. Ministère de l'Ecologie et du Développement durable - Cemagref.

Vitousek, P.M., Mooney, H.A., Lubchenco, J., Melillo, J.M., 1997. Human domination of Earth's ecosystems. Science 277, 494-499.

Viviroli, D., Weingartner, R., Messerli, B., 2003. Assessing the Hydrological Significance of the World's Mountains. In: Mountain Research and Development,, Tokyo and Berne, pp. 32-40.

WallisDeVries, M.F., Laca, E.A., Demment, M.W., 1999. The importance of scale of patchiness for selectivity in grazing herbivores. Oecologia 121, 355-363.

Wardle, D.A., 2002. Communities and ecosystems - linking the aboveground and belowground components. Princeton University Press, Princeton, NJ.

Waßmuth, B.E., 2008. Spatial aggregations in annual wild plant communities: Competition, Performance, and Coexistence. Dissertation, Göttingen, p. 81 pp

Weiher, E., Keddy, P.A., 1995. Assembly rules, null models, and trait dispersion : new questions from old patterns. Oikos 74, 159-164.

Wilson, P.J., Thompson, K., Hodgson, J.G., 1999. Specific leaf area and leaf dry matter content as alternative predictors of plant strategies. New Phytologist 143, 155-162.

Wilson, S.D., Tilman, D., 1993. Plant competition and ressource availability in response to disturbance and fertilization. Ecology 74, 599-611.

Wu, J., Loucks, O.L., 1995. From balance of nature to hierarchical patch dynamics: a paradigm shift in ecology. The Quarterly Review of Biology 70, 439-466.

Zobel, M., Otsus, M., Liira, J., Moora, M., Möls, T., 2000. Is small-scale species richness limited by seed availability or microsite availability? 81, 3274-3282.

Annexe

Article publié dans le cadre de mon master 2 au Cemagref de Grenoble :

Resilience of acid subalpine grassland to short-term liming and fertilisation

Thomas Spiegelberger[1,2], Claire Deléglise[1], Sébastien DeDanieli[1], Claude Bernard-Brunet[1]

[1]Unité Ecosystèmes Montagnards, Cemagref de Grenoble, 2 rue de la Papèterie, 38402 Saint-Martin d'Hères Cedex, France

[2] Ecole Polytechnique Fédérale de Lausanne (EPFL), Laboratory of Ecological Systems (ECOS) - Swiss Federal Institute for Forest, Snow and Landscape Research (WSL) Restoration, Ecology Research Group, Site Lausanne, Station 2, CH-1015 Lausanne, Switzerland

Agriculture, Ecosystems and Environment

Agriculture, Ecosystems and Environment xxx (2010) xxx–xxx

Contents lists available at ScienceDirect

Agriculture, Ecosystems and Environment

journal homepage: www.elsevier.com/locate/agee

Resilience of acid subalpine grassland to short-term liming and fertilisation

Thomas Spiegelberger [a,b,*], Claire Deléglise [a], Sébastien DeDanieli [a], Claude Bernard-Brunet [a]

[a] Cemagref, Research Unit Mountain Ecosystems, 2 rue de la Papeterie, BP 76, F-38402 Saint-Martin-d'Hères, France
[b] Ecole Polytechnique Fédérale de Lausanne (EPFL), Laboratory of Ecological Systems (ECOS) - Swiss Federal Institute for Forest, Snow and Landscape Research (WSL) Restoration Ecology Research Group, Site Lausanne, Station 2, CH-1015 Lausanne, Switzerland

ARTICLE INFO

Article history:
Received 27 July 2009
Received in revised form 28 January 2010
Accepted 28 January 2010
Available online xxx

Keywords:
Long-term fertilisation experiment
Ecosystem resilience
Soil–plant interactions
pH
Phosphorus
French Alps

ABSTRACT

A fertilisation experiment was started in the French Alps on an acid grassland at 2000 m in 1989 where lime as calcium carbonate ("liming") and Thomas Slag enriched by potassium chloride ("fertilisation") were added in a random block design until 1992. Since then, no further amendments were applied.

Fifteen years after the last application, we revisited the experiment and observed that soil pH was still significantly higher on limed plots, while nitrogen (N) concentrations were lower. On fertilised plots, soil carbon (C) and N concentrations were lower compared to unfertilised plots. However, litter quality (C and N concentrations, near infrared spectroscopy [NIRS] data) was similar for both treatments. Vegetation composition, but not species richness, nor Shannon–Wiener or evenness differed between limed and unlimed plots, and fertilised and unfertilised plots. Liming explained about 18% and fertilisation about 6% of the variability of the vegetation composition. These changes in the vegetation composition are probably due to lower abundances of former dominant grass species and to an increase in generalist grasses. However, these changes did not influence the total above-ground productivity, which was similar for all treatments. Tissue N and C concentrations and NIRS data indicated a changed chemical composition of the biomass which persisted during time.

We conclude that the 3 years of fertilisation and liming did substantially influence the vegetation composition at our site and lead to an increase in the agricultural value of the grassland. These changes are long-lasting as they changed key features of the functioning in the soil of grasslands ecosystems. From an ecological point of view, specialised vegetation was replaced by generalist species leading to a trivialisation of the vegetation.

© 2010 Elsevier B.V. All rights reserved.

1. Introduction

Species rich acid grasslands in mountain areas dominated by nard grass (*Nardus stricta* L.), classified as NATURA 2000 habitat type 6230, are widely distributed throughout Europe and harbour some valuable species. Nevertheless, the area occupied has declined in Europe in the last decades through either intensification of agricultural practices or land abandonment and too low intensive use. Species rich acid grasslands are prairies of low to intermediate productivity, which are in general used for extensive cattle grazing and their floristic composition has coevolved with these practises. In order to sustain a higher cattle stocking rate, different attempts have been made to increase their productivity since the early 1930s, many of which led to a decrease of the floristic diversity of these previously species rich acid grasslands (Schellberg et al., 1999).

Long-term studies have shown that plant species richness, biomass and pH are related and that fertilisation has a negative effect upon species richness through increases in biomass (Crawley et al., 2005; Silvertown et al., 2006). However, once the fertilisation treatments are stopped, productivity of former fertilised grasslands decreases and vegetation composition and species richness approach pre-treatment levels. This has been shown for nitrogen fertilisation, while phosphorus fertilisation seems to have a more persistent effect (Smits et al., 2008).

Soil amendments, in particular fertiliser or lime, increase the soil nutrient availability and change the pH, a key determinant of microbial community composition (Bååth and Anderson, 2003). Changes in the belowground ecosystem induced by soil amendments are likely to favour competitive plant species that have high rates of nutrient acquisition, high relative growth rates, and high tissue nutrient concentrations. Leaf litter of these plants is often favourable to decomposers and breaks down more rapidly than that of plant species adapted to low-nutrient conditions (Cornelissen et al., 1999). This feedback between above-ground and

* Corresponding author at: Cemagref, Research Unit Mountain Ecosystems, 2 rue de la Papeterie, BP 76, F-38402 Saint-Martin-d'Hères, France.
Tel.: +33 4 76 76 28 19; fax: +33 4 76 51 38 03.
E-mail address: thomas.spiegelberger@cemagref.fr (T. Spiegelberger).

0167-8809/$ – see front matter © 2010 Elsevier B.V. All rights reserved.
doi:10.1016/j.agee.2010.01.017

belowground food communities may generate relatively stable associations and thereby decreases the ecosystem's resilience or even drive the ecosystem to an alternative state (Wardle, 2002).

Changing the soil nutrient availability through soil amendments raises questions about ecosystem resilience which is defined as the time an ecosystems needs to recover from a perturbation or to attain another stable state (May, 1973). Resilience is affected by a number of ecosystem properties including nutrient cycling and it is supposed that the resilience of an ecosystem depends on its nutrient turnover rate (DeAngelis et al., 1989). Consequently, resilience to perturbations and in particular to changes in key ecosystem properties (pH or P) of grassland ecosystems under harsh environmental conditions may be particularly low (Spiegelberger et al., 2006; Hejcman et al., 2007) and may even be irreversible (Semelová et al., 2008).

Here an experiment is presented in which the resilience of a subalpine grassland and the effects of liming and fertilisation 15 year after cessation of treatments were investigated. On a grassland dominated by nard grass in the French Alps, lime and fertiliser were applied from 1989 to 1992. Within a few years vegetation composition changed significantly (Brau-Nogue, 1996). The main hypothesis under study is that despite high leaching due to precipitation, soil but also plant chemical properties continue to be influenced by soil amendments, that vegetation composition still differs between treated and control plots and that in consequence, 15 years are not enough to allow returning of key ecosystem components towards the initial state.

2. Materials and methods

2.1. Study site and experimental design

The experiment was set up in 1989 in a mountain pasture in the Northern French Alps (45°46′N; 6°35′E) on a subalpine grassland. It is situated on a south facing slope of 40° at an altitude of 2000 m asl. The 10-year mean annual temperature is ca. 5 °C and mean annual precipitation is about 1600 mm, with about 500 mm falling during the summer months (http://climatheque.meteo.fr). At the beginning of the study, the soil (calcschist) was of low fertility (total N: 5.4%; total C: 34%; CaO: 0.07%; P_2O_5: 0.009%; K_2O: 0.09%; MgO: 0.03%) and had a pH of 5.0 (Brau-Nogue, 1996). At this time, the site was dominated by *Deschampsia flexuosa* L. and *N. stricta* (cf. annex 1). Further species with an average cover of 5–8% were *Potentilla erecta* L., *Leontodon* sp. L., *Geum montanum* L., and *Gentiana kochiana* L. (Brau-Nogue, 1996). The site had been traditionally used as a dairy pasture without additional fertilisation for many centuries but management has become very extensive since the 1950s with low summer grazing pressure and no fertilisation. Since the beginning of the study, the site was grazed mainly by heifers with about 0.2 livestock units per ha.

Twelve plots (2 m × 10 m each, the long side parallel to the main altitudinal gradient) were arranged in three randomized blocks. The blocks were each separated by a 1 m × 10 m path and arranged in a single row. Two fertiliser treatments, liming as calcium carbonate (from hereon "liming" or Ca) and Thomas Slag (a by-product from steel manufacture process, rich in lime and phosphoric acid; "fertiliser" or PK), were applied in a full-factorial design once a year from 1989 to 1991, resulting in four treatments labelled Ca^+/PK^+, Ca^-/PK^+, Ca^+/PK^-, Ca^-/PK^- (corresponding to the control). The limed plots received a total calcium carbonate amount of 5400 kg ha^{-1} (equivalent of 2143 kg ha^{-1} Ca), the fertilised plots a total amount of 1500 kg ha^{-1} Thomas slag (P: 79 kg ha^{-1}; Ca: 407 kg ha^{-1}) and 750 kg ha^{-1} KCl (K: 187 kg ha^{-1}).

2.2. Sampling and analysis

Three soil cores (3 cm diameter, 5 cm depth) were collected in each plot in August 2007. Samples were air-dried before litter, defined as degrading plant material lying at the top of the soil, was visually separated from soil. The remaining soil was then passed through a 2-mm sieve. Soil pH was determined with an electrode in a 1:5 mixture with deionised water in each sample.

Vegetation composition was recorded in mid-June 2007 in three randomly selected 1-m^2 subplots in each plot. The vegetation cover (as percentage of ground cover) for all species of vascular plants was estimated to the nearest 1% as agreed by two observers. Plant biomass was sampled in 2007 at the peak standing biomass from a 1 m^2 stripe (0.1 m × 10 m) located in the middle of each plot. Biomass was dried at 60 °C during 48 h and weighed. Afterward, three subsamples were taken in each biomass sample and further used for NIRS analysis. The carbon (C)- and nitrogen (N)-content of soil, litter and biomass samples was determined in three samples per plot using a Thermo Antaris II FT-NIR Analyzer (Thermo Fisher Scientific Inc., Milano, Italy) according to the manufacturer's instructions.

Soil, litter and biomass samples were ground to 0.25 mm to obtain homogeneous powders for NIRS analysis, the latter two also cut in small pieces beforehand. The ground material was dried at 40 °C and stored in a chamber with silica gel prior analysis. For all samples material was packed into a sample cell with a quartz window and the spectrum recorded by a Fourier 49 transform NIR spectrophotometer Antaris II (Thermo Fisher Scientific Inc., Milano, Italy). Each spectrum was produced of 32 averaged scans of the sample. Measurements were made over a range of 1000–2500 nm to produce a spectrum with 6224 relectance points. Reflectance (R) of monochromatic light was converted to absorbance (A) using the equation $A = \log(1/R)$.

2.3. Data analysis

Mean species diversity per plot was calculated using the Shannon diversity index: $H' = -\sum p_i\ (\log(p_i + 1))$ where p_i is the vegetation cover per 1-m^2 subplot for each species i per 1-m^2 subplot. Evenness was computed as $J = H'/\log(S)$ where S is the species richness. Species richness (S) is the cumulative number of species encountered across the three subplots. The forage quality was characterized by the pastoral value (VP) calculated as: $VP = 0.2\sum(p_i \times I_{si})$ where p_i is the vegetation cover per 1-m^2 subplot accounted for by species i in vegetation relevés, and where I_{si} is the specific index of forage quality of species i (Daget and Poissonet, 1972). Landolt mean indicator indices for nutrients (N-value 1–5: very nutrient poor to very nutrient rich) and for soil reaction or pH (R-value 1–5: very acid to very basic) were calculated from ecological indicator values for individual plants produced by Landolt (1977). Scores were weighted to take account of the relative contribution of each species to the total vegetation cover.

Univariate data were analyzed by analysis of variance (ANOVA) to test for the effect of liming, fertilisation and their interaction. Analyses were performed for the species richness and diversity, individual plant species, forage quality, biomass, N- and C-content of soil, litter and vegetation, pH and Landolt mean indicator indices using the factor block, liming and fertilisation and the interaction between liming and fertilisation.

Multivariate analysis of the vegetation composition and of the standardised and centred NIRS spectra was carried out using redundancy analysis (RDA), a constrained form of principal component analysis (Leps and Smilauer, 2003). Vegetation data were log-transformed prior to analysis and, to eliminate interferences of scatter, the spectral data were transformed with first

and second derivative processing. RDA was carried out with the derivatives for the wavelength range from 1650 to 1750 nm. Variables used in the analysis were block, fertilisation and liming, and were tested using a Monte Carlo permutation test (999 permutations). ANOVAs were carried out using R statistical language (version 2.4.1) and corresponding packages. RDA was calculated by Canoco (version 4.5).

3. Results

3.1. Soil and litter

Soil pH was still significantly influenced by liming and the interaction between Ca × PK (Table 1). The interaction showed that the increase in pH from unlimed to limed plots was significantly higher when plots were not fertilised (Fig. 1). However, soil pH was higher on limed compared to unlimed plots (5.9 ± 0.05 pH units vs. 5.3 ± 0.05 pH units). Soil N concentrations were lower in limed compared to unlimed plots (0.8 ± 0.05% vs. 1.0 ± 0.05%) and in fertilised compared to unfertilised plots (0.8 ± 0.06% vs. 1.0 ± 0.04%). Soil C concentration was not influenced by liming (11.0 ± 0.91% vs. 12.7 ± 0.83%), but fertilised had a lower C concentration than unfertilised plots (10.7 ± 0.92% vs. 12.9 ± 0.78%). Soil C:N ratio was not influenced by the treatments ($P > 0.05$). Soil quality assessed through RDA of the NIRS spectra did not reveal changes due to treatments ($P > 0.05$) and about 80% of the variability of the data remained unexplained.

Liming and fertilisation both increased Landolt *N*-values (Ca: +0.21; PK: +0.22, Table 1). Similarly to soil pH, liming increased the Landolt *R*-value (+0.29), which was also higher after fertilisation (+0.24, Table 1).

Neither N- nor C-content of the litter was significantly affected by liming or fertilisation ($F < 2.1$; $P > 0.2$). Correspondingly, RDA on litter chemical composition assessed trough NIRS did not reveal any treatment effect ($P > 0.3$).

3.2. Vegetation

There was no treatment effect on species richness per 1 m^2 (overall mean: 31.6 ± 0.89; range: 23–35 plant species), neither on Shannon diversity index (overall mean: 2.93 ± 0.023), nor on evenness index (overall mean: 0.95 ± 0.002; for both $F < 2.1$, $P > 0.2$). However, 15 years after the last application, liming and fertilisation still had a significant effect on vegetation composition. Liming accounted for 18.9% of the variability in vegetation composition ($F = 9.2$; $P < 0.001$), fertilisation for 6.4% ($F = 3.1$; $P < 0.001$), their interaction for 2.0% ($P > 0.1$), and blocks for 11.6% (not tested).

Plots that were neither limed nor fertilised were dominated by *N. stricta*, *F. rubra* and *D. flexuosa* while plots which received lime were characterized by a low proportion of the initially dominant acidophilous grasses *N. stricta* and *D. flexuosa* and a higher proportion of the generalist grasses *F. rubra* and *Phleum alpinum* L. (Table 2). The proportion of forbs or legumes typical of nutrient-

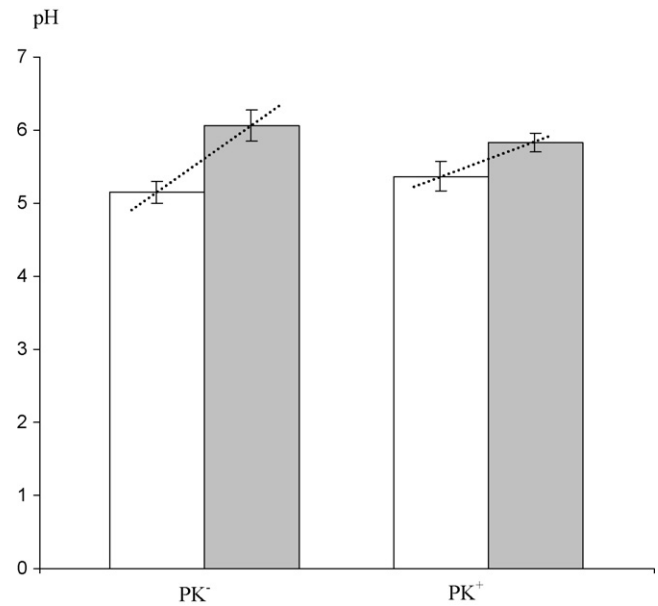

Fig. 1. Mean soil pH and SE of a subalpine acid grassland 15 years after abandonment of liming and fertilisation (PK). White colons: no liming (Ca^-); gray colons: liming (Ca^+). Dotted lines were added to visualise the stronger increase in pH when plots were not fertilised. For statistics see Table 1.

Table 1
Analysis of variance model of the effects of block, liming (Ca) and fertilisation (PK), and the interaction of liming and fertilisation (Ca × PK) on soil pH, soil N- and C-content and soil *R* and *N*-Landolt values of a subalpine acid grassland 15 years after abandonment of the treatments. Significant *P*-values ($P < 0.05$) are highlighted.

	Df	pH		N-content		C-content		*N*-value		*R*-value	
		F	*P*	*F*	*P*	*F*	*P*	*F*	*P*	*F*	*P*
Block	2	1.3	0.283	2.0	0.215	0.2	0.837	**12.2**	**0.008**	3.2	0.113
Ca	1	**134.4**	**<0.001**	**10.0**	**0.020**	4.0	0.093	**38.6**	**<0.001**	**32.0**	**<0.001**
PK	1	0	0.926	**9.0**	**0.024**	**6.3**	**0.045**	**41.4**	**<0.001**	**22.5**	**0.003**
Ca × PK	1	**14.9**	**0.001**	2.1	0.195	3.1	0.128	**11.8**	**0.014**	2.8	0.145
Residuals	30										

Table 2
Mean percent cover (±SE) of the most abundant plant species per plot in each treatment and analysis of variance model for liming and fertilisation 15 years after abandonment of the treatments. Significant *P*-values ($P < 0.05$) are highlighted.

	R-value	*N*-value	I_s-value	Liming				Fertilisation			
				Ca^-	Ca^+	*F*	*P*	PK^-	PK^+	*F*	*P*
Arnica montana	2	2	0	2.1 ± 0.77	0.2 ± 0.13	**7.2**	**0.036**	0.3 ± 0.18	2.0 ± 0.77	5.7	0.055
Deschampsia flexuosa	2	2	1	9.8 ± 1.02	5.4 ± 0.79	**10.9**	**0.016**	8.2 ± 0.88	7.0 ± 1.17	0.9	0.388
Festuca rubra	3	3	2	12.7 ± 1.26	22.5 ± 1.90	**7.8**	**0.031**	18.2 ± 2.42	16.9 ± 1.46	0.1	0.729
Gentiana kochiana	2	2	0	2.3 ± 0.27	1.2 ± 0.25	**11.5**	**0.015**	2.2 ± 0.27	1.3 ± 0.28	**6.6**	**0.042**
Nardus stricta	2	2	0	12.9 ± 2.44	2.0 ± 0.50	**21.1**	**0.004**	9.9 ± 2.77	4.9 ± 1.21	3.0	0.135
Phleum alpinum	2	2	3	5.9 ± 1.27	7.8 ± 0.94	**6.2**	**0.047**	5.7 ± 1.26	8.1 ± 0.91	**8.6**	**0.026**
Trifolium alpinum	2	2	3	4.3 ± 0.74	0.2 ± 0.10	**23.6**	**0.003**	2.5 ± 0.77	2.0 ± 0.66	0.5	0.515
Trifolium badium	4	3	2	0.1 ± 0.11	4.5 ± 2.36	**13.5**	**0.010**	0.7 ± 0.36	3.9 ± 2.39	2.7	0.150
Trifolium pratense	3	3	4	3.9 ± 1.45	8.6 ± 1.65	**33.9**	**0.001**	3.0 ± 0.93	9.4 ± 1.84	**40.5**	**<0.001**
Trifolium repens	3	4	4	0.4 ± 0.20	3.8 ± 1.82	**13.5**	**0.010**	0.7 ± 0.34	3.5 ± 1.82	**6.5**	**0.044**

Please cite this article in press as: Spiegelberger, T., et al., Resilience of acid subalpine grassland to short-term liming and fertilisation. Agric. Ecosyst. Environ. (2010), doi:10.1016/j.agee.2010.01.017

Table 3
Analysis of variance model of the effects of block, liming (Ca) and fertilisation (PK), and the interaction of liming and fertilisation (Ca × PK) on plant tissue N- and C-content of a subalpine acid grassland 15 years after abandonment of the treatments. Significant *P*-values ($P < 0.05$) are highlighted.

	Df	N-content		C-content		C/N	
		F	*P*	*F*	*P*	*F*	*P*
Block	2	**6.2**	**0.035**	0.7	0.526	4.7	0.058
Ca	1	0.8	0.398	**19.1**	**0.005**	4.9	0.068
PK	1	**32.1**	**0.001**	5.4	0.059	**27.4**	**0.002**
Ca × PK	1	0.6	0.610	0.05	0.835	0.006	0.941
Residuals	30						

poor grasslands such as *T. alpinum*, *G. kochiana*, or *Arnica montana* L. was lower in limed plots. Plots that were only fertilised presented intermediate proportions of *N. stricta* and *F. rubra*. In contrast to limed plots, *T. alpinum* was not reduced on plots only fertilised. Plots that were both limed and fertilised were characterized by a very high proportion of legumes that were hardly present on unlimed and unfertilised plots (*Trifolium badium* Schreb., *Trifolium repens* L., *Trifolium pratense* L., Table 2) and by the absence of *T. alpinum*.

Fifteen years after cessation of application, total above-ground biomass was similar for all treatments (overall mean: 2.17 t ha^{-1}; $F < 0.4$, $P > 0.5$). However, plant tissue N and C concentrations were still affected by liming and fertilisation. Herbage N concentration was significantly higher in fertilised plots than in unfertilised plots (2.2 ± 0.06% vs. 1.9 ± 0.04%) and herbage C concentration was significantly lower in limed plots than in unlimed plots (42.1 ± 0.44% vs. 44.1 ± 0.25%, Table 3). Plant tissue C:N ratio was significantly lower on fertilised than in unfertilised plots (20.0 ± 0.55 vs. 23.4 ± 0.49).

The RDA ordination conducted on NIRS spectra of plant tissue composition showed a tendency for liming and was significantly affected by fertilisation (Ca: $F = 2.6$, $P = 0.066$; PK: $F = 6.5$; $P = 0.002$). Consequently, liming accounted for 6.0% of the spectra variability, fertilisation for 14.7%, and blocks for 8.5%.

Liming and fertilisation still had a strong effect on the pastoral value after 15 years of cessation of the amendments. The pastoral value was 42% higher on limed plots than on unlimed plots (30 ± 1.9 vs. 21 ± 1.5; $F = 34.3$; $P = 0.001$) probably due to a reduction of the cover of *N. stricta* ($I_s = 0$) and *D. flexuosa* ($I_s = 1$), both acidophilous grass species with low nutritive quality. On fertilised plots, pastoral value was 43% higher than on non-fertilised plots (30 ± 2.0 vs. 21 ± 1.4; $F = 35.7$; $P < 0.001$) due to an important proportion of legumes of high nutritive quality on these plots.

4. Discussion

Species rich subalpine acid grasslands, regardless their management background (grazing or hay making) and the period when they were started (1930s, 1960s or 1980/1990s) seem to respond in a similar way to short-term perturbations and manipulation of soil nutrient availability. Other long-term experiments in the Swiss Alps where lime and fertiliser were added from 1932 to 1935 (Lüdi, 1959; Dähler, 1992; Hegg et al., 1992; Spiegelberger et al., 2006) and the Czech Giant Mountains (Hejcman et al., 2007; Klaudisova et al., 2009) where lime and fertiliser were added from 1965 to 1967 showed similar patterns in their resilience compared to the here presented experiment.

In our study above-ground productivity quickly increased by about 40% during the first 3 years following liming and fertilisation (unpubl. data), probably as a consequence of an increased availability of soil nutrients, but this trend reversed when the treatments were stopped. A similar pattern was found at Schynige Platte (Lüdi, 1959) where biomass production began to decrease in the early 1940s, 5 years after cessation of the treatments. So consistently, above-ground biomass of mountain grasslands seems to reverse – similarly to experiments in lowlands (Willems and Nieuwstadt, 1996; Hrevusova et al., 2009) – to its original level within about a decade, while other ecosystem properties (e.g. vegetation composition or soil chemical composition, but see below) still remain changed.

The vegetation composition was still remarkably different between limed and unlimed plots. Already after 3 consecutive years of liming vegetation composition was substantially changed: the proportion of *N. stricta* declined from 20% to 10% in the limed plots until 1997, when *N. stricta* represented only 2% of the vegetation cover (Brau-Nogue, 1996). Ten years later, i.e. 15 years after cessation of the treatments, acidophilous grasses (*N. stricta* and *D. flexuosa*) and forbs and legumes typical of nutrient-poor habitats (*A. montana*, *Campanula barbata* L., *Homogyne alpina* Cass., *T. alpinum*), which initially were dominant, were still less abundant on limed plots than more generalist species and more valuable fodder grasses (*F. rubra*, *P. alpinum*, *T. pratense*) and did not (yet) recover from this disturbance.

Similarly, vegetation composition between fertilised and unfertilised plots was 15 years after cessation of the treatments still different. In contrast to other studies (Willems and Nieuwstadt, 1996), it was not the cover of large grasses, but the cover of legumes which was particularly different between fertilised and unfertilised plots (cf. Table 2). Phosphorus fertilisation has been shown to have long-term effects on plant composition because it is not effectively removed through harvesting (Ekholm et al., 2005) and tends to accumulate in the soil as calcium-phosphate. As a consequence, vegetation composition remains often changed for several years after cessation of fertiliser applications (Marini et al., 2007). However, while vegetation composition is still different, resilience of the species richness and biomass was achieved after 15 years as already shown for other grasslands (Hrevusova et al., 2009).

Despite this shift in vegetation composition in both treatments towards species commonly seen as more productive, above-ground biomass did not reflect this difference. We suggest that an initial fertilisation leads to a higher plant N concentration, which would make this plant material more easily degradable (Knorr et al., 2005). However, while we detected changes through NIRS analysis in the leaf quality due to liming, we did not detect such changes neither in the litter, nor in the soil quality. Interestingly, both liming and fertilisation led to a depletion of soil N concentration, but plant N concentration was only higher in the fertilised plots and not in limed ones.

Liming quickly increased the soil pH and soil nutrient availability after 3 years and induced a change in the vegetation composition (Brau-Nogue, 1996). With time, it can be expected that soil returns to initially poor and acid conditions. However, our results show that 15 years later soil pH is still affected by liming, as pH on plots that received lime was still higher than on control plots. The difference in pH is relatively small (5.93 vs. 5.25) but represents an about 30% higher H^+-concentration in the unlimed compared to the limed plots.

The long-term effects on vegetation are also visible through the strong increase of the pastoral value. 15 years after the last treatment, pastoral value is about 40% higher on limed and fertilised plots than on control plots indicating that fodder quality can be improved for a long period of time with low input of lime and fertiliser. However, we did not observe any long-term effects of treatments on species richness or diversity. Long-term effects of liming on vegetation composition have been observed in other experiments (Hegg et al., 1992; Hejcman et al., 2007; Klaudisova et al., 2009). They are mainly attributed to direct and indirect effects

of lime through increase of the soil pH and improvement of the nutrient availability. Acidophilous and oligotrophic species are often disadvantaged by a higher Ca^{2+} concentration as these species are not physiologically adapted to basic soils and do not withstand an increase in Ca^{2+} concentration, and indirectly by competitive exclusion (Grime et al., 2007).

In conclusion, our study shows that even short-term soil amendments in species rich mountain grasslands dominated by nard grass can substantially increase their pastoral values. This increase may persist over periods of time that far exceed the period of influence on biomass, due to changes in vegetation composition or nutrient content. However, from a conservational point of view, these ecosystems, which stand on the priority list of the EU-habitats, may persistently be altered as some typical plant species were replaced on the long term by much more common species. Management methods commonly used to manage such ecosystems as frequent cutting may not be sufficient to allow recovery from disturbances like soil amendments. We highly recommend not only using one (easily measurable) ecosystem component such as above-ground biomass to estimate the resilience of those habitats, but rather assessing the state of the ecosystem return towards its initial composition through vegetation composition and soil chemical properties.

Acknowledgments

We are grateful to Fréderic Braisaz who allowed André Bornard to install the experiment in 1989. Financial support for field work was provided by Cemagref. Comments by A. Buttler, R. Eschen, K. Lannas, G. Loucougaray, the editor and two anonymous reviewers on a previous version did substantially improve the manuscript.

Appendix A. Supplementary data

Supplementary data associated with this article can be found, in the online version, at doi:10.1016/j.agee.2010.01.017.

References

Bååth, E., Anderson, T.H., 2003. Comparison of soil fungal/bacterial ratios in a pH gradient using physiological and PLFA-based techniques. Soil Biol. Biochem. 35, 955–963.
Brau-Nogue, C., 1996. Dynamique des pelouses d'alpages laitiers des Alpes du Nord externes. Département de Biologie, Joseph Fourier, Grenoble, France.
Cornelissen, J.H.C., Pérez-Harguindeguy, N., Diaz, S., Grime, J.P., Marzano, B., Cabido, M., Vendramini, F., Cerabolini, B., 1999. Leaf structure and defence control litter decomposition rate across species and life forms in regional floras on two continents. New Phytol. 143, 191–200.
Crawley, M.J., Johnston, A.E., Silvertown, J., Dodd, M., Mazancourt, C.D., Heard, M.S., Henman, D.F., Edwards, G.R., 2005. Determinants of species richness in the park grass experiment. Am. Nat. 165, 179–192.
Daget, P., Poissonet, J., 1972. Un procédé d'estimation de la valeur pastorale des pâturages. Fourrages 49, 31–39.
Dähler, W., 1992. Long term influence of fertilization in a Nardetum. Vegetatio 103, 135–140.
DeAngelis, D.L., Bartell, S.M., Brenkert, A.L., 1989. Effects of nutrient recycling and food-chain length on resilience. Am. Nat. 134, 778–805.
Ekholm, P., Turtola, E., Gronroos, J., Seuri, P., Ylivainio, K., 2005. Phosphorus loss from different farming systems estimated from soil surface phosphorus balance. Agric. Ecosys. Environ. 110, 266–278.
Grime, J.P., Hodgson, J.G., Hunt, R., 2007. Comparative Plant Ecology. Castlepoint Press, Dalbeattie.
Hegg, O., Feller, U., Dähler, W., Scherrer, C., 1992. Long term influence of fertilization in a Nardetum. Vegetatio 103, 151–158.
Hejcman, M., Klaudisova, M., Stursa, J., Pavlu, V., Schellberg, J., Hejcmanova, P., Hakl, J., Rauch, O., Vacek, S., 2007. Revisiting a 37 years abandoned fertilizer experiment on Nardus grassland in the Czech Republic. Agric. Ecosys. Environ. 118, 231–236.
Hrevusova, Z., Hejcman, M., Pavlu, V.V., Hakl, J., Klaudisova, M., Mrkvicka, J., 2009. Long-term dynamics of biomass production, soil chemical properties and plant species composition of alluvial grassland after the cessation of fertilizer application in the Czech Republic. Agric. Ecosys. Environ. 130, 123–130.
Klaudisova, M., Hejcman, M., Pavlu, V., 2009. Long-term residual effect of short-term fertilizer application on Ca, N and P concentrations in grasses *Nardus stricta* L. and *Avenella flexuosa* L. Nutr. Cycl. Agroecosys. 85, 187–193.
Knorr, M., Frey, S.D., Curtis, P.S., 2005. Nitrogen additions and litter decomposition: a meta-analysis. Ecology 86, 3252–3257.
Landolt, E., 1977. Ökologischer Zeigerwert zur Schweizer Flora. Veröffentlichungen des Geobotanischen Instituts ETH, Zürich.
Leps, J., Smilauer, P., 2003. Multivariate Analysis of Ecological Data using CANOCO. Cambridge University Press, Cambridge.
Lüdi, W., 1959. Versuche zur Alpweidenverbesserung auf der Schynigen Platte bei Interlaken. Alpengarten Schynige Platte, Interlaken, pp. 1–8.
Marini, L., Scotton, M., Klimek, S., Isselstein, J., Pecile, A., 2007. Effects of local factors on plant species richness and composition of Alpine meadows. Agric. Ecosys. Environ. 119, 281–288.
May, R.M., 1973. Stability and Complexity in Model Ecosystems. Princeton University Press, Princeton, NJ.
Schellberg, J., Moseler, B.M., Kuhbauch, W., Rademacher, I.F., 1999. Long-term effects of fertilizer on soil nutrient concentration, yield, forage quality and floristic composition of a hay meadow in the Eifel mountains, Germany. Grass Forage Sci. 54, 195–207.
Semelová, V., Hejcman, M., Pavl, V., Vacek, S., Podrázský, V., 2008. The grass garden in the Giant Mts. (Czech Republic): residual effect of long-term fertilization after 62 years. Agric. Ecosys. Environ. 123, 337–342.
Silvertown, J., Poulton, P., Johnston, E., Edwards, G., Heard, M., Biss, P.M., 2006. The park grass experiment 1856–2006: its contribution to ecology. J. Ecol. 94, 801–814.
Smits, N.A.C., Willems, J.H., Bobbink, R., 2008. Long-term after-effects of fertilisation on the restoration of calcareous grasslands. Appl. Veg. Sci. 11, 279–292.
Spiegelberger, T., Hegg, O., Matthies, D., Hedlund, K., Schaffner, U., 2006. Long-term effects of short-term perturbation in a sub-alpine grassland. Ecology 87, 1939–1944.
Wardle, D.A., 2002. Communities and Ecosystems—Linking the Aboveground and Belowground Components. Princeton University Press, Princeton, NJ.
Willems, J.H., Nieuwstadt, M.G.L.V., 1996. Long-term after effects of fertilization on above-ground phytomass and species diversity in calcareous grassland. J. Veg. Sci. 7, 177–184.