HAL open science

Biodiversité et gestion des écosystèmes prairiaux en Franche-Comté

Leslie Mauchamp

To cite this version:

Leslie Mauchamp. Biodiversité et gestion des écosystèmes prairiaux en Franche-Comté. Biodiversité et Ecologie. Université de Franche-Comté, 2014. Français. NNT : . tel-01109132v1

HAL Id: tel-01109132

https://theses.hal.science/tel-01109132v1

Submitted on 24 Jan 2015 (v1), last revised 12 Nov 2015 (v2)

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.

UNIVERSITE DE FRANCHE-COMTE

U.F.R SCIENCES ET TECHNIQUES

Laboratoire Chrono-Environnement (UMR UFC/CNRS 6249 USC INRA)

ECOLE DOCTORALE « ENVIRONNEMENTS-SANTE »

Thèse en vue de l'obtention du titre de

DOCTEUR DE l'UNIVERSITÉ DE FRANCHE-COMTÉ

SPECIALITE : SCIENCES DE LA VIE ET DE L'ENVIRONNEMENT

BIODIVERSITE ET GESTION DES ECOSYSTEMES PRAIRIAUX EN FRANCHE-COMTE

Présentée et soutenue publiquement par

Leslie MAUCHAMP

Le 23 septembre 2014

Membres du Jury :

Bernard AMIAUD (Professeur, Université de Lorraine)	Rapporteur
Didier ALARD (Professeur, Université de Bordeaux)	Rapporteur
Jean-Michel GOBAT (Professeur, Université de Neuchâtel)	Examinateur
Bernard JEANGROS (Docteur Ingénieur, Agroscope, Suisse)	Examinateur
Arnaud MOULY (MCF, Université de Franche-Comté, Besançon)	Encadrant
Pierre-Marie BADOT (Professeur, Université de Franche-Comté, Besançon)	Encadrant
François GILLET (Professeur, Université de Franche-Comté, Besançon)	Directeur

RESUME

Les écosystèmes prairiaux sont soumis à une pression anthropique, essentiellement liée à la gestion agricole, qui permet de maintenir ces milieux ouverts. Cependant, lorsque cette pression s'avère trop importante, elle peut conduire à une diminution de la diversité de la communauté végétale et, en outre, de toutes les communautés qui en dépendent (de consommateurs primaires et secondaire notamment). La biodiversité jouant un rôle reconnu pour la réalisation de diverses fonctions et services écosystémiques dont les sociétés humaines tirent profit chaque jour, les pressions anthropiques fortes peuvent altérer le maintien de ces services.

Afin d'obtenir des informations complémentaires sur la réponse des communautés végétales aux différents facteurs anthropiques, il est nécessaire d'intégrer la complexité de la notion de diversité, et notamment inclure les facettes taxonomiques, phylogénétiques et fonctionnelles. Par ailleurs, l'échelle spatiale doit être considérée, en comparant les composantes *alpha* (intra-site) et *beta* (inter-sites) de la diversité *gamma* d'une parcelle ou d'une région.

Dans ce projet, une attention particulière a été portée sur la complémentarité de ces approches de la diversité afin de rendre compte de la réponse des communautés végétales du massif jurassien aux modes de gestion agricoles pratiqués dans cette région. La production de différentes AOP fromagères, dont le Comté, offre un cadre original puisque l'existence d'une telle production implique des restrictions concernant la conduite agricole des surfaces prairiales aux exploitants. Nous avons étudié la végétation de 48 parcelles du massif jurassien réparties selon un gradient altitudinal (Premier plateau, Deuxième plateau, Haute-Chaîne) par le biais d'un protocole multi-échelle original pour des surfaces équivalentes à 0,01, 1, 10 et 1000 m². Sur ces mêmes parcelles, les pratiques agricoles ont été renseignées grâce à des enquêtes réalisées auprès des exploitants ; les conditions édaphiques ont elles aussi été étudiées grâce à des sondages de profondeur du sol et des analyses physico-chimiques réalisées sur des prélèvements dans l'horizon de surface.

L'étude simultanée de ces différents jeux de données révèle qu'en utilisant une dichotomie simple pâturages stricts – prairies de fauche (avec, le plus souvent, des périodes de pâturage), les facettes taxonomique, phylogénétique et fonctionnelle (évaluées grâce à l'entropie quadratique de Rao) présentent des réponses similaires : les valeurs sont plus importantes dans les pâturages que dans les prairies à gestion mixte pour la plupart des métriques considérées. En intégrant différentes variables relatives aux types de pratiques (fauche, pâturage, fertilisation) et leurs intensités respectives, il s'avère que le nombre de coupes annuelles et les quantités d'azote, notamment celles issues des engrais industriels sont les pratiques dont les effets sont les plus marqués sur les communautés végétales.

En comparant la composition floristique de 150 relevés réalisés dans les années 1990 avec de nouvelles prospections réalisées en 2012 sur les mêmes surfaces, d'importants changements de la composition floristique sont apparus pour chacune des prairies. La tendance générale pour l'ensemble des parcelles suggère que les communautés actuelles sont davantage adaptées aux défoliations fréquentes et/ou intenses, présentent des

préférences écologiques pour les milieux riches en substances nutritives et valeur pastorale plus élevée. La diversité phylogénétique s'avère également différente entre les deux sessions (ce qui n'est pas le cas de la diversité taxonomique de Simpson) et témoigne ainsi d'une réduction de la diversité des lignées avec le temps.

L'analyse des changements pour chaque paire de relevés révèle que l'importance des changements de la composition floristique ne dépend pas de la localisation des relevés, de l'auteur du relevé ancien ou de l'intervalle de temps entre les deux relevés. En revanche, il s'avère que les changements les plus importants concernent les relevés anciens qui présentent de faibles valeurs pastorales, un faible recouvrement de graminées, une tolérance réduite à la défoliation et une importante couverture des espèces tolérantes au stress.

L'accumulation de phosphore dans les sols prairiaux, associée aux apports croissants d'azote apportés notamment par les engrais minéraux de synthèse, sont parmi les causes potentielles de ces changements. Bien qu'aucune diminution significative de la diversité taxonomique n'ait été enregistrée dans nos travaux, les changements de composition fonctionnelle déjà observés pourraient à l'avenir aboutir à une érosion de la diversité.

L'existence du cahier des charges de l'AOP Comté dans ce secteur offre un cadre réglementaire pour la gestion des surfaces prairiales vouées à la production de ce fromage. Un grand nombre de restrictions sont définies à l'échelle de l'exploitation, ce qui ne permet pas de garantir une utilisation optimale de l'ensemble des surfaces prairiales d'une exploitation vis-à-vis de la biodiversité. Cependant, c'est la diversité des situations des parcelles au sein d'une même exploitation qui permet de garantir un double enjeu : celui du maintien de la diversité dans les parcelles les moins productives (de par leur topographie, localisation, conditions édaphiques, etc.) et de la production de fourrage dans les parcelles productives et facilement accessibles. C'est donc la diversification des pratiques au sein même d'une exploitation qui permettra de concilier les enjeux de biodiversité et de production.

ABSTRACT

Grassland ecosystems are submitted to human pressure, especially due to agricultural management, preventing their natural succession toward the forest. However, when this pressure become too important, it could lead to a decrease of the diversity of plant communities (especially primary and secondary consumers) and of all communities that depend on them. As biodiversity is recognized to play an important role in the realization of ecosystem functions and services that benefit to human societies every day, important anthropic pressures could alter the maintaining of these services.

In order to provide complementary information on the response of plant communities to anthropogenic factors, it is necessary to take into account the complexity of biodiversity, especially by including the various taxonomic, phylogenetic and functional facets of diversity. In addition, the spatial scale has to be taken into account, by comparing *alpha* (intra-site), *beta* (inter-site) components of the *gamma* diversity of a given parcel or region:.

In this project, we especially focused on the complementarity of these approaches to diversity in order to assess the response of plant communities of the French Jura Mountains to agricultural practices used in this area. The production of PDO cheese, and especially the Comté cheese, offers an original framework for such investigations as the existence of this production is associated to strict regulations imposed to farmers for the management of their grassland systems. We studied the vegetation of 48 grasslands, split according to an altitudinal gradient (First Plateau, Second Plateau, High Range) by using an original multi-scale sampling design with plot sizes of 0.01, 1, 10 and 1000 m². The agricultural practices used on these 48 parcels have also been recorded by submitting questionnaires to farmers. In addition, we collected data on soil conditions in each parcel, including soil depth and physico-chemical analyses performed on 0 – 10 cm superficial soil samples.

The joint analysis of these various datasets reveals that when using a simple dichotomy separating strictly grazed parcels from mowed (and partially grazed) ones, the taxonomic, phylogenetic and functional facets of plant diversity (estimated by the Rao quadratic entropy) show similar responses: higher values are observed in grazed parcels than in mixed management parcels for most of diversity metrics. When using the various agricultural practices relative to mowing, grazing and fertilization and their respective intensities, we showed that the number of cuts per year and the amount of nitrogen supply, especially when coming from industrial fertilizers, were the most determining practices for plant community patterns.

The comparison of the species composition of 150 phytosociological relevés recorded in the 1990's and repeated in 2012 reveals important changes in the floristic composition of grasslands. The general trend observed for the overall set of relevé suggests that contemporary communities are more adapted to frequent and/or intense defoliations, have a higher pastoral value and indicate a higher level of nutrient content in the soil. We also record differences in phylogenetic diversity values between the two sessions of relevés (while the taxonomic diversity of Simpson do not change) and so show that a loss of phylogenetic lineages among time.

The analysis of the changes for each pair of relevés reveals that the degree of changes of floristic composition is not dependent on grassland location, author of the ancient relevé or time lag between the old and new relevés. However, we show that the most important changes occurred old relevés with low pastoral values, low grass cover, low tolerance to defoliation and important cover of stress-tolerant species.

The accumulation of phosphorous in the soil, associated to increasing nitrogen supply, especially in the form of inorganic fertilizers, can partly explain this trend. Even though we do not record any significant reduction of taxonomic diversity, the functional changes already observed suggest that the diversity could potentially decrease in the future.

The specifications of the Comté cheese production provide a regulatory framework for grassland management in its protected designation of origin (PDO/AOP) area. Most of these restrictions are established at the farm level and so guarantee the realization of a double skate: the conservation of diversity in the less productive parcels (because of their topography, location, edaphic conditions…) and the forage production in the most productive and easily accessible ones. This is finally the diversification of grasslands managements for the parcels of a given farm that will help to conciliate biodiversity and forage production issues.

SOMMAIRE

Liste des figures **13**

Liste des tableaux **19**

Liste des annexes **23**

REMERCIEMENTS **1**

AVANT-PROPOS **7**

A. INTRODUCTION GENERALE **11**

I. Les écosystèmes prairiaux 13

I.1. Comment définir une prairie ? *13*

I.2. Surfaces prairiales et tendances actuelles *14*

I.3. Types de prairies *16*

I.4. Gestion des surfaces prairiales permanentes *18*

II. Biodiversité 20

II.1. Une notion complexe à définir *20*

II.1.1. Niveaux d'organisation 20

II.1.2. Les facettes de la diversité 21

II.1.3. Espèces rares et espèces communes 21

II.1.4. Dimensions spatiales 22

II.2. Services écosystémiques liés à la diversité prairiale *23*

II.2.1. Bénéfices liés au revenu agricole 24

II.2.1.a. Quantité et stabilité de la production végétale 24

II.2.1.b. Qualité du fourrage 25

II.2.1.c. Produits dérivés 26

II.2.2. Bénéfices hors revenu agricole 27

II.2.2.a. Séquestration du carbone 27

II.2.2.b. Stabilité du sol 28

II.2.2.c. Régulation des flux d'eau 29

III. Evaluation de la diversité végétale des prairies 31

III.1. Facette taxonomique *31*

III.2. Facette phylogénétique *31*

III.3. Facette fonctionnelle *33*

III.3.1. Classification fonctionnelle 33

III.3.2. Utilisation des traits fonctionnels 35

III.3.2.a. Quantification des valeurs de traits 36

III.3.2.b. Calculs relatifs à la composition fonctionnelle 37

III.4. Complémentarité des différentes facettes *38*

IV. Réponse des communautés végétales aux pratiques agricoles 40

IV.1. Modes de gestion : Fauchage vs. Pâturage *43*
IV.1.1. Diversité taxonomique 43
IV.1.2. Composition fonctionnelle 44
IV.1.3. Effet contrasté de ces deux modes de gestion 45
IV.2. Intensité de la défoliation *46*
IV.2.1. Diversité taxonomique 47
IV.2.2. Composition fonctionnelle 48
IV.3. Intensité de la fertilisation *48*
IV.3.1. Diversité taxonomique 49
IV.3.2. Composition fonctionnelle 49
IV.4. Types de fertilisants *50*
IV.5. Effet temporel des pratiques *50*
V. Secteur d'étude : le massif jurassien 53
V.1. Caractéristiques pédoclimatiques du relief *53*
V.1.1. Découpage administratif 53
V.1.2. Contexte géologique 53
V.1.3. Climat 55
V.1.4. Sols 55
V.2. Faune et flore *57*
V.2.1. Communautés végétales 57
V.2.2. Communautés animales 58
V.3. L'homme et la nature dans le Jura *60*
V.3.1. Production sylvicole 60
V.3.2. Production agricole 61
V.3.2.a. Pratiques agricoles associées à l'AOP Comté 62
V.3.2.b. Typicité des fromages : notion de terroir 64
V.3.2.c. Evolution des pratiques 64
VI. Objectifs du projet 66

B. MATERIEL ET METHODES 71
I. Etude synchronique 73
I.1. Sélection des parcelles *73*
I.2. Acquisition des données *77*
I.2.1. Inventaires floristiques 77
I.2.2. Données agronomiques 80
I.2.3. Données pédologiques 81
I.2.3.a. Sondages d'épaisseur de sol 82
I.2.3.b. Prélèvements de sol 82
I.3. Transformation des données brutes *82*
I.3.1. Calculs de diversité pour la végétation 82
I.3.1.a. Sélection des traits fonctionnels 82
I.3.1.b. Arbre phylogénétique 83
I.3.1.c. Choix des indices de diversité 84
I.3.2. Transformation des données agronomiques 84
I.3.2.a. Régime de fauche 84
I.3.2.b. Régime de pâturage 85
I.3.2.c. Fertilisation 86
I.3.2.d. Utilisation des données agronomiques dans les analyses statistiques ultérieures 88
I.3.3. Analyses de sol 89

II. Etude diachronique 93
II.1. Sélection des parcelles *93*
II.2. Inventaires floristiques *96*

C. REPONSE DE LA DIVERSITE PRAIRIALE AUX MODES DE GESTION ACTUELS 99

I. Impact of management type and intensity on multiple facets of grassland biodiversity in the French Jura Mountains 101
I.1. Introduction *102*
I.2. Methods *104*
I.2.1. Study area 104
I.2.2. Vegetation sampling 105
I.2.3. Diversity indices and mean functional traits 106
I.2.4. Agronomic data 108
I.2.5. Statistical analyses 110
I.3. Results *110*
I.3.1. Comparison of diversity metrics and mean functional traits between major management types 110
I.3.2. Effects of defoliation and fertilization practices on vegetation diversity and mean trait values 114
I.4. Discussion *118*
I.4.1. Impact of management type on the different facets of diversity 118
I.4.2. Differences in community-weighted mean functional traits 119
I.4.3. Contrasted responses of diversity and mean traits to disturbance and stress gradients 120
I.5. Conclusion *121*
I.6. Acknowledgements *122*

II. Impact of nitrogen amounts on taxonomic, phylogenetic and functional plant diversity in mown grasslands of the Jura Mountains 125
II.1. Introduction *126*
II.2. Material and methods *128*
II.2.1. Study area 128
II.2.2. Agricultural practices 129
II.2.3. Vegetation sampling 132
II.2.4. Diversity indices and functional metrics 133
II.2.5. Statistical analyses 134
II.3. Results *135*
II.3.1. Nitrogen amounts from all sources 135
II.3.1. Fertilizer types 137
II.4. Discussion *138*
II.4.1. Effects of nitrogen amounts on functional characteristics 138
II.4.2. Associated changes in taxonomic and phylogenetic diversity 139
II.4.3. Nutrient sources 139
II.4.4. Parcel history 141
II.5. Conclusions *142*
II.6. Acknowledgments *142*

III. Grassland plant diversity response to agricultural management and soil conditions 145
III.1. Introduction *146*
III.2. Methods *147*

III.2.1. Study area 147
III.2.2. Vegetation sampling 147
III.2.3. Diversity indices and mean functional traits 148
III.2.4. Soil sampling 149
III.2.5. Agronomic data 149
III.2.6. Statistical analyses 149
III.3. Results 152
III.4. Discussion 154

D. INFLUENCE DES ECHELLES SPATIALES ET TEMPORELLES 157

I. Dramatic changes in the species composition of grassland vegetation revealed by a diachronic study 159
I.1. Introduction 160
I.2. Methods 162
I.2.1. Study area 162
I.2.2. Plot selection 162
I.2.1. Vegetation sampling 164
I.2.2. Diversity metrics 164
I.2.3. Functional descriptors of plant communities 165
I.2.4. Statistical analyses 165
I.3. Results 166
I.4. Discussion 170
I.4.1. Changes in functional composition 170
I.4.2. Taxonomic and phylogenetic diversity trends 171
I.4.3. Impact of grasslands characteristics on intensity of changes 172
I.4.4. Possible explanation to vegetation patterns observed 173
I.5. Acknowledgements 174

II. Impact of management regime on *alpha* and *beta* components of grassland diversity: what about the spatial scale? 177
II.1. Introduction 178
II.2. Methods 179
II.2.1. Study area 179
II.2.2. Vegetation sampling 179
II.2.3. Diversity indices and mean functional traits 180
II.2.4. Statistical analyses 181
II.3. Results 181
II.4. Discussion 184
II.4.1. Proportion of *beta* component in *gamma* diversity 184
II.4.2. Patterns of *beta* diversity 184
II.4.3. *Alpha* component patterns 185
II.4.4. Implications for vegetation survey 185

E. DISCUSSION GENERALE ET PERSPECTIVES 187

I. Modes de gestion des surfaces prairiales en Franche-Comté 189
I.1. Gestion actuelle 190
I.2. Déterminants des pratiques agricoles 192
I.2.1. Localisation et topographie de la parcelle 192
I.2.2. Caractéristiques pédologiques 194
I.3. Importance du passé cultural 195

I.4. Evolution des pratiques *195*
I.5. Cahier des charges relatif à l'AOP Comté *197*
I.5.1. Défoliation 198
I.5.2. Fertilisation 198
I.5.3. Valeur pastorale 199
I.6. Retour sur le recueil des données agronomiques *199*
I.6.1. Rendement des coupes 200
I.6.2. Pâturage 200
I.6.3. Fertilisation 201
I.6.3.a. Types d'engrais de ferme et contenu NPK 201
I.6.3.b. Période d'épandage 202
I.6.3.c. Quantités épandues 202
II. Réponse des communautés végétales aux pratiques de gestion 203
II.1. Régime de défoliation *203*
II.2. Régime de fertilisation *206*
II.3. Complémentarité des approches employées *207*
II.4. Retour sur le calcul des métriques *209*
II.4.1. Choix relatifs aux trais fonctionnels 209
II.4.2. Choix relatifs à l'arbre phylogénétique 209
II.4.3. Choix relatifs aux indices 210
III. Perspectives 211
III.1. Mise en place d'un protocole de suivi à long-terme *211*
III.1.1. Choix des parcelles 211
III.1.2. Notion d'échelle spatiale 211
III.1.3. Méthode de relevé floristique 212
III.1.4. Données agronomiques 212
III.2. Autres indicateurs de diversité prairiale : les orthoptères *213*
III.2.1. Collecte des données 213
III.2.2. Premières données disponibles 214
III.2.3. Poursuite des analyses 216

F. CONCLUSION 219

G. REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES 221

H. ANNEXES 235

LISTE DES FIGURES

Figure A-1 : Evolution des surfaces toujours en herbe dans l'Europe des neufs sur la période 1973 – 2003 (Le Gall et al. 2007)..... 15

Figure A-2 : Représentation schématique des services rendus par les écosystèmes et leurs relations avec les bénéfices potentiels pour les sociétés humaines (source Millennium Ecosystem Assessment)..... 23

Figure A-3 : Relation théorique, obtenue grâce à des simulations sur une modèle théorique, entre biodiversité (richesse spécifique) et productivité de l'écosystème selon Tilman (2000). 25

Figure A-4 : Evolution de la digestibilité (en noir) et des teneurs en parois végétales (en gris) pour 4 types de prairies définis par leur composition botanique, au cours du temps (défini en fonction des stades de développement ; extrait de Farruggia et al. 2008)..... 26

Figure A-5 : Comparaison de la distribution de 20 coopératives fromagères de la zone AOP Comté en fonction des paramètres édaphiques (carte du haut) ou des caractéristiques sensorielles des fromages (carte du bas ; d'après Monnet et al. 2000). 28

Figure A-6 : Triangle CSR de Grime permettant de classer les espèces en fonction de leur aptitude compétitive (C), de leur résistance aux perturbations (R) et aux stress (S) (d'après Grime 1974 et Gillet 2008)..... 34

Figure A-7 : Classification fonctionnelle des espèces de graminées prairiales selon la disponibilité en ressources et le régime de défoliation (d'après Cruz et al. 2002)..... 35

Figure A-8 : Schéma de la théorie moderne d'assemblage des communautés végétales qui conduit à la sélection des espèces depuis un pool global d'espèces jusqu'à la communauté en question à travers différents filtres successifs s'exerçant à différentes échelles spatiales et temporelles. 41

Figure A-9 : Schéma représentant la théorie de perturbation intermédiaire de Connell (1978). 42

Figure A-10 : Relation théorique entre disponibilité des ressources, intensité des perturbations et biodiversité (modifié d'après Huston 1979, 1994)..... 43

Figure A-11 : Comparaison de la richesse spécifique sur des surfaces de 1 x 1 m² en fonction du mode de gestion considéré (fauche, pâturage, aucune perturbation) et de l'année des relevés floristiques (d'après Jacquemyn et al. 2003). 44

Figure A-12 : Schéma représentant les effets différenciés du fauchage avec une défoliation non sélective (à gauche) et du pâturage avec une défoliation sélective liée aux préférences alimentaires du bétail (à droite). 46

Figure A-13 : Relation entre le nombre d'espèces dans les prairies pâturées et la charge en bétail exprimée en nombre d'UGB jours par hectare (extrait de Farruggia et al. 2006). 47

Figure A-14 : Carte géologique représentant les différentes unités structurales constitutives du massif jurassien (extraite de Blant 2001). 54

Figure A-15 : Dectique verrucivore femelle (à gauche) et decticelle carroyée femelle (à droite). 59

Figure A-16 : Dommages potentiels causés par la présence du campagnol terrestre (à gauche, formation de tumuli de terre) et du campagnol des champs (à droite, création de galeries en surface). 60

Figure A-17 : Prés-bois (ou pâturages boisés) typiques de la montagne jurassienne, ici avec un faible taux de boisement. 61

Figure A-18 : Représentation cartographique de l'orientation technico-économique des communes franc-comtoises suite au recensement agricole de 2010 (source Agreste 2010). 62

Figure A-19 : Schéma conceptuel reprenant les effets établis de différentes pratiques agricoles sur les mécanismes permettant aux espèces végétales présentes dans le pool régional d'espèces de s'établir et persister au niveau local (d'après Gaujour et al. 2012). La partie droite de ce schéma repose sur les hypothèses que l'on peut émettre des effets des pratiques agricoles sur les aspects taxonomique, phylogénétique et fonctionnel des communautés végétales et qui ont guidé ce projet. 67

Figure B-1 : Carte de localisation des parcelles intégrées à l'étude synchronique. 76

Figure B-2 : Protocole d'analyse de la végétation à différentes échelles spatiales pour les parcelles retenues dans l'étude synchronique. 78

Figure B-3 : Protocole d'échantillonnage des sols (épaisseur et prélèvements) dans les parcelles de l'étude synchronique. 81

Figure B-4 : Corrélation existant entre les apports d'azote, de phosphore et de potassium issus des engrais de ferme et des fertilisants industriels pour les parcelles de l'étude synchronique..... 89

Figure B-5 : Phases de préparation des échantillons de sol avant leur analyse en laboratoire. Après avoir été séché, chaque échantillon est broyé à l'aide d'un pilon et d'un mortier (image du haut) puis sont tamisés à 2 mm (en bas à gauche) afin de récupérer la fraction fine (en bas à droite).... 91

Figure B-6 : Carte de localisation des relevés anciens issus des bases de données du CBNFC et du CIGC. Les relevés sont ici classés en fonction de leur fiabilité du point de vue de leur localisation géographique et de la date du relevé. 94

Figure B-7 : Carte de localisation des relevés anciens ayant fait l'objet d'une nouvelle investigation en 2012. 98

Figure C-1: Location of the selected 19 farms (black squares on the map) in the Franche-Comté region. Farms are evenly distributed across the altitudinal gradient of the French Jura Mountains, each farm including two selected parcels differing in their management. 105

Figure C-2: Comparison of diversity metrics and CWMs between the two management types. The boxplots show the distribution of taxonomic diversity (A), phylogenetic diversity (B), functional diversity for clonal growth organs (C), CWMs for LDMC (D) and the relative cover of forb and grass species (E, F) between Mowed and Grazed Parcels (MGP) and Strictly Grazed Parcels (SGP). The values mentioned on the upper left corner of each graph represent the P-values (after Holm correction) of Wilcoxon-Mann-Whitney paired tests for the comparison of the two management types. 112

Figure C-3: Redundancy analysis performed on diversity indices and CWMs (dotted arrows) in response to management use (binary explanatory variable: Mowed and Grazed Parcels –MGP– or Strictly Grazed Parcels –SGP–). Sites are represented by symbols (dark circles for MGP and light squares for SGP). The a posteriori projected sociological-ecological groups of species are represented by grey arrows. 114

Figure C-4: Partial redundancy analysis performed on diversity indices and CWMs in response to agronomic variables after accounting for management use. A: sites and explanatory variables. The best model obtained by forward selection is constrained by four quantitative explanatory variables (black solid arrows) and one qualitative variable (bold labels). Sites are represented by symbols (dark circles for MGP and light squares for SGP). B: response variables (dotted arrows). Sociological-ecological groups of species are projected a posteriori and represented by grey arrows. The abbreviations used in this plot are as in the previous RDA plot. 116

Figure C-5: Location of the selected 29 parcels (black squares on the map) in the Franche-Comté region. 129

Figure C-6: Partial redundancy analysis of diversity metrics in response to nitrogen source. 138

Figure C-7: Redundancy analysis performed on diversity indices and CWMs (green arrows) in response to agronomic variables and soil conditions. The best model was obtained by two forward selections for soil and agronomic variables separately. This final model is constrained by eight quantitative explanatory variables (blue solid arrows). 153

Figure C-8: Variance partitioning, based on adjusted R-squared, of the diversity metrics responses to the twelve explanatory variables retained after forward selections among soil, location and agronomic variables respectively. 154

Figure D-1: Map of the 150 old floristi relevés re-sampled in 2012 163

Figure D-2: Principal component analysis performed on the floristic composition. Each gray arrow represents the changes of floristic composition for one relevé between the first survey (beginning of the arrow) and nowadays (arrowhead). The year and altitude of the relevé were a posteriori projected on the PCA plot. 167

Figure D-3: Boxplots for the comparison of taxonomic, phylogenetic and functional alpha diversity recorded at the larger plot size (10 m²) between the two main management types. 182

Figure D-4: Boxplots for the comparison of phylogenetic beta diversity recorded at each plot size plot size between the two main management types. 183

Figure E-1 : Comparaison des apports azotés en fonction du mode de gestion principal (fauche vs. pâturage) pour l'azote apporté par toutes les sources potentielles, les apports dus aux engrais de synthèse, aux engrais de ferme et aux restitutions du bétail lors du pâturage. Les résultats des tests appariés de Wilcoxon-Mann-Whitney sont mentionnés dans le coin haut gauche de chacune des figures. 191

Figure E-2 : Analyse de redondance réalisée sur les variables agronomiques contraintes par les variables de localisation et de topographie de la parcelle (pente, altitude, surface, distance au siège d'exploitation). 192

Figure E-3 : Analyse de redondance réalisée sur les variables agronomiques contraintes par les variables édaphiques de la parcelle. 194

Figure E-4 : Schéma des effets différentiels de la fauche et du pâturage sur les successions écologiques dans les prairies. Alors que la fauche contribue à maintenir une homogénéité dans le couvert végétal, le pâturage contribue quant à lui à créer une hétérogénéité spatiale et temporelle. 205

Figure E-5 : Matrice de corrélation de Spearman réalisée pour l'ensemble des indices de diversité utilisés au cours de ce projet. 208

Figure E-6 : Protocole d'échantillonnage des communautés d'orthoptères, les aires de collecte coïncidant avec les relevés floristiques réalisés dans les parcelles de l'étude synchronique. 214

Figure E-7 : Comparaison de la richesse spécifique (à gauche) et de la diversité de Simpson (à droite) des communautés d'orthoptères entre les deux modes de gestion principaux (fauche associée à pâturage en blanc et pâturage strict en gris). Le résultat du test de Wilcoxon-Mann-Whitney pour échantillons appariés est mentionné dans le coin haut gauche de chaque graphique. 216

LISTE DES TABLEAUX

Tableau A-1 : Typologie des prairies permanentes françaises élaborées grâce aux critères de localisation, édaphiques, de composition floristique, de mode de gestion dominant et de fertilité (source : Institut de l'Elevage). 17

Tableau A-2 : Tableau récapitulatif (non exhaustif) des études récentes portant sur les traits fonctionnels des espèces végétales. 36

Tableau B-1 : Liste des exploitants ayant participé à l'étude synchronique, classés par secteur géographique. 75

Tableau B-2 : Descriptif des placettes étudiées dans chacune des parcelles de l'étude synchronique. 78

Tableau B-3 : Intervalles de recouvrement correspondant aux différents degrés de l'échelle de Braun-Blanquet..... 79

Tableau B-4 : Récapitulatif du nombre et pourcentage de valeurs de traits manquantes pour l'ensemble des espèces recensées au cours de l'étude synchronique. 83

Tableau B-5 : Tableau des équivalences des différents types de bétail en Unités Gros Bétail (UGB, source Agreste)..... 86

Tableau B-6 : Coefficients utilisés pour la conversion des apports d'engrais de ferme en unités NPK (source Chambre d'Agriculture du Gers) et en azote disponible (% de l'azote total ; source Sinaj 2009)..... 88

Table C-1: List of diversity metrics and CWMs used in this study. 108

Table C-2: Description of agronomic variables used in this study. 109

Table C-3: Comparison of the two management types (e.g. MGP and SGP) for all diversity metrics and CWMs and for the relative cover of each plant life form. Results of the Wilcoxon-Mann-Whitney paired tests (P-values after Holm correction) are given as well as, for each management type, the mean value of each metrics and its standard deviation. 113

Table C-4: Pearson linear correlations among all agronomic variables included in this study. 117

Table C-5: Pearson linear correlations between diversity metrics (taxonomic, phylogenetic and functional diversity indices, CWMs) and explanatory agronomic variables retained in the partial redundancy analysis..... 117

Table C-6: Description of agronomic variables used in this study. 130

Table C-7: N, P and K mean content of the different manure types. 132

Table C-8: Pearson correlations computed among the various agronomic variables used in this study. 132

Table C-9: Description of the diversity metrics considered in this study (minimum, median and maximum). 135

Table C-10: Spearman rank correlations between diversity metrics and nitrogen amounts. 136

Table C-11: Soil descriptors retained for statistical analyses. 150

Table C-12: Description of agronomic variables used in this study. 151

Table D-1: Wilcoxon-Mann-Whitney paired tests (with Holm correction) performed on the various plant community descriptors between old and new relevés. The mean value (mean) and standard deviation (sd) for each descriptors are given for the survey 1 (old relevés) and survey 2 (new relevés). 168

Table D-2: Results of Fischer tests computed between the Hellinger distance of floristic composition (between old relevé and the new corresponding one) and functional descriptors relative to old relevés and some variables relative to methodological aspects. The table gives p-values of Fischer tests after Holm correction and also the adjusted R square and slope of the corresponding linear model. 169

Table D-3: Wilcoxon-Mann-Whitney paired tests for the comparison of alpha and beta components accoding to the management type considered. 182

Table D-4: Mean and standard deviation values obtained in hayfields and pastures respectively for each diversity component and diversity facets, at all plot sizes. 183

Table D-5: Wilcoxon-Mann-Whitney paired tests for the comparison of the relative part of beta diversity in gamma diversity between the management types. 184

Tableau E-1 : Evolution des quantités d'azote apportées par les engrais de synthèse (kg N/ha/an) entre les années 1965 et 2000 (d'après Ferrez et al. 2001)..... 196

Tableau E-2 : Abondances minimales, médianes, moyennes et maximales enregistrées sur les 48 parcelles de l'étude synchronique pour les 22 espèces d'orthoptères recensées. 215

LISTE DES ANNEXES

Annexe 1 : Questionnaire sur les pratiques agricoles soumis aux exploitants de l'étude synchronique. 235

Annexe 2 : Liste des espèces de plantes vasculaires rencontrées lors des prospections de l'étude synchronique (48 parcelles). 243

Annexe 3 : Liste des espèces de plantes vasculaires rencontrées sur les 150 parcelles de l'étude diachronique (comprenant les relevés anciens et les relevés nouveaux). 248

Remerciements

Les premiers remerciements que je me dois d'adresser vont à mon directeur de thèse François Gillet, initiateur de ce projet, que je remercie pour son expertise au fil de ces années. Je tiens également à remercier ceux qui ont participé à l'encadrement de ce projet, Arnaud Mouly et Pierre-Marie Badot. Ce sont nos discussions, formelles ou informelles, vos conseils avisés, votre soutien qui m'ont aidé à mener à bien ce projet. Je tiens par ailleurs à adresser mes sincères remerciements aux membres du comité de pilotage qui ont veillé au bon déroulement de ce travail de thèse ainsi qu'aux rapporteurs et membres du jury pour leur implication.

Sans le soutien financier de la région Franche-Comté et du Comité Interprofessionnel du Gruyère de Comté, ainsi que les appuis techniques du Conservatoire Botanique de Franche-Comté et du CIGC, ce projet n'aurait pu être mené à bien. En particulier, Jean-Jacques Bret a apporté tout son soutien à cette thèse avant même son commencement lors de la mise en place d'une expertise à échelle nationale destinée à établir un état des lieux des connaissances relatives aux milieux prairiaux. Passé du stade de rapport de quelques pages à un ouvrage aujourd'hui publié, ce travail a constitué une excellente entrée en matière pour la thèse elle-même.

L'une des premières étapes de ce travail de thèse visait à sélectionner des parcelles dans la montagne jurassienne, et avant tout de convaincre des exploitants de l'intérêt de cette approche. Cette étape de prise de contact a été grandement facilitée grâce aux conseils fournis par diverses personnes, travaillant dans différents secteurs et en contact étroit avec les exploitants. Je tiens donc à remercier l'Adapemont et en particulier Catherine Bahl et Eric Chaput qui ont accepté de m'aider pour contacter des exploitants dans le secteur de la Petite Montagne. Aurélien Hagimont, chargé de mission Natura 2000, a également apporté son aide pour le choix des exploitants dans le secteur du plateau Maichois et Jean-Yves Vansteelant pour le Parc Naturel Régional du Haut-Jura. Grâce à eux, un temps précieux a été gagné et les contacts avec les exploitants ont ainsi été facilités.

Ceci me permet de remercier à présent ces exploitants, qui ont accepté de me voir piétiner leur herbe non fauchée et surtout de m'accueillir et de donner leur temps pour répondre à mes sollicitations. Les questionnaires destinés à appréhender la gestion sur les parcelles choisies ne nécessitaient pas plus d'une heure pour être remplis. Pourtant, les discussions se sont parfois prolongées bien au-delà autour d'un café. Je tiens donc à remercier le GAEC des Incorruptiblement verts avec M. Lévêque et Charrière, Mme Favier, M. Humbert (GAEC Humbert Frères), M. Vincent (ERAL des Champs Fleuris), M. Tonnaire, M. Ravier (GAEC de la Valouse), M. Adam, M. Berseth (GAEC de la Chapelle), M. Nicod (EARL des Myosotis), M. Joly, M. Ramel, M. Simon, M. Devillers, M. Duffet (EARL Duffet), M. Rampant, M. Paratte, M. Adam, M. Bourgeois, M. Pourcelot, M. Tarby (EARL des Essarts), M. Canteux (Ferme des Frasses), M. Legrand (GAEC des Thorahys), M. Regad et M. Perrard. Merci pour leur accueil et j'espère pouvoir échanger prochainement avec eux sur les résultats de ces travaux.

A mon sens, l'un des intérêts majeurs de ce projet repose sur l'analyse simultanée des communautés animales et végétales, mais cela implique également des connaissances transversales pour ces différents types de communautés. Les espèces d'orthoptères étaient relativement inconnues pour moi au début de ce travail mais j'ai pu compter sur les conseils de Frédéric Mora et François Dehondt. Ils m'ont en effet apporté de précieux conseils quant aux méthodes de capture de ces individus ainsi qu'à leur indentification ultérieure. Et que de plus belle récompense que de voir que les observations réalisées au cours de ce projet de thèse sont venues étayées les données déjà disponibles et ont contribué à la réalisation d'un atlas des orthoptères de Franche-Comté !

En dressant un bilan rapide, cette thèse pourrait être résumée ainsi : prendre quatre années intensives, ajoutez environ 1000 relevés floristiques saupoudrés au gré d'environ 10000 km parcourus au travers de la montagne jurassienne. Incorporez les quelques 1600 petites bêtes qui ont donné leur vie pour la science, les 380 trous et 1500 coups de bèche (il faut bien 4 coups de bèche pour prélever une motte de terre…voire même bien plus le temps de prendre ses marques, n'est-ce pas mes co-équipiers ??). Mélangez le tout dans des milliers de lignes de codes dans R et vous obtenez le présent résultat.

Mais la réussite de cette recette tient dans quelques éléments indispensables… Ajoutez sans modération les multiples rencontres toutes plus enrichissantes les unes que les autres ainsi que les innombrables discussions autour d'un café ou d'un repas au RU. Terminez enfin par une touche de fous-rires et de délires et saupoudrez le tout du soutien sans commune mesure de vos amis et de votre famille.

Je vais donc commencer par remercier tous mes collègues doctorants, copains de galère bien sur, mais aussi et surtout copains de nombreux moments de convivialité qui offrent la bouffée d'oxygène

nécessaire pour aller au bout de cette aventure. Soyons galants messieurs et commençons par les filles… Merci à Anne, Axelle, Steffi, Anne-Lise, Pauline, Séverine, Manon, Nathalie… Côté masculin, merci à Fab, Nico, Vic, Massoud… Merci également à Anne So, Geof, Dom, Audrey, Stef, et tous les autres. Je n'oublie pas ma technicienne préférée, Anne-Claude, toujours à l'écoute quand la nécessité d'une oreille attentive se fait sentir, mais aussi présente quand l'escargot mort ne sort plus de sa coquille ou quand il faut donner du marteau.

Equipe de choc pour une organisation de FJC dans l'urgence ??? Pas de souci, la team FJC 2012 est au rendez-vous ! Une équipe au top pour cette organisation, qui a amené de beaux souvenirs malgré le stress et les galères. Et dans la team, j'ai nommé Steffi, Anne, Charlotte, Zeinaba, Alex, Moha, Tristan, Pierre, Olivier.

Le statut de thésard, pas toujours facile à comprendre de l'extérieur… « Tu es encore étudiant mais tu donnes des cours à d'autres étudiants et tu en encadres certains ??? »… C'est pourtant bien vrai, et à ce titre, je voudrais remercier Rémi, première expérience d'encadrement mais déjà très bénéfique et Mathias (mon p'tit Cher'chieur préféré), que j'ai eu la chance d'accompagner en M1 et M2 (surtout dans les derniers……. jours !? ;)). J'espère avoir pu vous apporter autant que vous m'avez apporté, et notamment votre aide précieuse pendant les diverses sessions de terrain : Rémi, devenu attrapeur hors-pair d'orthoptères et Mathias devenu un pro de la bèche. Je vous souhaite à tous les 2 le meilleur pour votre carrière professionnelle, à commencer bien sûr par une belle (et difficile !) fin de thèse.

Et contrairement à la croyance populaire, les doctorants ne sont pas une espèce craintive et osent parfois une rencontre avec les Tit'… Merci à Pascale, Carole, Mat et Oliv pour tous ces moments passés à vos côtés, pour parler boulot, labo mais aussi bijoux, volley, MMS (et M&Ms), boucles dans R, jardinage, bio, et encore tant de choses… Un repas au RU le midi à discuter de toutes ces choses et on peut repartir pour une après-midi devant l'écran d'ordi après avoir décompressé. J'en profite également pour remercier Pascale A., Annick, Gilles, Jean-Luc, Régis, Christelle, Blandine, Nico C., Fred, Renaud, Micka et tous les autres pour les discussions au détour d'un couloir ou d'une pause.

Bien que devenant prépondérante pendant plusieurs années, la thèse ne peut se limiter à elle-même et le besoin de se changer les idées reste nécessaire. Membre d'une association de gymnastique rythmique depuis 19 ans, les plus anciens de ce club m'ont connu petite gymnaste, puis entraineur, juge et enfin membre du comité directeur. Les heures passées auprès des autres cadres, des gymnastes, des parents, ne se comptent plus mais restent des moments inoubliables. Merci à ces « anciens » encore présents aujourd'hui pour faire vivre ce club. Je tiens à remercier plus particulièrement Martine et Delphine, copines des weekends compet' et des soirées « réunions de cadres » mais aussi copines de tous les instants. Un grand merci également à Anne-Marie et Stéphane,

avec qui les longues discussions remettent toujours un peu de baume au cœur. Enfin, je tiens à remercier toutes les gymnastes avec qui nous avons partagé tant de moments de stress, de joie, de peine, …

Mes derniers remerciements s'adressent aux membres de ma famille qui ont su m'apporter tout leur soutien au cours de ces années, bien que le domaine de la recherche reste pour eux un monde mystérieux ! Mes grands-parents, Solange et Jean, et mes parents, Dominique et Michel, étaient, sont et seront toujours à mes côtés pour me soutenir et m'encourager. Vous avez fait de moi ce que je suis aujourd'hui. Malgré les périodes difficiles que nous avons tous traversé ces dernières années, savoir que vous croyez en moi m'aura permis de franchir tous les obstacles pour atteindre le bout du tunnel. Je ne pourrai jamais assez vous remercier pour ça.

Enfin, merci à PE à mes côtés depuis plus de 2 ans maintenant. Finalement, la thèse a aussi des côtés positifs… Je te remercie d'avoir été présent pour moi pendant ces mois passés ensemble et pour tout le reste. Tu sais plus que tous les autres à quel point ces mois ont été difficiles et ton soutien a été sans faille. Un petit coup de blues ?? une petite danse et tout repart ! ;) J'espère t'avoir apporté autant que ce que tu m'as donné et que je pourrai le faire encore longtemps…

« Il n'y a pas de réussite facile ni d'échecs définitifs. »

Marcel Proust

A mon papy, parti avant de voir aboutir ce projet…

Avant-propos

Les déclarations de surfaces de la Politique Agricole Commune de 2009 révèlent que 42% du territoire français est couvert de prairies, quelle que soit leur nature, soit environ 11,4 millions d'hectares. Parmi ces surfaces en herbe, les prairies et pâturages permanents, comprenant également les alpages et les parcours, représentent 71%. La Franche-Comté est une région mêlant historiquement deux productions principales : la sylviculture (46% du territoire étant recouvert de bois et forêts en 2011) et le pastoralisme. Ce sont ainsi 26% des paysages franc-comtois qui sont recouverts de prairies permanentes, auxquelles s'ajoutent encore les surfaces en herbe temporaires (source DRAAF).

Ces prairies sont notamment dédiées à la production du Comté, qui fait la renommée nationale mais aussi internationale de la région franc-comtoise (ce fromage ayant été gratifié d'une Appellation d'Origine Protégée depuis 2007). Le cahier des charges est un outil établi dans le but de garantir une qualité et une typicité aux produits fromagers. Ainsi, il régit en partie les pratiques agricoles utilisées sur les surfaces prairiales vouées *in fine* à produire du Comté.

La grande diversité de milieux présents dans la montagne jurassienne, dont une part importante est constituée par des prairies vouées essentiellement à la production laitière destinée au Comté, va de pair avec la structure même de ce massif qui résulte de son histoire géologique. En effet, la poussée des Alpes a abouti au plissement de ce secteur, qui se présente aujourd'hui sous la forme d'un arc dont la convexité est orientée à l'Ouest. Il en résulte un massif fortement dissymétrique, avec un étagement en plateaux successifs sur son flanc Est alors que sa face Ouest s'abaisse beaucoup plus brutalement.

Dans ce cadre particulier qu'offre la montagne jurassienne, les travaux scientifiques se sont multipliés ces dernières années. Concernant les productions fromagères AOC/AOP, préserver et exploiter la diversité fonctionnelle des espèces végétales entre les parcelles améliore les qualités organoleptiques ainsi que l'image des produits mais présente également des avantages

environnementaux (Theau et al. 2009). Les travaux les plus remarquables dans le champ de l'écologie végétale des milieux prairiaux ont été ceux de Jean-Claude Monnet qui ont été conduits sur les prairies franc-comtoises dédiées à la production du fromage de Comté. Ils ont notamment révélé l'existence de terroirs basés sur les conditions climatiques et pédologiques qui peuvent être reliés par ailleurs aux caractéristiques sensorielles du fromage (Monnet 1996 ; Monnet et al. 2000). En effet, les types de prairies identifiés sur la base des caractéristiques climatiques et édaphiques, coïncident non seulement avec les différences de végétation mais surtout avec des « crus » de Comté reconnaissables à leurs saveurs.

D'autres travaux portant sur les milieux prairiaux jurassiens ont été réalisés ces dernières années, notamment ceux de Céline Morilhat qui se sont focalisés sur les facteurs de régulation des cycles de pullulation du campagnol terrestre (*Arvicola terrestris*), connu pour les dommages importants qu'il peut causer aux cultures et prairies lors des périodes de forte densité. Ce travail révèle l'importance des pratiques agricoles dans la gestion de ces pullulations de rongeurs, l'augmentation des surfaces toujours en herbe étant un facteur de risque important. En effet, la présence d'une phase de labour ou d'une période de pâturage intensif réduisent notamment la disponibilité et la qualité des ressources végétales et engendrent des perturbations de l'habitat de ces espèces.

Du côté suisse du massif jurassien, les travaux de thèse de Vanessa Rion ont été dédiés à l'évolution des prairies humides présentes sur la montagne, entre les relevés phytosociologiques effectués par Jean-Daniel Gallandat dans les années 1970 (Gallandat 1982) et l'époque actuelle. La caractérisation des formes d'humus a été utilisée comme un outil pour tenter de comprendre l'évolution de la flore observée dans ces parcelles humides.

Les travaux sur les prairies ne sont pas les seuls à être conduits dans le massif jurassien comme en témoigne la création récente d'une Zone Atelier Arc Jurassien qui regroupe un ensemble de projets dont le terrain d'étude se situe dans le massif. Il inclut des thèmes de recherche et dispositifs d'études variés : outre les travaux conduits sur les tourbières et le réchauffement climatique, la réponse des écosystèmes lacustres aux perturbations locales et globales, ou encore l'observation des sols hydromorphes forestiers, les travaux sur les dynamiques des rongeurs prairiaux et de leurs prédateurs, de même que le suivi des contaminations, notamment des anticoagulants, sur la faune sauvage non ciblée par ces traitements, sont également des axes de recherche privilégiés de cette zone atelier.

Le présent projet « Biodiversité et gestion des écosystèmes prairiaux en Franche-Comté » fait lui-aussi partie intégrante de ce dispositif, dans un volet dédié à la biodiversité des prairies et des prés-bois. L'objectif général de ce projet de thèse est d'appréhender, dans le cadre des prairies permanentes de moyenne montagne, l'impact de la gestion agricole dans toute sa complexité sur la diversité (dans ses facettes taxonomique, phylogénétique et fonctionnelle et à différentes échelles spatiales) des

communautés végétales mais aussi des communautés d'orthoptères. Parce que les réponses de la communauté végétale peuvent apparaître après plusieurs années, notamment pour les aspects qualitatifs (perte ou gain d'espèces par exemple), un volet de ce projet est dédié à évaluer les changements de composition floristique survenu dans les prairies franc-comtoises ces dernières décennies.

Ce projet vise dans un premier temps à approfondir les connaissances sur les milieux prairiaux, et notamment dans les secteurs de moyenne montagne. Ceci étant, il se présente également comme un outil pour améliorer le cahier des charges dans le cadre de l'AOP Comté et tenter de sensibiliser les acteurs du monde agricole aux effets de certaines pratiques agricoles.

Pour mener à bien ce projet, se rapprocher au maximum de la gestion mise en place par les exploitants franc-comtois, intégrer leurs attentes mais aussi et surtout envisager des perspectives concrètes, il était nécessaire d'associer les acteurs agricoles eux-mêmes et le Comité Interprofessionnel du Gruyère de Comté (CIGC). Ce projet a été soutenu financièrement par la Région Franche-Comté mais également par le CIGC pour son fonctionnement. Par ailleurs, un appui technique a été apporté par le Conservatoire Botanique National de Franche-Comté – Observatoire Régional des Invertébrés (CBNFC-ORI) et le CIGC.

Le présent manuscrit expose les résultats obtenus au cours de ce projet afin de les confronter avec la littérature existante. Il se structure en différentes parties, dont une première partie introductive qui vise à rappeler le concept de biodiversité, dresser le bilan de la situation des prairies en France et de leur intérêt dans la préservation de la biodiversité, faire le point sur les connaissances actuelles des effets des pratiques agricoles sur les communautés végétales et enfin décrire le secteur d'étude.

La seconde partie de manuscrit est vouée à une étude synchronique portant simultanément sur la diversité des communautés végétales, les pratiques agricoles et les conditions édaphiques. Dans un premier temps, il est question de la réponse des différentes facettes de la diversité végétale aux modes de gestion principaux (fauche / pâturage) et de façon plus précise aux pratiques cumulées de gestion agricoles sur les surfaces en herbe. Une attention particulière sera portée aux pratiques de fertilisation dans un second chapitre, avec un travail plus approfondi sur les sources potentielles de nutriments apportés aux prairies et sur les quantités elles-mêmes. Parce que la réponse des communautés végétales aux pratiques agricoles dépend naturellement des conditions édaphiques, nous avons intégré dans un troisième chapitre les effets conjoints du déterminisme édaphique et des pratiques agricoles afin d'évaluer la part relative de ces deux ensembles de variables sur les tendances de diversité observées dans les parcelles mésophiles en Franche-Comté et d'identifier des indicateurs de diversité répondant préférentiellement à l'un ou l'autre des facteurs.

La dimension spatiale ainsi que la dimension temporelle doivent également être considérées pour comprendre au mieux le fonctionnement et la réponse des communautés végétales prairiales, c'est l'objectif de la troisième partie de ce manuscrit. Le premier chapitre s'attachera à décrire les différences de réponse observées dans les indices de diversité en fonction du grain d'échantillonnage considéré. Enfin, l'évolution des pratiques agricoles qui s'est dessinée ces dernières années en Franche-Comté et ailleurs laisse supposer des changements de la composition floristique qui, sur un pas de temps relativement long, s'est probablement adapté à ces nouvelles méthodes de gestion. C'est le thème qui sera abordé dans le second chapitre.

La dernière partie de ce manuscrit sera destinée à replacer les résultats obtenus durant ce travail de doctorat dans un contexte plus large mais aussi d'apporter des perspectives à plus ou moins long terme, notamment apporter des éléments en vue de la création d'un observatoire à long terme de la diversité prairiale et des pistes d'amélioration possible du cahier des charges de l'AOP Comté.

A. Introduction générale

Cette partie introductive vise dans un premier temps à replacer la notion de prairies permanentes dans le cadre français et européen. Elle aura également vocation à décrire le concept de biodiversité et ses différentes méthodes de mesure mais aussi la place des prairies dans cette notion de diversité et les bénéfices potentiels du maintien de celle-ci (notamment en ce qui concerne les services écosystémiques). Dans un second temps, cette partie permet de dresser un bilan des connaissances existantes sur la problématique des effets des pratiques agricoles sur les communautés végétales, en intégrant ici les différentes facettes de la diversité. Enfin, une présentation du secteur d'étude (montagne jurassienne) permet au lecteur de se familiariser avec les attributs de ce massif, en termes de structure, de géologie mais aussi de l'histoire de l'Homme dans cet environnement.

I. Les écosystèmes prairiaux

I.1. Comment définir une prairie ?

Les prairies sont des écosystèmes semi-naturels. Qu'ils soient d'origine naturelle ou anthropique (suite à un semis), ces milieux sont maintenus ouverts par les activités humaines, et particulièrement celles du secteur agricole. Malgré l'apparente simplicité de cette définition, une grande variété de situations est couverte par cette terminologie et conduit à des incertitudes lors de l'étude de ces milieux. En effet, cette notion de prairies recouvre à la fois des prairies permanentes dont le couvert végétal est naturel et pérenne, d'autres pour lesquelles un sursemis de graines peut avoir lieu sur un couvert déjà existant, mais aussi des surfaces régulièrement labourées puis semées (prairies temporaires).

La nomenclature Corine Land Cover distingue les prairies productives (incluant les prairies temporaires) de celles qui le sont moins ce qui conduit au classement des surfaces enherbées tantôt dans les surfaces agricoles, tantôt dans les milieux semi-naturels. Au niveau national, on considère généralement que des prairies sont permanentes si elles ne sont ni labourées ni ensemencées (Mazoyer 2002 ; Petit et al. 2005) et constituent alors la « surface toujours en herbe ». Cependant, d'autres auteurs ajoutent que le couvert végétal de ces milieux doit être plurispécifique et pérenne, et que les apports de pesticides y sont en principe inexistants (Le Roux et al. 2008). La complexité de la définition des prairies permanentes va de pair avec celle des prairies temporaires. Une question importante concerne le classement des prairies qui ont été semées à leur origine mais qui n'ont plus ensuite subi aucun travail du sol ou apport anthropique de graines (Le Gall et al. 2007).

Dans ce cas, la dimension temporelle révèle toute son importance avec une limite entre prairie temporaire et prairie permanente fixée à 5 ans au niveau européen (European Commission, Statistical Office of the European Communities, 2010). Le Larousse Agricole de Mazoyer indique quant à lui qu'une prairie devient permanente lorsqu'elle a été semée depuis plus de 10 ans. Les statistiques agricoles se réfèrent cependant fréquemment à la norme européenne et la surface toujours en herbe

(STH) est alors constituée des prairies permanentes et des prairies semées de plus de 5 ans (Institut de l'Élevage 2011 ; Huyghe 2008).

Cependant, la question de la définition des prairies permanentes reste ouverte et la réponse dépend des conditions environnementales dans lesquelles se trouve la prairie considérée. Par ailleurs, la pratique aujourd'hui fréquente du sursemis ajoute à la complexité de cette dichotomie entre prairie permanente et temporaire. En effet, l'apport de graines sur un couvert végétal existant est utilisé afin d'augmenter le rendement des parcelles notamment lorsque les conditions environnementales s'avèrent difficiles mais aussi en cas de dégâts causés aux surfaces prairiales, comme par exemple les pullulations de campagnols qui augmentent les zones de terre à nu.

I.2. Surfaces prairiales et tendances actuelles

Les données Eurostat disponibles pour l'Europe des 27 indiquent que la surface agricole utile[1] représente 40% de la surface totale en 2007, les prairies permanentes comptant pour un peu plus de 13% de cette surface totale (European Commission, Statistical Office of the European Union, 2010).

Les données issues du dernier inventaire Corine Land Cover, CLC2006 (EEA 2007), révèlent que les terres agricoles (Surface agricole utile à laquelle s'ajoutent les zones agricoles hétérogènes comme les prés-bois qui associent production herbagère et production sylvicole) sont la composante majeure de nos paysages avec 60% du territoire métropolitain occupés (Service de l'Observation et des Statistiques 2010). Notons que seules les prairies permanentes, productives et généralement dominées par les graminées (« surfaces toujours en herbe ») sont incluses dans ces territoires agricoles. Après ces zones, ce sont les forêts et autres milieux semi-naturels, incluant les pelouses et les pâturages naturels faiblement productifs, qui occupent le paysage français à hauteur de 34% de la surface des terres émergées (Service de l'Observation et des Statistiques 2010). La totalité des surfaces en herbe, quelle que soit leur productivité, représente ainsi 42% des surfaces agricoles en France.

Malgré des efforts de préservation instaurés pour la conservation des zones agricoles, ces surfaces ont régressé au cours des trente dernières années (Le Gall et al. 2007), avec la baisse la plus marquée pour les surfaces en herbe (Figure A-1) et cette évolution pourrait se poursuivre dans les décennies à

[1] La surface agricole utile est un terme incluant les terres arables (cultures irriguées ou non), les cultures permanentes de type vergers, vignobles et les prairies permanentes (c'est-à-dire dont la durée de vie est d'au moins 5 ans).

venir (Bayfield et al. 2008). Les causes de ce déclin sont variées (urbanisation des zones agricoles, abandon des prairies et pâturages les moins accessibles, etc.). Seules les zones de montagne montrent une tendance à la stabilisation de la surface toujours en herbe, après un siècle de déprise agricole. L'Indemnité Compensatoire de Handicap Naturel, qui vise les zones défavorisées, a probablement joué un rôle dans ce maintien et dans les effets environnementaux positifs qui l'accompagnent (Cattan 2004). En outre, les éleveurs pastoralistes, qui privilégient le bien-être de leur bétail, ont compris l'importance de la biodiversité pour leur activité et ont davantage tendance à intégrer les attentes politiques en termes de conservation (Meuret 2006).

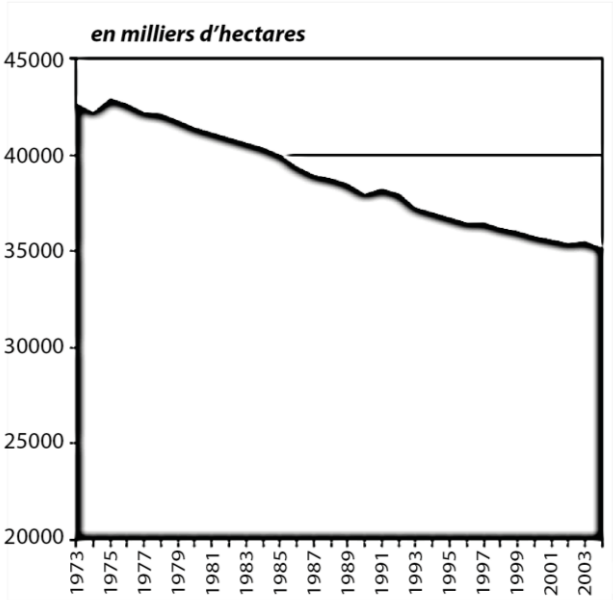


Figure A-1 : Evolution des surfaces toujours en herbe dans l'Europe des neufs sur la période 1973 – 2003 (Le Gall et al. 2007).

Plus récemment en France, les données des recensements agricoles permettent de dresser un bilan de la situation des exploitations en France. La Franche-Comté compte aujourd'hui plus de 425000 ha de prairies permanentes, quelque soit leur productivité, soit environ 4,5% de la surface toujours en herbe du territoire français. Au cours des trois dernières décennies (recensement de 1988 et 2010), on enregistre une diminution de cette surface toujours en herbe en Franche-Comté, avec une perte respective de 10 et 20% pour les départements du Doubs et du Jura (Données Agreste 2010).

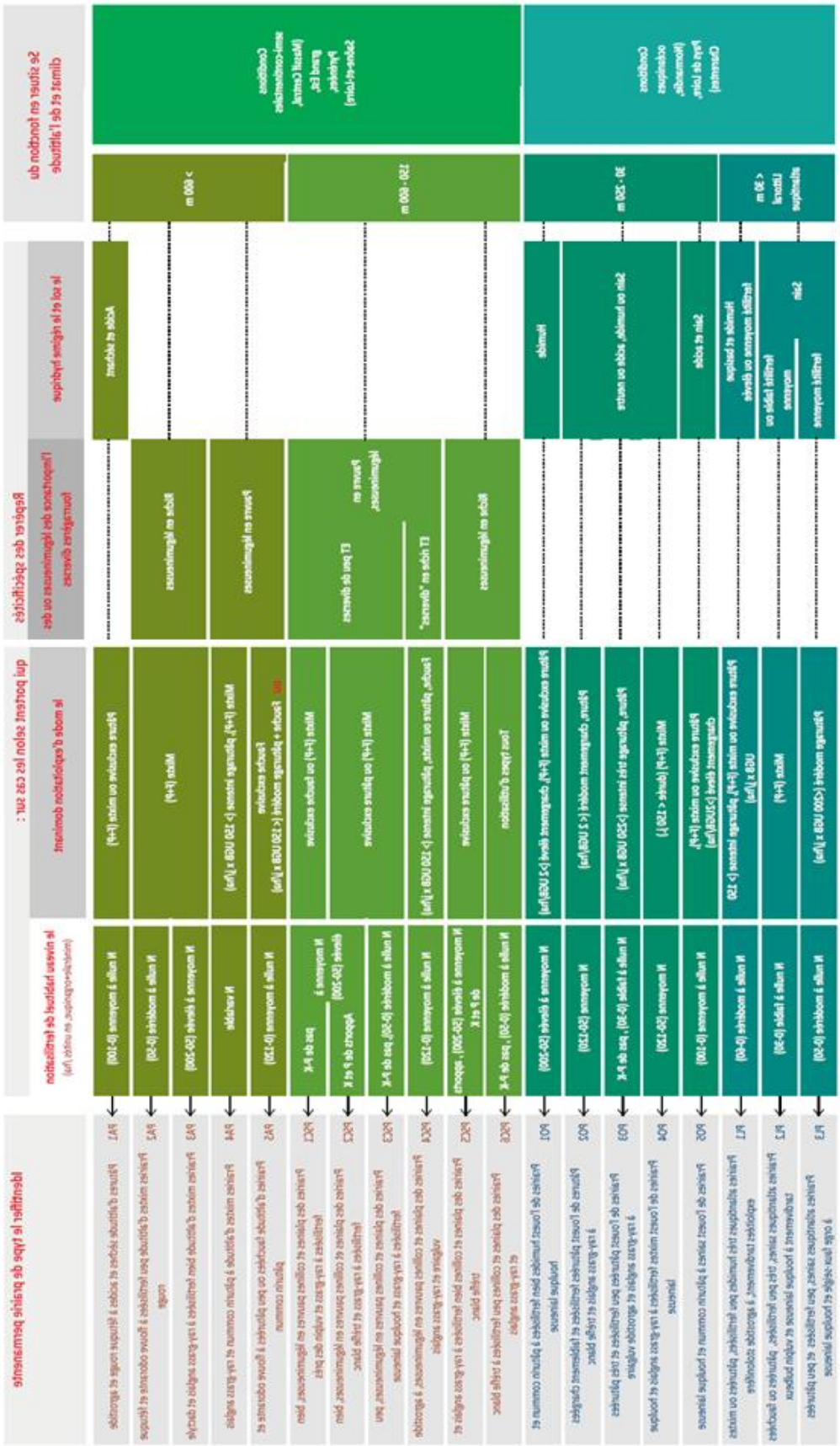
I.3. Types de prairies

Parmi les surfaces prairiales permanentes, une typologie récemment crée permet de distinguer 19 types principaux qui sont fonction de la localisation géographique et de la gamme d'altitude, des conditions édaphiques et du régime hydrique, de la composition fonctionnelle des communautés végétales (importance des légumineuses et des graminées), du mode d'exploitation dominant (fauche et/ou pâturage) ainsi que du régime de fertilisation (Institut de l'Elevage 2011 ; Tableau A-1).

Concernant le contexte édaphique, les caractéristiques d'acidité, d'humidité et de fertilité (azotée) du sol sont retenues pour la création de cette typologie, avec une évaluation directe de ces paramètres (par mesures ou analyses) ou indirecte par le biais des espèces végétales présentes (Institut de l'Elevage 2011). En effet, ce sont notamment les différences de substrat géologique qui conduisent à des sols donc l'acidité est variable. Les espèces constitutives des communautés végétales prairiales répondent à ce gradient et permettent alors de classer les prairies comme acidiphiles, en passant par neutrophiles, jusqu'à devenir calciclines (en présence de calcaire notamment). Le degré d'humidité est également un paramètre à prendre en considération et qui conduit à des communautés hygrophiles (fort taux d'humidité), mésophiles ou xérophiles, en passant par des stades intermédiaires.

Les pelouses oligotrophiles correspondent notamment à des surfaces généralement pâturées, peu productives, apparaissant lorsque la fertilité du milieu est faible. La végétation n'y excède pas 20 cm de haut, essentiellement du fait de la présence de graminées rases, ce qui conduit à un faible rendement mais une forte diversité végétale (Gillet et al. 2002 ; Institut de l'Elevage 2011). Les prairies mésotrophiles à eutrophiles engendrent quand à elles un meilleur rendement, mais une diversité floristique variable (Gillet et al. 2002).

Tableau A-1 : Typologie des prairies permanentes françaises élaborées grâce aux critères de localisation, édaphiques, de composition floristique, de mode de gestion dominant et de fertilité (source : Institut de l'Elevage).



I.4. Gestion des surfaces prairiales permanentes

Bien que la production herbagère reste la vocation première des prairies permanentes, de grandes différences existent dans les modes de gestion de ces milieux en fonction de la production dérivée associée (lait, AOC/AOP, viande, …) et le secteur géographique considéré. Le pâturage et la fauche destinée à produire du fourrage sont deux modes de gestion fréquemment rencontrés en France. Des surfaces importantes sont aujourd'hui utilisées en gestion mixte mêlant coupes pour la production de fourrage et période(s) de pâturage (faisant suite aux coupes et/ou éventuellement comme déprimage avant la première coupe) (Plantureux et al. 2011). A ces modes de gestion s'ajoutent les procédés de fertilisation, qui couvrent des types de produits et des quantités très variées d'une parcelle à l'autre. Les fertilisants inorganiques d'origine commerciale sont couramment employés sur les surfaces en herbe. L'utilisation des produits de la ferme issus des activités du bétail dans les bâtiments d'exploitation est également fréquente à travers les pays européens mais leurs effets sur les communautés végétales restent peu étudiés (Liu et al. 2010).

Les principales menaces qui pèsent sur les prairies permanentes sont liées à ces pratiques de gestion et concernent deux processus opposés mais qui se côtoient au sein des paysages agricoles (Plantureux et al. 2005 ; Buttler et al. 2009) : l'intensification des zones les plus facilement exploitables (forte productivité, accès facilité aux engins de récolte, proximité de la ferme) et une extensification voire un abandon des zones plus contraignantes (parcelles à forte pente, éloignées des bâtiments d'exploitation). Le processus d'intensification, comme son nom l'indique, désigne une augmentation de l'intensité d'utilisation des prairies et peut porter sur différentes pratiques agricoles. On peut observer une augmentation de la fertilisation, une augmentation de la charge en bétail lors du pâturage et une modification des régimes de coupes (fauches plus précoces et/ou plus fréquentes) en combinaisons variables. L'extensification concerne une baisse de l'intensité des pratiques qui, si elle devient trop faible, ne permet plus de maintenir ces milieux ouverts. Ces tendances ne sont pas sans effet sur le paysage puisqu'elles conduisent à une banalisation du paysage pour l'intensification et à un envahissement progressif par la forêt pour le processus d'extensification, avec des modifications notables de la biodiversité (Blanchin et al. 2006).

En outre, l'utilisation croissante de la fertilisation azotée pour augmenter le rendement des parcelles a elle aussi affecté la biodiversité avec des effets directs sur la nutrition des plantes ainsi que des effets indirects par l'augmentation des quantités de matières organiques du sol. Les quantités d'azote se révèlent parfois trop importantes pour être entièrement utilisées par les plantes ce qui conduit à l'accumulation d'azote ammoniacal dans le sol avec, de ce fait, un développement des bactéries nitrifiantes. La transformation de l'ion ammonium (NH_4^+) en nitrate (NO_3^-) entraîne alors

une acidification du sol qui s'accompagne de la disparition de nombreuses espèces végétales ne supportant pas les pH trop faibles (Bakker & Berendse 1999). Malgré l'existence de possibilités pour réduire voire éliminer l'usage d'engrais minéraux (notamment azotés) sans porter atteinte aux rendements agricoles, ces pratiques ne sont que marginales et les fertilisants industriels représentent une source de nutriments non négligeable. De plus, la diversité botanique n'augmente que très lentement après l'abandon de la fertilisation minérale azotée (Jeangros & Troxler 2008). Ce constat a également été confirmé par une étude de 16 ans conduite sur des prairies pâturées anglaises en zone de montagne. Les auteurs ont ainsi mis en évidence un gain graduel de diversité végétale dans le cas d'un pâturage extensif (chargement en bétail faible et fertilisation inexistante) mais qui reste un processus lent (Marriott et al. 2009).

En résumé…

La définition elle-même d'une prairie permanente est difficile tant la variété de l'origine de ces surfaces et de leur gestion est grande. Au niveau national, les prairies permanentes correspondent théoriquement à des parcelles n'ayant subi ni labour ni semis depuis au moins 5 ans. Ces dernières décennies, on observe en France et en Europe une régression des surfaces en herbe, qui résulte notamment de l'abandon progressif des surfaces les moins productives et/ou difficiles d'accès. Les régressions de ces surfaces prairiales ainsi que la réduction de leur diversité sont notamment liées à la gestion agricole, avec d'une part l'intensification des zones les plus productives et d'autre part l'abandon des zones les moins productives. L'apport croissant de nutriments sur ces surfaces influence également la diversité des communautés végétales dans ces milieux.

II. Biodiversité

II.1. Une notion complexe à définir

Bien que couramment employée de nos jours, la notion de biodiversité n'est pas toujours considérée et comprise dans toute sa complexité. Le concept de biodiversité est défini clairement par la Convention pour la Diversité Biologique (CDB), elle-même créée pendant le Sommet de la Terre de Rio de Janeiro (1992). Ce texte, actuellement ratifié par 190 états à travers le monde, a été enrichi en 2010 par les accords de Nagoya. Dès la création de la CDB, la biodiversité est décrite comme "*the variability among living organisms from all sources including, inter alia, terrestrial, marine and other aquatic systems and the ecological complexes of which they are part; this includes diversity within species, between species and of ecosystems*" (United Nations Environment Programme 1992 ; Millennium Ecosystem Assessment 2005). Bien que cette définition semble claire, elle laisse ouverte la manière d'évaluer et de mesurer la biodiversité dans sa complexité (échelles spatiales et temporelles, niveaux d'organisation biologique) (Purvis & Hector 2000).

La diversité biologique peut être perçue à des niveaux d'organisation multiples, du gène à la biosphère. Ceci lui confère une structure hiérarchique où les éléments constitutifs de l'un des niveaux forment les composants élémentaires du niveau d'organisation supérieur.

II.1.1. Niveaux d'organisation

Concernant le monde vivant, le niveau d'organisation supérieur utilisé le plus couramment est celui de la communauté (auquel nous nous intéressons par la suite), qui correspond à un assemblage de populations de différentes espèces végétales, animales ou microbiennes vivant dans un milieu donné. L'ensemble des communautés, la biocénose, peut à son tour être intégré aux caractéristiques abiotiques du milieu : on s'intéresse alors dans ce dernier cas à des entités encore plus complexes telles que les écosystèmes, les paysages et la biosphère.

La biodiversité est un concept difficile à appréhender car chaque niveau d'organisation peut être appréhendé d'échelles spatiales variées. En effet, l'évaluation de la diversité peut porter sur les espèces, les populations, les gènes ou encore les écosystèmes et les paysages mais dépend également de l'étendue spatiale considérée (la diversité d'une parcelle au niveau local n'étant pas directement comparable avec la diversité de l'ensemble des prairies françaises)

II.1.2. Les facettes de la diversité

La diversité d'une communauté peut être évaluée sous différentes facettes, la plus connue étant la facette taxonomique qui s'intéresse à la diversité liée aux taxons biologiques (le plus fréquemment les espèces). S'appuyant sur le rôle fonctionnel des espèces au sein de la communauté, la biodiversité peut également être appréhendée dans sa facette fonctionnelle.

La biodiversité telle qu'on la connaît aujourd'hui n'est en fait que le reflet d'un aspect ponctuel de l'histoire évolutive qui, depuis les origines de la vie, construit et structure le vivant. La diversité génétique à l'intérieur d'une espèce permet notamment aux populations d'évoluer et de s'adapter aux changements de leur environnement mais elle intervient aussi dans le succès de reproduction de cette espèce. On estime qu'une perte de diversité génétique peut conduire à une réduction de la reproduction et de la survie des individus (Frankham et al. 2010). Ainsi, les interactions entre individus d'une même espèce ou d'espèces distinctes sont fortement contraintes par la diversité génétique au sein des populations (Whitlock et al. 2011). La diversité génétique de chaque espèce est en général positivement corrélée à la richesse spécifique de la communauté (Roscher et al. 2008).

L'estimation de la biodiversité au sein des communautés peut reposer sur l'utilisation d'indices de diversité phylogénétique dont les méthodes de calcul se sont multipliées ces dernières années (Faith 1992 ; Helmus et al. 2007), et qui tiennent compte du degré de parenté entre les espèces. En effet les assemblages des organismes d'une communauté ne sont pas uniquement conditionnés par des aspects fonctionnels seuls, mais combinés aux relations de parenté.

II.1.3. Espèces rares et espèces communes

Dans la notion de diversité s'intègre également la notion d'espèces rares et d'espèces communes, qui prend notamment tout son sens dans le cas de la réalisation des processus fonctionnels dans les écosystèmes. La notion de rareté pour une espèce donnée recouvre en fait deux situations différentes : les espèces sont peu abondantes localement (faisant référence à leur recouvrement relatif dans une communauté locale donnée) ou les espèces sont peu fréquentes régionalement (en relation ici avec

leur faible fréquence au niveau régional). En utilisant les relations entre ces deux composantes (Collins et al. 1993), il est possible de classer les espèces en quatre catégories (en anglais « core », « satellite », « urban » et « rural » ; Hanski 1991). Le choix de considérer ou non les espèces peu abondantes localement ou peu fréquentes régionalement entraîne des différences dans les interprétations écologiques basées sur ce type de données (Gillet et al. 2013).

Selon le « Mass ratio hypothesis » (Grime 1998), les espèces végétales les plus abondantes, constitutives des communautés sont aussi celles qui assurent les fonctions de l'écosystème, donnant ainsi un poids plus important aux espèces abondantes. Cependant, les espèces peu abondantes (espèces subordonnées), qui ne recouvrent que de faibles surfaces dans les communautés, assurent un rôle fonctionnel fondamental et reflètent l'exploitation des ressources dans toutes les niches potentielles offertes par le système, c'est la « Diversity insurance hypothesis » (Yachi & Loreau 1999). En étudiant les prairies jurassiennes suisses, Mariotte et al. (2013) révèlent notamment que les espèces subordonnées permettent d'accroître la résistance des communautés végétales aux épisodes de sécheresse.

II.1.4. Dimensions spatiales

Il est également primordial de situer l'évaluation de la biodiversité dans sa dimension spatiale. En écologie des communautés, il est possible de partitionner la diversité spécifique d'un territoire selon différentes échelles spatiales et elle peut alors s'exprimer en indices de diversité *alpha* (α, dans chaque communauté locale), *beta* (β, entre les communautés locales) et *gamma* (γ, dans un ensemble de communautés locales) (Whittaker 1972). Ce partitionnement peut être généralisé (de Bello et al. 2010) aux indices de diversité taxonomiques, phylogénétiques et fonctionnels, de manière multiplicative comme défini par Whittaker ($\gamma = \alpha \times \beta$) ou de manière additive ($\gamma = \alpha + \beta$, Lande 1996, Veech et al. 2002). Nous avons choisi pour ce travail de considérer le modèle additif car il permet d'obtenir des valeurs de diversité alpha et beta qui sont commensurables, ce qui n'est pas le cas du modèle additif classique (Veech et al. 2002 ; Jost 2007).

Concernant les prairies, on peut ainsi mesurer la diversité des communautés à l'échelle de la parcelle (ou d'une portion de celle-ci : faciès, quadrats, etc.), de l'exploitation, du terroir et de la région.

II.2. Services écosystémiques liés à la diversité prairiale

Une étude récente (Wilson et al. 2012) montre que les communautés végétales de prairies maigres européennes entretenues par une fauche ou un pâturage extensifs détiennent le record mondial de richesse spécifique à une échelle fine (jusqu'à 50 m²). On peut en effet y dénombrer jusqu'à 3 espèces végétales sur 1 mm^2 et 89 espèces sur 1 m^2. Les forêts tropicales sont quant à elles les plus diversifiées seulement à une échelle plus grossière (au-delà de 100 m^2).

En outre, les prairies, comme tous les autres écosystèmes, assurent un certain nombre de fonctions et de services écosystémiques dont les sociétés humaines tirent profit (Figure A-2). Cette potentialité des écosystèmes prairiaux est grandement liée aux pratiques agricoles, qui peuvent influencer directement les processus écosystémiques ou indirectement par l'intermédiaire des modifications qu'elles engendrent dans les communautés végétales.

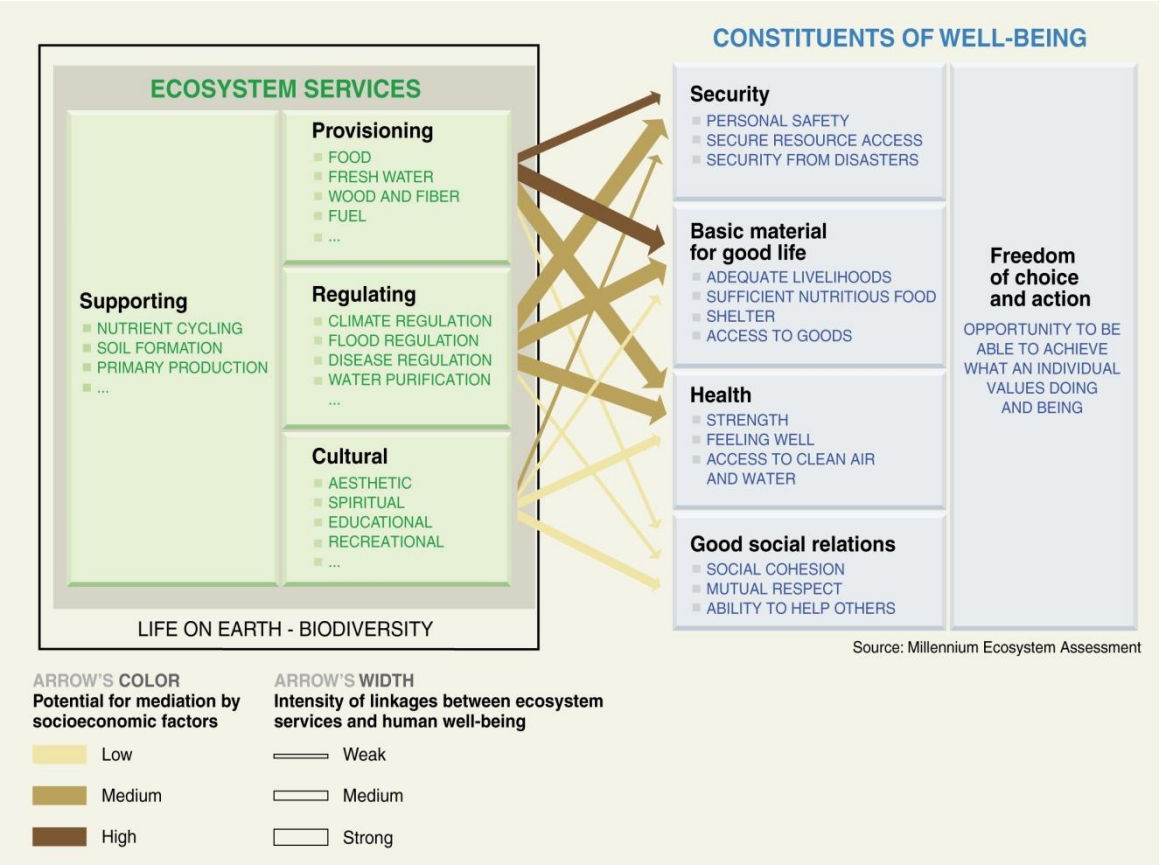


Figure A-2 : Représentation schématique des services rendus par les écosystèmes et leurs relations avec les bénéfices potentiels pour les sociétés humaines (source Millennium Ecosystem Assessment).

II.2.1. Bénéfices liés au revenu agricole

II.2.1.a. Quantité et stabilité de la production végétale

Les objectifs de production d'une exploitation conditionne, dans le cas de l'élevage laitier, l'alimentation des troupeaux et donc le revenu agricole et conditionne ainsi les choix des exploitants. Ces objectifs de production sont souvent jugé antagonistes avec des objectifs de préservation de la biodiversité, les modes de gestion étant incompatibles dans ces deux cas. En effet, les travaux de Schmitzberger et al. (2005) révèlent notamment que les exploitations qui tendent vers une production de qualité répondant aux attentes des consommateurs présentent également une forte biodiversité, contrairement aux exploitations dont la production maximisée ne permet pas de maintenir une forte diversité (Schmitzberger et al. 2005).

Malgré cela, la diversité biologique peut se révéler être un atout pour la productivité primaire des écosystèmes prairiaux. Une majorité d'études s'accorde sur le lien positif entre stabilité de la production végétale et richesse spécifique à l'échelle de la communauté, tout en évoquant également l'absence de lien entre cette richesse floristique et la variabilité de la réponse à l'intérieur de chacune des populations (Tilman 2000 ; Figure A-3). À une échelle de temps courte (heure, jour, saison), les communautés végétales des prairies doivent faire face à différentes perturbations (invasions biologiques, aléas climatiques, attaques d'herbivores et de pathogènes). La réponse des communautés végétales peut alors être évaluée grâce à sa résistance et sa résilience. La résistance d'un système traduit sa capacité à présenter une réponse d'amplitude modérée à une perturbation (Holling 1994). La résilience représente quant à elle la capacité d'adaptation du système qui lui permet de retrouver un développement et un fonctionnement normal après avoir subi une perturbation importante, en évitant de basculer vers un état défavorable (Holling 1973).

Les résultats restent cependant soumis à controverse du fait de la complexité des interactions entre diversité, productivité et stabilité. Une part de divergence tient également dans le type de communauté végétale considérée : alors que les résultats expérimentaux (basés sur des communautés artificielles) ou théoriques démontrent généralement une relation positive entre diversité et productivité, les observations réalisées dans les prairies permanentes semi-naturelles tendent à démontrer une relation négative entre ces deux paramètres.

Même si les résultats restent controversés du fait de la complexité des interactions entre diversité, productivité et stabilité, il apparaît que pour une majorité de cas, la biodiversité agit comme un tampon vis-à-vis des fluctuations des conditions externes et des stress environnementaux de par les réponses différenciées des espèces : des espèces fonctionnellement redondantes pour un processus à

un instant donné ne le seront pas nécessairement au cours du temps (Yachi & Loreau 1999 ; McCann 2000).

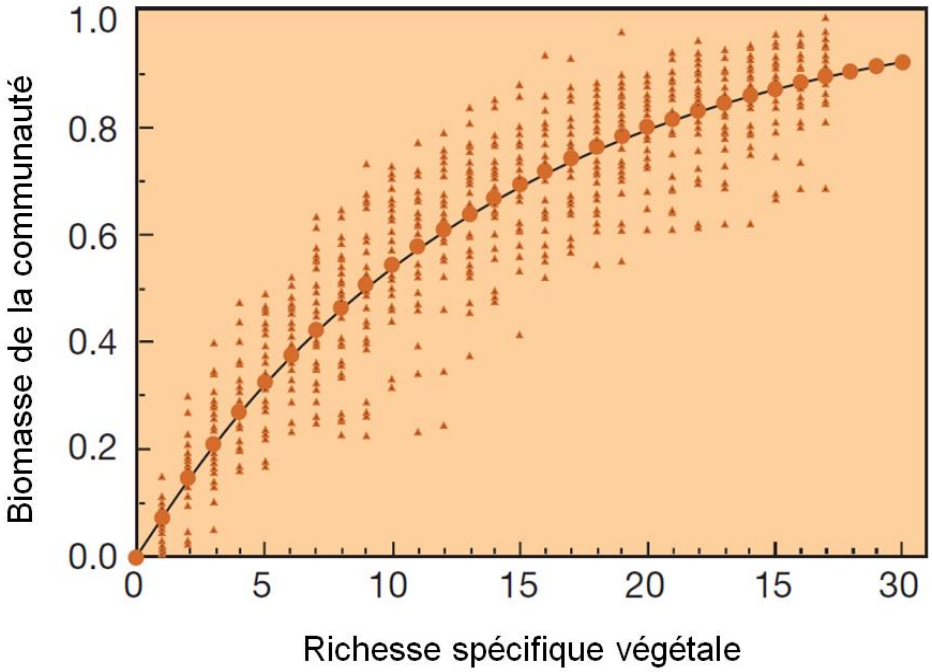


Figure A-3 : Relation théorique, obtenue grâce à des simulations sur une modèle théorique, entre biodiversité (richesse spécifique) et productivité de l'écosystème selon Tilman (2000).

La vulnérabilité de l'écosystème prairial est liée à la disparition d'espèces, de groupes fonctionnels (végétaux, faune et microflore du sol, ...) ou de modifications de leur état qui provoquent une dégradation de l'écosystème qui ne lui permettent plus de satisfaire un service attendu (production, qualité, saisonnalité, stockage de carbone, ...). Ces changements parfois irréversibles peuvent être provoqués par des catastrophes naturelles ou des modes de gestion qui placent le système proche d'un point de basculement (Tilman 2000).

II.2.1.b. Qualité du fourrage

La digestibilité et la teneur en matière sèche des fourrages et de l'herbe dépendent indirectement des pratiques agricoles qui engendrent des modifications de la composition floristique. La fertilisation moindre apportée sur certaines surfaces prairiales peut favoriser une végétation plus diversifiée mais qui conduit par ailleurs à une valeur nutritive des fourrages plus faible. A l'inverse, la dominance d'un faible nombre d'espèces productives dans les parcelles fortement fertilisées conduit le plus souvent à une valeur azotée plus élevée (Farruggia et al. 2008).

Les prairies diversifiées présentent par ailleurs une plus grande stabilité de la valeur nutritive au cours du temps (Farruggia et al. 2008 ; Figure A-4). Ainsi, les systèmes prairiaux diversifiés présents sur les milieux pauvres en éléments nutritifs présentent une digestibilité (mesurée *in vitro*) plus faible dans les stades de développement précoces, mais celle-ci diminue moins vite avec l'avancement dans la saison du fait de la présence d'espèces moins productives et dont le développement est plus tardif (Duru 1997). La valeur nutritive et la digestibilité des fourrages varient également en fonction des groupes fonctionnels (graminées, légumineuses et autres dicotylédones, voir paragraphe A.III.3.1).

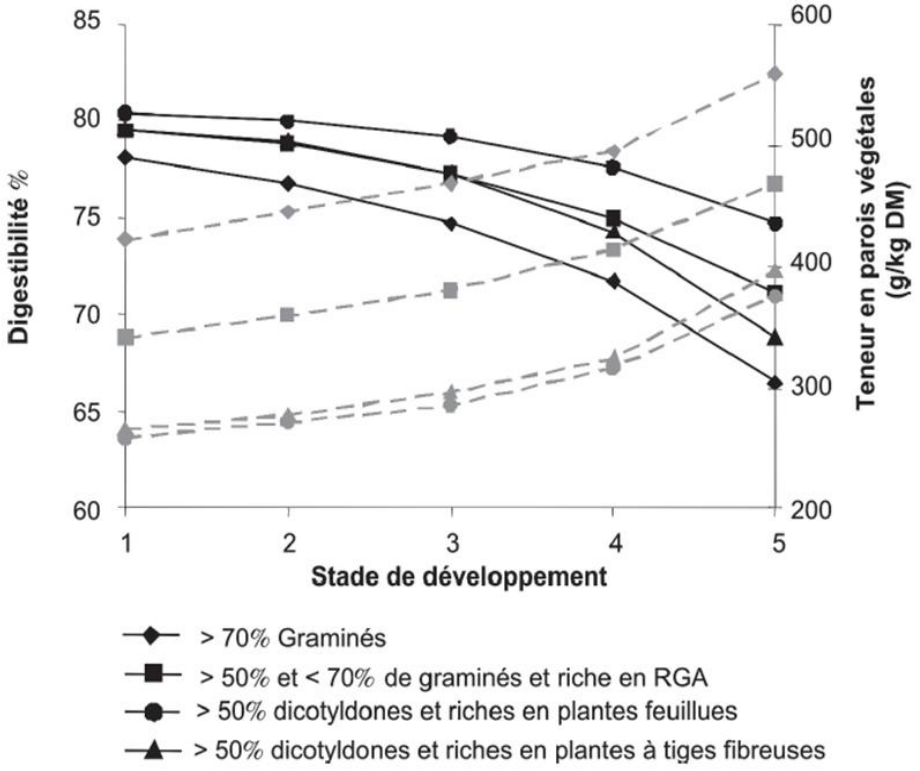


Figure A-4 : Evolution de la digestibilité (en noir) et des teneurs en parois végétales (en gris) pour 4 types de prairies définis par leur composition botanique, au cours du temps (défini en fonction des stades de développement ; extrait de Farruggia et al. 2008).

II.2.1.c. Produits dérivés

Outre ces effets sur la qualité et la quantité des fourrages et de l'herbe, le maintien d'une diversité végétale élevée peut également s'avérer bénéfique tant pour les qualités organoleptiques que pour l'image des produits issus d'un mode d'exploitation. L'existence de différences sensorielles entre des laits obtenus au pâturage et des laits issus de régimes à base de foin ou riches en aliments concentrés (Dubroeucq et al. 2002) suggère l'importance de la diversité floristique sur les qualités organoleptiques des produits issus de l'élevage laitier. Des différences ont également été mises en

évidence au niveau des productions fromagères, notamment pour les saveurs du fromage d'Abondance (Bugaud et al. 2001a).

La texture de ces fromages se trouve également modifiée par la composition chimique des herbages et peut être mise en lien avec la teneur en acides gras insaturés à 18 atomes de carbone dans les laits (Bugaud et al. 2001b). Une comparaison à grande échelle de la composition du lait de vache en acides gras (Collomb et al. 2002) a montré que celle-ci varie en fonction de l'altitude (plaine, moyenne montagne et haute montagne en Suisse), du mode d'alimentation du bétail et de la composition botanique des herbages : les pâturages de montagne riches en dicotylédones variées favorisent une teneur élevée en acides gras poly-insaturés et en acides linoléiques conjugués connus pour leurs effets bénéfiques sur la santé humaine.

Le fromage de Comté a également fait l'objet d'analyses sensorielles couplées avec une étude des caractéristiques édaphiques des parcelles et de l'alimentation des bovins. Il est ainsi possible d'établir des corrélations entre les différents terroirs désignés à partir des qualités sensorielles des fromages et de la végétation propre à cette zone et des secteurs délimités du point de vue de leurs caractéristiques pédoclimatiques (Monnet 1996 ; Monnet et al. 2000 ; Figure A-5).

II.2.2. Bénéfices hors revenu agricole

II.2.2.a. Séquestration du carbone

Les écosystèmes prairiaux participent à la régulation du climat en séquestrant une partie du carbone atmosphérique dans la biomasse (végétale, animale et microbienne) ainsi que sous forme de matière organique morte dans le sol (sous forme solide ou dissoute).

Les pratiques agricoles conduisent fréquemment à un ajout ou à une modification des formes d'azote dans le sol et peuvent entraîner une augmentation des émissions de N_2O. Or, la séquestration du carbone et celle de l'azote sont très liées, comme le montrent les faibles variations du rapport C/N dans les sols en réponse aux traitements que l'on peut appliquer dans une parcelle (Conant et al. 2005). Selon des études basées sur la modélisation, l'amélioration de la productivité primaire des prairies par la fertilisation azotée peut favoriser le stockage de carbone dans le sol, mais cet effet positif est contrebalancé par une augmentation des émissions d'oxyde nitreux et de méthane (Vuichard et al. 2007). L'optimisation de la gestion des prairies et des systèmes d'élevage constitue donc un élément clé de l'atténuation des changements climatiques (Buchmann 2011).

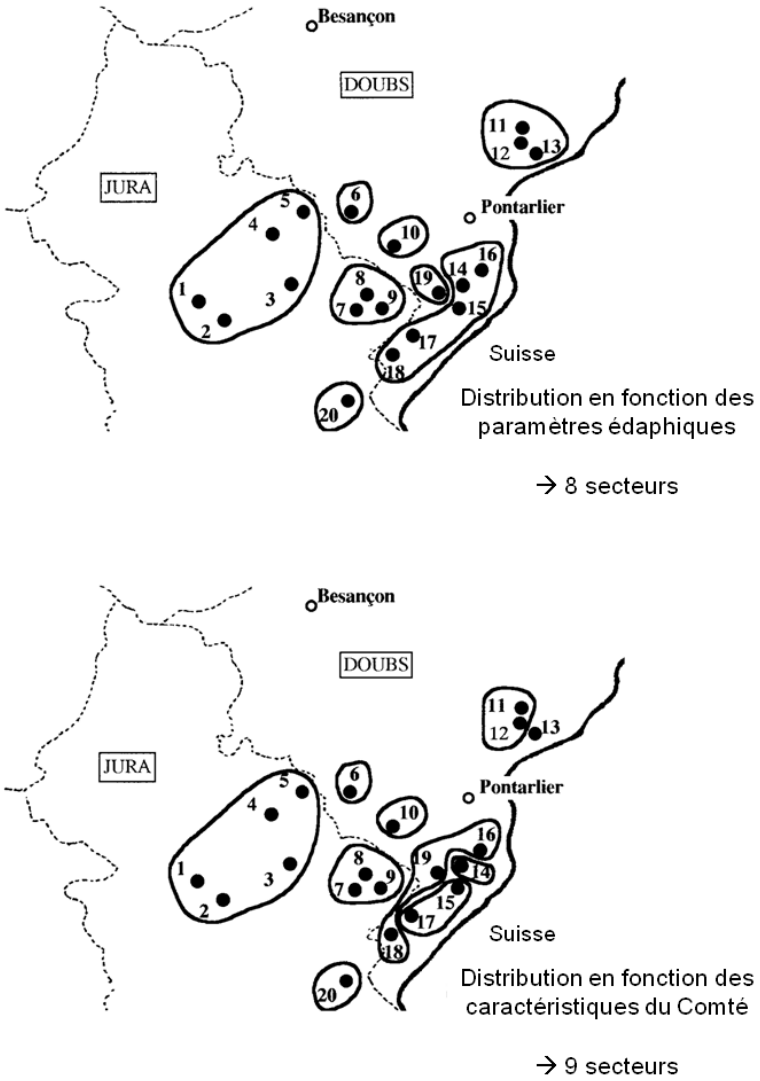


Figure A-5 : Comparaison de la distribution de 20 coopératives fromagères de la zone AOP Comté en fonction des paramètres édaphiques (carte du haut) ou des caractéristiques sensorielles des fromages (carte du bas ; d'après Monnet et al. 2000).

II.2.2.b. Stabilité du sol

La présence d'une couverture végétale permanente dans les prairies limite les phénomènes d'érosion du sol par rapport à d'autres systèmes (Pimentel et al. 1995). Cependant, les prairies peuvent aussi souffrir d'une érosion importante dans certaines conditions d'exploitation. Le surpâturage conduit à une mise à nu de certaines portions de sol, provoquant ainsi son exposition aux événements climatiques. Les prairies du Royaume-Uni, sur lesquelles le pâturage par des moutons s'est fortement intensifié depuis les années 1940 ont donc souffert de l'érosion, avec des impacts économiques et écologiques importants pour les régions touchées (Evans 1997). En effet, les animaux

au pâturage exercent une pression sur le sol qui résulte de leur poids important ainsi que de la faible surface de contact entre le sabot de l'animal et le sol.

La charge en bétail peut être un élément déterminant de l'impact des animaux sur le sol, puisque l'altération structurale devient plus importante quand la charge augmente (Bilotta et al. 2007a). En définitive, toute pratique agricole entraînant des modifications de la diversité fonctionnelle végétale peut modifier les processus d'érosion puisqu'il s'avère que certains traits physiques des plantes (comme par exemple l'établissement d'un système racinaire profond et ramifié) procurent une protection contre ce phénomène (Lorenz & Lal 2005).

II.2.2.c. Régulation des flux d'eau

La couverture végétale permanente présente sur les prairies limite l'érosion et retarde également les écoulements. Elle limite de ce fait le détachement et le transport de particules du sol, ainsi que les pertes en sédiments et en phosphore particulaire. L'érosion des sols prairiaux peut en effet contribuer à une pollution des systèmes aquatiques. De plus, le rôle de la matière organique est souvent négligé alors qu'elle est un facteur clé du transport d'éléments adsorbés comme le phosphore et qu'elle est présente en quantités importantes dans les prairies du fait de la couverture herbacée permanente (Bilotta et al. 2007b). En outre, certaines pratiques agricoles peuvent elles aussi engendrer une exportation de matériau et donc aboutir au même phénomène que l'érosion. Les diverses actions exercées par le bétail en pâture (notamment le piétinement) et le passage des engins d'exploitation peuvent être une source de matériaux détachés du sol et transférables vers le compartiment aquatique. De plus, les colloïdes apportés par l'application de déjections animales sous forme de fumier ou de purin sont plus mobiles et peuvent facilement être exportés (Bilotta et al. 2007b ; Brazier et al. 2007).

Un autre processus d'enrichissement des milieux aquatiques en azote et en phosphore survient en cas d'excès de fertilisation minérale et organique : (i) des surplus de phosphore s'accumulent dans les sols et une partie atteint les systèmes aquatiques au travers des écoulements et (ii) les formes mobiles des surplus d'azote peuvent être lessivées et lixiviées par les écoulements de surface ou percoler dans les eaux souterraines (Carpenter et al. 1998).

En résumé…

La biodiversité est une notion complexe à appréhender car elle recouvre des facettes variées (taxonomique, phylogénétique et fonctionnelle) et dépend de l'échelle spatiale et du niveau d'organisation considérés. Les prairies peuvent se révéler être un atout dans la conservation de la biodiversité grâce au nombre important d'espèces végétales présentes à échelle fine. La biodiversité peut à son tour être bénéfique pour le fonctionnement des écosystèmes prairiaux, notamment de par son lien avec la réalisation de certaines fonctions et services écosystémiques (quantité et qualité de la production végétale, séquestration du carbone, régulation des flux d'eau, etc.). Ainsi, toute pratique agricole entraînant des modifications de la diversité végétale peut de ce fait influencer la réalisation de ces processus.

III. Evaluation de la diversité végétale des prairies

III.1. Facette taxonomique

Deux composantes peuvent être évaluées au niveau des espèces : la richesse et l'équitabilité (Whittaker 1972 ; Purvis & Hector 2000). La richesse spécifique fait référence au nombre d'espèces présentes dans une communauté ou un territoire donné alors que la notion d'équitabilité mesure les différences d'abondance entre ces espèces. Différents indices de diversité spécifique peuvent alors être utilisés, qui donnent plus ou moins de poids à chacune de ces deux composantes (Shannon, Simpson). La diversité spécifique est un cas particulier de diversité taxonomique, les espèces pouvant être remplacées par des taxons de différents niveaux dans la classification du vivant (sous-espèces, genres, familles,…).

L'évaluation de la richesse spécifique dans une communauté ne permet de rendre compte que du nombre d'espèces, sans porter une attention aucune à la distribution des abondances entre les espèces. Ainsi, une telle métrique utilisée seule ne constitue pas un paramètre suffisant pour rendre compte de la diversité des communautés (Wilsey et al. 2005).

III.2. Facette phylogénétique

La prise en compte de la diversité phylogénétique pour expliquer notamment les patrons de productivité dans les milieux prairiaux présente l'intérêt d'intégrer la variation de certains traits fonctionnels, dont la mesure exhaustive est impossible (notamment s'agissant des traits relatifs aux parties souterraines des plantes, Cadotte et al. 2009 ; Flynn et al. 2011).

D'une part, un degré de parenté élevé entre espèces induit généralement une forte proximité de niches écologiques. C'est pourquoi la diversité phylogénétique s'intéresse à la diversité des lignées constituant une communauté comme indicateur du bon fonctionnement des écosystèmes. D'autre part, cette vision évolutive de la diversité met l'accent sur le taux d'évolution des lignées : ainsi, on peut considérer que pour les lignées qui se sont diversifiées rapidement, un grand nombre d'espèces de lignées apparentées n'est pas synonyme de plus grande biodiversité qu'un nombre d'espèces plus restreint obtenu dans un panel de lignées moins apparentées (Chevassus-au-Louis et al. 2009). Cet aspect revêt notamment une importance fondamentale pour la résilience des écosystèmes, car il apparaît que les espèces proches présentent généralement des aptitudes écologiques proches. Une communauté qui comporte une diversité de lignées plus grande a une capacité de résilience sensiblement plus forte (Potter 2008). Les études phylogénétiques réalisées ces dernières années dans le domaine de l'écologie des communautés ont ainsi apporté une aide précieuse à la compréhension de l'importance des processus et des facteurs évolutifs dans la composition des assemblages d'espèces mais aussi dans les conséquences des interactions spécifiques sur les processus de spéciation, d'adaptation et d'extinction (Cavender-Bares et al. 2009).

La disponibilité croissante des séquences génétiques (Vellend et al. 2010), associée au développement des phylogénies détaillées sur différentes familles d'Angiospermes (Vamosi et al. 2009), ont largement contribué à l'intérêt grandissant porté par les chercheurs sur l'approche phylogénétique. Il en résulte la multiplication des indices développés dans le cadre de cette approche, avec des corrélations partielles ou totales entre certains de ces indices (i.e. Faith 1992 ; Helmus et al. 2007 ; Webb et al. 2009 ; Pavoine et al. 2009 ; de Bello et al. 2010).

Outre les nombreux indices disponibles pour mesurer la diversité phylogénétique d'une communauté, la résolution de l'arbre phylogénétique utilisé pour ces divers calculs peut également avoir un effet non négligeable sur les résultats observés. Flynn et al. (2011) suggèrent notamment que l'utilisation d'un arbre phylogénétique avec une résolution fine, qui est construit pour un cas particulier, permet de mieux appréhender les effets de la diversité sur la biomasse aérienne par rapport à un « super-arbre » qui regroupe la phylogénie d'un nombre important d'espèces (comme celui des Angiospermes).

III.3. Facette fonctionnelle

L'approche fonctionnelle est très utilisée en écologie végétale et peut présenter un intérêt majeur dans le diagnostic des prairies par les agriculteurs eux-mêmes. On peut notamment mesurer une diversité fonctionnelle, basée sur la représentation relative de groupes fonctionnels d'espèces (Cruz et al. 2002), qu'il s'agisse de groupes de réponse (définis en fonction de la réponse des espèces aux variations du milieu) ou d'effet (font référence à la façon dont les espèces modifient les conditions du milieu et le fonctionnement de l'écosystème, en particulier sa productivité).

III.3.1. Classification fonctionnelle

Les recherches récentes se sont focalisées sur une approche fonctionnelle de l'effet des modes de gestion sur la couverture végétale, les traits fonctionnels des plantes pouvant être de bons indicateurs de la réponse des espèces aux modifications du milieu. Une classification couramment utilisée en agronomie repose sur trois groupes fonctionnels de plantes à savoir les graminoïdes, les légumineuses et les autres dicotylédones non légumineuses, auxquels s'ajoutent parfois les plantes ligneuses.

La classification selon les stratégies CSR de Grime (Figure A-6) est elle-aussi fréquemment utilisée en écologie végétale : elle tient compte, pour chaque espèce végétale, d'un compromis entre une stratégie d'aptitude à la compétition (composante C), à la résistance aux perturbations (composante R) et à la résistance au stress (composante S). Selon Grime (1974 ; Grime et al. 2007), la perturbation est définie à l'échelle de la plante comme tout facteur qui entraîne une perte de biomasse, et le stress comme tout facteur qui limite la croissance.

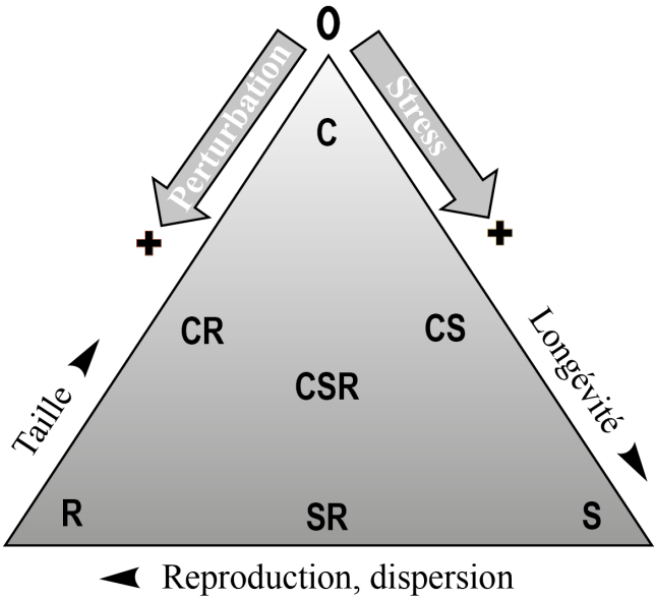


Figure A-6 : Triangle CSR de Grime permettant de classer les espèces en fonction de leur aptitude compétitive (C), de leur résistance aux perturbations (R) et aux stress (S) (d'après Grime 1974 et Gillet 2008).

Une classification plus précise ne portant que sur les graminées prairiales (Figure A-7) a également été mise en place et repose sur les caractéristiques des espèces concernant l'acquisition des nutriments et leur tolérance face aux perturbations (Cruz et al. 2002 ; Duru et al. 2004). Le premier facteur nécessaire à la classification fonctionnelle des espèces de graminées repose sur leur stratégie de gestion des nutriments (Figure A-7). Les espèces qui se développent dans les milieux riches sont capables d'extraire et d'utiliser rapidement les nutriments, ce qui se traduit au niveau de leurs traits fonctionnels par des surfaces foliaires importantes, ainsi qu'une faible teneur en matière sèche mais de fortes teneurs en azote. Ces espèces présentent par ailleurs des vitesses de croissance et de renouvellement des organes élevées ce qui les rend plus compétitives. D'autres espèces ont au contraire des stratégies tournées vers la conservation des ressources : elles présentent une stature moindre, des surfaces foliaires et une teneur en azote réduites, ainsi qu'une plus grande teneur en matière sèche et une croissance plus lente.

A ce premier facteur relatif aux ressources s'ajoutent les effets dus à la fréquence et l'intensité des perturbations subies par les prairies et qui constituent le deuxième élément utile à la classification fonctionnelle des graminées prairiales (Figure A-7). Des perturbations fréquentes et/ou intenses auront tendance à favoriser le développement d'espèces qui se multiplient par voie végétative ou qui sont capables de coloniser rapidement des espaces ouverts. Au contraire, des perturbations moins fréquentes et/ou moins intenses permettront le développement d'espèces plus sensibles à la défoliation (Cruz et al. 2002 ; Duru et al. 2004 ; Petit et al. 2005).

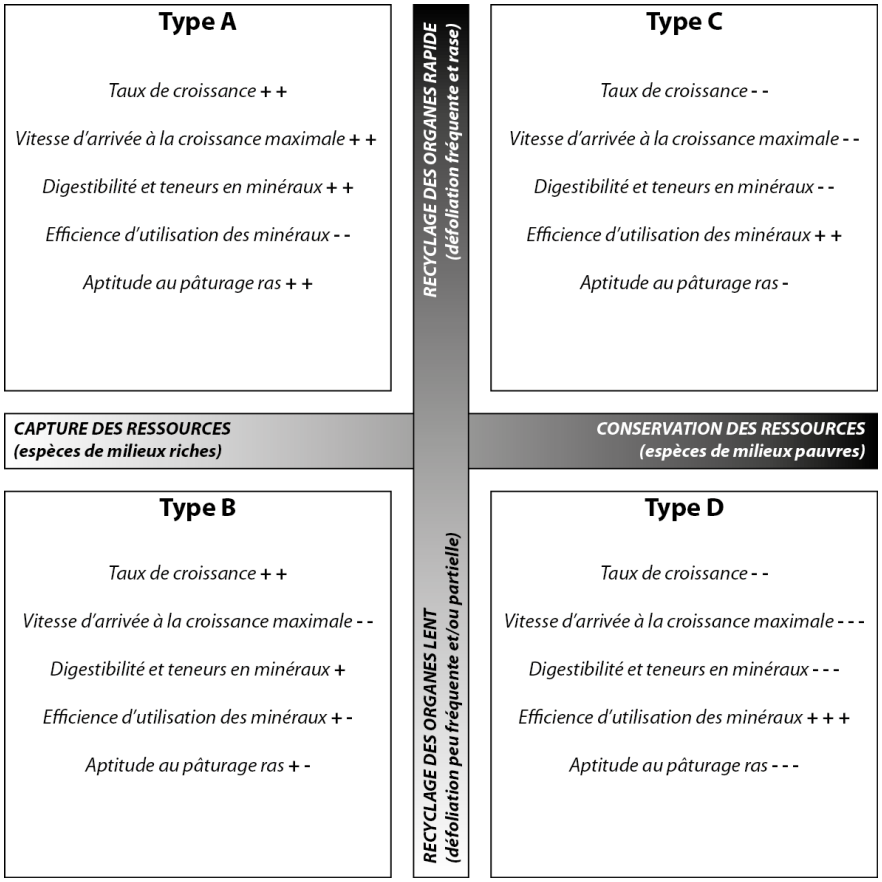


Figure A-7 : Classification fonctionnelle des espèces de graminées prairiales selon la disponibilité en ressources et le régime de défoliation (d'après Cruz et al. 2002).

III.3.2. Utilisation des traits fonctionnels

Les classifications évoquées précédemment utilisent des groupes d'espèces et ne permettent donc de rendre compte que d'une partie de la composition fonctionnelle des communautés. Plus récemment, les études portant sur les impacts de la gestion agricole sur les communautés végétales se sont focalisées sur l'utilisation des valeurs de traits elles-mêmes comme indicateur. Au sens de Violle et al. (2007), les traits fonctionnels sont définis comme ceux pouvant être mesurés sur les plantes. Pour cette raison les stratégies CSR de Grime ne peuvent être considérées comme de « vrais » traits fonctionnels. Parmi la multitude de traits existant, certains sont fréquemment utilisés car ils permettent de rendre compte de la réponse des espèces végétales aux régimes de défoliation et de fertilisation (Cruz et al. 2002 ; Al Haj Khaled et al. 2006). Ils peuvent porter sur différents aspects fonctionnels à savoir la morphologie de la plante entière, les stratégies de reproduction ainsi que les caractéristiques foliaires des espèces (Tableau A-2).

Tableau A-2 : Tableau récapitulatif (non exhaustif) des études récentes portant sur les traits fonctionnels des espèces végétales.

Morphologie de la plante	
Hauteur (végétative, reproductive, minimum, maximum)	Díaz et al. 2004 ; Pakeman 2004 ; Louault et al. 2005 ; Quétier et al. 2007 ; Ansquer et al, 2009 ; Pipenbaher et al. 2013
Distribution des feuilles	Pakeman 2004 ; Pipenbaher et al. 2013
Caractéristiques foliaires	
Taille des feuilles	Díaz et al. 2004 ; Louault et al. 2005
Dureté des feuilles	Díaz et al. 2004 ; Quétier et al. 2007
Epaisseur des feuilles	Díaz et al. 2004
LDMC Leaf Dry Matter Content	Louault et al. 2005 ; Al Haj Khaled et al. 2006 ; Quétier et al. 2007 ; Ansquer et al. 2009 ; Martin et al. 2009 ; Targetti et al. 2013 ; Pipenbaher et al. 2013
SLA Specific Leaf Area	Díaz et al. 2004 ; Louault et al. 2005 ; Al Haj Khaled et al. 2006 ; Quétier et al. 2007 ; Ansquer et al. 2009 ; Rose et al. 2012 ; Targetti et al. 2013 ; Pipenbaher et al. 2013
LNC Leaf Nutrient Content	Louault et al. 2005 ; Quétier et al. 2007 ; Ansquer et al. 2009 ; Rose et al. 2012 ; Targetti et al. 2013
C:N	Ansquer et al. 2009
Stratégies de reproduction	
Reproduction clonale	Díaz et al. 2004 ; Pakeman 2004 ; Gough et al. 2012
Masse des graines	Díaz et al. 2004 ; Pakeman 2004 ; Louault et al. 2005 ; Quétier et al. 2007
Floraison (durée, période, début / fin)	Pakeman 2004 ; Louault et al. 2005 ; Ansquer et al. 2009 ; Pipenbaher et al. 2013

Plusieurs questions liées à l'utilisation de ces traits se posent et notamment : (i) comment quantifier les valeurs des traits pour chaque espèce végétale ? (ii) quels traits choisir ? (iii) comment synthétiser les informations recueillies à l'échelle de la communauté végétale ?

III.3.2.a. Quantification des valeurs de traits

Concernant la quantification des valeurs de traits, des mesures directes sur les espèces végétales présentes dans la communauté peuvent être réalisées. Cette méthode, très coûteuse en temps et en

moyens, ne permet pas de traiter un grand nombre d'échantillons (nombre d'individus par espèce, nombre d'espèces et/ou nombre de parcelles) et nécessite pour cette raison des aménagements. Les mesures peuvent, par exemple, n'être réalisées que sur un nombre restreint d'espèces, notamment celles qui constituent la plus grande biomasse et/ou le plus fort recouvrement dans une communauté donnée (Ansquer et al. 2009 ; Targetti et al. 2013) ou bien encore en ne focalisant que sur un groupe taxonomique particulier (les Poacées principalement, Martin et al. 2009 ; Duru et al. 2012). Dans cette approche, l'influence des espèces peu représentées dans la communauté n'est pas prise en compte alors que leur rôle fonctionnel peut présenter un intérêt non négligeable dans certaines fonctions écosystémiques (Yachi & Loreau 1999). Le développement de bases de données renseignant les caractéristiques fonctionnelles des espèces végétales a rendu plus aisée l'intégration des caractéristiques de la totalité des espèces présentes dans une communauté. Ceci étant, il est important de noter que cette dernière approche ne permet pas de prendre en compte la variabilité intra-spécifique induite en réponse aux facteurs abiotiques.

III.3.2.b. Calculs relatifs à la composition fonctionnelle

La réponse fonctionnelle des communautés végétales peut être évaluée grâce à deux types de métriques qui apportent des éléments de réponse complémentaires dans l'étude des processus écosystémiques : la diversité fonctionnelle et les valeurs de traits dominantes dans la communauté (Moretti et al. 2013).

Diversité fonctionnelle

La diversité fonctionnelle permet de rendre compte du degré de variabilité des traits au sein d'une communauté. Une diversité fonctionnelle plus importante révèle une diversité d'utilisation des ressources plus grande ce qui engendre une meilleure exploitation des ressources par rapport aux communautés moins diverses (Moretti et al. 2013 ; Spehn et al. 2005).

Les calculs de diversité fonctionnelle reposent notamment sur différentes composantes de la diversité, à savoir la richesse, l'équitabilité, la diversité (Petchey & Gaston 2002 ; Mason et al. 2005 ; Podani & Schmera, 2006 ; 2007 ; Villéger et al. 2008 ; Mason & de Bello 2013) mais aussi la dispersion fonctionnelle (Botta-Dukát 2005 ; Laliberté & Legendre 2010).

Traits moyens

L'évaluation des valeurs de traits dominantes dans la communauté est quant à elle liée à une autre théorie (le « Mass ratio hypothesis », Grime 1998) qui postule que les processus de l'écosystème sont principalement déterminés par les valeurs de traits des espèces dominantes (Moretti et al. 2013). Cet

aspect de la réponse fonctionnelle des communautés peut être quantifié par les « community-level weighted mean of trait values » (CWM, Garnier et al. 2004 ; Lavorel et al. 2008).

III.4. Complémentarité des différentes facettes

La faible valeur indicatrice de la richesse spécifique pour évaluer les effets des changements abiotiques sur les communautés (végétales prairiales notamment) a conduit au développement d'un grand nombre d'indices, portant sur les différentes facettes de la diversité (Wilsey et al. 2005 ; de Bello et al. 2010). En effet, l'utilisation simultanée de ces différentes métriques est recommandée afin d'évaluer au mieux les effets de facteurs environnementaux sur la structure des communautés.

Les différentes méthodes d'évaluation de la biodiversité évoquées ci-dessus ne sont pas exclusives les unes des autres. Ainsi, on peut affirmer qu'une communauté est d'autant plus diverse que le nombre d'espèces est important (richesse spécifique), que les espèces se répartissent équitablement les ressources (équitabilité spécifique), qu'elles se différencient par leurs traits fonctionnels (diversité fonctionnelle) et par leur origine phylogénétique (diversité phylogénétique).

La complémentarité des approches taxonomiques, phylogénétiques et fonctionnelles est aujourd'hui reconnue mais leur comparaison reste délicate étant donné les différences existant dans les méthodes de calcul. L'entropie quadratique de Rao correspond à une généralisation de l'indice de Simpson, développé dans un premier temps pour la facette taxonomique (de Bello et al. 2010). La correction dite des « numbers equivalents » (Jost 2007) permet de comparer les différentes facettes de la diversité sans conduire à des non-sens écologiques et de raisonner en équivalents du nombre d'espèces (Hill 1973).

L'entropie quadratique de Rao calculée pour la facette taxonomique correspond ainsi à l'indice de diversité de Simpson (Hill 1973) et n'est pondéré dans ce cas que par l'abondance des différentes espèces répertoriées dans une communauté donnée. L'utilisation de cet indice pour la facette phylogénétique repose, en plus des abondances des espèces, sur une pondération relative à la distance phylogénétique entre les espèces (de Bello et al. 2010). Ces distances correspondent notamment aux longueurs de branches qui séparent deux espèces distinctes dans l'arbre phylogénétique. Enfin, le calcul de la diversité fonctionnelle basée sur l'entropie quadratique de Rao nécessite quant à elle une pondération définie selon une matrice de dissimilarité des espèces pour un trait fonctionnel donné.

En outre, l'association pour la facette fonctionnelle de la diversité et des CWMs permet décrire des aspects complémentaires de la structure des communautés. Alors que les CWM permettent de rendre compte des modifications des valeurs moyennes de traits dans les communautés, la diversité fonctionnelle évaluée grâce à l'entropie quadratique de Rao permet d'analyser les patrons de convergences ou divergences dans les valeurs de traits par rapport à une distribution aléatoire (Ricotta & Moretti 2011).

En résumé…

L'évaluation de la diversité végétale repose sur la complémentarité des approches taxonomique, phylogénétique et fonctionnelle qui permettent d'appréhender les communautés végétales dans toute leur complexité. Parmi la multitude d'indices développés pour chacune des approches, l'entropie quadratique de Rao permet de comparer ces différentes facettes. Cette métrique correspond en effet à une généralisation de l'indice de Simpson et permet de raisonner en termes d'équivalent du nombre d'espèces. Dans le cas de la composition fonctionnelle, la valeur moyenne des traits dans la communauté permet de compléter les informations données par la diversité fonctionnelle.

IV. Réponse des communautés végétales aux pratiques agricoles

Au niveau local de la parcelle, le pool d'espèces est fonction des interactions biotiques et abiotiques entre la végétation et son environnement naturel. Ainsi, la composition en espèces des communautés végétales au niveau local résulte des sélections d'espèces au travers différents filtres successifs (Lortie et al. 2004, Figure A-8). Dans un premier temps, le filtre biogéographique permet de sélectionner les espèces au sein de pool global d'espèces pour obtenir un pool régional d'espèce. Le filtre environnemental sélectionne quant à lui les espèces du pool régional qui répondent à des caractéristiques environnementales particulières telles que le climat et édaphiques. Les facteurs anthropiques viennent s'ajouter aux facteurs climatiques et édaphiques et participent également à la sélection des espèces du pool local.

Dans le cas des milieux prairiaux, la diversité des pratiques de gestion appliquées à l'échelle de l'exploitation et de la parcelle joue un rôle déterminant dans la diversité floristique (Baudry 2004 ; Petit et al. 2005). Dans le contexte agricole français, différents auteurs (Balent et al. 1998 ; Cruz et al. 2002) ont montré que la fertilité du milieu (intrinsèque et après fertilisation) et le régime de perturbation (taux de défoliation) sont des éléments essentiels qui conditionnent la composition et la diversité floristique des prairies.

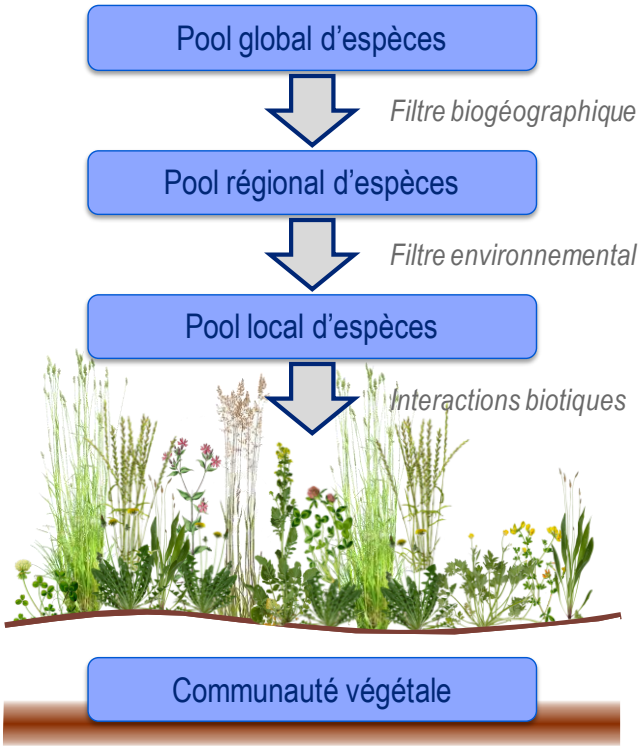


Figure A-8 : Schéma de la théorie moderne d'assemblage des communautés végétales qui conduit à la sélection des espèces depuis un pool global d'espèces jusqu'à la communauté en question à travers différents filtres successifs s'exerçant à différentes échelles spatiales et temporelles.

Bien que les travaux portant sur les effets des pratiques agricoles sur les communautés végétales soient nombreux, la diversité des situations rencontrées dans ces différents travaux conduit à des résultats parfois controversés. Ce sont notamment les situations géographiques (Lortie et al. 2004), les types de communautés végétales étudiées (monoculture, polyculture, prairies temporaires, prairies permanentes), de même que les pratiques agricoles qui contribuent à ces divergences. En étudiant la réponse de la diversité spécifique à l'intensité des perturbations, Connell (1978) évoque une relation en cloche et non une réponse linéaire entre ces deux variables (Figure A-9). Ainsi, l'hypothèse de perturbation intermédiaire suggère qu'une diversité maximale est observée pour des perturbations intermédiaires (dans leur fréquence, leur intensité) alors que la diversité sera plus faible pour des perturbations faibles comme pour des perturbations fortes.

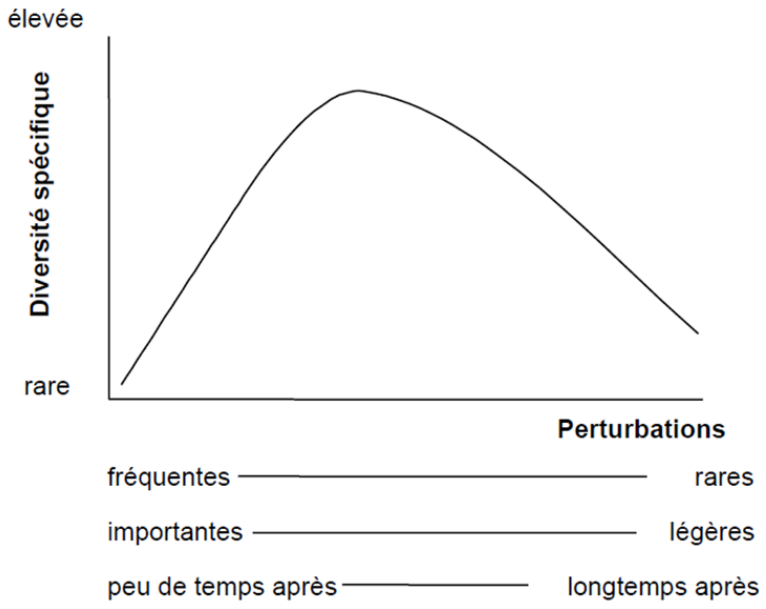


Figure A-9 : Schéma représentant la théorie de perturbation intermédiaire de Connell (1978).

La disponibilité des ressources dans l'environnement influe également sur la relation entre diversité et productivité des systèmes. Huston considère ainsi que la biodiversité est maximale lorsque l'intensité des perturbations augmente linéairement avec la disponibilité en ressources (Figure A-10). On observe alors une forte diversité lorsque les ressources sont rares et les perturbations peu intenses mais aussi lorsque les ressources sont abondantes et les perturbations fortes. Dans le cas où les perturbations sont faibles mais les ressources sont abondantes, les espèces fortement compétitrices tendent à monopoliser les ressources et excluent progressivement les autres espèces (exclusion compétitive). A l'inverse, lorsque les perturbations sont intenses mais que la disponibilité en ressources est limité, seules les espèces tolérantes aux fortes perturbations sont capables de persister dans les communautés.

Les paragraphes qui suivent dressent un bilan non exhaustif des travaux réalisés sur la diversité des milieux prairiaux en réponse aux pratiques agricoles, qu'il s'agisse de la fenaison, du pâturage ou de la fertilisation.

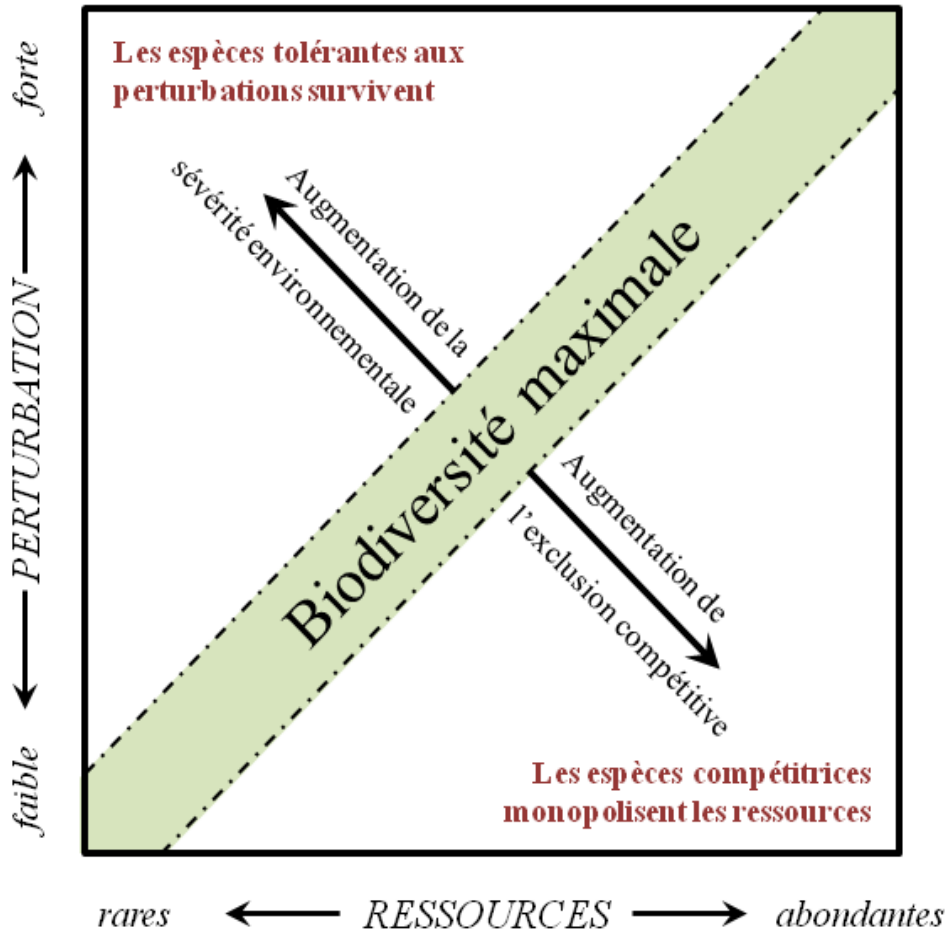


Figure A-10 : Relation théorique entre disponibilité des ressources, intensité des perturbations et biodiversité (modifié d'après Huston 1979, 1994).

IV.1. Modes de gestion : Fauchage vs. Pâturage

IV.1.1. Diversité taxonomique

Les modes de gestion influencent fortement la composition et la diversité des communautés végétales. Les résultats des études portant sur les effets du fauchage ou du pâturage dans le Massif Central tendent à montrer que les parcelles pâturées sont plus riches en espèces végétales que celles qui sont fauchées (Farruggia et al. 2006). D'autres études comparatives ont toutefois abouti à une conclusion inverse, notamment dans les Alpes (Maurer et al. 2006 ; Niedrist et al. 2009) où les auteurs enregistrent les communautés les plus régulièrement distribuées dans les prairies de fauche intensives (équitabilité de Shannon), comparées aux pâturages ou aux zones abandonnées dans lesquelles

quelques espèces tendent à devenir dominantes. Outre les effets du type de communautés végétales considéré (permanent ou semées avec quelques espèces au début de l'expérience), les variations interannuelles de la richesse spécifique peuvent également influencer les divergences de résultats observées sur la réponse de cet indice de diversité (Jacquemyn et al. 2003 ; Figure A-11)

Dans une récente synthèse sur les déterminants de la diversité floristique des prairies, Gaujour et al. (2012) considèrent toutefois que la végétation des prairies fauchées est généralement plus diversifiée que celle des prairies pâturées, en raison de conditions plus favorables pour la dispersion par graines. Quoi qu'il en soit, ces deux modes de gestion opèrent une sélection différente sur la flore, certaines espèces étant exclusivement ou préférentiellement liées à l'un d'entre eux, aboutissant à des cortèges floristiques différenciés (Schläpfer et al. 1998 ; Fischer & Wipf 2002).

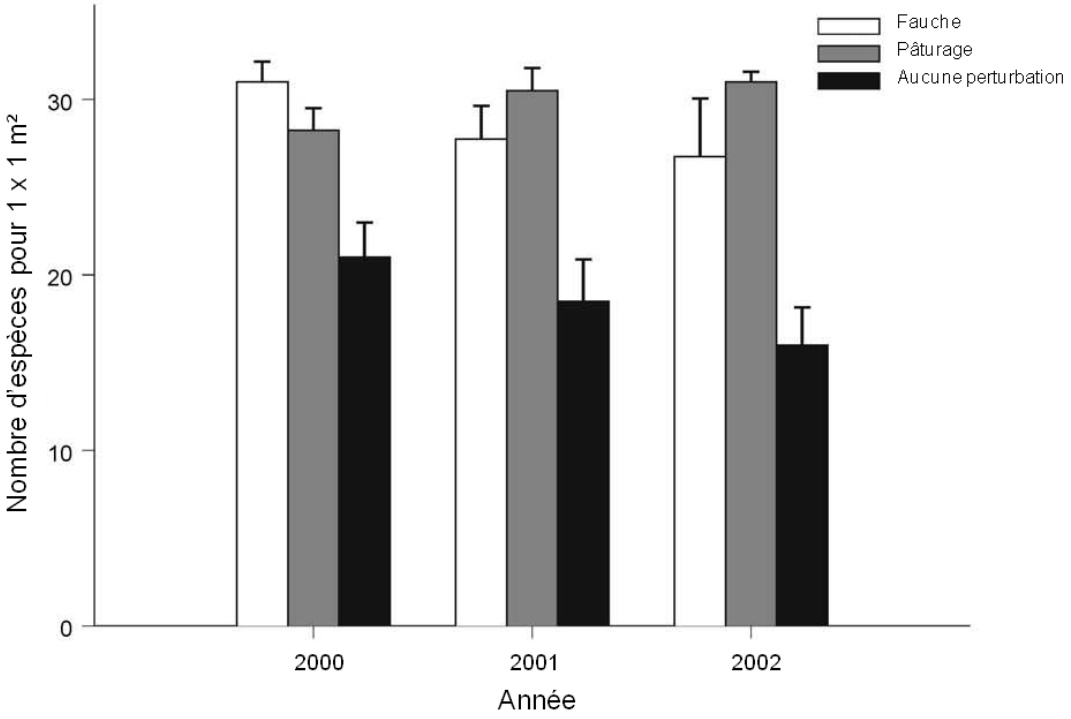


Figure A-11 : Comparaison de la richesse spécifique sur des surfaces de 1 x 1 m² en fonction du mode de gestion considéré (fauche, pâturage, aucune perturbation) et de l'année des relevés floristiques (d'après Jacquemyn et al. 2003).

IV.1.2. Composition fonctionnelle

L'approche fonctionnelle a permis de mettre en évidence des différences dans la composition floristique des prairies en fonction du mode de gestion. Des études conduites sur des prairies françaises (Farruggia et al. 2006 ; Ansquer et al. 2009) ont notamment suggéré que les parcelles

fauchées sont généralement largement dominées par les graminées tandis que les parcelles pâturées laissent une place plus importante aux légumineuses et autres dicotylédones (et notamment celles qui disposent d'une architecture en rosette), ainsi qu'aux ligneux.

Par ailleurs, des différences ont aussi été notées pour les graminées : les parcelles fauchées sont dominées par des graminées de type B (espèces à croissance rapide permettant une forte accumulation de biomasse) et par des espèces annuelles bien adaptées aux perturbations, alors qu'on retrouve principalement les types C (espèces à croissance plus lente et produisant un fourrage de moindre qualité, adaptées à un pâturage intensif) et D (espèces à phénologie tardive nécessitant une sélection par l'animal) dans les parcelles pâturées (Farruggia et al. 2006 ; Figure A-7).

Les valeurs moyennes de LDMC (Tableau A-2) pour une communauté donnée sont plus élevées dans les parcelles pâturées comparées à celles qui sont fauchées, que cette moyenne soit réalisée pour les espèces de Poacées uniquement (Martin et al. 2009) ou pour les espèces végétales les plus abondantes (Quétier et al. 2007). Targetti et al. (2013) notent que les valeurs de LDMC, de même que celles obtenues pour le SLA (Tableau A-2), permettent de discriminer les parcelles intensément pâturées subissant également une coupe de celles qui sont strictement pâturées, avec en outre des taux de chargement plus faibles.

IV.1.3. Effet contrasté de ces deux modes de gestion

Les différences de composition fonctionnelle observées entre les modes de gestion de fauche et de pâturage peuvent notamment être mises en relation avec les taux de défoliation induits par ces pratiques : le pâturage conduit à une défoliation sélective liée aux préférences alimentaires du bétail (Kohler et al. 2004) alors que la fauche consiste en une coupe systématique de toutes les espèces présentes sur la parcelle, sans sélection aucune (Figure A-12). Une autre différence entre fauche et pâturage tient dans les diverses actions exercées par le bétail, outre le broutage en lui-même. En effet, à la défoliation sélective s'ajoutent le piétinement (Kohler et al. 2006a) ainsi que le dépôt de bouses et d'urine (Gillet et al. 2010) qui entretiennent une hétérogénéité spatiale dans la structure et la composition de la végétation dans les parcelles pâturées alors que la fauche, associée à une fertilisation plus homogène, a tendance à uniformiser le couvert. De ce fait, outre la diversité inter-parcellaire, il est important de noter que le pâturage engendre une diversité intra-parcellaire de par cette sélection active de nourriture et la différenciation de zones dans la parcelle en fonction des diverses activités du bétail. Ainsi, si la surface de la parcelle est suffisamment grande et le chargement peu élevé, les herbivores réutilisent préférentiellement les zones qu'ils ont préalablement broutées (Dumont et al. 2007b), en tendant à différencier géographiquement les zones de broutage, de

défécation et de piétinement (Kohler et al. 2006b). Ceci stabilise l'hétérogénéité structurale des couverts (Duru et al. 2001) et influence positivement leur biodiversité.

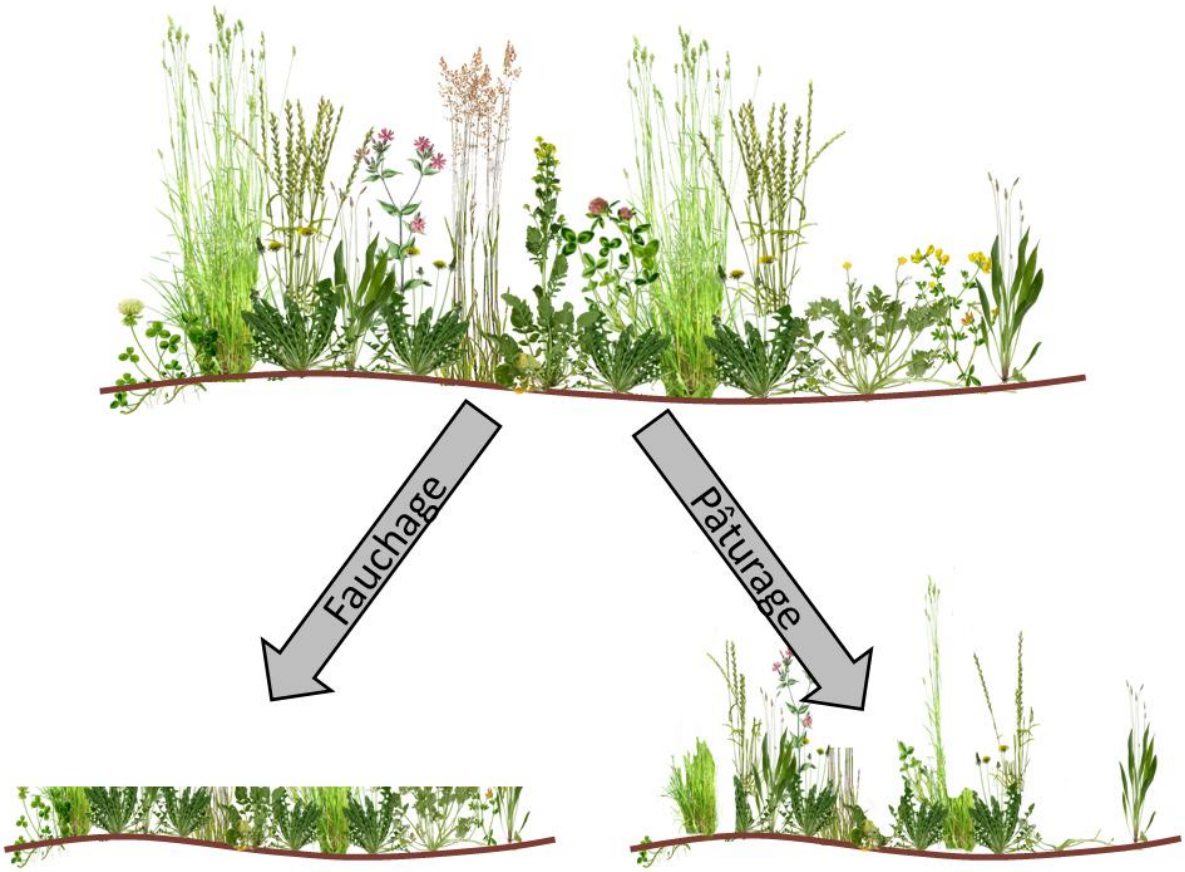


Figure A-12 : Schéma représentant les effets différenciés du fauchage avec une défoliation non sélective (à gauche) et du pâturage avec une défoliation sélective liée aux préférences alimentaires du bétail (à droite).

IV.2. Intensité de la défoliation

Les résultats portant sur les effets des modes de gestion qui ont été évoqués précédemment doivent être modulés par un autre facteur à prendre en compte pour expliquer la diversité floristique des prairies : l'intensité des modes de gestion. En effet, dans le cas de la fauche, le nombre de coupes, de même que la date et les fréquences pluriannuelles doivent être considérés et dans le cas du pâturage, il est important de tenir compte de la charge en bétail, des dates et périodes ainsi que du type de bétail utilisé (Gaujour et al. 2012).

A noter cependant que les études réalisées ces dernières années portent majoritairement sur les prairies pâturées ce qui conduit à une surreprésentation de ce type de situations comparé aux prairies de fauche (Gaujour et al. 2012).

IV.2.1. Diversité taxonomique

Farruggia et al. (2006 ; Figure A-13) ont montré que la richesse spécifique est affectée négativement par la charge en bétail dans les parcelles pâturées étudiées dans le Cantal. Une étude conduite en parallèle dans plusieurs pays européens sur trois années a révélé que les effets de la charge en bétail dépendent des caractéristiques de la communauté végétale au début de l'expérience (Scimone et al. 2007). Dans des parcelles diversifiées et présentant une hétérogénéité spatiale fine, les auteurs n'enregistrent pas de différence significative de la richesse spécifique. Le constat est différent lorsque les communautés sont moins diversifiées, avec un recouvrement plus important des graminées et une hétérogénéité dont le grain est plus grossier. En effet, les auteurs observent une diminution de la richesse spécifique lorsque la charge en bétail est faible dans ce type de parcelle et engendre alors une dominance des graminées au détriment des autres espèces (Scimone et al. 2007).

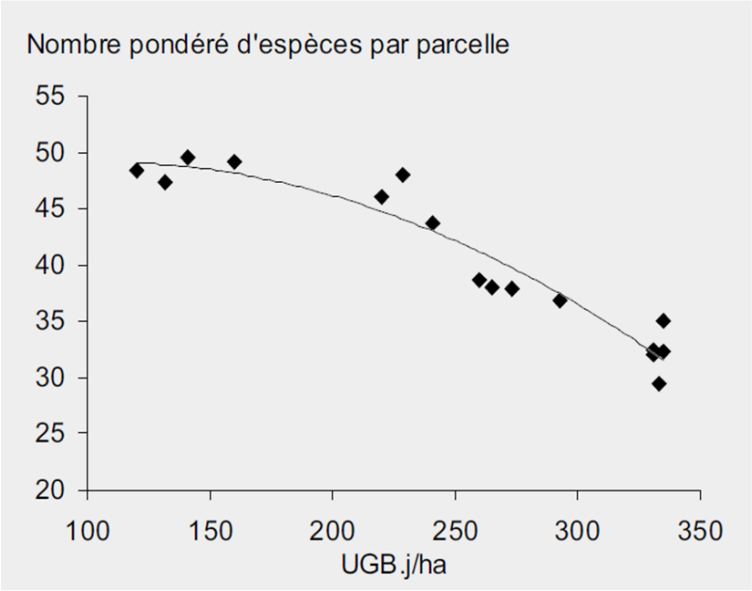


Figure A-13 : Relation entre le nombre d'espèces dans les prairies pâturées et la charge en bétail exprimée en nombre d'UGB jours par hectare (extrait de Farruggia et al. 2006).

IV.2.2. Composition fonctionnelle

Des études menées sur des parcelles pâturées par des agnelles dans le centre de la France (Garcia et al. 2003 ; 2005) ont notamment montré que l'intensité du pâturage (charge et fréquence) modifie la structure de la végétation (végétation plus haute dans les traitements peu intensifs), mais aussi la quantité de biomasse et de tissus reproducteurs (plus faible dans le traitement intensif) ainsi que la qualité de l'herbage.

Des modifications de la composition en graminées peuvent également être évoquées puisque la baisse du niveau de chargement entraîne une réduction de la biomasse des graminées de type A (végétation précoce à fort taux de croissance mais ne permettant pas une forte accumulation de biomasse) alors que celle des types C et D augmente (Farruggia et al. 2006 ; Figure A-7). Meisser & Troxler (2007) ont travaillé sur des pâturages tournants non fertilisés du Jura suisse pendant six années consécutives et n'ont observé aucune évolution significative de la composition botanique pendant la période d'étude quel que soit le niveau de chargement sur la parcelle. Ils suggèrent que le seul effet lié au chargement est un effet indirect avec une augmentation des zones de refus pour les chargements faibles qui présentent des proportions de graminées plus élevées alors que les légumineuses semblent y être moins abondantes.

De récentes synthèses portant sur les effets des pratiques agricoles s'accordent sur le fait qu'une augmentation de la pression de pâturage conduit à une dominance des espèces avec des stratégies R et C (surtout les graminées les plus compétitives), les plantes annuelles, des formes en rosette ou stolonifères, une floraison et une dissémination des graines précoces dans la saison, des espèces adaptées aux fortes conditions de lumière mais dont la hauteur minimale est faible (Garnier & Navas 2012 ; Gaujour et al. 2012 ; Figure A-6).

IV.3. Intensité de la fertilisation

La croissance des plantes et la productivité des écosystèmes prairiaux sont affectés par la disponibilité en nutriments dans le sol, avec l'azote et le phosphore qui apparaissent comme les nutriments les plus contraignants (Parfitt et al. 2005). Le phosphore est généralement limitant dans le cas de prairies installées sur des sols vieux, humides et non fertilisés (Parfitt et al. 2005) mais son application non raisonnée peut conduire à des effets négatifs sur les communautés végétales et suite à son lessivage.

IV.3.1. Diversité taxonomique

La richesse spécifique de prairies de fauche de montagne dans les Alpes répond à la fois aux effets à court-terme de la fertilisation azotée mais est également influencée par les effets à plus long-terme de l'accumulation de phosphore dans les sols prairiaux (Marini et al. 2007). Une majorité des travaux portant sur la réponse des communautés végétales à la fertilisation azotée s'accorde sur une réduction du nombre d'espèces dans les prairies les plus fertilisées par rapport à celles qui ne le sont pas ou peu (Klimek et al. 2007 ; Marini et al. 2007).

Un effet bénéfique de la fertilisation sur la diversité peut tout de même être constaté sur certains types de sols très pauvres en nutriments, où un apport modéré de ces éléments fertilisants peut se traduire par une augmentation de la richesse floristique, les espèces à croissance lente n'étant plus les seules à pouvoir se développer (Plantureux et al. 2005).

IV.3.2. Composition fonctionnelle

La réduction de la richesse spécifique dans les parcelles les plus fertilisées peut être mise en relation avec les modifications de la composition fonctionnelle qui sont associées aux changements de fertilité du sol. La forte disponibilité en nutriments dans les prairies les plus fertiles conduit à la dominance de quelques espèces à stratégie C ou R et limite ainsi le développement des espèces tolérantes au stress (Marini et al. 2007 ; Figure A-6). En effet, dans des prairies naturelles enrichies artificiellement en nutriments, les espèces à croissance lente vont subir une forte compétition de la part des espèces à croissance rapide, conduisant à leur élimination progressive associée à une réduction de la richesse spécifique (Duru et al. 2004 ; Lavorel et al. 2004 ; Plantureux et al. 2005). La meilleure productivité et la décomposition plus rapide de la litière issue des prairies fertiles peuvent également être mises en relation avec la plus grande valeur de SLA (Tableau A-2) enregistrée dans de tels environnements (Quétier et al. 2007).

Par ailleurs, la représentation des formes de reproduction végétative peut également varier en cas d'apport de nutriments, et notamment d'azote. Gough et al. (2012) révèlent notamment que les espèces de grande taille, dont les stolons sont longs et permettent l'établissement d'un nouveau pied éloigné du premier, sont plus abondantes dans des parcelles fertilisées.

IV.4. Types de fertilisants

A l'effet de la défoliation s'ajoute celui de la fertilisation des parcelles, que celle-ci soit « minérale » (engrais minéraux de synthèse dont les nutriments sont directement assimilables par les plantes) ou « organique » (restitution des effluents d'élevage sur les prairies, avec une part des nutriments qui nécessite d'être préalablement minéralisée par les microorganismes du sol pour être ensuite utilisable par les plantes) (Petit et al. 2005). D'un point de vue chimique et biologique, cette distinction agronomique doit toutefois être nuancée, dans la mesure où certains fertilisants (lisier, purin, digestats de méthanisation) considérés comme « organiques » renferment en réalité une proportion importante, voire majoritaire, d'azote sous forme inorganique dissoute ou soluble (ions ammonium NH_4^+ essentiellement) (Sommer & Hutchings 2001).

De même que Jacquemyn et al. (2003) ont démontré qu'une augmentation des quantités d'azote commercial apportées annuellement va de pair avec une diminution significative de la richesse spécifique des plantes, Duffková & Libichová (2013) font le même constat pour les apports de lisier de bovins. Ceci étant, la plupart des études portant sur les effets de la fertilisation ne s'intéressent qu'aux quantités globales d'azote apportées et rares sont celles qui comparent ces effets en fonction de l'origine des nutriments (Kirkham et al. 2008).

IV.5. Effet temporel des pratiques

L'impact des régimes de fauche et de pâturage sur la diversité floristique des prairies peut se révéler plus complexe qu'il n'y paraît. Une étude comparative portant sur trois parcelles voisines gérées de façon différenciée (Mauchamp et al. 2011) montre que la parcelle pâturée extensivement sur une longue période présente une diversité spécifique de Simpson plus élevée que la parcelle pâturée intensivement mais tardivement, la parcelle fauchée et fertilisée intensivement ayant une diversité très faible.

Les pratiques de défoliation qui sont réalisées précocement dans la saison peuvent limiter la reproduction sexuée des plantes. Outre les changements de composition fonctionnelle qui apparaissent au profit des espèces à floraison et dissémination de graines précoces, ainsi que le développement d'espèces se reproduisant préférentiellement par voie clonale, on assiste à un faible brassage génétique pour les espèces dont la reproduction sexuée est limitée (Dumont et al. 2007a).

Parallèlement, les épandages de produits fertilisants en quantités importantes mais appliqués de façon alternative sur plusieurs années semblent être plus favorables à la composition végétale que les apports de plus faibles quantités chaque année (Kirkham et al. 2008).

Bien que des expérimentations à long terme sur des prairies et pâturages dans le Jura suisse (Jeangros & Troxler 2009) et ailleurs en Europe (Marriott et al. 2004) ont montré qu'il était possible d'augmenter la diversité floristique en supprimant la fertilisation minérale sans affecter la quantité et la qualité de la production végétale, elle reste monnaie courante et peut parfois devenir une source de pollution non négligeable si les apports ne sont pas réfléchis en fonction des besoins des plantes. Toutefois, l'augmentation de la richesse floristique suite à la suppression totale de la fertilisation d'une prairie de fauche intensive est très lente et s'accompagne d'une diminution de la productivité (Jeangros 2002). Il faut attendre plusieurs années que la teneur en nutriments du sol diminue par exportation du foin pour que la densité des plantes diminue et permette l'installation de nouvelles espèces.

En résumé…

La diversité végétale peut être comparée dans ses facettes taxonomique, phylogénétique et fonctionnelle et cette approche multi-facette est aujourd'hui recommandée afin de mieux appréhender la réponse des communautés aux facteurs environnementaux. Les prairies de fauche sont généralement dominées par les graminées, les résultats sur la diversité taxonomique entre prairies de fauche et pâturages étant controversés. Ces divergences de résultats sont en partie liées à l'intensité de chacun des modes de modes de gestion, à laquelle s'ajoutent les effets de la fertilisation. Une augmentation de la pression de pâturage conduit notamment à une dominance des espèces végétales compétitives ou rudérales, avec des formes en rosette ou stolonifères ou encore dont la floraison et la dissémination de graines sont précoces.

La quantité de nutriments apportés, de même que leur origine, influencent également les communautés végétales en modifiant les relations de compétition qui s'établissent entre les espèces. Ainsi, les espèces adaptées aux faibles taux de nutriments sont progressivement remplacées par des espèces plus compétitives capables de prélever rapidement les nutriments du sol et qui présentent notamment des hauteurs végétatives plus importantes. Une différence importante dans les processus de fertilisation tient dans le type de produits fertilisants épandus, à savoir que les nutriments apportés par les fertilisants commerciaux de synthèse sont directement disponibles par les plantes, alors que seule une part des nutriments provenant des engrais de ferme (lisier, fumier, etc.) est assimilable par les plantes. La part de nutriments restante doit dans un premier temps être minéralisée par les bactéries du sol pour être rendue disponible pour l'absorption végétale.

Résultant en partie de l'accumulation de nutriments qui ne sont pas disponibles immédiatement après épandage pour les plantes, l'historique des parcelles doit également être pris en compte. L'apport de nutriments de façon intermittente plutôt que de faibles quantités chaque année semble être bénéfique aux communautés végétales. Le calendrier annuel des pratiques agricoles, avec les dates des événements de défoliation notamment, est également un élément crucial qui conditionne la réponse de la communauté végétale.

V. Secteur d'étude : le massif jurassien

V.1. Caractéristiques pédoclimatiques du relief

V.1.1. Découpage administratif

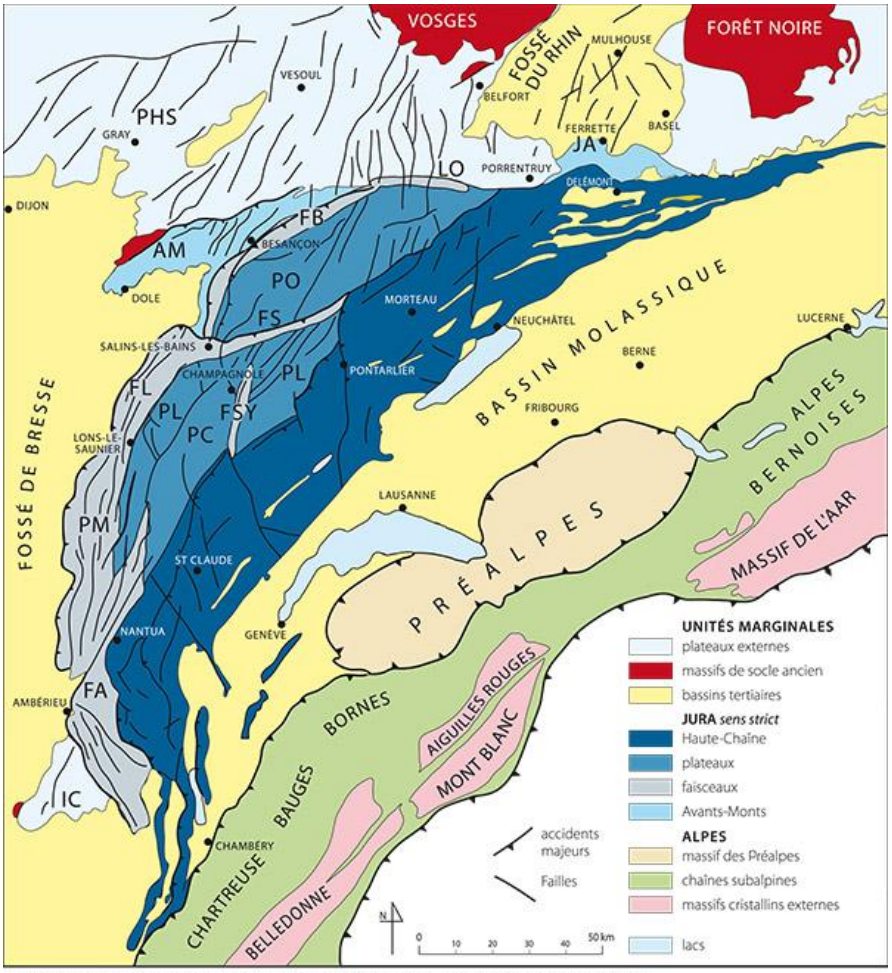
Le massif jurassien s'étend à la fois sur les territoires suisses (dans sa partie Est) et français (dans sa partie Ouest), le secteur français représentant environ deux tiers de la surface de ce massif. En Suisse, le Jura s'étend sur les cantons de Vaud, Neuchâtel, Jura, Berne, Soleure, Bâle, Argovie et Schaffouse. En France, le massif couvre les départements du Doubs et du Jura, qui appartiennent tous deux à la région Franche-Comté, ainsi que le département de l'Ain (région Rhône-Alpes) pour la partie la plus orientale du massif (Blant 2001 ; Bichet & Campy 2009).

V.1.2. Contexte géologique

La chaîne du Jura forme un croissant qui résulte d'une poussée des Alpes qui a abouti au plissement de ces terrains. Ce croissant, dont la convexité est orientée vers le Nord-Ouest, est long de 350 km dans sa partie interne et de 420 km du côté externe. Sa largeur maximale est observée dans sa zone centrale, entre les transversales Morteau/Besançon et Saint-Claude/Lons-le-Saunier (Blant 2001 ; Bichet & Campy 2009).

Le massif jurassien présente un relief fortement dissymétrique entre sa face externe, avec une structure en plateaux successifs pour aboutir aux altitudes les plus élevées, et sa face interne qui s'abaisse brutalement d'environ 1000 mètres pour finir sous le plateau molassique suisse (Figure A-14). Les altitudes les plus grandes du massif jurassien (entre 1500 et 1700 m) sont regroupées dans le secteur de la Haute-Chaîne. Lorsqu'on se dirige vers le Nord-Ouest, on rencontre successivement le Second Plateau (800 – 900 m), puis le Premier Plateau (500 – 600 m). Le massif du Jura rejoint alors, dans sa partie la plus orientale, la Bresse par un abrupt de 200 à 300 m découpé par les différentes

reculées. Plus au Nord, les Avants-Monts correspondent à une petite structure faillée qui permet de relier le Jura aux plateaux de la Haute-Saône (Bichet & Campy 2009).



◆ Unités et contexte structural de la Chaîne jurassienne. ◆ Bestandteile und struktureller Zusammenhang der Jurakette
◆ Units and structural context of the Jura Chain. D'après A. Sommaruga.

PHS = Plateaux de Haute-Saône - IC = Ile Crémieu - AM = Avants-Monts - JA = Jura alsacien - FA = Faisceau d'Ambérieu - FB = Faisceau bisontin - LO = Lomont
FL = Faisceau lédonien - PM = Petite Montagne - FS = Faisceau salinois - FSy = Faisceau de Syam - PC = Plateau de Champagnole - PL = Plateau de Levier
PL = Plateau lédonien - PO = Plateau d'Ornans.

Figure A-14 : Carte géologique représentant les différentes unités structurales constitutives du massif jurassien (extraite de Blant 2001).

Une majorité des terrains du Jura (95%) est constituée par des substrats de type calcaire ou des marnes, les formations mineures étant des grès, du sel ou du gypse. Les formations marneuses résultent de l'accumulation de feuillets d'argile issus de l'érosion des continents, en domaine marin profond, calme et peu oxygéné. A l'inverse, le calcaire se forme quant à lui en domaine marin peu profond, agité et bien oxygéné. Il est issu de la précipitation des sels en solution par les organismes vivants (Bichet & Campy 2009).

Le type de substrat conditionne notamment la circulation de l'eau après son passage dans les sols. La présence d'un banc calcaire, fissuré et fracturé, permet un écoulement vertical de l'eau qui va finalement rejoindre le réseau souterrain. Dans le cas des bancs marneux qui sont imperméables, l'eau

va stagner et s'évaporer petit à petit ou subir un écoulement latéral si la pente est suffisamment forte (Blant 2001).

Dans le massif jurassien, les formations calcaires ont subi de profondes modifications au cours des temps géologiques, notamment par l'action de l'eau qui s'écoule dans les porosités sédimentaires constitutives de cette formation carbonatée et les porosités de fracture liées au mouvement des plaques tectoniques. L'eau qui circule à travers ces vides entraine leur dissolution partielle et conduit à la création de formations karstiques, très nombreuses dans le Jura (Blant 2001).

V.1.3. Climat

Le massif subit des précipitations abondantes, qui atteignent 2000 voire 2500 mm pour les plus hautes altitudes. Cette pluviométrie diminue petit à petit lorsqu'on descend vers les plateaux moins élevés de l'Ouest du massif, avec un gradient admis d'environ 170 mm pour 100 m (Blant 2001).

Le régime de précipitations présente toutefois de fortes variations interannuelles qui, associées à la structure dissymétrique du massif, rendent difficile la détermination d'une tendance générale en terme climatique. On peut toutefois noter que le versant Ouest, qui représente la première barrière montagneuse pour les pluies venant de l'Atlantique, affiche un climat tempéré humide de type atlantique. Ceci étant, l'éloignement certain de l'océan permet de justifier d'un climat à tendance continentale (Blant 2001).

V.1.4. Sols

Le massif jurassien, de par sa localisation en zone tempérée humide, est principalement favorable aux sols bruns mais l'état physique de la roche est un facteur prépondérant qui oriente la pédogénèse. Dans l'ensemble, les sols du massif sont peu épais et présentent une texture dominante limono-argileuse (Blant 2001). A la suite des dernières glaciations qui ont façonné le paysage franc-comtois, une délimitation nette peut être soulignée concernant les sols jurassiens. Tandis que la Haute-Chaîne a subi les effets de la dernière glaciation (Würm) qui a conduit à l'élimination totale des sols, les zones collinéennes des premiers plateaux et de la plaine de Saône n'ont pas été atteintes par les glaces würmiennes (Bruckert & Gaiffe 1985). De ce fait, le massif jurassien peut être subdivisé en deux domaines :

- ✓ le premier qui inclut la Haute-Chaîne ainsi que les plateaux de Levier et de Champagnole et la Combe d'Ain, et se caractérise par des sols superficiels et encore très dépendants de la roche calcaire ;

- ✓ le second qui n'a pas subi les effets de la dernière glaciation et se compose notamment des premiers plateaux jurassiens. Les sols y sont plus variés et épais et le rôle du calcaire n'est plus prépondérant.

Les paragraphes suivants décrivent brièvement les types de sols attribuables à chacune de ces deux zones, à commencer par la Haute-Chaîne.

Sur les calcaires friables (tendres, crayeux ou durs mais ayant été ameublis par action mécanique), on retrouve principalement des sols de type rendzine, qui correspondent à des sols non différenciés en horizons, fortement effervescents à l'acide chlorhydrique, structurés en agrégats fins et moyennement humifères (Blant 2001).

Contrairement aux sols précédents qui ne recouvrent que de faibles surfaces dans le massif jurassien, sur les calcaires durs concassés se forment préférentiellement des sols de type humo-calciques, beaucoup plus typiques et nombreux. Ce sont des sols très humifères, formés d'agrégats stables noirs et parsemés de cailloux blancs. Les taux de matière organique dans ces sols noirs peut atteindre entre 20 et 40 %. L'extension maximale de ce type de sols correspond aux zones plissées d'altitude (> 900 m) et sont fréquemment surmontés des forêts d'altitude comme les hêtraies à dentaire ou les hêtraies à érables.

Les sols bruns à pellicule calcaire sont des formes de sols proches des précédents mais ils se forment préférentiellement sur des calcaires peu fissurés et comportent un taux de matière organique plus faible compris entre 5 et 10%. L'empreinte des cailloux laissée dans la terre a donné partiellement son nom à ce type de sol, très typique du Jura.

Dans les zones de plateaux ou les zones de replat au cœur des zones plissées, on retrouve notamment des sols bruns lessivés, dans lesquels la couche profonde se charge progressivement en argiles alors que les couches superficielles s'en appauvrissent (Blant 2001).

V.2. Faune et flore

V.2.1. Communautés végétales

Le massif du Jura peut se découper en régions naturelles en fonction des contrastes du climat général mais également en fonction des particularités géologiques et floristiques. A ce découpage s'ajoute une zonation altitudinale qui, comme pour tous les massifs montagneux, permet d'étager la végétation en fonction de l'altitude. Ainsi, l'étage collinéen (entre 250 et 600 m) est le secteur privilégié des chênaies-charmaies. L'étage montagnard inférieur (entre 550 et 900 m) est préférentiellement recouverts des hêtraies xérothermophiles, mésophiles pour les versants Sud ou les hêtraies à dentaire et les hêtraies à tilleul pour les versants exposés au Nord. La hêtraie-sapinière est une formation prépondérante dans le Jura entre 900 et 1300 m et caractérise l'étage montagnard supérieur alors que la hêtraie à érables, avec une forte couverture d'épicéas, est attribuable à l'étage subalpin (Blant 2001).

L'AOP Comté faisant partie intégrante du paysage jurassien, une typologie des prairies liées à cette production a été réalisée par Jean-Claude Monnet et faisant suite à ces travaux dans le massif jurassien. Ainsi, 21 types de prairies ont été définis au vu de leur cortège floristique, la nature du sol et son emplacement dans le paysage, dans un but notamment agronomique.

L'étude phytosociologique de Ferrez (2007) dresse un bilan des associations de prairies mésophiles rencontrées en Franche-Comté. Parmi les prairies mésophiles, le *Galio veri – Trifolietum repentis* est bien représenté en Franche-Comté, de la plaine jusqu'à la base de l'étage montagnard et est reconnu d'intérêt communautaire par la Directive Habitats. Fauchées et souvent pâturées en arrière-saison, cette prairie se localise préférentiellement sur les zones de replat ou pentes peu marquées, le plus fréquemment sur substrat calcaire. L'*Heracleo sphondylii – Brometum mollis*, également reconnu d'intérêt communautaire, est une prairie fauchée apparaissant lorsque les pratiques agricoles sont intensives. Potentiellement présentes dans tout le massif jurassien, de la plaine à l'étage montagnard, dérive des autres prairies de l'*Arrhenaterion* lorsque que l'intensité de la fertilisation minérale et organique conduit à l'augmentation de leur valeur nutritive. Si la fertilisation est encore plus intense, ce type de milieu bascule vers une friche à *Rumex*, l'*Heracleo sphondylii – Rumicetum obtusifolii*. Si elle est pâturée, cette prairie relève alors du *Lolio – Cynosuretum*. Abondante à l'étage montagnard, devenant typique au-dessus de 800 m dans le massif jurassien, l'*Euphorbio brittingeri – Trisetetum flavescentis* est généralement une prairie fauchée. Il est reconnu d'intérêt communautaire, notamment en raison de sa richesse spécifique importante et se grande diversité. Le pâturage des

communautés mésotrophes entraîne ce type de prairie vers le pré pâturé calcicole *Gentiano luteae – Cynosuretum cristati* alors que dans les cas les plus eutrophes, il engendre la formation de prés pâturés eutrophisés de l'*Alchemillo monticolae – Cynosuretum cristati*.

Parmis les espèces emblématiques des prairies franc-comtoises, on peut souligner l'existence de la jonquille (*Narcissus pseudonarcissus*) ainsi que la gentiane jaune (*Gentiana lutea*), typique des pâturages de montagne sur substrat calcaire.

V.2.2. Communautés animales

La diversité des communautés animales du massif jurassien est intimement liée avec la diversité de ses biotopes. Les paragraphes qui suivent dressent un bilan des communautés animales qui ont été plus particulièrement suivies en Franche-Comté et dans le massif jurassien.

Une guilde d'insectes largement étudiée en Franche-Comté et notamment dans le massif jurassien est celle des orthoptères, qui regroupe grillons, sauterelles et criquets. L'étude des orthoptères dans le sens connu à ce jour débute réellement dans les années 1970 avec la thèse de Claudine Prouteau (1974). De par leur caractère bio-indicateur des changements des conditions environnementales, les travaux se sont multipliés (Dehondt & Mora 2013). Ils font état d'une forte régression, en France, de certaines espèces et notamment celles liées aux systèmes agro-pastoraux et aux espèces montagnardes. Les inventaires récents réalisés sur la Franche-Comté (Dehondt & Mora 2013) recensent 29 espèces d'Ensifères (grillons et sauterelles) et 40 de Caelifères (criquets). Parmi eux, certaines espèces inféodées aux milieux prairiaux sont aujourd'hui menacées, notamment en raison de l'intensification des pratiques agricoles. D'une manière générale, les orthoptères affectionnent plus particulièrement les parcelles pâturées car elles offrent une structure plus hétérogène que les prairies fauchées. Ceci étant, l'abandon des zones les moins rentables, l'uniformisation du milieu (par les épandages d'engrais chimiques ou organiques, le semis de prairies temporaires, le drainage des zones humides ou bien encore l'arrachage des haies, etc.), les fauches répétées et/ou précoces de même que le pâturage précoce, intensif et de longue durée sont autant de causes à la rareté de certaines espèces (Dehondt & Mora 2013).

Parmi les espèces remarquables des milieux prairiaux, le criquet palustre (*Chorthippus montanus*) est typique des prairies humides de montagne mais aujourd'hui menacé. La decticelle des bruyères (*Metrioptera brachyptera*) est quant à elle inféodée aux pâturages mésophiles et prairies fauchées tardivement. Des coteaux pâturés très extensivement avec une couverture végétale haute abritent notamment le dectique verrucivore (*Decticus verrucivorus verrucivorus*, Figure A-15 gauche) et le decticelle carroyée (*Tessellana tessellata*, Figure A-15 droite), toutes deux étant des déterminantes

des zones ZNIEFF (Zones Naturelles d'Intérêt Ecologique, Faunistique et Floristique). Les anciens parcours pastoraux abritent par ailleurs des populations relictuelles de sténobothre nain (*Stenobothrus stigmaticus*) et de criquet jacasseur (*Chorthippus scalaris*) (Dehondt & Mora 2013).

Figure A-15 : Dectique verrucivore femelle (à gauche) et decticelle carroyée femelle (à droite).

Les communautés de micromammifères ont également fait l'objet de nombreuses études conduites en Franche-Comté, notamment pour les dommages causés par les espèces prairiales (le campagnol terrestre *Arvicola terrestris* et le campagnol des champs *Microtus arvalis*) aux cultures (céréalières, de légumineuses ou encore d'herbage, Figure A-16) ainsi que leur rôle d'hôtes dans les transferts de certaines zoonoses à l'homme (exemple de l'échinococcose alvéolaire, Viel et al. 1999 ; Giraudoux et al. 2003). Pour comprendre et tenter de prévoir ces phénomènes de pullulation liés à des patrons démographiques cycliques, les recherches passent notamment par l'étude de la démographie et de la répartition des différentes espèces de petits mammifères en lien avec le paysage, puisqu'on sait qu'il est l'un des facteurs majeurs qui conditionnent l'écologie de ces espèces (Delattre et al. 1992 ; Giraudoux et al. 1997 ; Morilhat et al. 2007 ; 2008). Différents auteurs ont ainsi pu mettre en évidence un effet de la composition du paysage, par exemple du pourcentage de prairie permanente dans le paysage, sur les dynamiques de ces deux espèces à l'échelle régionale (Delattre et al. 1992 ; Giraudoux et al. 1997 ; Fichet-Calvet et al. 2000), et à une échelle plus locale, l'importance des zones boisées et de certaines pratiques agricoles – e.g. fauche, labour, pâturage, culture du sol – (Giraudoux et al. 1994 ; Delattre et al. 1999 ; Morilhat et al. 2007).

Figure A-16 : Dommages potentiels causés par la présence du campagnol terrestre (à gauche, formation de tumuli de terre) et du campagnol des champs (à droite, création de galeries en surface).

V.3. L'homme et la nature dans le Jura

V.3.1. Production sylvicole

Typiques de la montagne jurassienne, les pâturages boisés ou prés-bois (Figure A-17) associent production sylvicole et production agricole. En Europe, on assiste à une régression de ces surfaces au cours du dernier siècle, due notamment aux modifications de pratiques agricoles qui tendent vers une intensification ou une extensification (Gillet & Gallandat 1996). Ces milieux offrent pourtant un intérêt non négligeable puisque la présence d'un couvert forestier partiel dans les zones dédiées au pâturage des troupeaux, permet de réduire la vitesse des vents et de l'évaporation, d'augmenter la température moyenne de l'air, de réguler le régime hydrique et l'enneigement et d'apporter de la matière organique (Blant 2001).

C'est dans ce contexte que les travaux sur les prés-bois jurassiens (et notamment en Suisse) se sont développés ces dernières décennies (Gallandat et al. 1995 ; Buttler et al. 2009 ; Buttler 2014). Ils ont notamment permis de mettre l'importance de la structure spatiale dans ces milieux, et qui régissent, et parallèlement influencent, le comportement du bétail selon le chargement opéré. Alors qu'à une échelle large, ce sont les structures naturelles et anthropiques qui influencent le comportement des animaux (Kohler et al. 2006a), l'échelle inférieure (de quelques mètres carrés), le bétail sélectionne préférentiellement les communautés végétales qui présentent la plus forte disponibilité en fourrage (Kohler et al. 2004). Enfin, à une échelle fine, les animaux tendent à éviter les zones préalablement

utilisées pour la défécation (Kohler 2004) et les plantes qui présentent une mauvaise appétence (Smit et al. 2006).

Figure A-17 : Prés-bois (ou pâturages boisés) typiques de la montagne jurassienne, ici avec un faible taux de boisement.

V.3.2. Production agricole

Les contraintes pédologiques et climatiques imposées par le massif jurassien ont orienté sa vocation vers la production fourragère, avec une majorité des surfaces non forestières couvertes par des prairies, temporaires ou permanentes, et les pelouses.

En Franche-Comté, ces surfaces sont principalement utilisées pour la production laitière bovine (Figure A-18), destinée par la suite à la production fromagère qui représente un secteur économique majeur dans cette région. Plus particulièrement, c'est la fabrication du Comté qui a apporté sa notoriété à la région franc-comtoise par sa labellisation AOC depuis 1958 et AOP depuis 1996.

Plusieurs projets de recherche récents ont été ou sont menés en France (Alpes, Pyrénées, Massif Central, Jura) pour promouvoir la biodiversité dans les prairies permanentes de moyenne montagne, dans une perspective essentiellement agronomique. Il est établi que le maintien d'une diversité d'utilisation des surfaces au sein des exploitations d'élevage permet l'existence d'une mosaïque d'états de végétation favorable à la fois à la diversité végétale et à l'entomofaune (Dumont et al. 2007a). Dans le cas de la production fromagère AOC, préserver et exploiter la diversité fonctionnelle

des espèces herbagères entre différentes parcelles peut avoir des impacts environnementaux positifs (meilleure résistance des systèmes face aux stress biotiques et abiotiques) et améliorer les caractéristiques organoleptiques des produits. Cette diversité biologique permet également d'améliorer l'image des produits dérivés (Theau et al. 2009).

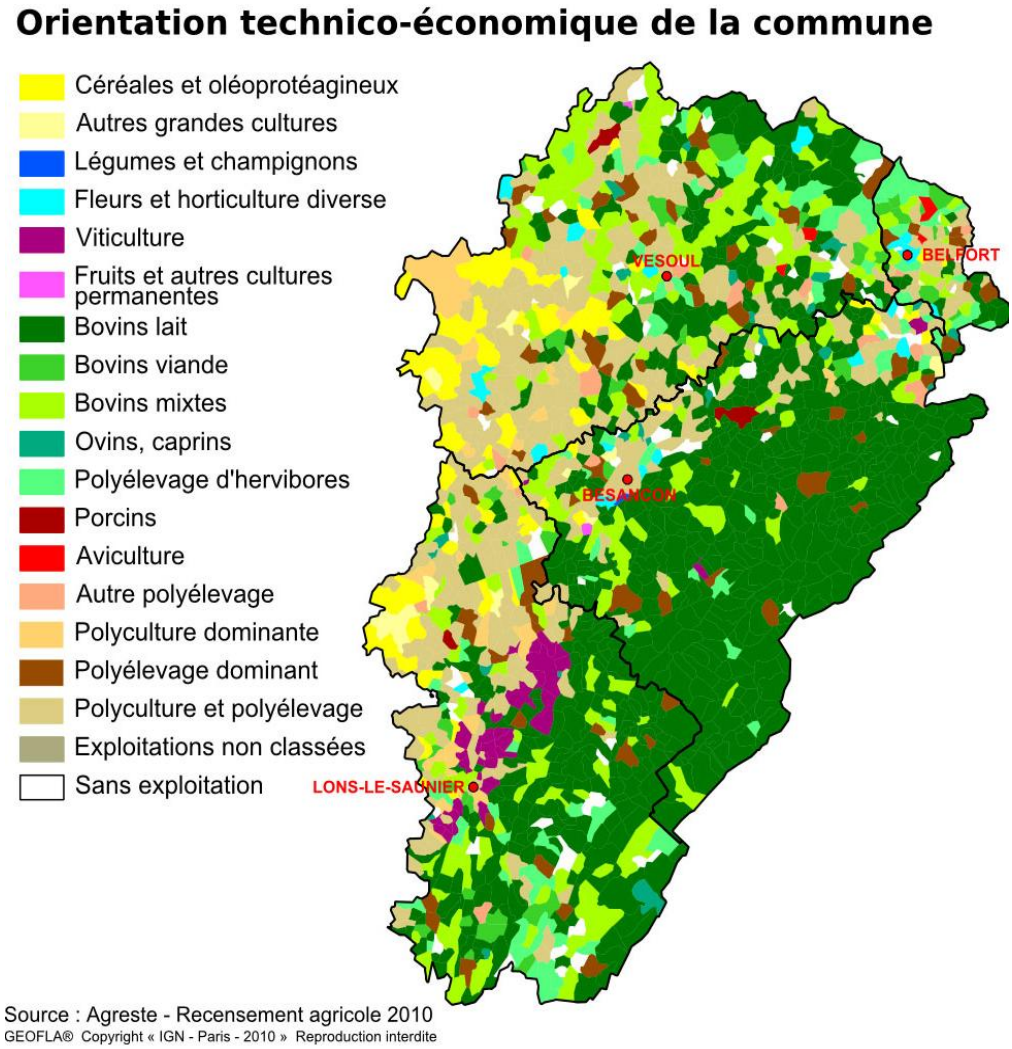


Figure A-18 : Représentation cartographique de l'orientation technico-économique des communes franc-comtoises suite au recensement agricole de 2010 (source Agreste 2010).

V.3.2.a. Pratiques agricoles associées à l'AOP Comté

Dans le cadre de l'AOP Comté, les pratiques agricoles sont réglementées de manière à assurer une qualité des produits dérivés et de l'image dégagée par ceux-ci. Un cahier des charges existe donc afin d'établir les règles de production du fromage AOC Comté et a récemment été consolidé afin de répondre aux normes AOP. Cette règlementation porte sur tous les aspects de la fabrication d'un fromage Comté :

- ✓ caractéristiques du produit final
- ✓ aire géographique de la zone de production et d'affinage et éléments de preuve pour identification de l'origine des produits
- ✓ production du lait
- ✓ transport du lait
- ✓ transformation en fromage
- ✓ affinage
- ✓ découpe et conditionnement.

Les paragraphes suivants dressent un aperçu, non exhaustif, des contraintes dressées par ce cahier des charges, notamment pour la gestion des surfaces prairiales et l'alimentation des troupeaux.

- ✓ La fabrication du lait destiné à être transformé en Comté doit provenir de vaches Montbéliardes ou de vaches Simmental françaises.
- ✓ Les prairies ensemencées depuis moins de 5 ans avec une seule légumineuse (associée ou non avec une graminée) ne peuvent dépasser 15% de la surface fourragère de l'exploitation, les autres prairies devant être réimplantées avec des mélanges plurispécifiques de longue durée.
- ✓ La fertilisation minérale azotée apportée par les engrais commerciaux ne peut dépasser 50 unités par hectare de surface fourragère pour l'ensemble de l'exploitation. Le temps de retour de toute pratique d'exploitation (fauche et pâturage) est également contrôlé. Les produits fertilisants de type organique (fumier, lisier, purin) peuvent être utilisés sur les surfaces prairiales à condition qu'ils proviennent de la zone AOP Comté. Leur nombre est toutefois limité à 3 passages par an sur une même parcelle et les apports d'azote minéral et organique ne peuvent excéder 120 unités par hectare et par an. Les épandages de boues de station d'épuration, que ce soit pour les effluents de fromageries ou non, sont autorisés mais sont soumis à des règles d'application particulières.
- ✓ Le « zéro-pâturage » est interdit : l'affouragement en vert est limité à la moitié de la ration fourragère journalière.
- ✓ La superficie herbagère d'une exploitation doit être au minimum égale à 1 hectare par vache laitière. Le chargement en bétail de l'exploitation ne peut être supérieur à 1,3 UGB[2] par hectare.

[2] UBG = Unité Gros Bétail, correspondant à une vache laitière de 600 kg.

- ✓ La traite doit être réalisée deux fois par jour, le matin et le soir, à heures régulières. Il est ensuite collecté au minimum une fois par jour, dans un bassin de collecte équivalent à un diamètre de 25 km autour de l'atelier de fabrication.

V.3.2.b. Typicité des fromages : notion de terroir

Malgré son étendue géographique limitée (qui correspond cependant à une superficie d'environ 230000 hectares), le Comté offre une diversité de saveurs qui reflète l'appartenance des fromages à un terroir particulier. Une thèse conduite sur les relations entre les qualités sensorielles des fromages, les caractéristiques pédologiques et la composition floristique des parcelles révèle que les « crus » de fromages correspondent à des secteurs édaphiques bien différenciés mais également à des herbages variables d'un secteur à l'autre (Monnet 1996).

D'autres productions fromagères sont également valorisées dans le secteur du massif jurassien, à commencer par l'AOP Morbier celui du Bleu de Gex dont la production est souvent associées à celle du Comté.

V.3.2.c. Evolution des pratiques

Malgré les restrictions imposées par le cahier des charges de l'AOP Comté et des autres productions fromagères du massif jurassien, des changements dans les pratiques d'exploitation des surfaces enherbées sont survenus.

Dans le massif jurassien, un tournant semble se dessiner à la fin des années 1990 (Michaud 2003). Alors que jusque là les pratiques étaient assez extensives et permettaient de conserver une diversité biologique importante, le début des années 1990 est marqué par le passage à une logique de production optimisée : les potentialités du bétail étant accrues suite à la sélection génétique, la production traditionnelle basée sur des fauches tardives et des troupeaux en parcours et en estives dans les zones faiblement mécanisables devient inadéquate pour assurer la plus forte production. La tendance à la concentration des troupeaux autour de la ferme, avec des fourrages et de l'herbe de bonne qualité, conduit à l'intensification de ces parcelles facilement accessibles et à l'inverse à l'abandon progressif des zones plus escarpées, avec des pertes notables de diversité qui s'en suivent. Les exigences de qualité, d'authenticité et de typicité liées à la production de fromages AOC/AOP (Comté, Morbier, etc.) ont conduit les différents acteurs professionnels à s'interroger et prendre en compte les conséquences de ces changements de pratiques sur la diversité végétale des prairies franc-comtoises (Michaud 2003). Les modifications de pratiques engendrées par ces logiques successives se

répercutent sur la diversité des prairies, que les éleveurs tendent de plus en plus à prendre en compte étant donné l'importance de cette dernière sur leur activité (Meuret 2006).

En résumé…

Le versant ouest de l'arc jurassien offre une structure en plateaux successifs d'altitude croissante qui en fait une particularité de ce massif. Les surfaces en herbe du massif jurassien sont principalement vouées à la production AOC/AOP de fromages, notamment le Comté. L'existence de ces appellations contrôlées, gage de qualité des produits, implique aussi une réglementation dans les pratiques agricoles employées sur les surfaces destinées à cette production. Malgré cette réglementation, les années 1990 semblent marquées par un passage à une logique de production optimisée avec des changements de pratiques agricoles associés.

VI. Objectifs du projet

Les études des effets des différentes pratiques agricoles sur la végétation des prairies se sont multipliées ces dernières décennies et ont déjà apporté de nombreux éléments de réponse comme en témoigne la partie gauche du schéma conceptuel ci-dessous (d'après Gaujour et al. 2012, Figure A-19). En effet, les pratiques agissent comme des filtres au niveau de la dispersion, l'établissement et la persistance des espèces présentes au niveau régional dans un environnement local. La fréquence des coupes peut notamment être mise en relation avec l'intensité de la compétition entre espèces pour la lumière et l'exclusion compétitive qui en découle. L'apport de fertilisants de synthèse conduit lui aussi à une exclusion compétitive accrue et inhibe les nodosités racinaires de certaines espèces végétales.

Cependant, dans un contexte d'association étroite entre ces différentes pratiques agricoles, les effets de celles-ci peuvent varier, avec des synergies possibles comme des antagonismes ou des phénomènes régulateurs dans certains cas. L'étude observationnelle représente dans ce contexte de mélange des pratiques agricoles, le seul type d'étude permettent de prendre en considérer la complexité et la réalité des modes de gestion d'une région donnée.

Comme évoqué dans les paragraphes introductifs précédents, le massif jurassien offre un cadre original pour l'étude des milieux prairiaux. D'un point de vue agronomique, il présente la particularité d'être associé à différentes productions fromagères AOC/AOP (et plus particulièrement le Comté), dont la valorisation implique l'existence d'un cahier des charges assurant des pratiques agricoles conformes à l'image des produits. Ceci étant, la réalisation d'un tel cahier nécessite des perpétuelles améliorations, notamment par l'émergence de nouvelles techniques qu'il est impératif d'évaluer et d'intégrer. D'un point de vue biologique, le massif jurassien est un secteur géographique qui témoigne d'une grande diversité de milieux, qui pour chacun d'eux contribue à l'existence de communautés végétales et animales toutes aussi différentes les unes des autres.

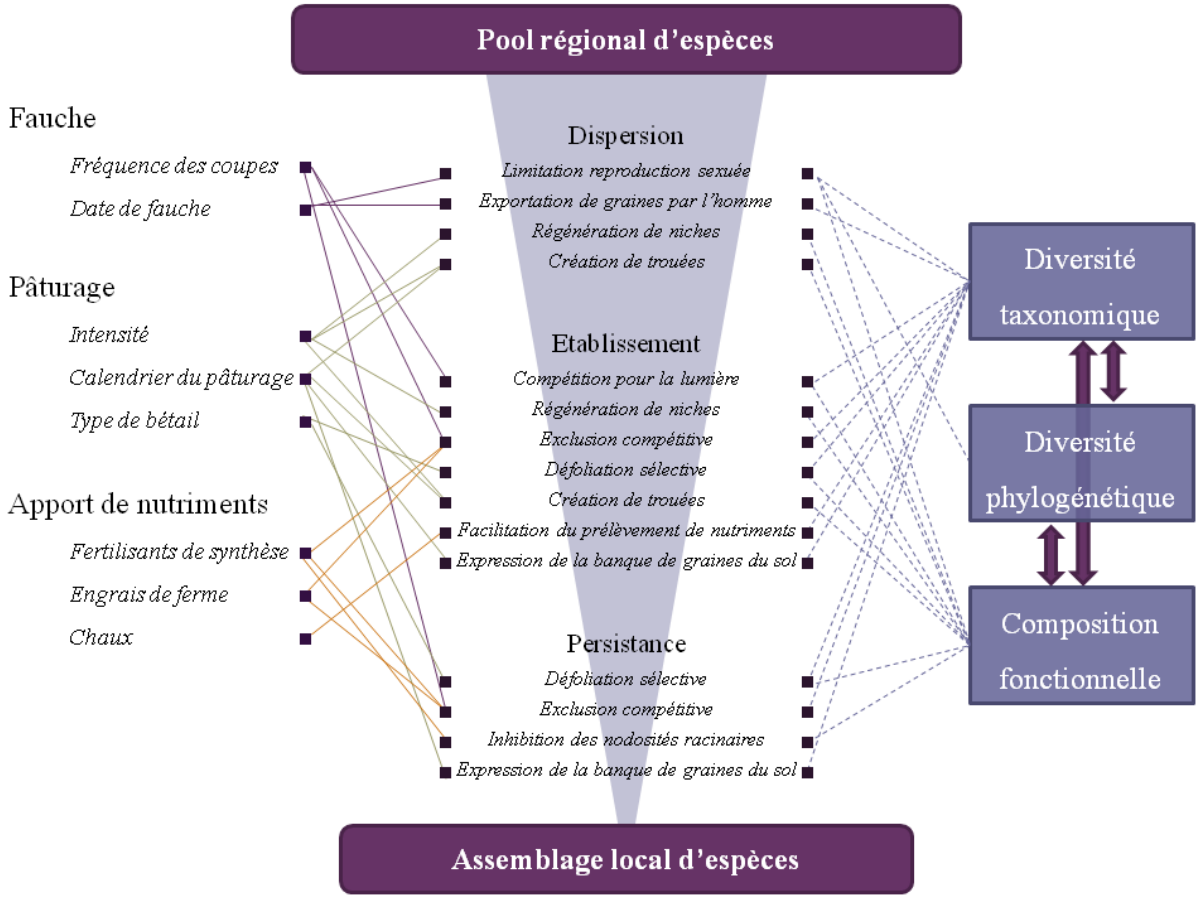


Figure A-19 : Schéma conceptuel reprenant les effets établis de différentes pratiques agricoles sur les mécanismes permettant aux espèces végétales présentes dans le pool régional d'espèces de s'établir et persister au niveau local (d'après Gaujour et al. 2012). La partie droite de ce schéma repose sur les hypothèses que l'on peut émettre des effets des pratiques agricoles sur les aspects taxonomique, phylogénétique et fonctionnel des communautés végétales et qui ont guidé ce projet.

Ce projet de thèse vise à améliorer les connaissances portant sur les effets des pratiques agricoles sur les communautés végétales des écosystèmes prairiaux du massif jurassien, en intégrant la complexité des pratiques sur une même surface prairiale et en considérant les informations complémentaires offertes par les diverses facettes de la diversité (taxonomique, phylogénétique et fonctionnelle).

Depuis longtemps, la dichotomie entre prairies de fauche, dédiées à la production de fourrage pour alimenter le bétail, et pâturages destinés à recevoir les animaux a été très usitée et présente un avantage certain pour les discussions avec les professionnels du secteur agricole. Les classifications phytosociologiques notamment, révèlent l'existence de cette dichotomie avec des associations végétales typiques des prairies fauchées et d'autres des pâturages. Ceci étant, l'association de période(s) de pâturage aux coupes de fourrage laisse imaginer une perte de typicité des communautés végétales liée à cette association de pratiques.

Ces deux modes de gestion se distinguent essentiellement par le phénomène de défoliation qui en suit : alors que la fauche conduit à une coupe non-sélective qui affecte toutes les espèces de la même façon, le broutage par le bétail engendre quant à lui une défoliation sélective liées aux préférences alimentaires du bétail (Kohler et al. 2004 ; Figure A-19). De précédents travaux révèlent des résultats contradictoires sur les effets de ces deux modes de gestion sur les communautés végétales s'agissant de la richesse spécifique (Farruggia et al. 2006 ; Gaujour et al. 2012).

Un premier objectif dans ce travail vise donc à évaluer les différences existant entre la diversité (mesurée pour les facettes taxonomique, phylogénétique et fonctionnelle) des parcelles à gestion mixte (fauche, avec pâturage associé) et les pâturages stricts, qui correspondent aux modes de gestion principaux dans le massif jurassien à l'heure actuelle. Les pratiques de pâturage présentant des restrictions plus marquées que la fauche (dans le cahier des charges de l'AOP Comté), les parcelles strictement pâturées permettent-elles à un plus grand nombre d'espèces de coexister par rapport aux parcelles fauchées et pâturées, du fait d'une exclusion compétitive plus importante dans ces dernières (Figure A-19) ? Des différences sont-elles également visibles dans la diversité phylogénétique et la composition fonctionnelle ?

La simple distinction entre prairies pâturées et à gestion mixte ne permet toutefois pas de rendre compte de la complexité des pratiques de gestion qui sont appliquées sur les surfaces prairiales. En effet, l'intensité de chacun des modes de défoliation, de même que les effets de la fertilisation, doivent être pris en compte pour évaluer au mieux la réponse des communautés végétales. Le second objectif de ce travail est donc d'intégrer les effets des différentes pratiques agricoles ainsi que leur intensité respective sur les communautés végétales. Comme présenté dans le schéma précédent (Figure A-19), les pratiques de fauche, de pâturage et de fertilisation agissent sur différents paramètres régissant l'établissement et la persistance des espèces au niveau local. Les effets cumulés de la défoliation (pâturage et/ou fauche) et de la fertilisation sont encore mal connus. L'exclusion compétitive résultant de la fertilisation (dominance des espèces à croissance rapide, capables de prélever rapidement les nutriments du sol, Plantureux et al. 2005) a été mise en évidence par de précédents travaux, de même que l'inhibition des nodosités racinaires qui laissent penser que les espèces de légumineuses seront moins abondantes dans ces conditions (Figure A-19). Une exclusion compétitive peut aussi apparaître dans le cas d'une fauche intensive, résultant en partie de la compétition pour la lumière.

Dans le contexte de gestion agricole actuel qui conduit à une utilisation simultanée de différentes pratiques sur une même surface prairiale, quelles sont les variables agronomiques qui permettent d'expliquer les patrons de diversité taxonomique, phylogénétique et fonctionnelle ? Observe-t-on par ailleurs des relations privilégiées entre certaines pratiques agricoles et certains indices de diversité ?

Le schéma ci-dessus néglige toutefois une part importante des déterminants de la composition floristique des prairies que sont les conditions pédoclimatiques. En effet, les choix des exploitants pour la gestion de leurs surfaces prairiales sont en partie le reflet des conditions climatiques, topographiques et pédologiques. Ainsi, en intégrant tout ou partie de ces données, les patrons de diversité observés reflètent-ils davantage les conditions édaphiques que les pratiques agricoles ? Quelle est la part de diversité végétale attribuable à chacun de ces deux ensembles ? C'est le troisième objectif de ce projet.

Enfin, les échelles spatiales et temporelles doivent également être considérées lors de l'étude de la réponse des communautés végétales aux facteurs abiotiques, et notamment anthropiques. Les surfaces retenues pour les inventaires floristiques peuvent représenter une source de contradictions entre différents travaux. Pour cette raison, nous avons choisi de tester l'effet de l'échelle spatiale sur la réponse des communautés végétales aux pratiques agricoles. Le quatrième objectif de ce projet vise à évaluer l'influence de l'échelle spatiale utilisée pour les relevés floristiques sur la réponse des communautés végétales aux pratiques agricoles. Observe-t-on les mêmes patrons de diversité *alpha* pour les facettes taxonomique, phylogénétique et fonctionnelle en s'intéressant à des échelles spatiales différentes ? Les diverses activités exercées par le bétail dans les prairies pâturées conduisent par ailleurs à une hétérogénéité structurale dans le couvert végétal plus importante que dans les prairies fauchées (Kohler et al. 2006b ; Gillet et al. 2010). L'évaluation de la composante *beta* de la diversité permet de rendre compte de cette hétérogénéité spatiale. Existe-il alors des tendances similaires dans la réponse des indices de diversité *beta* en fonction de l'échelle spatiale considérée ?

Par ailleurs, la réponse des communautés végétales, et notamment en termes de changements qualitatifs dans la composition floristique (Scimone et al. 2007 ; Dickson & Gross 2013), peut n'être visible qu'après plusieurs années voire décennies. Le cinquième objectif de ce projet vise à évaluer les changements de composition floristique des prairies jurassiennes au cours des dernières décennies. Différents travaux font état d'une diminution de la diversité (notamment la richesse floristique) dans les prairies au cours des dernières décennies (Homburger & Hofer 2012 ; Wesche et al. 2012). Observe-t-on une tendance similaire dans les prairies jurassiennes ? La diminution du nombre d'espèces dans les prairies est souvent liée à des modifications fonctionnelles. Des changements de composition fonctionnelle peuvent-ils être mis en évidence dans le cas du massif jurassien ?

B. Matériel et méthodes

Dans le cadre développé précédemment, deux études complémentaires ont été développées :

- ✓ une approche synchronique des communautés végétales et animales, des pratiques agricoles et des caractéristiques pédologiques pour un ensemble de parcelles
- ✓ une comparaison diachronique de relevés anciens (datant des années 1990) avec de nouveaux relevés réalisés au même endroit.

Le chapitre qui suit établit l'ensemble des méthodes utilisées pour la réalisation de ces deux études complémentaires.

I. Etude synchronique

La première partie de ce travail de thèse a porté sur une étude synchronique d'un ensemble de parcelles du massif jurassien, afin d'évaluer la réponse des communautés végétales (à plusieurs échelles spatiales) aux variations des pratiques agricoles mais aussi des facteurs édaphiques. Cette partie du travail a été conduite sur un ensemble de parcelles sélectionnées pour répondre au gradient altitudinal du massif jurassien et en concertation avec les agriculteurs.

I.1. Sélection des parcelles

Considérant la morphologie particulière du massif jurassien, une première étape dans la sélection des parcelles incluses dans cette étude synchronique a été de stratifier l'échantillonnage en fonction de cette structure (découpage en différentes zones pédo-climatiques à savoir premier plateau, deuxième plateau et Haute Chaîne). Afin de faciliter la recherche et la sélection des exploitations potentielles (toutes en bovin lait) pour participer à cette étude, nous nous sommes appuyés sur les conseils de professionnels travaillant dans des zones Natura 2000 ou dans le Parc Naturel Régional du Haut-Jura. Nous avons ainsi pu établir une liste d'exploitations potentielles à contacter dans trois secteurs du massif jurassien répondant aux critères d'altitude :

- ✓ la Petite Montagne (située dans les environs d'Orgelet, 39) pour les faibles altitudes
- ✓ le plateau de Maîche (qui s'étend de Pierrefontaine-les-Varans jusqu'à Maîche, 25) pour les altitudes moyennes
- ✓ le Parc Naturel Régional du Haut-Jura pour les fortes altitudes

Les exploitations potentielles retenues étaient des exploitations laitières (bovin lait) dont la production était notamment destinée à la production du fromage d'AOP Comté. Les exploitants agricoles ont dans un premier temps été contacté téléphoniquement afin de s'assurer de leur volonté pour participer à ce projet. Ce sont huit exploitations laitières qui ont ainsi été choisies pour chacun des trois secteurs soit un ensemble de 24 exploitations (Tableau B-1 et Figure B-1).

Une première entrevue avec les agriculteurs sélectionnés a permis de choisir dans leur exploitation deux parcelles : une première dite « de fauche » dont la production sert à la production de fourrage pour le bétail lors des périodes hivernales surtout et la seconde correspondant à un « pâturage » dans laquelle les animaux pâturent. Des contraintes ont toutefois été imposées aux exploitants concernant la sélection des parcelles :

- ✓ La prairie doit être une prairie permanente naturelle et ne pas avoir subi (si possible) de semis ou sur-semis. Les systèmes prairiaux faisant référence à des situations aussi nombreuses que variées, cette condition nous permet de limiter les divergences entre les parcelles liées à des systèmes différents. De plus, seules les prairies à caractère mésophile ont été intégrées à ce travail, pour la même raison qu'évoquée précédemment.
- ✓ Les parcelles doivent être les plus plates possibles ou au moins disposer d'une zone de plat où les relevés seront réalisés (l'utilisation de parcelles situées sur de trop fortes pentes aurait induit un biais : de telles parcelles ne permettent pas l'accès aux engins de fauche et sont donc généralement utilisées en pâturage).

La dichotomie entre prairie de fauche et pâturage est encore très usitée par les exploitants et permet de rendre compte du mode de gestion dominant de la parcelle. L'un des objectifs de ce travail étant de comparer ces deux modes de gestion principaux du massif jurassien, le choix des parcelles a été basé sur l'existence de cette dichotomie. Dans chacune des exploitations retenues, ce sont donc une parcelle vouée à la production de fourrage et une parcelle destinée à recevoir le bétail (pâturage) qui ont été choisie avec le concours des exploitants.

Tableau B-1 : Liste des exploitants ayant participé à l'étude synchronique, classés par secteur géographique.

	Contact	Exploitation	Commune (siège exploitation)
1er plateau : Petite Montagne			
	LEVEQUE Frédéric CHARRIERE Francis	Incorruptiblement verts	Fétigny
	FAVIER Jocelyne		Messia
	HUMBERT Benoît	GAEC Humbert Frères	Chambéria
	VINCENT René	EARL des Champs Fleuris	Bornay
	TONNAIRE Jean-François		Onoz
	RAVIER Pascal/Hugues		Faverge
	ADAM Roland		Coyron
	BERSETH Claude	GAEC de la Chapelle	Chavéria
2ème plateau : plateau de Maîche			
	NICOD Robert	EARL des Myosotis	Saint-Julien-lès-Russey
	JOLY Léon		Guyans-Vennes
	RAMEL Christian		Battenans-Varin
	SIMON Bruno		Plaimbois-Vennes
	DEVILLERS Jérôme		Laviron
	DUFFET Gabriel	EARL Duffet	Pierrefontaine-les-Varans
	RAMPANT Christian		Germéfontaine
	PARATTE Jean-Marie		Les Bréseux
Haute-Chaîne : Parc Naturel Régional du Haut-Jura			
	ADAM Roland		Prénovel
	BOURGEOIS Sylvain		Chapelle des Bois
	POURCELOT Olivier		Longevilles Mont d'Or
	TARBY Claude	EARL des Essarts	Châtelblanc
	CANTEUX Philippe	Ferme des Frasses	Château des Prés
	LEGRAND Eric	GAEC des Thorahys	Lamoura
	REGAD Denis		Septmoncel
	PERRARD Jean-Louis		Les Moussières

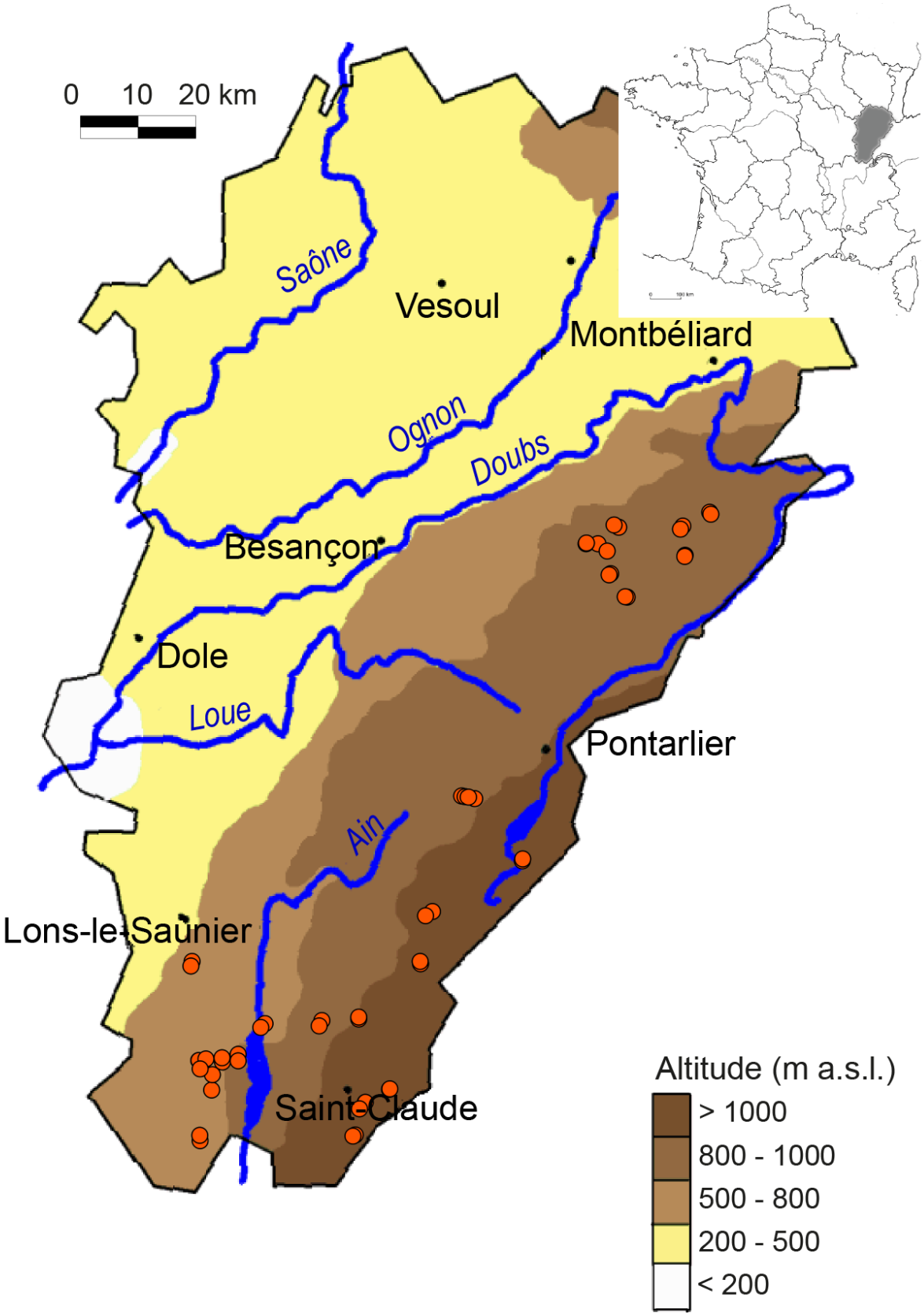


Figure B-1 : Carte de localisation des parcelles intégrées à l'étude synchronique.

I.2. Acquisition des données

I.2.1. Inventaires floristiques

Les inventaires floristiques pour la totalité des parcelles ont été réalisés de mai à juillet 2011. Pour chacune des parcelles retenues, un échantillonnage de la végétation à plusieurs échelles a été choisi. Un plan d'échantillonnage inspiré du *Modified-Whittaker nested vegetation sampling method* de Stohlgren et al. 1995 a été utilisé. Les modifications apportées à ce protocole sont les suivantes :

- ✓ Les différentes échelles doivent être échantillonnées sur des placettes de forme équivalente. Un rectangle a donc utilisé pour toutes les échelles car il semble plus efficace que les formes carrées dans l'évaluation de la richesse spécifique (Stohlgren et al. 1995).
- ✓ Le ratio entre la longueur et la largeur de chacune des placettes doit être identique entre les différentes échelles. Celui-ci a été fixé à 1,6 ce qui semble un bon compromis pour ne pas travailler sur une forme carrée sans aboutir à une bande de végétation.
- ✓ On utilise dans notre cas un protocole non-imbriqué afin de ne pas restreindre les analyses qui seront ensuite envisageables. En effet, l'imbrication des échelles est utile lorsque l'on étudie les courbes d'accumulation d'espèces sur une gamme d'échelles mais pose des problèmes (d'auto-corrélation spatiale notamment) pour d'autres types d'analyses (de diversité par exemple).
- ✓ Différentes surfaces, qui permettent de témoigner des effets des pratiques agricoles à plusieurs échelles spatiales, ont été retenues pour ce travail, à savoir : 0,01 m² ; 1 m² ; 10 m² et 1000 m². Nous avons choisi de travailler avec 4 placettes pour les surfaces intermédiaires (1 et 10 m²) et 8 placettes pour les plus petites surfaces (0,01 m²).
    - La surface de 0,01 m² a été choisie car cette échelle fine rend compte des interactions biotiques entre les espèces végétales. Elle correspond également à l'échelle de la bouchée pour le bétail.
    - La surface de 1 m² représente quant à elle la surface du pas (du sabot) pour les animaux, alors que celle de 10 m² correspond à l'animal dans sa totalité.

Les caractéristiques des différentes placettes d'échantillonnage sont données dans le tableau ci-dessous (Tableau B-2).

Tableau B-2 : Descriptif des placettes étudiées dans chacune des parcelles de l'étude synchronique.

Surface (m²)	Longueur (m)	Largeur (m)	Nombre de placettes
1000	40	25	1
10	4	2,5	4
1	1,25	0,8	4
0,01	0,125	0,08	8

Le dispositif d'observation a été construit de telle sorte que toutes les placettes soient exclues les unes des autres sauf pour la surface de 1000 m² qui représente la limite externe de nos prospections. Les différentes surfaces ont ensuite été réparties sur l'ensemble des 1000 m², que ce soit en périphérie de cette surface ou en son centre. Une attention particulière a été apportée afin que les diverses placettes d'une surface donnée occupent des positions variables dans la plus grande surface (périphérie vs. centre). Il en résulte le dispositif ci-dessous (Figure B-2):

Figure B-2 : Protocole d'analyse de la végétation à différentes échelles spatiales pour les parcelles retenues dans l'étude synchronique.

Ce dispositif a été utilisé sur chacune des parcelles avec une orientation constante (la petite longueur du rectangle de 1000 m² représentant l'axe Nord-Sud), ceci afin de limiter la subjectivité lors

du choix de l'orientation. Au sein de la parcelle, le rectangle a été positionné sur la zone la plus plate possible, en évitant une proximité trop importante avec les bordures de parcelle et les éventuels éléments boisés.

Un enregistrement des coordonnées GPS a été réalisé au coin du rectangle situé au Sud-Ouest et des photos ont été prises pour chacune des parcelles.

Pour chacune des placettes, la liste des espèces a été dressée et un code de dominance de Braun-Blanquet (comptant sept degrés : r, +, 1, 2, 3, 4, 5, Tableau B-3) a été attribué à chacune d'elle. Les codes de dominance font référence au recouvrement absolu, c'est-à-dire la surface occupée par une espèce végétale par rapport à la surface de la placette, sans tenir compte des autres espèces. Après prospection de toutes les surfaces de 0,01, 1 et 10 m², les espèces non observées dans ces placettes mais présentes sur le rectangle de 1000 m² ont été ajoutées. Au niveau de cette surface de 1000 m², on dispose ainsi de la liste complète des espèces présentes sur cette surface, sans notion d'abondance (trop difficile à appréhender précisément à cette échelle).

Tableau B-3 : Intervalles de recouvrement correspondant aux différents degrés de l'échelle de Braun-Blanquet.

Code de B-B	Recouvrement absolu correspondant
r	plante rare, quelques pieds
+	R < 1%
1	1% < R < 5%
2	5% < R < 25%
3	25% < R < 50%
4	50% < R < 75%
5	R > 75%

Tous les relevés ont ensuite été saisis dans un système de gestion de bases de données, l'application 4D Phytobase 8.1.1 (Gillet 2010), et les recouvrements absolus des espèces présentes dans les différents relevés ont été convertis en recouvrements relatifs, pour lesquels la somme des recouvrements de toutes les espèces présentes dans une placette est égale à 100%.

I.2.2. Données agronomiques

Un questionnaire à destination des agriculteurs a été élaboré et visait à connaître, avec la plus grande précision possible, les pratiques agricoles appliquées depuis 10 ans sur les différentes parcelles étudiées mais également de façon plus détaillée sur l'année en cours, à savoir 2010-2011 (Annexe 1).

La première partie de ce document avait pour objectif de nous renseigner sur les exploitations en elles-mêmes : leur situation géographique ; le nombre de personnes impliquées dans l'exploitation ; la surface agricole ; les nombre de bêtes ; les sources de revenus ; le type de production dérivée en cas de production laitière ; etc.

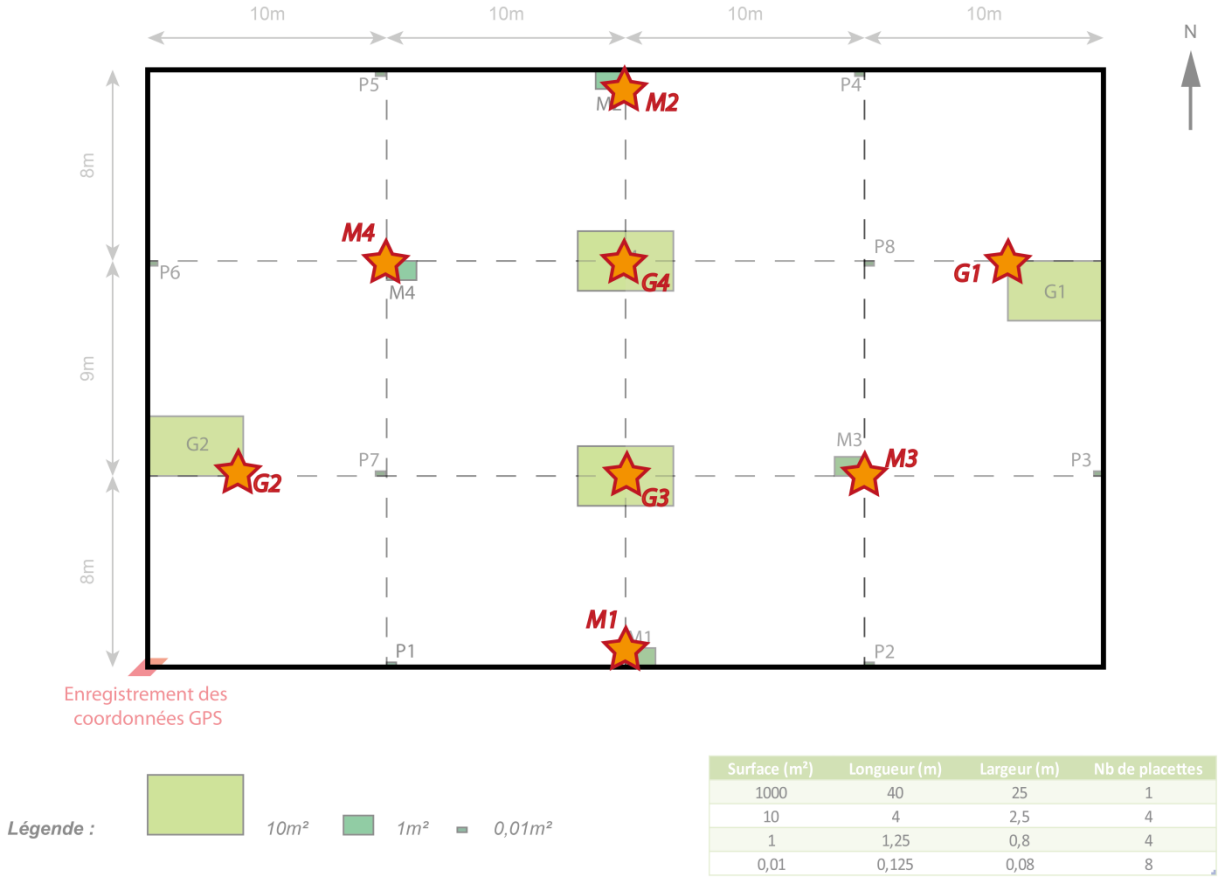
La seconde partie de ce questionnaire portait sur la parcelle proprement dite et était découpée en différentes sous-partie :

- ✓ les généralités relatives à cette parcelle avec notamment sa localisation géographique, la distance qui la sépare de l'exploitation, sa surface ainsi que le type de prairie (permanente, semée, etc.).
- ✓ la production de fourrage avec le nombre de coupes, les rendements des deux premières coupes, le conditionnement du fourrage et le type de bétail auquel ce fourrage est destiné.
- ✓ le pâturage qui prend en compte le type de bétail et le nombre d'animaux pour chaque type ainsi qu'une indication de la durée des passages, de leur fréquence pluriannuelle et du calendrier sur la parcelle. Des indications précises ont été recueillies pour le pâturage de l'année en cours, avec le nombre de jours et de nuits passés par chaque type de bétail sur la parcelle.
- ✓ la fertilisation avec, pour chaque type de produits fertilisants utilisés, les quantités apportées, les fréquences pluriannuelles ainsi que la période de l'année qui concerne ces épandages. Une fois encore, des données précises sur la date des épandages de l'année en cours et les quantités de fertilisants ont été recueillies. Les différents produits fertilisants ont été classés en fonction de leur nature. Outre les engrais de synthèse issus du commerce, les engrais de ferme ont été classés comme suit : lisier de bovins ; lisier de porcs ; lisiers ovins ; fumier de bovins ; fumier de bovins composté ; autres produits (notamment purin).
- ✓ les pratiques agricoles associées concernant les apports d'autres amendements tels que la chaux ou encore les techniques de travail du sol employé sur cette surface.

Les entretiens avec les exploitants ont été réalisés à l'automne 2011.

I.2.3. Données pédologiques

Les mêmes parcelles ont également fait l'objet d'une description pédologique avec des sondages de profondeur et des prélèvements de sol en vue d'analyses ultérieures en laboratoire. L'objectif était de recueillir des données à l'échelle de la parcelle (ou plus précisément à l'échelle des 1000 m² représentant la surface de nos investigations de terme de flore). Afin de prendre en compte l'hétérogénéité des conditions pédologiques sur cette surface, nous avons fait le choix de ne pas se limiter à une seule caractérisation mais à l'inverse de multiplier les échantillons sur chaque parcelle pour ensuite les réunir en un échantillon composite. Ainsi, les sondages et prélèvements ont été calés sur les relevés floristiques, la localisation GPS et l'orientation constante des rectangles de 1000 m² permettent une relocalisation facilitée de la zone étudiée. Ces descriptions pédologiques ont donc été associées aux relevés floristiques de 1 et 10 m², soit huit sondages et prélèvements pour chacune des parcelles (Figure B-3). Ils ont été réalisés en juin 2013.



Surface (m²)	Longueur (m)	Largeur (m)	Nb de placettes
1000	40	25	1
10	4	2,5	4
1	1,25	0,8	4
0,01	0,125	0,08	8

Figure B-3 : Protocole d'échantillonnage des sols (épaisseur et prélèvements) dans les parcelles de l'étude synchronique.

I.2.3.a.Sondages d'épaisseur de sol

Les sondages d'épaisseur de sol ont été réalisés à la canne pédologique, permettent d'estimer le sol entre 0 et 1 m de profondeur.

I.2.3.b.Prélèvements de sol

Associés aux sondages d'épaisseur de sol, des prélèvements de la couche superficielle (0 – 10 cm) du sol ont été réalisés en vue d'analyses ultérieures en laboratoire. Une motte d'environ 10 cm x 5 cm, sur une profondeur maximale de 10 cm (moins si le sol était trop peu épais pour permettre un tel prélèvement) a ainsi été prélevée à chacun des emplacements des relevés floristiques de 1 et 10 m².

NB : une parcelle n'a pas pu être analysée du point de vue pédologique du fait de la récente construction d'un nouveau bâtiment d'exploitation sur cette parcelle.

I.3. Transformation des données brutes

I.3.1. Calculs de diversité pour la végétation

I.3.1.a.Sélection des traits fonctionnels

Un ensemble de traits a été choisi pour évaluer la réponse fonctionnelle des communautés végétales aux pratiques de gestion, basé sur les précédents travaux qui ont démontré leur intérêt pour rendre compte des effets des pratiques agricoles (voir paragraphe A.III.3.2).

Ainsi, les analyses de diversité fonctionnelle ont été réalisées pour la hauteur végétative maximale (Hmax), la distribution des feuilles autour de la tige (LD, correspondant à 6 types de distribution), le contenu en matière sèche des feuilles (LDMC), la surface spécifique foliaire (SLA), la masse des graines (SM), le type de reproduction végétative (CGO, réparti en 19 catégories) ainsi que les stratégies CSR de Grime (CSR). Ces différents traits ont été choisis en raison de leur relation précédemment démontrée avec les pratiques de gestion agricole (voir paragraphe A.III.3.2). Par ailleurs, ces traits présentaient également un faible pourcentage de données manquantes dans notre jeu de données, variant entre 0 et 10% (Tableau B-4).

Tableau B-4 : Récapitulatif du nombre et pourcentage de valeurs de traits manquantes pour l'ensemble des espèces recensées au cours de l'étude synchronique.

	Etude synchronique (197 sp)	
	Nb espèces manquantes	***%***
CSR	0	0
Hauteur max	0	0
LDMC	20	10,15
LD	8	4,06
SM	12	6,09
SLA	11	5,58

I.3.1.b.Arbre phylogénétique

Dans le cas de la diversité phylogénétique, nous avons choisi de travailler avec un arbre phylogénétique contenant uniquement les espèces observées dans ce travail plutôt que d'utiliser un super-arbre qui prend en compte un nombre beaucoup plus important d'espèces mais avec une précision plus limitée (Flynn et al. 2011). La matrice moléculaire utilisée a été basée sur des séquences de deux gènes codant pour des protéines chloroplastiques (rbcL et matK), qui ont été obtenues grâce à la base de données GenBank. Les séquences ont été alignées en utilisant le logiciel ClustalX 2.1 (Larkin et al. 2007) puis ont été ajustées manuellement à l'aide du logiciel Se-Al1.0al pour les deux marqueurs. Une analyse combinée de ces deux ensembles de données a été réalisée suite par l'approche bayésienne MCMC (Monte Carlo par chaînes de Markov) avec le logiciel BEAST 1.5.3 (Drummond & Rambaut 2007). Le logiciel MrModeltest 2.0 (version 2.0, Centre de Biologie Evolutive, Université d'Uppsala, Suède) a été utilisé pour choisir le modèle de substitution de nucléotides qui correspond le mieux aux données, sur la base du critère d'information d'Akaike. Le modèle choisi est le modèle réversible de temps général (GTR, Yang 1994). Les liens de parentés entre différentes familles ont été contraints en utilisant la phylogénie de l'APG III (APG 2009) dans BEAST afin de calibrer les taux d'évolution moléculaire de chaque lignée pour les Angiospermes (Bell et al. 2005). Pour le calcul de longueur des branches, nous avons utilisé une horloge moléculaire qui permet de prendre en compte l'hétérogénéité de l'évolution entre les lignées (Drummond et al. 2006). La topologie de l'arbre ultramétrique a ensuite été enregistrée dans un format Newick pour permettre la réalisation des calculs dans le logiciel R. L'indice de Rao pour la facette phylogénétique a ainsi été pondéré par les distances ultramétriques de l'arbre phylogénétique.

I.3.1.c. Choix des indices de diversité

La récente mise en lumière de la complémentarité des approches taxonomique, phylogénétique et fonctionnelle a abouti à un accroissement important du nombre d'indices de diversité, dont certains présentent des redondances ou de fortes similitudes (Cavender-Bares et al. 2009 ; Swenson 2011). L'un des objectifs de ce projet étant de comparer les différentes facettes de la diversité, nous avons fait le choix d'utiliser l'entropie quadratique de Rao (de Bello et al. 2010) modifiée par la correction des « numbers equivalents » (Jost 2007). Ainsi utilisée, cette métrique permet de raisonner en équivalents du nombre d'espèces et autorise la comparaison des différentes facettes entre elles.

Dans tous les cas, les abondances des différentes espèces sont utilisées comme une première pondération. Dans le cas de la diversité fonctionnelle, une deuxième pondération est appliquée et concerne les distances des espèces prises deux à deux pour chacun des traits fonctionnels sélectionnés. Le calcul d'une diversité multi-trait, intégrant les distances entre les espèces pour un ensemble de traits, est possible grâce à l'entropie de Rao. Ceci étant, l'utilisation d'une telle méthode engendre par la suite des incertitudes dans l'interprétation des résultats portant sur cette diversité fonctionnelle car elle ne permet pas de connaître précisément le(s) trait(s) impliqué(s) dans la réponse observée (Lepš et al. 2006). Une méthode de calcul uni-trait a donc été choisie dans le cadre de ce travail, pour un ensemble de traits.

Par ailleurs, les données manquantes concernant les valeurs de traits ont été traitées comme des données absentes : elles n'interviennent alors pas dans le calcul de diversité fonctionnelle. Le choix d'utiliser les valeurs moyennes des traits pour remplacer les valeurs manquantes a également été testé, avec des différences mineures dans les indices de diversité fonctionnelle obtenu par rapport à la méthodologie retenue.

I.3.2. Transformation des données agronomiques

Les données agronomiques recueillies par les questionnaires soumis aux exploitants ne permettaient pas une exploitation directe des données brutes. Ces données ont ainsi été transformées afin de pouvoir les utiliser pour des analyses statistiques ultérieures.

I.3.2.a.Régime de fauche

Le nombre de coupes moyen sur les parcelles a été calculé sur la base des données relatives à l'année en cours et aux années précédentes. Par ailleurs, le rendement des deux premières coupes

(estimé par l'exploitant sur la base de ses fenaisons) a été considéré comme correspondant à la masse de matière sèche obtenue par la première et la deuxième coupe respectivement.

Les dates respectives de la première et de la deuxième coupe réalisées en 2011 ont été transformées en jours calendaires.

I.3.2.b.Régime de pâturage

Les données concernant le pâturage des parcelles ont été obtenues pour l'année en cours de façon relativement précise et des indications plus sommaires sur la durée du pâturage par les différents types de bétail (4 classes de durée) ont été recueillies pour les 10 dernières années.

Pour l'année en cours, les données brutes accumulées faisaient état du nombre de jours et de nuits occupés par chaque type de bétail sur tout ou partie de la surface de la parcelle durant une année. Nous avons ici fait le choix de questionner les exploitants séparément sur le nombre de journées et le nombre de nuits pâturées afin de ne pas négliger ce pâturage nocturne. En effet, les actions du bétail diffèrent entre le jour et la nuit (broutage plutôt le jour et défécation plus importante la nuit) ce qui conduit parfois les exploitants à négliger les nuits passées par le(s) troupeau(x) sur la parcelle alors que dans certains cas, ceci représente l'essentiel du pâturage.

Le nombre d'animaux de chaque type a tout d'abord été converti en nombre d'UGB selon le tableau ci-dessous (Tableau B-5). Pour chacun des types de bétail, le nombre d'UGB ainsi calculé a ensuite été rapporté aux nombre de jours et de nuits passés sur l'équivalent d'un hectare de surface. La somme de ces valeurs nous renseigne alors sur la charge en bétail exprimée en UGB jours $ha^{-1}an^{-1}$.

Une indication de la présence ou de l'absence potentielle de chacun des types de bétail a été utilisée dans les analyses (vaches laitières, génisses, vaches taries, bovin viande, équins, avec un code de 0 ou 1). Par ailleurs, la date du début du pâturage pour 2011 a été renseignée grâce aux jours calendaires.

Tableau B-5 : Tableau des équivalences des différents types de bétail en Unités Gros Bétail (UGB, source Agreste).

Catégorie d'animal	Equivalent UGB
1 vache laitière	1 UGB
1 vache allaitante	0,70 UBG
1 génisse de moins d'un an	0,30 UGB
1 génisse de 1 à 2 ans	0,60 UGB
1 génisse de plus de 2 ans	0,80 UGB
1 vache tarie	0,80 UGB
1 bovin viande de moins d'un an	0,30 UGB
1 bovin viande de 1 à 2 ans	0,60 UGB
1 bovin viande de plus de 2 ans	0,70 UGB
1 équin de plus de 6 mois	1 UGB

I.3.2.c. Fertilisation

De même que pour les indications de pâturage, les données concernent d'une part la fertilisation moyenne subie par un hectare de parcelle durant ces dix dernières années et la seconde partie porte sur les apports reçus au cours des 12 mois précédant les relevés floristiques (de juin 2010 à avril 2011).

Les engrais de ferme se distinguent des fertilisants commerciaux car alors que la totalité des nutriments (et notamment l'azote) apportés par les engrais synthétiques est disponible pour les plantes, seule une partie de l'azote issu des engrais de ferme peut être directement assimilée par les plantes (principalement sous la forme d'azote nitrique NO_3^-). Il s'agit de la fraction disponible. La part restante de l'azote doit d'abord être minéralisée (transformation de l'azote organique en NO_3^-) par les micro-organismes du sol avant de pouvoir être absorbés par les plantes pour leur croissance.

Pour chacun des engrais de ferme considérés dans ce travail, nous avons évalué les quantités d'azote (N), de phosphore (P) et de potassium (K) apportées par hectare de surface prairiale. Dans le cas particulier de l'azote, nous avons évalué d'une part la quantité totale apportée mais aussi la proportion d'azote assimilable par les plantes immédiatement après épandage et celle disponible après un laps de temps de quelques années. La transformation des quantités des divers types de fertilisants en quantités de nutriments apportés a été basée sur des estimations moyennes françaises (Schvartz et al. 2005). Les teneurs en azote disponible à court et moyen terme ont été basées sur les normes suisses (Sinaj 2009). Le tableau ci-dessous rend compte des différentes valeurs utilisées pour ces calculs (Tableau B-6). La disponibilité de l'azote à moyen terme étant renseignée comme un intervalle, nous avons systématiquement considéré la valeur la plus élevée.

La somme des nutriments apportés par les différents types de fertilisants permet d'obtenir les valeurs de N, P, K et N disponible apporté durant les 12 mois précédant les relevés floristiques. Concernant la fertilisation à moyen terme, une pondération a été utilisée afin de prendre en compte la fréquence d'épandage des différents fertilisants. Ainsi, la somme des nutriments apportés par les différentes sources, après pondération par la fréquence pluri-annuelle, donne les valeurs moyennes de N (total et disponible), P, K reçus par la parcelle sur une durée d'un an.

Les apports de nutriments dus à des fertilisants inorganiques commerciaux ont été calculés sur la base des contenus NPK de chacun des produits utilisés (exprimés en kg.100kg) et rapportés à un hectare. Les apports de N, P et K ont ainsi été calculés pour chaque type de fertilisants pris séparément puis la somme des quantités issues des différentes sources (non-pondérée pour les 12 derniers mois et pondérée par la fréquence d'épandage pour la fertilisation à moyen terme) donne la fertilisation moyenne par hectare.

Afin de tenir compte les quantités totales d'azote reçu par les prairies, nous avons également évalué les apports dus aux restitutions du bétail lors des périodes de pâturage ainsi que les dépositions atmosphériques. Les apports d'azote dus aux déjections du bétail ont été estimés dans d'autres travaux qui font état de 0,236 et 0,315 kg N par UGB et par jour pour les dépôts de bouses et d'urine respectivement (Sinaj 2009). En multipliant ces valeurs par la charge en bétail calculée précédemment, on obtient ainsi les apports moyens d'azote pour une année liés au pâturage des surfaces prairiales. Comme pour les engrais de ferme, la part d'azote disponible de ces restitutions a été estimée en utilisant les normes ci-dessus (Tableau B-6), en considérant la valeur du fumier pour les bouses et celle du purin pour l'urine.

NB : l'évaluation des quantités d'azote dues aux restitutions du bétail n'a pu être calculée que pour l'année 2011 car les données précises concernant la charge en bétail n'ont pas été renseignées pour les années précédentes.

Les quantités d'azote apporté par les dépôts atmosphériques ont été estimées à 15 kg N par hectare et par an (CFHA 2005).

Tableau B-6 : Coefficients utilisés pour la conversion des apports d'engrais de ferme en unités NPK (source Chambre d'Agriculture du Gers) et en azote disponible (% de l'azote total ; source Sinaj 2009).

	Azote (N)	Phosphore (P)	Potassium (K)	N disponible durant l'année d'application	N disponible à moyen terme
	(unités/t ou unités/m^3)			*en % du N total*	
Lisier de porcs	3,8	2,5	2,7	60	50-70
Lisier de bovins	3,5	1,2	3,8	55	50-70
Fumier de bovins	5,8	2,3	9,6	25	25-50
Fumier de bovins composté	8	5	14	25	25-50
Purin	1,6	0,8	2,4	70	65-85

I.3.2.d. Utilisation des données agronomiques dans les analyses statistiques ultérieures

La totalité des données recueillies au cours de ces enquêtes n'a pas pu être utilisée pour les analyses statistiques ultérieures en raison notamment de la qualité des données (nombreuses données manquantes ou incertitudes).

Ainsi, nous avons retenu le nombre de coupes annuelles ainsi que les rendements moyens en ce qui concerne les données de fenaison. Le pâturage a été intégré grâce à la charge en bétail annuelle, une indication du type de bétail présent sur la parcelle a également été utilisée (présence/absence pour chaque type de bétail considéré). Enfin, les régimes de fertilisation ont également été intégrés dans nos analyses par le biais des quantités d'azote reçues par les surfaces prairiales, qu'il s'agisse des quantités totales ou uniquement de la part d'azote disponible pour les plantes (sous formes de composés minéraux). Le phosphore et le potassium n'ont pas été considérés dans nos analyses en raison de la forte corrélation existant entre les quantités d'azote apportées et celles des autres nutriments (Figure B-4).

Les différents types de fertilisants ont également été pris en compte lors des études approfondies de l'effet des régimes de fertilisation sur la diversité végétale. Nous avons ainsi considéré séparément l'azote apporté par les lisiers, les fumiers, les fertilisants industriels et les restitutions dues aux déjections du bétail lors des périodes de pâturage.

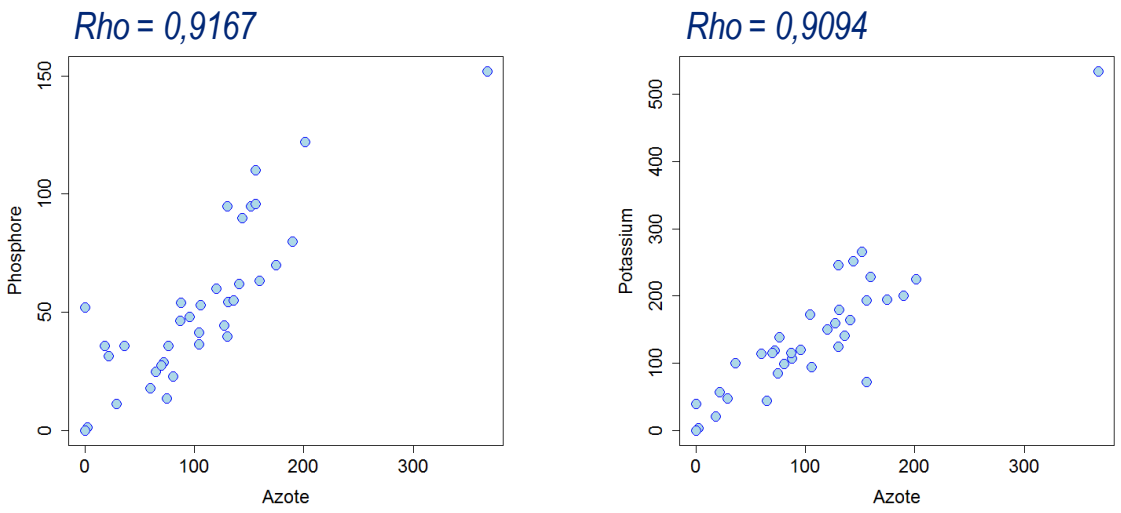


Figure B-4 : Corrélation existant entre les apports d'azote, de phosphore et de potassium issus des engrais de ferme et des fertilisants industriels pour les parcelles de l'étude synchronique.

I.3.3. Analyses de sol

Les échantillons de sol prélevés dans les différentes parcelles ont subi plusieurs étapes de transformation afin de les rendre utilisables pour les analyses ultérieures en laboratoire, qui ont été sous-traitées au Laboratoire d'Analyses des Sols d'Arras.

- ✓ Les échantillons ont tout d'abord été séchés à l'air libre individuellement (en les disposants sur des papiers filtres, remplacés régulièrement), jusqu'à ce que l'humidité relative de ces échantillons soit la plus faible possible. Cette étape de séchage a été réalisée durant la période estivale, facilitant le séchage des échantillons. La matière organique grossière a été retirée (résidus végétaux, animaux) de même que les éléments grossiers inorganiques de type cailloux. Les échantillons ont été concassés manuellement de plus en plus finement au fur et à mesure de leur séchage afin de détruire au maximum les agrégats.
- ✓ La plupart des analyses requiert de travailler sur la phase fine dont les agrégats sont inférieurs à 2 mm. Pour ce faire, les échantillons ont été broyés finement à l'aide d'un pilon et d'un mortier (Figure B-5). Une fois broyés, les échantillons sont tamisés à l'aide d'un tamis d'une maille de 2 mm (Figure B-5).

Les conditions pédologiques varient sur des échelles spatiales très fines, rendant leur évaluation difficile. Dans notre cas, la comparaison des conditions pédologiques à l'intérieur d'une même parcelle ne faisait pas partie de nos objectifs. Cependant, la réalisation de différents prélèvements dans

chaque parcelle avait pour objectif de prendre en compte la variabilité des caractéristiques du sol au sein de notre dispositif expérimental (dans le rectangle de 1000 m² utilisé pour les relevés floristiques). Pour cette raison, les 8 échantillons de sol relatifs à une parcelle n'ont pas été analysés séparément mais ont été préalablement mélangés avant toute analyse. Ainsi, pour chacun des 8 prélèvements relatifs à une parcelle, un volume de 200 mL de sol tamisé a été prélevé puis mélangé.

Une fois conditionnés, les échantillons composites ont été envoyés au LAS d'Arras pour la réalisation des analyses suivantes :

- ✓ Humidité relative qui correspond à la teneur en eau résiduelle lorsque les échantillons sont passés à 105°C (NF ISO 11465).
- ✓ pH de l'eau (NF ISO 10390).
- ✓ Granulométrie à 5 fractions sans décarbonatation (NF X 31-107). Elle permet de connaître les taux d'argile (< 2 µm), de limons fins (2 - 20 µm), de limons grossiers (20 - 50 µm), de sables fins (50 – 200 µm) et de sables grossiers (200 – 2000 µm).
- ✓ Carbone organique et azote total (NF ISO 10694 et NF ISO 13878).
- ✓ Phosphore (P_2O_5) évalué par la méthode Joret-Hébert (NF X 31-161).
- ✓ Capacité d'échange cationique (CEC) évalué grâce à la méthode Metson (NF X 31-130).
- ✓ Contenu en cations (Ca, Mg, K, Mn) échangeables à l'acétate d'ammonium (NF ISO 22036).

Figure B-5 : Phases de préparation des échantillons de sol avant leur analyse en laboratoire. Après avoir été séché, chaque échantillon est broyé à l'aide d'un pilon et d'un mortier (image du haut) puis sont tamisés à 2 mm (en bas à gauche) afin de récupérer la fraction fine (en bas à droite).

II. Etude diachronique

II.1. Sélection des parcelles

L'objectif de l'étude diachronique était de comparer les communautés végétales prairiales (en termes de composition et de diversité) issues d'anciens relevés floristiques avec de nouveaux relevés réalisés au même endroit. La base de données de relevés anciens dont nous disposions était celle du CBNFC ainsi que les relevés réalisés par le Comité Interprofessionnel du Gruyère de Comté (CIGC) dans la région de Franche-Comté. Un total d'environ 3500 relevés étaient ainsi disponibles, avec cependant des informations fragmentaires dans certains cas (localisation géographique précise ou/et date). Seuls les relevés localisés dans le massif jurassien présentaient un intérêt dans notre cas, d'où notre choix de créer une première sélection afin de se limiter aux départements du Doubs et du Jura (Figure B-6). La plupart des relevés alors disponibles étaient datés des années 1990 à aujourd'hui. Par ailleurs, les hypothèses de changements des pratiques agricoles étant attribuées aux années 1990 (voir paragraphe A.V.3.2.c), seules les prospections comprises entre 1990 et 2000 ont été retenues.

D'autres critères de sélection ont ensuite été ajoutés à savoir disposer de la date précise, de l'auteur des relevés ainsi que de coordonnées GPS précises. Une fois cette première sélection effectuée, les 587 relevés restants ont été projetés dans un SIG (Figure B-6) puis sur photos aériennes. Cette phase a permis de supprimer les relevés qui ne se situaient pas en milieu prairial ainsi que ceux dont la localisation était incertaine.

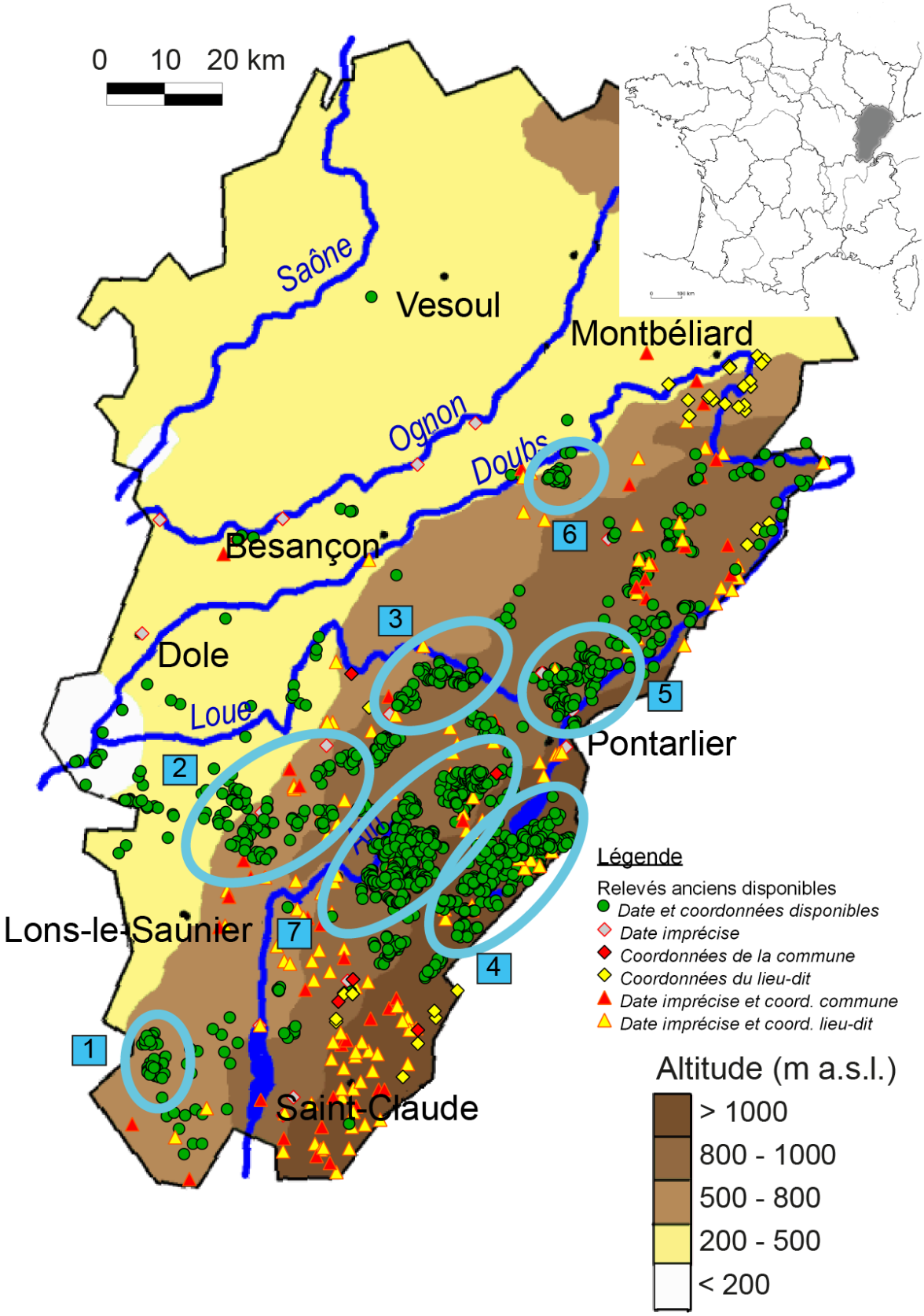


Figure B-6 : Carte de localisation des relevés anciens issus des bases de données du CBNFC et du CIGC. Les relevés sont ici classés en fonction de leur fiabilité du point de vue de leur localisation géographique et de la date du relevé.

Les autres critères de sélection ensuite appliqués portaient sur l'existence d'une date précise du relevé, l'auteur (ce qui nous permet indirectement de connaitre la méthodologie utilisée lors de ces prospections et donc la surface du relevé) et les coordonnées GPS. La carte ci-dessous fait aussi état des problèmes de localisation et/ou de date de certains relevés qui ne sont par exemple renseigné que par les coordonnées GPS de la commune. (Figure B-6). Elle reflète également les disparités dans la répartition des relevés et qui témoigne de la prospection privilégiée de certains secteurs. Ainsi, pour faciliter les prospections et envisager par la suite des analyses plus fines pour différents secteurs géographiques, nous avons fait le choix de sélectionner des zones dans lesquelles se concentrent les relevés anciens précisément datés et localisés :

- ✓ le secteur de la Petite Montagne (communes de Loisia et Gigny principalement) (1)
- ✓ le secteur de Plasne – Thésy (2)
- ✓ le secteur de Déservillers (3)
- ✓ le secteur de Mouthe et le PNR du Haut-Jura (4)
- ✓ le secteur de Gilley et Maisons-du-Bois-Lièvremont (5)
- ✓ le secteur de Lomont-sur-Crête (6)
- ✓ le secteur de Frasne – Censeau (7)

Contrairement aux six secteurs énumérés ci-dessus et qui ne font généralement référence qu'à un intervalle de temps très restreint, le secteur 7 qui s'étend de Censeau à Frasne compte quant à lui une plus grande variété dans les dates de réalisation des relevés floristiques. Ce secteur s'avère donc particulièrement intéressant pour révéler l'évolution de la végétation prairiale pendant plus d'une décennie sur une zone géographique restreinte.

Les relevés restant après cette phase de sélection ont été projetés sur des photos aériennes afin de s'assurer du contexte agricole actuel similaire (toujours un milieu prairial) mais également d'éliminer les relevés dont la localisation était trop incertaine (en lisière de forêt notamment, en bord de routes ou à l'interface de deux parcelles identifiées grâce aux photos aériennes. Les relevés trop proches les uns des autres (situés dans la même parcelle ou à une distance inférieure à 100 m) ont également été supprimés.

Parmi les relevés restants après cette sélection, 150 ont fait l'objet d'une nouvelle investigation pendant le printemps 2012 (Figure B-7).

II.2. Inventaires floristiques

Pour ces 150 relevés, répartis sur les sept secteurs géographiques mentionnés précédemment, la méthode utilisée était celle du relevé phytosociologique. En 2012, nos investigations ont été réalisées sur une surface approximative de 200 m², le temps passé sur le relevé dépendant de la richesse en espèces. En effet, après 5 minutes sans enregistrement de la présence d'une nouvelle espèce, le relevé prend fin. Dans le cas des relevés anciens, qui ont pour la plupart été réalisé par Jean-Claude Monnet et Florence Compagnon (appartenant à a base de données du CIGC), la technique dite de « l'escargot » a été appliquée. A partir d'un point de départ centré dans une zone de végétation homogène, la végétation est progressivement échentillonner en s'éloignant du point de départ. Dans ce cas, aucune surface particulière n'est délimitée (même visuellement), le relevé se terminant dans tous les cas après 20 minutes de prospection.

Au sein de cette surface, la totalité des espèces vasculaires a été recensée et pour chacune d'elles, un code de dominance a été attribué selon l'échelle à 7 degrés de Braun-Blanquet (faisant état du recouvrement absolu de chaque espèce par rapport à la surface du relevé).

Les relevés ainsi réalisés ont ensuite été intégré dans la base de données 4D Phytobase (Gillet 2010) et les recouvrements absolus de chaque espèce végétale ont été transformés en recouvrements relatifs (la somme du recouvrement de toutes les espèces recensées étant égale à 100%).

Différentes métriques, évaluées pour caractériser les communautés végétales observées) ont ensuite pu être calculées pour les anciens relevés et les nouveaux relevés associés. Il s'agit :

- ✓ des indices de Simpson (diversité N2) et la richesse spécifique (N0) (Hill 1973)
- ✓ des indices de diversité phylogénétique et fonctionnelle basée sur l'entropie quadratique de Rao. Les traits considérés sont les mêmes que ceux étudiés dans l'étude synchronique à savoir : la hauteur maximale végétative, le distribution des feuilles autour de la tige, la teneur en matière sèche des feuilles, la surface spécifique foliaire, la masse des graines, le type de reproduction clonale et les stratégies CSR de Grime.
- ✓ des valeurs écologiques indicatrices basées sur Landolt et al. (2010). Les valeurs à l'échelle des différentes communautés ont été obtenues en pondérant la valeur écologique pour une espèce donnée par son amplitude écologique (plus ou moins importante si les espèces sont sténoèces ou à l'inverse euryèces). Les valeurs écologiques utilisées intègrent les exigences écologiques des espèces pour :
    - la lumière (viL)

- l'humidité (viF)
- la température (viT)
- la continentalité (viK)
- l'humus (viH)
- l'aération du sol (viD)
- la quantité de nutriments (viN)

… mais aussi :

- la tolérance à la défoliation
- la toxicité
- le degré d'indigénat et d'invasibilité
- le degré d'artificialisation (qui découle de l'influence anthropique sur les conditions abiotiques, « urbanity » au sens de Wittig et al. 1985)
- la valeur pastorale (basée sur les qualités fourragères des espèces, Daget & Poissonet 1991, données issues de l'INRA)

✓ des stratégies CSR de Grime (Grime 1974 ; 2007) qui permettent de classer les espèces dans un espace tridimensionnel en fonction de leur capacité de résistance à la perturbation (espèces à stratégie R), de tolérance au stress (S) et de leur aptitude compétitive (stratèges C).

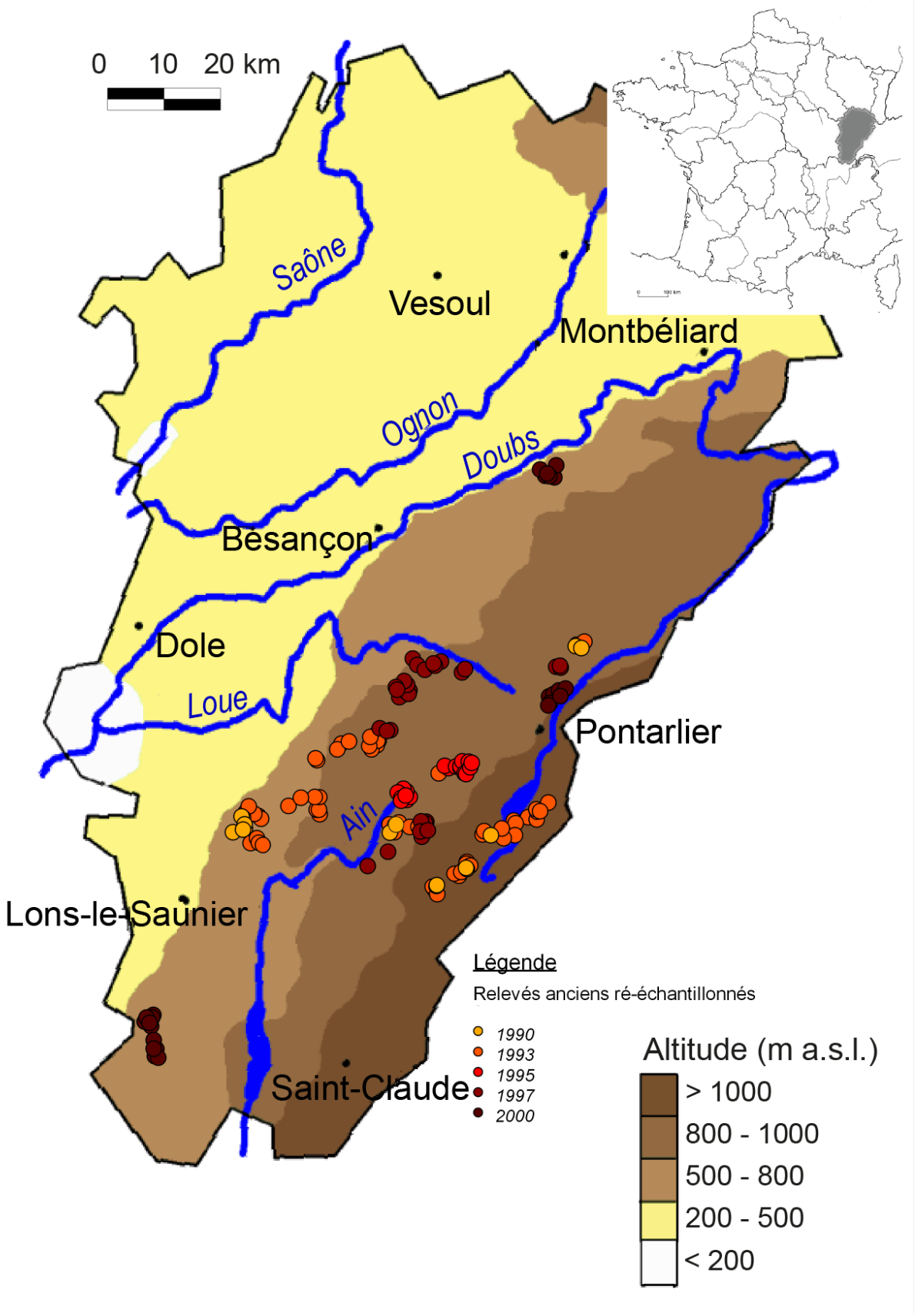


Figure B-7 : Carte de localisation des relevés anciens ayant fait l'objet d'une nouvelle investigation en 2012.

C. Réponse de la diversité prairiale aux modes de gestion actuels

Dans un premier chapitre sont présentés les résultats de la réponse des communautés végétale aux principaux modes de gestion enregistrés dans le massif jurassien (pâturage strict et parcelle à gestion mixte fauche-pâturage) ainsi qu'aux pratiques agricoles évaluées dans leur complexité. Ces résultats ont fait l'objet d'une publication acceptée dans *Applied Vegetation Science* en 2014. Ces travaux ont également été en partie présentés en communication orale lors du *56th Symposium oh the Internation Association for Vegetation Science, « Vegetation patterns and their underlying processes »*, organisé à Tartu (Estonie) en juin 2013 ainsi qu'à l'occasion du colloque biennal des Zones Atelier à Paris les 12 et 13 décembre 2013.

Le second chapitre s'intéresse plus particulièrement aux effets de la fertilisation sur les communautés végétales, en insistant sur les quantités globales d'azote de toutes origines reçues par les surfaces prairiales mais aussi sur les effets variables de ces différentes sources d'azote. Ces résultats font l'objet d'une seconde publication soumise dans *Applied Vegetation Science*.

Enfin, le troisième et dernier chapitre se présente sous la forme d'un article en cours de préparation vise à intégrer la part de réponse des communautés végétales attribuables respectivement aux pratiques agricoles et aux conditions abiotiques.

I. Impact of management type and intensity on multiple facets of grassland biodiversity in the French Jura Mountains

Leslie Mauchamp, Arnaud Mouly, Pierre-Marie Badot & François Gillet

Article accepté en avril 2014 dans *Applied Vegetation Science*

KEYWORDS

Plant community; Grazing; Mowing; Fertilization; Plant functional traits; Rao quadratic entropy; Community-weighted mean trait values.

ABBREVIATIONS

SGP: Strictly Grazed Parcels; MGP: Mowed and Grazed Parcels; CWM: community-level weighted mean of functional trait values; Hmax: maximum vegetative height; SM: seed mass; LD: leaf distribution; LDMC: leaf dry matter content; SLA: specific leaf area; CGO: clonal growth organs; SEG: sociological-ecological group.

I.1. Introduction

Among management practices applied to permanent mesophilous grasslands (excluding dry and wet grasslands), mowing and grazing are considered key determinants of the composition, the structure and the diversity of plant communities. Pastures and hayfields are usually classified as distinct habitats in European mountain regions (e.g. Corine biotope). Interestingly, regional, national and international vegetation classifications of managed grasslands rely on the dominant defoliation regime, i.e. mowing versus grazing. However, grazed hayfield is nowadays a common management regime in which farmers associate at least one grazing period to the cuts for hay-making (Marini et al. 2007; Ansquer et al. 2009; Targetti et al. 2013). French Jura Mountains do no exception to this rule but to our knowledge, there is a lack of information about biodiversity impacts resulting from this mixed management type.

Vegetation structure and underlying processes in managed grasslands are recognized to be mainly constrained by defoliation intensity (grazing and/or mowing) and fertilizer supply (Garnier & Navas 2012). Grazing and mowing are two agricultural practices that impact grassland's vegetation differently: whereas cutting for hay-making is a low-frequency disturbance and acts the same way on all species in the whole parcel, grazing is a high-frequency disturbance and is more selective, due to livestock's feeding preferences (Schläpfer et al. 1998; Fischer & Wipf 2002; Kohler et al. 2004). Fertilization effects add to those of defoliation as it is known that high fertilization rates increase the dominance of fast-growing species, which have a high ability to uptake nutrients from the soil (Plantureux et al. 2005), with negative effects on species diversity (e.g. Hejcman et al. 2010).

Species richness has been largely used by ecologists to assess the impacts of grassland management on vegetation (e.g. Gaujour et al. 2012). However, considering the poor indicator value of species richness (Wilsey et al. 2005), a variety of taxonomic, phylogenetic and functional diversity indices may be applied for biodiversity assessment (de Bello et al. 2010). Recent studies in grassland vegetation ecology have focused on the functional response of plant communities to defoliation regime (Ansquer et al. 2009) and/or fertilization (Socher et al. 2013). They either include plant functional groups (e.g. grasses, forbs, legumes, shrubs, Lavorel et al. 1997) or specific plant functional traits (Violle et al. 2007). Functional traits have proved helpful to assess the impact of agricultural practices on vegetation and to inform about the underlying processes. It is for example possible to discriminate plant species, across continents what implies major differences in climate, biogeography and land-use, by using a common set of traits related to their resource capture, use and release. Indeed, water and nutrient stresses lead to convergent trait syndromes for certain traits. On the other hands,

traits related to the regenerative phase and phenology, do not respond to resource use, but could provide descriptors for more local sources of stress or disturbance (Díaz et al. 2004).

However, as it is quite impossible to take all traits into account, phylogenetic diversity presents a great interest as it allows capturing the variations of functional traits that have not been measured or included (Cadotte et al. 2009; Flynn et al. 2011).

The complementarity of two functional metrics in assessing ecosystem properties has been recently shown (Moretti et al. 2013). Both the dominant trait value in the community (quantified by the 'community-level weighted mean of trait values', CWM; Garnier et al. 2004; Lavorel et al. 2008) and the degree to which trait values differ in the community (estimated by a functional diversity metric) have to be considered to better explain the impact of environmental changes on ecosystem function, especially biomass production (Moretti et al. 2013). As the simultaneous computation of these two metrics on the same plant communities are still recent, no indication on the way these metrics respond to management practices and how they relate one to each other are available.

To understand how agricultural management influences plant communities in the French Jura Mountains, we first compared diversity metrics (taxonomic, phylogenetic and functional) and CWMs in a dichotomy-based approach opposing pastures and grazed hayfields. Therefore, our first question was: (1) does grassland vegetation differ in its taxonomic, phylogenetic and functional *alpha* diversity between these two management regimes, namely strictly grazed parcels (SGP) and mowed-and-grazed parcels (MGP)? As trait variation can be promoted by certain management practices that reduce the competitive ability of dominant species (Grime 2006), we addressed a second question concerning specifically the functional structure of plant communities: (2) do we observe differences in the response of functional diversity (reflecting differences in the interspecific variation of a trait in the plant community) and CWMs (reflecting the characteristics of the dominant species) to agronomic variables?

Behind the dichotomy between SGP and MGP, we should take into account the intensity of disturbance and nutrient input induced by management practices. Therefore, we analyzed the multivariate response of the metrics to quantitative descriptors of agronomic practices with the following question: (3) how do diversity and CWM patterns respond to defoliation and fertilization gradients measured by agronomic descriptors in both parcel types?

I.2. Methods

I.2.1. Study area

Our comparative study was carried out in the NW part of the French Jura Mountains. Three main structural units can be identified in the study area across an altitudinal gradient: first plateau (500-800 m a.s.l.), second plateau (800-950 m a.s.l.) and high range (950-1700 m a.s.l.). Climate is nemoral with a strong suboceanic influence. Predominant soils are cambisols developed on limestone with a variable superficial cover of silt deposed by wind. Permanent grasslands represent 22% of the surface in the study region and are mainly used for dairy farming and Protected Designation of Origin cheese production (mainly Comté cheese, a major economic sector, with constraining specifications for agricultural practices).

In the study area, we selected 19 farms (Figure C-1) and asked farmers to choose two parcels based on their past and current main use, one strictly used for cattle grazing and one mainly or at least partly used for mowing and hay production. These parcels were located on flat areas (slope < 5°) to avoid possible confounding effects due to slope (Klimek et al. 2007). Thereby, two groups of parcels were evenly distributed: 19 Strictly Grazed Parcels (hereafter SGP) and 19 Mown and Grazed Parcels (hereafter MGP). From a phytosociological point of view, most of the SGP belong to the Cynosurion cristati Tüxen 1947, and MGP to the Arrhenatherion elatioris Braun-Blanquet 1949 or the Triseto flavescentis – Polygonion bistortae Braun-Blanquet & Tüxen ex Marschall 1947 (Ferrez et al. 2011). These vegetation units are widespread in Western Europe. The most frequent and dominant species were Lolium perenne, Trifolium repens, Taraxacum officinale, Achillea millefolium in SGP, and Poa trivialis, Bromus hordeaceus, Trifolium repens, Festuca rubra agg. in MGP.

Grasslands selected in this study were chosen in accordance with farmers' choices, taking into account the vocation and recent history of the parcel (mainly pasture or hayfield). However, we limited farmer's choices to permanent grasslands that have not been ploughed or sown at least for the ten past years. The interviews provided averaged quantitative descriptors of management practices in each parcel during the last ten years, used to address the third question of our paper. This information given by farmers is dependent on their memory and so could represent a source of uncertainty. In addition, parcel history (over the ten last years) was impossible to reconstruct because parcels have often been managed and owned by different stakeholders along this period. However, taking into account the management regimes over the ten past years allows considering partly this management history.

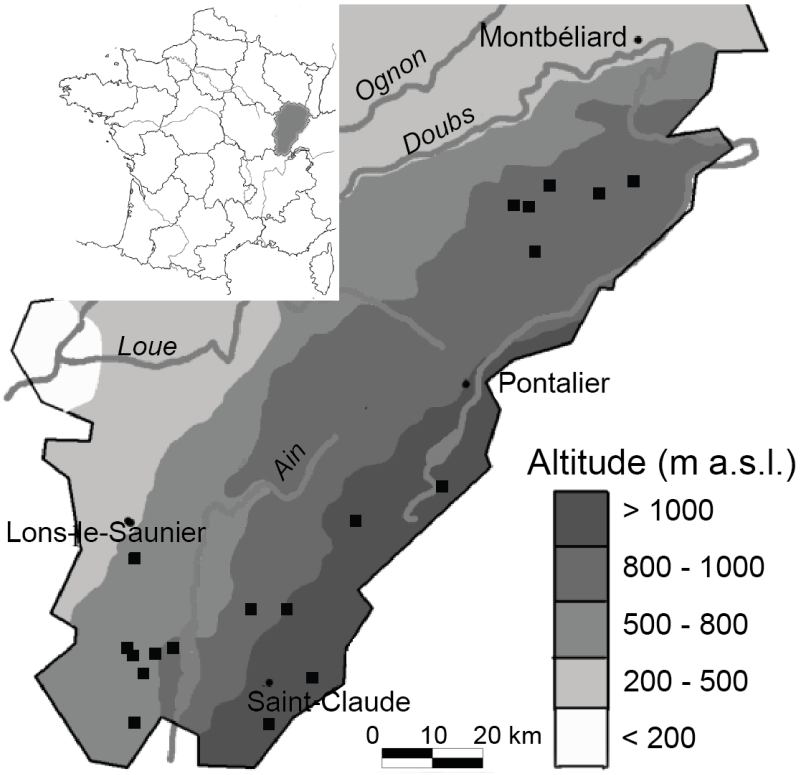


Figure C-1: Location of the selected 19 farms (black squares on the map) in the Franche-Comté region. Farms are evenly distributed across the altitudinal gradient of the French Jura Mountains, each farm including two selected parcels differing in their management.

I.2.2. Vegetation sampling

The vegetation of each parcel was sampled in May-June 2011 in four rectangular subplots of 10 m² (4 m × 2.5 m), systematically located inside a 1000 m² rectangular plot. This plot was placed on the most flat area inside the parcel, presenting a homogeneous vegetation physiognomy and far from the parcel's margin.

All vascular plant species observed in each plot were listed and the cover of each species was estimated using the seven degrees of the Braun-Blanquet's scale. These codes were further converted into relative percent cover, by summing to 100% for each plot.

Based on these values, diversity metrics (taxonomic, phylogenetic and functional), CWMs and proportions of sociological-ecological groups were computed in each 10-m² subplot and the mean value per parcel plot was then retained for further analyses (see details below). In addition, the mean

relative cover of each species in the four subplots was used to describe species composition at the parcel level.

I.2.3. Diversity indices and mean functional traits

In order to compare taxonomic, phylogenetic and functional *alpha* diversity of plant communities among parcels, we used the relative cover of each plant species and applied metrics based on Rao quadratic entropy with Jost correction, which corresponds to a generalization of the inverse Simpson index (Jost, 2007; de Bello et al. 2010). For the taxonomic facet, in addition to Simpson diversity (N2) we compared species richness recorded in each parcel (N0).

The sampling of species for the phylogenetic reconstruction matched the list of vascular plant species recorded during the field work. The molecular matrix utilized was based on sequences of two genes encoding chloroplast proteins (rbcL and matK), obtained using the Genbank database. Sequences were aligned using ClustalX 2.1 software (Larkin et al. 2007) and then were adjusted manually using Se-Al 1.0al software (Rambaut, ftp://evolve.zo.ox.ac.uk/packages/Se-Al-All0a1.hqx) for both markers. A combined analysis of these two datasets was performed following the Bayesian MCMC (Monte Carlo Markov Chain) approach under BEAST 1.5.3 software (Drummond & Rambaut 2007). MrModeltest 2.0 software (version 2.0, Evolutionary Biology Centre, Uppsala University, SE) was used to choose the model of nucleotide substitution that best fits the data, following Akaike's information criterion. The selected model was the general time reversible model (GTR) with among-site substitution rate heterogeneity described by a gamma distribution (Yang 1994). Several family relationships were constrained according to the APG III phylogeny (APG 2009) in BEAST to calibrate the rates of molecular evolution of each lineage for Angiosperms clades (Bell et al. 2005). We used for branch length calculation an uncorrelated relaxed molecular clock that takes into account evolution heterogeneity between lineages (Drummond et al. 2006). The ultrametric tree topology was saved in a newick format for implementation in R calculations. The Rao index was there weighted by the ultrametric distances of the phylogenetic tree for the corresponding diversity component.

A set of functional traits was selected for the computation of functional diversity. They were chosen according to previous studies, which have demonstrated a response of these traits to defoliation intensity (mainly grazing intensity) and/or fertilization (i.e. Pakeman 2004; Louault et al. 2005; Quétier et al. 2007; Ansquer et al. 2009). They include data on plant morphology (Hmax: maximum vegetative height; LD: leaf distribution), leaf characteristics (LDMC: leaf dry matter content; SLA: specific leaf area) and reproductive strategies (SM: seed mass; CGO: clonal growth organs). These traits were extracted from various databases: LEDA Traitbase for SM, LDMC and SLA (Kleyer et al. 2008); CLO-PLA for CGO (binary variables for eleven types represented in our dataset on the

seventeen forms contained in the database of Klimešová & de Bello 2009); Biolflor for LD (Klotz et al. 2002); Atlasband for Hmax (Jäger et al. 2000). LD is a qualitative variable classifying species according to the distribution of leaves on the stems: (1) rosette; (2) semi-rosette; (3) leaves distributed regularly along the stem; (4) shoot scarcely foliated; (5) tufts and crowns, leaves concentrated as a rosette at the top of taller shoot; (6) other types (Klotz et al. 2002).

To these true (i.e. measurable) functional traits as defined by Violle et al. (2007), we added CSR strategies (Grime et al. 2007), which are synthetic functional indicators related to trait syndromes (Pakeman 2004; Marini et al. 2007). We also added the classical functional classification of herbaceous species into three main life forms: grass, forb, legume.

In addition, we considered sociological-ecological plant species groups (SEGs; van der Maarel 1993), also known as 'spatial distribution guilds' (Wilson 1999). A SEG is a group of plant species that, by their co-occurrence in a given region, characterize a specific habitat according to a reference phytosociological classification and a regional vegetation database. In this study, we distinguished three groups of grassland species, according to their fidelity (Chytrý et al. 2002) to syntaxa assigned to either eutrophic grazed and trampled grasslands (thereafter 'pasture' species), eutrophic mown meadows ('hayfield' species) and oligotrophic grasslands ('lawn' species), respectively. We refer to Julve (1993, 2013) and Ferrez et al. (2011) for phytosociological habitat classification and to Gillet (2010) for the computation of species fidelity to syntaxa from a database encompassing several thousands of phytosociological relevés collected in the Jura Mountains (Phytobase, http://www.givd.info/ID/EU-00-015).

We computed Rao diversity, weighted by the relative cover of individual plant species, for taxonomic and phylogenetic facets and for each functional indicator separately as well as CWMs (Table C-1). For qualitative traits, CWM corresponds to the sum of the relative cover of species for each modality of the trait. We did not consider CWMs for clonal growth organs as many categories of this qualitative variable were poorly represented in the dataset.

The functional composition of each community was assessed using the agronomic plant life-form classification, which distinguishes grasses, forbs and legumes. The relative cover of the different plant life-forms was measured in each sampled plot by summing the relative cover of the corresponding species.

Table C-1: List of diversity metrics and CWMs used in this study.

Taxonomic and phylogenetic diversity		
	N0	Species richness
	N2	Simpson species diversity
	raoPD	Rao quadratic entropy weighted by phylogeny
Functional diversity	*Rao quadratic entropy computed for:*	
	FDCSR	species coordinates in the CSR triangle
	FDHmax	maximum vegetative height
	FDLDMC	leaf dry matter content
	FDLD	leaf distribution along the stem
	FDSM	seed mass
	FDSLA	specific leaf area
	FDCGO	clonal growth organs
CWMs	*Community-level weighted mean trait values computed for:*	
	straC	C-strategy (competitive ability)
	straS	S-strategy (resistance to stress)
	straR	R-strategy (tolerance to disturbance)
	Hmax	maximum vegetative height
	ldmc	leaf dry matter content
	ld1	leaf distribution of type 1 (rosette species)
	ld2	leaf distribution of type 2 (semi-rosette species)
	ld3	leaf distribution of type 3 (species with leaves distributed regularly along the stem)
	sm	seed mass
	sla	specific leaf area

I.2.4. Agronomic data

We submitted a questionnaire to farmers to obtain a detailed description of the parcel management, with information covering cutting, grazing and fertilization regimes over the ten past years (Table C-2).

The agronomic description of the parcels takes into account the defoliation regime (intensity of grazing and/or mowing) and the fertilization regime revealed by the amounts of each nitrogen source (liquid and solid manure, commercial inorganic fertilizers, livestock restitutions and atmospheric depositions). Other nutrient inputs (P, K) were highly positively correlated with N inputs (results not shown) and thus considered as redundant.

Table C-2: Description of agronomic variables used in this study.

The defoliation regime was measured by different variables: (1) the mean number of cuts per year (*cutting*, 0 in strictly grazed parcels); (2) the mean dry biomass obtained with the two first cuts in a year (*yield*, 0 in SGP); (3) the stocking rate (*grazing*) expressed in livestock units per hectare and per year (available for year 2011 only); (4) an indication of livestock types potentially present on the parcel, namely dairy cows producing milk (*cow*) or not (*drycow*), young cattle including heifers and calves (*heifer*), male bovines, mostly for meat production (*beef*) and horses (*horse*).

The fertilization regime was evaluated by the mean amounts of nitrogen brought per hectare and per year by all potential sources, averaged over the ten past years. For each nitrogen source, the total N input was calculated as well as the amount of N available for plants (taking into account the roar-effect of some fertilizers). The quantity of each organic fertilizer was converted into N content using mean values established for solid and liquid manures (Schvartz et al. 2005). The amount of N brought by commercial inorganic fertilizers was also evaluated using the mean input of each product and its NPK composition. We also estimated the N input due to livestock restitutions, considering the mean annual stocking rate and the mean N content of dung and urine (0.236 and 0.315 kg N per livestock unit per day, respectively, according to Sinaj 2009). An estimation of N atmospheric deposition was added to the previous sources, which corresponds to 15 kg N per hectare and per year in the region (CFHA 2005). By summing N inputs from manure, livestock restitutions, commercial fertilizers and atmospheric deposition, we obtained the total N input (*Ntot*) and the available N input per hectare and per year (*Nav*). Nitrogen brought by commercial inorganic fertilizers is considered as entirely available for plants (*Nav_syn*), as well as atmospheric N deposition. We estimated the available N content of solid and liquid manure using standard values taking into account the rear-effects (Sinaj 2009, *Nav_man*). The same standard values were used for the evaluation of available N in dung and urine, respectively (*Nav_res*).

Variable	Description	Type	Values
cutting	Mean number of cuts per year	ordinary	Min 0 Med 0,5 Max 2,5
yield	Vegetal biomass (dry matter) obtained with the two first cuts	numeric (t DM/ha/year)	Min 0 Med 0,75 Max 9,8
grazing	Stocking rate estimated according to the number of livestock units and time spent on the parcel during one year	numeric (t DM/ha/year)	Min 0 Med 254,9 Max 2100
cow; drycow; heifer; beef; horse	Indicator of the presence of each livestock type during the grazing period(s)	binary	"0" "1"
Ntot	Mean total nitrogen brought on the parcel during one year: it represents liquid and solid manures, synthetic fertilizers, dung and urine deposition by grazing animals and atmospheric deposition	numeric (kg N/ha/year)	Min 15 Med 245,3 Max 1172,1
Nav	Mean available nitrogen brought on the parcel during one year: it represents liquid and solid manures, synthetic fertilizers, dung and urine deposition by grazing animals and atmospheric deposition	numeric (kg N/ha/year)	Min 15 Med 124 Max 825,1
Nav_syn	Available nitrogen brought on the parcel by synthetic fertilizers	numeric (kg N/ha/year)	Min 0 Med 20,1 Max 77
Nav_man	Available nitrogen brought on the parcel by liquid manure application	numeric (kg N/ha/year)	Min 1 Med 40,9 Max 200
Nav_res	Available nitrogen due to livestock restitutions during grazing periods	numeric (kg N/ha/year)	Min 0 Med 98,3 Max 810,1

I.2.5. Statistical analyses

We first tested differences for diversity metrics and CWMs (except those for clonal growth organs) between the two main management types (SGP and MGP) using paired Wilcoxon-Mann-Whitney tests, with a posteriori Holm correction applied to the P-values. The correction was performed for all comparisons, including life forms, CWMs, taxonomic, phylogenetic and functional diversity indices.

We then applied a redundancy analysis (RDA) to the response matrix of all standardized diversity indices and CWMs (Borcard et al. 2011), constrained by the main management type only (MGP vs. SGP).

To assess the impact of defoliation and fertilization gradients on this response matrix, we performed a partial redundancy analysis (pRDA) constrained by explanatory agronomic variables after accounting for management type. A forward selection of the explanatory variables has been applied to obtain the most parsimonious model and to avoid collinearity among constraints. Sociological-ecological groups of plant species were projected a posteriori on the RDA plots.

All statistical analyses were performed using R 3.0.1 (R Development Core Team 2013), the vegan package (version 2.0-9, http://CRAN.R-project.org/package=vegan) and some additional R functions, such as Rao() for the computation of diversity indices (de Bello et al. 2010).

I.3. Results

I.3.1. Comparison of diversity metrics and mean functional traits between major management types

Significant differences in diversity indices were found between MGP and SGP after Wilcoxon-Mann-Whitney paired tests (Figure C-2, complete results in Table C-3). While species richness did not show significant difference, Simpson taxonomic diversity (Figure C-2A) and Rao phylogenetic diversity (Figure C-2B) were significantly higher in SGP than in MGP. Significantly higher functional diversity values were also obtained in SGP for leaf distribution and clonal growth organs (Figure C-2C). CSR, maximum height, LDMC, seed mass and SLA did not show any significant difference for functional diversity between the two parcel types.

In addition, the CWMs for quantitative functional traits did not differ between the two parcel types, except for LDMC. Indeed, LDMC showed significantly higher values in MGP (Figure C-2D). Moreover, we can note differences for the leaf distribution (a qualitative trait). Rosette species (LD type 1, Klotz et al. 2002) were more abundant in SGP, while species with a semi-rosette leaf distribution (LD type 2) were preferentially found in MGP (Wilcoxon paired test: P = 0.008 and 0.004, respectively).

Concerning life forms, we observed significantly higher relative cover of grass species in MGP (Figure C-2E). Conversely, forb species were more abundant in SGP (Figure C-2F).

The RDA in which diversity metrics and CWMs were constrained by the main management type (Figure C-3) revealed that this binary variable alone explains 9.2% of the variation along the first RDA axis.

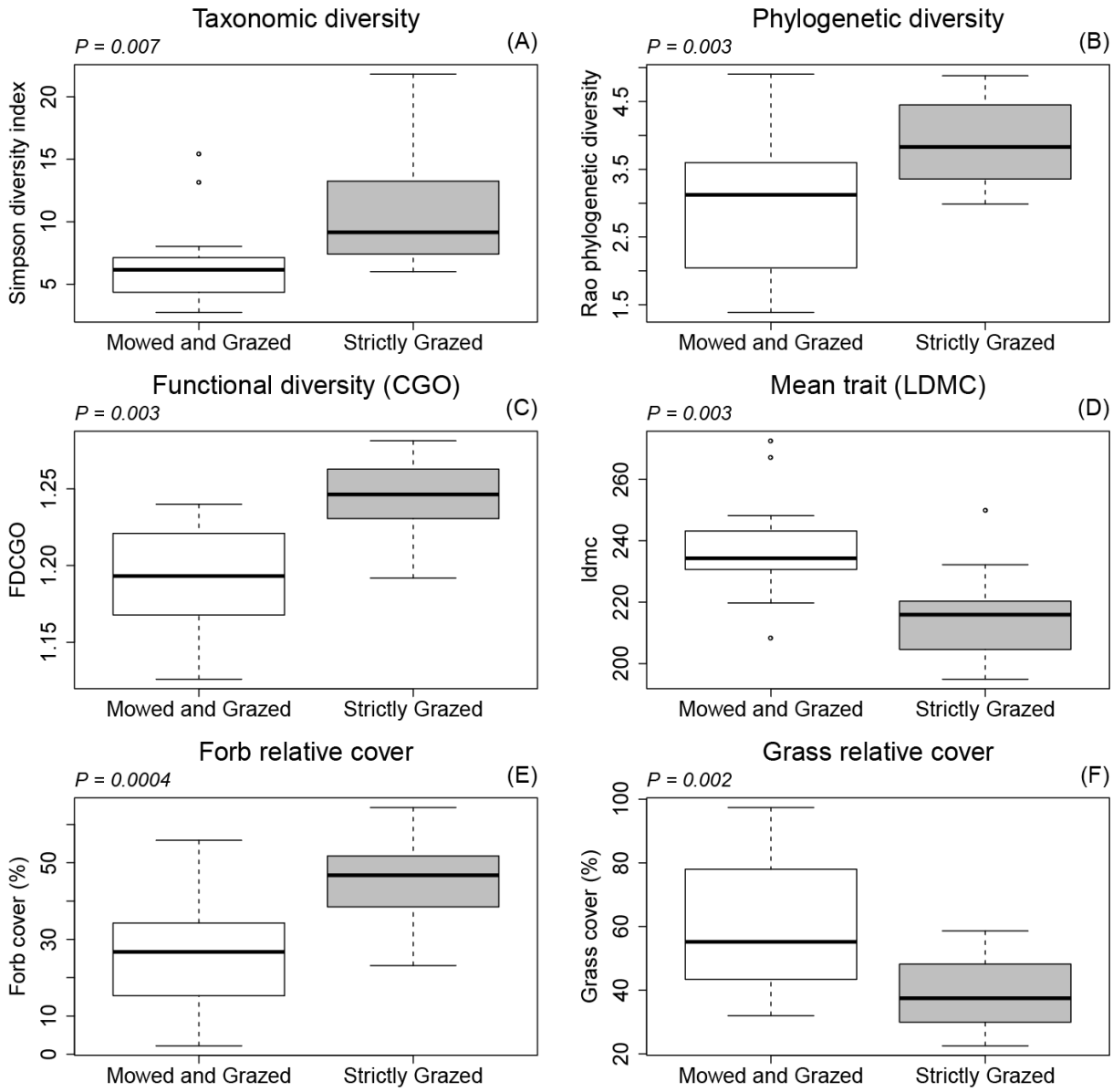


Figure C-2: Comparison of diversity metrics and CWMs between the two management types. The boxplots show the distribution of taxonomic diversity (A), phylogenetic diversity (B), functional diversity for clonal growth organs (C), CWMs for LDMC (D) and the relative cover of forb and grass species (E, F) between Mowed and Grazed Parcels (MGP) and Strictly Grazed Parcels (SGP). The values mentioned on the upper left corner of each graph represent the* **P-values (after Holm correction) of Wilcoxon-Mann-Whitney paired tests for the comparison of the two management types.*

Table C-3: Comparison of the two management types (e.g. MGP and SGP) for all diversity metrics and CWMs and for the relative cover of each plant life form. Results of the Wilcoxon-Mann-Whitney paired tests (P-values after Holm correction) are given as well as, for each management type, the mean value of each metrics and its standard deviation.

	Wilcoxon test	MGP		SGP	
	P-value	*mean*	*sd*	*mean*	*sd*
Taxonomic and phylogenetic diversity					
Species richness (N0)	1	23.316	7.097	20.947	5.746
Simpson diversity (N2)	0.007	6.409	3.233	10.55	4.201
Phylogenetic diversity (raoPD)	0.003	2.958	0.965	3.924	0.622
Functional diversity					
FDCSR	0.299	1.157	0.044	1.192	0.052
FDHmax	0.602	1.207	0.046	1.243	0.047
FDLDMC	0.719	1.171	0.048	1.187	0.025
FDLD	0.004	1.352	0.231	1.686	0.301
FDSM	1	1.056	0.042	1.048	0.039
FDSLA	0.347	1.141	0.026	1.157	0.019
FDCGO	0.003	1.192	0.035	1.244	0.025
CWMs					
straC	1	0.322	0.059	0.337	0.038
straS	1	0.227	0.069	0.229	0.057
straR	1	0.403	0.083	0.385	0.058
Hmax	0.224	0.716	0.136	0.65	0.066
ldmc	0.003	237.07	15.246	214.568	13.216
ld1	0.008	0.079	0.077	0.153	0.063
ld2	0.004	0.857	0.088	0.749	0.092
ld3	1	0.064	0.069	0.098	0.072
sm	1	1.756	1.077	1.53	0.597
sla	0.6	25.543	2.989	24.43	1.554
Plant life forms relative cover					
forb relative cover (%)	0.0004	26.17	15.332	45.958	11.052
grass relative cover (%)	0.002	59.794	20.07	39.66	11.093
legume relative cover (%)	1	14.036	10.25	14.382	8.168

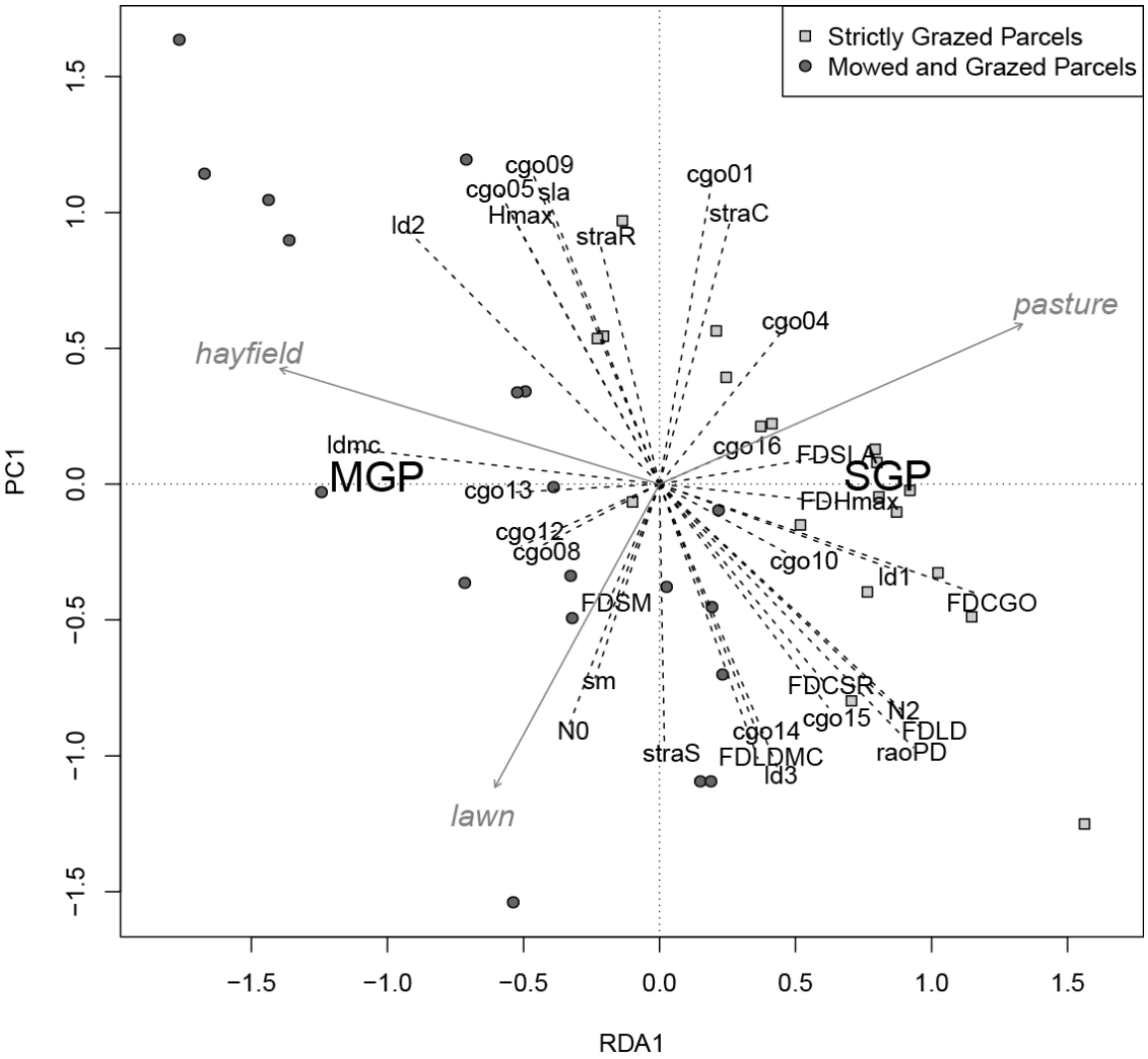


Figure C-3: Redundancy analysis performed on diversity indices and CWMs (dotted arrows) in response to management use (binary explanatory variable: Mowed and Grazed Parcels –MGP– or Strictly Grazed Parcels –SGP–). Sites are represented by symbols (dark circles for MGP and light squares for SGP). The* a posteriori *projected sociological-ecological groups of species are represented by grey arrows.

The abbreviations used in this plot are "N0" for species richness; "N2" for Simpson's taxonomic diversity; "raoPD" for phylogenetic diversity. For each functional trait, diversity and CWM were respectively: "FDCSR" and "straC", "straS", "straR" for CSR strategies; "FDHmax" and "Hmax" for Hmax; "FDLDMC" and "ldmc" for LDMC; "FDLD" and "ld1", "ld2", "ld3" for LD; "FDSM" and "sm" for SM; "FDSLA" and "sla" for SLA and "FDCGO" for CGO.

I.3.2. Effects of defoliation and fertilization practices on vegetation diversity and mean trait values

In order to know which agronomic variables were mostly involved in the response of plant communities to agricultural practices, a partial RDA was applied to a multivariate response matrix containing all standardized diversity indices and CWMs. The most parsimonious model obtained after

forward selection contains five non-redundant explanatory variables (Figure C-4A, Table C-4): the yield of the two first cuts (yield), the mean number of cuts per year (cutting), the available nitrogen input from commercial inorganic fertilizers (Nav_syn), the binary indicator of the presence of cows on the parcel (cow0 for absence or cow1 for presence) and the available nitrogen input from all sources (Nav). These variables explain 21.1% of the variance of the response matrix, concentrated on the two first canonical axes, which are the only significant ones.

The first pRDA axis (Figure C-4A) is greatly influenced by mineral N input (Nav_syn), and in a lesser extent by the yield of the two first cuts (yield). Highly productive hayfields that receive high amounts of commercial fertilizers are found on the right part of the axis. The second pRDA axis is largely constrained by the amount of available nitrogen from all sources (Nav), but also by the presence or absence of dairy cows in the parcel. The most fertilized parcels, which regularly received cows during grazing period(s) are situated in the negative part of this second axis. On the positive part of this axis, the least fertilized parcels are characterized by a higher species richness N0 (Figure C-4B).

Independently of species richness, several diversity indices are negatively correlated to mowing intensity, as shown by the pRDA and the Pearson correlation matrix (Table C-5): intensively used hayfields are associated with lower taxonomic and phylogenetic diversities, as well as a lower functional diversity computed for leaf distribution and clonal growth organs. The other functional diversity metrics were less clearly related to agronomic gradients.

Considering CWMs, pRDA shows that high inputs of mineral N brought to productive hayfields enhanced CWMs of SLA and maximum plant height. This favored species with ruderal strategy at the expense of stress-tolerant species and species with regularly distributed leaves. LDMC also responded negatively to the fertilization intensity (Nav) and positively to the cutting frequency.

The a posteriori projection of sociological-ecological groups of plants confirms that the relative cover of species linked to oligotrophic grasslands (lawn) is negatively correlated to this fertilization gradient (Nav). The pattern observed for SEGs (hayfield, pasture, lawn) is related to the CWMs of leaf distribution: species adapted to grazing (pasture) preferentially present a rosette architecture; species associated with mowing (hayfield) are related to semi-rosette form; and species from oligotrophic grasslands (lawn) present more regular leaf distribution along the stem.

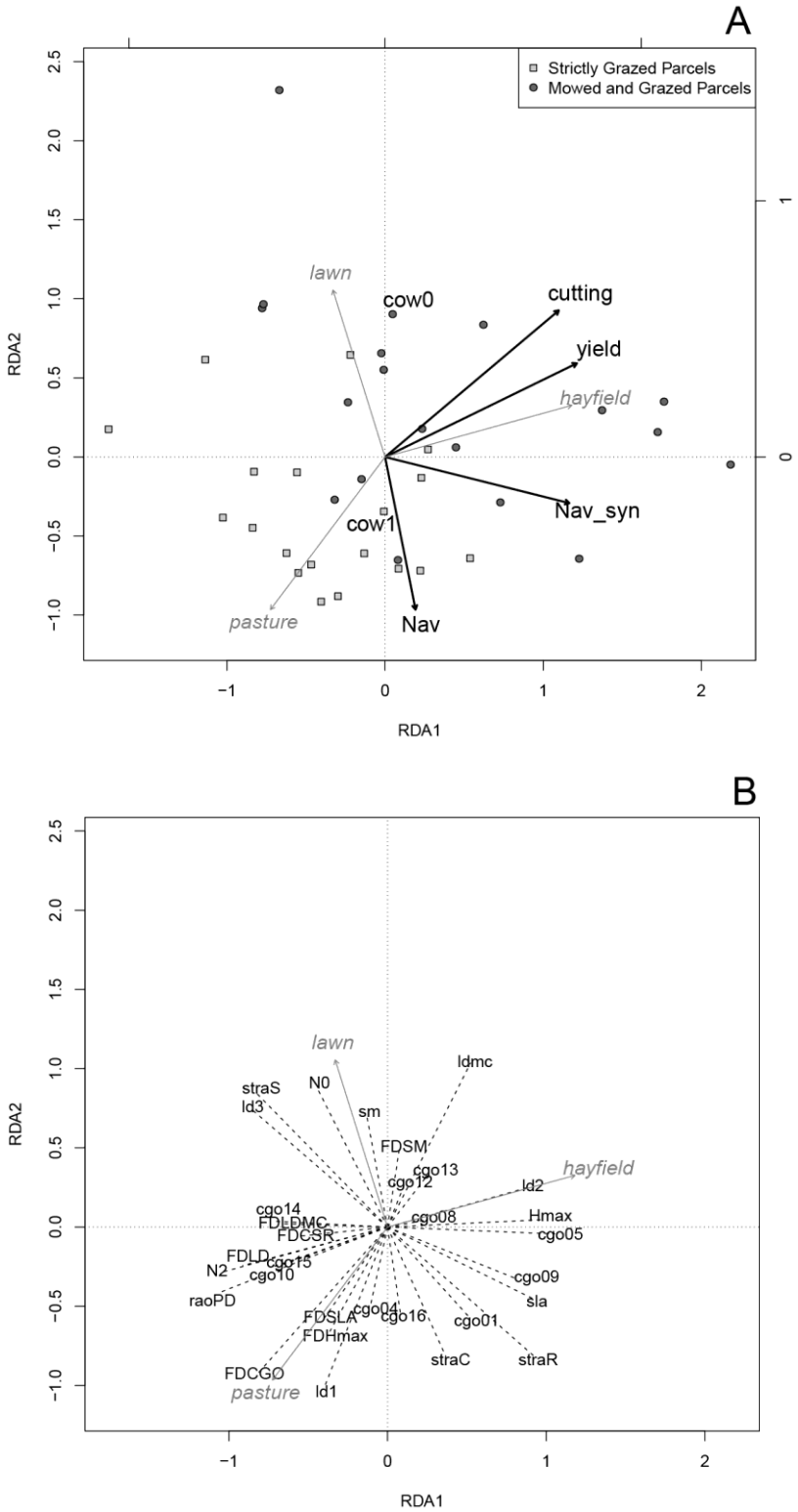


Figure C-4: Partial redundancy analysis performed on diversity indices and CWMs in response to agronomic variables after accounting for management use. A: sites and explanatory variables. The best model obtained by forward selection is constrained by four quantitative explanatory variables (black solid arrows) and one qualitative variable (bold labels). Sites are represented by symbols (dark circles for MGP and light squares for SGP). B: response variables (dotted arrows). Sociological-ecological groups of species are projected **a posteriori** ***and represented by grey arrows. The abbreviations used in this plot are as in the previous RDA plot.***

Table C-4: Pearson linear correlations among all agronomic variables included in this study.

	yield	*grazing*	*Ntot*	*Nav*	*Nav_syn*	*Nav_man*	*Nav_res*
cutting	0.929	-0.484	-0.333	-0.357	0.226	0.338	-0.484
yield		-0.445	-0.298	-0.324	0.195	0.336	-0.445
grazing			0.93	0.935	-0.146	-0.192	1
Ntot				0.997	0.05	0.161	0.93
Nav					0.096	0.126	0.935
Nav_syn						0.248	-0.146
Nav_man							-0.192

Table C-5: Pearson linear correlations between diversity metrics (taxonomic, phylogenetic and functional diversity indices, CWMs) and explanatory agronomic variables retained in the partial redundancy analysis.

	Pearson correlation			
	cutting	*yield*	*Nav*	*Nav_syn*
Taxonomic and phylogenetic diversity				
Species richness (N0)	0.039	-0.082	-0.254	-0.261
Simpson diversity (N2)	-0.545	-0.554	-0.019	-0.396
Phylogenetic diversity (raoPD)	-0.576	-0.572	0.097	-0.474
Functional diversity				
FDCSR	-0.351	-0.36	0.011	-0.18
FDHmax	-0.336	-0.269	0.134	-0.112
FDLDMC	-0.201	-0.188	-0.037	-0.453
FDLD	-0.503	-0.5	-0.095	-0.305
FDSM	0.112	0.014	-0.089	0.114
FDSLA	-0.308	-0.237	0.122	-0.186
FDCGO	-0.617	-0.532	0.177	-0.297
CWMs				
straC	-0.075	-0.025	0.351	0.282
straS	-0.079	-0.188	-0.416	-0.439
straR	0.21	0.333	0.241	0.47
Hmax	0.38	0.39	0.083	0.528
ldmc	0.624	0.545	-0.321	0.044
ld1	-0.409	-0.314	0.142	-0.069
ld2	0.486	0.482	0.088	0.312
ld3	-0.257	-0.355	-0.286	-0.379
sm	0.131	0.014	-0.151	-0.079
sla	0.237	0.396	0.068	0.425

I.4. Discussion

I.4.1. Impact of management type on the different facets of diversity

Our comparison of the two main management types in the Jura Mountains revealed higher values in SGP than in MGP for taxonomic, phylogenetic and functional diversity indices computed for qualitative traits (leaf distribution and clonal growth organs). The higher taxonomic diversity recorded in SGP suggests that a strict grazing management allows the co-dominance of more species, while mixed management including mowing disturbance tends to favor the dominance of a limited number of species. However, no significant difference was recorded for the species richness and so confirms the low indicator value of this metric for evaluating the effects of management practices in grasslands (Wilsey et al. 2005). Functional diversity showed contrasted patterns between our two main management types for the qualitative traits (clonal growth organs and leaf distribution) but no significant difference was recorded for quantitative ones. This confirms a common observation that the response of functional diversity to environmental conditions depends on the trait's identity (e.g. Cadotte et al. 2011).

Our results show that the diversity of clonal growth organs reacts to the two main management types, with higher values observed under strict grazing conditions (Figure C-2). Disturbance (i.e. grazing and mowing in grassland systems) has previously been related to trait divergence in herbaceous communities (Grime 2006). The complex array of disturbance observed in grasslands enhances the variety of regenerative mechanisms within plant communities, visible by a greater diversity in regenerative traits (Grime 2006). However, this is the spatial and temporal heterogeneity of disturbances that appears to favor the co-existence of a wide range of functionally different species. In our case, the decrease of the functional diversity computed for clonal growth organs recorded along the cutting gradient can be explained by differences in the spatial heterogeneity of the disturbance (Figure C-4). As compared to mowing, grazing is a more heterogeneous disturbance because cattle tend to differentiate grazing places from dung and urine patches or rest areas (Gillet et al. 2010). In addition, due to dietary choices, a regulation effect of livestock on competitive dominant species partly explains the co-dominance of a more important number of species under grazed conditions (Farruggia et al. 2006). Our study revealed similar trends, with cutting intensity showing a negative correlation with taxonomic and phylogenetic diversity (Figure C-4).

As the computation of Rao's phylogenetic diversity takes into account the relative abundance of species, the higher value of this metric in pastures can be partly due to a higher number of co-dominant species in absence of mowing. However, gap colonization following livestock trampling or rodent activities can promote the establishment of opportunistic, distantly related species (Valiente-Banuet & Verdù 2007) and thus increase phylogenetic diversity.

I.4.2. Differences in community-weighted mean functional traits

The comparison of the CWMs between the two parcel types revealed significant differences between SGP and MGP, but only for LDMC, two categories of leaf distribution and some clonal growth organs (Figure C-2 and Table C-3).

The dominance of rosette species (LD1) in strict pastures can be related to an avoidance strategy developed by plant communities to better resist grazing pressure (Díaz et al. 2007) and can be related to the correlation between pasture SEG and the relative cover of rosette species, as shown in the pRDA plot (Figure C-4). The dominance of rosette forbs in grazed environments compared to strictly mowed or mowed-and-grazed grasslands was also reported by Ansquer et al. (2009).

According to our results and in contrast with previous findings, community-level mean LDMC was significantly lower in strictly grazed grasslands. Indeed, whatever the species included in the CWM computation (grass species only (Martin et al. 2009; Duru et al. 2012) or complete floristic list (Pipenbaher et al. 2011)), authors previously found higher values for LDMC in grazed plots. As a possible explanation to this discrepancy, LDMC is generally higher for grass species than for forbs or legumes (Ansquer et al. 2009). This is the case in our data, where grasses, with higher LDMC values compared to other plant life forms, are less abundant in strictly grazed parcels (Figure C-2). In addition, it is important to keep in mind that we only considered the interspecific variations of traits without taking into account intraspecific variations, contrary to studies based on direct measurement of traits.

The lack of response of most of community-level mean functional traits to the management type is a surprising result of our study that contradicts previous findings in grassland functional ecology. This could be due (1) to the fact that mowing and grazing are variously associated in the management of MGP, leading to a lower differentiation of the two parcel types than expected, or (2) to the effect of disturbance and stress gradients within each parcel type, since defoliation and fertilization intensities may vary regardless the dominant land use. The consideration of these agronomic variables after accounting for management type allowed us choosing between these two explanations.

I.4.3. Contrasted responses of diversity and mean traits to disturbance and stress gradients

Constrained ordination showed that CWMs and diversity indices are dependent on both defoliation and fertilization intensity, that vary between and within parcel types. Species richness responds differently than other diversity indices and can be related to the total available nitrogen input. Interestingly, our results suggest that contrary to most of CWMs that were mainly influenced by the fertilization gradients, either by the global amount of available nitrogen or only by the part brought by inorganic fertilizers, diversity metrics (except species richness) respond preferentially to defoliation intensity. This highlights the importance of considering both CWMs and functional diversity as they do not provide the same information on the functional response of grassland communities to management practices. While stress (related to fertilization gradients) seems to influence the functional characteristics of the most abundant species of plant communities (CWMs), disturbance generated by defoliation intensity tend to modify the dissimilarity of trait values within the communities.

Thus, we were not able to explain diversity and CWM patterns for all functional traits considered in our study. Even if current management is recognized as the strongest factor influencing grassland functional composition, part of the patterns could be explained by land-use in the surrounding landscape in the current or historical time, as well as by the parcel history (Vandewalle et al. 2013).

We found that grasslands with large inputs of commercial N fertilizers revealed a higher abundance of R-strategist species, showing higher vegetative maximum height, at the expense of stress-tolerant species. These observations are in accordance with previous results of Marini et al. (2007) who found that high inputs of these fertilizers favor the development of ruderal species. In addition, they recorded high abundances of tall-growing grasses and competitive forbs in intensive hay meadows with high N levels. The rapid growth of competitive species and their high capacity to uptake nutrients from the soil allow them to dominate in such fertile environments.

SLA and LDMC are both leaf traits that allow characterizing the capacity of species to exploit resource-rich or -poor environments (Ansquer et al. 2009), with higher SLA values observed under fertilized conditions (Duru et al. 1998; Cruz et al. 2002; Quétier et al. 2007) while higher LDMC values were reported in nutrient-poor environments (Martin et al. 2009). In our case study, SLA was correlated to available N from commercial fertilizers, and LDMC was both influenced by cutting intensity and nitrogen inputs, showing the indicator value of this metric to both agronomic gradients (Martin et al. 2009).

I.5. Conclusion

Our comparison of the two main management types in the French Jura Mountains revealed that even though grazing periods are nowadays added to the cuts for hay-making, plant communities still show differences in their composition according to the sociological-ecological groups. Most of the diversity indices recorded under strictly grazed conditions were higher, probably because of greater spatial and temporal heterogeneity. However, the intensity of each agricultural practice has to be considered to better explain the observed patterns. While diversity metrics are more sensitive to disturbance gradients, the community-level weighted means of trait values are preferentially related to fertilization intensity, revealing complex effects of management practices on the vegetation of permanent grasslands.

Our results highlight the influence of mowing intensity on various facets of plant diversity in grasslands of the French Jura Mountains. Considering this finding, conservation purposes have to take into account the potentially greater diversity of strictly grazed parcels. However, a particularity of our study region is to be under a Protected Designation of Origin and thus to guarantee the interdiction or limitation of some agricultural practices. Here we do not show any significant effect of grazing intensity on diversity metrics or community mean trait values. This could be explained by strict PDO specifications, which prevent heavy stocking rates in the study region. Considering this point, strict grazing could not be a sufficient condition to promote diversity, and a low grazing intensity should be required.

In addition, we showed that the amounts of available N brought by commercial inorganic fertilizers could modify more some dominant functional traits in grassland communities than the total N input. Therefore, a particular attention must be given to this fertilization type by keeping some parcels without or at least with limited amounts of commercial inorganic fertilizers.

To conclude, conservation of high-diversity grasslands, with a large panel of trait values, will be possible if defoliation and fertilization remain low, even when mixing mowing and grazing. However, long-term monitoring is required to assess the response of plant communities to the current observed trend of increasing grazing practices in hayfields.

I.6. Acknowledgements

Many thanks have to be addressed to farmers who participated in this project and gave part of their time for fruitful discussions. In addition, we are grateful to Catherine Bahl, Eric Chaput, Aurélien Hagimont and Jean-Yves Vansteelant who helped us to contact farmers in each Jura region, and to the Comité Interprofessionnel du Gruyère de Comté (CIGC) and the Franche-Comté Region for the financial support to this project. We also acknowledge Angelika Schwabe-Kratochwil and the three anonymous reviewers who helped us to improve this paper.

ABSTRACT

Questions: (1) Does grassland vegetation differ in its taxonomic, phylogenetic and functional alpha diversity between strictly grazed parcels (SGP) and mowed-and-grazed parcels (MGP)? (2) Do we observe differences in the responses of functional diversity (reflecting differences in the interspecific variation of a trait in the plant community) and of community-weighted mean trait values (CWMs, reflecting the characteristics of the dominant species)? (3) How do diversity and CWM patterns respond to disturbance and fertilization gradients measured by agronomic descriptors in both parcel types?

Location: French Jura Mountains

Methods: We compared taxonomic, phylogenetic and functional diversities (based on Rao quadratic entropy) and CWMs between the two management types (SGP and MGP). We then used agronomic variables, describing both defoliation regime and fertilization intensity over the ten past years, to explain diversity indices and CWMs in a partial redundancy analysis (pRDA).

Results: Taxonomic and phylogenetic diversities were higher in SGP than in MGP, as well as functional diversity computed for qualitative traits (clonal growth organs and leaf distribution along the stem). Contrary to expectations from literature, we found higher CWM for leaf dry matter content (LDMC) in intensively and regularly cut grasslands compared to only grazed ones, which can be explained by the higher dominance of grass species in hay meadows. In addition, constrained ordination revealed that taxonomic, phylogenetic and some functional diversity metrics were negatively affected by defoliation intensity (mowing frequency) while most of CWMs were mainly influenced by fertilization intensity, either by the available nitrogen input or by the part brought by commercial inorganic fertilizers, depending on the trait considered.

Conclusions: Our study revealed consistent patterns between the various facets of biodiversity in grasslands according to the main management regimes. Taking agronomic gradients into account suggests the importance of considering both CWMs and functional diversity, which respond variously to agricultural practices. Conservation of a high diversity in grasslands, whatever the facet considered, implies to keep some parcels exclusively grazed and to limit the nitrogen inputs, especially those from inorganic commercial fertilizers.

II. Impact of nitrogen amounts on taxonomic, phylogenetic and functional plant diversity in mown grasslands of the Jura Mountains

Leslie Mauchamp, Arnaud Mouly, Pierre-Marie Badot & François Gillet

Article soumis dans *Applied Vegetation Science*

KEYWORDS

Mesophious grasslands; Available nitrogen; Industrial fertilizers; Manure; Livestock restitutions; Vascular plant diversity; Rao quadratic entropy; Community-weighted mean trait values.

II.1. Introduction

Vegetation structure and underlying processes in managed grasslands are mainly constrained by defoliation intensity (grazing and/or mowing) and fertilizer supply (Garnier & Navas 2012). Nutrient limitation in grasslands is essentially caused by nitrogen (N) and phosphorous (P) that appeared to be the two main growth-limiting nutrients (Parfitt et al. 2005). As soil intrinsic fertility is pointed out as an important factor controlling yield quality and quantity (Parfitt et al. 2005), rising it by nutrient supplies is a commonly used way to increase grassland production. Among fertilizers used in grassland systems, it is necessary to distinguish farmyard and industrial fertilizers, because they markedly differ in terms of nutrient supply available for plant growth over a short time (Kirkham et al. 2008; Gaujour et al. 2012). While nutrients brought by most industrial fertilizers are all directly available to plants, nutrients from so-called 'organic' fertilizers (i.e. solid or liquid farmyard manures and livestock restitutions by grazing animals) are largely incorporated into various organic compounds. Our hypothesis is that the most important effects are observed for industrial fertilizers and liquid manure as both of these fertilizer types present a high proportion of inorganic nitrogen available for plants at short term (Muñoz et al. 2004; Cavalli et al. 2014). Indeed, ammonium or nitrate ions represent only a fraction of the nitrogen of the 'organic' fertilizers and are directly available for plant uptake, while various organic compounds represent the non-available part of nutrients. Consequently, the agronomic distinction between organic and industrial fertilizers is misleading, since liquid manure contains high proportions of inorganic compounds.

Even though organic fertilizers from animal husbandry are traditionally and still commonly spread on grasslands in many countries, their effects on vegetation remain poorly studied so far (Liu et al. 2010). Besides, the mineralization of a part of nitrogen brought by such fertilizers has to be considered. Soil microbial activities generate delayed inputs of nitrogen that become available few months or years after manure application (Parfitt et al. 2005; Hejcman et al. 2012). Not considering the delayed effects of farmyard manure can lead to an underestimation of the nitrogen quantities supplied by these fertilizers over a few years (Kirkham et al. 2008).

The complexity of the fertilization regime applied to grasslands (i.e. amounts, spreading periods, and frequency for each fertilizer type), added to the variable composition of fertilizers, has led researchers to focus on a single fertilizer type, most often inorganic fertilizers (e.g. Chytrý et al. 2009) but also farmyard manure (e.g. Duffková & Libichová 2013). These works are helpful to understand the effects of nitrogen application on vegetation diversity or composition but the respective impact of various sources of nitrogen (farmyard versus industrial) and their combination in the fertilization regime of grasslands are so far not well known. For that reason, we were interested in the effects of N

application, considering the amounts and origin of nutrients in mesophilous grazed meadows of the French Jura Mountains.

Fertilization practices can highly modify community species composition and the associated relationships among species. In species-poor grasslands with low productivity, the application of moderate amounts of nutrients can increase species richness (Chytrý et al. 2009). However, the important application of fertilizers could dramatically reduce species diversity in grasslands because of its positive effect on fast-growing species that have a high ability for nutrient uptake from the soil (Hejcman et al. 2010), at the expense of the ones with lower growth rates.

As species richness is considered an incomplete indicator for grassland biodiversity evaluation when used alone (Wilsey et al. 2005), we worked on a variety of taxonomic, phylogenetic, and functional diversity indices that are helpful for biodiversity assessment (de Bello et al. 2010; Mauchamp et al. 2014; Perronne et al. 2014). A particular attention was given to the functional response of plant communities to fertilization practices by considering two complementary functional metrics. Indeed, both the dominant trait value in the community (quantified by the 'community-level weighted mean of trait values', CWMs; Garnier et al. 2004; Lavorel et al. 2008) and the degree to which trait values differ in the community (estimated by functional diversity metrics) have to be considered to better explain the impact of environmental changes on ecosystem function (Moretti et al. 2013).

By using a complete description of plant diversity including taxonomic, phylogenetic and functional facets, we aimed to compare the effects of nitrogen inputs coming from the different sources identified. Increasing directly available nitrogen in soil is recognized to modify grassland communities, especially functional characteristics (i.e. Marini et al. 2007; Quétier et al. 2007), but little is known about potential differences due to the main source of nutrients. To do this, we compared the response of diversity metrics to the ratios of most frequently used, fast released industrial fertilizers (ammonitrate and other NPK chemicals), solid manure (composted or not), liquid manure (or slurry) and livestock restitutions (dung and urine dropped in pastures) in the available nitrogen amounts received by grasslands per year.

In addition, increasing nutrients inputs by atmospheric deposition and/or fertilizer application is recognized as a major threat on plant diversity in grasslands, especially species richness (Wesche et al. 2012; Roth et al. 2013; Dengler et al. 2014). However, few studies considered the overall nutrient inputs coming from all potential sources when evaluating the effects on plant diversity and so do not reflect the actual situation of grassland systems. In addition, while first-year N availability of liquid manure mainly comes from ammonium content (Webb et al. 2013; Cavalli et al. 2014), the mineralization of the organic N can become non negligible over the long term (Gutser et al. 2005;

Schröder et al. 2005), especially for solid manure (Muñoz et al. 2004). For these reasons, we considered the overall N and the available part of it received during the year preceding floristic relevés and evaluated the effects on various diversity components. We hypothesized that high N amounts favor the dominance of competitive (C) strategists at the expense of stress-tolerant (S) species (Grime 1974), with variations in specific leaf area (SLA) (Marini et al. 2007; Quétier et al. 2007). As a consequence, we expected a lower taxonomic, phylogenetic and functional diversity in highly fertilized grasslands.

II.2. Material and methods

II.2.1. Study area

A set of 29 mesophilous grasslands (excluding dry and wet grasslands) has been selected across the NW part of the French Jura Mountains, ranging from 430 to 1120 m a.s.l. (Figure C-5). Climate is nemoral with a strong suboceanic influence. Predominant soils are cambisols developed on limestone with a variable superficial cover of silt deposed by wind. Permanent grasslands represent 22% of the surface in the studied region and are mainly used for dairy farming and Protected Designation of Origin cheese production (mainly Comté cheese, a major economic sector) with constraining specifications for agricultural practices. Specifically, the amount of nitrogen supplied yearly in all parcels of the farm does not exceed 50 and 120 kg N per hectare of utilized agricultural area, from industrial fertilizers and from all fertilizer supplies, respectively.

Parcels (management units) were chosen based on three requirements: (i) we have limited our study to permanent grasslands (more than 10 years without ploughing); (ii) we only considered mesophilous grasslands to avoid extreme dry or wet conditions; (iii) we only retained parcels on flat locations to avoid biases due to the preferential use of steep slopes for grazing, the use of agricultural machines for cutting and fertilizing being limited in this type of situations (Klimek et al. 2007).

According to the French phytosociological classification (Bardat et al. 2004; Ferrez 2007), plant communities in the studied grasslands belong mostly to *Arrhenatherion elatioris* Koch 1926 or *Triseto flavescentis-Polygonion bistortae* Braun-Blanquet & Tüxen ex Marschall 1947 when mainly used as hayfields, or sometimes to *Cynosurion cristati* Tüxen 1947 when more used as pastures. Few of them belong to *Mesobromion erecti* (Braun-Blanquet & Moor 1938) Oberdorfer 1957. The most frequent species (observed in more than 75% of the relevés) are *Cerastium fontanum* ssp. *triviale*, *Dactylis*

glomerata, Taraxacum officinale aggr., *Trifolium repens, T. pratense, Poa trivialis, Ranunculus acris* ssp. *friesianus, Plantago lanceolata* and *Rumex acetosa.* Dominant species (more than 8% average relative cover when present) are *Bromus erectus, Poa trivialis, Bromus hordeaceus, Festuca rubra* aggr., *Trifolium repens* and *Agrostis capillaris*.

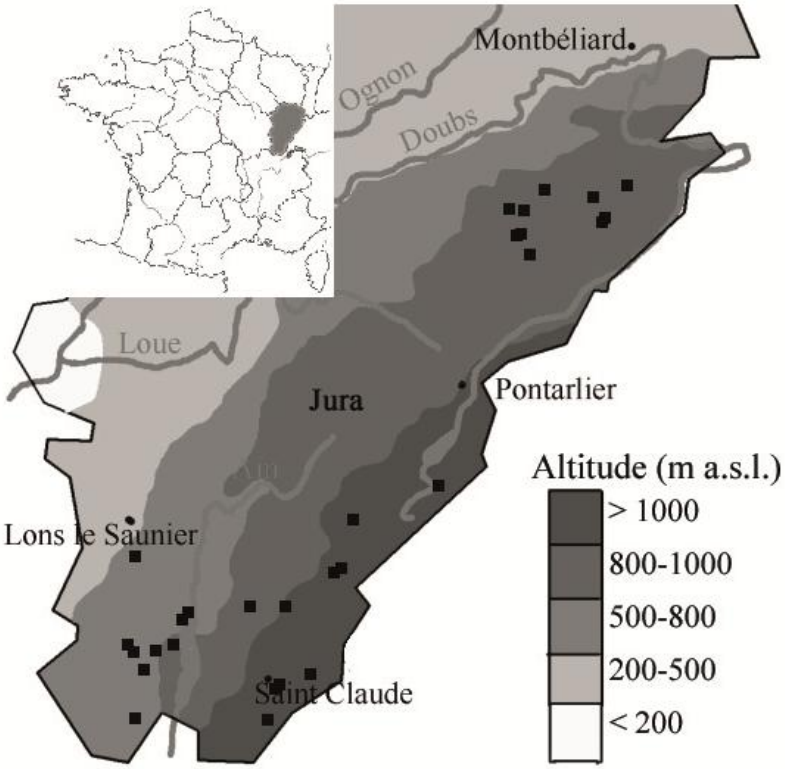


Figure C-5: Location of the selected 29 parcels (black squares on the map) in the Franche-Comté region.

II.2.2. Agricultural practices

We submitted a questionnaire to farmers during personal interviews to obtain a detailed description of the parcel management, with information covering fertilization regimes, as well as mowing and grazing practices (Table C-6).

Parcels retained in this work were mown at least once during the two past years, and most of them were cut between once and twice a year. Most of them were also grazed by cattle (only two parcels without grazing), before and/or after mowing (Mauchamp et al. 2014).

Table C-6: Description of agronomic variables used in this study.

The defoliation regime was measured by different variables: (1) the mean number of cuts per year; (2) the mean dry biomass obtained with the two first cuts in a year ("yield"); (3) the stocking rate ("grazing") expressed in livestock units per hectare and per year (available for year 2011 only).

The fertilization regime was evaluated by the mean amounts of nitrogen brought per hectare and per year by all potential sources, both for the current year and averaged over the ten past years. For each nitrogen source, the available N input was calculated (taking into account the roar-effect of some fertilizers). The quantity of each organic fertilizer was converted into N content using mean values established for solid and liquid manures (Schvartz et al. 2005). The amount of N brought by commercial inorganic fertilizers was also evaluated using the mean input of each product and its NPK composition. We also estimated the N input due to livestock restitutions, considering the mean annual stocking rate and the mean N content of dung and urine (0.236 and 0.315 kg N per livestock unit per day, respectively, according to Sinaj 2009). An estimation of N atmospheric deposition was added to the previous sources, which corresponds to 15 kg N per hectare and per year in the region (CFHA 2005). By summing N inputs from manure, livestock restitutions, commercial fertilizers and atmospheric deposition, we obtained the total N input ("Ntot") and the available N input per hectare and per year ("Nav2011"). Nitrogen brought by commercial inorganic fertilizers is considered as entirely available for plants ("ratioNav_syn"), as well as atmospheric N deposition. We estimated the available N content of solid and liquid manure using standard values taking into account the rear-effects (Sinaj 2009, "ratioNav_sman" and "ratioNav_lman"). The same standard values were used for the evaluation of available N in dung and urine, respectively ("ratioNav_res").

Variable	Description	Type	Values
cutting	Mean number of cuts per year	numeric	Min 0.5 Med 1.5 Max 2.5
yield	Vegetal biomass (dry matter) obtained with the two first cuts	numeric (t DM/ha/year)	Min 1.5 Med 5.5 Max 9.8
grazing	Stocking rate estimated according to the number of livestock units and time spent on the parcel during one year	numeric (LU d/ha/year)	Min 0 Med 60 Max 375
Ntot	Mean total nitrogen brought on the parcel during one year: it represents liquid and solid manures, synthetic fertilizers, dung and urine deposition by grazing animals and atmospheric deposition	numeric (kg N/ha/year)	Min 15 Med 168.7 Max 402.8
Nav2011	Mean available nitrogen brought on the parcel during one year: it represents liquid and solid manures, synthetic fertilizers, dung and urine deposition by grazing animals and atmospheric deposition	numeric (kg N/ha/year)	Min 15 Med 90.45 Max 180.81
ratioNav_syn	Proportion of available nitrogen brought on the parcel during the current year due to commercial inorganic fertilizers	ratio	Min 0 Med 0.095 Max 0.498
ratioNav_lman	Proportion of available nitrogen brought on the parcel during the current year due to liquid manures	ratio	Min 0 Med 0.121 Max 0.755
ratioNav_sman	Proportion of available nitrogen brought on the parcel during the current year due to solid manures	ratio	Min 0 Med 0.115 Max 0.451
ratioNav_res	Proportion of available nitrogen brought on the parcel during the current year due to livestock restitutions during grazing events	ratio	Min 0 Med 0.235 Max 0.803

The fertilization regime was evaluated by the amounts of total and available N brought per hectare and per year by all potential sources. They include industrial fertilizers, 'organic' farm fertilizers (solid and liquid manure), dung and urine deposited by grazing animals in the parcel, and atmospheric depositions (Table C-6).

We first evaluated the global amount of N brought by each manure type according to values given Schvartz et al. (2009) for the N content of solid and liquid manures (Table C-7). Considering dung and urine depositions, we used mean annual stocking rate obtained for our different parcels and the mean values of Sinaj (2009) estimating that mean N content of dung and urine equals 0.236 and 0.315 kg N per livestock unit per day, respectively. Then, we estimated the available part of N in each of these N sources by applying standard values of Sinaj (2009). Urine available N content was estimated using values for liquid manure, this of dung using solid manure content (Table C-7). We finally considered the proportion of each nutrient source in the available N amounts received by the parcel during the year preceding floristic relevés: IndNAv for industrial fertilizers; ResNAv for livestock restitutions; SManNAv and LManNAv for solid and liquid manure, respectively.

For statistical analyses, we also considered the amount of available N for the previous year (NAv), obtained by summing the amounts of available N coming from the different sources (industrial fertilizers, livestock restitutions, solid and liquid manures, atmospheric depositions) during the year of spreading (Table C-7). However, due to the roar effects of some fertilizer types (post-spreading mineralization of nutrient by soil microorganisms), part of the N becomes available after few months or years. Long-term fertilization is known to affect grassland diversity (Chytrý et al. 2009). For that reason, we also considered the fertilization amounts received by the parcels over the ten past years (these values were obtained by using the mid-term N availability values,Table C-7), expressed as the average input of all forms of N per hectare and per year (NTot).

These two variables (NAv and NTot) presented a high positive correlation (Table C-8) showing that the amounts of available N of the year preceding the floristic relevés are representative of the mean overall amounts received by the parcels during the last ten years. In addition, the part of available N due to livestock restitutions was highly positively correlated to grazing intensity (due to the computation method used to estimate livestock restitutions) and negatively to mowing intensity.

Table C-7: N, P and K mean content of the different manure types.

This table gives the values used to estimate the quantity of nitrogen, phosphorous and potassium brought to the parcels. In addition, we estimated the available part of nitrogen during the year of spreading and also for the middle term (we systematically used the larger value in each case).

	Nitrogen (N)	**Phosphorus (P)**	**Potassium (K)**	**Available N during the year of spreading**	**Available N at middle term**
Fertilizer types	*(units/t or units/m^3)*			*express in % of the total N*	
Liquid manure from pigs	3.8	2.5	2.7	60	50-70
Liquid manure from cattle	3.5	1.2	3.8	55	50-70
Solid manure from cattle	5.8	2.3	9.6	25	25-50
Composted solid manure from cattle	8	5	14	25	25-50
Manure	1.6	0.8	2.4	70	65-85

Table C-8: Pearson correlations computed among the various agronomic variables used in this study.

	yield	*grazing*	*Ntot*	*Nav2011*	*ratioNav_syn*	*ratioNav_lman*	*ratioNav_sman*	*ratioNav_res*
cutting	0.684	-0.57	0.066	0.077	0.321	0.438	0.262	-0.779
yield		-0.22	0.137	0.222	0.34	0.226	0.421	-0.432
grazing			0.482	0.553	-0.124	-0.057	-0.232	0.77
Ntot				0.912	0.293	0.409	0.098	0.044
Nav2011					0.434	0.475	-0.047	0.034
ratioNav_syn						0.002	0.049	-0.396
ratioNav_lman							-0.239	-0.425
ratioNav_sman								-0.207

II.2.3. Vegetation sampling

The vegetation of each parcel was sampled in May-June 2011 in four rectangular subplots of 10 m² (4 m × 2.5 m), systematically located inside a 1000 m² rectangular plot. This plot was placed on the most flat area inside the parcel, presenting a homogeneous vegetation physiognomy and avoiding parcel margin.

All vascular plant species observed in each subplot were listed and the cover of each species was estimated using the seven degrees of the Braun-Blanquet's scale. These codes were further converted into relative percent cover (van der Maarel 1979), by summing to 100% for each plot.

Based on these values, diversity metrics (taxonomic, phylogenetic and functional) and CWMs were computed in each 10-m² subplot and the mean value per parcel plot was then retained for further analyses (see details below).

II.2.4. Diversity indices and functional metrics

We computed the Rao quadratic entropy with Jost correction for taxonomic, phylogenetic and functional diversity (Jost 2007; de Bello et al. 2010). As it corresponds to a generalization of the inverse Simpson index, it allows the comparison of the various facets of α diversity of plant communities among parcels. Taxonomic diversity was evaluated through the inverse Simpson diversity index (N2) and the species richness (N0).

The computation of phylogenetic diversity implies the reconstruction of a phylogenetic tree composed of vascular plant species recorded during the field work. We utilized sequences of two genes encoding chloroplast proteins (rbcL and matK), obtained using the Genbank database. Sequences were aligned using ClustalX 2.1 software (Larkin et al. 2007) and then were adjusted manually using Se-Al 1.0al software (Rambaut, ftp://evolve.zo.ox.ac.uk/packages/Se-Al-All0a1.hqx) for both markers. A combined analysis of these two datasets was performed following the Bayesian MCMC (Monte Carlo Markov Chain) approach under BEAST 1.5.3 software (Drummond & Rambaut 2007). MrModeltest 2.0 software (version 2.0, Evolutionary Biology Centre, Uppsala University, SE) was used to choose the model of nucleotide substitution that best fits the data, following Akaike's information criterion. The selected model was the general time reversible model (GTR) with among-site substitution rate heterogeneity described by a gamma distribution (Yang 1994). Several family relationships were constrained according to the APG III phylogeny (APG 2009) in BEAST to calibrate the rates of molecular evolution of each lineage for Angiosperms clades (Bell et al. 2005). We used for branch length calculation an uncorrelated relaxed molecular clock that takes into account evolution heterogeneity between lineages (Drummond et al. 2006). The ultrametric tree topology was saved in a newick format for implementation in R calculations. The Rao index was weighted by the ultrametric distances of the phylogenetic tree for the corresponding diversity component.

The computation of functional metrics was based on a set of functional traits, chosen according to previous studies (i.e. Pakeman 2004; Louault et al. 2005; Quétier et al. 2007; Ansquer et al. 2009; Martin et al. 2009; Garnier & Navas 2012). They include data on plant morphology (Hmax: maximum vegetative height; LD: leaf distribution), leaf characteristics (LDMC: leaf dry matter content; SLA: specific leaf area) and reproductive strategies (SM: seed mass; CGO: clonal growth organs).

These traits were extracted from various databases: LEDA Traitbase for SM, LDMC and SLA (Kleyer et al. 2008); CLO-PLA for CGO (binary variables for 11 types represented in our dataset on the 17 forms contained in the database of Klimešová & de Bello 2009); Biolflor for LD (Klotz et al. 2002); Atlasband for Hmax (Jäger et al. 2000). LD is a qualitative variable classifying species according to the distribution of leaves on the stems: (1) rosette; (2) semi-rosette; (3) leaves distributed regularly along the stem; (4) shoot scarcely foliated; (5) tufts and crowns, leaves concentrated as a rosette at the top of taller shoot; (6) other types (Klotz et al. 2002).

We also included CSR strategies (Grime 1974) that, although not being true functional traits (because not directly measurable) as defined by Violle et al. (2007), are synthetic functional indicators related to trait syndromes (Pakeman 2004; Marini et al. 2007).

We computed Rao diversity, weighted by the relative cover of individual plant species, for each functional indicator separately, as well as CWMs (Table C-9). We thus obtained, for diversity and CWM, respectively: FDCSR and straC, straS, straR for CSR strategies; FDHmax and Hmax for maximum vegetative height; FDLDMC and LDMC for leaf dry matter content; FDLD and LD1, LD2, LD3 for leaf distribution (other categories were not or poorly represented in the dataset); FDSM and SM for seed mass; FDSLA and SLA for specific leaf area; and FDCGO for CGO (we did not consider CWMs for CGO as many categories of this qualitative variable were poorly represented in the dataset).

II.2.5. Statistical analyses

We applied a partial redundancy analysis (pRDA) to the matrix of standardized diversity indices and CWMs constrained by ratios of the various N sources (Borcard et al. 2011). Considering the important correlation between grazing intensity and the proportion of available N brought by livestock restitutions, we performed pRDA using grazing intensity as a covariable. We added *a posteriori* a projection of the overall N (NTot) and the available N (NAv) based on correlations with the main canonical axes.

Then, each response variable (diversity indices and CWMs) has been related to the diverse measures of fertilization using the Spearman rank correlation coefficient.

All statistical analyses were performed using R 3.0.3 (R Development Core Team 2014), the “vegan” package (version 2.0-9, http://CRAN.R-project.org/package=vegan) and some additional R functions, such as Rao() for the computation of diversity indices (de Bello et al. 2010).

Table C-9: Description of the diversity metrics considered in this study (minimum, median and maximum).

	Min	Median	Max
Taxonomic and phylogenetic diversity			
N0	11.75	21.75	39.25
N2	2.68	6.672	15.441
PD	1.527	3.718	5.507
Functional diversity			
FDCSR	1.079	1.155	1.295
FDHmax	1.139	1.208	1.302
FDLDMC	1.099	1.18	1.291
FDLD	1.019	1.345	1.972
FDSM	1.017	1.035	1.185
FDSLA	1.062	1.143	1.216
FDCGO	1.125	1.203	1.278
Community mean trait values			
straC	0.114	0.338	0.413
straS	0.107	0.228	0.345
straR	0.098	0.388	0.589
Hmax	0.484	0.693	0.966
LDMC	188.9	231.8	290.2
SLA	17.11	24.69	32.22
LD1	0.004	0.078	0.281
LD2	0.663	0.854	0.991
LD3	0.006	0.033	0.23
SM	0.689	1.409	5.308

II.3. Results

II.3.1. Nitrogen amounts from all sources

Our study revealed that the available nitrogen from all potential sources ranged from 15 to 180 kg N ha^{-1} yr^{-1} for the year preceding relevés (Table C-6). Considering the total N input averaged among the ten past years, values ranged between 15 and 400 kg N ha^{-1} yr^{-1}.

Considering the short-term fertilization (i.e. during the year preceding floristic relevés, NAv) or mid-term fertilization (mean fertilization for the ten past years, NTot) did not change markedly the response of diversity metrics or CWMs (Table C-10), as these two variables are highly correlated (Table C-8).

Table C-10: Spearman rank correlations between diversity metrics and nitrogen amounts.

Spearman correlations between diversity indices and CWMs and the amount of available nitrogen brought during the current year and total nitrogen from all sources and the ratios of nitrogen amounts due to each fertilizer type.

	Global nitrogen amounts		**Part of available nitrogen from each fertilizer type**			
	NTot	NAv	Industrial fertilizers	Liquid manure	Solid manure	Livestock restitutions
Taxonomic and phylogenetic diversity						
N0	-0.451	-0.508	ns	ns	ns	ns
N2	ns	ns	-0.472	ns	ns	0.417
PD	ns	ns	-0.369	ns	ns	0.473
Functional diversity						
FDCSR	ns	ns	ns	ns	-0.416	ns
FDHmax	ns	ns	ns	ns	ns	ns
FDLDMC	ns	ns	ns	ns	ns	ns
FDLD	ns	ns	ns	ns	ns	ns
FDSM	ns	-0.408	ns	ns	ns	ns
FDSLA	ns	ns	ns	ns	ns	ns
FDCGO	ns	ns	ns	ns	ns	ns
Community mean trait values						
straC	0.443	0.536	ns	0.404	ns	ns
straS	-0.584	-0.608	ns	ns	ns	ns
straR	0.669	0.711	0.555	ns	ns	ns
Hmax	ns	0.407	ns	0.401	ns	ns
LDMC	ns	ns	ns	ns	ns	-0.499
SLA	0.548	0.545	0.574	ns	ns	ns
LD1	ns	ns	ns	ns	ns	ns
LD2	ns	ns	ns	ns	ns	ns
LD3	ns	ns	ns	ns	ns	ns
SM	-0.377	-0.469	ns	ns	ns	ns

We did not evidence effect of overall N inputs on taxonomic and phylogenetic diversity (Table C-10), but significantly lower species richness (N0) in intensively fertilized parcels. Among CWMs, high amounts of N of various sources are positively correlated with Grime's C and R strategies, and negatively with S strategy (Table C-10). In addition, communities submitted to high N inputs are dominated by species with high SLA values and low seed mass. The diversity computed for seed mass (FDSM) was the only functional metric that respond to the fertilization gradient: the diversity of this trait was lower when the available N brought during the year before the floristic relevés (NAv) was higher (Table C-10).

II.3.1. Fertilizer types

The pRDA model performed for the response of diversity metrics to the various N sources was significant (P = 0.001, 1000 permutations) and explained 18.55% of the variation in the response dataset (adjusted R^2).

Parcels receiving nutrients preferentially from livestock restitutions are opposed to those receiving nutrients mainly from industrial fertilizers (Figure C-6). When the part of available N due to livestock restitutions is high, plant communities show higher taxonomic diversity N2 and phylogenetic diversity PD, as well as a more important cover of stress-tolerant species (Figure C-6). In addition, the proportion of N due to livestock restitutions shows a negative correlation with LDMC values computed at the community level (Table C-10). At the opposite, communities receiving high quantities of industrial fertilizers are largely dominated by ruderal species (straR) and the CWM computed for SLA is also high (Figure C-6 and Table C-10). The proportion of N brought by industrial inorganic fertilizers (IndNAv) is also negatively correlated with taxonomic (N2) and phylogenetic (PD) diversity (Table C-10).

The pRDA plot combined with the Spearman correlations revealed that the relative N input from solid manure is negatively correlated with the functional diversity computed for CSR strategies (Figure C-6 and Table C-10). In addition, large inputs of liquid manure are positively correlated to the CWM computed for the maximum vegetative height (Hmax) and the relative cover of competitive species (straC).

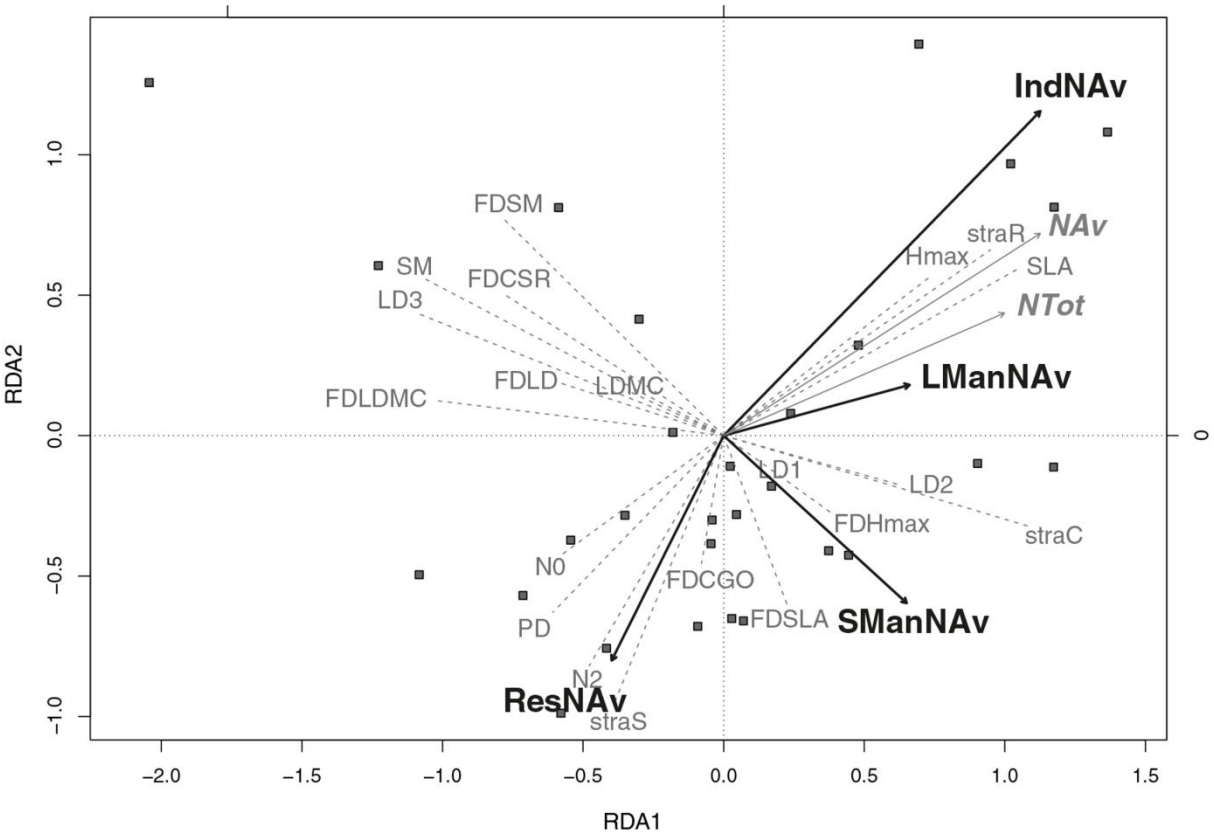


Figure C-6: Partial redundancy analysis of diversity metrics in response to nitrogen source.

This analysis was performed on diversity indices and CWMs (dotted lines) in response to agronomic variables (black arrows), with a posteriori projection of overall and available amounts of nitrogen from all sources (gray arrows). The abbreviations used in this plot are "N0" for species richness; "N2" for Simpson's taxonomic diversity; "PD" for phylogenetic diversity. For each functional trait, diversity and CWM were respectively: "FDCSR" and "straC", "straS", "straR" for CSR strategies; "FDHmax" and "Hmax" for Hmax; "FDLDMC" and "LDMC" for LDMC; "FDLD" and "LD1", "LD2", "LD3" for LD; "FDSM" and "SM" for SM; "FDSLA" and "SLA" for SLA and "FDCGO" for CGO.

II.4. Discussion

II.4.1. Effects of nitrogen amounts on functional characteristics

Based on the relative cover of the vascular species and by applying various weightings, we performed a set of metrics that described the taxonomic, phylogenetic and functional responses of grasslands to fertilization.

As previously showed by Marini et al. (2007), most fertile meadows are dominated by competitive and ruderal species at the expense of stress-tolerant ones, which are more adapted to less fertile

conditions. Such species favored by nutrient supply often show high SLA values but low LDMC (Duru et al. 1998; Cruz et al. 2002). Thus, a positive correlation between the fertilization intensity and SLA has ever been observed in the central Alps and could be linked to greater productivity and faster litter decomposition of species with high resource capture ability (Quétier et al. 2007).

Our results are in line with these findings since SLA and relative abundance of competitive and ruderal species (C and R strategies) show a positive correlation with N inputs. In addition, seed mass and stress-tolerant species respond negatively to high N amounts. The abundance of species with low seed mass recorded under high fertilization rates can partly be related to the plant life-form proportions in the community. The pattern we observed for seed mass CWM could be partly explained by the higher ability of grasses (especially tall grasses, Hejcman et al. 2012) to take up nutrients immediately after fertilization (Duffková & Libichová 2013) and their lower seed mass compared to legume species (Díaz et al. 2004).

II.4.2. Associated changes in taxonomic and phylogenetic diversity

Because high nutrient availability favors the dominance of fast-growing species, which have a high ability to uptake nutrients from the soil (Plantureux et al. 2005), previous works reported an associated negative effect of fertilization on species richness (e.g. Klimek et al. 2007; Marini et al. 2007; Hautier et al. 2009; Hejcman et al. 2010, 2012). Species loss due to eutrophication could partly originate from an increased light competition that tends to eliminate short-stature species (Hautier et al. 2009).

In French Jura grasslands, we found such a negative relationship between fertilization and species richness since species-poorer communities (N0) were observed where N amounts were high. We however did not record any significant correlation between the available N coming from all supplies for the year preceding floristic relevés and the taxonomic and phylogenetic diversity computed with Rao quadratic entropy (Table C-10).

II.4.3. Nutrient sources

We found that the positive effect of nitrogen on ruderal species and SLA was preferentially observed when industrial fertilizers represent the main N source. As industrial fertilizers provide the first available nutrients among fertilizers, they tend to favor species with a higher potential relative growth rate that allows them to uptake nutrients from the soil and grow rapidly (Kirkham et al. 2008).

This should also be the case for liquid manure, since this fertilizer type provides a large proportion of available N, in mineral (ammonium) or organic (urea, some amino-acids) soluble form. Contrary to our expectation however, the proportion of liquid manure cannot be negatively correlated to any diversity metric, even though it favors competitive strategy and high-stature species (Table C-10).

While taxonomic and phylogenetic Rao diversity did not respond significantly to the overall N input, an increase of the proportion of available N brought by industrial fertilizers has detrimental effects on these two metrics (Table C-10). Interestingly, increasing the proportion of N input from livestock restitutions leads to an increase of taxonomic and phylogenetic diversity, as well as of the proportion of stress-tolerant species in the community (Figure C-6 and Table C-10). As the partial RDA takes into account the potential effect of grazing on the response of diversity metrics, results are not directly comparable to those obtained with individual Spearman correlations. In this last case, we cannot exclude a confounding effect of other factors linked to grazing intensity that is not considered in these non-parametric analyses.

As fertilization and defoliation regimes act simultaneously on plant communities, these results could partially be explained by the defoliation intensity linked to the fertilization rates. Because N brought by livestock is the main source in preferentially grazed parcels (i.e. where mowing is not the main use), the selection induced on plant species is quite different than in regularly mown parcels. Mowing intensity has ever been related to taxonomic diversity, showing that high cutting frequency tends to promote dominance of a few species, hence progressively leading to species-poor communities (Mauchamp et al. 2014).

Contrary to mowing, livestock activities during grazing periods also create a spatial heterogeneity in the vegetation structure, resulting from the ability of animals to differentiate grazed areas from those dedicated to dung and urine deposition (Gillet et al. 2010) and of the creation of gaps due to trampling (Kohler et al. 2004). The colonization of these gaps devoid of vegetation by opportunistic species can in turn promote the establishment of distantly related species and therefore increase phylogenetic diversity (Valiente-Banuet & Verdù 2007).

We also observed that solid manure is the only fertilizer type which generates a response of functional diversity in grassland plant communities. Indeed, the CSR diversity is negatively correlated with the N income due to solid manure. In addition of the stress induced by the nutrient content in the soil, water availability for plant growth may also represent another source of stress. As the application of solid manure modifies the nutrient status of grassland soils but also tends to increase the soil organic matter content that can in turn promote soil moisture (Kirkham et al. 2008), it could partly explain variations in CSR strategy proportions in the community.

As suggested by Hejcman et al. (2012), fertilization-related changes in plant species composition vary through time. Indeed, a positive response of tall grasses to N enrichment can be noted immediately after nutrient supply, but these species are progressively replaced by tall forbs and annual weedy species tolerant to important N amounts after a four-year period of annual fertilization (Hejcman et al. 2012).

II.4.4. Parcel history

Considering total N fertilization rate is not sufficient for assessing the effects of soil N enrichment on plant communities. The immediate N availability from liquid manure mainly comes from the ammonium fraction contained in these farmyard fertilizers, while the effect of organic nitrogen content becomes visible only if slurries are repeatedly brought on grasslands (Gutser et al. 2005; Cavalli et al. 2014).

Whatever the nutrient source considered, the frequency of fertilizer supply should modify the response of the plant community to fertilization rates, higher amounts of nutrients spread intermittently being more favorable for forage quality than low annual amounts (Kirkham et al. 2008). N supplies due to atmospheric depositions also represent a non-negligible source of rapidly available nutrients, estimated between 15 and 20 kg ha^{-1} yr^{-1} in grasslands of the Swiss Jura Mountains in 2007 (Roth et al. 2013).

In addition, parcel history may also partly explain the vegetation patterns observed nowadays (Vandewalle et al. 2013). A loss of species richness has been recorded in grasslands in the last decades in response to increased N supplies, due to agriculture or atmospheric depositions (Homburger & Hofer 2012; Wesche et al. 2012). This could lead to a loss of specificity of grassland vegetation units through a homogenization of plant diversity at a regional level as revealed in the Swiss Alps (Homburger & Hofer 2012).

II.5. Conclusions

Our study revealed the importance of considering both N amounts coming from all potential sources and the form of fertilizer applied to grasslands to explain the effect of N supply on diversity patterns. We found no great difference in the response of diversity metrics between the mean N amounts brought during the ten last years and the N available for plant growth brought by the current year fertilization. These findings are important for the particular case of the French Jura Mountains, where restrictions on the fertilization intensity for the parcels devoted to the production of Comté cheese do not consider all potential sources of nutrients. Moreover, specifications are given for the all-farm management level and not for individual parcels. For these reasons, the nutrient amounts (and more specifically N ones) effectively received by some parcels may be much higher than these average values. Further investigations, based on a long-term monitoring of both vegetation and agricultural practices, is necessary to increase our understanding of fertilization impacts on plant biodiversity.

II.6. Acknowledgments

We address many thanks to the farmers who collaborated to this project, as well as Catherine Bahl, Eric Chaput, Aurélien Hagimont and Jean-Yves Vaanstelant who helped us to develop partnerships with farmers. We also thank the Comité Interprofessionnel du Gruyère de Comté (CIGC) and the Conseil Régional de Franche-Comté for financial support.

ABSTRACT

Introduction. Among fertilizers commonly applied to grassland systems, fertilizers from different origins (industrial versus organic) differ in the way nutrients, especially nitrogen, become available for the plants over time. Most studies of their impact on biodiversity are limited to the short-term response of species richness to some amounts of a single fertilizer in a limited number of experimental grasslands. In the present study, we investigated the impact of fertilizer quality (industrial fertilizers, solid manure, liquid manure, and livestock restitutions) and quantity (available N supply) spread on 29 grazed meadows of the French Jura Mountains on diversity metrics of plant communities, comprising taxonomic, phylogenetic and functional facets as well as community-weighted mean trait values (CWMs).

Material and methods. Using redundancy analysis (RDA) and Spearman correlations, we first evaluated the response of diversity metrics to the proportions of industrial fertilizers, solid manure, liquid manure, and livestock restitutions in the available N amounts received by grasslands per year. Then, we evaluated the effects of the total N and the available N inputs during the year preceding floristic relevés on the various diversity metrics.

Results. We recorded no effect of total N input on taxonomic and phylogenetic diversity based on Rao quadratic entropy, but a significant negative impact on species richness. Among CWMs, high N inputs from various sources are positively correlated with specific leaf area (SLA), competitive and ruderal (disturbance-resistant) strategies, and negatively with seed mass. Results also revealed various trends according to the N source: when the proportion of available N brought by direct livestock restitutions is high, plant communities show higher taxonomic and phylogenetic diversity, and a more important cover of stress-tolerant species. Moreover, communities receiving high quantities of industrial fertilizers are largely covered by ruderal species and show higher SLA.

Conclusions. Our observations support the common finding that a high N supply impacts plant functional composition, and is associated with a decrease of species richness. In addition, our results show that these response patterns depend on the fertilizer origin. Especially, synthetic industrial fertilizers appear to be the most detrimental sources of nutrients for both taxonomic and phylogenetic diversity.

III. Grassland plant diversity response to agricultural management and soil conditions

Leslie Mauchamp, Arnaud Mouly & François Gillet

Article en préparation

KEYWORDS

Mowing; Grazing; Nitrogen fertilization; Soil physico-chemical descriptors; Plant functional traits; Taxonomic, phylogenetic and functional facets; Rao quadratic entropy; Community-weighted mean trait values.

III.1. Introduction

Vegetation structure and underlying processes in managed grasslands are recognized to be mainly constrained by defoliation intensity (grazing and/or mowing) and fertilizer supply (Garnier & Navas 2012). However, floristic composition cannot be explained without considering geophysical factors such as soil depth and type, geological underground and microtopography (Barbaro et al. 2004). Even if the concomitant influences of management practices and soil factors on vegetation layer are currently recognized, only few studies have really focused on the part of variations of floristic composition attributable to each of these sets of variables (i.e. Barbaro et al. 2004; Marini et al. 2007).

Moreover, studying the influences of these parameters on vegetation diversity, including all potential facets (i.e. taxonomic, phylogenetic and functional diversity) is even rarer in ecological studies, and most of time are limited to species richness (Marini et al. 2007). The authors recorded that species richness was mostly controlled both by the short-term effect of nitrogen fertilization (Jacquemyn et al. 2003) and, as stressed by studies under other landscape contexts in Europe, by the long-term effect of soil phosphorus accumulation (Janssens et al. 1998; Critchley et al. 2002).

The combined utilization of the various diversity facets for biodiversity assessment is recommended nowadays as it provides more complete information about the response of vegetation to abiotic factors such as management practices (de Bello et al. 2010).

In this study, we aimed at assessing the question of the effects of soil conditions and management regimes on diversity metrics computed for taxonomic, phylogenetic and functional facets with the following questions: (i) Among the variables describing soil conditions and agricultural practices, what are the mainly determinant variables in these two sets of variables? (ii) What are the individual and shared effects of soil conditions and management regimes on vegetation diversity? (iii) Do we observe a preferential response of a given diversity facet to soil or management descriptors?

III.2. Methods

III.2.1. Study area

A sample of 47 mesohydric grasslands (excluding dry and wet grasslands) has been selected across the NW part of the French Jura Mountains, ranging from 430 to 1120 m a.s.l. Climate is nemoral with a strong suboceanic influence. Predominant soils are cambisols developed on limestone with a variable superficial cover of silt deposed by wind. Permanent grasslands represent 22% of the surface in the study region and are mainly used for dairy farming and Protected Designation of Origin cheese production (mainly Comté cheese, a major economic sector) with constraining specifications for agricultural practices. Especially, the amount of nitrogen cannot exceed 50 and 120 units of nitrogen per hectare of agriculture area per year, respectively for nitrogen coming from inorganic commercial fertilizers and from all fertilizer supplies.

Parcels (management units) selected for this study were limited to permanent (more than 10 years without ploughing), meso-hygrophilous grasslands and on flat locations in order to avoid biases due to the preferential use of steep slopes for grazing, the use of agricultural machines for cutting and fertilizing being limited in this type of situations (Klimek et al. 2007).

III.2.2. Vegetation sampling

The vegetation of each parcel was sampled in May-June 2011 in four rectangular subplots of 10 m² (4 m × 2.5 m), systematically located inside a 1000 m² rectangular plot. This plot was placed on the most flat area inside the parcel, presenting a homogeneous vegetation physiognomy and far from the parcel's margin.

All vascular plant species observed in each plot were listed and the cover of each species was estimated using the seven degrees of the Braun-Blanquet's scale. These codes were further converted into relative percent cover, by summing to 100% for each plot.

Based on these values, diversity metrics (taxonomic, phylogenetic and functional), CWMs and proportions of sociological-ecological groups were computed in each 10-m² subplot and the mean value per parcel plot was then retained for further analyses (see details below). In addition, the mean relative cover of each species in the four subplots was used to describe species composition at the parcel level.

III.2.3. Diversity indices and mean functional traits

In order to compare taxonomic, phylogenetic and functional *alpha* diversity of plant communities among parcels, we used the relative cover of each plant species and applied metrics based on Rao quadratic entropy with Jost correction, which corresponds to a generalization of the inverse Simpson index (Jost, 2007; de Bello et al. 2010). For the taxonomic facet, in addition to Simpson diversity (N2) we compared species richness recorded in each parcel (N0).

The Rao index for phylogenetic diversity was weighted by the ultrametric distances of the phylogenetic tree constructed for the vascular plant species recorded during the field work. The molecular matrix utilized was based on sequences of two genes encoding chloroplast proteins (*rbc*L and *mat*K), obtained using the Genbank database. Details concerning the realization of this phylogenetic tree are available in Mauchamp et al. (2014).

A set of functional traits was selected for the computation of functional diversity. They were chosen according to previous studies, which have demonstrated a response of these traits to defoliation intensity (mainly grazing intensity) and/or fertilization (i.e. Pakeman 2004; Louault et al. 2005; Quétier et al. 2007; Ansquer et al. 2009). They include data on plant morphology (Hmax: maximum vegetative height; LD: leaf distribution), leaf characteristics (LDMC: leaf dry matter content; SLA: specific leaf area) and reproductive strategies (SM: seed mass; CGO: clonal growth organs). These traits were extracted from various databases: LEDA Traitbase for SM, LDMC and SLA (Kleyer et al. 2008); CLO-PLA for CGO (binary variables for eleven types represented in our dataset on the seventeen forms contained in the database of Klimešová & de Bello 2009); Biolflor for LD (Klotz et al. 2002); Atlasband for Hmax (Jäger et al. 2000). LD is a qualitative variable classifying species according to the distribution of leaves on the stems: (1) rosette; (2) semi-rosette; (3) leaves distributed regularly along the stem; (4) shoot scarcely foliated; (5) tufts and crowns, leaves concentrated as a rosette at the top of taller shoot; (6) other types (Klotz et al. 2002).

To these true (i.e. measurable) functional traits as defined by Violle et al. (2007), we added CSR strategies (Grime et al. 2007), which are synthetic functional indicators related to trait syndromes (Pakeman 2004; Marini et al. 2007).

We computed Rao diversity, weighted by the relative cover of individual plant species, for taxonomic and phylogenetic facets and for each functional indicator separately as well as CWMs (Table C-1). For qualitative traits, CWM corresponds to the sum of the relative cover of species for each modality of the trait. We did not consider CWMs for clonal growth organs as many categories of this qualitative variable were poorly represented in the dataset.

III.2.4. Soil sampling

The soil of the various parcels considered in this study was also sampled. The soil thickness was evaluated by using eight measurements per parcel with a soil probe. The use of such fine auger allowed the evaluation of soil thickness up to 100 cm. Data collected were aggregated at the parcel by computing the mean thickness as well as the standard deviation.

In addition, we realized eight samples of soil in the upper layer of soil (1 – 10 cm). Each sampled was dried at the atmospheric temperature individually before being pooled in order to obtain a unique batch for each parcel for further analyses.

The analyses performed were all based on French standardized norms and the choices were mainly driven by previous work evaluating the effect of soil and management condition on floristic composition of grasslands (Marini et al. 2007). The analyses included: (i) water pH (NF ISO 10390); (ii) soil particle size including five classes (NF X 31-107); (iii) organic carbon and total nitrogen (NF ISO 10694 and NF ISO 13878); (iv) phosphorous content (P_2O_5) (NF X 31-161); (v) cation exchange capacity (NF X 31-130); (vi) soil content for calcium, magnesium, potassium and manganese (NF ISO 22036; Table C-11).

III.2.5. Agronomic data

We submitted a questionnaire to farmers to obtain a detailed description of the parcel management, with information covering cutting, grazing and fertilization regimes over the ten past years (Table C-12).

The agronomic description of the parcels takes into account the defoliation regime (intensity of grazing and/or mowing) and the fertilization regime revealed by the amounts of each nitrogen source (liquid and solid manure, commercial inorganic fertilizers, livestock restitutions and atmospheric depositions).

III.2.6. Statistical analyses

We used a redundancy analysis to evaluate the response of diversity metrics (the set of all diversity indices and CWMs that have been standardized) to soil, location and agricultural variables separately. A forward selection of the explanatory variables in both soil and agricultural analyses has

been applied to obtain the most parsimonious model and to avoid collinearity among constraints variables in each variable set (Borcard et al. 2011).

Then, to discriminate the part of variance explained by agricultural management and the soil conditions respectively as well as the part of variance due to the interaction between agronomy and soil, we performed a variance partitioning using the variables obtained by the forward selections.

All statistical analyses were performed using R 3.0.3 (R Development Core Team 2014), the vegan package (version 2.0-9, http://CRAN.R-project.org/package=vegan) and some additional R functions, such as Rao() for the computation of diversity indices (de Bello et al. 2010).

Table C-11: Soil descriptors retained for statistical analyses.

	Variable description		Values		
			Min.	Med.	Max.
Clay	Clay (< 2 µm)	$g.kg^{-1}$	214.0	399.0	612.0
F_silt	Fine silt (2 - 20 µm)	$g.kg^{-1}$	168.0	326.0	421.0
C_silt	Coarse silt (20 - 50 µm)	$g.kg^{-1}$	88.0	155.0	244.0
F_sand	Fine sand (50 - 200 µm)	$g.kg^{-1}$	14.0	53.0	289.0
C_sand	Coarse sand (200 - 2000 µm)	$g.kg^{-1}$	4.0	19.0	187.0
C	Organic carbon	$g.kg^{-1}$	36.70	61.20	162.0
N_tot	Total nitrogen	$g.kg^{-1}$	3.38	5.44	12.80
C_N	Carbon:Nitrogen ratio	-	9.78	10.90	13.50
MO	Organic Matter	$g.kg^{-1}$	63.5	106.0	279.0
pH_eau	water pH	-	5.16	6.21	7.62
P2O5	total phosphorous (Joret-Hébert method)	$g.kg^{-1}$	0.011	0.067	0.281
CEC	cation exchange capacity (Metson)	$cmol.kg^{-1}$	15.7	26.5	53.0
CaO	Calcium	$g.kg^{-1}$	2.87	7.77	16.40
MgO	Magnesium	$g.kg^{-1}$	0.139	0.319	0.509
K2O	Potassium	$g.kg^{-1}$	0.137	0.285	0.725
Mn	Manganese	$mg.kg^{-1}$	4.66	25.80	70.20
sol_mean	Soil mean depth	cm	14.0	42.5	84.5
sol_sd	Soil depth standard deviation	cm	2.121	15.188	34.158

Table C-12: Description of agronomic variables used in this study.

The fertilization regime was evaluated by the mean amounts of nitrogen brought per hectare and per year by all potential sources, averaged over the ten past years. For each nitrogen source, the total N input was calculated as well as the amount of N available for plants (taking into account the roar-effect of some fertilizers). The quantity of each organic fertilizer was converted into N content using mean values established for solid and liquid manures (Schvartz et al. 2005). The amount of N brought by commercial inorganic fertilizers was also evaluated using the mean input of each product and its NPK composition. We also estimated the N input due to livestock restitutions, considering the mean annual stocking rate and the mean N content of dung and urine (0.236 and 0.315 kg N per livestock unit per day, respectively, according to Sinaj 2009). An estimation of N atmospheric deposition was added to the previous sources, which corresponds to 15 kg N per hectare and per year in the region (CFHA 2005). By summing N inputs from manure, livestock restitutions, commercial fertilizers and atmospheric deposition, we obtained the total N input (Ntot) and the available N input per hectare and per year (Nav). Nitrogen brought by commercial inorganic fertilizers is considered as entirely available for plants (Nav_syn), as well as atmospheric N deposition. We estimated the available N content of solid and liquid manure using standard values taking into account the rear-effects (Sinaj 2009, Nav_man). The same standard values were used for the evaluation of available N in dung and urine, respectively (Nav_res).

Variable	Description	Type	Values
cutting	Mean number of cuts per year	ordinary	Min 0 Med 1 Max 2,5
yield	Hay biomass (dry matter) obtained with the two first cuts	numeric (t DM/ha/year)	Min 0 Med 2 Max 9,8
grazing	Stocking rate estimated according to the number of livestock units and time spent on the parcel during one year	numeric (LU d/ha/year)	Min 0 Med 125,0 Max 2100
Ntot	Mean total nitrogen brought on the parcel during one year: it represents liquid and solid manures, synthetic fertilizers, dung and urine deposition by grazing animals and atmospheric deposition	numeric (kg N/ha/year)	Min 15 Med 174 Max 1172,1
Nav	Mean available nitrogen brought on the parcel during one year: it represents liquid and solid manures, synthetic fertilizers, dung and urine deposition by grazing animals and atmospheric deposition	numeric (kg N/ha/year)	Min 15 Med 123 Max 825,1
Nav_syn	Available nitrogen brought on the parcel by synthetic fertilizers	numeric (kg N/ha/year)	Min 0 Med 12,32 Max 77
Nav_man	Available nitrogen brought on the parcel by liquid manure application	numeric (kg N/ha/year)	Min 0 Med 38,3 Max 200
Nav_res	Available nitrogen due to livestock restitutions during grazing periods	numeric (kg N/ha/year)	Min 0 Med 48,2 Max 810,1

III.3. Results

The most parsimonious model obtained after forward selection for the agronomic variables retained four quantitative variables (Figure C-7). It included the mean number of cuts per year (cutting), the available nitrogen coming from industrial fertilizers (Nav_syn) as well as the available nitrogen amounts coming from all potential sources and the cumulative yield of the two first cuts (yield).

Concerning the soil variables, the forward selection finally retained five quantitative variables (Figure C-7), namely the coarse silt (Coarse silt) and the clay (Clay) content in the soil, the phosphorous and potassium content (respectively P_2O_5 and K_2O) and the C:N ratio (C_N).

The combination of all of these twelve variables (soil, location and agronomic variables) explained 29.38% of the variance of the response matrix, concentrated on the two first canonical axes, which are the only two significant ones. This model that best explained the variation of the multivariate response matrix containing all standardized diversity indices and CWMs was significant (P = 0.001, 1000 permutations).

The variance partitioning performed on the three sets of variables revealed that the joint effect of all of these variables explain 7% of the variance of the diversity metrics (Figure C-8). We showed that the joint effect of parcel management and soil conditions constitutes the main part of variance explained (8%). The part of explanation due to grassland management alone (after removing the effects of soil and location) was the most important (6.3%), followed by the part due to soil conditions only (1.6%). The location variables alone did not explain

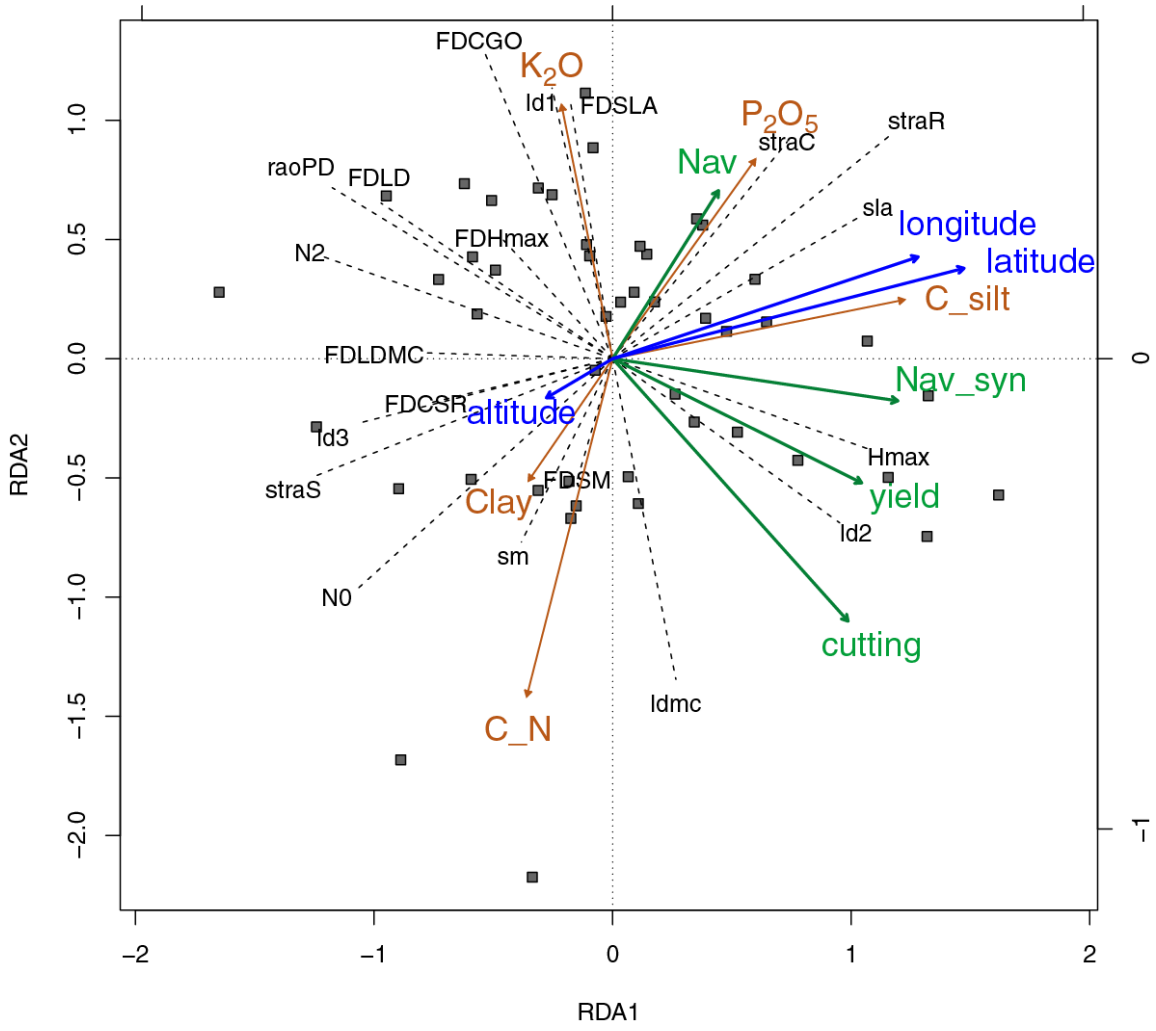


Figure C-7: Redundancy analysis performed on diversity indices and CWMs (green arrows) in response to agronomic variables and soil conditions. The best model was obtained by two forward selections for soil and agronomic variables separately. This final model is constrained by eight quantitative explanatory variables (blue solid arrows).

The abbreviations used in this plot are "N0" for species richness; "N2" for Simpson's taxonomic diversity; "raoPD" for phylogenetic diversity. For each functional trait, diversity and CWM were respectively: "FDCSR" and "straC", "straS", "straR" for CSR strategies; "FDHmax" and "Hmax" for Hmax; "FDLDMC" and "ldmc" for LDMC; "FDLD" and "ld1", "ld2", "ld3" for LD; "FDSM" and "sm" for SM; "FDSLA" and "sla" for SLA and "FDCGO" for CGO.

In the RDA plot (Figure C-7), the strong association or opposition of the various arrows representing diversity metrics and explanatory variables revealed the positive or negative correlation between variables, positive or negative respectively, between variables. In that sense, we observed that cutting frequency associated with high nitrogen inputs coming from inorganic fertilizers are negatively correlated with Simpson's taxonomic diversity (N2), phylogenetic diversity (raoPD) and the functional diversity computed for leaf distribution (FDLD). The dominance of CSR strategies in the communities is dependent on the assimilate nitrogen coming from all potential sources, itself associated with the phosphorous content measured in the upper soil layer. Indeed high amounts of nitrogen and soil phosphorous content are positively correlated with the relative cover of C- and R-strategists, with high

SLA values. At the opposite, such conditions are unfavorable for stress-tolerant species and are also correlated with lower species richness (N0). Finally, the LDMC mean values (ldmc) seem to mainly respond positively to the C:N ratio but negatively to the potassium content.

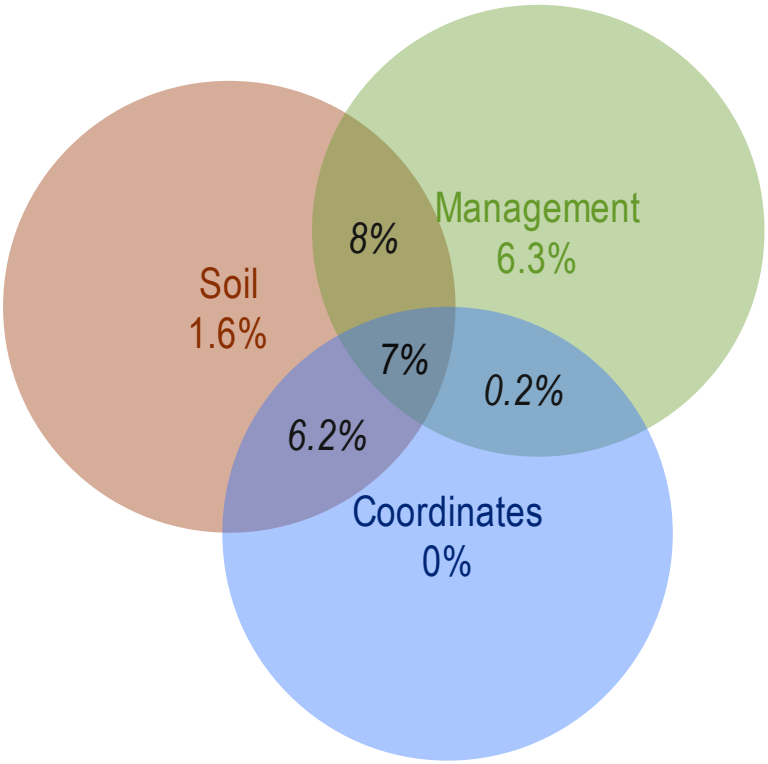


Figure C-8: Variance partitioning, based on adjusted R-squared, of the diversity metrics responses to the twelve explanatory variables retained after forward selections among soil, location and agronomic variables respectively.

III.4. Discussion

Our analyses revealed that both soil and management conditions were able to explain 29.38% of the variations of diversity metrics in the French Jura Mountains. Our explanation rates were comparable with those obtained in a previous study in prealpine calcareous grasslands of the French Alps. Using species frequency, Barbaro et al. (2004) revealed that the floristic variability of grasslands was explained at 23.9% by habitat conditions (lithology and soil moisture) and agricultural practices including grazing intensity and cutting regime. Among these variables, lithology was the best explanatory variable and accounted for 11.9% of the variation in floristic composition and grazing intensity for 6%.

Among all agronomic variables used in this study including the cutting regime, the grazing intensity and the fertilizer amounts, only the cutting intensity was retained after forward selection for explaining diversity patterns of grassland vegetation. This variable alone allows explaining 8.5% of the diversity metrics. In particular, we observe lower values of taxonomic and phylogenetic diversity when the cutting frequency increases, confirming prior results (Mauchamp et al. 2014). Indeed, an increase of defoliation intensity, caused for example by cutting for hay-making, has detrimental effects on vegetation diversity in grasslands, especially because such conditions favor the development of species with leaves located near the ground, that are able to take advantage from light. This pattern could partly explain the lower functional diversity recorded in our case for intensively cutted parcels, the rosette forms being favored by this management regime (Stammel et al. 2003; Kohler et al. 2004).

These observations also result partly from the high commercial fertilizers supplies associated to the higher cutting frequency (Figure C-7). Indeed, species with a rapid growth because of a rapid nutrient uptake are favored by high nutrient availability in soil and tend to become dominant at the expense of slower-growth species (Duru et al. 2004; Lavorel et al. 2004; Plantureux et al. 2005).

Considering the total amounts of assimilate nitrogen brought by all sources did not reveal the same trend as those observed for synthetic fertilizers only. In our case, we recorded that an increase of the directly assimilate nitrogen coming from all sources, added to the increased soil phosphorous content caused the decrease of species richness. This confirms the previous results of Marini et al. (2007) who reported a link between species richness short-term effect of nitrogen fertilization and long-term phosphorous accumulation in soil. They related the species number decrease to the dominance of competitive and ruderal species under well-fertilized conditions, at the expense of stress-tolerant ones (Marini et al. 2007), a trend that we also observed.

Another nutrient coming from fertilizer seems to influence the plant community response. Indeed, our data suggest that the potassium content in the soil is negatively related to the mean community value computed for LDMC (Figure C-7). Among plant traits, LDMC is one which allows classifying species according to their nutrient uptake and use (Al Haj Khaled et al. 2006). Previous studies interested in the variations of LDMC reported lower values in fertilized environments compared to unfertilized ones (Martin et al. 2009). Here we can hypothesize that the variations of this trait in grassland are rather due to potassium content than to other nutrients.

ABSTRACT

The floristic composition of grasslands is mainly constrained by agricultural practices, especially defoliation intensity, including grazing and mowing, and fertilizer supply, but it also responds to geophysical factors such as soil characteristics. Even if the combined influence of soil and agricultural management is commonly recognized, few studies have investigated the respective effect of these drivers on plant composition or diversity.

A sample of 47 mesophilous permanent grasslands across the French Jura Mountains has been described in terms of floristic composition, agricultural management (including cutting, grazing, and fertilization regimes), and edaphic conditions (soil depth, and a set of physical-chemical descriptors). We performed two separate redundancy analyses (RDAs), including a forward selection of explanatory variables, to evaluate the response of diversity metrics (including the Rao quadratic entropy computed for taxonomic, phylogenetic and functional facets and also community-weighted mean values of functional traits) to soil variables and agricultural variables, respectively. The amount of variance explained by the two environmental datasets alone or in combination was computed using a series of partial RDAs.

Results show that a high cutting frequency associated with high nitrogen inputs coming from inorganic synthetic fertilizers are negatively correlated with taxonomic (Simpson's index) and phylogenetic diversity. Species richness is negatively correlated to the total amount of available nitrogen coming from all potential sources and to the soil phosphorous content. Species-poor communities also present a higher relative cover of competitive and ruderal species, with higher mean values for the specific leaf area (SLA). The mean value for the leaf dry matter content (LDMC) shows a negative link with the potassium content in the soil.

Variance partitioning reveals that among the 29% of variance explained by the RDA model, about half of it is due the joint influence of soil and agronomic variables. These results highlight the importance of considering both agronomic and edaphic conditions, especially the nutrient content, to explain the patterns of plant diversity in productive mesophilous grasslands.

D. Influence des échelles spatiales et temporelles

Les résultats de l'étude diachronique visant à comparer la composition floristique de relevés anciens avec de nouveaux relevés réalisés au même endroit feront l'objet d'un premier chapitre, présenté sous la forme d'un article en phase finale de préparation pour une prochaine soumission dans *Biological Conservation*. Ces résultats ont par ailleurs été présentés oralement lors du colloque biennal des Zones Atelier à Paris en décembre 2013.

Le second chapitre est constitué d'un article en préparation qui vise à comprendre l'effet des surfaces d'échantillonnage dans les patrons de diversité *alpha* et *beta* en réponse aux modes de gestion des parcelles. L'effet de l'intensité des pratiques agricoles sur la composante *beta* de la diversité végétale a fait l'objet d'une présentation orale lors du 9ème colloque d'Ecologie Végétale (ECOVEG) à Tours en avril 2013.

I. Dramatic changes in the species composition of grassland vegetation revealed by a diachronic study

Leslie Mauchamp, Arnaud Mouly, Pierre-Marie Badot & François Gillet

Article en préparation pour une soumission dans *Biological Conservation*

KEYWORDS

Plant community; Landolt Ecological indicator values; Species richness; Simpson's diversity index.

I.1. Introduction

Grassland ecosystems offer important fine-scale plant species richness and thus contribute to biodiversity conservation at larger scale (Wilson et al. 2012). Specifically, European oligotrophic grasslands, managed with low-intensity grazing or mowing, that present the highest number of species at the fine-scale level (Wilson et al. 2012). More than conservation concerns, the maintenance of high grassland diversity is of first interest as it ensures the realization of ecosystem functions and services.

However, recent studies recorded a dramatic decrease in plant diversity and especially species richness over the last decades in various grasslands types and various European regions (Homburger & Hofer 2012; Wesche et al. 2012). The comparison of ancient relevés with new ones revealed a loss of 30 - 50% of species at the plot-level that was associated with changes in functional composition. Species-poorer contemporary communities were dominated by mown-tolerant species, grasses with high nutrient requirements while the cover of ruderal species decreased (Wesche et al. 2012). In addition, the comparison of two agricultural landscapes in the Swiss Alps revealed a loss of specificity in grasslands vegetation nowadays which suggests a homogenization of plant diversity at a regional level (Homburger & Hofer 2012).

These observations could be related to associate changes in agricultural management of grasslands that have occurred in the period considered (Wesche et al. 2012). Indeed, recent studies have focused on two contrasted tendencies that are mainly due to maximizing productivity and affect grassland vegetation (Plantureux et al. 2005; Buttler et al. 2009). On the first hand, the less productive areas, that are located far away from the farm or that are not easily accessible for hay-making or fertilizing machines are progressively neglected and tend to suffer from forest encroachment. On the second hand, we observe an intensification of the most productive parcels, especially those that are located near the farm building and with an easy access for machines. Both of these trends have ever been related to diversity loss (Wesche et al. 2012; Tasser & Tappeiner 2002; Mottet et al. 2006).

Among management practices, intensification process can be observed through an increase of the defoliation intensity (the number of cuts per year for cutting and the stocking rate for grazing but also the date and pluri-annual frequency of these events), often associated with an increase of nutrient inputs (Gaujour et al. 2012). A drastic increase of grazing intensity has previously been related to a decrease of species richness (Farruggia et al. 2006), partly attributable to the dominance of ruderal and competitive species (especially grass competitive species) at the expense of stress-tolerant species (Gaujour et al. 2012). Plant community under high grazing pressure tend also to be dominated by

shorter vegetation, with species that present a rosette architecture to avoid livestock grazing and/or that present early flowering and seed dispersal (Gaujour et al. 2012; Garnier & Navas 2012).

Fertilization effects enhance to those of defoliation as it is known that high fertilization rates increase the dominance of fast-growing species, which have a high ability to uptake nutrients from the soil (Plantureux et al. 2005), with negative effects on species diversity (e.g. Hejcman et al. 2010). In intensive hay meadows with high nitrogen levels, Marini et al. (2007) found that high commercial fertilizer inputs favor the development of ruderal species as well as high abundances of tall-growing grasses and competitive forbs. The rapid growth of competitive species and their high capacity to uptake nutrients from the soil allow them to dominate in such fertile environments (Marini et al. 2007).

Most of the studies interesting in the changes of vegetation among the last decades considered species richness (Homburger & Hofer 2012; Wesche et al. 2012). However, this metric is considered an incomplete indicator for grassland biodiversity evaluation when used alone (especially in the response of vegetation to management, Wilsey et al. 2005), is greatly dependent on the sampling effort (Gotelli & Colwell 2001) and evolves slowly than species abundances (Scimone et al. 2007). For those reasons, the use of a variety of taxonomic, phylogenetic and functional diversity indices is nowadays recommended for biodiversity assessment (de Bello et al. 2010).

The aim of this study was to assess the changes of vegetation communities in the French Jura Mountains, a large traditionally pastoral region. We used a series of floristic relevés and compared their taxonomic, phylogenetic and functional characteristics with the following questions: 1) Beyond local fluctuations affecting vegetation dynamics in managed grasslands, can we observe a general trend from the 1990's to today across this region? As it has previously been observed in others regions, we expected to observe a decline in species richness among the period considered. However, considering the inconvenient of using this metric, we also compared these quantitative aspects by including Rao quadratic entropy computed for taxonomic, phylogenetic and functional diversity facets.

2) Then, as environmental data were not available in this study, can we relate the observed patterns for diversity metrics to plant ecology (especially Landolt ecological indicator values)? As suggested previously by Wesche et al. (2012), the lower species number in contemporary communities can be related to functional changes linked to stress end perturbation.

3) Finally, considering the modifications of floristic composition occurring for each pair of relevés, can we observe variable intensity of changes according to grassland initial characteristics?

I.2. Methods

I.2.1. Study area

Our comparative study was carried out in the NW part of the French Jura Mountains. Three main structural units can be identified in the study area across an altitudinal gradient: first plateau (500-800 m a.s.l.), second plateau (800-950 m a.s.l.) and high range (950-1700 m a.s.l.). Climate is nemoral with a strong suboceanic influence. Predominant soils are cambisols developed on limestone with a variable superficial cover of silt deposed by wind. Permanent grasslands represent 22% of the surface in the study region and are mainly used for dairy farming and Protected Designation of Origin cheese production. Indeed, the production of Comté cheese represents a major economic sector in the Franche-Comté region. The presence of such production implies the existence of constraining specifications, especially for agricultural practices used on grassland surfaces devoted to the milk production. In particular, the nutrient inputs are capped to 120 nitrogen units per hectare of agricultural surface and the livestock rate do not exceed 1.3 LU per hectare.

I.2.2. Plot selection

We used two databases from the Conservatoire Botanique National de Franche-Comté (CBNFC) and the Comité Interprofessionnel du Gruyère de Comté (CIGC), which contain more than 3500 phytosociological relevés made during the 20th century in the French Jura Mountains. Among these relevés, we made a first selection according to three criteria: (i) the date of the relevé has to be known and must be between years 1990 and 2000, in order to include the beginning of the 1990s, during which agronomic changes took place in the region (Jean-Claude Monnet, personal communication), and to have a time gap of at least 10 years between the two surveys; (ii) the location of the relevé has to be known with precise geographic coordinates; (iii) the author of the relevé has to be known.

After this first selection, a set of 587 relevés were potentially available for new investigations. All retained sites have been projected on recent orthophotos. This way, we only kept plots that are nowadays located in a parcel still used as grasslands (including situations of agricultural conversion or location errors). To avoid as much as possible spatial autocorrelation, we limited the dataset to one relevé per grassland parcel. Among this set, 150 plots were finally selected to conduct the second survey in spring 2012 (Figure D-1).

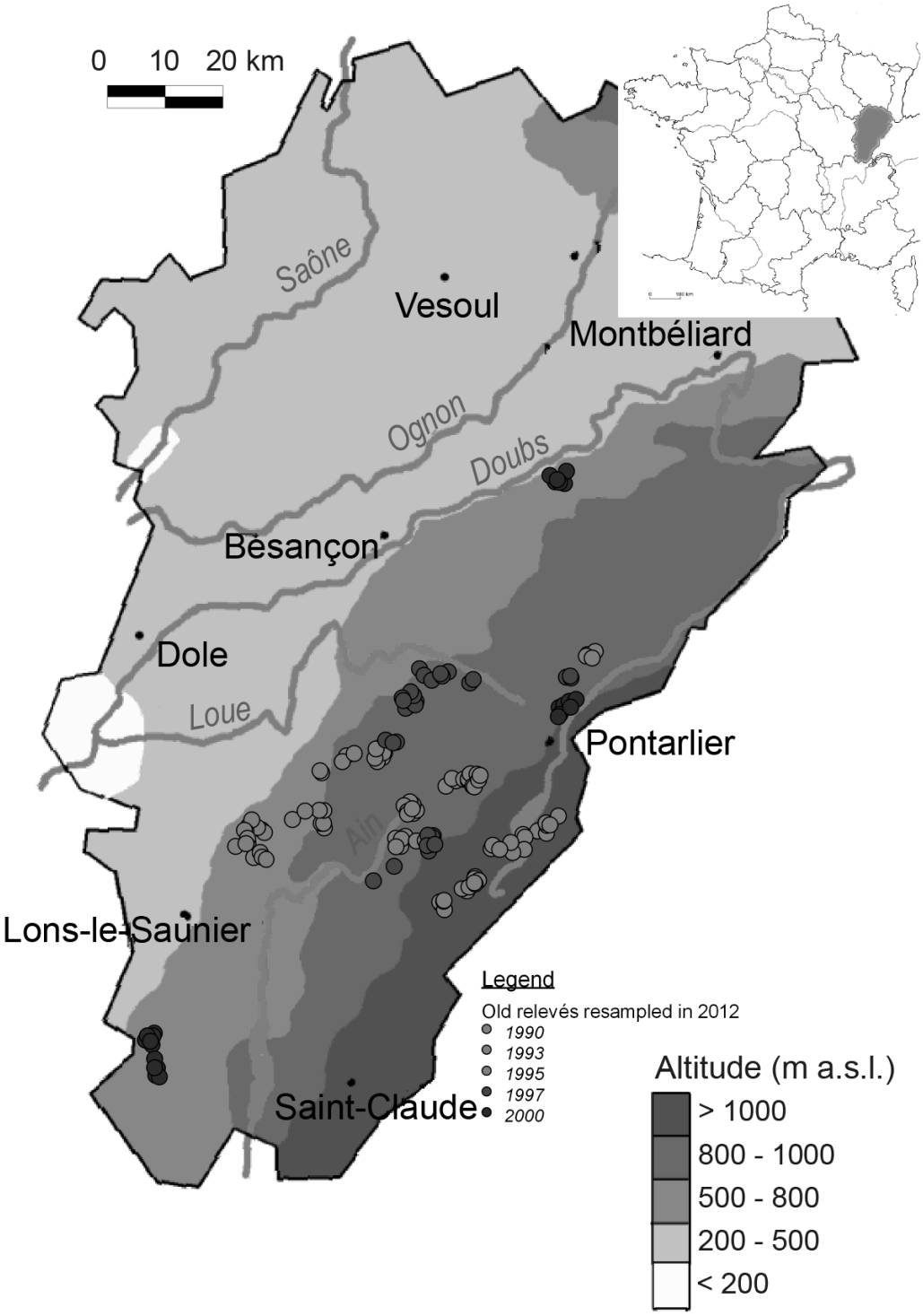


Figure D-1: Map of the 150 old floristi relevés re-sampled in 2012.

I.2.1. Vegetation sampling

Each plot was located in the field using a GPS with its geographic coordinates and a map. The vegetation was sampled exactly at the same place that the old relevé in May-June 2012. Since specific information about the method used by the various authors of the old relevés was not available, we applied the classical phytosociological approach: inside a plot of about 200 m^2, all observed vascular plant species were listed and the cover of each species was estimated using the seven degrees of the Braun-Blanquet's scale (r, +, 1, 2, 3, 4, 5). These codes were further converted into relative percent cover, by summing to 100% for each plot.

I.2.2. Diversity metrics

Taxonomic diversity was assessed by using species richness (N0) as well as the inverse Simpson diversity (N2), based on Rényi general entropy and expressed as species number equivalent (Hill 1973). We performed Rao quadratic entropy corrected by Jost that allows comparing taxonomic, phylogenetic and functional facets, as it corresponds to a generalization of the inverse Simpson index (Jost, 2007; de Bello et al. 2010).

The computation of phylogenetic diversity implies the reconstruction of a phylogenetic tree composed of vascular plant species recorded during the field work and based on sequences of two genes encoding chloroplast proteins (rbcL and matK). The detailed procedure used for the tree creation is given in Mauchamp et al. (2014).

The computation of functional metrics was based on a set of functional traits, chosen according to previous studies which revealed their interest in studying vegetation characteristics along abiotic gradients (i.e. Pakeman 2004; Louault et al. 2005; Quétier et al. 2007; Ansquer et al. 2009; Martin et al. 2009; Garnier & Navas 2012). We considered data on plant morphology (Hmax: maximum vegetative height; LD: leaf distribution), leaf characteristics (LDMC: leaf dry matter content; SLA: specific leaf area) and reproductive strategies (SM: seed mass; CGO: clonal growth organs).

These traits were extracted from various databases: LEDA Traitbase for SM, LDMC and SLA (Kleyer et al. 2008); CLO-PLA for CGO (binary variables for 11 types represented in our dataset on the 17 forms contained in the database of Klimešová & de Bello 2009); Biolflor for LD (Klotz et al. 2002); Atlasband for Hmax (Jäger et al. 2000). LD is a qualitative variable classifying species according to the distribution of leaves on the stems: (1) rosette; (2) semi-rosette; (3) leaves distributed regularly along the stem; (4) shoot scarcely foliated; (5) tufts and crowns, leaves concentrated as a

rosette at the top of taller shoot; (6) other types (Klotz et al. 2002). Additionally to these true functional traits (Violle et al. 2007), we also considered CSR strategies (Grime et al. 2007).

For each of these traits, we computed Rao quadratic entropy based on relative cover and trait value of each vascular species in the relevé.

I.2.3. Functional descriptors of plant communities

The functional composition of each community was given by the agronomic plant life-form classification, which distinguishes grasses, forbs and legumes. The relative cover of the different plant life-forms was measured in each sampled plot by summing the relative cover of the corresponding species and CSR strategies (Grime et al. 2007).

We also considered the ecological indicator values given by Landolt et al. (2010), as floristic composition could give information on ecological conditions. They include values related to climate (light 'viL', temperature 'viT', continentality 'viK') and soil (moisture 'viF', nutrient 'viN', aeration 'viD', humus content 'viH' and pH 'viR)'. We also considered the defoliation tolerance ('defol'), the toxicity ('toxic') the degree of invasibility ('neo', based on the type and time of immigration of the flora according to Landolt et al. 2010), the degree of artificialisation ('artif', influence of man on site conditions, i.e. "urbanity" sensu Wittig et al. 1985), and the pastoral value ('PV', based on agronomic forage quality of the species, Daget & Poissonet 1991, data from INRA). These values were obtained at the community scale by considering the number of species weighted according to their niche width (highly indicator species or low indicator species).

I.2.4. Statistical analyses

To observe the general trend of vegetation composition among time, we performed a Principal Component Analysis (PCA) and projected *a posteriori* variables of year of relevé and altitude the PCA plot (using vegan's 'envfit' function) to assess the influence of these two variables on changes in floristic composition between the two surveys.

We then compared all community descriptors (Landolt ecological indicator values, taxonomic, phylogenetic and functional diversity, socio-ecological groups of plants, plant life forms) between the two surveys using paired Wilcoxon-Mann-Whitney tests, with *a posteriori* Holm correction.

Finally, we considered the changes occurring in each pair of relevé by using the Hellinger distance computed on species relative cover of one old relevé and the new corresponding one. These values

were then related to two sets of variables: i) those concerning methodological aspects that could have influence the observed changes in vegetation namely time lags between the two surveys, author of the first relevé and altitude; ii) those describing the vegetation community during the first survey (functional descriptors, diversity metrics). We have performed linear models between Hellinger distances and each descriptor and compared their variance using Fisher tests, modified with Holm correction.

All statistical analyses were performed using R 3.1.2 (R Development Core Team 2014) and the vegan package (version 2.0-9, http://CRAN.R-project.org/package=vegan).

I.3. Results

The PCA projection revealed in most cases important changes for the floristic composition of paired relevés, according to the length of the arrows (Figure D-2). The *a posteriori* projection of year of the relevé and altitude revealed that these two variables were correlated to axes 1 and 2 respectively. The direction of the arrows revealed that the changes of floristic composition were greatly correlated to the year of the relevés.

The Wilcoxon-Mann-Whitney paired tests computed on diversity metrics and functional descriptors between the two surveys (Table D-1) revealed that compared to original relevés, plant communities recorded in 2012 show a higher tolerance to defoliation (‘defol’), a dominance of grass species (at the expense of forbs) and those with higher nutrient requirements (‘viN’), and higher pastoral value (‘PV’). In addition, these comparisons revealed significant differences between old and recent relevés for diversity metrics: the contemporary communities showed lower functional diversity for CSR strategies (‘FD CSR’), seed mass (‘FD SM’), leaf distribution (‘FD LD’) and clonal growth organs (‘FD CGO’). We also found that plant communities recorded in 2012 present lower phylogenetic diversity but at the opposite, higher species richness.

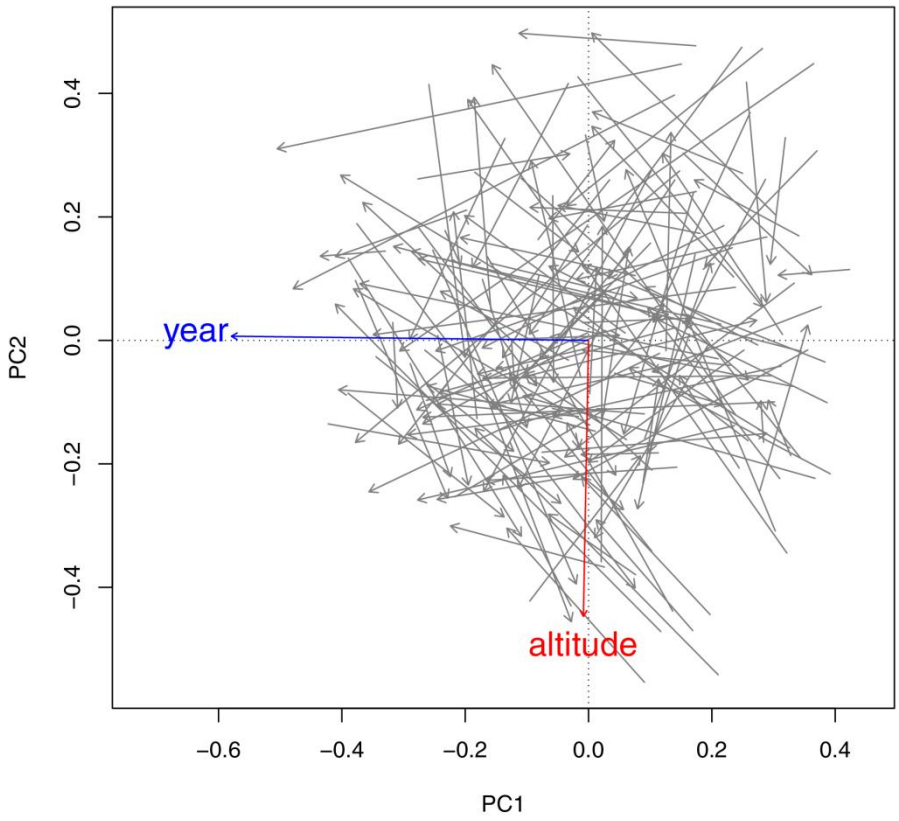


Figure D-2: Principal component analysis performed on the floristic composition. Each gray arrow represents the changes of floristic composition for one relevé between the first survey (beginning of the arrow) and nowadays (arrowhead). The year and altitude of the relevé were a posteriori projected on the PCA plot.

Finally, we considered the changes occurring for each pair of relevés by comparing the Hellinger distance between the two relevés to vegetation descriptors and methodological aspects. We showed that the degree of changes of floristic composition between the 1990's and 2012 was not correlated to methodological variables, namely the delay between the two surveys (in days or in years), the year of the first relevé, its GPS coordinates or the author (Table D-2). At the opposite, the intensity of vegetation changes was significantly correlated with functional descriptors of ancient communities. The intensity of changes was positively correlated to the functional diversity computed for CSR (adjusted R^2 = 0.1276), to the proportion of S-strategists and forbs (adjusted R^2 = 0.1016 and 0.0598 respectively) and to the indicator of toxicity (adjusted R^2 = 0.1158). Conversely, the changes in plant communities were negatively correlated with the indicator value for nutrient status (adjusted R^2 = 0.0737), the defoliation tolerance (adjusted R^2 = 0.0789), the artificialisation (adjusted R^2 = 0.0908), the pastoral value and the proportion of grasses (adjusted R^2 = 0.1195 and 0.0729 respectively).

Table D-1: Wilcoxon-Mann-Whitney paired tests (with Holm correction) performed on the various plant community descriptors between old and new relevés. The mean value (mean) and standard deviation (sd) for each descriptors are given for the survey 1 (old relevés) and survey 2 (new relevés).

		Wilcoxon test		Survey 1		Survey 2	
		P-value (Holm correction)		*mean*	*sd*	*mean*	*sd*
Taxonomic and phylogenetic diversity							
	N0	0.029	*	27.75	8.31	30.6	8.43
	N2	1		9.93	5.65	9.23	3.5
	PD	0.0061	**	3.25	0.74	2.91	0.68
Functional diversity							
	FD CSR	< 0.001	***	1.2	0.07	1.16	0.05
	FD Hmax	0.5244		1.01	0.01	1.01	0
	FD SM	< 0.001	***	1	0	1	0
	FD LDMC	0.209		1.21	0.06	1.2	0.06
	FD SLA	1		1.12	0.03	1.12	0.03
	FD LD	0.0396	*	1.47	0.34	1.35	0.29
	FD CGO	0.0269	*	1.19	0.04	1.18	0.04
	FD MGT	< 0.001	***	1.26	0.06	1.23	0.05
Grime strategies							
	straC	0.5244		0.36	0.05	0.37	0.05
	straS	1		0.25	0.07	0.24	0.06
	straR	1		0.39	0.06	0.38	0.06
Ecological indicator values							
	viN	< 0.001	***	3.43	0.23	3.54	0.21
	viL	< 0.001	***	3.75	0.09	3.72	0.09
	viK	0.8244		2.99	0.1	2.98	0.09
	viD	0.3146		2.22	0.23	2.18	0.23
	viR	0.9413		3.17	0.11	3.15	0.09
	viT	1		3.37	0.1	3.37	0.09
	viF	1		2.94	0.19	2.94	0.14
	viH	1		3.08	0.15	3.07	0.12
	defol	< 0.001	***	3.61	0.31	3.78	0.21
	toxic	0.5721		1.32	0.32	1.39	0.34
	neo	1		1.21	0.25	1.23	0.27
	artif	0.209		3.03	0.22	3.08	0.18
	PV	< 0.001	***	44.17	16.31	53.27	13.57
Plant life forms							
	grass	< 0.001	***	0.42	0.18	0.55	0.16
	forb	< 0.001	***	0.4	0.19	0.3	0.14
	legume	0.9893		0.18	0.13	0.15	0.1

Table D-2: Results of Fischer tests computed between the Hellinger distance of floristic composition (between old relevé and the new corresponding one) and functional descriptors relative to old relevés and some variables relative to methodological aspects. The table gives p-values of Fischer tests after Holm correction and also the adjusted R square and slope of the corresponding linear model.

		Linear regression			
		P-value (Holm correction)		*Adjusted R^2*	*Slope of the linear model*
Taxonomic and phylogenetic diversity					
	N0	1		-	-
	N2	0.4557		-	-
	PD	0.1406		-	-
Functional diversity					
	FD CSR	< 0.001	***	0.1276	0.758
	FD Hmax	1		-	-
	FD SM	1		-	-
	FD LDMC	1		-	-
	FD SLA	1		-	-
	FD LD	0.2805		-	-
	FD CGO	1		-	-
	FD MGT	1		-	-
Grime strategies					
	straC	0.1078		-	-
	straS	0.0014	**	0.1016	0.656
	straR	0.5044		-	-
Ecological indicator values					
	viN	0.0142	*	0.0737	- 0.172
	viL	0.7266		-	-
	viK	1		-	-
	viD	1		-	-
	viR	0.3823		-	-
	viT	1		-	-
	viF	1		-	-
	viH	1		-	-
	defol	0.0094	**	0.0789	- 0.133
	toxic	< 0.001	***	0.1158	0.152
	neo	1		-	-
	artif	0.0035	**	0.0908	- 0.195
	PV	< 0.001	***	0.1195	- 0.003
Plant life forms					
	grass	0.0147	*	0.0729	- 0.274
	forb	0.0434	*	0.0598	0.184
	legume	1		-	-
Methodological variables					
	Delay (years)	1		-	-
	Delay (days)	1		-	-
	Year	1		-	-
	Longitude	1		-	-
	Latitude	1		-	-
	Altitude	1		-	-
	Author	1		-	-

I.4. Discussion

I.4.1. Changes in functional composition

Our comparison of the two surveys of relevés on the same plots revealed significant changes in species composition (Figure D-2), especially considering functional attributes of the communities. Paired Wilcoxon-Mann-Whitney tests revealed that plant communities nowadays show a higher value for the tolerance to defoliation and for nutrient requirements. These results confirm our expectations that contemporary communities show different functional characteristics compared to old ones. Our results are consistent with a previous study which compared the plant community attributes between the 1950 – 1960's and the 21th century (Wesche et al. 2012). Using Ellenberg ecological indicator values, the authors highlighted an increase of mown-tolerant and N-demanding competitive grasses at the expense of stress-tolerant ones. They mentioned that the changes they recorded were probably mainly due to local nutrient inputs, rather than regional climate changes. This increase of nutrient availability through time could be related to agricultural management but also to nitrogen atmospheric depositions.

Van den Berg et al. (2011) also revealed that calcareous grasslands of United Kingdom, studied over a ten-year period, presented changes in species composition according to nitrogen deposition: the authors recorded a decrease of the species characteristics from calcareous systems (Van den Berg et al. 2011). The proportions of the various plant life forms could also present variations, as previously shown by McGovern et al. (2011) in *Agrostis-Festuca* uplands of United Kingdom. After 40 years-period, the plant communities showed modification of the grass:forb ratio, at the benefit of grasses (McGovern et al. 2011). Such observations confirm our results as in our case, we recorded higher relative cover of grass species and higher pastoral value in recent communities.

Considered all together, our results show an increase of the relative cover of grasses associated to an increase of high pastoral value species, indicating a higher forage quality regarding productivity, nutritive value and digestibility for livestock (Ansquer et al. 2004; Al Haj Khaled et al. 2006; Farruggia et al. 2008).

Our comparison of various diversity metrics computed for functional traits also revealed significant differences between the two sets of relevés. The contemporary communities showed lower diversity values for CSR strategies, seed mass, leaf distribution, clonal growth organs and defoliation tolerance (Table D-1). The decrease of functional diversity in contemporary communities could indicate a loss of the most extreme trait values due to low cover of species or trait value itself.

More than the identity of traits concern by changes among time, these results give us information about plant community structure and functioning. One aspect of functional diversity is that it generates variables responses of functionally similar species to disturbances (Chapin et al. 1997; Yachi & Loreau 1999; Laliberté et al. 2010). This way, the co-existence of functionally similar species that respond differently to disturbance allows maintaining resilience and stability of ecosystems (Elmqvist et al. 2003). In our case, the loss of functional diversity among the past decades could increase systems vulnerability to future disturbances (Elmqvist et al. 2003; Laliberté et al. 2010).

I.4.2. Taxonomic and phylogenetic diversity trends

Despite important changes in phylogenetic diversity and functional composition of grasslands between the two surveys, we recorded no decrease of species richness and Simpson diversity in the global view. We even observed a slightly higher number of species in recent relevés (Table D-1). These results are opposed to expectations we made at the beginning of this work and contrast with several others studies that revealed a decrease of species richness among the last decades (Wesche et al. 2012; Homburger & Hofer 2012; Roth et al. 2013). Roth et al. (2013) showed that species richness for vascular plants was negatively correlated with nitrogen depositions, even if these quantities were low (10-15 kg N ha^{-1} yr^{-1}) in the Swiss Alpine and Jura mountain grasslands. The decrease of species richness has been linked to the decrease of oligotrophilous species outcompeted by eutrophilous species (Roth et al. 2013). Van den Berg et al. (2011) also revealed species richness and Shannon diversity and evenness decrease in calcareous UK grasslands among the ten past years, in relation with nitrogen deposition rates.

The contrasted results obtained for species richness compared to our expectations or literature may be linked to methodological biases due to differences in the survey method between the two sessions. Indeed, the plot size investigated in the first surveys was not strictly defined and an effect due to observer could be mentioned, as species richness, even if is the simplest way to assess biodiversity, greatly depends on the sampling effort (Gotelli & Colwell 2001). A time lag effect could also be mentioned as we considered a period of 12 to 22 years between the first investigations and our new relevés. Indeed, most of the studies that register a decrease of species richness considered a longer time between the two surveys (Wesche et al. 2012; Homburger & Hofer 2012; Roth et al. 2013). A recent long-term experiment revealed for example that it takes more than 14 years to observe changes in species richness in fertilized plots, even if aboveground biomass show a rapid response to this fertilization increase (Dickson & Gross 2013). As vegetation response, especially qualitative changes in species composition, may require several decades (Scimone et al. 2007), the time interval we

considered could be not long enough to observe a decrease of species richness. Further observations in the same plots would be necessary to address this question.

Moreover, even if we selected only well-documented relevés, with available geographic coordinates, location errors may have occurred. The use of an important number of relevés across various situations in the French Jura Mountains probably limits the influence of these possible biases.

I.4.3. Impact of grasslands characteristics on intensity of changes

The use of Hellinger distances to quantify the changes occurring in each pair of relevés allows us to bring some complements to our surveys comparison. Indeed, we demonstrated that the Hellinger distance was not linked to any methodological aspect of the relevés. The intensity of vegetation changes between one relevé and its corresponding new one was neither influenced by the delay occurring between the two sessions, the localization if the relevés (longitude, latitude and altitude) nor the author (Table D-2). Consequently, even if the influence of these variables could not be completely excluded from our results, we showed that they did not influence the degree of floristic composition changes.

However, we observed that the intensity of plant community changes was dependent on various functional characteristics of the old relevé. The most important changes occurring in floristic composition concern communities of the 1990's with high functional diversity for CSR, high proportion of stress-tolerant species (S strategy) and forbs. They also present low Landolt indicator value for nutrient status, defoliation tolerance, artificialisation, pastoral value and lower proportion of grass species. As a result, we can suppose that the greatest plant composition changes occurring between the 1990's and nowadays concern low productive parcels, with low defoliation and fertilization rate. Such kind of oligotrophic and low productive grasslands have ever been studied during an experiment of more than 60 years, in Germany. This experiment showed that plant species composition of oligotrophic grasslands (Hejcman et al. 2007) and phytosociological groups (Chytrý et al. 2009) vary according to the fertilizing treatment used, especially if it contain phosphorous. The original *Polygalo-Nardetum* grasslands were replaced by *Polygono-Trisetion* in the Ca and CaN treatments while Arrhenaterum developed under phosphorus fertilizer use (Chytrý et al. 2009). In these last treatments, authors reported higher sward height linked especially to the dominance of tall grasses such as *Alopercurus pratensis*, *Arrhenatreum elatius* and *Trisetum flavescens* (Hjecman et al. 2007).

I.4.4. Possible explanation to vegetation patterns observed

As shown previously in this paper, functional changes recorded in many studies have been linked to increased nutrients inputs (from agricultural management and/or atmospheric depositions) that are also considered as the major threats of plant species richness (Dickson et al. 2014).

Considering atmospheric depositions, a recent study was interested in the effects of such nutrient sources on calcareous grasslands in Germany (Diekmann et al. 2014). They showed a correlation between the year of floristic relevés realized along the last 70 years and the Ellenberg value for nutrients. The number of vascular plants recorded in the relevés showed a markedly hump-shaped relationship with the Ellenberg N-value.

The increase of nutrient inputs coming from agricultural management has also been related to drastic changes in functional composition. Especially, increasing fertilization rates can lead to variations in Grime's strategies, with an increase of the dominance of competitive and ruderal species at the expense of stress-tolerant ones (Marini et al. 2007). The response of vegetation to increased fertilization regimes could present a delay because of the roar-effects due to the application of some fertilizers that implies a first mineralization by soil organisms prior to nutrients availability for plant uptake (Gaujour et al. 2012, Kirkham et al. 2008) but also to the high persistence of some nutrient such as phosphorous in the soil (Parfitt et al. 2005).

Our study does not provide agronomic data to underpin these hypotheses and so must be considered carefully. According to literature, our data suggests agronomic intensification with an increase of defoliation and fertilization intensities during the two past decades that have modified grasslands communities. These suggestions coincide with personal observations reported by farmers in the French Jura Mountains that increased performances of livestock led to a new vision of maximized production in the 1990's, with associated changes of agricultural management (Michaud 2003, personal observation). The existence of agronomic restrictions due to the production of the Protected Designation of Origin of Comté cheese may still have limited these changes. However, the specifications due to Comté cheese mainly concern rates established at the farm level, for example the stocking rate and the fertilization intensity, what does not preclude from the too intensive use of some parcels of each exploitation. New restrictions, concerning the parcel level could be established to bring a better guarantee to the intensification, especially of the most productive parcels.

I.5. Acknowledgements

Many thanks have to be addressed to Comité Interprofessionnel du Gruyère de Comté (CIGC) and the Franche-Comté Region for the financial support to this project and also the CIGC and the Conservatoire Botanique National de Franche-Comté for the provision of old relevés databases.

ABSTRACT

Recent studies highlighted a reduction of plant diversity, especially the number of species, in grasslands during the last decades and also a homogenization of plant communities at a regional level. This species loss has been related to functional changes in the communities. Species-poorer contemporary communities are more dominated by mowing-tolerant grass species with high nutrient requirements at the expense of stress-tolerant species. As an explanation to this evolution, an increase of nutrient supply due to agricultural practices and atmospheric depositions is commonly mentioned.

In this diachronic study, we evaluate the recent changes in grassland vegetation of the French Jura Mountains, a region with a long tradition of pastoralism. We compared the floristic composition of 150 grasslands recorded between 1990 and 2000 with new relevés made in 2012 on the same sites. We considered taxonomic (species richness, Simpson's diversity), phylogenetic and functional diversity of grasslands as well as ecological characteristics of the plant communities derived from Landolt ecological indicator values, and Grime's CSR strategies.

A principal component analysis performed on the floristic composition of the relevés and constrained by the survey (old vs. new) revealed a significant general trend, likely linked to the year of sampling.

The Wilcoxon-Mann-Whitney paired tests showed that contemporary communities are dominated by grass species. They also present a higher tolerance to defoliation, a higher pastoral value and seem to be more adapted to higher nutrient availability (Landolt ecological indicator for nutrient status). Considering diversity metrics, we revealed a decrease of functional diversity computed for most of traits, as well as a decrease of phylogenetic metric. However, contrary to expectations and to literature, we do not record any significant decrease of the taxonomic diversity metrics, but even a slight increase of species richness.

In addition, the computation of Hellinger distances on the plant composition for each pair of relevés revealed that the intensity of changes was neither dependent on the time lag between the two surveys, the author of the first relevé nor its location (longitude, latitude, altitude). Nevertheless, we showed that the most important changes in plant community composition concerned old relevés that present low pastoral value, low grass cover, low tolerance to defoliation but also high proportion of stress-tolerant species.

Beyond non-documented local changes in agricultural practices, this observed general trend is likely explained by the intensification of grassland management reported in the whole region, with a parallel increase of mowing frequency, grazing pressure and fertilization level. The absence of a decrease in taxonomic diversity between the two surveys could be partly due to methodological aspects as the time lag considered between the two surveys or differences in sampling effort for floristic relevés.

II. Impact of management regime on *alpha* and *beta* components of grassland diversity: what about the spatial scale?

Leslie Mauchamp, Arnaud Mouly & François Gillet

Article en préparation.

KEYWORDS

Plant community; Strict pastures; Hayflieds; Sampling size; Taxonomic, phylogenetic and functional facets; Rao's quadratic entropy.

II.1. Introduction

Among defoliation processes involved for grassland management, grazing and mowing act differently on the vegetation. Cutting for hay-making is a low-frequency disturbance that affects species indifferently and then reduces greatly the sward heterogeneity (Vickery et al. 2001). Grazing is a high-frequency disturbance leading to a selective defoliation in the vegetation layer according to livestock's feeding preferences (Schläpfer et al. 1998; Fischer & Wipf 2002; Kohler et al. 2004).

Compared to mowing, grazing is a more heterogeneous disturbance because cattle tend to differentiate grazing places from dung and urine patches or rest areas (Gillet et al. 2010). In addition, due to dietary choices of animals, a regulation effect of livestock on competitive dominant species partly explains the co-dominance of a more important number of species under grazed conditions (Farruggia et al. 2006). The combine effect of trampling, grazing, and dung and urine deposition, as well as seed dispersion by animals, tends to create a spatial heterogeneity in the sward cover and nutrient distribution (Adler et al. 2001; Vickery et al. 2001; Rook et al. 2004).

As the stocking rate is sufficiently low, animals tend to preferentially re-use the patches that have been previously grazed, which stabilizes the sward cover heterogeneity (Dumont et al. 2007b). This is in part due to the mechanisms implied by grazing, such as the reduction of senescent materials following grazing or the maintenance of leaves in a early phonological state (Adler et al. 2001; Rook et al. 2004).

The spatial and temporal heterogeneity of disturbances such as grazing appears to favor the co-existence of a wide range of functionally different species; especially it enhances the variety of regenerative mechanisms within plant communities, visible by a greater diversity in regenerative traits (Grime 2006).

The comparison of the diversity patterns between grazed and cut parcels has been largely studied in ecology and tends to highlight a higher diversity under grazed conditions compared to mowed ones (even if associated with some grazing periods), for taxonomic (Farruggia et al. 2006) and phylogenetic diversity (Mauchamp et al. 2014) and for functional aspects of vegetation (Ansquer et al. 2009; Martin et al. 2009; Targetti et al. 2013). The combination of *alpha* and *beta* components of diversity allows assessing the local-regional diversity patterns of diversity, but it also highlights the spatial scale dependence of these various components (Klimek et al. 2008). In this study, we address the question of the effect of spatial scale on the *alpha* and *beta* component of plant diversity (evaluated in its taxonomic, phylogenetic and functional facets) response to management regimes.

We used a dichotomy separating strictly grazed parcels from mowed (and partially grazed ones). Considering the various livestock activities during grazing periods, do we observe higher *beta* diversity for taxonomic, phylogenetic and functional facets in grazed parcels compared to mowed ones? Does the difference in *beta* diversity between the two parcels vary according to the spatial scale considered? In addition, as higher *alpha* diversity for taxonomic, phylogenetic and functional facets has still been recorded in grazed parcels compared to mowed ones, do we observe such differences among various spatial scales?

II.2. Methods

II.2.1. Study area

Our comparative study was carried out in the NW part of the French Jura Mountains. Three main structural units can be identified in the study area across an altitudinal gradient: first plateau (500-800 m a.s.l.), second plateau (800-950 m a.s.l.) and high range (950-1700 m a.s.l.). Climate is nemoral with a strong suboceanic influence. Predominant soils are cambisols developed on limestone with a variable superficial cover of silt deposed by wind. Permanent grasslands represent 22% of the surface in the landscape and are mainly used for dairy farming and Protected Designation of Origin cheese production (mainly Comté cheese, a major economic sector, with constraining specifications for agricultural practices).

In the study area, we selected 44 paired parcels according to their farm belonging. Indeed, two parcels were chosen in each farm according to their past (along the ten past years) and current main use. We thus compared 19 strict pastures that are only used for cattle grazing (no cut for hay production) and 19 hayfields that are cut at least once per year but also grazed occasionally. More details about the parcel selection are available in Mauchamp et al. (2014).

II.2.2. Vegetation sampling

The vegetation of each parcel was sampled in May-June 2011 using an original sampling design derived from the “Modified-Whittaker nested vegetation sampling method” (Stolghren et al. 1995) with three investigation scales: 0.01, 1 and 10 m². In each parcel, we recorded the vegetation in 8 subplots for the small size (0.01 m²) and in 4 subplots for the intermediate and large sizes (1 and 10

m²). We used rectangular plots for all subplots, systematically located inside a 1000 m² rectangular plot according to the following design (Figure B-2).

This largest plot was placed on the most flat area inside the parcel, presenting a homogeneous vegetation physiognomy and far from the parcel's margin.

All vascular plant species observed in each plot were listed and the cover of each species was estimated using the seven degrees of the Braun-Blanquet's scale. These codes were further converted into relative percent cover, by summing to 100% for each plot.

II.2.3. Diversity indices and mean functional traits

Our work was carried out on the various facets of diversity, namely taxonomic, phylogenetic and functional facets. In order to compare *alpha* and *beta* components computed for these different diversity facets of plant communities among parcels, we used the Rao quadratic entropy with Jost correction, which corresponds to a generalization of the inverse Simpson index (Jost, 2007; de Bello et al. 2010). We retained the additive model of diversity partitioning (Lande 1996; Veech et al. 2002) in which *gamma* diversity is the sum of the *alpha* diversity and the *beta* diversity.

The computation of phylogenetic metrics was based on an ultrametric tree which was created for the vascular species recorded during our filed work. The phylogenetic tree reconstruction was based on a molecular matrix with the sequences of two genes encoding chloroplast proteins (*rbc*L and *mat*K), obtained using the Genbank database. More details about the construction of the phylogenetic tree are available in Mauchamp et al. (2014).

In addition, we selected a set of functional traits for the computation of functional metrics (for a multi-trait approach) that have previously been used to evaluate the effects of defoliation and fertilization regimes on grassland vegetation (i.e. Pakeman 2004; Louault et al. 2005; Quétier et al. 2007; Ansquer et al. 2009). They include data on plant morphology (Hmax: maximum vegetative height; LD: leaf distribution), leaf characteristics (LDMC: leaf dry matter content; SLA: specific leaf area) and reproductive strategies (SM: seed mass; CGO: clonal growth organs). These traits were extracted from various databases: LEDA Traitbase for SM, LDMC and SLA (Kleyer et al. 2008); CLO-PLA for CGO (binary variables for eleven types represented in our dataset on the seventeen forms contained in the database of Klimešová & de Bello 2009); Biolflor for LD (Klotz et al. 2002); Atlasband for Hmax (Jäger et al. 2000). LD is a qualitative variable classifying species according to the distribution of leaves on the stems: (1) rosette; (2) semi-rosette; (3) leaves distributed regularly along the stem; (4) shoot scarcely foliated; (5) tufts and crowns, leaves concentrated as a rosette at the top of taller shoot; (6) other types (Klotz et al. 2002).

To these true (i.e. measurable) functional traits as defined by Violle et al. (2007), we added CSR strategies (Grime et al. 2007), which are synthetic functional indicators related to trait syndromes (Pakeman 2004; Marini et al. 2007).

II.2.4. Statistical analyses

To evaluate the variations in the response of vegetation to the main management use (pasture vs. hayfield), we compared the results of Wilcoxon-Mann-Whitney paired tests performed for each diversity metric and each scale separately, for *alpha* and *beta* components, but also for the part of *gamma* diversity due to *beta* component. As our aim was to compare results among scales and not to strictly assess the response of each diversity metric to management regimes, we did not apply a correction on the test results (such as Bonferroni).

All statistical analyses were performed using R 3.0.3 (R Development Core Team 2014), the vegan package (version 2.0-9, http://CRAN.R-project.org/package=vegan) and some additional R functions, such as Rao() for the computation of diversity indices (de Bello et al. 2010).

II.3. Results

We first compared the two main management regimes of the French Jura Mountains (mowed vs. grazed parcels) using Wilcoxon-Mann-Whitney tests (Table D-3). Considering *alpha* diversity, the results of the tests greatly vary according to the spatial scale considered. We observed no significant difference between grazed and mowed parcels for the fine scale (0.01 m²), except for phylogenetic diversity. The large scale (10 m²) was the most significant spatial level to evaluate differences according to the main management types, with all metrics considered showing significant differences between the two parcel types (with higher values recorded for pastures, Figure D-3; Table D-4). In addition, the degree of significance was systematically higher for the large scale.

Table D-3: Wilcoxon-Mann-Whitney paired tests for the comparison of alpha and beta components according to the management type considered.

	Wilcoxon-Mann-Whitney paired tests (Pvalue)											
	Alpha diversity						Beta diversity					
	0.01 m²		1 m²		10 m²		0.01 m²		1 m²		10 m²	
Taxonomic diversity	0.623	ns	0.003	**	<0.001	***	0.891	ns	0.08	ns	0.134	ns
Phylogenetic diversity	0.029	*	0.001	**	<0.001	***	0.023	*	0.012	*	0.026	*
Functional diversity	0.225	ns	<0.001	***	<0.001	***	0.623	ns	1	ns	0.374	ns

Considering *beta* diversity, our results demonstrated that the fine scale did not allow discriminating grazed from mowed parcels whatever the diversity index considered (no comparison showing significant difference). Contrary to *alpha* component where all diversity metrics respond to the main management regime at the larger scale, we observed that only the phylogenetic diversity was significantly different between the two parcel types for *beta* component. These differences were recorded for all scales, with higher values in strict pastures compared to mix managed ones (Figure D-4; Table D-4). The most significant result has been obtained for the intermediate scale of 1 m².

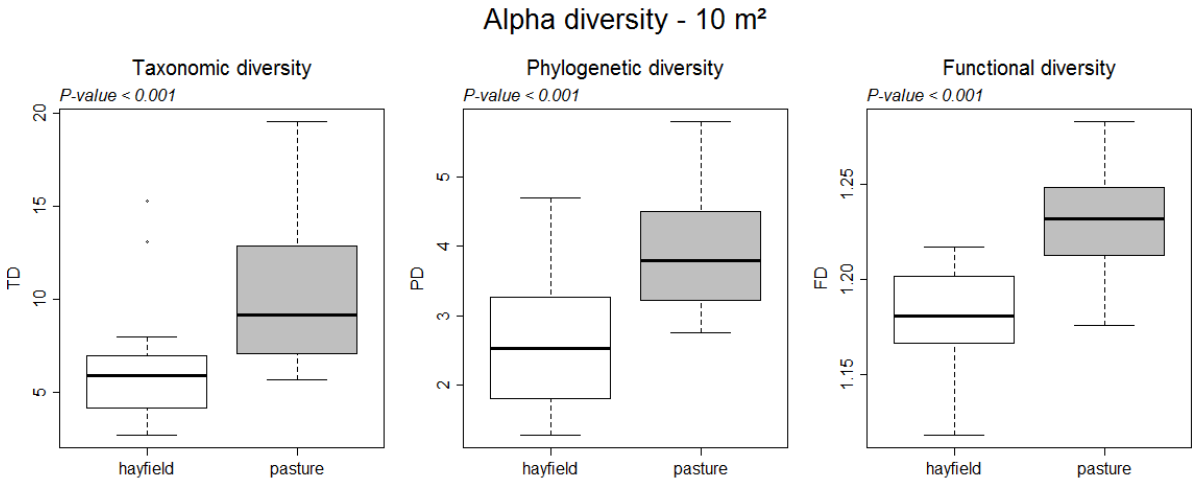


Figure D-3: Boxplots for the comparison of taxonomic, phylogenetic and functional alpha diversity recorded at the larger plot size (10 m²) between the two main management types.

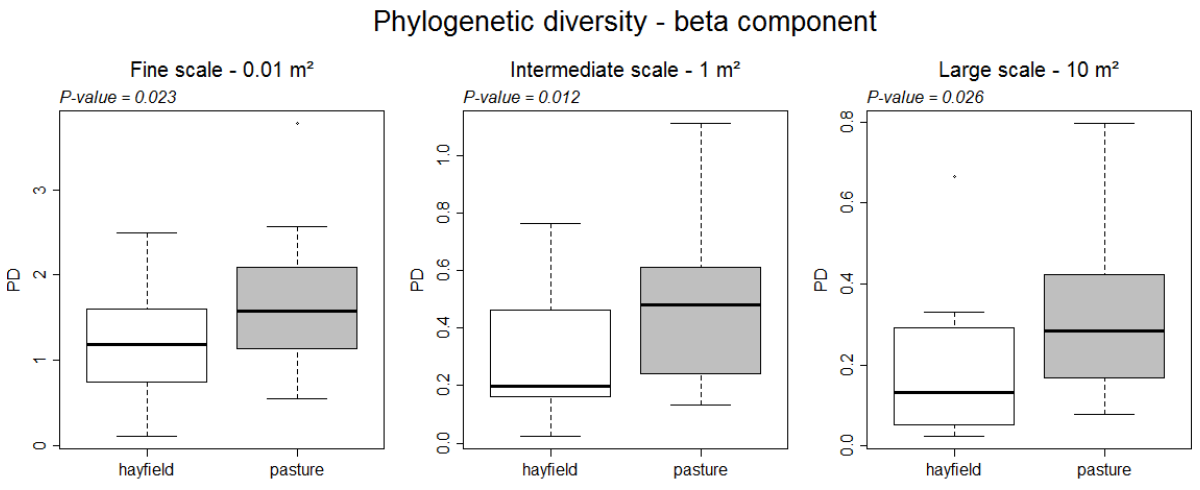


Figure D-4: Boxplots for the comparison of phylogenetic beta diversity recorded at each plot size plot size between the two main management types.

Table D-4: Mean and standard deviation values obtained in hayfields and pastures respectively for each diversity component and diversity facets, at all plot sizes.

	0.01 m²				1 m²				10 m²			
	hayfields		pastures		hayfields		pastures		hayfields		pastures	
Alpha diversity	*mean*	*sd*	*mean*	*sd*	*mean*	*sd*	*mean*	*sd*	*mean*	*sd*	*mean*	*sd*
Taxonomic diversity	3.02	0.73	3.08	0.71	4.91	1.69	7.25	2.73	6.19	3.24	10.12	3.97
Phylogenetic diversity	2.16	0.5	2.37	0.41	2.52	0.73	3.42	0.88	2.61	0.89	3.92	0.91
Functional diversity	1.15	0.03	1.16	0.03	1.18	0.03	1.22	0.03	1.18	0.03	1.23	0.03

	0.01 m²				1 m²				10 m²			
	hayfields		pastures		hayfields		pastures		hayfields		pastures	
Beta diversity	*mean*	*sd*	*mean*	*sd*	*mean*	*sd*	*mean*	*sd*	*mean*	*sd*	*mean*	*sd*
Taxonomic diversity	5.32	3.23	5.43	2.44	2.47	2.29	3.42	1.69	2.05	1.95	3.08	2.41
Phylogenetic diversity	1.2	0.59	1.64	0.77	0.32	0.23	0.47	0.26	0.19	0.16	0.33	0.21
Functional diversity	0.06	0.03	0.07	0.03	0.02	0.01	0.01	0.01	0.01	0.01	0.01	0

	0.01 m²				1 m²				10 m²			
	hayfields		pastures		hayfields		pastures		hayfields		pastures	
Beta / Gamma	*mean*	*sd*	*mean*	*sd*	*mean*	*sd*	*mean*	*sd*	*mean*	*sd*	*mean*	*sd*
Taxonomic diversity	0.59	0.15	0.61	0.14	0.28	0.13	0.32	0.09	0.21	0.12	0.21	0.09
Phylogenetic diversity	0.34	0.12	0.39	0.11	0.1	0.05	0.12	0.05	0.06	0.04	0.08	0.04
Functional diversity	0.05	0.02	0.05	0.02	0.01	0.01	0.01	0.01	0.01	0	0.01	0

Considering the part of beta component in the evaluation of the *gamma* diversity, we did not record any significant difference between the two main management types, whatever the special scale considered (Table D-5).

Table D-5: Wilcoxon-Mann-Whitney paired tests for the comparison of the relative part of beta diversity in gamma diversity between the management types.

	Wilcoxon-Mann-Whitney paired tests (Pvalue)					
	Part of beta in gamma diversity					
	0.01 m²		1 m²		10 m²	
Taxonomic diversity	0.738	ns	0.258	ns	1	ns
Phylogenetic diversity	0.156	ns	0.134	ns	0.332	ns
Functional diversity	0.709	ns	0.86	ns	0.293	ns

II.4. Discussion

II.4.1. Proportion of *beta* component in *gamma* diversity

Considering the part of *gamma* diversity due to *beta* component, we recorded no significant difference between strictly grazed and mowed and grazed parcels, whatever the plot size considered (Table D-5). These results were similar from those obtained by Klimek et al. (2008) who compared the part of *alpha* and *beta* component in regional species richness between pastures and hayfields. They indicated that it was attributable to equal importance of scale-specific diversity components (Klimek et al. 2008).

II.4.2. Patterns of *beta* diversity

Even if the proportion of *beta* component in *gamma* diversity did not differ between the two management types, we recorded variations in *beta* diversity according to the parcel type. Among the three diversity facets, only the phylogenetic diversity shows significantly higher values in grazed parcels than in mowed ones (Table D-1; Figure D-4). This trend was observed for all plot sizes considered in this study, the best results being obtained for the medium scale (1 m²). Contrary to previous findings and postulates we made, the taxonomic *beta* diversity was not significantly affected

by grassland management, revealing that the communities do not differ in their spatial variability between pastures and hayfields. Adler et al. (2001) proposed to explain the potential positive or negative effect of grazing on sward heterogeneity according to the preexisting spatial heterogeneity itself. If the spatial patterns of grazing and vegetation are generated separately one to each other, the changes in the spatial heterogeneity of vegetation depend on the relative strength of spatial heterogeneity in grazing and vegetation at a given scale of observation (dependent on the frame size and extent of sampling) (Adler et al. 2001). In our case, the absence of significant difference in *beta* taxonomic diversity between grazed and mowed parcels could be related to a homogeneous grazing that occurs if the spatial heterogeneity of grazing is weaker than this of vegetation itself (Adler et al. 2001). The variety of edaphic conditions at a fine scale in our study could be more important on vegetation heterogeneity than the effects of grazing.

II.4.3. *Alpha* component patterns

As suggested above, the *beta* diversity at each scale can be interpreted as the result of environmental heterogeneity in space and time that combined to niches differences among species (Loreau 2000). According to this author, a decrease of *beta* diversity can be associated to a parallel increase of *alpha* diversity because of the existence of movements between spatial units (like dispersal or migration) that act as a homogenizing force (Loreau 2000). That is what we observed in our case when looking at the *alpha* diversity patterns. We revealed that except at the finer scale (0.01 m²), pastures presented higher taxonomic, phylogenetic and functional diversity compared to mowed parcels (Table D-1; Figure D-3). As mentioned by Loreau (2000), we could suppose that livestock activities during the grazing periods act as a dispersal way for species and then allow increasing the *alpha* diversity in such strictly grazed systems.

II.4.4. Implications for vegetation survey

Our investigations suggest the importance of considering important plot size for *alpha* diversity analyses in response to management regimes. In addition, in a long-term perspective for grassland plant community evolution, with permanent plots, the phylogenetic diversity appears to be the most efficient proxy to observe changes according to management evolution on *alpha* and *beta* components.

ABSTRACT

Grazing and mowing represent two defoliation processes affecting grassland plant communities by various ways. While cutting for hay-making is a non-selective defoliation that affects all plant indifferently, grazing is a selective defoliation that derived from livestock's feeding preferences. Moreover, the other livestock activities such as trampling and livestock restitutions added to defoliation tend to create a spatial heterogeneity in the sward cover, especially if grazing pressure is sufficiently low. In this paper, we assess the effects of spatial scale (sampling plot size) in the response of alpha and beta component of plant diversity to grazing or mowing.

The comparison of 19 strictly grazed parcels and 19 mowed (and occasionally grazed parcels) revealed that grazed parcels show significantly higher beta phylogenetic diversity whatever the spatial scale considered. In addition, we observed that grazed parcels show higher alpha diversity (for taxonomic, phylogenetic, and functional facets) for medium and large plot sizes (1 and 10 m², respectively); the main differences being obtained for the medium scale. Considering the part of beta component in gamma diversity, we found no significant difference between the two management types.

The absence of difference of beta taxonomic diversity between the two main management regimes could be partly related to the potential positive or negative effect of grazing on sward heterogeneity according to the preexisting spatial heterogeneity itself. The variety of edaphic conditions at a fine-scale in our study could be related to an important vegetation heterogeneity that implies a more homogeneous grazing. In addition, the presence of cattle could act as a dispersal way for plant species that tend to increase alpha diversity at the expense of beta component. Our study suggests the potential efficiency of phylogenetic proxy to observe changes in plant grassland communities in response to agricultural management in a long-term perspective.

E. Discussion générale et perspectives

Les observations mises en évidence au cours de ce projet nous ont permis d'améliorer les connaissances de la réponse des milieux prairiaux de moyenne montagne aux pratiques agricoles considérées dans toute leur complexité, mais aussi de mieux comprendre les pratiques agricoles en elles-mêmes. Les paragraphes suivants s'intéressent dans un premier temps aux pratiques agricoles observées durant ces travaux, ainsi qu'à leur évolution probable au cours des dernières décennies et les liens avec le cahier des charges du fromage de Comté. Dans un second temps, cette partie sera l'occasion de discuter des relations mises en évidence entre les communautés végétales et les pratiques décrites, en revenant également sur le choix des méthodes employées. Une dernière partie permettra d'envisager la suite de ces travaux.

I. Modes de gestion des surfaces prairiales en Franche-Comté

Les résultats de ces travaux ont dans un premier temps permis d'améliorer les connaissances sur les pratiques agricoles employées dans la montagne jurassienne, avec les restrictions dues à l'existence de l'AOP Comté sur ce secteur. L'étude synchronique conduite sur un ensemble de 48 parcelles réparties dans le massif jurassien nous a permis de recueillir des informations relatives à la gestion des surfaces. En effet, les enquêtes réalisées auprès des exploitants donnent un aperçu des pratiques de gestion pour cet ensemble de parcelles, tout en gardant à l'esprit que chacune des exploitations et des parcelles sont uniques et donc diffèrent dans leur gestion.

L'étude diachronique a quant à elle révélé des changements dans la composition floristique entre les années 1990 et aujourd'hui, notamment en termes fonctionnels. Les données agronomiques anciennes étant difficiles à appréhender, ce sont les changements observés dans la flore, qui reflètent des modifications des conditions abiotiques (anthropiques ou naturelles), qui nous permettent de donner des hypothèses quant aux causes possibles de ces changements (notamment agricoles). Les entretiens réalisés avec les exploitants, de même que les observations personnelles réalisées lors de précédents travaux, fournissent également de précieuses informations sur l'évolution des pratiques au cours des dernières années.

L'existence du cahier des charges de l'AOP Comté régit le choix de certaines pratiques agricoles et permet d'apporter un cadre aux pratiques agricoles employées sur les surfaces prairiales vouées à cette production fromagère. Cependant, l'apparition de nouvelles techniques agricoles nécessite une perpétuelle remise en question des restrictions de ce cahier des charges. Les travaux empiriques comme ceux que nous avons conduits ici permettent d'améliorer les connaissances sur la situation réelle des surfaces prairiales et permettent ainsi d'apporter des éléments pour l'amélioration du cahier des charges.

Les paragraphes ci-dessous dressent dans un premier temps un bilan des pratiques agricoles actuelles et de leur évolution au cours des trois dernières décennies. Dans un second temps, une rétrospective sur le cahier des charges de l'AOP Comté sera dressé au vu des observations réalisées au

cours de ce projet. Enfin, un retour sur les biais méthodologiques liés au recueil des données agronomiques sera réalisé à la fin de ce chapitre.

I.1. Gestion actuelle

Les investigations conduites dans les 48 parcelles de l'étude synchronique ont révélé une association fréquente de périodes de pâturage aux coupes réalisées pour la production de fourrage. Les parcelles exclusivement fauchées sont aujourd'hui rares en Franche-Comté. La plupart des surfaces coupées pour le fourrage subissent également un pâturage avant la première coupe et/ou après la ou les coupes. Les parcelles exclusivement réservées au pâturage du bétail sont quant à elles toujours présentes dans le massif jurassien.

Cette tendance a déjà été établie dans différents massifs montagneux comme en témoignent les différents travaux qui ont intégré cette association des pratiques de fauche et de pâturage pour comparer les effets de modes de gestion différents (Marini et al. 2007 ; Ansquer et al. 2009 ; Targetti et al. 2013). La situation ne semble pas être différente en Franche-Comté où la gestion mixte des parcelles est aujourd'hui fréquente et tend même à remplacer progressivement les prairies de fauche strictes.

La comparaison des régimes de fertilisation entre ces deux modes de gestion principaux révèlent qu'en considérant toutes les sources potentielles d'azote apporté sur les surfaces prairiales, les pâturages reçoivent des quantités d'azote disponibles plus importantes que les parcelles fauchées (Figure E-1). Alors que les quantités d'azote dues aux engrais de ferme et aux fertilisants minéraux de synthèse ne diffèrent pas de façon significative entre ces deux modes de gestion, la source principale des nutriments dans les pâturages correspond sans surprise aux restitutions dues au bétail lors des épisodes de pâturage.

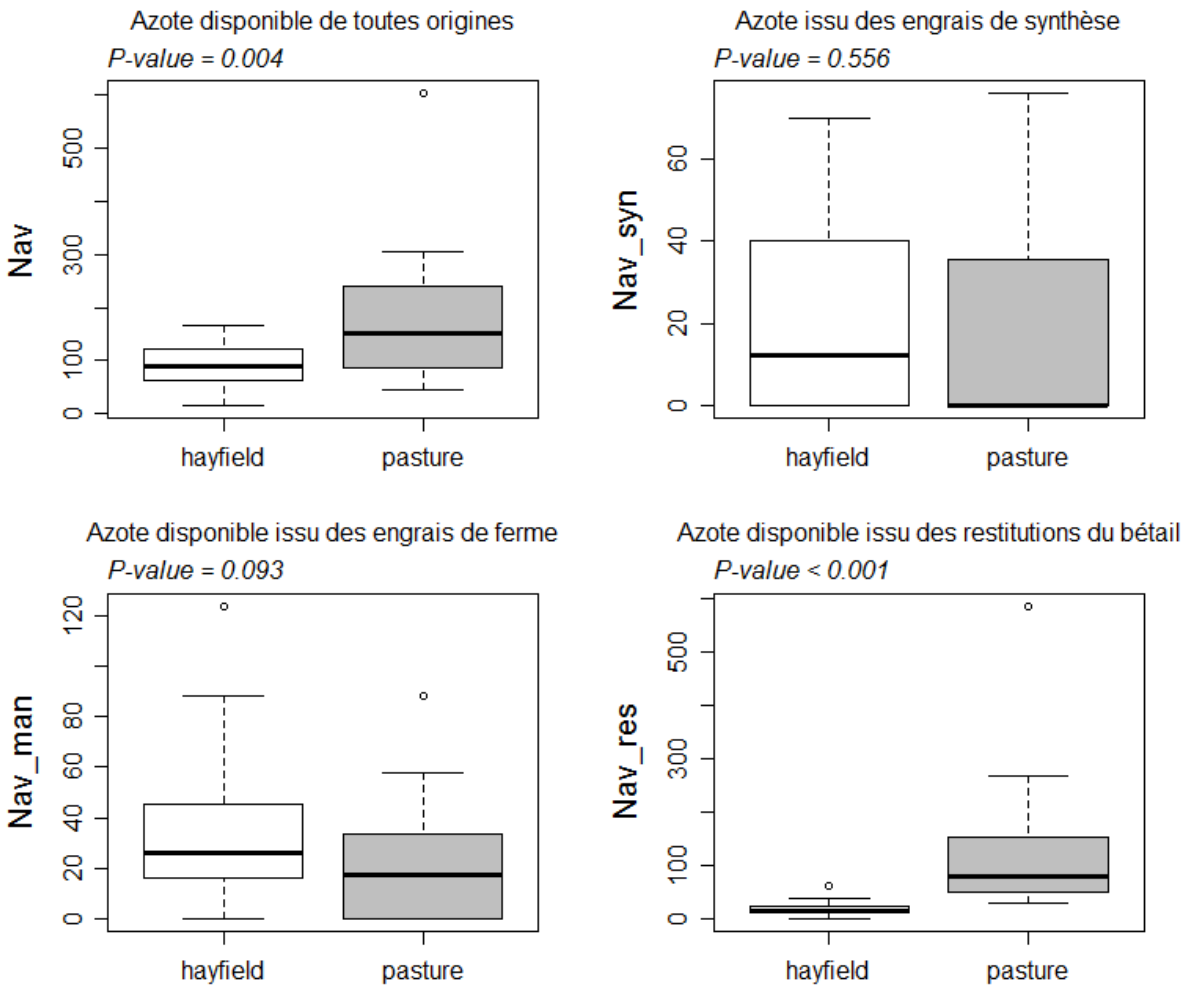


Figure E-1 : Comparaison des apports azotés en fonction du mode de gestion principal (fauche vs. pâturage) pour l'azote apporté par toutes les sources potentielles, les apports dus aux engrais de synthèse, aux engrais de ferme et aux restitutions du bétail lors du pâturage. Les résultats des tests appariés de Wilcoxon-Mann-Whitney sont mentionnés dans le coin haut gauche de chacune des figures.

Dans le cas des prairies de fauche étudiées dans le massif jurassien, ces travaux n'ont pas révélé de relation significative entre la quantité totale d'azote reçue par la parcelle (comprenant la fertilisation minérale, celle issue de l'application des engrais de ferme et due aux restitutions du bétail ainsi que les apports atmosphériques) et le rendement des deux premières coupes (Table C-8).

Les informations collectées dans le cadre des entretiens avec les exploitants ont également permis de mettre en évidence que la fertilisation réalisée pendant les douze mois précédant nos investigations reflète bien la fertilisation moyenne des parcelles sur les 10 dernières années (Table C-8).

I.2. Déterminants des pratiques agricoles

Les pratiques agricoles découlent d'un choix des exploitants mais reflètent aussi un certain nombre de contraintes, liées aux potentialités de production de la surface prairiale mais aussi à sa localisation et sa topographie. Parmi ces contraintes, la topographie de la parcelle, ainsi que son accessibilité et son paysage environnant peuvent être mentionnés. Nous avons cherché à connaitre les relations existant entre ces différents facteurs en réalisant une série de RDA (*redondancy analysis*) afin d'évaluer les relations entre les pratiques agricoles et les caractéristiques édaphiques d'une part et les relations entre les pratiques agricoles et les caractéristiques de localisation et de topographie des parcelles d'autre part.

I.2.1. Localisation et topographie de la parcelle

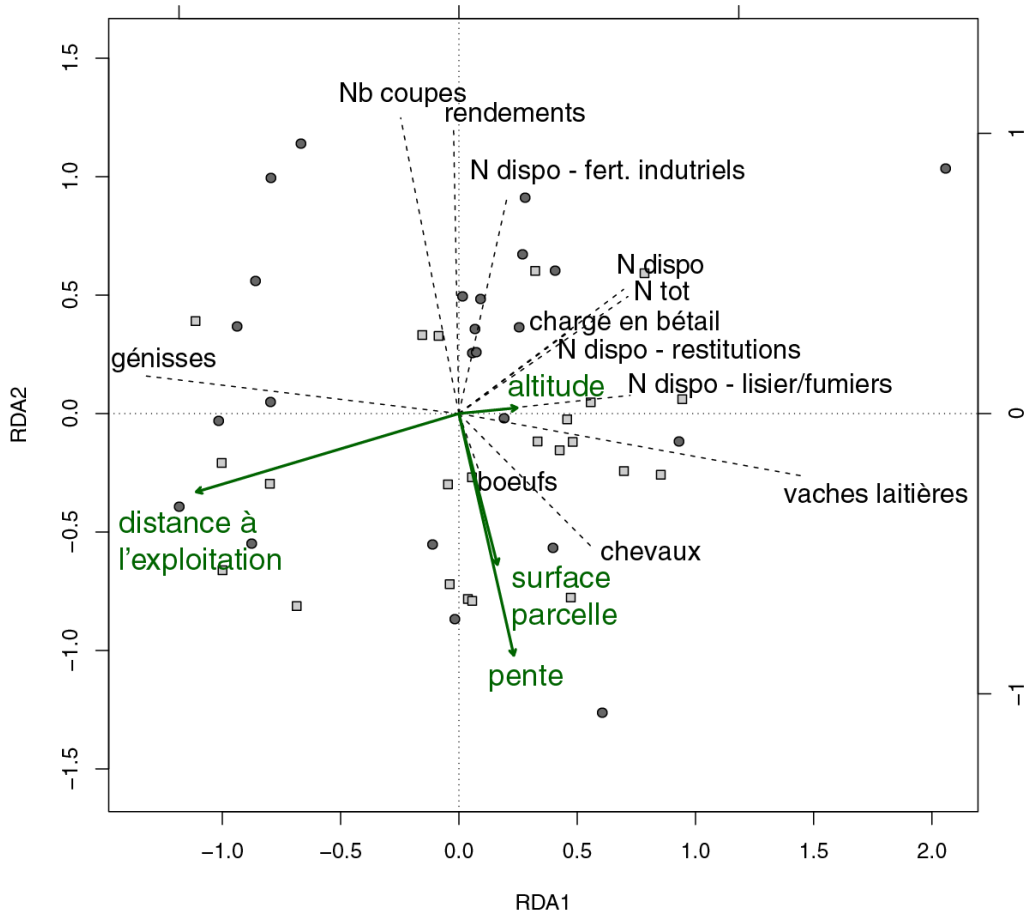


Figure E-2 : Analyse de redondance réalisée sur les variables agronomiques contraintes par les variables de localisation et de topographie de la parcelle (pente, altitude, surface, distance au siège d'exploitation).

L'analyse de redondance, réalisée sur les données agronomiques en fonction des caractéristiques de localisation et de topographie de la parcelle démontre que les pratiques de gestion agricoles sont déterminées à hauteur de 7,8% par l'altitude, la pente, la surface de la parcelle et la distance à l'exploitation (Figure E-2). En effet, on observe une opposition entre la pente des parcelles (*pente*) et l'intensité de la fauche (*Nb coupes*) le long de l'axe 2 de la RDA. Les parcelles les plus pentues sont donc délaissées pour les pratiques de fauche. Ceci confirme ainsi l'hypothèse que les parcelles situées sur les plus fortes pentes sont préférentiellement utilisées pour le pâturage des animaux, l'accès pour les différents engins étant rendu difficile (Marini et al. 2007).

A cela s'ajoutent les effets de la distance entre la parcelle et le siège d'exploitation, les pratiques étant également régies par ce facteur. En effet, l'éloignement des parcelles par rapport au siège d'exploitation implique une fréquence d'interventions plus faible que dans les parcelles les plus proches (Marini et al. 2007 ; Béranger & Bonnemaire 2008). Les parcelles distantes de l'exploitation ne sont notamment pas les plus utilisées pour le pâturage des vaches laitières, surtout dans le cadre de l'AOP Comté, comme le démontre le gradient le long de l'axe 1 de la RDA qui associe la présence de génisses sur les parcelles les plus éloignées de l'exploitation (*distance à l'exploit*), au détriment des vaches laitières. La production de l'AOP Comté requiert la réalisation d'une traite des vaches laitières deux fois par jour, matin et soir, à horaires fixes (la traite en libre-service étant prohibée). Les vaches laitières sont donc préférentiellement concentrées sur les surfaces à proximité du lieu de traite alors que les génisses et autres types de bétail, qui ne présentent pas des contraintes aussi strictes, peuvent être mises au pâturage sur des parcelles éloignées (Béranger & Bonnemaire 2008).

Enfin, des effets paysagers peuvent être mentionnés, les éléments structurants à l'intérieur de la parcelle pouvant être assimilés à des obstacles pour le passage des engins. Alors que les haies ou les bosquets peuvent représenter une gêne pour le passage des engins, ceux-ci s'avèrent fort utiles lorsque le bétail pâture (Béranger & Bonnemaire 2008). En effet, ces éléments peuvent être utilisés par les animaux comme un abri contre les intempéries ou le soleil.

I.2.2. Caractéristiques pédologiques

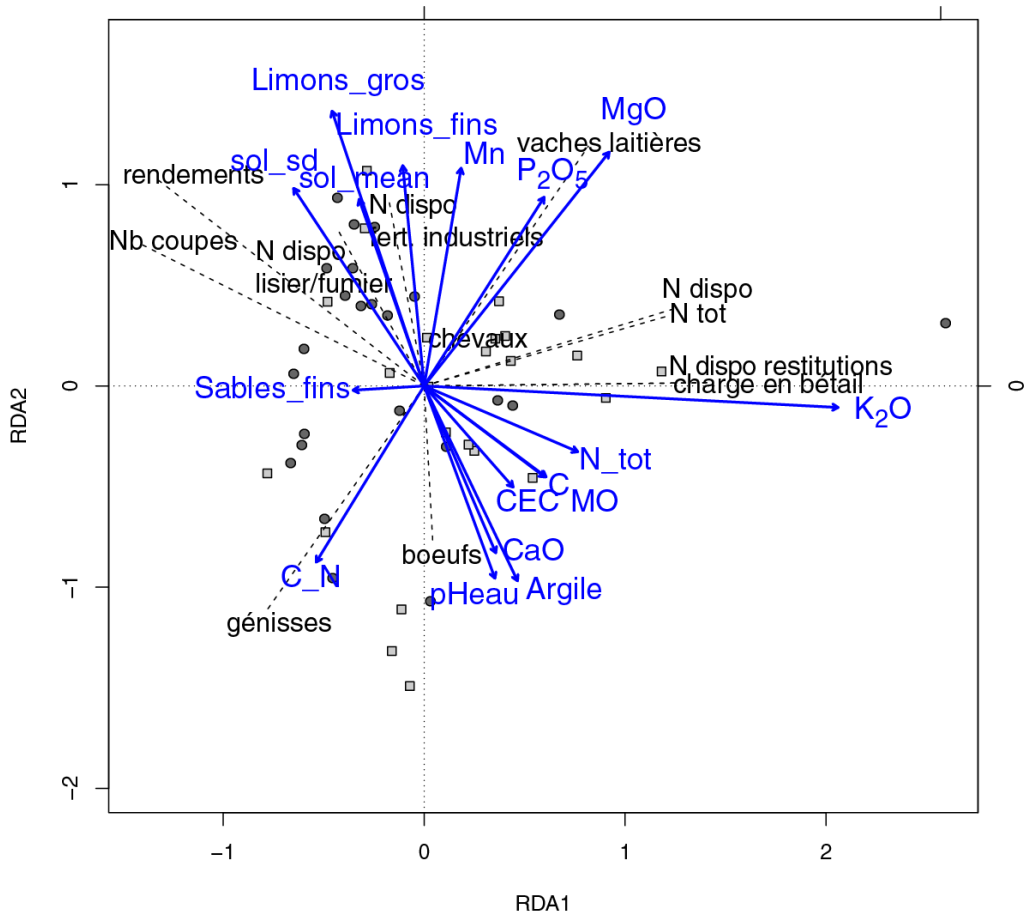


Figure E-3 : Analyse de redondance réalisée sur les variables agronomiques contraintes par les variables édaphiques de la parcelle.

Les caractéristiques pédologiques demeurent un élément essentiel pour expliquer les tendances observées dans les communautés végétales, et peuvent de fait contraindre certaines pratiques. L'analyse de redondance réalisée pour notre ensemble de parcelles de l'étude synchronique révèle que les caractéristiques pédologiques permettent d'expliquer 21,38% des pratiques de gestion (Figure E-3).

Bien que ce pourcentage d'explication ne soit pas négligeable, les tendances des pratiques agricoles restent difficiles à interpréter au cas par cas en fonction des caractéristiques pédologiques. L'axe 1 de cette analyse correspond à un gradient dans la teneur en potassium du sol (K_2O). Le long de cet axe, on remarque également un gradient de la charge en pâturage, associée avec les restitutions azotées dues au bétail (*charge en bétail et N dispo restitutions*). On pourrait alors envisager que les restitutions du bétail sous forme de bouses et d'urine sont une source non négligeable de potassium qui se retrouve ensuite dans les sols.

Aucune caractéristique pédologique ne semble être corrélée de façon significative avec l'intensité des fauches ou bien encore les quantités totales d'azote apportées par les multiples sources.

I.3. Importance du passé cultural

Dans notre travail, les pratiques agricoles ont été évaluées sur une échelle de temps courte, avec des indications portant au maximum sur les 10 dernières années, ce qui nous contraint à considérer qu'il existe un équilibre entre les pratiques agricoles actuelles et l'état de la végétation (hypothèse de stationnarité). Le passé cultural des parcelles joue pourtant un rôle non négligeable dans les choix actuels de pratiques agricoles sur les surfaces prairiales (Balent & Duru 1984). En effet, ces auteurs démontrent dans des prairies des Pyrénées Centrales que les agriculteurs utilisent une rente de situation pour les parcelles ayant une histoire culturale favorable. Par ailleurs, le niveau de fertilité du sol (notamment en phosphore et potassium), la valeur pastorale ainsi que la production de matière sèche dépendent de l'histoire culturale (Balent & Duru 1984).

I.4. Evolution des pratiques

Les communautés végétales sont le reflet des conditions biotiques et abiotiques du milieu puisque les différentes phases allant de leur dispersion jusqu'à leur persistance sont soumises aux contraintes du milieu (Figure A-19). Notre comparaison de 150 relevés anciens réalisés dans les années 1990 avec de nouveaux relevés réalisées sur les mêmes surfaces a révélé des changements importants de la composition floristique des prairies franc-comtoises. Le calcul des valeurs écologiques indicatrices de Landolt et al. (2010) nous a permis de décrire les préférences écologiques des espèces végétales à l'échelle de la communauté. Les valeurs enregistrées pour la teneur en substances nutritives et la résistance à la défoliation sont plus élevées dans les communautés végétales contemporaines comparées aux communautés observées dans les années 1990 (Figure D-2). Par ailleurs, la valeur pastorale est elle aussi plus importante de nos jours qu'elle ne l'était par le passé. Ces différents éléments indiquent que d'une manière globale, les communautés végétales ont évolué au cours des deux dernières décennies. Les communautés actuelles contiennent davantage d'espèces affectionnant les milieux riches en substances nutritives, et notamment en azote, et/ou ces espèces couvrent aujourd'hui des surfaces plus importantes. Parallèlement, les espèces recensées aujourd'hui dans les

communautés sont plus adaptées aux défoliations fréquentes et/ou intenses et présentent une valeur nutritive pour le bétail plus élevée.

Des modifications de la composition fonctionnelle des prairies au cours des dernières décennies, associées à une réduction de leur richesse spécifique ont déjà été mises en évidence dans de précédents travaux en Europe (Homburger & Hofer 2012 ; Wesche et al. 2012). Comme réponse à ces changements, les différents auteurs ont pu montrer l'importance de la hausse de la fertilisation azotée, que celle-ci soit le fruit du travail des agriculteurs ou le résultat des dépôts atmosphériques croissants d'azote (Homburger & Hofer 2012 ; Wesche et al. 2012 ; Diekmann et al. 2014). Dans notre cas, aucune modification significative de la diversité taxonomique globale n'a été mise en évidence, que ce soit pour la richesse spécifique ou l'indice de diversité de Simpson, entre les deux investigations réalisées. Toutefois, nous observons clairement que chaque parcelle, de manière individuelle, a connu une variation notable de diversité, soit vers l'augmentation, soit vers la diminution (Figure D-2).

Au vu des précédents travaux qui se sont concentrés sur les changements de la composition floristique des prairies au cours des dernières décennies, les apports croissants d'azote atmosphériques ou agricoles sont un facteur important de ces changements. Les patrons d'évolution des communautés végétales que nous avons enregistrés au cours de nos investigations dans le massif jurassien semblent confirmer cette hypothèse d'apports azotés croissants. Les données de suivi de la fertilisation minérale azotée issue des engrais de synthèse indiquent de fortes augmentations des quantités d'azote, les quantités épandues en 2000 étant 7 à 8 fois supérieures à celles reçues par les prairies franc-comtoises en 1965 (Ferrez et al. 2001 ; Tableau E-1).

Tableau E-1 : Evolution des quantités d'azote apportées par les engrais de synthèse (kg N/ha/an) entre les années 1965 et 2000 (d'après Ferrez et al. 2001).

	1965	1975	1995	2000
Doubs	6	15	37	51
Jura	7	16	50	58
Franche-Comté	8	21	49	56
France	29	53	89	98

Outre la fertilisation plus importante, notamment minérale de synthèse, qui peut être évoquée pour les parcelles franc-comtoises, nos travaux ont également révélé que les communautés végétales actuelles sont plus adaptées aux défoliations fréquentes et/ou nombreuses que celles des années 1990 (Figure D-2). Certains agriculteurs évoquent un tournant dans la logique de production des exploitations dans les années 1990 qui pourrait être mis en relation avec la résistance à la défoliation

(voir paragraphe A.V.3.2.c) mais aucuns travaux scientifiques jusqu'à présent n'ont permis d'étayer cette hypothèse.

Les résultats des présents travaux sont donc une première étape dans une meilleure connaissance de l'évolution des surfaces prairiales dans la montagne jurassienne mais les déterminants de ces changements ne peuvent à l'heure actuelle qu'être envisagés en termes d'hypothèses.

L'absence de diminution de la diversité taxonomique dans notre étude entre les années 1990 et aujourd'hui ne permet pas d'affirmer que les prairies jurassiennes ne sont pas menacées. Les descripteurs qualitatifs, relatifs notamment au nombre d'espèces, évoluent lentement et l'intervalle de temps considéré ici pourrait ne pas être suffisant pour marquer sans ambiguïté de tels changements (Scimone et al. 2007 ; Dickson & Gross 2013). Quant à elle, la composition fonctionnelle révèle déjà d'importants changements concernant la résistance des communautés à la défoliation, leur préférence écologique pour les substances nutritives et leur valeur pastorale, qui pourraient à terme accroître l'exclusion compétitive en favorisant notamment les espèces dont la stratégie d'acquisition rapide des ressources leur permet de se développer rapidement dans les environnements fertiles (Plantureux et al. 2005 ; Hautier et al. 2009).

Afin d'approfondir ces résultats, une recherche complémentaire sur les déterminants des changements floristiques observés devrait être réalisée, grâce à la collecte d'informations sur l'évolution des pratiques agricoles dans ce secteur géographique. Par ailleurs, la mise en place d'un protocole de suivi à long terme de la végétation pourrait être envisagée sur la base de ces premiers inventaires (voir le paragraphe suivant).

I.5. Cahier des charges relatif à l'AOP Comté

Les suppositions basées sur les résultats de l'étude diachronique laissent envisager une possible augmentation de la fertilité des parcelles ainsi que de la défoliation subie par les communautés végétales. Bien que ces travaux ne concernent pas exclusivement des parcelles vouées à la production de l'AOP Comté et ne permettent pas de s'assurer de la véracité de ces hypothèses, des améliorations au cahier des charges peuvent être proposées. A l'heure actuelle, ce dernier est largement axé sur des restrictions applicables à l'échelle de l'exploitation, ces données étant les seules déclarées par les exploitants. Les résultats des présents travaux suggèrent l'importance d'associer ces contraintes ou de les remplacer par des normes relatives aux parcelles afin de maintenir la diversité végétale des prairies.

Toutefois, les pratiques agricoles qui favorisent une diversité importante au sein des parcelles ne permettent pas toujours d'obtenir le fourrage nécessaire pour l'alimentation des troupeaux, que ces soit en quantité ou en qualité. Ainsi, plus que la diversité intra-parcellaire, c'est une diversité inter-parcellaire importante qui permettra d'assurer un double bénéfice agricole (en vouant certaines parcelles à une production fourragère importante) et environnemental (en maintenant une forte diversité végétale au détriment de la production herbagère dans les parcelles les moins productives).

I.5.1. Défoliation

Le cahier des charges de l'AOP Comté impose un chargement maximal pour l'exploitation qui correspond à 1,3 UGB/ha de surface fourragère. Le nombre de coupes sur chacune des parcelles n'est pas soumis à contrainte dans ce cahier des charges. Au vu des changements de composition floristiques observés au cours des dernières décennies, une augmentation de la défoliation due aux coupes et au pâturage semble être apparue. Dans le cas des fauches, des indications relatives au nombre de coupes autorisé chaque année, ainsi que leur date (la précocité des coupes étant un élément déterminant pour la reproduction des espèces végétales). Dans le cas du pâturage, une charge maximale par hectare pourrait être appliquée pour chacune des unités d'exploitation. Par ailleurs, la durée du pâturage pourrait également être mieux intégrée car actuellement, seule la période de l'année pendant laquelle le pâturage est autorisé est mentionnée (après la fonte des neiges, jusqu'à ce que la portance de la parcelle ne le permettent plus). En effet, outre la charge en bétail instantanée (nombre d'animaux présents à un instant donné sur la parcelle), divers auteurs ont évoqué l'importance de la durée de ce pâturage sur une surface donnée (Duru et al. 1998).

I.5.2. Fertilisation

Le cahier des charges actuel limite d'ores et déjà la quantité totale d'azote reçue par les surfaces prairiales à 120 kg N/ha/an, lorsqu'on considère les fertilisants minéraux et les engrais de ferme. En outre, le nombre d'épandage annuel d'engrais de ferme est limité à trois passages par an et les quantités d'azote apportées par les engrais synthétiques sont plafonnées à 50 kg pour chaque hectare de surface fourragère. Une fois encore, cette dernière valeur ne prend pas en compte la variabilité inter-parcellaire pour les apports d'engrais minéraux. Les travaux conduits dans la montagne jurassienne semblent indiquer que ce type d'épandage est pourtant le plus dommageable à la diversité végétale prairiale (Figure C-4 ; voir paragraphe E). En effet, nos investigations révèlent que parmi les différentes sources d'azote apporté sur les surfaces prairiales, les engrais de synthèse sont ceux qui apparaissent comme discriminants dans les réponses des communautés végétales.

I.5.3. Valeur pastorale

Les prairies ensemencées depuis moins de 5 ans avec une seule légumineuse, pure ou associée avec une seule graminée sont autorisées pour un maximum de 15% de la surface totale de l'exploitation, les autres prairies devant quant à elles être réimplantées avec des mélanges plurispécifiques et contenant divers types d'espèces végétales. Les espèces contenues dans les semences sont généralement des espèces à haute valeur fourragère (Béranger & Bonnemaire 2008) et leur implantation permet ainsi d'augmenter la valeur pastorale des communautés.

La pratique du sursemis, que ne mentionne pas le cahier des charges de l'AOP Comté, s'ajoute à l'ensemencement total des parcelles et représente là-encore une source externe de graines, sur un couvert végétal déjà existant. Cette pratique est notamment largement utilisée lors des pullulations de campagnols terrestres qui peuvent engendrer une mise à nu des sols sur de grandes surfaces.

Ces deux pratiques ne représentent qu'une cause possible de l'augmentation de la valeur pastorale observée dans les parcelles entre 1990 et aujourd'hui. L'adaptation des communautés végétales pour répondre aux pressions exercées par les pratiques agricoles peut également apporter une part d'explication à cette observation.

Le risque majeur de cet apport de graines réside dans la contamination génétique engendrée dans les populations d'espèces indigènes, les graines apportées provenant de souches non-régionales.

I.6. Retour sur le recueil des données agronomiques

Les données agronomiques utilisées pour décrire la gestion des parcelles de l'étude synchronique ont tout d'abord permis d'améliorer les connaissances sur les pratiques agricoles couramment employées dans le secteur de moyenne montagne du massif jurassien. Ces données découlent des déclarations des exploitants et sont donc de fait soumises à des incertitudes liées à leur caractère subjectif. En effet, une part d'oublis et de non-dits ne peut être évitée dans ce type d'approche. Elle reste cependant le seul moyen de rendre compte de la situation réelle des prairies dans la région. Seule une approche basée sur de telles enquêtes, en lien avec les professionnels du secteur agricole, permet d'évaluer la réalité des modes de gestion dans une région. Les travaux expérimentaux permettent de s'affranchir de ces incertitudes et permettent d'obtenir des réponses spécifiques des communautés végétales à différentes pratiques agricoles prises individuellement. Cependant, la simplification parfois

extrême des systèmes eux-mêmes ou des modes de gestion appliqués ne permettent pas de rendre compte de la réelle complexité des processus.

A la part de subjectivité de nos données agronomiques s'ajoutent les incertitudes liées aux données elles-mêmes et aux calculs liés aux données agricoles brutes. Les paragraphes suivants dressent un bilan des sources d'erreurs potentielles observées pendant ce travail et qui pourront être mieux appréhendées dans les projets futurs.

I.6.1. Rendement des coupes

Le rendement des différentes coupes a été établi en fonction du type de conditionnement du fourrage. Dans le cas des balles rondes ou bottes, le calcul du rendement était fonction de la masse moyenne d'une balle ou botte, que nous avons assimilé à la matière sèche (même si la teneur en eau résiduelle n'est pas équivalente à celle qui pourrait être obtenue en laboratoire). Une pratique récente et encore marginale dans notre secteur d'étude consiste en un ramassage du fourrage immédiatement après la coupe et ce dernier est ensuite séché en grange grâce à des systèmes de ventilation. L'évaluation de la biomasse végétale sèche est alors difficile à appréhender lorsque ce type de technique est employé.

Une estimation réelle des quantités de biomasse végétale produite en moyenne sur les surfaces prairiales pourrait être envisagée grâce à un prélèvement sur une surface déterminée, de la biomasse aérienne. Celle-ci pourrait alors être séchée dans des conditions standard (dessication en étuve à 105°C) et rapportée à un hectare de surface afin d'être comparable entre les différentes parcelles.

L'obtention de la biomasse végétale aérienne (pas uniquement celle utilisée pour la production de fourrage) d'une parcelle pourrait être évaluée de façon similaire, en répétant les prélèvements de matière végétale dans une zone mise en défens sur toute la saison de végétation. Ainsi évaluée, la production végétale pourrait être mise en relation avec la fertilité des parcelles et permettrait d'appréhender les effets réels de la fertilisation sur la productivité des parcelles.

I.6.2. Pâturage

L'évaluation de la charge en bétail par hectare est difficile à appréhender étant donné la complexité des pratiques de gestion liées au pâturage. Dans ce travail, nous avons choisi de renseigner séparément le nombre de journées du nombre de nuits passées par le bétail sur la parcelle. Le bétail utilisant la parcelle différemment entre le jour et la nuit (la consommation de l'herbe est réduite la

nuit, Low et al. 1981), les exploitants négligent parfois le pâturage nocturne. Ainsi évaluée, la charge en bétail tient réellement compte du temps de séjour du bétail sur la surface prairiale.

Bien que renseignées de façon plus précise, la durée du pâturage ne permet pas à elle seule d'évaluer la charge en bétail sur l'année puisque celle-ci doit aussi tenir compte de la surface pâturée. Le cas du pâturage au fil est une technique de pâturage qui permet à l'exploitant de concentrer les animaux sur une partie de la parcelle, le fil étant déplacé en fonction des besoins alimentaires du bétail. Cette technique rend difficilement accessible la durée exacte de pâturage et les surfaces associées.

Enfin, la conversion du nombre d'animaux de chaque type en UGB a été réalisée grâce à des normes nationales qui établissent les correspondances. Comme le montre le Tableau B-5, les équivalences UGB pour les génisses tiennent compte de leur âge et dans certains cas, le mélange d'animaux de plusieurs générations rend l'estimation plus incertaine.

Une indication de la présence ou de l'absence potentielle de chacun des types de bétail a été utilisée dans les analyses (vaches laitières, génisses, vaches taries, bovin viande, équins, avec un code de 0 ou 1). Par ailleurs, la date du début du pâturage pour 2011 a été renseignée grâce aux jours calendaires.

I.6.3. Fertilisation

I.6.3.a. Types d'engrais de ferme et contenu NPK

Dans ce travail, nous avons considéré cinq types de produits issus des activités agricoles et fréquemment employés sur les parcelles étudiées et partiellement décrits dans le cahier des charges du Comté. La diversité des installations de collecte et de stockage rend difficile l'association de certains fertilisants à l'une ou l'autre des catégories retenues. Ainsi, les valeurs de contenu en azote, phosphore et potassium des engrais de ferme que nous avons utilisées ne représentent que des indications par rapport aux teneurs réelles en nutriments dans chaque exploitation.

La conversion des quantités globales d'azote en quantités d'azote disponible est également basée sur des valeurs moyennes qui ne donnent qu'une idée des quantités réellement disponibles.

Afin de prendre en compte cette diversité de situations et s'approcher au mieux des quantités réelles de nutriments, une mesure réalisée pour les différents produits dans chacune des exploitations pourrait être envisagée, en s'assurant de la représentativité de ces données. En effet, seules des mesures réalisées sur les produits immédiatement avant leur épandage permettrait de s'approcher des

teneurs réelles en nutriments. Un nombre d'échantillons importants serait donc requis pour chacune des parcelles suivies. Ainsi, les coûts financiers et logistiques importants d'une telle procédure rendent son application difficile.

I.6.3.b.Période d'épandage

Les valeurs utilisées pour la conversion des quantités d'azote total apportées par les engrais de ferme en azote disponible à court et moyen-terme peuvent varier en fonction de la saison à laquelle les épandages sont réalisés. Une fois encore, une mesure directe des teneurs en éléments nutritifs dans les différents produits avant leur épandage sur les parcelles permettraient d'appréhender les données de façon plus fine.

I.6.3.c. Quantités épandues

Les données utilisées in fine dans les analyses statistiques correspondent aux quantités moyennes de nutriments reçus par hectare de surface prairiale au cours des dernières années. La fréquence interannuelle des épandages a donc été intégrée de façon indirecte dans ces travaux. Certains travaux ont démontré un effet de cette fréquence sur les communautés végétales, des épandages de quantités relativement importantes de façon intermittente étant plus favorables pour les communautés végétales que des apports de faibles quantités réalisés chaque année (Kirkham et al. 2008). Ainsi, une intégration directe de ces indications de fréquence pourrait être envisagée pour de futurs travaux.

II. Réponse des communautés végétales aux pratiques de gestion

Les résultats obtenus dans le cadre de nos travaux sur le massif jurassien ont été mis en relation avec des études réalisées auparavant dans d'autres régions de France et d'Europe notamment. Ce projet visait à étudier de façon conjointe les facettes taxonomiques, phylogénétiques et fonctionnelles de la diversité, ce qui en fait l'une des originalités de ce projet. Les tendances observées dans notre cas confirment le plus souvent les résultats de travaux précédents mais réalisés sur une partie seulement de la diversité. Les paragraphes suivants visent à synthétiser les résultats obtenus lors de ce projet quant à la réponse des communautés végétales prairiales aux pratiques agricoles.

II.1. Régime de défoliation

L'association d'une ou plusieurs périodes de pâturage aux coupes destinées à la production de fourrage ne semble pas modifier les différences de diversité qui existent entre les prairies de fauche et les pâturages et qui ont largement été étudiées ces dernières décennies (Marini et al. 2007 ; Ansquer et al. 2009 ; Targetti et al. 2013). En effet, ces travaux nous ont permis de révéler une diversité plus importante dans les prairies strictement pâturées par rapport à celles qui sont à la fois fauchées et pâturées (Figure C-2 ; Table C-3). Une nouveauté dans ce travail réside dans l'utilisation simultanée des facettes taxonomique, phylogénétique et fonctionnelle de la diversité, qui apportent des éléments de réponse complémentaires dans le lien entre pratiques agricoles et communautés végétales (Wayne & Bazzaz 1991 ; Cavender-Bares et al. 2009 ; Swenson 2011). Nous avons ici démontré des tendances similaires pour ces trois facettes, les pâturages présentant généralement des valeurs plus élevées que les prairies à gestion mixte (Table C-3). Parmi les indices de diversité fonctionnelle, seuls les traits relatifs à la distribution des feuilles le long de la tige (LD) et les formes de reproduction clonale (CGO) ont démontré une différence entre les deux modes de gestion principaux.

La prise en compte des valeurs moyennes de traits dans les communautés végétales (CWMs) a permis de confirmer la dominance des espèces en forme de rosette basale (LD type 1) dans les pâturages stricts par rapport aux prairies fauchées et pâturées (Table C-3). Par ailleurs, nos travaux ont révélé de façon intéressante que les valeurs de LDMC étaient plus grandes dans les parcelles gérées de façon mixte que dans celles soumises à un pâturage strict.

L'ensemble de ces résultats semble indiquer des conditions plus favorables pour la préservation de la diversité pour les communautés végétales dans les prairies strictement pâturées par rapport à celles pour lesquelles la gestion associe fauche et pâturage du bétail. Les perturbations, qu'elles soient dues à la fauche ou au pâturage, engendrent des changements de composition spécifique et modifie les successions écologiques (Figure E-4). Le pâturage constitue une perturbation hétérogène dans le temps et dans l'espace puisqu'elle dépend des activités du bétail (broutage, piétinement, dépôt de bouses et urine) au fil de leurs différents passages sur la parcelle, qui créent ainsi une hétérogénéité structurale dans le couvert. La fauche représente quant à elle une perturbation non-sélective, qui affecte toute la surface prairiale simultanément dans le temps et dans l'espace. C'est cette hétérogénéité des perturbations qui a été mise en relation avec une divergence fonctionnelle par Grime (2006), notamment pour les traits relatifs à la régénération des plantes.

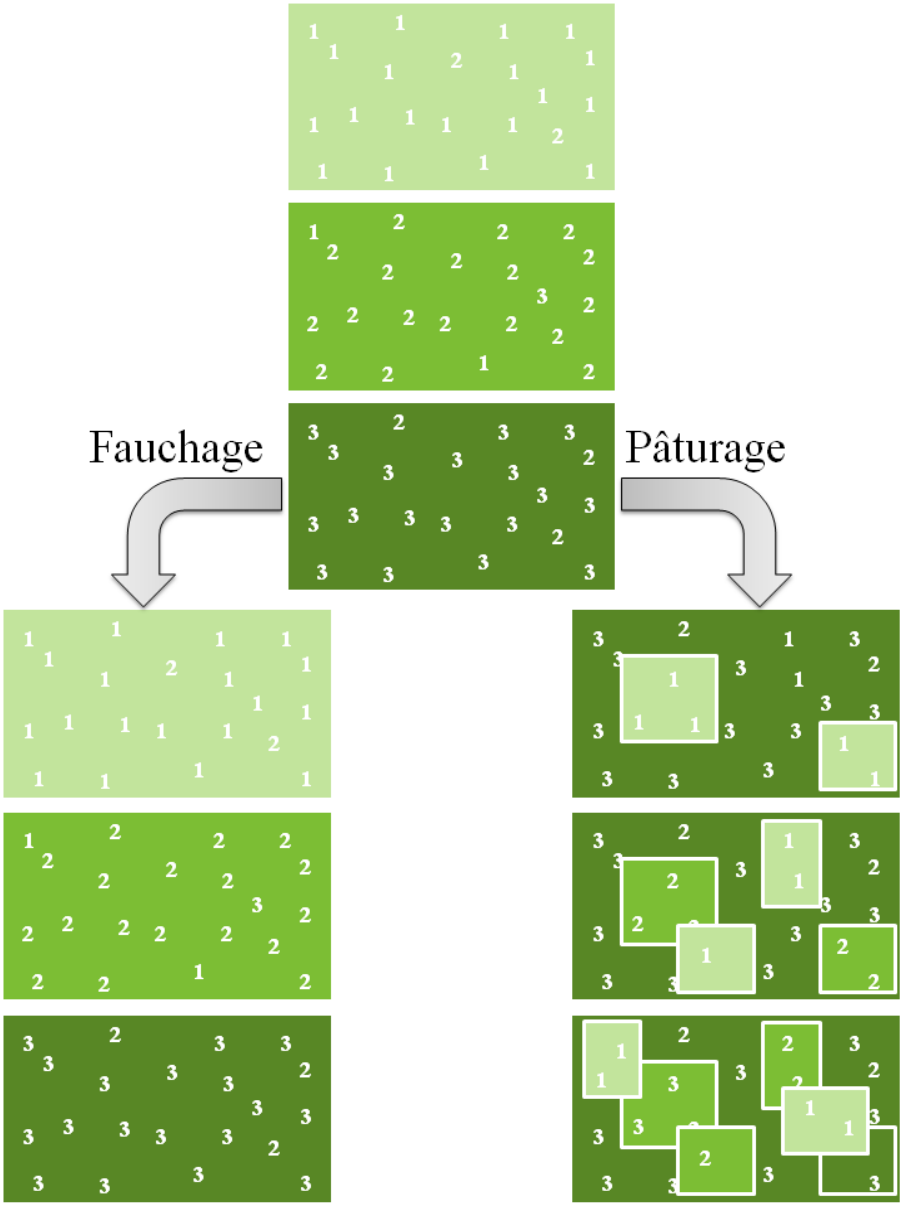


Figure E-4 : Schéma des effets différentiels de la fauche et du pâturage sur les successions écologiques dans les prairies. Alors que la fauche contribue à maintenir une homogénéité dans le couvert végétal, le pâturage contribue quant à lui à créer une hétérogénéité spatiale et temporelle.

Bien que le pâturage semble dans notre cas être bénéfique à la diversité des prairies en comparaison d'une gestion mixte fauche-pâturage, il est important de souligner l'effet de l'intensité de ces pratiques. Nos investigations ont révélé un effet négatif de la fréquence des coupes sur de nombreux indices de diversité, qu'ils soient taxonomiques, phylogénétiques ou fonctionnels (Figure C-4 ; Table C-5). Les défoliations dues au pâturage par le bétail ne semblent quant à elles pas être associées à des modifications significatives de la diversité végétale, contrairement à d'autres travaux qui ont révélé un effet négatif de l'augmentation de l'intensité de pâturage sur la diversité (Garnier & Navas 2012 ; Gaujour et al. 2012).

L'absence d'effet négatif de la pression de pâturage sur la diversité végétale dans nos travaux par la théorie de la perturbation intermédiaire (Connell 1978) qui envisage une diversité maximale pour des perturbations intermédiaires (dans leur fréquence, leur intensité et le temps considéré après la perturbation).

L'absence d'effet négatif dû au pâturage dans notre étude pourrait être associée à une perturbation suffisamment faible pour permettre une importante diversité (Figure A-10, partie gauche de la courbe). En considérant une charge en bétail plus importante sur un grand nombre de parcelles (dans notre cas, seule une parcelle présente une charge en bétail très élevée) une gamme de valeurs plus importante pour la charge en bétail, des effets négatifs auraient ainsi pu apparaître (Figure A-10, partie droite de la courbe).

Malgré les lacunes du cahier des charges de l'AOP Comté concernant la charge en bétail (voir paragraphe E.I.5.1), il semble que les restrictions liées à cette pratique permettent toutefois de maintenir le niveau de chargement de la plupart des parcelles du massif jurassien en AOP Comté en-dessous du seuil à partir duquel des effets négatifs de la charge en bétail sur la diversité apparaissent.

II.2. Régime de fertilisation

Les modes de défoliation et leur intensité respective ne sont pas les seuls paramètres permettant d'expliquer la composition floristique des prairies, la fertilisation jouant également un rôle important par la modification des quantités de nutriments disponibles dans les sols.

Un travail approfondi a été conduit sur les régimes de fertilisation des 48 parcelles retenues dans l'étude synchronique, afin d'évaluer les effets des quantités d'azote totales et disponibles pour l'absorption racinaire ainsi que les différentes sources de nutriments. En considérant les quantités d'azote à court et moyen terme, tous types de fertilisants confondus, seules certaines valeurs de traits moyens (CWMs) ont montré des corrélations significatives avec ces variables (Table C-10). On peut notamment évoquer la modification des valeurs de SLA ainsi qu'une diminution du recouvrement des espèces tolérantes au stress au profit des espèces compétitives et rudérales, qui confirment des observations précédemment réalisées (Marini et al. 2007). En revanche, l'augmentation des apports azotés ne montre pas de corrélation significative avec les indices de diversité, quelle que soit la facette considérée pour notre ensemble de parcelles.

Les études portant sur les effets de la fertilisation sur la diversité végétale ne considèrent généralement pas toutes les sources de nutriments potentielles comme nous l'avons fait ici. Elles

s'intéressent particulièrement aux effets des fertilisants minéraux, la plupart des travaux montrant une baisse de la diversité (taxonomique notamment) lorsque les quantités d'azote apportés par ce biais augmentent (Chytrý et al. 2009). C'est également le constat que nous avons réalisé en ne considérant que les quantités d'azote dues aux fertilisants de synthèse (Table C-10), la diversité taxonomique ainsi que la diversité phylogénétique montrant une corrélation négative avec les apports d'azote de synthèse.

Ces résultats suggèrent l'importance de considérer la globalité des apports d'azote dans les prairies, en incluant également les restitutions dues au bétail et les dépositions atmosphériques. Des études approfondies sur les effets différenciés des différents types de fertilisants devraient être envisagées. Dans ce travail, l'existence d'une variable confondante limite reposant sur les modes de gestion nécessite de considérer ces résultats avec précautions.

Outre les effets des apports azotés, nos travaux ont permis de démontrer l'importance des quantités de phosphore du sol sur la diversité des communautés végétales (Figure C-7). Les quantités de phosphore apportées par les différents types d'engrais n'ont pas été prises en compte dans nos analyses en raison d'une forte corrélation entre les quantités de phosphore et les quantités d'azote. Il s'avère cependant que le phosphore est plus persistant que l'azote dans les sols et peut donc engendrer des effets à plus long terme sur les communautés végétales (Spiegelberger et al. 2006 ; Marini et al. 2007 ; Chytrý et al. 2009). Notamment, le recouvrement important des espèces à stratégies C ou R dans les parcelles recevant les plus grandes quantités d'azote (Figure C-7) des stratégies pourrait davantage être lié au phosphore qu'à l'azote.

II.3. Complémentarité des approches employées

L'ensemble des travaux réalisés au cours de ce projet confirme l'intérêt d'utiliser une approche multi-facettes afin de mieux appréhender les effets de la gestion agricole sur les communautés végétales. L'utilisation de l'entropie quadratique de Rao, modifiée par la correction de Jost, permet de comparer les différentes facettes de la diversité et de raisonner en équivalents du nombre d'espèces (Jost 2007 ; de Bello et al. 2010). Comme le suggère la figure ci-dessous (Figure E-5), les indices calculés dans ce travail ne montrent que des corrélations partielles (excepté pour la comparaison de la diversité de Simpson N2 et la diversité phylogénétique raoPD qui présentent une corrélation de Spearman supérieure à 0,91).

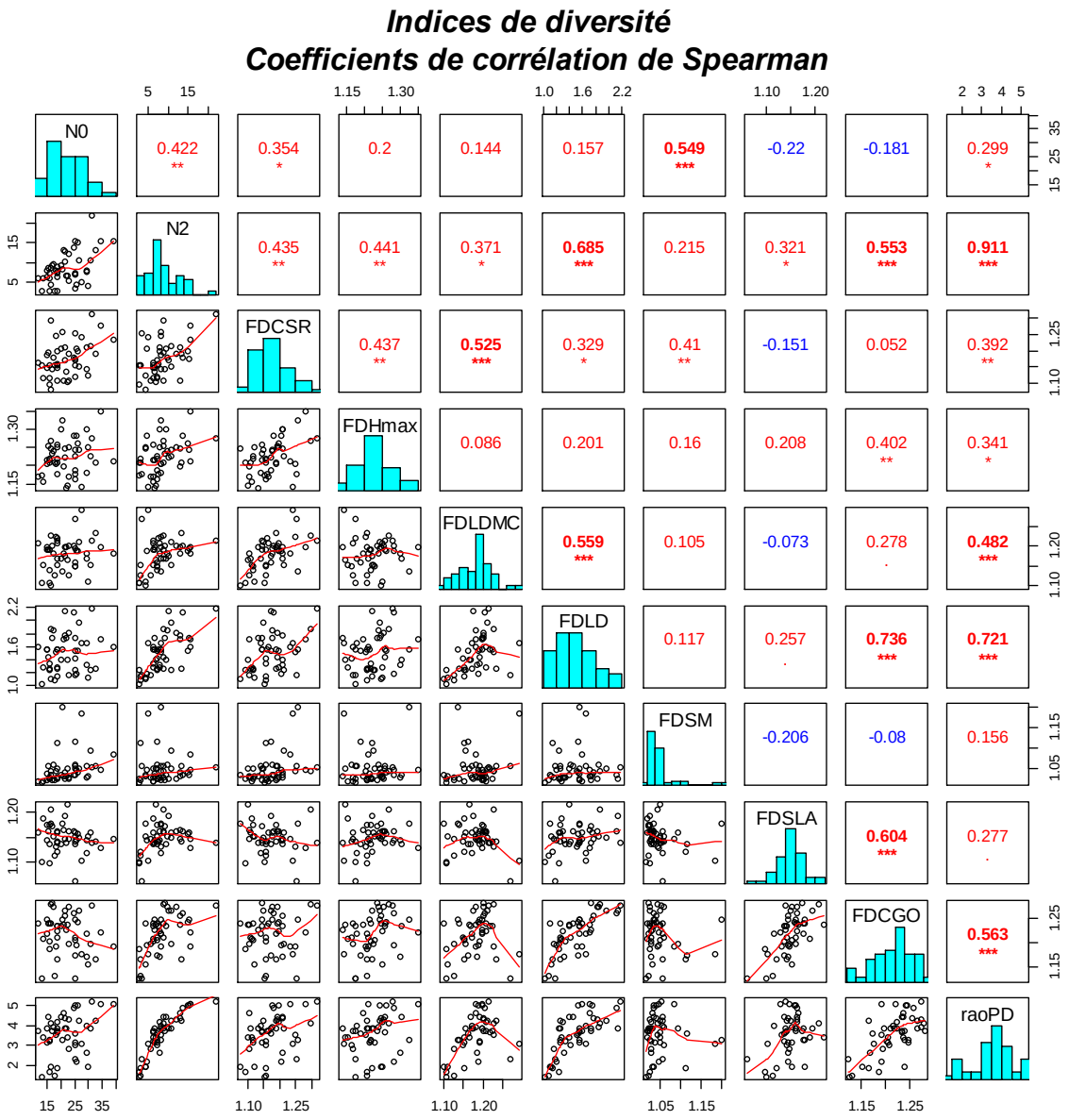


Figure E-5 : Matrice de corrélation de Spearman réalisée pour l'ensemble des indices de diversité utilisés au cours de ce projet.

Les résultats de l'étude synchronique suggèrent par ailleurs que les indices de diversité répondent préférentiellement aux pratiques liées à la défoliation alors que les CWMs présentent une réponse plus marquée à la fertilisation (les résultats dépendant toutefois des traits considérés). Bien que révélant toutes deux des caractéristiques fonctionnelles de la communauté, ces deux types de métriques ne semblent pas être influencés par les mêmes pratiques agricoles. D'une part, les espèces faiblement abondantes ou présentant des valeurs de traits marginales semblent régresser lorsque la défoliation est plus intense (lien entre la diversité fonctionnelle et les fauches). D'autre part, l'augmentation de la fertilisation semble quant à elle engendrer des modifications dans les valeurs de traits les plus représentées dans la communauté (relation entre certains CWMs et les apports d'azote).

II.4. Retour sur le calcul des métriques

Un certain nombre de choix ont dû être réalisés dans ces travaux concernant les métriques employées pour rendre compte des caractéristiques des communautés végétales.

II.4.1. Choix relatifs aux trais fonctionnels

La diversité fonctionnelle, de même que les CWMs, ont été calculés sur la base d'une série de traits choisis pour leur intérêt démontré dans certains travaux lors des études portant sur la réponse des communautés végétales à la gestion agricole (Tableau A-2). Les résultats auraient alors pu être complétés en intégrant d'autres traits, notamment ceux relatifs aux caractéristiques racinaires des plantes.

Outre la sélection des traits elle-même, nous avons travaillé à partir d'un ensemble de bases de données reflétant des caractéristiques moyennes des espèces végétales. Ces bases de données restent incomplètes à l'heure actuelle et l'absence de données pour certaines espèces végétales nous a conduit à éliminer ces espèces lors des calculs de diversité fonctionnelle et de valeurs de trait moyens. Ceci représente une source d'incertitude non négligeable, les données manquantes pouvant potentiellement concerner des espèces fortement indicatrices qui répondent de façon marquée aux pratiques agricoles alors que des espèces communes à tous modes de gestion et mieux connues peuvent entraîner une certaine stabilité des valeurs. Afin de se dégager de cette source d'erreur potentielle, la mesure directe des traits sur un ensemble d'individus pour les espèces rencontrées lors des investigations pourrait être envisagée. Cette méthodologie ne permet toutefois pas de suivre un grand nombre d'espèces et de traits et/ou de multiplier les observations pour une même espèce.

Par ailleurs, si des mesures de traits sont répétées dans chacune des parcelles pour les différentes espèces, la variabilité intra-spécifique pourrait également être prise en compte, ce qui n'a pas été le cas ici. En effet, à la variabilité inter-spécifique s'ajoute la variabilité intra-spécifique qui témoigne de la plasticité phénotypique des espèces en réponse à leur environnement. Des études révèlent toutefois que la prise en compte de cette variabilité intra-spécifique n'est pas souhaitable lorsque les investigations sont conduites à travers un gradient de sites dont les conditions climatiques diffèrent (Duru et al. 2010).

II.4.2. Choix relatifs à l'arbre phylogénétique

Les calculs de diversité phylogénétique requièrent d'utiliser des caractéristiques de l'arbre phylogénétique, notamment les longueurs de branches dans le cas de l'entropie quadratique de Rao. Nombre d'études en écologie utilisent des arbres préexistants tels que des super-arbres qui renseignent la phylogénie de toutes les espèces d'Angiospermes mais ne sont alors pas spécifiques de l'étude en question. Dans ce travail, nous avons fait le choix d'utiliser et de construire un arbre phylogénétique relatif aux espèces enregistrées lors des différentes études, en utilisant les séquences non-codantes de deux gènes chloroplastiques (*rbcl* et *matK*).

Des travaux complémentaires permettraient de comparer ces deux approches, l'utilisation d'un arbre basé sur des données moléculaires approprié à la taille de l'échantillon présentant semble-t-il un meilleur pouvoir prédictif de la biomasse végétale qu'un arbre à résolution plus grossière (Flynn et al. 2011).

II.4.3. Choix relatifs aux indices

Le choix d'utiliser l'entropie quadratique pour les différentes facettes de la diversité végétale permet de comparer directement les résultats obtenus dans ces différents cas et de limiter également la corrélation entre les différentes métriques. En effet, de nombreux indices de diversité développés ces dernières décennies sont redondants ou très fortement corrélés, s'agissant de la diversité fonctionnelle et de la diversité phylogénétique principalement. Dans notre cas, seules les diversités taxonomique de Simpson et phylogénétique montrent une forte corrélation, rendant ainsi l'interprétation difficile pour cette dernière métrique. Ceci peut être en partie expliqué par la pondération par les abondances relatives des espèces qui est appliquée dans les divers calculs d'entropie quadratique. L'utilisation d'une métrique de diversité phylogénétique indépendante des abondances des espèces pourrait être envisagée avec le risque que la corrélation soit cette fois importante avec la richesse spécifique. Dans ce cas, la comparaison directe des facettes taxonomique, phylogénétique et fonctionnelle ne serait toutefois plus possible.

Concernant la diversité fonctionnelle, le choix de considérer un indice pour chacun des traits pris séparément repose sur le constat que les méthodes de calculs multi-traits rendent l'interprétation des tendances enregistrées difficiles (Lepš et al. 2006).

III. Perspectives

III.1. Mise en place d'un protocole de suivi à long-terme

Afin de suivre les évolutions des communautés végétales dans les prairies du massif jurassien, la création d'un protocole de suivi de la végétation est nécessaire. Les différents éléments apportés par ce projet suggèrent qu'une analyse des pratiques agricoles, couplée à des relevés de végétation fréquents, permettrait de connaître les tendances liées à la flore mais également de les mettre en lien avec les modes de gestion. Ceci prend une importance toute particulière dans le contexte du massif jurassien où la production de l'AOP Comté base sa renommée sur la diversité des prairies.

L'utilisation d'une approche empirique permettrait de rendre compte de la complexité des modes de gestion des prairies jurassiennes et ainsi de pouvoir apporter des éléments de compréhension de la flore.

III.1.1. Choix des parcelles

La mise en place d'un protocole de suivi à long terme de la végétation des prairies franc-comtoises, basée sur une approche empirique, nécessite de sélectionner des parcelles avec le concours des exploitants afin de travailler en étroite collaboration. Ainsi, moyennant une collaboration active des exploitants afin de fournir des renseignements les plus complets possibles sur les pratiques agricoles, les suivis floristiques pourraient être réalisés chaque année et mis en relation avec les données agronomiques récoltées.

III.1.2. Notion d'échelle spatiale

Les calculs d'indices de diversité *alpha* ou *beta*, sont fortement dépendants de l'échelle spatiale considérée. La comparaison des effets des pratiques agricoles sur les différentes facettes de la diversité montre que les échelles pour lesquelles les indices de diversité présentent les réponses les plus

marquées aux pratiques agricoles diffèrent en fonction que l'on considère la diversité *alpha* ou la diversité *beta*. Ce constat s'avère similaire pour les facettes taxonomique, phylogénétique et fonctionnelle de la diversité. Ainsi, parmi les surfaces de 0,01, 1 et 10 m² que nous avons étudiées, l'échelle de 10 m² s'avère être l'échelle la plus efficace afin de révéler les effets des pratiques agricoles sur la diversité *alpha* des communautés.

Au cours de ce travail, nous avons également réalisés des prospections à une échelle de 1000 m², en se limitant à des données en présence/absence. Dans ce dernier cas, l'évaluation des recouvrements des espèces végétales (afin de travailler sur les abondances des espèces) s'avère difficile étant donné l'importante surface à couvrir. De la même façon, l'évaluation des recouvrements dans des surfaces de 0,01 m² se révèle également difficile.

III.1.3. Méthode de relevé floristique

Comme évoqué dans le paragraphe précédent, il est important de considérer les abondances des espèces végétales et de ne pas raisonner en termes de présence/absence seulement. En effet, de précédents travaux, auxquels nous pouvons associer les résultats de ces travaux, suggèrent que l'évaluation de la richesse spécifique seule ne permet pas d'évaluer la diversité dans toute sa complexité (Wilson et al. 2012). Cette métrique est également particulièrement sensible à la pression d'échantillonnage, dont la surface ne représente qu'une facette.

Seule l'utilisation conjointe d'un ensemble d'indices, basés sur les recouvrements des espèces végétales dans la communauté, permet d'appréhender la diversité dans toute sa complexité

III.1.4. Données agronomiques

Le recueil des données agronomiques en parallèle des prospections floristiques pourrait permettre d'apporter des éléments d'explication aux patrons observés dans les communautés végétales, qu'il s'agisse de leur composition ou de leur diversité. Les différents points mentionnés dans le paragraphe E.I.6 doivent être pris en compte pour mettre en place un suivi agronomique aussi complet et réaliste que possible. Par exemple, l'intensité de la fauche doit être appréhendée en termes de nombre de coupes et de calendrier dans la saison. Afin d'appréhender au mieux les quantités de nutriments (azote, phosphore et potassium) apportés par chacun des types de fertilisants, une attention particulière doit être portée sur les engrais de ferme. La complexité des formes et donc des contenus en éléments nutritifs dans chacun des produits rend une évaluation indirecte des teneurs difficile. Ainsi, une mesure

directe des teneurs en éléments nutritifs avant leur épandage sur la parcelle pourrait être envisagée en ce qui concerne les engrais de ferme.

Il en est de même pour l'évaluation de la charge en bétail, qui requiert de décompter le nombre de journées passées par le bétail sur la parcelle et de tenir compte des dates. L'évaluation réelle de la charge en bétail représente peut être le paramètre le plus difficile à appréhender car il est fonction du type de bétail, du nombre d'animaux de chaque type, de la durée et de la date des saisons de pâturages. L'existence de pratiques de pâturage sur une superficie réduite de la parcelle (notamment le pâturage au fil) ajoute à la complexité dans l'évaluation de la charge en bétail moyenne par hectare de parcelle et par an.

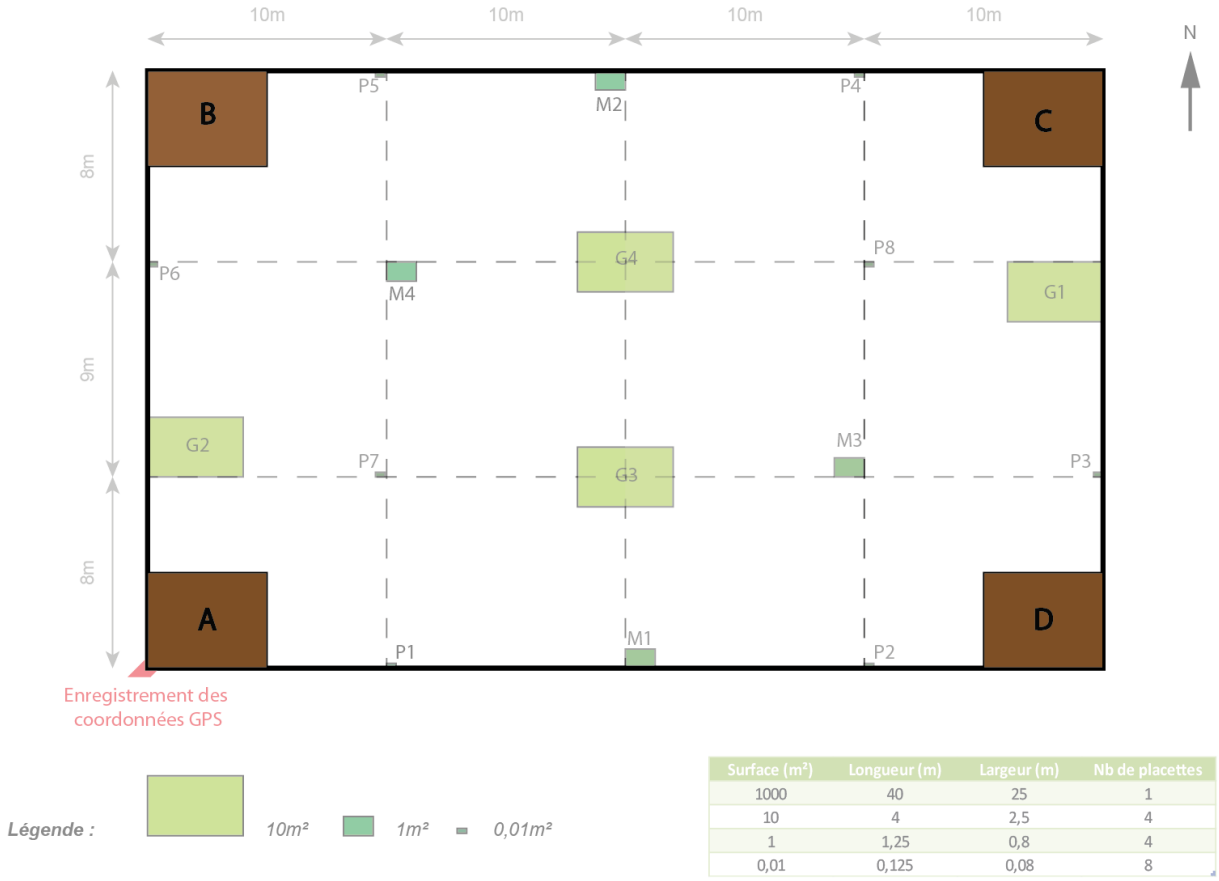
III.2. Autres indicateurs de diversité prairiale : les orthoptères

Outre les renseignements collectés sur la végétation, les pratiques agricoles et les sols des parcelles de l'étude synchronique, des échantillonnages d'orthoptères ont également été réalisés. En effet, cette guilde d'insectes répond très rapidement aux changements de structure de la strate végétale et répondent ainsi également aux pratiques agricoles (Wallis de Vries et al. 2007). Les communautés d'arthropodes s'avèrent en effet très sensibles aux différentes techniques de fauche (Humbert et al. 2009 ; 2010).

III.2.1. Collecte des données

Les récoltes d'insectes ont été réalisées sur les mêmes parcelles que les relevés floristiques de l'étude synchronique (48 parcelles réparties selon le gradient altitudinal, chapitre B). Le rectangle de 1000 m² utilisé lors des inventaires floristiques a été à nouveau repéré grâce aux coordonnées GPS du coin Sud-Ouest et à l'orientation Nord-Sud du rectangle.

Quatre relevés de 20 m² ont été réalisés aux quatre angles de la surface de 1000 m² (Figure E-6). La récolte des insectes a été réalisée grâce à un filet fauchoir de section pentagonale et de 40 cm de diamètre. Pour chacune des surfaces de 20 m², une moyenne de 100 coups de filets est donnée à la surface de la végétation, avec une progression centripète afin de laisser échapper le moins d'individus possible. Une seconde prospection est ensuite réalisée avec une capture manuelle afin de récupérer les individus qui ont échappé au filet. Cette seconde prospection prend fin après 5 minutes sans nouvel individu observé.



Surface (m²)	Longueur (m)	Largeur (m)	Nb de placettes
1000	40	25	1
10	4	2,5	4
1	1,25	0,8	4
0,01	0,125	0,08	8

Figure E-6 : Protocole d'échantillonnage des communautés d'orthoptères, les aires de collecte coïncidant avec les relevés floristiques réalisés dans les parcelles de l'étude synchronique.

Une fois cette partie du travail achevée, les semaines suivantes ont été dédiées à la détermination des orthoptères récoltés pendant les mois d'août et début septembre 2011. Après une formation dispensée par Frédéric Mora et François Dehondt (Conservatoire Botanique National de Franche-Comté – Observatoire Régional des Invertébrés, CBNFC-ORI), un total d'environ 1300 individus a ainsi pu être identifié à l'espèce (ou groupe d'espèces dans le cas de certaines larves). Les individus pour lesquels un doute subsistait ont finalement été présentés à ces spécialistes afin de confirmer ou infirmer les identifications premières. Ces données, récoltées à travers la Franche-Comté, ont par ailleurs été transmises au CBNFC-ORI en vue de leur intégration dans la base de données utilisée pour la création de l'Atlas des orthoptères de Franche-Comté (Dehondt & Mora 2013).

III.2.2. Premières données disponibles

Les inventaires réalisés sur les 48 parcelles de l'étude synchronique ont permis de collecter environ 1300 individus appartenant à 22 espèces différentes (Tableau E-2). Les abondances observées pour chacune des espèces présentent de larges variations comme en témoigne le tableau ci-dessous.

Tableau E-2 : Abondances minimales, médianes, moyennes et maximales enregistrées sur les 48 parcelles de l'étude synchronique pour les 22 espèces d'orthoptères recensées.

	Min.	Med.	Moy.	Max.
Chorthippus albomarginatus	0	0	0,458	9
Chorthippus biguttulus	0	2	6,354	55
Chrysochraon dispar	0	0	0,125	2
Chorthippus dorsatus	0	0	0,375	8
Chorthippus parallelus	0	8,5	12,958	99
Decticus verrucivorus	0	0	0,042	1
Euthystira brachyptera	0	0	0,438	15
Gomphocerippus rufus	0	0	0,167	5
Miramella alpina	0	0	0,042	2
Metripotera brachyptera	0	0	0,021	1
Mecostethus parapleurus	0	0	1,521	24
Metrioptera roeselii	0	0	0,563	5
Omocestus rufipes	0	0	0,083	3
Omocestus viridulus	0	0	0,458	10
Platycleis tessellata	0	0	0,042	2
Stethophyma grossum	0	0	0,25	5
Stenobothrus lineatus	0	0	1,896	76
Stauroderus scalaris	0	0	0,125	3
Tetrix subulata	0	0	0,042	1
Tetrix undulata	0	0	0,208	9
Tettigonia veridissima	0	0	0,021	1
Pholidoptera griseoaptera	0	0	0,021	1

Les orthoptères réagissant de façon très rapide aux changements de structure de la couverture végétale, des différences dans les communautés peuvent apparaître en fonction des pratiques agricoles et notamment l'utilisation en fauche ou pâturage.

La comparaison de la richesse spécifique et l'indice de diversité de Simpson calculés pour les communautés d'orthoptères entre les parcelles strictement pâturées et les parcelles gérées de façon mixte dans la cadre de notre étude diachronique, ne permet pas de révéler de différence significative entre les deux types de parcelles (Figure E-7).

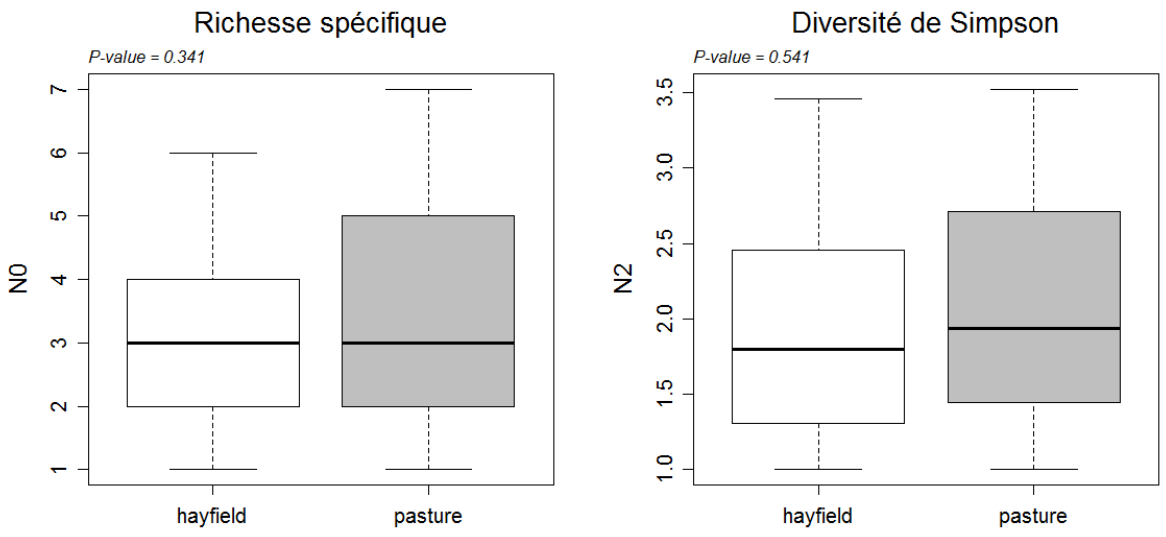


Figure E-7 : Comparaison de la richesse spécifique (à gauche) et de la diversité de Simpson (à droite) des communautés d'orthoptères entre les deux modes de gestion principaux (fauche associée à pâturage en blanc et pâturage strict en gris). Le résultat du test de Wilcoxon-Mann-Whitney pour échantillons appariés est mentionné dans le coin haut gauche de chaque graphique.

III.2.3. Poursuite des analyses

L'intensité des modes de gestion, notamment de la fauche et du pâturage, devra également être prise en compte dans les futures analyses, les pratiques de fauche extensives étant favorable à la richesse en orthoptères (Marini et al. 2008). En effet, Marini et al. (2009b) ont montré un déclin de la diversité des orthoptères et des lépidoptères lors d'une augmentation de l'intensité des pratiques agricoles. Cette intensité s'avère dépendre fortement de la taille des exploitations ainsi que de la topographie de la parcelle : l'augmentation de la diversité des insectes va de pair avec l'augmentation de la pente des parcelles et la diminution de la taille des exploitations.

Les effets des pratiques agricoles sont à relier avec les modifications de la couverture végétale. Lorsque les coupes sont fréquentes et la fertilisation élevée, les communautés de plantes sont généralement peu diversifiées et la structure de la prairie est peu favorable à la diversité des orthoptères (Marini et al. 2009a). Cependant, la fertilisation seule (sans fauche) peut s'avérer bénéfique pour la diversité des orthoptères, et ce de deux manières : d'une part, une fertilisation conséquente peut engendrer des teneurs en azote dans les feuilles plus importantes et donc fournir une nourriture de meilleure qualité pour ces insectes ; d'autre part, les apports répétés de fertilisants conduisent à une végétation dense et haute formant une barrière contre le rayonnement solaire. Ceci engendre un microclimat relativement frais nécessaire dans certains stades de développement de ces espèces (Marini et al. 2008). La fragmentation et l'hétérogénéité de l'habitat, même à une échelle fine,

affectent la densité et la composition spécifique des orthoptères avec des réponses qui diffèrent selon le groupe considéré (Ensifères vs. Caelifères) : une parcelle fauchée et donc très homogène représente un habitat inapproprié pour de nombreuses espèces d'Ensifères (Braschler et al. 2009) alors que les Caelifères semblent y être moins sensibles.

Il semble donc nécessaire de poursuivre ces analyses en s'attachant notamment à affiner les résultats en considérant séparément les espèces de Caélifères (criquets) des Ensifères (sauterelles). L'intensité des pratiques de gestion ainsi que les caractéristiques de la strate végétale pourront aussi aider à la compréhension des déterminants des communautés d'orthoptères.

F. Conclusion

La diversité des écosystèmes prairiaux est intimement liée à la réalisation de services écosystémiques dont nos sociétés tirent profit chaque jour. Ainsi, la nécessité de préserver la diversité, associée à la volonté de la conserver pour sa valeur propre, sont aujourd'hui une des préoccupations majeures. Dans le cadre particulier du massif jurassien, où la diversité des prairies reflète également un gage de qualité des produits dérivés de l'exploitation des surfaces prairiales (le plus connu étant l'AOP Comté), il est important de se questionner sur les déterminants qui conditionnent la diversité.

Ce travail de thèse nous a permis d'améliorer les connaissances portant sur la réponse des communautés végétales prairiales aux facteurs de gestion agricole, mais aussi aux facteurs édaphiques et aux facteurs topographiques en utilisant une approche expérimentale, basée sur l'observation de systèmes dans les conditions réelles de gestion pratiquées par les exploitants. Certes une telle approche engendre des difficultés quant à l'interprétation des patrons observés, liées à l'existence d'effets confondants à ceux étudiés. Cependant, seule une approche expérimentale permet de rendre compte de la multitude de facteurs qui entrent en jeu pour expliquer les patrons de diversité. En effet, nos résultats ont permis d'appréhender la complexité des pratiques agricoles relatives à la gestion des surfaces prairiales du massif jurassien. L'association variable de différentes pratiques agricoles sur une même parcelle, à laquelle s'ajoute la variabilité même des différentes pratiques, doit être considérée afin de fournir des éléments de réponse aux conditions réelles d'exploitation.

L'étude simultanée de la végétation et des pratiques de gestion agricole sur un ensemble de parcelles du massif jurassien a permis de dégager des relations privilégiées entre certaines pratiques agricoles et différents aspects de la diversité végétale. Bien que les travaux sur la réponse des communautés végétales à la gestion agricole soient nombreux, leurs résultats n'en restent pas moins difficilement généralisables, du fait notamment de la multitude des communautés végétales étudiées, des conditions géo-climatiques, des modes de gestion, des descripteurs utilisés pour la réponse des communautés végétales, etc. Ce projet, en analysant de façon simultanée de multiples aspects de la

réponse des communautés végétales (facettes taxonomique, phylogénétique et fonctionnelle ; diversité fonctionnelle et valeurs moyennes de traits ; composantes *alpha*, *beta* et *gamma* ; échelles spatiales et temporelles), permet de donner une vision d'ensemble de la réponse de la végétation aux variations des facteurs anthropiques, mais également édaphiques et topographiques.

C'est par ailleurs en étudiant au plus près les pratiques agricoles des exploitants du massif jurassien que nous avons pu mettre en lien nos observations avec les restrictions imposées par le cahier des charges de l'AOP Comté et en révéler certaines défaillances. L'existence de ce cahier des charges offre un cadre réglementaire quant à la gestion des prairies dans le massif en comparaison d'autres régions françaises et européennes. Cependant, les restrictions sont pour une majorité d'entre elles établies à l'échelle de l'exploitation et ne permettent alors pas de prévenir de l'utilisation excessive de certaines parcelles.

La mise en place d'un protocole de suivi à long terme de la végétation, associé à une étude combinée des pratiques agricoles dans un ensemble de parcelles choisies avec le concours des exploitants pourrait permettre d'approfondir les résultats de ces premiers travaux.

G. Références bibliographiques

Adler, P., Raff, D., & Lauenroth, W. 2001. The effect of grazing on the spatial heterogeneity of vegetation. *Oecologia* 128(4), 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 Ecology & Management* 59: 648—654.

Ansquer, P., Duru, M., Theau, J.P. & Cruz, P. 2009. Convergence in plant traits between species within grassland communities simplifies their monitoring. *Ecological Indicators* 9(5): 1020—1029.

Ansquer, P., Theau, J.P., Cruz, P., Viegas, J., Al Haj Khaled, R. & Duru, M. 2004. Caractérisation de la diversité fonctionnelle des prairies à flore complexe : vers la construction d'outils de gestion. *Fourrages* 179: 353—368.

APG, The Angiosperm Phylogeny Group. 2009. An update of the Angiosperm Phylogeny Group classification for the orders and families of flowering plants: APG III. *Botanical Journal of the Linnean Society* 161: 105—121.

Bakker, J.P. & Berendse., F. 1999. Constraints in the restoration of ecological diversity in grassland and heathland communities. *Trends in Ecology & Evolution* 14(2): 63—68.

Balent, G. & Duru, M. 1984. Influence des modes d'exploitation sur les caractéristiques et l'évolution des surfaces pastorales: cas des Pyrénées centrales. *Agronomie* 4(2) : 113—124.

Balent, G., Alard, D., Blanfort, V. & Gibon, A. 1998. Activités de pâturage, paysages et biodiversité. *Animal Zootechnology* 47: 419—429.

Barbaro, L., Dutoit, T., Anthelme, F. & Corcket, E. 2004. Respective influence of habitat conditions and management regimes on prealpine calcareous grasslands. *Journal of environmental management* 72: 261—275.

Baudry, J. 2004. Dynamique de la biodiversité prairiale et dynamique des usages au niveau du paysage. *Fourrages* 178: 207—216.

Bayfield, N., Barancok, P., Furger, M., Sebastià, M.T., Domínguez, G., Lapka, M., Cudlinova, E., Vescovo, L., Ganielle, D., Cernusca, A., Tappeiner, U. & Drösler, M. 2008. Stakeholder perceptions of the impacts of rural funding scenarios on mountain landscapes across Europe. *Ecosystems* 11(8): 1368—1382.

Bell, C.D., Soltis, D.E. & Soltis, P.A. 2005. The age of the angiosperms: a molecular timescale without a clock. *Evolution* 59: 1245—1258.

Béranger, C. & Bonnemaire, J. 2008. *Prairies, herbivores, territoires : quels enjeux ?* Ed. Quae, Versailles.

Bichet, V. & Campy, M. 2009. *Montagnes du Jura. Géologie et paysages*. 2009. Neo Editions, Besançon.

Bilotta, G.S., Brazier, R.E. & Haygarth, P.M. 2007a. The impacts of grazing animals on the quality of soils, vegetation, and surface waters in intensively managed grasslands. *Advances in Agronomy* 94: 237—280.

Bilotta, G.S., Brazier, R.E. & Haygarth, P.M. 2007b. Processes affecting transfer of sediment and colloids, with associated phosphorus, from intensively farmed grasslands: erosion. *Hydrological Processes* 21(1): 135—139.

Blanchin, J.Y., Ambroise, R., Guillaumin, A., Le Gall, A. & de Montaigne, V. 2006. *Paysages d'élevages, paysages d'éleveurs*. Collection: Synthèse. Paris: Institut de l'élevage.

Blant, M. 2001. *Le Jura. Les paysages, la vie sauvage, les territoirs*. Delachaux & Niestlé, Paris.

Borcard, D., Gillet, F. & Legendre, P. 2011. *Numerical Ecology with R*. New York, Springer.

Botta-Dukát, Z. 2005. Rao's quadratic entropy as a measure of functional diversity based on multiple traits. *Journal of Vegetation Science* 16(5): 533—540.

Braschler, B., Marini, L., Thommen, G.H. & Baur, B. 2009. Effects of small-scale grassland fragmentation and frequent mowing on population density and species diversity of orthopterans: a long-term study. *Ecological Entomology* 34(3): 321—329.

Brazier, R.E., Bilotta, G.S. & Haygarth, P.M. 2007. A perspective on the role of lowland, agricultural grasslands in contributing to erosion and water quality problems in the UK. *Earth Surface Processes and Landforms* 32(6): 964—967.

Bruckert, S. & Gaiffe, M. 1985. *Les sols de Franche-Comté*. Centre Universtitaire d'Etudes Régionales, Besançon.

Buchmann, N. 2011. Greenhouse gas emissions from European grasslands and mitigation options. In: Lemaire, G., Hodgson, J. & Chabbi, A. (eds). *Grassland productivity and ecosystem services*. CABI. p. 92—100.

Bugaud, C., Buchin, S., Hauwuy, A. & Coulon, J.B. 2001a. Relationships between flavour and chemical composition of Abondance cheese derived from different types of pastures. *Le Lait* 81(6): 757—773.

Bugaud, C., Buchin, S., Noël, Tessier, Y.L., Pochet, S., Martin, B. & Chamba, J.F. 2001b. Relationships between Abondance cheese texture, its composition and that of milk produced by cows grazing different types of pastures. *Le Lait* 81(5): 593—607.

Buttler, A. 2014. Grasslands in silvopastoral mountain ecosystems. In: Mariotte, P. & Kardol, P. (eds). Grassland biodiversity and conservation in a changing world, 187—218. New York: Nova Science Publishers.

Buttler, A., Kohler, F. & Gillet, F. 2009. The Swiss mountain wooded pastures: patterns and processes. In: Rigueiro-Rodriguez A., McAdam J. & Mosquera-Losada M.R. (eds), *Agroforestry in Europe: Current Status and Future Prospects.* Springer, Advances in Agroforestry series, p. 377—396.

Cadotte, M.W., Carscadden, K. & Mirotchnick, N. 2011. Beyond species: functional diversity and the maintenance of ecological processes and services. *Journal of Applied Ecology* 48: 1079—1087.

Cadotte, M.W., Cavender-Bares, J., Tilman, D. & Oakley, T.H. 2009. Using phylogenetic, functional and trait diversity to understand patterns of plant community productivity. *PLoS One* 4(5): 1—9.

Carpenter, S., Caraco, C.F., Caraco, N.F., Correll, D., Howarth, R.W., Sharpley, A.N. & Smith, V.H. 1998. Nonpoint Pollution of Surface Waters with Phosphorus and Nitrogen. *Issues in Ecology* (3): 1—14.

Cattan, A. 2004. La mise en oeuvre de Natura 2000 et les prairies. *Fourrages* 179: 433—438.

Cavender-Bares, J., Kozak, K.H., Fine, P.V.A. & Kembel, S.W. 2009. The merging of community ecology and phylogenetic biology. *Ecology Letters* 12(7): 693—715.

CFHA, 2005. Les polluants atmosphériques azotés en Suisse. Rapport de la Commission fédérale de l'hygiène de l'air (CFHA). Office fédéral de l'environnement, des forêts et du paysage (OFEFP, Ed.), Cahier de l'environnement 384, Berne. 174 p.

Chapin III, F.S., Walker, B.H., Hobbs, R.J., Hooper, D.U., Lawton, J.H., Sala, O.E. & Tilman, D. 1997. Biotic control over the functioning of ecosystems. *Science*. 277(5325): 500—504.

Chevassus-au-Louis, B., Salles, J.M. & Pujol, J.L. 2009. Approche économique de la biodiversité et des services liés aux écosystèmes. Contribution à la décision publique. Centre d'analyse stratégique.

Chytrý, M., Hejcman, M., Hennekens, S.M. & Schellberg, J. 2009. Changes in vegetation types and Ellenberg indicator values alter 65 years of fertilizer application in the Rengen Grassland Experiment, Germany. *Applied Vegetation Science* 12: 167—176.

Chytrý, M., Tichý, L., sHolt, J. & Botta-Dukát, Z. 2002. Determination of diagnostic species with statistical fidelity measures. *Journal of Vegetation Science* 13: 79—90.

Collins, S.L., Glenn, S.M. & Roberts, D.W. 1993. The hierarchical continuum concept. *Journal of Vegetation Science* 4(2): 149—156.

Collomb, M., Bütikofer, U., Sieber, R., Jeangros, B. & Bosset, J.O. 2002. Composition of fatty acids in cow's milk fat produced in the lowlands, mountains and highlands of Switzerland using high-resolution gas chromatography. *International Dairy Journal* 12(8): 649—659.

Conant, R.T., Paustian, K., Del Grosso, S.J. & Parton, W.J. 2005. Nitrogen pools and fluxes in grassland soils sequestering carbon. *Nutrient Cycling in Agroecosystems* 71(3): 239—248.

Connell, J. H. 1978. *Diversity in tropical rain forests and coral reefs* (pp. 199-1302). Set.

Critchley, C.N.R., Chambers, B.J., Fowbert, J.A., Sanderson, R.A., Bhogal, A. & Rose, S.C. 2002. Association between lowland grassland plant communities and soil properties. *Biological Conservation* 105(2): 199—215.

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.

Daget, P. & Poissonet, J. 1991. *Prairies et pâturages, méthodes d'études*. Montpellier, France, Institut de Botanique.

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

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

Dehondt, F. & Mora, F. 2013. *Atlas des sauterelles, grillons et criquets de Franche-Comté. Illustrations commentées du peuple chantant de l'herbe*. Ed. Naturalia, Turriers.

Delattre, P., De Sousa, B., Fichet-Calvet, E., Quéré, J.-P. & Giraudoux, P. 1999. Vole outbreaks in a landscape context: evidence from a six year study of *Microtus arvalis*. *Landscape Ecology* 14: 401—412.

Delattre, P., Giraudoux, P., Baudry, J., Musard, P., Toussaint, M., Truchetet, D., Stahl, P. & al. 1992. Land use patterns and types of common vole (*Microtus arvalis*) population kinetics. *Agriculture, Ecosystems & Environment* 39: 153—169.

Dìaz, S., Hodgson, J.G., Thompson, K., Cabido, M., Cornelissen, J.H.C.3, 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.

Dìaz, S., Lavorel, S., McIntyre, S., Falczuk, V., Casanoves, F., Milchunas, D.G., Skarpe, C., Rusch, G., Sternberg, M., Noy-Meir, I., Landsberg, J., Zhang, W., Clark, H. & Campbell, B. 2007. Plant trait responses to grazing – a global synthesis. *Global Change Biology* 13: 313—341.

Dickson, T.L. & Gross, K.L. 2013. Plant community responses to long-term fertilization: changes in functional group abundance drive changes in species richness. *Oecologia* 173(4): 1513—1520.

Dickson, T.L., Mittelbach, G.G., Reynolds, H.L. & Gross, K.L. 2014. Height and clonality traits determine plant community responses to fertilization. *Ecology*. 95:2443—2452.

Diekmann, M., Jandt, U., Alard, D., Bleeker, A., Corcket, E., Gowing, D. J., Stevens, C.J. & Duprè, C. 2014. Long-term changes in calcareous grassland vegetation in North-western Germany–No decline in species richness, but a shift in species composition. *Biological Conservation* 172: 170—179.

Drummond A.J. & Rambaut, A. 2007. BEAST: Bayesian evolutionary analysis by sampling trees. *BMC Evolutionary Biology* 7: 214.

Drummond, A.J., Ho, S.Y.W., Phillips, M.J. & Rambaut, A. 2006. Relaxed phylogenetics and dating with confidence. *PLoS Biology* 4: e88.

Dubroeucq, H., Martin, B., Ferlay, A., Pradel, P., Verdier-Metz, I., Chilliard, Y., Agabriel, J. & Coulon, J.B. 2002. L'alimentation des vaches est susceptible de modifier les caractéristiques sensorielles de lait. *Rencontres autour des recherches sur les ruminants* 9: 351—354.

Duffková, R. & Libichová, H. 2013. Effects of cattle slurry application on plant species composition of moderately moist *Arrhenaterion* grassland. *Plant Soil & Environment* 59(11): 485—491.

Dumont, B., Garel, J.P., Ginane, C., Decuq, F., Farruggia, A., Pradel, P., Rigolot, C. & Petit, M. 2007a. Effect of cattle grazing in a species-rich mountain pasture under different stocking rates on the dynamics of diet selection and sward structure. *Animal* 1(7): 1042—1052.

Dumont, B., Rook, A.J., Coran, C. & Röver, K.U. 2007b. Effects of livestock breed and grazing intensity on biodiversity and production in grazing systems. 2. Diet selection. *Grass and Forage Science* 62(2): 159—171.

Duru, M. 1997. Leaf and stem in vitro digestibility for grasses and dicotyledons of meadow plant communities in spring. *Journal of the Science of Food and Agriculture* 74(2): 175—185.

Duru, M., Ansquer, P., Jouany, C., Theau, J. P. & Cruz, P. 2010. Comparison of methods for assessing the impact of different disturbances and nutrient conditions upon functional characteristics of grassland communities. *Annals of botany* 106(5): 823—831.

Duru, M., Balent, G., Gibon, A., Magda, D., Theau J.P., Cruz, P. & Jouany, C. 1998. Fonctionnement et dynamique des prairies permanentes. Exemple des Pyrénées centrales. *Fourrages* 153: 97—113.

Duru, M., Cruz, P. & Magda, D. 2004. Using plant traits to compare sward structure and composition of grass species across environmental gradients. *Applied Vegetation Science* 7(1): 11—18.

Duru, M., Hazad, L., Jeangros, B. & Mosimann, E. 2001. Fonctionnement de la prairie pâturée : structure du couvert et biodiversité. *Fourrages* 166: 165—188.

Duru, M., Theau, J.P. & Cruz, P. 2012. Functional diversity of species-rich managed grasslands in response to fertility, defoliation and temperature. *Basic and Applied Ecology* 13: 20—31.

EEA (European Environment Agency). 2007. CLC2006 technical guidelines. EEA Technical report 17.

Elmqvist, T., Folke, C., Nyström, M., Peterson, G., Bengtsson, J., Walker, B. & Norberg, J. 2003. Response diversity, ecosystem change, and resilience. *Frontiers in Ecology and the Environment* 1(9): 488—494.

European Commission, Statistical Office of the European Communities. 2010. Europe in figures - Eurostat yearbook 2010. Luxembourg: European Commission.

Evans, R. 1997. Soil erosion in the UK initiated by grazing animals. A need for a national survey. *Applied Geography* 17(2): 127—141.

Faith, D.P. 1992. Conservation evaluation and phylogenetic diversity. *Biological Conservation* 61(1): 1—10.

Farruggia, A., Dumont, B., Jouven, M., Baumont, R. & Loiseau, P. 2006. La diversité végétale à l'échelle de l'exploitation en fonction du chargement dans un système bovin allaitant du Massif central. *Fourrages* 188: 477—493.

Farruggia, A., Dumont, B., Jouven, M., Baumont, R. & Loiseau, P. 2006. La diversité végétale à l'échelle de l'exploitation en fonction du chargement dans un système bovin allaitant du Massif central. *Fourrages* 188: 477—493.

Farruggia, A., Martin, B., Baumont, R., Prache, Doreau, S.M., Hoste, H. & Durand, D. 2008. Quels intérêts de la diversité floristique des prairies permanentes pour les ruminants et les produits animaux? *INRA Production Animale* 21(2): 181—200.

Ferrez, Y. 2007. Contribution à l'étude phytosociologique des prairies mésophiles de Franche-Comté. *Nouvelles Archives de la Flore jurassienne* 5: 67—159.

Ferrez, Y., Bailly, G., Beaufils, T., Collaud, R., Caillet, M., Fernez, T., Gillet, F., Guyonneau, J., Hennequin, C., Royer, J.-M., Schmitt, A., Vergon-Trivaudey, M.-J., Vadam, J.-C. & Vuillemenot, M. 2011. *Synopsis des groupements végétaux de Franche-Comté. Société botanique de Franche-Comté*, Conservatoire botanique national de Franche-Comté, Besançon, coll. Les Nouvelles Archives de la Flore jurassienne et du nord-est de la France, n° spécial 1.

Ferrez, Y., Prost, J.-F., André, M., Carteron, M., Millet, P., Piguet, A. & Vadam, J.-C. 2001. *Atlas des plantes rares et protégées de Franche-Comté*. Ed Naturalia, Turriers.

Fichet-Calvet, E., Pradier, B., Quéré, J.P., Giraudoux P. & Delattre, P. 2000. Landscape composition and vole outbreaks: evidence from an eight year study of Arvicola terrestris. *Ecography* 23: 659—668.

Fischer, M. & Wipf, S. 2002. Effect of low-intensity grazing on the species-rich vegetation of traditionally mown subalpine meadows. *Biological Conservation* 104: 1—11.

Flynn, D.F.B., Mirotchnick, N., Jain, M., Palmer, M.I. & Naeem, S. 2011. Functional and phylogenetic diversity as predictors of biodiversity-ecosystem-function relationships. *Ecology* 92(8): 1573—1581.

Frankham, R., Ballou, J.D. & Briscoe, D.A. 2010. Introduction to conservation genetics. 2nd ed. Cambridge UK, New York: Cambridge University Press.

Gallandat, J.-D, Gillet, F., Havlicek, E. & Perrenoud, A. 1995. Patubois: typologie et systémique phytoécologiques des pâturages boisés du Jura suisse. Laboratoire d'écologie végétale of the University of Neuchâtel, Neuchâtel, Switzerland.

Gallandat, J.-D. 1982. Prairies marécageuses du Haut-Jura: *Molinietalia*, *Scheuchzerio-Caricetea fuscae* et *Phragmitetea*. *Mat. Levé Géobot. Suisse* 58: 1—327.

Garcia, F., Carrère, P., Soussana, J.F. & Baumont, R. 2003. How do severity and frequency of grazing affect sward characteristics and the choices of sheep during the grazing season? *Grass and Forage Science* 58(2): 138—150.

Garcia, F., Carrère, P., Soussana, J.F. & Baumont, R. 2005. Characterisation by fractal analysis of foraging paths of ewes grazing heterogeneous swards. *Applied Animal Behaviour Science* 93(1-2): 19—37.

Garnier, E. & Navas, M.-L. 2012. A trait-based approach to comparative functional plant ecology: concepts, methods and applications for agroecology. A review. *Agronomy for Sustainable Development* 32(2): 365—399.

Garnier, E. & Navas, M.-L. 2012. A trait-based approach to comparative functional plant ecology: concepts, methods and applications for agroecology. A review. *Agronomy for Sustainable Development* 32(2): 365—399.

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(9): 2630—2637.

Gaujour, E., Amiaud, B., Mignolet, C. & Plantureux, S. 2012. Factors and processes affecting plant biodiversity in permanent grasslands. A review. *Agronomy for sustainable development* 32(1): 133—160.

Gaujour, E., Amiaud, B., Mignolet, C. & Plantureux, S. 2012. Factors and processes affecting plant biodiversity in permanent grasslands. A review. *Agronomy for sustainable development* 32(1): 133—160.

Gillet, F. & Gallandat, J.-D. 1996. Wooded pastures of the Jura mountains. In: Etienne M (ed) *Western European silvopastoral systems*. INRA, Paris.

Gillet, F. 2008. Modelling vegetation dynamics in heterogeneous pasture-woodland landscapes. *Ecological Modelling* 217(1): 1—18.

Gillet, F. 2010. *Guide d'utilisation de Phytobase 8, base de données phytosociologiques*. Université de Franche-Comté, Laboratoire Chrono-environnement, Besançon.

Gillet, F., Besson, O. & Gobat, J.M. 2002. PATUMOD: a compartment model of vegetation dynamics in wooded pastures. *Ecological modelling* 147(3): 267—290.

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 and Environment* 135: 34—41.

Gillet, F., Mauchamp, L. & Rouzet, A. 2013. Regional rarity versus local scarcity in plant communities: Impact of species removal on model performance in constrained ordination. In: 56th IAVS Symposium. Vegetation patterns and underlying processes. 26-30/06/14. Tartu, Estonia.

Giraudoux, P., Craig, P.S. , Delattre, P., Bao, G., Bartholomot, B., Harraga, S., Quéré, J.P., Raoul, F., Wang, Y., Shi, D. & Vuitton, D.A. 2003. Interactions between landscape changes and host communities can regulate Echinococcus multilocularis transmission. *Parasitology* 127: 121—131.

Giraudoux, P., Delattre, P., Habert, M., Quéré, J.P., Deblay, S., Defaut, R., Duhamel, R., Moissenet, M.F., Salvi, D. & Truchetet, D. 1997. Population dynamics of fossorial water vole (*Arvicola terrestris scherman*): a land use and landscape perspective. *Agriculture, Ecosystems and Environment* 66: 47—60.

Giraudoux, P., Delattre, P., Quéré, J.-P. & Damange, J.-P. 1994. Structure and kinetics of rodent populations, in a region under agricultural land abandonment. *Acta Oecologica* 15(4): 385—400.

Gotelli, N.J. & Colwell, R.K. 2001. Quantifying biodiversity: procedures and pitfalls in the measurement and comparison of species richness. *Ecology letters* 4(4): 379—391.

Gough, L., Gross, K.L., Cleland, E.E., Clark C.M., Collins, S.L., Fargione, J.E., Pennings, S.C. & Suding, K.N. 2012. Incorporating clonal growth form clarifies the role of plant height in response to nitrogen addition. *Oecologia* 169(4): 1053—1062.

Grime, J.P. 1974. Vegetation classification by reference to strategies. *Nature* 250: 26—31.

Grime, J.P. 1998. Benefits of plant diversity to ecosystems: immediate, filter and founder effects. *Journal of Ecology* 86(6): 902—910.

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

Grime, J.P., Hodgson, J.G & Hunt, R. 2007. Comparative Plant Ecology: A functional approach to common British species. 2nd ed. Castlepoint Press. UK.

Grime, J.P., Hodgson, J.G & Hunt, R. 2007. *Comparative Plant Ecology: A functional approach to common British specie*s. 2nd ed. Castlepoint Press. UK.

Hanski, I. 1991. Single-species metapopulation dynamics: concepts, models and observations. *Biological Journal of the Linnean Society* 42(1-2): 17—38.

Hautier, Y., Niklaus, P.A. & Hector, A. 2009. Competition for light causes plant biodiversity loss after eutrophication. *Science* 324(5927): 636—638.

Hejcman, M., Klaudisová, M., Schellberg, J. & Honsová, D. 2007. The Rengen Grassland Experiment: Plant species composition after 64 years of fertilizer application. *Agriculture, Ecosystems and Environment* 122: 259—266.

Hejcman, M., Schellberg, J. & Pavlů, V. 2010. Long-term effects of cutting frequency and liming on soil chemical properties, biomass production and plant species composition of *Lolio-Cynosuretum* grassland after the cessation of fertilizer application. *Applied Vegetation Science* 13: 257—269.

Hejcman, M., Schellberg, J. & Pavlů, V. 2010. Long-term effects of cutting frequency and liming on soil chemical properties, biomass production and plant species composition of *Lolio-Cynosuretum* grassland after the cessation of fertilizer application. *Applied Vegetation Science* 13: 257—269.

Helmus, M.R., Savage, K., Diebel, M.W., Maxted, J.T. & Ives, A.R. 2007. Separating the determinants of phylogenetic community structure. *Ecology Letters* 10(10): 917—925.

Hill, M.O. 1973. Diversity and evenness: a unifying notation and its consequence. *Ecology* 54: 427—432.

Hill, M.O. 1973. Diversity and evenness: a unifying notation and its consequence. *Ecology* 54: 427—432.

Holling, C.S. 1973. Resilience and stability of ecological systems. *Annual review of ecology and systematics* 1—23.

Holling, C.S. 1994. Simplifying the complex: the paradigms of ecological function and structure. *Futures* 26(6): 598—609.

Homburger, H. & Hofer, G. 2012. Diversity change of mountain hay meadows in the Swiss Alps. *Basic and Applied Ecology* 13(2): 132—138.

Homburger, H. & Hofer, G. 2012. Diversity change of mountain hay meadows in the Swiss Alps. *Basic and Applied Ecology* 13(2): 132—138.

Humbert, J.Y., Ghazoul, J. & Walter, T. 2009. Meadow harvesting techniques and their impacts on field fauna. *Agriculture, Ecosystems and Environment* 130: 1—8.

Humbert, J.Y., Ghazoul, J., Sauter, G.J. & Walter, T. 2010. Impact of different meadow mowing techniques on field invertebrates. *Journal of Applied Entomology* 134: 592—599.

Huston, M. 1979. A general hypothesis of species diversity. The Amererican Naturalist. 113: 81—101.

Huston, M.A. 1994. *Biological diversity: the coexistence of species on changing landscapes*. Campbridge University Press.

Huyghe, C. 2008. La multifonctionnalité des prairies en France : I. Les fonctions de production. *Cahiers Agricultures* 17(5): 427—435.

Institut de l'élevage. 2011. Prairies Permanentes : des références pour valoriser leur diversité. Institut de l'élevage. 133p.

Jacquemyn, H., Brys, R., & Hermy, M. 2003. Short-term effects of different management regimes on the response of calcareous grassland vegetation to increased nitrogen. *Biological Conservation* 111(2): 137—147.

Jäger, E.J., Müller, F., Ritz, C.M., Welk, E. & Wesche, K. 2000. *Rothmaler Exkursionsflora von Deutschland. Gefäßpflanzen: Atlasband*. Gustav Fischer Verlag, Berlin, DE.

Janssens, F., Peeters, A., Tallowin, J.R.B., Bakker, J.P., Bekker, R.M., Fillat, F. & Oomes, M.J.M. 1998. Relationship between soil chemical factors and grassland diversity. *Plant and Soil* 202: 69—78.

Jeangros, B. & Troxler, J. 2008. Effets à long terme d'une gestion différenciée sur les prairies et les pâturages d'une exploitation de montagne. *Revue suisse d'Agriculture* 40 (3): 1232—130.

Jeangros, B. & Troxler, J. 2009. Long term effects of organic fertilisation and differentiated management practices on the meadows of a mountain farm. Dans: *Integrated research for the sustainability of mountain pastures* 101—102. Les Diablerets, Switzerland: Agroscope Changins-Wädenswil Research Station ACW, Switzerland.

Jeangros, B. 2002. Peut-on augmenter la diversité botanique d'une prairie permanente en supprimant la fumure ? *Revue Suisse d'Agriculture* 34: 287—292.

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

Julve, P. 1993. Synopsis phytosociologique de la France (communautés de plantes vasculaires). *Lejeunia* 140: 1—160.

Julve, P. 2013. Baseflor : Index botanique, écologique et chorologique de la flore de France. Baseveg : Répertoire synonymique des groupements végétaux de France.

Kirkham, F.W., Tallowin, J.R.B., Sanderson, R.A., Bhogal, A., Chambers, B.J. & Stevens, D.P. 2008. The impact of organic and inorganic fertilizers and lime on the species-richness and plant functional characteristics of hay meadow communities. *Biological Conservation* 141: 1411—1427.

Kleyer, M., Bekker, R.M., Knevel, I.C., Bakker, J.P., Thompson, K., Sonnenschein, M., Poschlod, P., van Groenendael, J.M., Klimeš, L., Klimešova, J., Klotz, S., Rusch, G.M., Hermy, M., Adriaens, D., Boedeltje, G., Bossuyt, B., Dannemann, A., Endels, P., Götzenberger, L., Hodgson, J.G., Jackel, A.K., Kühn, I., Kunzmann, D., Ozinga, W.A., Römermann, C., Stadler, M., Schlegelmilch, J., Steendam, H.J., Tackenberg, O.,Wilmann, B., Cornelissen, J.H., Eriksson, O., Garnier E. & Peco, B. 2008. The LEDA Traitbase: a database of life history traits of the Northwest European flora. *Journal of Ecology* 96: 1266—1274.

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(6): 626—634.

Klimek, S., Richter gen. Kemmermann, A., Hofmann, M. & Isselstein, J. 2007. Plant species richness and composition in managed grasslands: the relative importance of field management and environmental factors. *Biological Conservation* 134(4): 559—570.

Klimešová, J. & de Bello, F. 2009. CLO-PLA: the database of clonal and bud bank traits of Central European flora. *Journal of Vegetation Science* 20: 511—516.

Klotz, S., Kühn, I. & Durka,W. 2002. Biolflor: Eine Datenbank mit biologisch-ökologischen Merkmalen zur Flora von Deutschland.Bundesamt für Naturschutz, Bonn, DE.

Kohler, F. 2004. Influence of grazing, dunging and trampling on short-term dynamics of grasslands in mountain wooded pastures. PhD thesis. University of Neuchâtel, Neuchâtel, Switzerland.

Kohler, F., Gillet, F., Gobat, J.M. & Buttler, A. 2006a. Effect of cattle activities on gap colonization in mountain pastures. *Folia Geobotanica* 41(3): 289—304.

Kohler, F., Gillet, F., Progin, M.-A., Gobat, J.-M. & Buttler, A. 2004. Seasonal dynamics of plant species at fine scale in wooded pastures. *Community Ecology* 5(1): 7—17.

Kohler, F., Gillet, F., Reust, S., Wagner, H.H., Gadallah, F., Gobat, J.M. & Buttler, A. 2006b. Spatial and seasonal patterns of cattle habitat use in a mountain wooded pasture. *Landscape Ecology* 21(2): 281—295.

Laliberté, E. & Legendre, P. 2010. A distance-based framework for measuring functional diversity from multiple traits. *Ecology* 91(1): 299—305.

Laliberté, E., Wells, J.A., DeClerck, F., Metcalfe, D.J., Catterall, C.P., Queiroz, C., Aubin, I., Bonser, S.P., Ding, Y., Fraterrigo, J.M., McNamara, S., Morgan, J.W., Sánchez Merlos, D., Vesk, P.A. & Mayfield, M.M. 2010. Land-use intensification reduces functional redundancy and response diversity in plant communities. *Ecology Letters* 13: 76—86.

Lande, R. 1996. Statistics and partitioning of species diversity, and similarity among multiple communities. *Oikos* 5—13.

Landolt, E., Bäumler, B., Erhardt, A., Hegg, O., Klötzli, F., Lämmler, W., Nobis, M., Rudmann-Maurer, K., Schweingruber, F.H., Theurillat, J.P., Urmi, E., Vust, M. & Wohlgemuth, T. 2010. *Flora Indicativa: Ecological Indicator Values and Biological Attributes of the Flora of Switzerland and the Alps*. Bern, Haupt.

Larkin, M.A., Blackshields, G., Brown, N.P., Chenna, R., McGettigan, P.A., McWilliam, H., Valentin F., Wallace, I.M. Wilm, A., Lopez, R., Thompson, J.D., Gibson, T.J. & Higgins, D.G. 2007. Clustal W and Clustal X version 2.0. *Bioinformatics* 23: 2947—2948.

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 & Evolution* 12(12): 474—478.

Lavorel, S., Quétier, F., Gaucherand, S. & Choler, P. 2004. Apports des traits fonctionnels végétaux pour l'évaluation écologique des trajectoires de gestion en milieux prairiaux. *Fourrages* 178: 179—191.

Le Gall, A., Pflimlin, A. & Maheas, M. 2007. La prairie. Un enjeu économique et societal. Le dossier Economie de l'élevage, Paris, Institut de l'Elevage.

Le Roux, X., Barbault, R., Burel, F., Doussan, I., Garnier, E., Herzog, F., Lavorel, S., et al. 2008. Agriculture et biodiversité : valoriser les synergies. INRA (France).

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

Liu, W., Zhu, Y.G., Christie, P. & Laidlaw, A.S. 2010. Botanical composition, production and nutrient status of an originally *Lolium perenne*-dominant cut grass sward receiving long-term manure applications. *Plant and Soil* 326: 355—367.

Loreau, M. 2000. Are communities saturated? On the relationship between α, β and γ diversity. *Ecology Letters* 3: 73—76.

Lorenz, K. & Lal, R. 2005. The depth distribution of soil organic carbon in relation to land use and management and the potential of carbon sequestration in subsoil horizons. *Advances in Agronomy* 88: 35—66.

Lortie, C.J., Brooker, R.W., Choler, P., Kikvidze, Z., Michalet, R., Pugnaire, F.I. & Callaway, R.M. 2004. Rethinking plant community theory. Oikos 107(2): 433—438.

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(2): 151—160.

Low, W.A., Tweedie, R.L., Edwards, C.B.H., Hodder, R.M., Malafant, K.W.J. & Cunningham, R.B. 1981. The influence of environment on daily maintenance behaviour of free-ranging Shorthorn cows in central Australia. III. Detailed analysis of sequential behaviour patterns and integrated discussion. *Applied animal ethology* 7(1): 39—56.

Marini, L., Fontana, P., Battisti, A. & Gaston, K.J. 2009a. Agricultural management, vegetation traits and landscape drive orthopteran and butterfly diversity in a grassland–forest mosaic: a multi-scale approach. *Insect Conservation and Diversity* 2(3): 213—220.

Marini, L., Fontana, P., Klimek, S., Battisti, A. & Gaston, K.J. 2009b. Impact of farm size and topography on plant and insect diversity of managed grasslands in the Alps. *Biological Conservation* 142(2): 394—403.

Marini, L., Fontana, P., Scotton, M. & Klimek, S. 2008. Vascular plant and Orthoptera diversity in relation to grassland management and landscape composition in the European Alps. *Journal of Applied Ecology* 45 (1): 361—370.

Marini, L., Scotton, M., Klimek, S., Isselstein, J. & Pecile, A. 2007. Effects of local factors on plant species richness and composition of Alpine meadows. *Agriculture, Ecosystems & Environment* 119(3): 281—288.

Mariotte, P., Meugnier, C., Johnson, D., Thébault, A., Spiegelberger, T. & Buttler, A. 2013. Arbuscular mycorrhizal fungi reduce the differences in competitiveness between dominant and subordinate plant species. *Mycorrhiza* 23(4): 267—277.

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 (8): 447—462.

Marriott, C.A., Hood, K., Fisher, J.M. & Pakeman, R.J. 2009. Long-term impacts of extensive grazing and abandonment on the species composition, richness, diversity and productivity of agricultural grassland. *Agriculture, Ecosystems & Environment* 134 (3-4): 190—200.

Martin, G., Cruz, P., Theau, J.P., Jouany, C., Fleury, P., Granger, S., Faivre, R., Balent, G., Lavorel, S. & Duru, M. 2009. A multi-site study to classify semi-natural grassland types. *Agriculture, Ecosystems & Environment* 129(4): 508—515.

Mason, N.W. & de Bello, F. 2013. Functional diversity: a tool for answering challenging ecological questions. *Journal of Vegetation Science* 24(5): 777—780.

Mason, N.W., Mouillot, D., Lee, W.G. & Wilson, J.B. 2005. Functional richness, functional evenness and functional divergence: the primary components of functional diversity. *Oikos* 111(1): 112—118.

Mauchamp, L., Dietre, B., Perronne, R., Mouly, A. & Gillet, F. 2011. Spatial structure and diversity of grassland communities. In : Spiegelberger, T. & Buttler, A. (eds). 7ème colloque d'écologie des communautés végétales ECOVEG7, Lausanne, Suisse, 30.3-1.4.2011, p. 86.

Mauchamp, L., Mouly, A., Badot, P.-M. & Gillet, F. 2014. Impact of management type and intensity on multiple facets of grassland biodiversity in the French Jura Mountains. *Applied Vegetation Science* 17(4): 645—657.

Maurer, K., Weyand, A., Fischer, M. & Stöcklin, J. 2006. Old cultural traditions, in addition to land use and topography, are shaping plant diversity of grasslands in the Alps. *Biological Conservation* 130: 438—446.

Mazoyer, M. 2002. Larousse agricole. Paris: Larousse.

McCann, K.S. 2000. The diversity–stability debate. *Nature* 405 (6783): 228—233.

McGovern, S., Evans, C.D., Dennis, P., Walmsey, C; & McDonald, M.A. 2011. Indentifying drivers of species compositional change in semi-natural upland grassland over a 40-year period. *Journal of Vegetation Science* 22: 346—356.

Meisser, M. & Troxler, J. 2007. Effet du niveau de chargement sur la composition botanique d'un estivage jurassien. *Revue suisse d'Agriculture* 39(2): 67—71.

Meuret, M. 2006. Les pratiques pastorales entre temps court de l'alimentation des troupeaux et temps long des ressources et des milieux. *Comptes-rendus Académie d'Agriculture de France* 92(4): 99.

Michaud, D. 2003. La vache laitière à haute qualité territoriale (VLHQT). *Le Courrier de l'environnement de l'INRA* n°48.

Michaud, D. 2003. La vache laitière à haute qualité territoriale (VLHQT). *Le Courrier de l'environnement de l'INRA* n°48.

Millennium Ecosystem Assessment. 2005. Chapter 4: Biodiversity. In Hassan R., R. Scholes, & N. Ash(eds).Ecosystems and human well-being: Current stand and trends. Volume 1. Washington DC: Island Press. p. 901.

Monnet, J.C. 1996. Caractérisation fonctionnelle d'unités cartographiques prairiales dans le massif du Jura. Application à la définition des terroirs du Comté. Besançon: Thèse de doctorat, Université de Franche-Comté, Sciences et Techniques.

Monnet, J.C., Bérodier, F. & Badot, P.M. 2000. Characterization and localization of a cheese georegion using edaphic criteria (Jura Mountains, France). *Journal of Dairy Science* 83(8): 1692—1704.

Moretti, M., de Bello, F., Ibanez, S., Fontana, S., Pezzatti, G.B., Dziock, F., Rixen, C. & Lavorel, S. 2013. Linking traits between plants and invertebrate herbivores to track functional effects of land-use changes. *Journal of Vegetation Science* 25: 949—962.

Morilhat, C., Bernard, N., Bournais, C., Meyer, C., Lamboley, C. & Giraudoux, P. 2007. Responses of Arvicola terrestris scherman populations to agricultural practices, and to Talpa europaea abundance in eastern France. *Agriculture, Ecosystems and Environment* 122: 392—398.

Morilhat, C., Bernard, N., Foltête, J.C. & Giraudoux, P. 2008. Neighbourhood landscape effect on population kinetics of the fossorial water vole (*Arvicola terrestris scherman*). *Landscape Ecology* 23: 569—579.

Mottet, A., Ladet, S., Coqué, N. & Gibon, A. 2006. Agricultural land-use change and its drivers in mountain landscapes: a case study in the Pyrenees. *Agriculture, Ecosystems & Environment* 114(2): 296—310.

Niedrist, G., Tasser, E., Luth, C., Dalla Via, J. & Tappeiner, U. 2009. Plant diversity declines with recent land use changes in European Alps. *Plant Ecology* 202: 195—210.

Pakeman, R.J. 2004. Consistency of plant species and trait responses to grazing along a productivity gradient: a multi-site analysis. *Journal of Ecology* 92(5): 893—905.

Parfitt, R.L., Yeates, G.W., Ross, D.J., Mackay, A.D. & Budding, P.J. 2005. Relationships between soil biota, nitrogen and phosphorous availability, and pasture growth under organic and conventional management. *Applied Soil Ecology* 28: 1—13.

Pavoine, S., Love, M.S. & Bonsall, M.B. 2009. Hierarchical partitioning of evolutionary and ecological patterns in the organization of phylogenetically-structured species assemblages: application to rockfish. *Ecology Letters* 12(9): 898—908.

Petchey, O. L. & Gaston, K J. 2002. Functional diversity (FD), species richness, and community composition. *Ecology Letters* 5:402—411.

Petit, S., Fleury, P. & Vansteelant, J.Y. 2005. Agriculture, prairies de fauche et environnement dans le Massif Jurassien. Outil de diagnostic et conseil. Guide technique. PNR Haut-Jura: Lajoux, France.

Pimentel, D., Harvey, C., Resosudarmo, P., Sinclair, K., Kurz, D., McNair, M., Crist, S. & al. 1995. Environmental and Economic Costs of Soil Erosion and Conservation Benefits. *Science* 267: 1117—1123.

Pipenbaher, N., Kaligarič, M. & Škornik, S. 2011. Floristic and functional comparison of karst pastures and karst meadows from the north adriatic karst. *Acta Carsologica* 40(3): 515—525.

Pipenbaher, N., Škornik, S., de Carvalho, G. H. & Batalha, M. A. 2013. Phylogenetic and functional relationships in pastures and meadows from the North Adriatic Karst. *Plant ecology* 214(4) : 501-519.

Plantureux, S., de Sainte Marie, C., Agreil, C., Amiaud, B., Dobremez, L., Fargier, J., Fleury, P., Fritz, H., Langlois, J.-L., Magda, D., Mestelan, P., Meuret, M., Mougey, T., Nettier, B., Sérès, C. & Vansteelant, J.-Y. 2011. Analyse de la mise en œuvre des mesures agri-environnementales à obligation de résultat sur les surfaces herbagères. *Fourrages* 208: 271—281.

Plantureux, S., Peeters, A. & McCracken, D. 2005. Biodiversity in intensive grasslands: effect of management, improvement and challenges. *Agronomy Research* 3(2): 153—164.

Podani, L. & Schmera, D. 2006. On dendrogram-based measures of functional diversity. *Oikos* 115: 179—185.

Podani, L. & Schmera, D. 2007. How should a dendrogram-based measure of functional diversity function? A rejoinder to Petchey and Gaston. *Oikos* 116: 1427—1430.

Potter, K.M. 2008. From genes to ecosystems: Measuring evolutionary diversity and community structure with Forest Inventory and Analysis (FIA) data. Dans Proceedings of the 2008 Forest Inventory and Analysis Symposium. Park City, Utah: USDA Forest service, Rocky Mountain Research station.

Prouteau, C. 1974. *Investigations écologiques sur les orthoptères Caélifères dans le Jura septentrional*. Thèse de doctorat. Université de Besançon.

Purvis, A., & Hector, A. 2000. Getting the measure of biodiversity. *Nature* 405 (6783): 212—219.

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(1): 33—52.

R Development Core Team, 2014. R: a language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, AT. Available online: http://www.R-project.org

Ricotta, C., & Moretti, M. 2011. CWM and Rao's quadratic diversity: a unified framework for functional ecology. *Oecologia* 167(1): 181—188.

Rook, A. J., Dumont, B., Isselstein, J., Osoro, K., WallisDeVries, M. F., Parente, G. & al. 2004. Matching type of livestock to desired biodiversity outcomes in pastures – A review. *Biological Conservation* 119: 137—150.

Roscher, C., Schumacher, J., Weisser, W.W. & Schulze, E.D. 2008. Genetic identity affects performance of species in grasslands of different plant diversity: an experiment with Lolium perenne cultivars. *Annals of botany* 102(1): 113—125.

Rose, L., Rubarth, M. C., Hertel, D. & Leuschner, C. 2012. Management alters interspecific leaf trait relationships and trait-based species rankings in permanent meadows. *Journal of Vegetation Science* 24(2): 239—250.

Roth, T., Kohli, L., Rihm, B. & Achermann, B. 2013. Nitrogen deposition is negatively related to species richness and species composition of vascular plants and bryophytes in Swiss mountain grassland. *Agriculture, Ecosystems & Environment* 178: 121—126.

Schläpfer, M., Zoller, H. & Körner, C. 1998. Influences of mowing and grazing on plant species composition in calcareous grassland. *Botanica Helvetica* 108: 57—67.

Schmitzberger, I., Wrbka, T., Steurer, B., Aschenbrenner, G., Peterseil, J. & Zechmeister, H.G. 2005. How farming styles influence biodiversity maintenance in Austrian agricultural landscapes. *Agriculture, Ecosystems & Environment* 108(3): 274—290.

Schvartz, C., Muller, J.-C. & Ducroux, J. 2005. *Guide de la fertilisation raisonnée : Grandes cultures et prairies*. Editions France Agricole, Paris, F.

Scimone, M., Rook, A.J., Garel, J.-P. & Sahin, N. 2007. Effects of livestock breed and grazing intensity on biodiversity and production in sustainable grazing systems. 3. Effects on vegetation diversity. *Grass and Forage Science* 62: 172—184.

Service de l'Observation et des Statistiques, Bruno. 2010. L'environnement en France. RéférenceS Edition Juin 2010. La Défense: Commissariat général au développement durable.

Sinaj, S. 2009. DBF-GCH 2009 : Données de base pour la fumure des grandes cultures et des herbages. *Revue Suisse d'Agriculture* 41(1): 4—96.

Smit, C., Den Ouden, J. & Müller-Schärer, H. 2006. Unpalatable plants facilitate tree sapling survival in wooded pastures. *Journal of Applied ecology* 43(2): 305—312.

Socher, S.A., Prati, D., Boch, S., Müller, J., Baumbach, H., Gockel, S., Hemp, A., Schöning, I., Wells, K., Buscot, F., Kalko, E.K.V., Linsenmair, K.E., Schulze, E.D., Weisser, W.W. & Fischer, M. 2013. Interacting effects of fertilization, mowing and grazing on plant species diversity of 1500 grasslands in Germany differ between regions. *Basic and Applied Ecology* 14: 126—136.

Sommer, S.G. & Hutchings, N.J. 2001. Ammonia emission from field applied manure and its reduction - invited paper. *European Journal of Agronomy* 15: 1—15.

Spehn, E. M., Hector, A., Joshi, J., Scherer-Lorenzen, M., Schmid, B., Bazeley-White, E. & Lawton, J. H. 2005. Ecosystem effects of biodiversity manipulations in European grasslands. *Ecological monographs* 75(1): 37—63.

Spiegelberger, T., Hegg, O., Matthies, D., Hedlund, K. & Schaffner, U. 2006. Long-term effects of short-term perturbation in a subalpine grassland. *Ecology* 87: 1939—1944.

Stammel, B., Kiehl, K. & Pfadenhauer, J. 2003. Alternative management on fens: Response of vegetation to grazing and mowing. *Applied Vegetation Science* 6: 245—254.

Stohlgren, T.J., Falkner, M.B. & Schell, L.D. 1995. A modified-Whittaker nested vegetation sampling method. *Vegetatio* 117(2): 113—121.

Swenson, N.G. 2011. The role of evolutionary processes in producing biodiversity patterns, and the interrelationships between taxonomic, functional and phylogenetic biodiversity. *American Journal of Botany* 98(3): 472—480.

Targetti, S., Messeri A., Staglianò, N. & Argenti, G. 2013. Leaf functional traits for the assessment of succession following management in semi-natural grasslands: a case study in the North Apennines, Italy. *Applied Vegetation Science* 16(2): 325—332.

Tasser, E. & Tappeiner, U. 2002. Impact of land use changes on mountain vegetation. *Applied vegetation science* 5(2): 173—184.

Theau, J.P., Piquet, M., Baumont, B., Chabalier, C., Delmas, B., Lacour, C., Hulin, S., Farruggia, A. & Carrère, P. 2009. Rôle de la diversité fonctionnelle inter-parcellaire des espèces herbagères dans les exploitations laitières de moyenne montagne. Dans Proceedings of the 15th Meeting of the FAO-CIHEAM Mountain Pastures Network.

Tilman, D. 2000. Causes, consequences and ethics of biodiversity. *Nature* 405(6783): 208—211.

UNEP (United Nations Environment Programme). 1992. Convention on Biological Diversity. United Nations Environment Programme: Nairobi, Kenya.

Valiente-Banuet, A. & Verdú, M. 2007. Facilitation can increase the phylogenetic diversity of plant communities. *Ecology Letters* 10(11): 1029—1036.

Vamosi, S.M., Heard ,S.B., Vamosi, J.C. & Webb C.O. 2009. Emerging patterns in the comparative analysis of phylogenetic community structure. *Molecular Ecology* 18: 572—592.

van Apeldoorn, D.F., Kempen, B., Sonneveld, M.P.W. & Kok, K. 2013. Co-evolution of landscape patterns and agricultural intensification: An example of dairy farming in a traditional Dutch landscape. *Agriculture, Ecosystems & Environment* 172: 16—23.

van den Berg, L.J.L., Vergeer, P., Rich, T.C.G., Smart, S.M., Guest, D. & Ashmore, M.R. 2011. Direct and indirect effects of nitrogen deposition on species composition change in calcareous grasslands. *Global Change Biology* 17: 1871—1883.

van der Maarel, E. 1979. Transformation of cover-abundance values in phytosociology and its effects on community similarity. *Vegetatio* 39(2): 97—114.

van der Maarel, E. 1993. Relations between sociological-ecological species groups and Ellenberg indicator values. *Phytocoenologia* 23: 343—362.

Vandewalle, M., Purschke, O., de Bello, F., Reitalu, T., Prentice, H.C., Lavorel, S., Johansson, L. J. & Sykes, M.T. 2013. Functional responses of plant communities to management, landscape and historical factors in semi-natural grasslands. *Journal of Vegetation Science* 25: 750—759.

Veech, J.A., Summerville, K.S., Crist, T.O. & Gering, J.C. 2002. The additive partitioning of species diversity: recent revival of an old idea. *Oikos* 99(1): 3—9.

Vellend, M., Cornwell, W. K., Magnuson-Ford, K. & Mooers, A. Ø. 2010. *Measuring phylogenetic biodiversity. Biological diversity: frontiers in measurement and assessment*. Oxford University Press, Oxford, UK, 194—207.

Vickery, J. A., Tallowin, J. R., Feber, R. E., Asteraki, E. J., Atkinson, P. W., Fuller, R. J. & al. 2001. The management of lowland neutral grasslands in Britain: Effects of agricultural practices on birds and their food resources. *Journal of Applied Ecology* 38: 647—664.

Viel, J.F., Giraudoux, P., Abrial, V. & Bresson-Hadni, S. 1999. Water vole (*Arvicola terrestris scherman*) density as risk factor for human alveolar echinococcosis, *Am. J. Trop. Med. Hyg*. 61: 559—565.

Villéger, S., Mason, N.W.H. & Mouillot, D. 2008. New multidimensional functional diversity indices for a multifaceted framework in functional ecology. *Ecology* 89: 2290—2301.

Violle, C., Navas, M.-L., Vile, D., Kazakou, E., Fortunel, C., Hummel, I. & Garnier, E. 2007. Let the concept of trait be functional! *Oikos* 116: 882—892.

Vuichard, N., Ciais, P., Viovy, N., Calanca, P. & Soussana., J.F. 2007. Estimating the greenhouse gas fluxes of European grasslands with a process-based model: 2. simulations at the continental level. *Global Biogeochemical Cycles* 21: GB1005.

Wallis De Vries, M. F., Parkinson, A. E., Dulphy, J. P., Sayer, M. & Diana, E. 2007. Effects of livestock breed and grazing intensity on biodiversity and production in grazing systems. 4. Effects on animal diversity. *Grass and Forage Science* 62(2): 185—197.

Wayne, P.M. & Bazzaz, F.A. 1991. Assessing diversity in Plant Communities: The importance of Within-species Variation. *Trends in Ecology and Evolution* 6 (12): 400—404.

Webb, C.O., Ackerly, D. & Kembel, S. 2009. Software for the analysis of phylogenetic community structure and character evolution. version 4.1.

Wesche, K., Krause, B., Culmsee, H. & Leuschner, C. 2012. Fifty years of change in Central European grassland vegetation: large losses in species richness and animal-pollinated plants. *Biological Conservation* 150(1): 76—85.

Whitlock, R., Bilton, M.C., Grime, J.P. & Burke, T. 2011. Fine-scale community and genetic structure are tightly linked in species-rich grasslands. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences* 366(1569): 1346—1357.

Whittaker, R.H. 1972. Evolution and measurement of species diversity. *Taxon*: 213—251.

Wilsey, B.J., Chalcraft, D.R., Bowles, C.M. & Willig, M.R. 2005. Relationships among indices suggest that richness is an incomplete surrogate for grassland biodiversity. *Ecology* 86(5): 1178—1184.

Wilson, J.B. 1999. Guilds, functional types and ecological groups. *Oikos* 96: 507—522.

Wilson, J.B., Peet, R.K., Dengler, J. & Pärtel, M. 2012. Plant species richness: the world records. *Journal of Vegetation Science* 23(4): 796—802.

Wittig, R., Diesing, D. & Gödde, M. 1985. Urbanophob – Urbanoneutral – Urbanophil. Das Verhalten der Arten gegenüber dem Lebensraum Stadt. *Flora* 177: 265—282.

Yachi, S. & Loreau, M. 1999. Biodiversity and ecosystem productivity in a fluctuating environment: the insurance hypothesis. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 96(4): 1463—1468.

Yang, Z. 1994. Maximum likelihood phylogenetic estimation from DNA sequences with variable rates over sites: approximate methods. *Journal of Molecular Evolution* 39: 306—314.

H. ANNEXES

Annexe 1 : Questionnaire sur les pratiques agricoles soumis aux exploitants de l'étude synchronique.

Date
_ _ _ _ _ _ _ _ _ _ _ _

Exploitation
_ _
Code exploitation
_ _ _ _ _ _ _ _

Biodiversité et gestion des prairies

Présentation générale de l'exploitation

1. ***Contact avec :***

Nom :…… ***Prénom*** : ……

Adresse : ……

Code postal : …….. ***Commune*** : ……..

Tel : ……..

2. ***Localisation du siège de l'exploitation :***……

3. ***Type d'exploitation :***

☐ GAEC ☐ EARL ☐ Individuel ☐ Autre ……

Année d'installation : ……..

4. ***Taille de l'exploitation :*** …….. SAU dont …….. % en prairies permanentes

…….. Estives (ha) …….. Communal (ha)

5. ***Taille du troupeau :*** …….. UGB dont …….. vaches laitières

6. ***Signe de reconnaissance :***

☐ AOC ☐ Fermier ☐ Autre ……

☐ Biologique ☐ Label

7. ***Type de production (donner un % pour chaque type) :***

☐ Bovins lait ☐ Bovins élevage ☐ Ovins

☐ Bovins viande ☐ Caprins ☐ Autre ……

8. ***Précisions pour la production en Bovins lait***

8.a. Production annuelle moyenne par vache : …… L

8.b. Destination du lait :

Coopérative 1 : …… pour ……% de la production

Coopérative 2 : …… pour ……% de la production

Autre : ……..

8.c. Type de production dérivée :

☐ Comté ☐ Morbier ☐ Bleu de Gex ☐ Autre ……

I. Parcelle fauchée

1. *Généralités*

1.a. Surface de la parcelle : …….. ha

1.b. Localisation de la parcelle

Commune : ……

Distance au siège d'exploitation : …….. kms

1.c. Type de prairie :

☐ Naturelle permanente ☐ Sursemée régulièrement ☐ Autre ……

☐ Ressemée depuis …. années ☐ Sursemée ponctuellement Années : ……

Cette année : Sursemis : ☐ Oui ☐ Non

Date du sursemis :……

Motivation : ……

2. *Utilisation agricole générale*

2.a. Fenaison :

☐ Irrégulière : entre …… et …… coupe(s) selon l'année

☐ 1 coupe ☐ 2 coupes ☐ 3 coupes ou +

Conditionnement :

☐ Balle ronde ☐ Vrac ☐ Vrac avec séchage en grange

	Rendement moyen (t/ha)	Période
1ère coupe		01 02 03 04 05 06 07 08 09 10 11 12
2ème coupe		01 02 03 04 05 06 07 08 09 10 11 12

Cette année :

1ère coupe : ☐ Oui ☐ Non Date : ……

2ème coupe : ☐ Oui ☐ Non Date : ……

3ème coupe: ☐ Oui ☐ Non Date : ……

2.b. Destination du fourrage (proportion pour chacun) :

☐ Vaches laitières ☐ Génisses ☐ Equins

☐ Vaches allaitantes ☐ Bovins mâles ☐ Autre ……

☐ Vaches taries ☐ Veaux

1.a. Pâturage :

	Durée de pâturage	Fréquence	Répartition annuelle
☐ Vaches laitières	☐ < 2 sem ☐ entre 2 et 4 sem ☐ entre 4 et 8 sem ☐ +de 8 sem	Tous les … ans	01 02 03 04 05 06 07 08 09 10 11 12
☐ Vaches allaitantes	☐ < 2 sem ☐ entre 2 et 4 sem ☐ entre 4 et 8 sem ☐ +de 8 sem	Tous les … ans	01 02 03 04 05 06 07 08 09 10 11 12
☐ Vaches taries	☐ < 2 sem ☐ entre 2 et 4 sem ☐ entre 4 et 8 sem ☐ +de 8 sem	Tous les … ans	01 02 03 04 05 06 07 08 09 10 11 12
☐ Génisses	☐ < 2 sem ☐ entre 2 et 4 sem ☐ entre 4 et 8 sem ☐ +de 8 sem	Tous les … ans	01 02 03 04 05 06 07 08 09 10 11 12
☐ Bovins mâles	☐ < 2 sem ☐ entre 2 et 4 sem ☐ entre 4 et 8 sem ☐ +de 8 sem	Tous les … ans	01 02 03 04 05 06 07 08 09 10 11 12
☐ Veaux	☐ < 2 sem ☐ entre 2 et 4 sem ☐ entre 4 et 8 sem ☐ +de 8 sem	Tous les … ans	01 02 03 04 05 06 07 08 09 10 11 12
☐ Equins	☐ < 2 sem ☐ entre 2 et 4 sem ☐ entre 4 et 8 sem ☐ +de 8 sem	Tous les … ans	01 02 03 04 05 06 07 08 09 10 11 12
☐ Autre ……	☐ < 2 sem ☐ entre 2 et 4 sem ☐ entre 4 et 8 sem ☐ +de 8 sem	Tous les … ans	01 02 03 04 05 06 07 08 09 10 11 12

Cette année :	Nb de têtes	Nb de journées pâturées	Nb de nuits pâturées	Date de 1er passage	Date de 2ème passage
☐ Vaches laitières					
☐ Vaches allaitantes					
☐ Vaches taries					
☐ Génisses					
☐ Bovins mâles					
☐ Veaux					
☐ Equins					
☐ Autre ……					

1.b. Fauchage des refus (après pâturage, sans récolte du fourrage) : ☐ Oui ☐ Non

1.a. *Fertilisation*

	Type	Quantité		Fréquence	Répartition annuelle
		t/ha ou m³/ha	Unités d'azote		
☐ Organique	☐ Lisier bovins	……	……	Tous les … ans	01 02 03 04 05 06 07 08 09 10 11 12
	☐ Lisier ovins	……	……	Tous les … ans	01 02 03 04 05 06 07 08 09 10 11 12
	☐ Lisier porcs	……	……	Tous les … ans	01 02 03 04 05 06 07 08 09 10 11 12
	☐ Fumier	……	……	Tous les … ans	01 02 03 04 05 06 07 08 09 10 11 12
	☐ Fumier composté	……	……	Tous les … ans	01 02 03 04 05 06 07 08 09 10 11 12
☐ Minérale		☐ N : ……	……	Tous les … ans	01 02 03 04 05 06 07 08 09 10 11 12
		☐ P : ……	……	Tous les … ans	
		☐ K : ……	……	Tous les … ans	
☐ Autre ……		……	……	Tous les … ans	01 02 03 04 05 06 07 08 09 10 11 12
☐ Aucune					

	Type	Quantité		Fréquence	Répartition annuelle
		t/ha ou m³/ha	Unités d'azote		
☐ Organique	☐ Lisier bovins	……	……	Tous les … ans	01 02 03 04 05 06 07 08 09 10 11 12
	☐ Lisier ovins	……	……	Tous les … ans	01 02 03 04 05 06 07 08 09 10 11 12
	☐ Lisier porcs	……	……	Tous les … ans	01 02 03 04 05 06 07 08 09 10 11 12
	☐ Fumier	……	……	Tous les … ans	01 02 03 04 05 06 07 08 09 10 11 12
	☐ Fumier composté	……	……	Tous les … ans	01 02 03 04 05 06 07 08 09 10 11 12
☐ Minérale		☐ N : ……	……	Tous les … ans	01 02 03 04 05 06 07 08 09 10 11 12
		☐ P : ……	……	Tous les … ans	
		☐ K : ……	……	Tous les … ans	
☐ Autre ……		……	……	Tous les … ans	01 02 03 04 05 06 07 08 09 10 11 12
☐ Aucune					

1.b. *Amendements :*

☐ Chaulage : ……

☐ Acidification : ……

☐ Activateurs de sol : ……

☐ Autre ……

1.c. *Pratiques associées :*

Travail du sol :

☐ Hersage ☐ Emousseuse ☐ Autre ……

☐ Etaupeuse ☐ Eboueuse

Débroussaillage :

☐ Aucun ☐ Manuel ☐ Mécanique ☐ Chimique

Elimination des plantes indésirables :

Quelle(s) plante(s) ? ……

Méthode (s) : ……

I. Parcelle pâturée

1. *Généralités*

1.a. Surface de la parcelle : …….. ha

1.b. Localisation de la parcelle

Commune : ……

Distance au siège d'exploitation : …….. kms

1.c. Type de prairie :

☐ Naturelle permanente ☐ Sursemée régulièrement ☐ Autre ……

☐ Ressemée depuis …. années ☐ Sursemée ponctuellement Années : ……

Cette année : Sursemis : ☐ Oui ☐ Non

Date du sursemis :……

Motivation : ……

2. *Utilisation agricole générale*

2.a. Fenaison :

☐ Irrégulière : entre …… et …… coupe(s) selon l'année

☐ 1 coupe ☐ 2 coupes ☐ 3 coupes ou +

Conditionnement :

☐ Balle ronde ☐ Vrac

☐ Vrac avec séchage en grange

	Rendement moyen (t/ha)	Période
1ère coupe		01 02 03 04 05 06 07 08 09 10 11 12
2ème coupe		01 02 03 04 05 06 07 08 09 10 11 12

Cette année :

1ère coupe : ☐ Oui ☐ Non Date : ……

2ème coupe : ☐ Oui ☐ Non Date : ……

3ème coupe: ☐ Oui ☐ Non Date : ……

2.b. Destination du fourrage (proportion pour chacun) :

☐ Vaches laitières ☐ Génisses ☐ Equins

☐ Vaches allaitantes ☐ Bovins mâles ☐ Autre ……

☐ Vaches taries ☐ Veaux

1.a. Pâturage :

	Durée de pâturage	Fréquence	Répartition annuelle
☐ Vaches laitières	☐ < 2 sem ☐ entre 2 et 4 sem ☐ entre 4 et 8 sem ☐ +de 8 sem	Tous les … ans	01 02 03 04 05 06 07 08 09 10 11 12
☐ Vaches allaitantes	☐ < 2 sem ☐ entre 2 et 4 sem ☐ entre 4 et 8 sem ☐ +de 8 sem	Tous les … ans	01 02 03 04 05 06 07 08 09 10 11 12
☐ Vaches taries	☐ < 2 sem ☐ entre 2 et 4 sem ☐ entre 4 et 8 sem ☐ +de 8 sem	Tous les … ans	01 02 03 04 05 06 07 08 09 10 11 12
☐ Génisses	☐ < 2 sem ☐ entre 2 et 4 sem ☐ entre 4 et 8 sem ☐ +de 8 sem	Tous les … ans	01 02 03 04 05 06 07 08 09 10 11 12
☐ Bovins mâles	☐ < 2 sem ☐ entre 2 et 4 sem ☐ entre 4 et 8 sem ☐ +de 8 sem	Tous les … ans	01 02 03 04 05 06 07 08 09 10 11 12
☐ Veaux	☐ < 2 sem ☐ entre 2 et 4 sem ☐ entre 4 et 8 sem ☐ +de 8 sem	Tous les … ans	01 02 03 04 05 06 07 08 09 10 11 12
☐ Equins	☐ < 2 sem ☐ entre 2 et 4 sem ☐ entre 4 et 8 sem ☐ +de 8 sem	Tous les … ans	01 02 03 04 05 06 07 08 09 10 11 12
☐ Autre ……	☐ < 2 sem ☐ entre 2 et 4 sem ☐ entre 4 et 8 sem ☐ +de 8 sem	Tous les … ans	01 02 03 04 05 06 07 08 09 10 11 12

Cette année :	Nb de têtes	Nb de journées pâturées	Nb de nuits pâturées	Date de 1er passage	Date de 2ème passage
☐ Vaches laitières					
☐ Vaches allaitantes					
☐ Vaches taries					
☐ Génisses					
☐ Bovins mâles					
☐ Veaux					
☐ Equins					
☐ Autre ……					

1.b. Fauchage des refus (après pâturage, sans récolte du fourrage) : ☐ Oui ☐ Non

1.a. Fertilisation

	Type	Quantité		Fréquence	Répartition annuelle
		t/ha ou m³/ha	Unités d'azote		
☐ Organique	☐ Lisier bovins	……	……	Tous les … ans	01 02 03 04 05 06 07 08 09 10 11 12
	☐ Lisier ovins	……	……	Tous les … ans	01 02 03 04 05 06 07 08 09 10 11 12
	☐ Lisier porcs	……	……	Tous les … ans	01 02 03 04 05 06 07 08 09 10 11 12
	☐ Fumier	……	……	Tous les … ans	01 02 03 04 05 06 07 08 09 10 11 12
	☐ Fumier composté	……	……	Tous les … ans	01 02 03 04 05 06 07 08 09 10 11 12
☐ Minérale		☐ N : ……	……	Tous les … ans	01 02 03 04 05 06 07 08 09 10 11 12
		☐ P : ……	……	Tous les … ans	
		☐ K : ……	……	Tous les … ans	
☐ Autre ……		……	……	Tous les … ans	01 02 03 04 05 06 07 08 09 10 11 12
☐ Aucune					

	Type	Quantité		Fréquence	Répartition annuelle
		t/ha ou m³/ha	Unités d'azote		
☐ Organique	☐ Lisier bovins	……	……	Tous les … ans	01 02 03 04 05 06 07 08 09 10 11 12
	☐ Lisier ovins	……	……	Tous les … ans	01 02 03 04 05 06 07 08 09 10 11 12
	☐ Lisier porcs	……	……	Tous les … ans	01 02 03 04 05 06 07 08 09 10 11 12
	☐ Fumier	……	……	Tous les … ans	01 02 03 04 05 06 07 08 09 10 11 12
	☐ Fumier composté	……	……	Tous les … ans	01 02 03 04 05 06 07 08 09 10 11 12
☐ Minérale		☐ N : ……	……	Tous les … ans	01 02 03 04 05 06 07 08 09 10 11 12
		☐ P : ……	……	Tous les … ans	
		☐ K : ……	……	Tous les … ans	
☐ Autre ……		……	……	Tous les … ans	01 02 03 04 05 06 07 08 09 10 11 12
☐ Aucune					

1.b. Amendements :

☐ Chaulage : ……

☐ Acidification : ……

☐ Activateurs de sol : ……

☐ Autre ……

1.c. Pratiques associées :

Travail du sol :

☐ Hersage ☐ Emousseuse ☐ Autre ……

☐ Etaupeuse ☐ Eboueuse

Débroussaillage :

☐ Aucun ☐ Mécaniq ue ☐ Chimiq ue

☐ Manuel

Elimination des plantes indésirables :

Annexe 2 : Liste des espèces de plantes vasculaires rencontrées lors des prospections de l'étude synchronique (48 parcelles).

	code Phytobase	Famille
Achillea mil. millefolium	*3176*	*Asteraceae*
Aethusa cyn. cynapium	*2240*	*Apiaceae*
Agrimonia eupatoria	*1560*	*Rosaceae*
Agrostis capillaris	*190*	*Poaceae*
Ajuga reptans	*2462*	*Lamiaceae*
Alchemilla monticola	*4002*	*Rosaceae*
Allium schoenoprasum	*668*	*Liliaceae*
Alopecurus pratensis	*213*	*Poaceae*
Anagallis arvensis	*2337*	*Primulaceae*
Anthoxanthum odoratum	*180*	*Poaceae*
Anthriscus sylvestris	*2191*	*Apiaceae*
Anthyllis vul. vulneraria	*1773*	*Fabaceae*
Arabis collina	*1410*	*Brassicaceae*
Arabis corymbiflora	*1418*	*Brassicaceae*
Arctium lappa	*2958*	*Asteraceae*
Arenaria leptoclados	*1038*	*Caryophyllaceae*
Arrhenatherum ela. elatius	*240*	*Poaceae*
Avena sativa	*257*	*Poaceae*
Avenula pub. pubescens	*260*	*Poaceae*
Barbarea vulgaris	*1389*	*Brassicaceae*
Bellis perennis	*3163*	*Asteraceae*
Brachypodium pin. pinnatum	*385*	*Poaceae*
Briza med. media	*296*	*Poaceae*
Bromus ere. erectus	*363*	*Poaceae*
Bromus hor. hordeaceus	*370*	*Poaceae*
Caltha palustris	*1125*	*Ranunculaceae*
Campanula glo. glomerata	*2919*	*Campanulaceae*
Campanula pat. patula	*2936*	*Campanulaceae*
Capsella bursa-pastoris	*1276*	*Brassicaceae*
Cardamine pratensis	*1369*	*Brassicaceae*
Carduus cri. crispus	*2984*	*Asteraceae*
Carex caryophyllea	*520*	*Cyperaceae*
Carex flacca	*522*	*Cyperaceae*
Carlina aca. acaulis	*2954*	*Asteraceae*
Carum carvi	*2249*	*Apiaceae*
Centaurea jacea	*3013*	*Asteraceae*
Centaurea montana	*2999*	*Asteraceae*
Centaurea scabiosa	*3005*	*Asteraceae*
Cerastium fon. triviale	*1019*	*Caryophyllaceae*

Chaenorhinum min. minus	*2644*	*Scrophulariaceae*
Chamaespartium sagittale	*1678*	*Fabaceae*
Chamomilla suaveolens	*3209*	*Asteraceae*
Chenopodium alb. album	*923*	*Chenopodiaceae*
Chenopodium bonus-henricus	*913*	*Chenopodiaceae*
Cichorium intybus	*3232*	*Asteraceae*
Cirsium arvense	*2961*	*Asteraceae*
Cirsium eriophorum	*2959*	*Asteraceae*
Cirsium rivulare	*2968*	*Asteraceae*
Cirsium vulgare	*2960*	*Asteraceae*
Clinopodium vulgare	*2535*	*Lamiaceae*
Colchicum autumnale	*641*	*Liliaceae*
Convolvulus arvensis	*2401*	*Convolvulaceae*
Crepis biennis	*3318*	*Asteraceae*
Crepis mollis	*3312*	*Asteraceae*
Crepis ves. haenseleri	*3322*	*Asteraceae*
Cruciata laevipes	*2779*	*Rubiaceae*
Cynosurus cristatus	*236*	*Poaceae*
Dactylis glo. glomerata	*294*	*Poaceae*
Dactylorhiza maj. majalis	*781*	*Orchidaceae*
Daucus car. carota	*2139*	*Apiaceae*
Deschampsia ces. cespitosa	*272*	*Poaceae*
Dipsacus fullonum	*2860*	*Dipsacaceae*
Elymus rep. repens	*390*	*Poaceae*
Euphorbia brittingeri	*1957*	*Euphorbiaceae*
Euphorbia cyparissias	*1960*	*Euphorbiaceae*
Euphrasia ros. rostkoviana	*2717*	*Scrophulariaceae*
Festuca aru. arundinacea	*339*	*Poaceae*
Festuca nig. nigrescens	*4004*	*Poaceae*
Festuca pra. pratensis	*338*	*Poaceae*
Festuca rub. rubra	*341*	*Poaceae*
Filipendula ulm. ulmaria	*1563*	*Rosaceae*
Galium alb. album	*2806*	*Rubiaceae*
Galium boreale	*2783*	*Rubiaceae*
Galium pumilum	*2795*	*Rubiaceae*
Galium ver. verum	*2803*	*Rubiaceae*
Genista tinctoria	*1681*	*Fabaceae*
Gentiana lutea	*2363*	*Gentianaceae*
Geranium columbinum	*1886*	*Geraniaceae*
Geranium dissectum	*1887*	*Geraniaceae*
Geranium molle	*1890*	*Geraniaceae*
Geranium pusillum	*1888*	*Geraniaceae*
Geranium pyrenaicum	*1891*	*Geraniaceae*
Geranium syl. sylvaticum	*1897*	*Geraniaceae*
Geum rivale	*1556*	*Rosaceae*
Helianthemum num. obscurum	*2045*	*Cistaceae*

Heracleum sph. sphondylium	*2207*	*Apiaceae*
Hieracium lactucella	*3333*	*Asteraceae*
Hieracium pil. pilosella	*3335*	*Asteraceae*
Hippocrepis comosa	*1786*	*Fabaceae*
Holcus lanatus	*238*	*Poaceae*
Hypericum perforatum	*2023*	*Hypericaceae*
Hypochoeris radicata	*3256*	*Asteraceae*
Juncus alpinus	*598*	*Juncaceae*
Juncus effusus	*579*	*Juncaceae*
Knautia arvensis	*2868*	*Dipsacaceae*
Koeleria pyramidata	*286*	*Poaceae*
Lamium album	*2511*	*Lamiaceae*
Lamium purpureum	*2513*	*Lamiaceae*
Lathyrus pratensis	*1861*	*Fabaceae*
Leontodon aut. autumnalis	*3265*	*Asteraceae*
Leontodon his. hispidus	*3263*	*Asteraceae*
Leucanthemum vulgare	*3199*	*Asteraceae*
Linum catharticum	*1914*	*Linaceae*
Lolium multiflorum	*381*	*Poaceae*
Lolium perenne	*380*	*Poaceae*
Lotus corniculatus	*1763*	*Fabaceae*
Luzula multiflora	*614*	*Juncaceae*
Lychnis flos-cuculi	*953*	*Caryophyllaceae*
Malva alcea	*2007*	*Malvaceae*
Malva moschata	*2008*	*Malvaceae*
Malva sylvestris	*2009*	*Malvaceae*
Medicago lupulina	*1749*	*Fabaceae*
Medicago sat. sativa	*1756*	*Fabaceae*
Myosotis arv. arvensis	*2451*	*Boraginaceae*
Myosotis sylvatica	*2445*	*Boraginaceae*
Omalotheca sylvatica	*3055*	*Asteraceae*
Onobrychis viciifolia	*1817*	*Fabaceae*
Ononis repens	*1704*	*Fabaceae*
Ononis spi. spinosa	*1703*	*Fabaceae*
Orchis ustulata	*764*	*Orchidaceae*
Origanum vulgare	*2549*	*Lamiaceae*
Ornithogalum pyrenaicum	*660*	*Liliaceae*
Orobanche gracilis	*2734*	*Orobanchaceae*
Papaver rhoeas	*1223*	*Papaveraceae*
Phleum pra. pratense	*222*	*Poaceae*
Phyteuma orbiculare	*2899*	*Campanulaceae*
Phyteuma spi. spicatum	*2906*	*Campanulaceae*
Pimpinella major v. major	*2245*	*Apiaceae*
Pimpinella saxifraga	*2246*	*Apiaceae*
Plantago lanceolata	*2761*	*Plantaginaceae*
Plantago maj. major	*2758*	*Plantaginaceae*

Plantago media	*2760*	*Plantaginaceae*
Poa pratensis	*324*	*Poaceae*
Poa tri. trivialis	*309*	*Poaceae*
Polygala vulgaris	*1934*	*Polygalaceae*
Polygonum aviculare	*899*	*Polygonaceae*
Polygonum bistorta	*897*	*Polygonaceae*
Polygonum persicaria	*907*	*Polygonaceae*
Potentilla recta	*1587*	*Rosaceae*
Potentilla sterilis	*1577*	*Rosaceae*
Potentilla tabernaemontani	*1601*	*Rosaceae*
Primula ver. veris	*2300*	*Primulaceae*
Prunella vulgaris	*2494*	*Lamiaceae*
Ranunculus acr. acris	*1207*	*Ranunculaceae*
Ranunculus acr. friesianus	*1206*	*Ranunculaceae*
Ranunculus bul. bulbosus	*1192*	*Ranunculaceae*
Ranunculus nem. nemorosus	*1195*	*Ranunculaceae*
Ranunculus repens	*1193*	*Ranunculaceae*
Raphanus raphanistrum	*1335*	*Brassicaceae*
Rhinanthus alectorolophus	*2694*	*Scrophulariaceae*
Rhinanthus minor	*2699*	*Scrophulariaceae*
Rumex acetosa	*874*	*Polygonaceae*
Rumex arifolius	*877*	*Polygonaceae*
Rumex crispus	*884*	*Polygonaceae*
Rumex obt. obtusifolius	*888*	*Polygonaceae*
Salvia pratensis	*2477*	*Lamiaceae*
Sanguisorba min. minor	*1538*	*Rosaceae*
Sanguisorba officinalis	*1536*	*Rosaceae*
Scabiosa col. columbaria	*2879*	*Dipsacaceae*
Scorzonera humilis	*3248*	*Asteraceae*
Sedum album	*1474*	*Crassulaceae*
Senecio jacobaea	*3095*	*Asteraceae*
Sherardia arvensis	*2771*	*Rubiaceae*
Silaum silaus	*2184*	*Apiaceae*
Silene dioica	*954*	*Caryophyllaceae*
Silene vul. vulgaris	*965*	*Caryophyllaceae*
Sisymbrium officinale	*1393*	*Brassicaceae*
Sonchus asper	*3296*	*Asteraceae*
Stellaria graminea	*1007*	*Caryophyllaceae*
Stellaria med. media	*1002*	*Caryophyllaceae*
Taraxacum officinale	*3272*	*Asteraceae*
Thesium pyrenaicum	*861*	*Santalaceae*
Thlaspi perfoliatum	*1268*	*Brassicaceae*
Thymus pra. polytrichus	*2554*	*Lamiaceae*
Tragopogon pra. orientalis	*3239*	*Asteraceae*
Trifolium med. medium	*1735*	*Fabaceae*
Trifolium montanum	*1718*	*Fabaceae*

Trifolium pratense	*1737*	*Fabaceae*
Trifolium repens	*1723*	*Fabaceae*
Trifolium rubens	*1730*	*Fabaceae*
Trisetum flavescens	*277*	*Poaceae*
Trollius europaeus	*1120*	*Ranunculaceae*
Urtica dioica	*851*	*Urticaceae*
Valerianella locusta	*2855*	*Valerianaceae*
Verbena officinalis	*2461*	*Verbenaceae*
Veronica arvensis	*2624*	*Scrophulariaceae*
Veronica aus. teucrium	*2606*	*Scrophulariaceae*
Veronica cha. chamaedrys	*2614*	*Scrophulariaceae*
Veronica montana	*2612*	*Scrophulariaceae*
Veronica officinalis	*2615*	*Scrophulariaceae*
Veronica persica	*2633*	*Scrophulariaceae*
Veronica ser. serpyllifolia	*2621*	*Scrophulariaceae*
Vicia cracca	*1825*	*Fabaceae*
Vicia sat. nigra	*1844*	*Fabaceae*
Vicia sepium	*1835*	*Fabaceae*
Viola arvensis	*2052*	*Violaceae*
Viola hirta	*2065*	*Violaceae*

Annexe 3 : Liste des espèces de plantes vasculaires rencontrées sur les 150 parcelles de l'étude diachronique (comprenant les relevés anciens et les relevés nouveaux).

	code Phytobase	Famille
Achillea mil. millefolium	*3176*	*Asteraceae*
Achillea ptarmica	*3181*	*Asteraceae*
Aethusa cyn. cynapium	*2240*	*Apiaceae*
Agrostis canina	*195*	*Poaceae*
Agrostis capillaris	*190*	*Poaceae*
Agrostis stolonifera	*191*	*Poaceae*
Ajuga genevensis	*2463*	*Lamiaceae*
Ajuga reptans	*2462*	*Lamiaceae*
Alchemilla coriacea	*1551*	*Rosaceae*
Alchemilla fil. vestita	*10266*	*Rosaceae*
Alchemilla glabra	*1555*	*Rosaceae*
Alchemilla monticola	*4002*	*Rosaceae*
Alchemilla xanthochlora	*1552*	*Rosaceae*
Allium oleraceum	*677*	*Liliaceae*
Allium schoenoprasum	*668*	*Liliaceae*
Alopecurus geniculatus	*215*	*Poaceae*
Alopecurus myosuroides	*212*	*Poaceae*
Alopecurus pratensis	*213*	*Poaceae*
Amaranthus retroflexus	*935*	*Amaranthaceae*
Anagallis arvensis	*2337*	*Primulaceae*
Angelica sylvestris	*2204*	*Apiaceae*
Anthoxanthum odoratum	*180*	*Poaceae*
Anthriscus sylvestris	*2191*	*Apiaceae*
Anthyllis vul. vulneraria	*1773*	*Fabaceae*
Arabis hirsuta	*1416*	*Brassicaceae*
Arctium lappa	*2958*	*Asteraceae*
Arrhenatherum ela. elatius	*240*	*Poaceae*
Avena sativa	*257*	*Poaceae*
Avenula pub. pubescens	*260*	*Poaceae*
Barbarea stricta	*1390*	*Brassicaceae*
Barbarea vulgaris	*1389*	*Brassicaceae*
Bellis perennis	*3163*	*Asteraceae*
Brassica nigra	*1347*	*Brassicaceae*
Briza med. media	*296*	*Poaceae*
Bromus ere. erectus	*363*	*Poaceae*
Bromus hor. hordeaceus	*370*	*Poaceae*
Bromus racemosus	*378*	*Poaceae*
Bromus sterilis	*366*	*Poaceae*
Caltha palustris	*1125*	*Ranunculaceae*
Calystegia sep. sepium H	*2403*	*Convolvulaceae*
Campanula pat. patula	*2936*	*Campanulaceae*

Campanula rapunculoides	*2922*	*Campanulaceae*
Campanula rhomboidalis	*2934*	*Campanulaceae*
Campanula rotundifolia	*2931*	*Campanulaceae*
Capsella bursa-pastoris	*1276*	*Brassicaceae*
Capsella rubella	*1277*	*Brassicaceae*
Cardamine hirsuta	*1363*	*Brassicaceae*
Cardamine pratensis	*1369*	*Brassicaceae*
Carduus nut. nutans	*2977*	*Asteraceae*
Carex curta	*490*	*Cyperaceae*
Carex disticha	*492*	*Cyperaceae*
Carex flacca	*522*	*Cyperaceae*
Carex flava	*556*	*Cyperaceae*
Carex hirta	*508*	*Cyperaceae*
Carex lepidocarpa	*557*	*Cyperaceae*
Carex nigra	*506*	*Cyperaceae*
Carex pallescens	*555*	*Cyperaceae*
Carex pan. paniculata	*480*	*Cyperaceae*
Carex panicea	*545*	*Cyperaceae*
Carex pulicaris	*458*	*Cyperaceae*
Carex ser. serotina	*559*	*Cyperaceae*
Carex spicata	*474*	*Cyperaceae*
Carex tomentosa	*519*	*Cyperaceae*
Carex vesicaria	*524*	*Cyperaceae*
Carlina aca. simplex	*2953*	*Asteraceae*
Carlina vul. vulgaris	*2951*	*Asteraceae*
Carum carvi	*2249*	*Apiaceae*
Centaurea cyanus	*3002*	*Asteraceae*
Centaurea deb. thuillieri	*4008*	*Asteraceae*
Centaurea jacea	*3013*	*Asteraceae*
Centaurea montana	*2999*	*Asteraceae*
Centaurea scabiosa	*3005*	*Asteraceae*
Cerastium arv. arvense	*1026*	*Caryophyllaceae*
Cerastium fon. triviale	*1019*	*Caryophyllaceae*
Cerastium glomeratum	*1018*	*Caryophyllaceae*
Chaerophyllum aureum	*2188*	*Apiaceae*
Chamaespartium sagittale	*1678*	*Fabaceae*
Chamomilla suaveolens	*3209*	*Asteraceae*
Chenopodium alb. album	*923*	*Chenopodiaceae*
Chenopodium bonus-henricus	*913*	*Chenopodiaceae*
Cichorium intybus	*3232*	*Asteraceae*
Cirsium aca. acaule	*2966*	*Asteraceae*
Cirsium arvense	*2961*	*Asteraceae*
Cirsium eriophorum	*2959*	*Asteraceae*
Cirsium oleraceum	*2971*	*Asteraceae*
Cirsium palustre	*2962*	*Asteraceae*
Cirsium rivulare	*2968*	*Asteraceae*

Cirsium vulgare	*2960*	*Asteraceae*
Colchicum autumnale	*641*	*Liliaceae*
Convolvulus arvensis	*2401*	*Convolvulaceae*
Coronilla varia	*1785*	*Fabaceae*
Crataegus lae. laevigata H	*7087*	*Rosaceae*
Crataegus mon. monogyna H	*7085*	*Rosaceae*
Crepis biennis	*3318*	*Asteraceae*
Crepis capillaris	*3316*	*Asteraceae*
Crepis mollis	*3312*	*Asteraceae*
Crepis ves. haenseleri	*3322*	*Asteraceae*
Cynosurus cristatus	*236*	*Poaceae*
Cytisus decumbens	*1686*	*Fabaceae*
Dactylis glo. glomerata	*294*	*Poaceae*
Dactylorhiza maculata	*777*	*Orchidaceae*
Dactylorhiza maj. majalis	*781*	*Orchidaceae*
Daucus car. carota	*2139*	*Apiaceae*
Deschampsia ces. cespitosa	*272*	*Poaceae*
Dianthus carthusianorum	*989*	*Caryophyllaceae*
Dianthus gratianopolitanus	*996*	*Caryophyllaceae*
Dianthus sup. superbus	*985*	*Caryophyllaceae*
Digitalis grandiflora	*2671*	*Scrophulariaceae*
Dipsacus fullonum	*2860*	*Dipsacaceae*
Elymus caninus	*387*	*Poaceae*
Elymus rep. repens	*390*	*Poaceae*
Epilobium alpestre	*2118*	*Onagraceae*
Epilobium angustifolium	*2105*	*Onagraceae*
Epilobium hirsutum	*2109*	*Onagraceae*
Epilobium palustre	*2114*	*Onagraceae*
Epilobium parviflorum	*2108*	*Onagraceae*
Equisetum arvense	*71*	*Equisetaceae*
Equisetum palustre	*73*	*Equisetaceae*
Equisetum sylvaticum	*72*	*Equisetaceae*
Eriophorum latifolium	*431*	*Cyperaceae*
Erophila ver. verna	*1309*	*Brassicaceae*
Eupatorium can. cannabinum	*3034*	*Asteraceae*
Euphorbia brittingeri	*1957*	*Euphorbiaceae*
Euphorbia cyparissias	*1960*	*Euphorbiaceae*
Euphorbia dulcis	*1955*	*Euphorbiaceae*
Euphorbia helioscopia	*1949*	*Euphorbiaceae*
Euphorbia serrulata	*1954*	*Euphorbiaceae*
Euphrasia ros. rostkoviana	*2717*	*Scrophulariaceae*
Festuca aru. arundinacea	*339*	*Poaceae*
Festuca diffusa	*4009*	*Poaceae*
Festuca ovina	*352*	*Poaceae*
Festuca pra. pratensis	*338*	*Poaceae*
Festuca rub. rubra	*341*	*Poaceae*

Filipendula ulm. ulmaria	*1563*	*Rosaceae*
Galeopsis bifida	*2502*	*Lamiaceae*
Galeopsis tetrahit	*2501*	*Lamiaceae*
Galium alb. album	*2806*	*Rubiaceae*
Galium aparine	*2814*	*Rubiaceae*
Galium boreale	*2783*	*Rubiaceae*
Galium palustre	*2787*	*Rubiaceae*
Galium pumilum	*2795*	*Rubiaceae*
Galium uliginosum	*2790*	*Rubiaceae*
Galium ver. verum	*2803*	*Rubiaceae*
Galium ver. wirtgenii	*2804*	*Rubiaceae*
Genista tinctoria	*1681*	*Fabaceae*
Gentiana lutea	*2363*	*Gentianaceae*
Gentianella germanica	*2388*	*Gentianaceae*
Geranium columbinum	*1886*	*Geraniaceae*
Geranium dissectum	*1887*	*Geraniaceae*
Geranium molle	*1890*	*Geraniaceae*
Geranium pratense	*1898*	*Geraniaceae*
Geranium pyrenaicum	*1891*	*Geraniaceae*
Geranium robertianum	*1883*	*Geraniaceae*
Geranium rotundifolium	*1889*	*Geraniaceae*
Geranium syl. sylvaticum	*1897*	*Geraniaceae*
Geum rivale	*1556*	*Rosaceae*
Geum urbanum	*1557*	*Rosaceae*
Glechoma hederacea	*2544*	*Lamiaceae*
Glyceria plicata	*304*	*Poaceae*
Helianthemum num. grandiflorum	*2046*	*Cistaceae*
Heracleum sph. sphondylium	*2207*	*Apiaceae*
Hieracium pil. pilosella	*3335*	*Asteraceae*
Hieracium piloselloides	*3329*	*Asteraceae*
Hippocrepis comosa	*1786*	*Fabaceae*
Holcus lanatus	*238*	*Poaceae*
Hordeum vulgare	*399*	*Poaceae*
Hypericum perforatum	*2023*	*Hypericaceae*
Hypericum tetrapterum	*2028*	*Hypericaceae*
Hypochoeris radicata	*3256*	*Asteraceae*
Juncus articulatus	*599*	*Juncaceae*
Juncus conglomeratus	*578*	*Juncaceae*
Juncus effusus	*579*	*Juncaceae*
Juncus inflexus	*577*	*Juncaceae*
Knautia arvensis	*2868*	*Dipsacaceae*
Knautia dip. dipsacifolia	*2867*	*Dipsacaceae*
Koeleria pyramidata	*286*	*Poaceae*
Lamium album	*2511*	*Lamiaceae*
Lamium purpureum	*2513*	*Lamiaceae*
Laserpitium latifolium	*2162*	*Apiaceae*

Laserpitium prutenicum	*2164*	*Apiaceae*
Lathyrus pratensis	*1861*	*Fabaceae*
Leontodon aut. autumnalis	*3265*	*Asteraceae*
Leontodon his. hispidus	*3263*	*Asteraceae*
Lepidium campestre	*1246*	*Brassicaceae*
Leucanthemum vulgare	*3199*	*Asteraceae*
Linaria vulgaris	*2650*	*Scrophulariaceae*
Linum catharticum	*1914*	*Linaceae*
Lolium multiflorum	*381*	*Poaceae*
Lolium perenne	*380*	*Poaceae*
Lotus corniculatus	*1763*	*Fabaceae*
Luzula campestris	*613*	*Juncaceae*
Luzula multiflora	*614*	*Juncaceae*
Lychnis flos-cuculi	*953*	*Caryophyllaceae*
Lysimachia nummularia	*2332*	*Primulaceae*
Malva moschata	*2008*	*Malvaceae*
Malva neglecta	*2010*	*Malvaceae*
Medicago lupulina	*1749*	*Fabaceae*
Medicago sat. sativa	*1756*	*Fabaceae*
Melampyrum pratense	*2704*	*Scrophulariaceae*
Melica nutans	*234*	*Poaceae*
Mentha aquatica	*2563*	*Lamiaceae*
Mentha arvensis	*2562*	*Lamiaceae*
Myosotis alpestris	*2447*	*Boraginaceae*
Myosotis arv. arvensis	*2451*	*Boraginaceae*
Myosotis scorpioides	*2441*	*Boraginaceae*
Narcissus poe. radiiflorus	*695*	*Amaryllidaceae*
Narcissus pse. pseudonarcissus	*691*	*Amaryllidaceae*
Onobrychis viciifolia	*1817*	*Fabaceae*
Ononis repens	*1704*	*Fabaceae*
Ornithogalum umbellatum	*656*	*Liliaceae*
Parnassia palustris	*1525*	*Saxifragaceae*
Petasites hyb. hybridus	*3040*	*Asteraceae*
Peucedanum cervaria	*2218*	*Apiaceae*
Peucedanum palustre	*2225*	*Apiaceae*
Phleum pra. pratense	*222*	*Poaceae*
Phyteuma orbiculare	*2899*	*Campanulaceae*
Phyteuma spi. spicatum	*2906*	*Campanulaceae*
Picris hie. hieracioides	*3269*	*Asteraceae*
Pimpinella major v. major	*2245*	*Apiaceae*
Pimpinella saxifraga	*2246*	*Apiaceae*
Plantago lanceolata	*2761*	*Plantaginaceae*
Plantago maj. major	*2758*	*Plantaginaceae*
Plantago media	*2760*	*Plantaginaceae*
Poa alpina	*313*	*Poaceae*
Poa annua	*307*	*Poaceae*

Poa pratensis	*324*	*Poaceae*
Poa tri. trivialis	*309*	*Poaceae*
Polygala amarella	*1932*	*Polygalaceae*
Polygala vulgaris	*1934*	*Polygalaceae*
Polygonum aviculare	*899*	*Polygonaceae*
Polygonum bistorta	*897*	*Polygonaceae*
Polygonum lapathifolium	*908*	*Polygonaceae*
Polygonum persicaria	*907*	*Polygonaceae*
Potentilla ans. anserina	*1580*	*Rosaceae*
Potentilla erecta	*1606*	*Rosaceae*
Potentilla recta	*1587*	*Rosaceae*
Potentilla reptans	*1605*	*Rosaceae*
Potentilla tabernaemontani	*1601*	*Rosaceae*
Primula ela. elatior	*2298*	*Primulaceae*
Primula ver. veris	*2300*	*Primulaceae*
Primula vul. vulgaris	*2297*	*Primulaceae*
Prunella gra. grandiflora	*2495*	*Lamiaceae*
Prunella vulgaris	*2494*	*Lamiaceae*
Pulmonaria montana	*2438*	*Boraginaceae*
Pulmonaria officinalis	*2434*	*Boraginaceae*
Quercus robur H	*7005*	*Fagaceae*
Ranunculus aconitifolius	*1171*	*Ranunculaceae*
Ranunculus acr. acris	*1207*	*Ranunculaceae*
Ranunculus acr. friesianus	*1206*	*Ranunculaceae*
Ranunculus arvensis	*1181*	*Ranunculaceae*
Ranunculus auricomus	*1185*	*Ranunculaceae*
Ranunculus bul. bulbosus	*1192*	*Ranunculaceae*
Ranunculus fla. flammula	*1178*	*Ranunculaceae*
Ranunculus montanus	*1202*	*Ranunculaceae*
Ranunculus nem. nemorosus	*1195*	*Ranunculaceae*
Ranunculus nem. serpens	*1194*	*Ranunculaceae*
Ranunculus repens	*1193*	*Ranunculaceae*
Raphanus raphanistrum	*1335*	*Brassicaceae*
Rhinanthus alectorolophus	*2694*	*Scrophulariaceae*
Rhinanthus minor	*2699*	*Scrophulariaceae*
Rosa canina H	*7175*	*Rosaceae*
Rubus caesius H	*7095*	*Rosaceae*
Rubus fruticosus H	*7151*	*Rosaceae*
Rubus saxatilis	*1608*	*Rosaceae*
Rumex acetosa	*874*	*Polygonaceae*
Rumex acetosella	*871*	*Polygonaceae*
Rumex conglomeratus	*885*	*Polygonaceae*
Rumex crispus	*884*	*Polygonaceae*
Rumex obt. obtusifolius	*888*	*Polygonaceae*
Salvia pratensis	*2477*	*Lamiaceae*
Sambucus ebulus	*2823*	*Caprifoliaceae*

Sanguisorba min. minor	*1538*	*Rosaceae*
Sanguisorba officinalis	*1536*	*Rosaceae*
Scabiosa col. columbaria	*2879*	*Dipsacaceae*
Scirpus sylvaticus	*436*	*Cyperaceae*
Scrophularia nodosa	*2663*	*Scrophulariaceae*
Sedum acre	*1476*	*Crassulaceae*
Senecio erucifolius	*3094*	*Asteraceae*
Senecio hel. helenitis	*3075*	*Asteraceae*
Senecio jacobaea	*3095*	*Asteraceae*
Sherardia arvensis	*2771*	*Rubiaceae*
Silaum silaus	*2184*	*Apiaceae*
Silene alba	*955*	*Caryophyllaceae*
Silene dioica	*954*	*Caryophyllaceae*
Silene vul. vulgaris	*965*	*Caryophyllaceae*
Sinapis arvensis	*1336*	*Brassicaceae*
Sisymbrium officinale	*1393*	*Brassicaceae*
Solidago vir. virgaurea	*3138*	*Asteraceae*
Sonchus arv. arvensis	*3298*	*Asteraceae*
Sonchus asper	*3296*	*Asteraceae*
Sonchus oleraceus	*3295*	*Asteraceae*
Sorbus aria H	*7071*	*Rosaceae*
Stachys alpina	*2522*	*Lamiaceae*
Stachys officinalis	*2527*	*Lamiaceae*
Stachys sylvatica	*2521*	*Lamiaceae*
Stellaria graminea	*1007*	*Caryophyllaceae*
Stellaria holostea	*1005*	*Caryophyllaceae*
Stellaria med. media	*1002*	*Caryophyllaceae*
Succisa pratensis	*2864*	*Dipsacaceae*
Taraxacum officinale	*3272*	*Asteraceae*
Tetragonolobus maritimus	*1767*	*Fabaceae*
Teucrium chamaedrys	*2468*	*Lamiaceae*
Thlaspi perfoliatum	*1268*	*Brassicaceae*
Thymus pra. polytrichus	*2554*	*Lamiaceae*
Thymus pra. praecox	*2553*	*Lamiaceae*
Thymus pulegioides	*2556*	*Lamiaceae*
Tragopogon pra. orientalis	*3239*	*Asteraceae*
Tragopogon pra. pratensis	*3240*	*Asteraceae*
Trifolium campestre	*1710*	*Fabaceae*
Trifolium dubium	*1711*	*Fabaceae*
Trifolium hyb. elegans	*1720*	*Fabaceae*
Trifolium med. medium	*1735*	*Fabaceae*
Trifolium micranthum	*1712*	*Fabaceae*
Trifolium montanum	*1718*	*Fabaceae*
Trifolium ochroleucon	*1736*	*Fabaceae*
Trifolium pratense	*1737*	*Fabaceae*
Trifolium repens	*1723*	*Fabaceae*

Trisetum flavescens	*277*	*Poaceae*
Trollius europaeus	*1120*	*Ranunculaceae*
Tussilago farfara	*3043*	*Asteraceae*
Urtica dioica	*851*	*Urticaceae*
Valeriana dio. dioica	*2846*	*Valerianaceae*
Valeriana off. officinalis	*2848*	*Valerianaceae*
Valerianella eriocarpa	*2858*	*Valerianaceae*
Valerianella locusta	*2855*	*Valerianaceae*
Veratrum album	*4015*	*Liliaceae*
Verbascum nig. nigrum	*2597*	*Scrophulariaceae*
Veronica agrestis	*2632*	*Scrophulariaceae*
Veronica arvensis	*2624*	*Scrophulariaceae*
Veronica aus. teucrium	*2606*	*Scrophulariaceae*
Veronica beccabunga	*2602*	*Scrophulariaceae*
Veronica cha. chamaedrys	*2614*	*Scrophulariaceae*
Veronica hed. hederifolia	*2636*	*Scrophulariaceae*
Veronica officinalis	*2615*	*Scrophulariaceae*
Veronica persica	*2633*	*Scrophulariaceae*
Veronica ser. serpyllifolia	*2621*	*Scrophulariaceae*
Vicia cracca	*1825*	*Fabaceae*
Vicia hirsuta	*1821*	*Fabaceae*
Vicia sat. nigra	*1844*	*Fabaceae*
Vicia sat. sativa	*1840*	*Fabaceae*
Vicia sepium	*1835*	*Fabaceae*
Vincetoxicum hirundinaria	*2399*	*Asclepiadaceae*
Viola arvensis	*2052*	*Violaceae*
Viola hirta	*2065*	*Violaceae*
Viola tri. tricolor	*2053*	*Violaceae*