



HAL
open science

Résilience des services écosystémiques à l'échelle du paysage : un cadre conceptuel et une analyse pour un socio-écosystème de montagne

Caroline Devaux

► To cite this version:

Caroline Devaux. Résilience des services écosystémiques à l'échelle du paysage : un cadre conceptuel et une analyse pour un socio-écosystème de montagne. *Ecologie, Environnement*. Université Grenoble Alpes, 2016. Français. NNT : 2016GREAV002 . tel-01325282

HAL Id: tel-01325282

<https://theses.hal.science/tel-01325282v1>

Submitted on 2 Jun 2016

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.

THÈSE

Pour obtenir le grade de

DOCTEUR DE L'UNIVERSITÉ GRENOBLE ALPES

Spécialité : **Biodiversité – Ecologie - Environnement**

Arrêté ministériel : 7 août 2006

Présentée par

Caroline DEVAUX

Thèse dirigée par **Sandra LAVOREL**

préparée au sein du **Laboratoire d'ECologie Alpine**
dans **l'École Doctorale Chimie et Sciences du Vivant**

Résilience des services écosystémiques à l'échelle du paysage

Un cadre conceptuel et une analyse pour un socio-écosystème de montagne

Thèse soutenue publiquement le **1^{er} mars 2016**,
devant le jury composé de :

Mme Anne BONIS

Chargée de recherche à l'Université de RENNES I, FRANCE
(Rapporteur)

M. Bernard AMIAUD

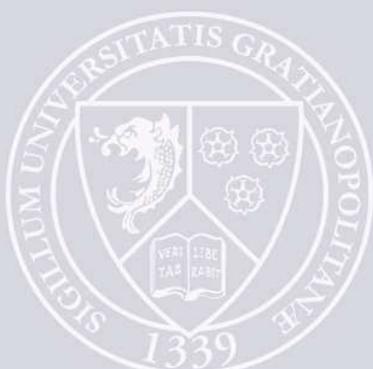
Professeur de seconde classe à l'Université de LORRAINE, NANCY,
FRANCE (Rapporteur)

M. Jean-Jacques BRUN

Directeur de recherche de première classe à l'IRSTEA de GRENOBLE,
FRANCE (Président, Examineur)

M. Grégory LOUCOUGARAY

Chargé de recherche de première classe à l'IRSTEA de GRENOBLE,
FRANCE (Examineur)



Résilience des services écosystémiques à l'échelle du paysage

**Un cadre conceptuel et une analyse pour
un socio-écosystème de montagne**

Remerciements

J'aimerais remercier toutes les personnes qui m'ont aidée durant mes 3 années de thèse, que ce soit du point de vue théorique, du terrain et laboratoire ou des analyses de données, ont eu une influence dans la direction de l'avancement des travaux, ont aidé à la logistique, ont évalué les travaux, ou tout simplement m'ont soutenue dans les moments difficiles : ce n'est pas mince affaire ! En effet, tant de personnes ont participé à tous les niveaux que j'ai peur d'en oublier. Je ne suis de plus pas très à l'aise avec ce genre d'exercice. Je pense cependant que l'important est d'avoir remercié toutes ces personnes au bon moment ! Mais bien sûr : MERCI à tous ceux qui se reconnaîtront !

Une bonne partie de mes remerciements se doit d'être adressée aux personnes de mon entourage privé, mes amis, ma famille, mon fiancé, principalement pour leur immense soutien. Je préfère cependant ne pas m'éparpiller ici dans le détail de ces remerciements que je garde pour le cadre privé, et prendre le temps de remercier l'ensemble des collègues que j'ai rencontrés durant ces trois années de travail, en particulier au Laboratoire d'ECologie Alpine, mais aussi dans beaucoup d'autres lieux.

Merci à Sandra de m'avoir fait confiance pour mener à bien une des thèses du projet REGARDS, m'avoir permis de suivre le cheminement qui me correspondait le plus en m'engageant dans l'étude d'un concept scientifique récent et discuté dans la littérature, m'avoir aiguillée à travers toutes les étapes, pour son aide sur le terrain, et pour les coups de pouces dans les moments où le travail avançait avec difficultés.

Merci à Amélie, Adeline, Clémence, Coline, Emilie, Elise, Iris, Laure, Marine, Maud, Océane, Lionel, Pierre G. et Rémy pour leur aide de tous les jours face à mes interrogations.

Merci à Pénélope dont je prenais en quelque sorte la suite de m'avoir aiguillée dans les débuts de la bibliographie et l'appropriation des données qu'elle a laissé après sa thèse.

Merci à Marie-Pascale de m'avoir épaulée pour les étapes de préparation du terrain et pour les aspects de botanique et de mesures de traits végétaux sur le terrain.

Merci à Rolland pour son aide à la reconnaissance des espèces végétales qui nous étaient inconnues.

Merci à Ricarda, Mickaël et Patrice pour leur aide sur le terrain et au laboratoire.

Merci à Cindy pour son aide et ses conseils au laboratoire.

Merci à Raphaëlle et l'équipe du CEFE à MONTPELLIER qui m'ont accueillie pour une des étapes des analyses au laboratoire.

Merci à Daniel et Grégory pour leur aide dans la vérification de résultats surprenants en laboratoire en ce qui concerne la digestibilité du fourrage.

Merci à Karl pour son aide sur le terrain et ses conseils en statistiques.

Merci à Lionel pour son aide sur le terrain et au laboratoire, ainsi que pour l'utilisation du logiciel R et pour nos échanges sur le concept de résilience.

Merci à Clémence, Coline et Emilie pour leur aide pour l'utilisation du logiciel ArcGIS.

Merci à Rémy pour son aide pour l'utilisation des logiciels ArcGIS et R.

Merci à Julien pour son aide pour l'utilisation du logiciel ArcGIS, pour ses conseils de photo-interprétation, et pour m'avoir aidé dans l'acquisition de données.

Merci à Jacky pour son aide en ce qui concerne la reconnaissance des différents types de prairies à partir de photos.

Merci à Jérémie pour ses conseils de photo-interprétation.

Merci à Pierre B. de V. et Frédéric B. pour leur aide en statistiques.

Merci à Laure, Maud et Loïc pour leur conseil en ce qui concerne les indices de diversité.

Merci à Tamara pour ses conseils de lecture.

Merci à Jean-Christophe de m'avoir aidée à comprendre comment fonctionnent les calculs pour déterminer le taux d'humidité d'un sol et autres caractéristiques associées.

Merci à Jean-Christophe et Arnaud pour leur aide dans la présentation graphique des résultats statistiques.

Merci à Ceres et Iris pour nos "discussions résilience".

Merci au groupe de travail sur la résilience des services écosystémiques du projet REGARDS, Marina, Sandra, Ulrike, Uta, Georg et Karl, pour les nombreuses discussions ayant abouti à la construction du cadre conceptuel des gammes opérationnelles, pour l'analyse des données, l'interprétation des résultats et l'écriture d'un article.

Merci à Berta de m'avoir éclairée sur les définitions de connectivité et modularité.

Merci à Baptiste et Laurent pour les discussions ayant contribué à l'orientation de mes travaux de thèse.

Merci à M. BOÏTTE, M. LESTOURNELLE et M. PLEINDOUX d'avoir accepté un entretien concernant l'agriculture et l'irrigation sur la commune du MONETIER-LES-BAINS.

Merci à Marine pour son aide lors de ces entretiens et en ce qui concerne leur préparation et analyse.

Merci à Adeline, Clémence, Emilie, Iris, Océane, Sandra, Karl, Lionel, Nicolas et Rémy pour leur aide dans mes différentes répétitions de soutenance.

Merci à BiodivERsA pour le financement du projet REGARDS dans lequel s'inscrit ma thèse.

Merci à la Station Alpine Joseph Fourier : grâce à leurs actions au col du Lautaret auprès des acteurs locaux, il nous est possible d'aller réaliser nos mesures de terrain dans les parcelles agricoles et de rencontrer des acteurs locaux ; de plus la mise à disposition de leurs locaux nous facilite le terrain, puisqu'on peut réaliser les premières analyses dans leur laboratoire et loger sur place.

Merci aux équipes administrative et informatique pour toute la logistique nécessaire à une thèse.

Merci à Irène, Pénélope, Ulrike, David, Grégory, Jacky, Jean-Christophe, Karl, Laurent d'avoir participé à l'un de mes comités de suivi de thèse, et pour toutes les discussions et conseils échangés à ces occasions.

Merci à mon jury de thèse, Anne, Bernard, Grégory et Jean-Jacques d'avoir accepté d'évaluer ma thèse, et de s'être déplacé pour m'écouter présenter mes travaux.

Avant-propos

Cette thèse se situe dans le cadre d'un projet européen, le projet REGARDS, RESilience of marginal GrAsslands and biodiveRsity management Decision Support, financé par BiodivERsA¹.

Son but est de démêler les mécanismes renforçant la résilience des socio-écosystèmes de prairies marginales aux changements globaux, environnementaux et sociaux, afin d'améliorer la résilience socio-écologique, du niveau du paysage jusqu'au niveau régional. Ce projet s'articule autour de 6 groupes de travail, qui s'intéressent à des aspects écologiques, sociologiques ou à l'interface entre ces deux sciences, et regroupe des partenaires travaillant en Allemagne, Autriche, Belgique, France et Norvège. L'échelle centrale du projet est l'échelle du paysage, ou du territoire, à travers 3 sites d'étude (Le Lautaret, Alpes françaises ; Stubai Valley, Alpes autrichiennes ; Oppdal, Norvège).

Il suit le projet VITAL (aussi financé par BiodivERsA), qui avait pour objectif de produire un modèle conceptuel des relations entre la biodiversité du sol, des plantes et les services écosystémiques par une approche traits fonctionnels dans les prairies de montagnes, dans un contexte de changements globaux (scénarisation).

¹ www.biodiversa.org

Table des matières

INTRODUCTION.....	1
1 – Contexte de l'étude et principaux concepts	2
2 – Présentation de la problématique et du site d'étude et appropriation des concepts de services écosystémiques et de résilience.....	6
2.1 – Présentation du site d'étude	7
2.2 – Les services écosystémiques étudiés	13
2.3 – Notre compréhension de la résilience.....	15
3 – Cadre conceptuel, objectifs et plan de la thèse.....	16
3.1 – Cadre conceptuel.....	16
3.2 – Objectifs et plan.....	17
CHAPITRE 1 :	25
1.1 – Cadre théorique	26
1.2 – Définitions	30
1.2.1 – Origine.....	31
1.2.2 - Qu'apportent les notions de bassins d'attraction et d'espace d'états ?	32
1.2.3 – Adaptation de la définition de résilience aux socio-écosystèmes.....	34
1.3 – Importance des échelles	36
1.3.1 – Echelle organisationnelle – panarchie	37
1.3.2 – Echelle temporelle.....	38
1.4 – Comment étudier la résilience ?	39
1.4.1 – La résilience spécifique.....	39
1.4.2 – La résilience générale.....	43
1.4.2.1 – Des attributs des systèmes leur conférant leur résilience	43
1.4.2.2 – Un attribut particulier : la diversité fonctionnelle.....	45
CHAPITRE 2 :	55
2.1 – Approche descriptive : les « gammes opérationnelles »	57
2.2 – Approche analytique : la diversité fonctionnelle	62
2.2.1 – Hypothèse de travail.....	62
2.2.2 – Indicateurs des potentiels des quatre composantes de la résilience	63
2.2.2.1 – Indicateurs basés sur le concept de divergence des traits fonctionnels.....	64
2.2.2.2 – Indicateurs basés sur le concept de redondance des traits fonctionnels	66

CHAPITRE 3 :	73
3.1 – Méthodes.....	74
3.1.1 – Cartes d'utilisation des terres	74
3.1.2 – Mesures de terrain	77
3.1.2.1 – Communautés végétales.....	78
3.1.2.2 – Traits fonctionnels	79
3.1.2.3 – Caractéristiques des sols.....	80
3.1.3 – Analyses au laboratoire	80
3.1.3.1 – Traits fonctionnels	80
3.1.3.2 – Caractéristiques des sols.....	82
3.1.4 – Collecte bibliographique de données	83
3.1.5 – Estimation des valeurs de traits à l'échelle de la communauté.....	84
3.2 – Présentation et analyse des utilisations des terres des trois sites.....	84
3.3 – Présentation et analyse des valeurs de traits échantillonnées sur le terrain	88
3.4 – Modèles de services	94
3.5 – Présentation et analyse des valeurs de services fournies par les trois sites	99
3.6 – Discussion reliant les traits et les services, conclusion	105
CHAPITRE 4 :	121
4.1 – Méthodes.....	123
4.1.1 – Construction des quatre gammes opérationnelles.....	123
4.1.2 – Critères d'analyses	125
4.1.3 – Estimation des quatre composantes de la résilience	127
4.2 – Résultats pour la production de fourrage et la régulation du climat sur les trois sites	127
4.2.1 – Adéquation de l'approche.....	128
4.2.1 – Quantité de fourrage	132
4.2.2 – Stockage du Carbone par les sols.....	138
4.2.3 – Récapitulatif des résultats et comparaison entre services.....	141
CHAPITRE 5 :	175
5.1 – Première approche : dimension α et β de la diversité fonctionnelle.....	177
5.1.1 – Méthodes.....	177
5.1.1.1 – Indices de diversité	177
5.1.1.2 – Tests statistiques.....	180
5.1.2 – Résultats	181

5.1.2.1 – Résistance	182
5.1.2.1.1 – Nombre équivalent de l'indice de Rao	182
5.1.2.1.2 – Indice de Petchey et Gaston	183
5.1.2.1.3 – Récapitulatif des résultats et comparaison des deux indices.....	185
5.1.2.2 – Résilience.....	186
5.1.2.2.1 – Nombre équivalent de l'indice de Rao	186
5.1.2.2.2 – Indice de Petchey et Gaston	187
5.1.2.2.3 – Récapitulatif des résultats et comparaison des deux indices.....	189
5.1.2.3 – Transition.....	190
5.1.2.3.1 – Nombre équivalent de l'indice de Rao	190
5.1.2.3.2 – Indice de Petchey et Gaston	191
5.1.2.3.3 – Récapitulatif des résultats et comparaison des deux indices.....	193
5.1.3 – Discussion	195
5.2 – Deuxième approche : redondance et complémentarité des groupes fonctionnels.....	199
5.2.1 – Méthodes.....	199
5.2.2 – Résultats	202
5.2.2.1 – Villar d'Arène	202
5.2.2.2 – La Grave	209
5.2.2.3 – Le Monétier-les-Bains	216
5.2.2.4 – Discussion	221
5.3 – Discussion générale	224
CHAPITRE 6 :	253
6.1 – Synthèse de l'approche des gammes opérationnelles	254
6.2 – Synthèse de l'approche par la diversité fonctionnelle.....	257
6.3 – Confrontation des deux approches de la résilience	259
6.4 – Conclusions sur l'approche préconisée pour une étude de la résilience de la fourniture de services écosystémiques et les améliorations possibles.....	265
6.5 – Quelles améliorations pourraient être apportées à ces deux approches ?.....	270
6.5.1 – Approche de la résilience générale par la diversité fonctionnelle	270
6.5.2 – Approche de la résilience spécifique par les gammes opérationnelles	271
6.6 – Conclusion générale	276
Abstract.....	283
Résumé.....	284

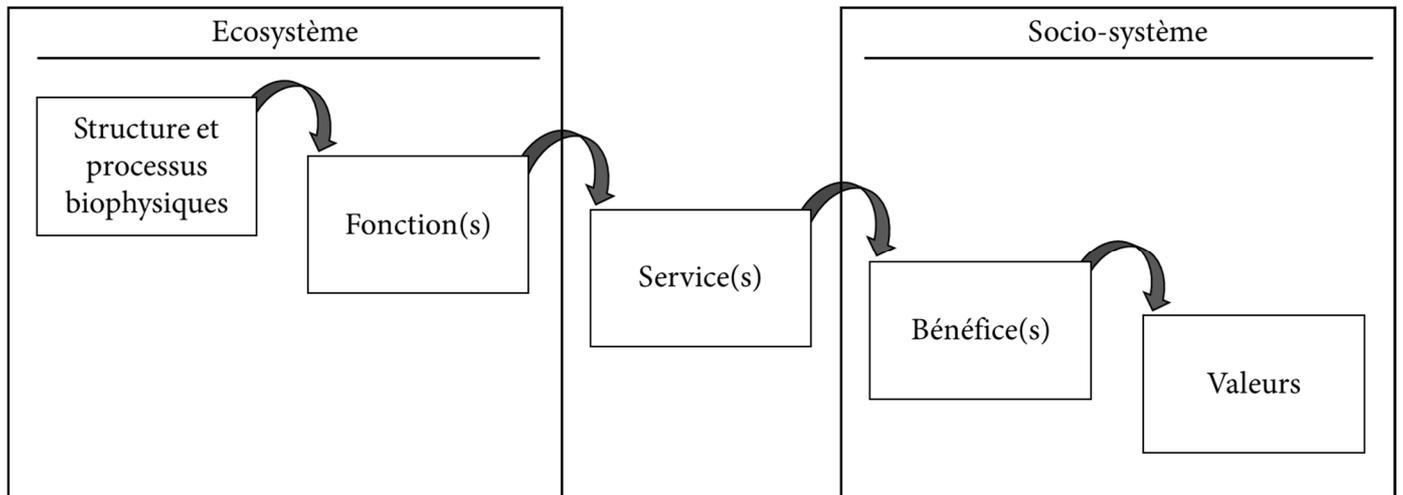
INTRODUCTION

1 – Contexte de l'étude et principaux concepts

C'est en réponse à l'insuffisance des plans de conservations de la biodiversité pour sa valeur morale (Mace et al., 2010), bien qu'il soit connu que sa perte est accélérée – en parallèle d'un changement climatique et d'interférences avec le cycle de l'azote (Rockstrom et al., 2009) – et que les conséquences de cette perte sur les propriétés des écosystèmes et le bien-être humain ne sont plus à prouver (MEA, 2005 ; Diaz et al., 2006), que le concept de services écosystémiques a pris de l'ampleur. Dans un premier temps, il a eu pour but d'attirer l'attention sur la perte de biodiversité – et la dégradation des écosystèmes – (première apparition du terme « services écosystémiques » dans le domaine de la biologie de la conservation (Ehrlich et Mooney, 1983)). Il a ensuite été utilisé comme support théorique à de nombreuses études, en particulier depuis 2005, date à laquelle a été diffusé le rapport d'évaluation des écosystèmes pour le millénaire (en anglais, « Millenium Ecosystem Assessment », MEA, 2005) (Vihervaara et al., 2010 ; Seppelt et al., 2011 ; Martinez-Harms et Balvanera, 2012 – pour plus d'informations sur l'historique de ce concept, voir Lamarque, thèse de doctorat, 2012).

Un socio-écosystème est un système dans lequel les personnes dépendent des ressources et des services fournis par les écosystèmes, et dans lequel la dynamique de ces écosystèmes est influencée, à différents degrés, par les activités humaines (Berkes et al., 2002 ; Turner et al., 2003 ; Steffen et al., 2004) (voir Figure 1). Le rapport d'évaluation des écosystèmes pour le millénaire définit les **services écosystémiques** à l'interface entre les compartiments écologique et social des socio-écosystèmes, comme « **les bénéfices que l'homme retire des écosystèmes** » (MEA, 2005).

Figure 1 – D’après Haines-Young et Potschin (2010) et Lamarque (thèse de doctorat, 2012), cascade conceptuelle plaçant les services écosystémiques à l’interface entre les compartiments écologique et social d’un socio-écosystème



Les services ont été classés par l'évaluation des écosystèmes pour le millénaire (2005) en 4 catégories :

- les **services d'approvisionnement** sont les **produits** que les peuples obtiennent des écosystèmes (par exemple, eau, nourriture, fibre, carburant ou ressources génétiques) ;
- les **services de régulation** sont les **bénéfices** que les peuples obtiennent de par la **régulation des processus des écosystèmes** (par exemple, purification de l'eau, maintenance de la qualité de l'air, régulation du climat, contrôle de l'érosion ou régulation des maladies humaines) ;
- les **services culturels** sont les **bénéfices non matériels** que les peuples obtiennent des écosystèmes (au travers d'enrichissements spirituels, développements cognitifs, réflexions, récréations et expériences esthétiques) ;
- les **services de support** (ou de soutien) sont les **services nécessaires à la production de l'ensemble des autres services écosystémiques** (comme la production primaire ou d'oxygène, ou encore la formation des sols).

Cependant, l'augmentation continue du nombre d'*Homo sapiens* (la population humaine a plus que triplé durant les 100 dernières années²) et de sa demande en services écosystémiques, sur une planète aux ressources limitées, a abouti à un déséquilibre entre la demande et la fourniture (Reid, préface de Walker et Salt, 2006), et une augmentation de la probabilité de grands changements non linéaires et potentiellement irréversibles (IPCC, 2007). C'est dans ce contexte qu'est apparu le concept de **résilience** des socio-écosystèmes, principalement porté par un groupe de scientifiques, écologues et sociologues, réunis dans le réseau « Resilience Alliance³ », fondé en 1999. La théorie de la résilience date des années 1970, avec notamment l'apparition de ce terme pour la première fois en écologie dans les travaux de Holling en 1973, dans lesquels il définit la résilience comme « **une mesure de la capacité des [éco]systèmes à absorber les changements des variables d'état, variables de forçage et paramètres, et à persister** », et qui a évolué vers la façon dont la « Resilience Alliance » la conçoit actuellement, à savoir comme « **la capacité d'un socio-écosystème à absorber les ou résister aux perturbations et autres stress de manière à ce que le système reste dans le même régime et maintienne l'essentiel de sa structure et de ses fonctions** », en incorporant les **capacités d'auto-organisation, apprentissage et adaptation** (Holling, 1973 ; Gunderson et Holling, 2002; Walker et al., 2004). Il existe un grand nombre de définitions de la résilience dans la littérature, qui peuvent être regroupées en trois principaux types, présentés ci-après. Le premier chapitre de cette thèse fait un état de l'art du concept de résilience, le lecteur peut donc s'y référer pour plus de détails. La résilience dite **écologique**, dont la définition est basée sur celle d'Holling (1973) et réfère à une **ampleur de perturbation** qu'un système peut absorber sans changer d'état, et la résilience dite **ingénierique**, définie par Pimm (1984), qui réfère au **temps** nécessaire à un système pour **revenir** à l'équilibre après un choc, en d'autres termes, à l'état pré-perturbation, sont les plus anciennes définitions de la résilience, soulevant des concepts clairs et permettant une mesure directe de la résilience, dès lors qu'il est possible de détecter le seuil entre deux états (pas toujours facile dans les systèmes naturels) (Holling, 1996 ; Standish et al., 2014 ; Quinlan et al., 2015). Standish et al. (2014) regrettent cependant

² <http://www.statistiques-mondiales.com>

³ <http://www.resalliance.org>

qu'au fil des années, ces définitions explicites se soient transformées en concepts assez vagues mais attrayants, qui peuvent être regroupés en un troisième type de définition de la résilience, dite **socio-écologique**, tirée de Carpenter et al. (2001) et qui se rapproche de la conception de la « Resilience Alliance », à savoir qu'en plus de considérer l'**ampleur de perturbation** qu'un système peut absorber sans changer d'état (définition écologique), la définition socio-écologique inclut aussi la **capacité** du système à **apprendre, s'adapter et s'auto-organiser** (Quinlan et al., 2015).

Ainsi, il y a une forte démarcation dans la bibliographie entre les auteurs qui tentent tant bien que mal de **mesurer** la résilience, exercice difficile à cause de l'écart entre la théorie (très large au vu du nombre de définitions de la résilience) et la mise en pratique de la résilience sur le terrain qui aboutit généralement à des mesures réalisées qui ne correspondent pas au cadre conceptuel mis en place (Standish et al., 2014), et les auteurs qui ne voient pas la résilience comme « un simple chiffre ou un résultat », mais comme une propriété du système qui dépend des questions posées et des parties du système étudiées (Walker et Salt, 2012), ce qui conduit non pas à une mesure mais à une **évaluation** de la résilience (compréhension des dynamiques du système – Quinlan et al., 2015).

Dans ce contexte, il est indispensable que chaque auteur indique quelle définition de la résilience il adopte et comment il compte la mesurer ou l'évaluer. Quelques premiers éléments permettant d'expliquer notre compréhension de la résilience sont présentés dans la suite de cette introduction et plus de détails sont donnés dans le chapitre 2 de la thèse qui a pour but de présenter l'approche de la résilience utilisée dans cette étude.

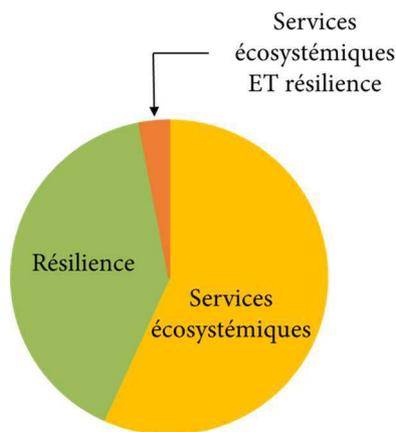
2 – Présentation de la problématique et du site d'étude et appropriation des concepts de services écosystémiques et de résilience

Les prairies semi-naturelles sont un des socio-écosystèmes qui abrite la plus grande diversité spécifique végétale en Europe. Ceci est dû à la conjonction de plusieurs facteurs que sont l'utilisation de méthodes d'agriculture traditionnelle, les contraintes biophysiques et l'hétérogénéité naturelle (Eriksson et al., 2002; Poschold & WallisDeVries, 2002). Face aux changements globaux de l'environnement, comme le réchauffement climatique, ou socio-économiques, comme les changements de gestion des terres, ces socio-écosystèmes subissent de profondes transformations (Steffen et al., 2004). C'est pourquoi la communauté scientifique porte un grand intérêt à comprendre le fonctionnement de ces socio-écosystèmes. Particulièrement en montagne, le réchauffement climatique aura de lourdes conséquences sur les écosystèmes et les études de scénarisation indiquent qu'il pourrait accélérer l'abandon des pratiques traditionnelles d'élevage et les tendances récentes en réponse aux changements socio-économiques (Lamarque, thèse de doctorat, 2012). Ainsi les zones près des villages et en fond de vallée peuvent connaître une intensification, tandis que les zones en altitude sont délaissées ou gérées de manière extensive.

C'est dans ce contexte de compréhension du fonctionnement de ces socio-écosystèmes originaux et d'évaluation de leur vulnérabilité à ces changements, ou au contraire de leur capacité d'adaptation, particulièrement en termes de fourniture de services écosystémiques, que se place ma thèse qui a pour objectif général de **développer un cadre conceptuel et méthodologique pour étudier la résilience de la fourniture de services écosystémiques, considéré comme un indicateur de la résilience d'un socio-écosystème**. Ce cadre conceptuel est testé sur un ensemble de services fournis par les prairies subalpines du col du Lautaret.

Cette étude trouve toute sa légitimité au vu du nombre de publications dans le domaine de l'écologie sur les sujets des services écosystémiques ou de la résilience par rapport au nombre de publications ayant trait à ces deux concepts (voir Figure 2).

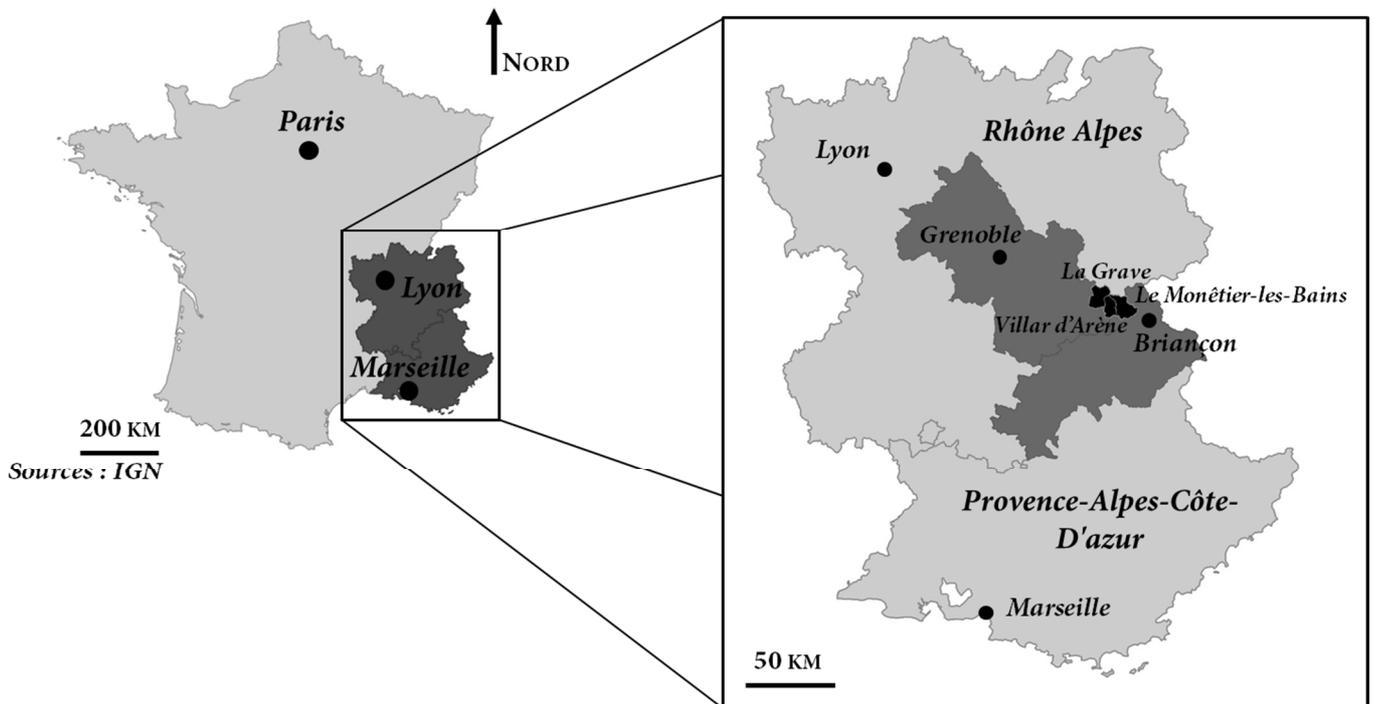
Figure 2 – Diagramme circulaire représentant le nombre de publications dans le domaine de l'écologie selon leur sujet, à savoir services écosystémiques, résilience ou les deux : recherche personnelle dans Web of Science (décembre 2015), avec les mots clés « services écosystémiques », « résilience » ou les deux



2.1 – Présentation du site d'étude

Notre zone d'étude est un agro-écosystème de prairies alpines, située dans les Alpes françaises (massif des Ecrins), dans la zone intermédiaire entre les Alpes internes et les Alpes externes, aux alentours du col du Lautaret (el. 2058 m.), entre Grenoble et Briançon (Figure 3).

Figure 3 – Carte présentant les sites d'études



Plus particulièrement, nous avons étudié les parcelles agricoles des trois communes de Villar d'Arène (zone d'étude de Lamarque, thèse de doctorat : nombreuses connaissances et données ; altitude environ 1660 m.), La Grave (altitude environ 1500 m.), et Le Monétier-les-Bains (altitude environ 1500 m.). En prenant le col du Lautaret comme point de référence, Villar d'Arène et La Grave sont toutes deux du côté de l'Oisans (vallée de La Romanche), alors que Le Monétier-les-Bains est dans le Briançonnais (vallée de la Guisane). La majorité des zones agricoles de ces trois communes font partie de la zone d'adhésion du Parc National des Ecrins. Les zones agricoles étudiées à Villar d'Arène et La Grave se situent sur leurs adrets (versant de la vallée exposé au Sud), alors que leurs ubacs (versant de la vallée exposé au Nord) sont principalement constitués de forêts de mélèzes. En ce qui concerne le Monétier-les-Bains, la majorité des zones de fauche se situent sur l'adret, mais l'ubac en comptabilise tout de même quelques-unes, particulièrement dans la zone la plus basse de la commune, ainsi que de grandes zones de pâturage, en alpage ou sous forêts, c'est pourquoi l'ensemble de la commune a été gardé pour cette étude.

Il existe des différences notables entre ces deux groupes de communes, principalement du point de vue social, mais aussi dans une moindre mesure environnemental, d'où l'intérêt de les étudier afin de pouvoir comparer les résultats. Premièrement, Villar d'Arène et La Grave sont deux communes principalement agricoles (présence caractéristique de terrasses encore entretenues), alors qu'au Monétier-les-Bains, c'est le tourisme qui représente la principale activité économique (notamment avec les stations de Serre-Chevalier). En effet, Girel et al. (2010) précisent que « l'agriculture est restée vivace à Villar d'Arène », malgré une diminution du nombre d'agriculteurs, une augmentation des tailles des exploitations restantes et une sélection des zones d'agriculture pour les terrains les plus faciles d'accès. Ceci se voit entre autre par la progression de la forêt, très faible à Villar d'Arène, mais assez forte dans la vallée de la Guisane (terrasses colonisées par la forêt de mélèze – Girel et al., 2010). De plus, les éleveurs du Monétier-les-Bains affirment que le climat y est plus sec que dans les deux autres communes (Comm. Pers., éleveur au Monétier-les-Bains, le 04/06/2013 ; mémoire de master de Gabillet, 2013).

En moyenne sur les trois communes, la pluviométrie annuelle ne dépasse pas les 960 mm, dont 18% correspondent à la saison estivale ; les températures varient fortement entre l'hiver et l'été (entre -7,4°C en février et 19,5°C en juillet, à proximité du col) (Thèse de doctorat de Quétier, 2006). En raison de ces précipitations et températures globalement faibles, accentuées par une fonte des neiges généralement tardive (fin avril voire mai), la saison de végétation s'étend au plus sur 6 mois (Quétier, thèse de doctorat, 2006).

L'agriculture sur les trois communes correspond principalement à des élevages ovins et bovins pour la production de viande, ainsi qu'à un élevage de génisses à destination des régions Savoie et Haute-Savoie, zones de production laitière (Appellations d'Origine Contrôlée Beaufort et Reblochon) (Deboeuf, 2009 ; Girel et al., 2010). Pendant la saison estivale (du 15 juin au 15 octobre environ), les animaux des éleveurs locaux ou en transhumance paissent en alpage, alors qu'ils se nourrissent dans d'anciens prés de fauche ou sur les pâturages d'intersaisons au début (mai) et à la fin (octobre-novembre) de la saison d'estive (Girel et al., 2010 ; Quétier, thèse de doctorat, 2006). Les prairies de fauche, lorsqu'elles sont mécanisables,

permettent de constituer des réserves de foin pour alimenter les troupeaux pendant la saison hivernale (Quétier, thèse de doctorat, 2006).

Les différents types d'utilisation des terres agricoles ont été classés en « trajectoires », définies non seulement par la gestion actuelle des prairies, mais aussi par leurs usages historiques (Quétier et al., 2007b). Les trajectoires définies la première fois pour Villar d'Arène sont basées sur les changements de gestion qui ont eu lieu entre 1810 (date la plus ancienne pour laquelle des données étaient disponibles) et 2003 (Girel et al., 2010 ; Thèse de doctorat de Quétier, 2006 ; Thèse de doctorat de Lamarque, 2012), et sont les suivantes : (1) prairie fauchée et fertilisée, (2) prairie fauchée, (3) prairie pâturée, (1), (2) et (3) sont d'anciennes terrasses, c'est-à-dire des prairies dont les sols étaient labourés et utilisées pour la culture (majoritairement des céréales : froment, orge, seigle, avoine ; ou des pommes de terres – Girel et al., 2010) ou la fauche, (4) prairie d'altitude fauchée, (5) prairie d'altitude pâturée, (4) et (5) sont d'anciennes prairies de fauches, (6) alpage (zone d'altitude qui sont pâturées depuis au moins 1810). A La Grave, les mêmes trajectoires sont présentes (mémoire de master de Gos, 2009). Pour Le Monétier-les-Bains, il n'a pas été possible de remonter aussi loin dans le temps (date la plus ancienne : 1948), mais il est tout de même possible de distinguer les mêmes trois grands groupes de prairies, celles sur d'anciennes zones labourées (qui ne sont pas forcément des terrasses au Monétier-les-Bains car la vallée est plus large et offre des étendues plates), celles sur d'anciennes zones fauchées et celles sur des zones depuis longtemps pâturées. Les mêmes types de prairies qu'à Villar d'Arène et La Grave sont complétés ici par deux autres types de prairies : des prairies dont la faible intensité de pâturage entraîne une dynamique d'embroussaillage (sur d'anciennes terrasses – T12 – ou des zones de pâturages – T13) ou des prairies de pâturage sous le couvert des arbres (pâturage sous forêt ou « pré-bois » – T15).

Ces trois grands types d'anciennes utilisations des terres permettant de regrouper plusieurs types de prairies correspondent à ce que nous appelons dans la suite de cette thèse des « **méta-communautés** » (un ensemble de communautés qui sont séparées spatialement ou temporellement et interconnectées par la dispersion ; Leibold et al. 2004), c'est-à-dire un regroupement de communautés connectées dans un modèle d'états-et-transitions (voir les

Figures 4 et 5, à noter que le code couleur est le même pour les trajectoires tout au long de cette thèse). Un modèle d'états-et-transitions (Westoby et al., 1989) permet de décrire un système par l'ensemble des « états » (possibles à une certaine location ou sous certaines conditions environnementales) qu'il peut occuper et les éventuelles « transitions » (qui doivent remplir certaines conditions pour être possibles) entre eux (Quétier et al., 2007b ; Walker et Salt, 2012).

Figure 4 – D'après Quétier et al., 2007b, modèle d'états et transitions pour Villar d'Arène et La Grave : les petits rectangles aux couleurs vives correspondent aux différents modes de gestion présents dans ces deux sites, c'est-à-dire aux communautés ; les communautés reliées par au moins une transition sont regroupées en méta-communautés, représentées par les plus grands rectangles aux couleurs claires ; le grand rectangle grisé matérialise l'échelle du paysage ; les flèches pleines représentent les transitions observées sur le site ; les flèches en pointillé représentent les transitions possibles mais non observées sur le site

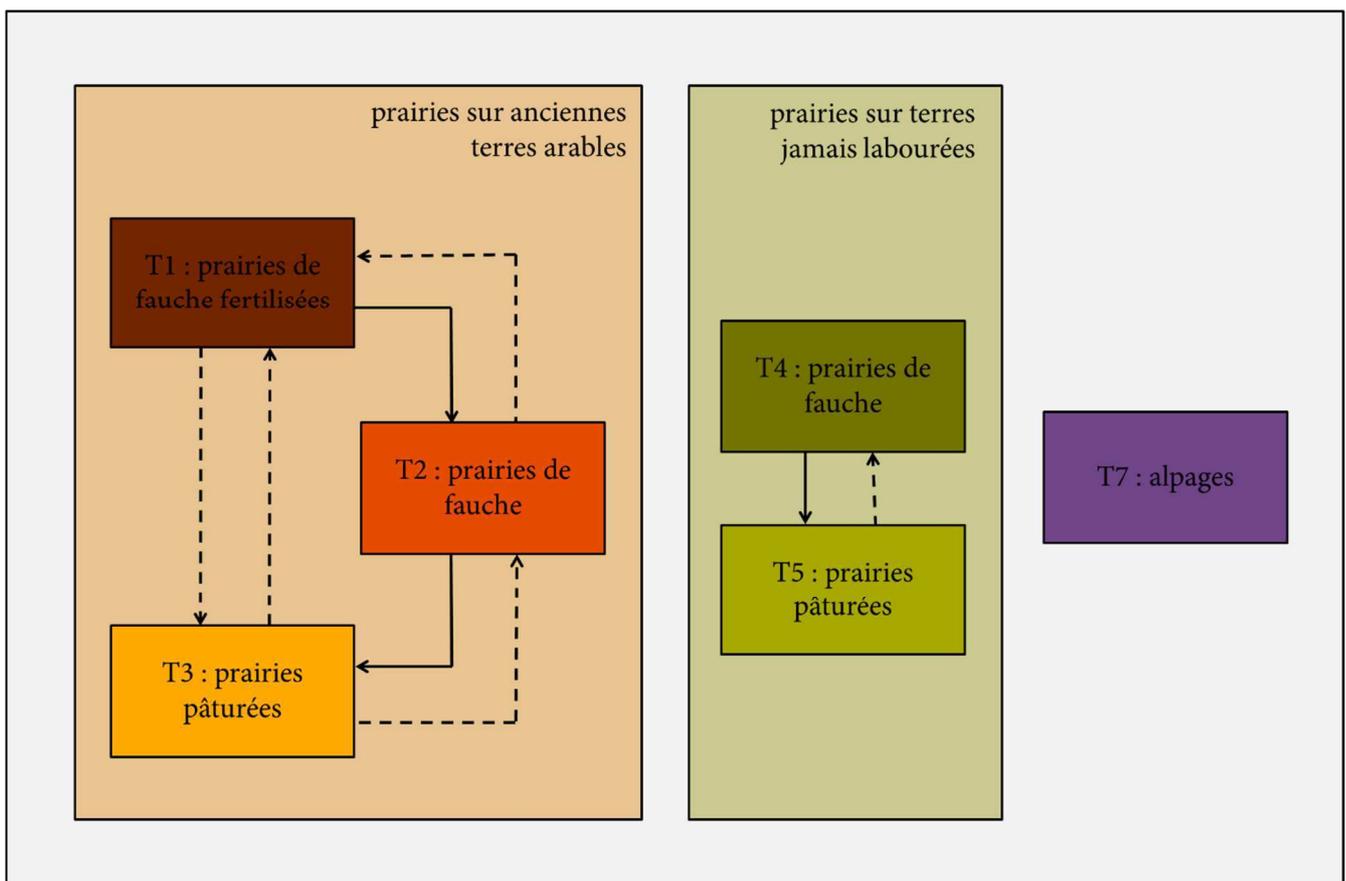
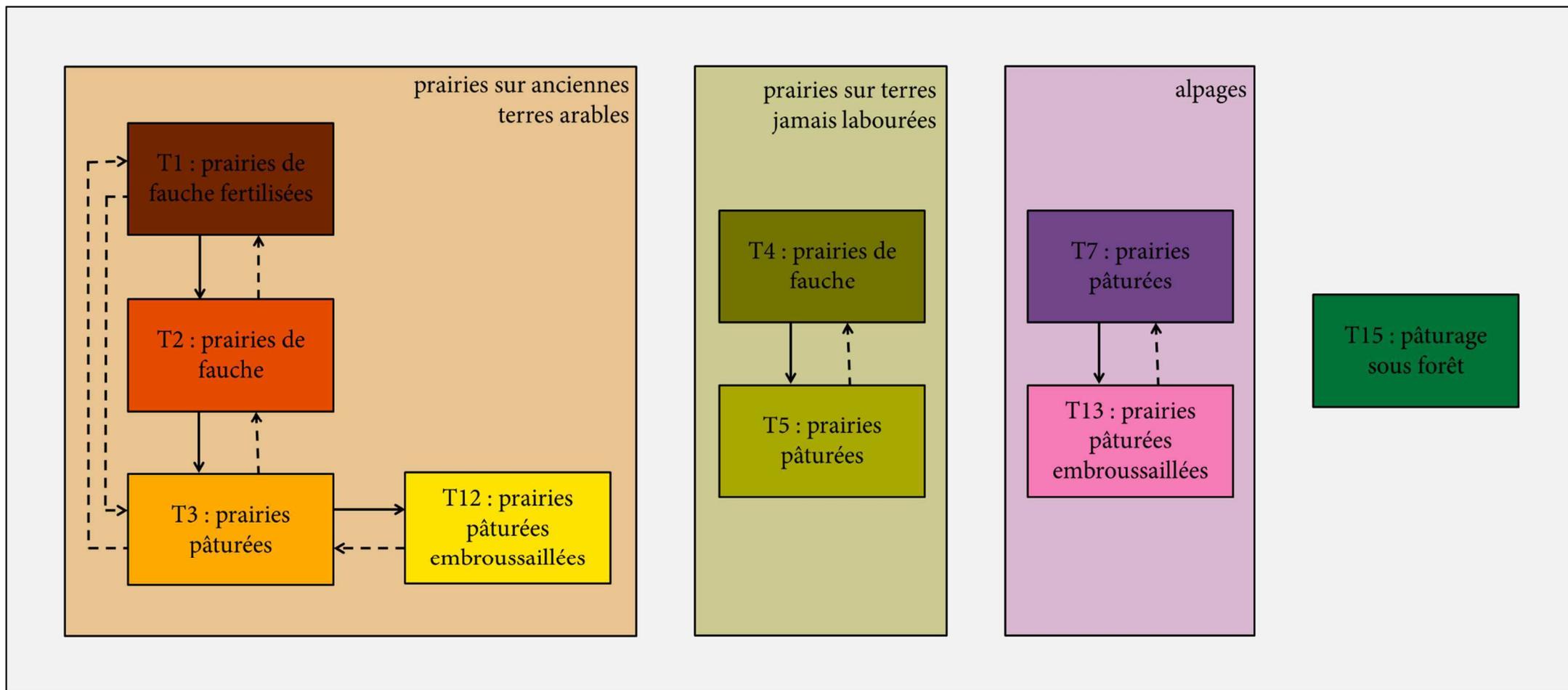


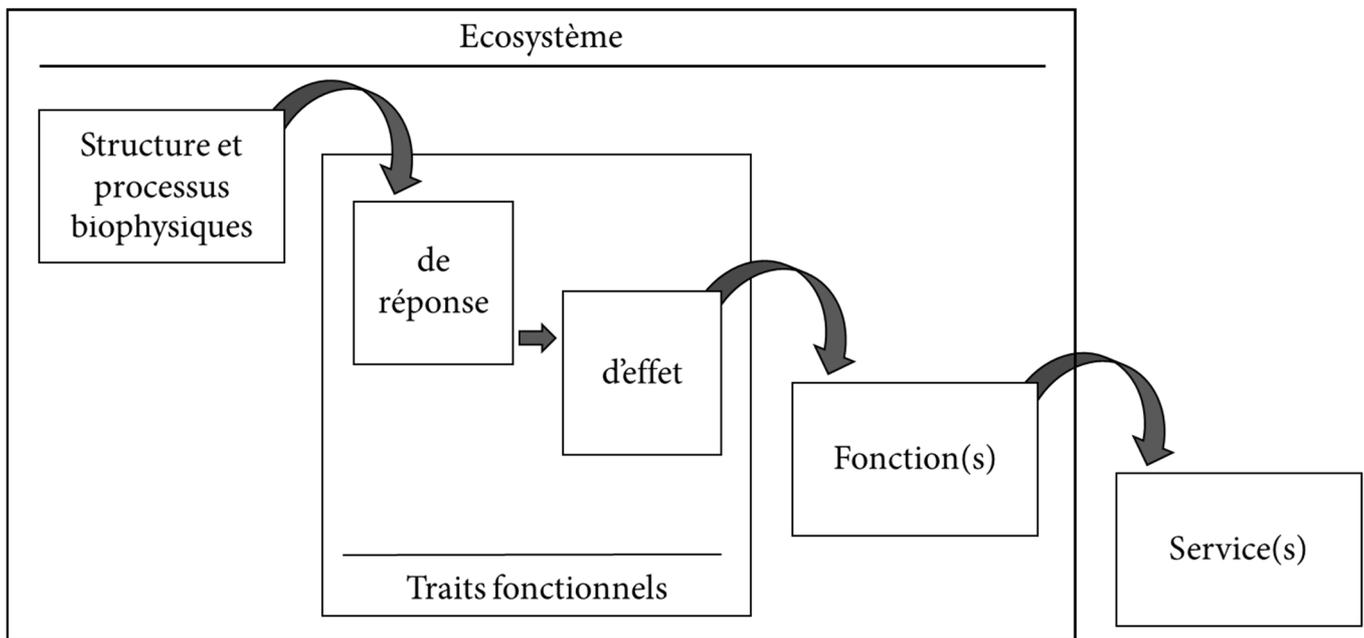
Figure 5 – Modèle d'états et transitions pour Le Monétier-les-Bains : les petits rectangles aux couleurs vives correspondent aux différents modes de gestion présents au Monétier-les-Bains, c'est-à-dire aux communautés ; les communautés reliées par au moins une transition sont regroupées en méta-communautés, représentées par les plus grands rectangles aux couleurs claires ; le grand rectangle grisé matérialise l'échelle du paysage ; les flèches pleines représentent les transitions observées sur le site ; les flèches en pointillé représentent les transitions possibles mais non observées sur le site



2.2 – Les services écosystémiques étudiés

Ces différents types de prairies sont caractérisés par des communautés végétales différentes, qui ont par conséquent, et par l'intermédiaire des traits fonctionnels des individus les constituant, des effets différents sur l'écosystème (Lavorel et Garnier, 2002). Les traits fonctionnels sont des caractéristiques morphologiques, écophysologiques ou génétiques d'un organisme (espèce végétale ou animale) qui a un lien démontré avec la fonction de l'organisme (la valeur d'un trait fonctionnel est appelée attribut – Lavorel et al., 1997). Ils peuvent définir la façon dont va répondre l'individu à son environnement (trait de réponse), et/ou influencer le fonctionnement de l'écosystème (trait d'effet) (Lavorel et Garnier, 2002), et donc la fourniture de services (Diaz et al., 2007). Ainsi, il est possible d'ajouter une étape supplémentaire à la cascade de Haines-Young et Potschin (2010 – voir Figure 6) : les facteurs biophysiques influencent le fonctionnement de l'écosystème par l'intermédiaire des traits fonctionnels (Lavorel et Garnier, 2002). Dans cette étude, nous nous intéressons uniquement à la partie écologique du socio-écosystème, et donc à la première partie de la cascade conceptuelle de Haines-Young et Potschin (2010), hormis pour la dernière étape de relation entre les fonctions des écosystèmes et les services écosystémiques, déterminées par des entrevues réalisées précédemment avec les acteurs et décideurs de la zone (Quétier et al., 2007a, 2010 ; Lamarque et al., 2011), ou des experts (par exemple Martin et al., 2009) : en d'autres termes, nous nous arrêtons à la **fourniture potentielle** de services écosystémiques (voir Figure 6).

Figure 6 – D’après Haines-Young et Potschin (2010), Lamarque (thèse de doctorat, 2012) et Lavorel et Garnier (2002), cascade d’influence entre les constituants écologiques du socio-écosystème



Dans cette étude, la fourniture de sept services des écosystèmes a pu être évaluée à Villar d’Arène, la fourniture de seulement trois d’entre eux l’est à La Grave et au Monétier-les-Bains. Les services en question, retenus suite aux évaluations sociales des acteurs et décideurs de la zone (Thèse de doctorat de Lamarque, 2012), sont les suivants :

- services d’approvisionnement : quantité de fourrage, qualité de fourrage
- services de régulation : fertilité du sol, séquestration du carbone par les sols, stabilité du sol, qualité de l’eau,
- services culturels : valeur esthétique des prairies.

La majorité des modèles que nous utilisons, et qui sont présentés plus en détail dans le chapitre 3, sont basés sur les traits, issus du projet VITAL ou réalisés dans le cadre du projet REGARDS (Lavorel et al., 2011 ; Grigulis et al., 2013 ; Tasser & Tappeiner, 2005). Ils intègrent aussi des variables environnementales liées aux propriétés du sol (pour l’un d’entre eux même, uniquement des caractéristiques du sol entrent en jeu dans son évaluation ; il s’agit de la qualité de l’eau).

Les traits utilisés dans les modèles de services associés au fonctionnement biogéochimique des écosystèmes ont été choisis initialement pour leur pertinence a priori selon la littérature, choix ensuite confirmé grâce à des tests statistiques permettant de ne sélectionner que les variables ayant des effets significatifs dans les modèles statistiques des propriétés écosystémiques (Lavorel et al. 2011 ; Grigulis et al. 2013) ; il s'agit de la hauteur végétative, le contenu en matière sèche d'une feuille (qui correspond au ratio entre le poids d'une feuille sèche et son poids frais) et la concentration en azote et en phosphore des feuilles. Pour le service de stabilité du sol, nous référons à Tasser & Tappeiner (2005) qui ont sélectionné les traits racinaires suivants : la forme, la densité et l'extension latérale moyenne du corps racinaire et la profondeur de la racine. Enfin en ce qui concerne la valeur esthétique des prairies, deux traits sont utilisés, à savoir la durée de floraison et la couleur des fleurs, selon Lindenmann-Matthies et al. (2010) et Lavorel et al. (2011).

2.3 – Notre compréhension de la résilience

Nous nous intéressons en particulier aux services écosystémiques et considérons donc la résilience d'un socio-écosystème comme sa **capacité à fournir une quantité stable de services écosystémiques face à des changements environnementaux ou de gestion** (Biggs et al. 2012). Nous nous plaçons dans le cadre de la définition socio-écologique, puisque nous ne souhaitons pas mesurer ni une ampleur de perturbation, ni un temps de retour, mais souhaitons savoir si oui ou non, le socio-écosystème **peut** assurer la fourniture des mêmes valeurs de services dans le temps : c'est pourquoi nous travaillons sur le **potentiel** de résilience des prairies. De plus, nous considérons aussi que l'**adaptation** du système aux changements qu'il subit est une forme de résilience, qui n'est pas forcément un simple **maintien** des choses telles qu'elles sont, c'est pourquoi nous étudions différentes **composantes** de la résilience (toujours en tant que potentiels) en fonction de ce degré d'adaptation. Notre but étant de savoir dans quel type de prairies les services ont le plus fort potentiel de résilience, utiliser des

métriques pour comparer entre les communautés résultant de gestions agricoles différentes (c'est-à-dire entre les « trajectoires » d'usage des prairies au Lautaret) fait sens (Quinlan et al., 2015). Nous avons développé de telles métriques, que nous appelons dans la suite de cette thèse « **indices** », selon deux approches : la première est basée directement sur les valeurs de services écosystémiques (évaluation de gammes de valeurs) alors que la seconde analyse la diversité fonctionnelle qui sous-tend à la fois la fourniture de services et la résilience des communautés végétales, et donc hypothétiquement par conséquent, cette fourniture de services (Lavorel et Garnier, 2002 ; Diaz et al., 2007 ; Levin, 1999 ; Yachi et Loreau, 1999 ; Elmqvist et al., 2003 ; Biggs et al., 2012 ; Cabell et Oelofse, 2012 ; Walker et Salt, 2012 ; Mori et al., 2013). Toute cette approche est détaillée dans le chapitre 2.

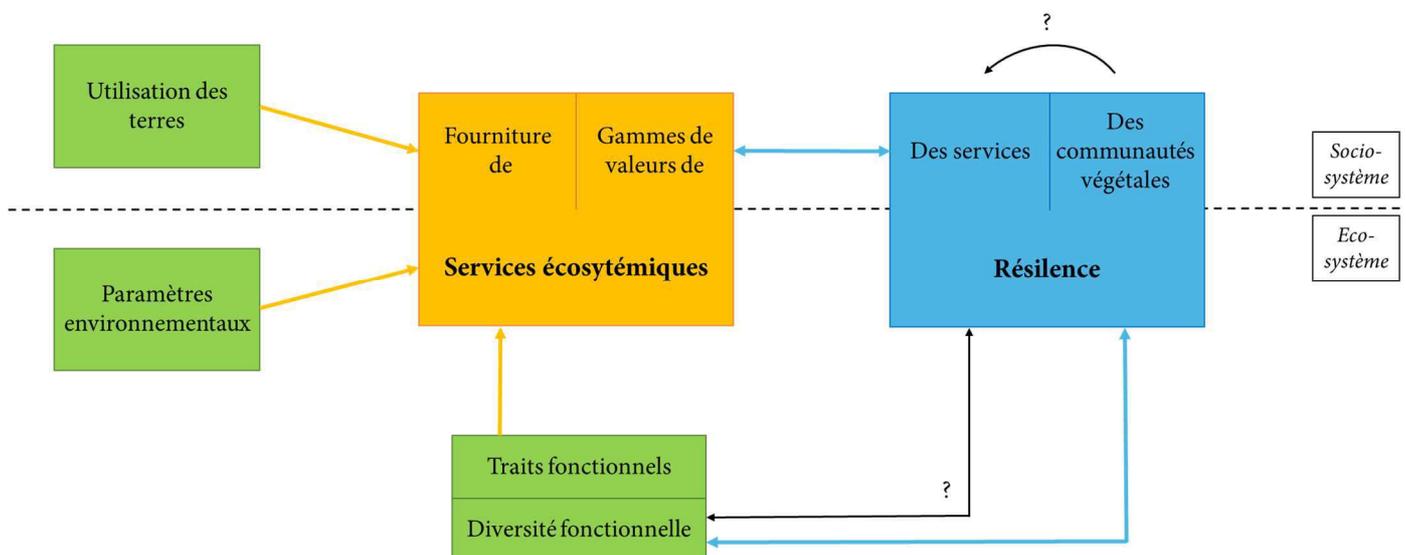
3 – Cadre conceptuel, objectifs et plan de la thèse

3.1 – Cadre conceptuel

Le cadre conceptuel de cette thèse que je propose sur la base d'une analyse bibliographique approfondie des concepts de résilience des socio-écosystèmes (Chapitre 1) peut être représenté par le schéma suivant (Figure 7) : ce schéma sera repris au début de chacun des chapitres pour le resituer dans le cadre conceptuel. La fourniture des services écosystémiques (partie gauche du cadre orange) dépend de différents éléments du socio-écosystème (rectangles verts), à savoir de l'utilisation des terres, de paramètres environnementaux (caractéristiques du sol) et de la moyenne pondérée des attributs fonctionnels des espèces à l'échelle de la communauté (les flèches orange témoignent de cette relation). Cette évaluation de la fourniture de services écosystémiques par les prairies du Lautaret fait l'objet du chapitre 3. Nous relierons (relation symbolisée par la double flèche bleue du haut) le potentiel de résilience des services (partie gauche du cadre bleu) à des gammes de valeurs de services (partie droite du cadre orange) estimées sous différentes conditions qui sont présentées dans le chapitre 4. Nous souhaitons évaluer la capacité du socio-écosystème à fournir l'ensemble

des services en s'intéressant à la diversité fonctionnelle (rectangle vert du bas), connue pour sous-tendre (contrôle symbolisé par la double flèche bleue du bas) la résilience des communautés végétales (partie droite du cadre bleu), et dont nous faisons l'hypothèse qu'elle sous-tend aussi par conséquent la résilience de la fourniture de services (hypothèse symbolisée par les flèches noires). Le chapitre 5 étudie la diversité fonctionnelle des prairies ; la vérification de l'hypothèse est réalisée dans le chapitre 6 lors de la confrontation des résultats des chapitres 4 et 5.

Figure 7 – Cadre conceptuel de la thèse



3.2 – Objectifs et plan

L'objectif général de cette thèse est de **développer un cadre conceptuel et méthodologique pour étudier la résilience de la fourniture de services écosystémiques, en particulier dans le but de comparer les potentiels de résilience des différents types de prairies subalpines du col du Lautaret pour un ensemble de services sélectionnés.**

Plusieurs sous-objectifs permettent d'apporter des éléments de réponse pour remplir l'objectif général de la thèse. L'objectif préliminaire est de quantifier **quelles sont les valeurs de services fournies par les différents types de prairies subalpines**. Le second objectif consiste à évaluer **le potentiel de résilience de chacun de ces services selon les différents types de prairies**. Le troisième objectif cherche à **relier la diversité fonctionnelle des communautés végétales à leurs potentiels de résilience**. Enfin, le quatrième objectif consiste en la vérification de l'hypothèse de départ : **est-ce que la diversité fonctionnelle peut être reliée à la résilience de la fourniture de services ?**

La thèse est structurée en six chapitres. Les deux premiers chapitres s'intéressent à ce qu'est la résilience :

Chapitre 1 – Etat de l'art du concept de résilience sur la base d'une revue bibliographique.

Chapitre 2 – Présentation de notre appropriation du concept de résilience : comment la définissons-nous, quel est notre cadre conceptuel et quelles méthodes utilisons-nous pour étudier la résilience des services écosystémiques ?

Les chapitres suivants répondent aux grandes questions que pose cette thèse :

Chapitre 3 – Quelles valeurs de services sont fournies par les prairies subalpines ? Ce chapitre a pour but d'analyser les valeurs de services fournies par les prairies du site d'étude ; il est nécessaire pour cela de commencer par présenter les paramètres dont elles dépendent, à savoir les types de prairies (présentation des cartes d'utilisation des terres du site du Lautaret) les valeurs de traits observées sur le terrain (présentation et analyse des moyennes pondérées des attributs fonctionnels à l'échelle des communautés pour les traits permettant de modéliser le sous-ensemble de services sélectionnés pour l'analyse de la résilience), ainsi que les modèles utilisés pour les estimer.

Chapitre 4 – Quel est le potentiel de résilience de chacun de ces services selon les différents types de prairies ? Ce chapitre a pour but de présenter le nouveau cadre conceptuel d'analyse de la résilience des services écosystémiques (basé sur l'évaluation de gammes de valeurs de services estimées sous différentes conditions), testé sur un sous-ensemble de services à Villar

d'Arène puis appliqué à un autre sous-ensemble de services à La Grave et au Monétier-les-Bains et qui permet de conclure sur les potentiels de résilience de la fourniture de chacun des services selon les types de prairies. La présentation du cadre conceptuel et son test pour Villar d'Arène fait l'objet d'un article soumis à *Ecological Indicators*.

Chapitre 5 – Quelle est la diversité fonctionnelle des communautés végétales du col du Lautaret et donc leurs potentiels de résilience ? Ce chapitre analyse deux types d'indices de diversité fonctionnelle que nous relierons aux potentiels des différentes composantes de la résilience. De plus, les résultats obtenus permettent de conclure sur les potentiels de résilience des différents types de prairies : en particulier, quelles sont les communautés végétales aux plus forts (et plus faibles) potentiels de résilience ?

Chapitre 6 – Est-ce que la diversité fonctionnelle peut être reliée à la résilience de la fourniture de services ? La thèse se termine par une discussion générale qui propose une synthèse entre les trois chapitres d'analyse et une conclusion sur la résilience des services écosystémiques fournis par ces prairies. Notamment, est-ce que l'hypothèse reliant la diversité fonctionnelle à la résilience est vérifiée ? Cette question est analysée en comparant les deux approches de quantification de la résilience par les gammes de valeurs de services et par la diversité fonctionnelle et en demandant si elles aboutissent à des conclusions convergentes. Quelle(s) méthode(s) recommandons-nous pour l'analyse quantitative de la résilience des services écosystémiques ?

Références

- Berkes, F., Colding, J., & Folke, C. (Eds.). (2002). Navigating social-ecological systems: building resilience for complexity and change. Cambridge University Press.
- Biggs, R., Schlüter, M., Biggs, D., Bohensky, E. L., BurnSilver, S., Cundill, G., Dakos, V., Daw, T. M., Evans, L. S., Kotschy, K., Leitch, A. M., Meek, C., Quinlan, A., Raudsepp-Hearne, C., Robards, M. D., Schoon, M. L., Schultz, L. & West, P. C. (2012). Toward principles for enhancing the resilience of ecosystem services. *Annual Review of Environment and Resources*, 37, 421-448.
- Cabell, J. F., & Oelofse, M. (2012). An indicator framework for assessing agroecosystem resilience. *Ecology and Society*, 17(1).
- Carpenter, S., Walker, B., Anderies, J. M., & Abel, N. (2001). From metaphor to measurement: resilience of what to what?. *Ecosystems*, 4(8), 765-781.
- Deboeuf, E. (2009). Adaptabilité des systèmes d'élevage de haute-montagne à des aléas – Le cas de Villar d'Arène. Enita de Clermont-Ferrand, France. pp. 91.
- Díaz, S., Fargione, J., Chapin, F. S., & Tilman, D. (2006). Biodiversity loss threatens human well-being. *PLoS biology*, 4(8), 1300-1305.
- Díaz, S., Lavorel, S., de Bello, F., Quétier, F., Grigulis, K., & Robson, T. M. (2007). Incorporating plant functional diversity effects in ecosystem service assessments. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 104(52), 20684-20689.
- Ehrlich, P. R., & Mooney, H. A. (1983). Extinction, substitution, and ecosystem services. *BioScience*, 33(4), 248-254.
- 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.
- Eriksson, O., Cousins, S. A., & Bruun, H. H. (2002). Land-use history and fragmentation of traditionally managed grasslands in Scandinavia. *Journal of vegetation science*, 13(5), 743-748.
- Gabillet, M. (2013). La gouvernance des ressources naturelles face aux effets du changement climatique. Muséum National d'Histoire Naturelle, AgroParisTech, Laboratoire d'Ecologie Alpine de Grenoble. pp. 100.
- Girel, J., Quétier, F., Bignon, A., Aubert, S. (2010). Histoire de l'agriculture en Oisans. Hautes Romanche et pays faranchin. Villar d'Arène, Hautes-Alpes. La Galerie de l'Alpe, Station Alpine Joseph Fourier, Grenoble, France, pp. 79.

Gos, P. (2010). Cartographie des services écosystémiques dans les prairies alpines. Ecole Normale Supérieure, Lyon, France. pp. 14.

Grigulis, K., Lavorel, S., Krainer, U., Legay, N., Baxendale, C., Dumont, M., Kastl, E., Arnoldi, C., Bardgett, R. D., Poly, F., Pommier, T., Schloter, M., Tappeiner, U., Bahn, M. & Clément, J.C. (2013). Relative contributions of plant traits and soil microbial properties to mountain grassland ecosystem services. *Journal of Ecology*, 101(1), 47-57.

Gunderson, L. H., & Holling, C. S. (2002). Panarchy: understanding transformations in systems of humans and nature. *Island, Washington*.

Haines-Young, R., & Potschin, M. (2010). The links between biodiversity, ecosystem services and human well-being. *Ecosystem Ecology: a new synthesis*, 110-139.

Holling, C. S. (1973). Resilience and stability of ecological systems. *Annual review of ecology and systematics*, 1-23.

Holling, C. S. (1996). Engineering resilience versus ecological resilience. *Engineering within ecological constraints*, 31-44.

Intergov. Panel Clim Change 2007 *Climate Change 2007: Synthesis report* Geneva Switzerland

Lamarque, P. (2012). Une approche socio-écologique des services écosystémiques : Cas d'étude des prairies subalpines du Lautaret. Ecole Doctorale Chimie et Sciences du Vivant, Université Joseph Fourier, Grenoble, France. pp. 283.

Lamarque, P., Tappeiner, U., Turner, C., Steinbacher, M., Bardgett, R. D., Szukics, U., Schermer, M. & Lavorel, S. (2011). Stakeholder perceptions of grassland ecosystem services in relation to knowledge on soil fertility and biodiversity. *Regional environmental change*, 11(4), 791-804.

Lavorel, S., & Garnier, E. (2002). Predicting changes in community composition and ecosystem functioning from plant traits: revisiting the Holy Grail. *Functional ecology*, 16(5), 545-556.

Lavorel, S., Grigulis, K., Lamarque, P., Colace, M. P., Garden, D., Girel, J., Pellet, G., & Douzet, R. (2011). Using plant functional traits to understand the landscape distribution of multiple ecosystem services. *Journal of Ecology*, 99(1), 135-147.

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.

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

- Levin, S. A. (1999). *Fragile Dominion: Complexity and the Commons*. Reading (MA): Perseus.
- Lindemann-Matthies, P., Junge, X., & Matthies, D. (2010). The influence of plant diversity on people's perception and aesthetic appreciation of grassland vegetation. *Biological Conservation*, *143*(1), 195-202.
- Mace, G. M., Cramer, W., Díaz, S., Faith, D. P., Larigauderie, A., Le Prestre, P., Palmer, M., Perrings, C., Scholes, R. J., Walpole, M., Walther, B. A., Watson, J. E. M. & Mooney, H. A. (2010). Biodiversity targets after 2010. *Current Opinion in Environmental Sustainability*, *2*(1), 3-8.
- Martin, G., Hossard, L., Theau, J. P., Therond, O., Josien, E., Cruz, P., Rellier, J. P., Martin-Clouaire, R. & Duru, M. (2009). Characterizing potential flexibility in grassland use. Application to the French Aubrac area. *Agronomy for sustainable development*, *29*(2), 381-389.
- Martínez-Harms, M. J., & Balvanera, P. (2012). Methods for mapping ecosystem service supply: a review. *International Journal of Biodiversity Science, Ecosystem Services & Management*, *8*(1-2), 17-25.
- MEA, 2005, Millennium Ecosystem Assessment. *Ecosystems and Human Well-being: Synthesis*, Island Press, Washington DC U.S.A.
- Mori, A. S., Furukawa, T., & Sasaki, T. (2013). Response diversity determines the resilience of ecosystems to environmental change. *Biological Reviews*, *88*(2), 349-364.
- Pimm, S. L. (1984). The complexity and stability of ecosystems. *Nature*, *307*(5949), 321-326.
- Poschold, P., & WallisDeVries, M. F. (2002). The historical and socioeconomic perspective of calcareous grasslands—lessons from the distant and recent past. *Biological Conservation*, *104*(3), 361-376.
- Quétier, F. (2006). Vulnérabilité des écosystèmes semi-naturels européens aux changements d'utilisations des terres. *Biologie des systèmes intégrés, Agronomie-Environnement*, Ecole supérieure Agronomique de Montpellier, Montpellier. pp. 269.
- Quétier, F., Rivoal, F., Marty, P., de Chazal, J., Thuiller, W., & Lavorel, S. (2010). Social representations of an alpine grassland landscape and socio-political discourses on rural development. *Regional Environmental Change*, *10*(2), 119-130.
- Quétier, F., Lavorel, S., Thuiller, W., & Davies, I. (2007a). Plant-trait-based modeling assessment of ecosystem-service sensitivity to land-use change. *Ecological Applications*, *17*(8), 2377-2386.

- Quétier, F., Thébault, A., & Lavorel, S. (2007b). Plant traits in a state and transition framework as markers of ecosystem response to land-use change. *Ecological Monographs*, 77(1), 33-52.
- Quinlan, A. E., Barbés-Blázquez, M., Haider, L. J., & Peterson, G. D. (2015). Measuring and assessing resilience: broadening understanding through multiple disciplinary perspectives. *Journal of Applied Ecology*.
- Rockström, J., Steffen, W. L., Noone, K., Persson, Å., Chapin III, F. S., Lambin, E., Lenton, T. M., Scheffer, M., Folke, C., Schellnhuber, H. J., Nykvist, B., de Wit, C. A., Hughes, T., van der Leeuw, S., Rodhe, H., Sorlin, S., Snyder, P. K., Costanza, R., Svedin, U., Falkenmark, M., Karlberg, L., Corell, R. W., Fabry, V. J., Hansen, J., Walker, B., Liverman, D., Richardson, K., Crutzen, P., Foley, J. (2009). Planetary boundaries: exploring the safe operating space for humanity.
- Seppelt, R., Dormann, C. F., Eppink, F. V., Lautenbach, S., & Schmidt, S. (2011). A quantitative review of ecosystem service studies: approaches, shortcomings and the road ahead. *Journal of applied Ecology*, 48(3), 630-636.
- Standish, R. J., Hobbs, R. J., Mayfield, M. M., Bestelmeyer, B. T., Suding, K. N., Battaglia, L. L., Eviner, V., Hawkes, C. V., Temperton, V. M., Cramer, V. A., Harris, J. A., Funk, J. L., & Thomas, P. A. (2014). Resilience in ecology: Abstraction, distraction, or where the action is?. *Biological Conservation*, 177, 43-51.
- Standish, R. J., Shackelford, N., Laliberté, E., Didham, R., & Hobbs, R. J. (2014). How do ecologists measure resilience? *Conférence Resilience 2014*
- Steffen, W.L., A. Sanderson, P.D. Tyson, J. Jäger, P.A. Matson, et al. (2004). *Global Change and the Earth System: A Planet Under Pressure*. Springer-Verlag, New York.
- Tasser, E., & Tappeiner, U. (2005). New model to predict rooting in diverse plant community compositions. *Ecological modelling*, 185(2), 195-211.
- Turner, B. L., Kasperson, R. E., Matson, P. A., McCarthy, J. J., Corell, R. W., Christensen, L., ... & Polsky, C. (2003). A framework for vulnerability analysis in sustainability science. *Proceedings of the national academy of sciences*, 100(14), 8074-8079.
- Vihervaara, P., Rönkä, M., & Walls, M. (2010). Trends in ecosystem service research: early steps and current drivers. *Ambio*, 39(4), 314-324.
- Walker, B., Holling, C. S., Carpenter, S. R., & Kinzig, A. (2004). Resilience, adaptability and transformability in social-ecological systems. *Ecology and society*, 9(2), 5.

Walker, B., Salt, D., 2006, Resilience thinking: sustaining ecosystems and people in a changing world.

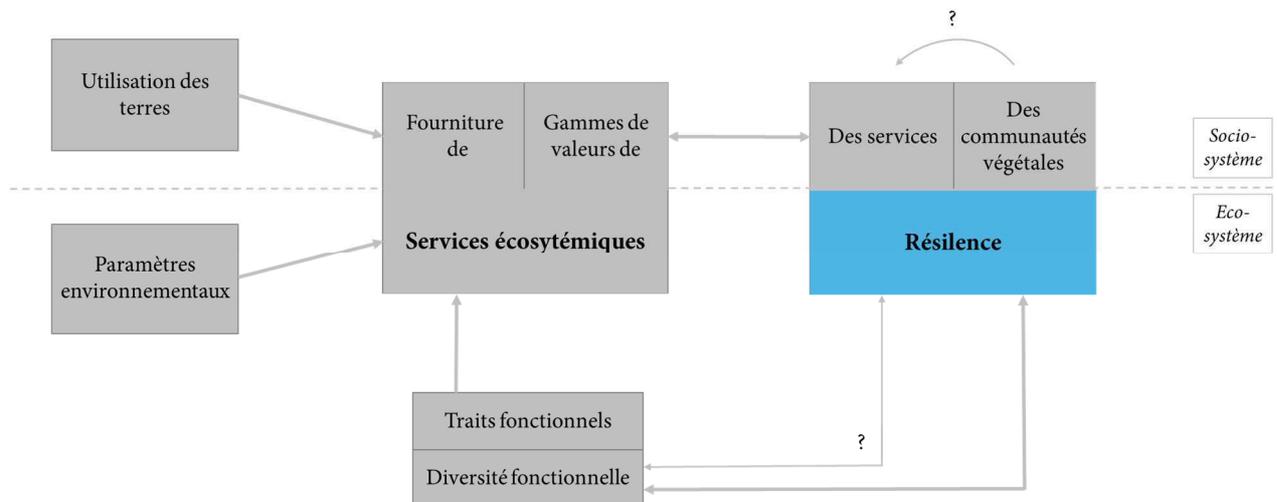
Walker, B., Salt, D., 2012, Resilience practice: building capacity to absorb disturbance and maintain function.

Westoby, M., Walker, B., & Noy-Meir, I. (1989). Opportunistic management for rangelands not at equilibrium. *Journal of range management*, 266-274.

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.

CHAPITRE 1 :

ETAT DE L'ART – RESILIENCE



1.1 – Cadre théorique

Les écosystèmes sont des systèmes complexes (c'est-à-dire composés d'un grand nombre d'éléments en interaction, souvent non linéaires) et adaptatifs, caractérisés par leur histoire, une dynamique non linéaire, des effets de seuils, de multiples bassins d'attraction (définition dans le paragraphe 1.2.2), et une prédictibilité limitée (Levin, 1999 ; Aschan-Leygonie, 2000).

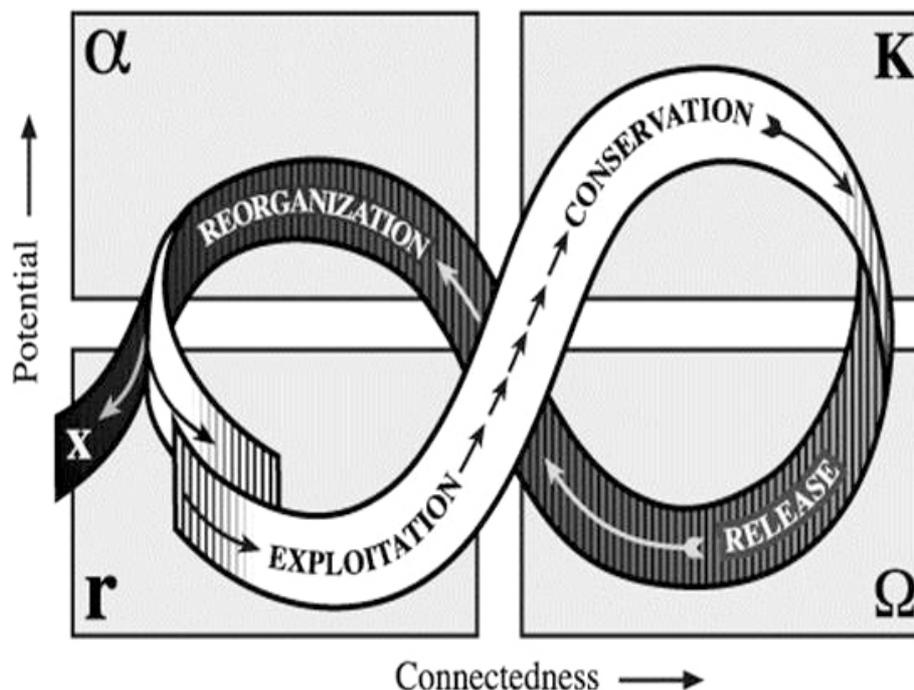
L'homme fait partie intégrante de ces écosystèmes qui sont des systèmes liés homme-nature, des « socio-écosystèmes » (Walker et Salt, 2006). Le terme de socio-écosystème est utilisé pour appréhender une région ou une communauté comme un système dans lequel les personnes dépendent des ressources et des services fournis par les écosystèmes, et dans lequel la dynamique de ces écosystèmes est influencée, selon différents degrés, par les activités humaines (Berkes et al. 2003, Turner et al. 2003, Steffen et al. 2004). Les socio-écosystèmes sont des systèmes complexes adaptatifs et auto-organisés, y compris par la présence de rétroactions (Walker et Salt, 2006). Un socio-écosystème possède plusieurs états alternatifs, fournissant chacun des biens et des services différents. Certains peuvent donc être favorables au bien-être humain, d'autres non (eutrophisation d'un lac par exemple). Un socio-écosystème n'est pas quelque chose de fixé, les choses changent continuellement, bien que ce ne soit de manière ni prédictible, ni linéaire, ni incrémentale (Walker et Salt, 2006). Chaque socio-écosystème évolue (et s'adapte) le long d'une boucle, un cycle adaptatif, comportant 4 phases (Figure 1.1) (Walker et Salt, 2006) :

- phase de croissance rapide (phase r) : les espèces ou les peuples exploitent les nouvelles opportunités (toutes les niches écologiques et sociales possibles) et les ressources disponibles. Les composants du système sont faiblement connectés les uns aux autres. Son état est faiblement régulé.
- phase de conservation (phase K) : l'énergie et les matériaux sont stockés et accumulés ; le capital augmente tout au long de la phase, mais devient de plus en plus difficile à mobiliser car il est stocké sous des formes non-disponibles. Les

connections entre les acteurs (qui sont devenus spécialistes plutôt qu'opportunistes : plus efficaces et très liés donc moins de variabilité) augmentent, ainsi que la régulation du système. Cette augmentation de la connectivité finit par diminuer la résilience du système.

- phase de libération/relâchement (phase Ω) : souvent, cette phase de relâchement des ressources précédemment accumulées est très rapide (théoriquement, plus la phase de conservation a été longue, moins le choc nécessaire pour y mettre fin est fort). Les connections et la régulation s'effondrent ; le capital est libre de devenir une source pour la réorganisation et le renouveau.
- phase de réorganisation (phase α) : place à la nouveauté, l'invention, l'expérimentation et la reconfiguration. Plusieurs possibilités pour le nouveau cycle : répétition du cycle précédent, initiation d'un nouveau modèle d'accumulation, ou effondrement du système dans un état de dégradation.

Figure 1.1 – D'après Walker et al., 2006, cycle adaptatif le long duquel évolue un socio-écosystème : « exploitation » correspond à la phase de croissance rapide ; « conservation » correspond à la phase de conservation ; « release » correspond à la phase de libération/relâchement et « reorganization » correspond à la phase de réorganisation (source : <http://www.resalliance.org>)



Ces quatre phases témoignent de la dynamique d'un système ; ainsi que le fait que le changement est indispensable à un système pour son maintien dans le temps, en d'autres termes, sa résilience (Aschan-Leygonie, 2000).

Pour Holling, père du concept de résilience en écologie, **elle est la clé de la durabilité des écosystèmes**. Il la définit comme la **capacité d'un écosystème à récupérer après une perturbation** (Holling, 1973). La résilience des écosystèmes est essentielle à la production durable de ressources naturelles et de services écosystémiques dans les systèmes complexes faisant face aux incertitudes et surprises (Gunderson and Holling, 2002). Faisant partie intégrante des socio-écosystèmes, l'homme altère leur dynamique. Cela a toujours été le cas au cours de l'histoire, mais est de plus en plus marqué depuis la révolution industrielle, à travers des activités qui influencent les trois grandes sphères terrestres, l'atmosphère, la surface terrestre, et les eaux, ainsi que le climat en influençant les processus biogéochimiques, hydrologiques et écologiques, des échelles locales aux échelles globales (Folke et al. 2002 ; Elmqvist et al. 2003 ; Folke et al. 2004). Une combinaison d'impacts descendants (par exemple surexploitation des grands / supers prédateurs) et ascendants (par exemple afflux excessif de nutriments dans les écosystèmes), ainsi que des altérations des régimes de perturbations (par exemple prévention des feux de prairies ou forêts, blanchissement accru des récifs coralliens dû au réchauffement climatique), ont pour conséquence de réduire la capacité des écosystèmes à se sortir des situations de changements et perturbations (Paine et al. 1998 ; Nyström et al. 2000 ; Jackson et al. 2001 ; Worm et al. 2002). En ajoutant à cela l'augmentation de la fréquence des changements de grande ampleur, dont un climat de plus en plus incertain et variable, (Steffen et al. 2004, Chapin III et al., 2009), **il est indispensable de ne pas prendre la résilience des socio-écosystèmes comme acquise** (Chapin III et al. 2000 ; Folke 2003).

Du fait de l'évolution des régimes de perturbations et du fait que la production durable de ressources naturelles et de services écosystémiques ne soit pas garantie, le nombre de travaux de recherche sur la résilience augmente, en parallèle de la prise d'ampleur de la notion de développement durable dans les contextes politiques (Aschan-Leygonie, 2000). Le terme

« résilience » est en effet souvent utilisé pour faire le lien avec la durabilité d'un système (Carpenter et al. 2001).

Le terme « résilience » (du latin « *resilire* » qui signifie « rebondir ») a été évoqué pour la première fois en écologie par Holling en 1973. Cette notion s'est développée plus ou moins indépendamment dans plusieurs domaines scientifiques (par exemple en physique, en psychologie ou en sciences sociales), mais signifie à peu près la même chose (Carpenter et al. 2001 ; Levin et Lubchenco 2008). Bien qu'il soit largement utilisé dans la littérature scientifique, il reste malgré tout des confusions (Levin et Lubchenco 2008). **Ce chapitre** (et des revues comme celle de Brand et Jax, 2007), **a pour but de permettre aux lecteurs d'y voir un peu plus clair dans l'ensemble des définitions de la résilience et concepts qui y sont associés.**

Il peut à la fois s'agir d'un concept métaphorique – dans la plupart des cas, concept qui a la qualité d'inspirer d'utiles analyses concernant les socio-écosystèmes –, mais peut aussi être opérationnel, la difficulté venant du fait qu'une telle définition est spécifique au système étudié, et nécessite une capacité de réaliser des mesures appropriées sur le terrain (Quinlan et al. 2015). Bien que cette opérationnalisation du concept soit compliquée, il est clair que des analyses empiriques doivent apporter une réelle amélioration à la compréhension de la résilience du système étudié (Carpenter et al. 2001).

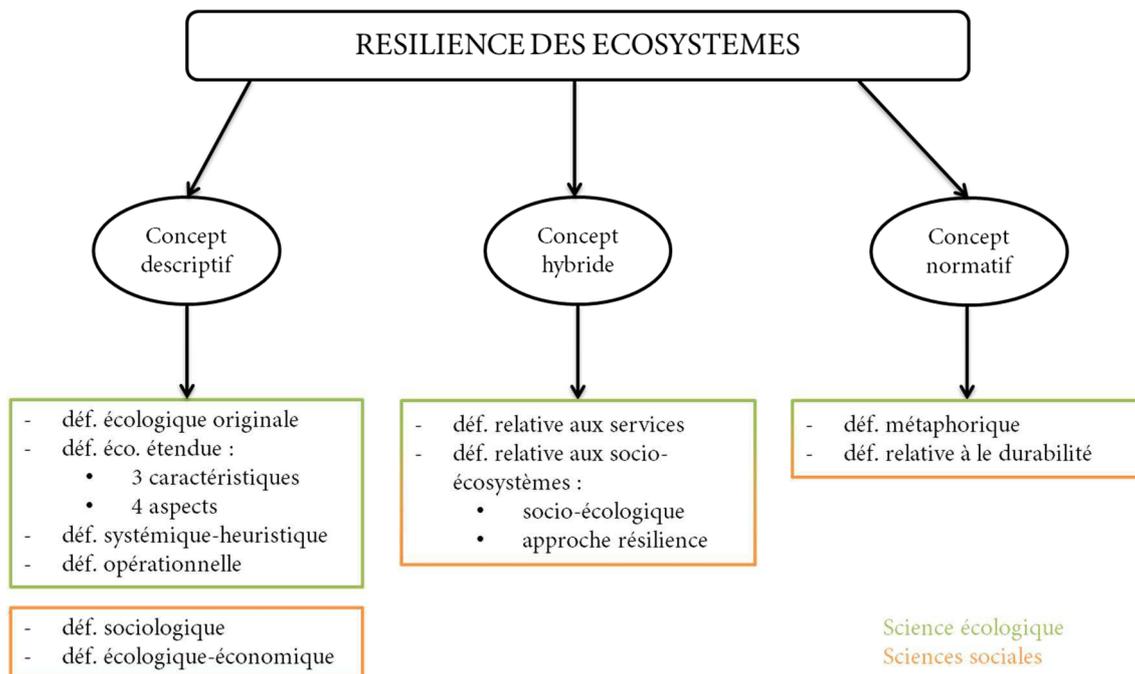
La résilience en elle-même n'a pas de caractère bon ou mauvais ; en revanche, selon le système concerné, la résilience peut être souhaitable ou non (par exemple il est souhaitable pour la société que l'état d'eutrophisation d'un lac ne soit pas résilient ; alors qu'un système agricole dont dépendent de grandes populations est souhaité résilient). Ceci appuie l'importance d'une gestion adaptée de la résilience, selon le contexte : maintenir la résilience lorsque le système se trouve dans un bassin d'attraction souhaitable, la réduire dans le cas contraire. En plus d'être contexte-dépendante, la gestion se doit d'être adaptative, c'est-à-dire changer au cours du temps puisque les changements sont inévitables dans des socio-écosystèmes en continuelle évolution (Walker et al. 2004). Ces changements sont même nécessaires à la dynamique des systèmes, ce qui amène Aschan-Leygonie (2000) à parler de la nécessité que l'humanité

apprenne à vivre avec ces systèmes naturellement dynamiques, sans chercher à maîtriser à court terme les risques et événements perturbateurs, car cette maîtrise entraîne souvent en parallèle une perte de conscience des perturbations de longue périodicité. Optimiser l'exploitation d'un socio-écosystème, dans le sens d'être efficace (i.e. conserver uniquement les choses qui sont directement et immédiatement bénéfiques) fait qu'on se concentre sur des composants isolés du système, ce qui diminue la diversité de réponse de ce système (élimination des redondances). L'optimisation est une part importante du problème de résilience : à court terme, cette solution semble la meilleure, mais elle entraîne de lourdes conséquences pour la résilience du SES sur le long terme (Walker et Salt, 2006). Une dynamique résiliente sur le long terme est l'objectif à atteindre (Aschan-Leygonie, 2000).

1.2 – Définitions

Il existe de nombreuses définitions de la résilience dans la littérature. En 2007, Brand et Jax proposent de classer les différentes définitions trouvées dans la littérature selon une typologie en trois classes : une classe correspondant aux concepts descriptifs, une autre aux concepts normatifs, et la dernière aux concepts hybrides ; un découpage en sous-classes est ajouté à la classe descriptive pour séparer les définitions écologiques des définitions sociologiques (Figure 1.2). Ce grand nombre de définitions témoignent de l'utilisation accrue du terme « résilience », dans certains cas, clairement spécifié pour une utilisation purement écologique, dans d'autres cas utilisé plutôt comme un moyen de communication entre les différentes disciplines scientifiques et qui reste donc vague et malléable (Brand et Jax, 2007). A partir de cet article et de l'ensemble de la bibliographie que j'ai étudiée sur la résilience, je vais présenter ma vision de ce concept ; il est important de préciser à ce stade que je ne m'intéresserai pas aux définitions normatives et concernant uniquement les sciences sociales dans ma thèse.

Figure 1.2 – Schéma de la typologie de Brand et Jax (2007) : les définitions peuvent être classées en trois catégories, selon le concept qu'elles suivent (descriptif ou normatif, ou un mélange des deux) ; de plus, chaque définition peut être relative aux sciences écologique ou sociales



1.2.1 – Origine

Holling (1973) est à l'origine du concept de résilience en écologie, qu'il définit comme « une mesure de la capacité des [éco]systèmes à absorber les changements des variables d'état, variables de forçage⁴ et paramètres, et à persister ». Ainsi, la résilience détermine la persistance des relations au sein du système. Holling a introduit ce concept pour éviter les confusions avec le concept de **stabilité**, qu'il définit comme « la capacité d'un système à revenir à un état d'équilibre après une perturbation temporaire » (Holling, 1973). Ainsi, **un système peut être résilient mais tout de même fluctuer** (à cause d'une faible stabilité).

⁴ Les variables de forçage sont des variables internes au système qui contrôlent la dynamique des autres variables du système, les variables d'état (Walker et al., 2012)

Cette définition a été reprise et adaptée par plusieurs auteurs (Gunderson et Holling, 2002, Walker et al. 2006, Cumming et al. 2005), avec les mots-clés « **absorber les changements et perturbations** » et « **maintenir les mêmes structure, fonctions et rétroactions** ».

Mais d'autres auteurs l'ont dérivée en opposant deux définitions que sont la **résilience ingénierique** et la **résilience écologique**. Brand et Jax (2007) expliquent cette distinction par rapport à l'équilibre du système. La résilience ingénierique (Pimm, 1984 ; Holling, 1996) est définie par le **temps** nécessaire à un système pour revenir à son point d'équilibre après une perturbation (définition basée sur la stabilité de Holling, 1973). Au contraire pour la résilience dite écologique (Gunderson et Holling, 2002), son sens réfère à une dynamique loin d'un quelconque état d'équilibre : il s'agit de la **quantité de perturbation** qu'un système peut absorber avant de basculer vers un autre régime stable, contrôlé par un autre ensemble de variables et caractérisé par une structure différente (définition basée sur la résilience de Holling, 1973). Ces deux sens de la résilience ont souvent été regroupés au sein d'une même définition, comme étant deux propriétés de la résilience, respectivement la **récupération** et la **résistance** (Côté et Darling, 2010, Sterk et al. 2013, Fujita et al. 2012, Levin 1999, Levin et Lubchenco 2008, Palumbi et al. 2008). Une telle définition de la résilience permet de l'opérationnaliser en créant des indices pour quantifier la résistance et la récupération, comme l'ont fait Orwin et Wardle (2004).

1.2.2 - Qu'apportent les notions de bassins d'attraction et d'espace d'états ?

Inversement, certains auteurs comme Walker et al. (2004), pensent que la rapidité avec laquelle un système revient à l'équilibre ne peut pas être considérée comme *la* mesure de la résilience, à cause de la possibilité de plusieurs états stables pour un même système. En effet, si l'on considère le degré de changement que peut subir un système, le temps de récupération ne mesure pas l'ensemble des façons par lesquelles le système pourrait échouer à conserver ses fonctions essentielles, de manière permanente ou temporaire. Ainsi, ils proposent, en plus de

la résistance, trois autres aspects nécessaires de la résilience : **latitude**, **précarité**, **résistance** et **panarchie**. La panarchie concerne les interactions entre échelles et sera traité séparément dans le paragraphe 1.3.1. Pour ce qui est des trois autres aspects, afin de les présenter de manière complète, quelques définitions, l'**espace d'états** (« state space », Walker et al., 2004) et le **bassin d'attraction**, sont d'abord nécessaires.

L'espace d'états d'un système est défini par les variables d'état constituant le système (Walker et al. 2004). Il représente donc l'espace à n dimensions de l'ensemble des combinaisons possibles des p variables le définissant. L'espace d'un système à un quelconque moment est défini par les valeurs des variables à cet instant t (Barros et al. 2016).

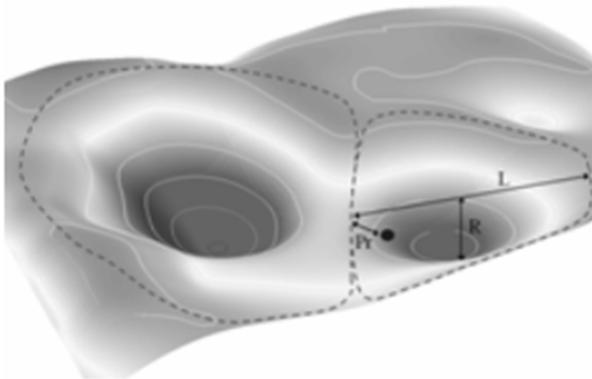
La métaphore d'une balle dans un bassin est une manière simple d'appréhender le concept de résilience (Figure 1.3). La balle représente l'état dans lequel le système se trouve à l'instant t, et le bassin (bassin d'attraction) l'ensemble des possibilités où pourrait se trouver ce système en ayant toujours les mêmes structure, fonctions et rétroactions (Walker et Salt, 2006). C'est-à-dire que le système pourrait subir des changements sans changer d'état. Toutefois, si ces changements sont trop importants, la balle pourrait remonter les côtés du bassin et les franchir, elle tomberait alors dans le bassin voisin, c'est-à-dire que le système se trouverait dans un nouvel état.

Ainsi, le bassin d'attraction correspond à une région de l'espace d'états dans laquelle le système tend à rester (Walker et al., 2004).

Ces définitions en tête, il est possible de revenir sur les concepts proposés par Walker et al. (2004) (Figure 1.3). En commençant par reformuler la définition de la résilience que nous avons énoncée plus haut : la résilience est la capacité d'un système à absorber les perturbations et à rester dans le même bassin d'attraction. Le premier attribut discuté par ces auteurs est la **latitude**, c'est-à-dire la quantité maximale de changement qu'un système peut subir avant de perdre sa capacité à récupérer : il s'agit de la largeur du bassin. La **résistance** est définie comme la facilité ou difficulté avec laquelle le système change : il s'agit de la profondeur du bassin. Enfin, la **précarité** correspond à la trajectoire à un instant t du système, et de sa

proximité à cet instant t à une limite du bassin, qui, si elle est franchie, rend la récupération difficile voire impossible.

Figure 1.3 – D’après Walker et al. (2004), schéma de deux bassins d’attraction (délimités par les lignes pointillées) en trois dimensions : la bille matérialise la position du système dans le bassin d’attraction, de plus les trois attributs de Walker et al. sont représentés, L pour latitude, R pour résistance et Pr pour précarité (source : Walker et al., 2004)



1.2.3 – Adaptation de la définition de résilience aux socio-écosystèmes

D’un point de vue plus théorique, une nouvelle notion apparaît dans la littérature (Carpenter et al., 2001) ; une définition à l’interface entre les sciences écologique et sociales, se rapportant non plus aux écosystèmes, mais aux socio-écosystèmes. Il est donc possible de distinguer deux interprétations de la résilience : celle décrite précédemment (et les définitions associées), se concentrant sur la capacité des systèmes à résister aux chocs tout en maintenant leur fonctions ; et une seconde interprétation référant plus à l’interaction entre perturbation et réorganisation à l’intérieur d’un système, ainsi qu’à la transformabilité, l’apprentissage et l’innovation (Folke 2006). Ainsi, trois caractéristiques sont retenues dans cette définition socio-écologique : **les capacités du système à (1) absorber les perturbations sans changer d’identité, (2) s’auto-organiser et (3) apprendre et s’adapter** (Carpenter et al., 2001 ;

Gunderson & Holling, 2002 ; Walker et al., 2002 ; Walker et al., 2004 ; Carpenter & Folke, 2006 ; Cabell & Oelfose, 2012).

Walker et Salt ont adopté cette dernière définition de la résilience dans leurs ouvrages *Resilience Thinking* (2006) et *Resilience Practice* (2012). Plus précisément, leur définition est en quelque sorte à cheval entre la définition de Holling (1973) et celle de Folke (2006), puisqu'ils définissent la résilience d'un socio-écosystème comme sa capacité à absorber les perturbations et à conserver les mêmes structures et fonctions de bases ainsi que les mêmes rétroactions, tout en distinguant deux types de résilience, **spécifique et générale**, auxquels ils ajoutent les concepts d'**adaptabilité** et de **transformabilité**. La **résilience spécifique** est la résilience de certains compartiments spécifiques du système à un choc spécifique – un type de perturbation particulier (résilience *de quoi ? à quoi ?*). La **résilience générale** est la capacité d'un système lui permettant d'absorber tous types de perturbations, y compris les nouvelles et non prévisibles ; ainsi toutes les parties du système continuent à fonctionner comme elles le faisaient dans le passé. L'adaptabilité et la transformabilité sont deux propriétés pouvant être plus ou moins opposées, mais qui sont néanmoins des processus complémentaires et nécessaires à un système pour être résilient. L'**adaptabilité** est la capacité d'un socio-écosystème à gérer la résilience – éviter de franchir un seuil, provoquer un tel franchissement pour revenir dans un régime désiré ou déplacer les seuils afin de créer un plus grand espace pour opérer. La **transformabilité** est la capacité d'un système à devenir différent, à créer une nouvelle façon de vivre (elle représente les capacités nécessaires au système pour « se réinventer »). Avec cette dernière notion, Walker et Salt (2006) vont même plus loin que les auteurs cités précédemment, car ils considèrent la possibilité pour le système de se transformer quand il n'y a plus rien à faire pour arrêter un système se développant vers un état non souhaitable (limite à l'adaptation) ; la transformation est alors nécessaire, dans le but de ré-envisager ce que le système peut devenir. En résumé, il est possible de dire que la résilience et l'adaptabilité sont liées à la dynamique d'un système particulier, ou d'un ensemble intimement lié de systèmes, alors que la transformabilité considère une altération fondamentale de la nature du système (Walker et al., 2004).

Il est intéressant de revenir au concept de bassin d'attraction pour expliciter en ces termes l'adaptabilité et la transformabilité proposées par Walker et Salt (2006). L'adaptabilité peut prendre plusieurs formes, comme décrit précédemment : il s'agit d'éviter de franchir un seuil ou de provoquer un tel franchissement pour revenir dans un régime souhaité (c'est-à-dire influencer sur l'état du système pour occuper une place plus profonde d'un bassin d'attraction souhaitable ou se rapprocher des limites d'un bassin non souhaitable), ou déplacer les seuils afin de créer un plus grand espace pour opérer (c'est-à-dire rendre les bassins d'attraction souhaitables plus larges et/ou plus profonds – et au contraire réduire les bassins non souhaitables – ; voire même créer de nouveaux bassins, souhaitables – ou éliminer les non souhaitables) (Walker et al., 2004). En ce qui concerne la transformabilité, il s'agit de la redéfinition complète des bassins d'attractions en changeant les variables d'état qui définissent le système, et donc les bassins (Walker et al., 2004).

1.3 – Importance des échelles

L'échelle est primordiale lors d'une étude de résilience (Levin et Lubchenco, 2008). Ces auteurs citent notamment l'échelle organisationnelle (c'est-à-dire la façon dont s'organisent les éléments constituant le système selon le niveau de résolution considéré). La théorie de la hiérarchie propose que les systèmes sont structurés par des niveaux d'organisation emboîtés, chacun associé à des états et processus à des échelles spatiales et temporelles particulières (O'Neill et al., 1989). Il est donc indispensable d'étudier aussi l'échelle de temps (les conditions permettant la résilience d'un système sur le court terme ne correspondant pas forcément aux besoins du système sur le long terme), ainsi que l'échelle spatiale (une gestion adaptée à une communauté locale n'est généralement pas le type de gestion qui permet la résilience d'une échelle plus globale) (Walker et al., 2006 ; Levin et Lubchenco, 2008). Conformément à la théorie de la hiérarchie (O'Neill et al. 1989), Walker et al. (2004) pensent qu'aucun système ne peut être compris s'il n'est étudié qu'à une seule échelle.

1.3.1 – Echelle organisationnelle – panarchie

Les systèmes ont une structure hiérarchique, à savoir qu'à un certain niveau de résolution, un système est composé d'éléments interagissant entre eux, et qu'il est lui-même un composant d'un système plus large (O'Neill et al., 1989). Levin et Lubchenco (2008) affirment que la résilience d'un système à une échelle donnée repose sur le renouvellement des unités qui le constituent.

Walker et al. (2004) insistent sur l'importance de considérer les systèmes comme consistant en des dynamiques imbriquées, opérant à des échelles particulières d'organisation, nommées « sous-systèmes » et donc de choisir quelles sont les échelles déterminantes à considérer, tant au point de vue biophysique que social. Sans oublier de se renseigner sur les connections avec, et les rétroactions venant, des autres échelles (Walker et Salt, 2006). Par exemple, Walker et al. (2004) pensent qu'un système qui perd de la résilience à une petite échelle d'organisation, plus gérable d'un point de vue social, reste plus résilient qu'un système où ces pertes se produisent à une échelle d'organisation plus large.

La panarchie correspond à l'aspect inter-échelle de la résilience : il s'agit d'un ensemble de systèmes dynamiques imbriqués à plusieurs échelles (Gunderson & Holling, 2002), des cycles adaptatifs interagissant entre de multiples échelles (Walker et al., 2004). Ainsi, si l'on revient sur le quatrième attribut de la résilience proposé par Walker et al. (2004), la résilience d'un système à une échelle particulière dépend fortement de l'influence des sous-systèmes et de leur dynamique aux échelles supérieures et inférieures (Peterson et al., 1998 ; Walker et al., 2004).

Prenons l'exemple d'un système lacustre (Walker et al., 2004). Les deux bassins d'attraction les plus répandus dans lesquels un tel système peut se trouver sont caractérisés par une eau claire ou une eau trouble (Carpenter et Kinne, 2003). La cause du passage de l'état souhaité (eau claire) à un état non souhaité (turbidité) peut par exemple être une forte fertilisation d'une zone agricole en amont dont les fertilisants ont progressivement augmenté la quantité de

phosphore des eaux du bassin versant. Cet exemple illustre l'importance de ne pas considérer uniquement l'échelle d'intérêt dans son analyse.

1.3.2 – Echelle temporelle

Il est aussi important de spécifier l'échelle temporelle lors d'une étude sur la résilience (Carpenter et al., 2001). Le choix de l'échelle dépend de la question posée par l'étude, et peut s'échelonner entre quelques décennies pour un système agricole par exemple, à plusieurs millénaires pour une étude sur l'évolution.

Les exemples suivants suffisent à comprendre l'importance du choix de l'échelle temporelle. Le premier exemple témoigne de l'impact d'utilisations des terres passées sur le système contemporain, dû à l'altération de variables écologiques changeant lentement (« slow moving variables ») comme les sols ou la biodiversité (Folke et al., 2004). Il s'agit du problème de la salinisation actuelle (et future) des terres et rivières en Australie, à cause d'un intensif défrichage des terres durant les 200 dernières années qui a conduit à la disparition des espèces ligneuses natives. En effet, les espèces agricoles implantées après défrichage transpirent moins que les espèces natives, l'infiltration augmente donc, ainsi que le niveau des eaux souterraines qui entraînent sur leur passage le sel : les terres et eaux sont plus salées, et la croissance des plantes ralentie (Gordon et al., 2003). Le deuxième exemple traite de la résilience d'un système à une certaine période, atteinte aux dépens de la résilience de ce système pour la période suivante (Carpenter et al., 2001). Il s'agit aussi d'un système agricole : le système a adopté en temps voulu de nouvelles technologies, qui ont efficacement augmenté le rendement agricole à ce moment-là. En effet, l'acquisition de haches en fer a permis un déboisement conséquent libérant de la place pour le monde agricole. Le problème vient du fait qu'au bout d'un certain temps et donc d'un certain pourcentage de déboisement, la fertilité des sols n'a plus pu être maintenue même par une mise en jachère : la résilience du système s'en est trouvée compromise (Ruthenberg, 1976).

Ainsi, les besoins du court terme ne correspondent pas toujours aux besoins à long terme, et la gestion à un instant t peut avoir d'importantes répercussions au temps $t+1$.

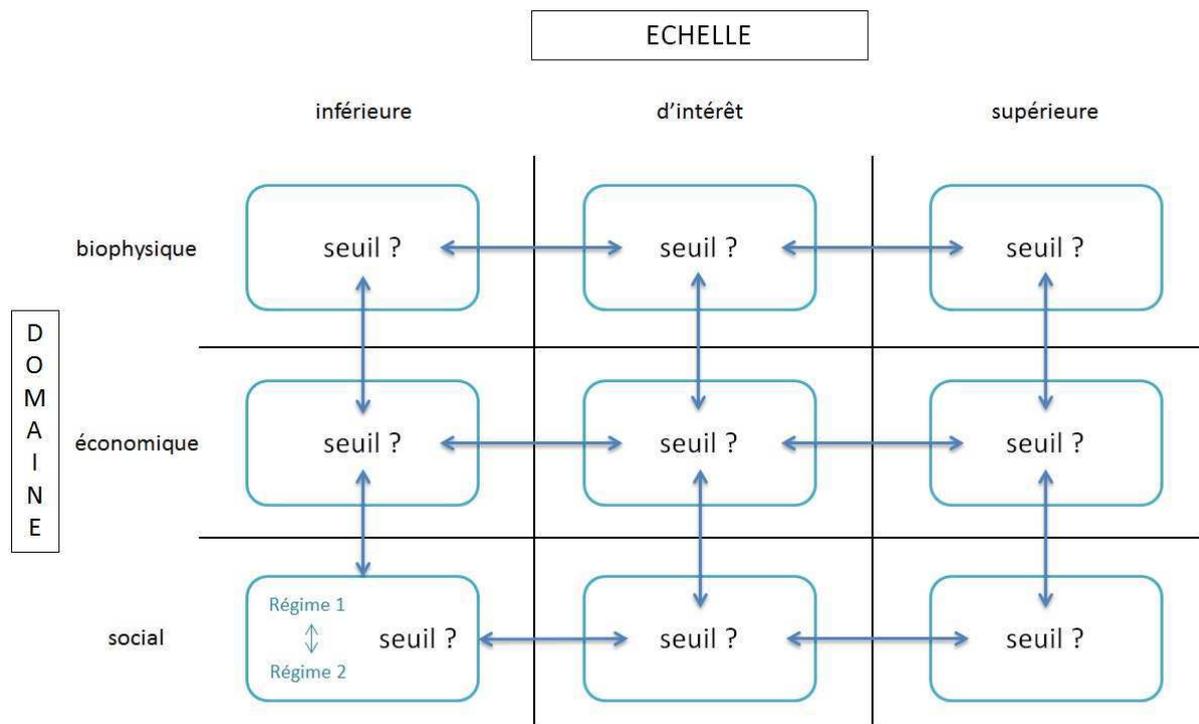
1.4 – Comment étudier la résilience ?

Comme Walker et Salt (2006) l'ont défini, il existe deux types de résilience. La **résilience spécifique** peut-être approchée de manière assez concrète, puisque l'on sait de quelle partie du système il s'agit et à quelle perturbation on s'intéresse. Il est donc possible d'avoir des valeurs à relier à la résilience, en termes de seuils ou encore d'indicateurs, illustrés dans le premier paragraphe ci-dessous. En ce qui concerne la **résilience générale**, qui est la capacité d'un système à absorber tout type de perturbations, il est difficile de l'estimer de manière absolue. Plusieurs auteurs (Darnhofer et al. 2010 ; Bennett et al., 2005 ; Carpenter et al., 2006) pensent que développer un ensemble de substituts ou d'indicateurs est une approche plus utile que de tenter de mesurer la résilience elle-même. Les différents attributs proposés dans la littérature sont présentés dans un second paragraphe. Il est suivi d'un troisième paragraphe dans lequel l'un de ses attributs (diversité) est analysé plus en détails.

1.4.1 – La résilience spécifique

L'approche que proposent Walker et Salt (2006) est d'estimer les seuils connus et possibles entre les différents régimes alternatifs que peut occuper le système, ainsi que leurs interactions. Leur représentation de l'exercice est une « matrice des seuils » (3x3 ; Figure 1.4), une dimension représentant l'échelle (d'intérêt, supérieure et inférieure), l'autre les trois domaines des socio-écosystèmes que nous étudions, à savoir économique, social, biophysique (souvent plus difficile pour les parties sociale et économique, qui peuvent d'ailleurs être regroupées en partie socioéconomique ; matrice de dimension 2x3).

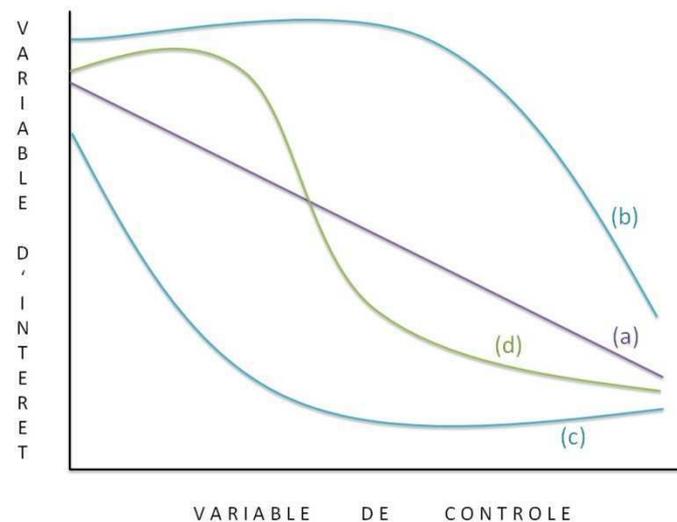
Figure 1.4 – D'après Walker et Salt (2006), exemple d'une matrice des seuils 3x3



Ces auteurs proposent quatre approches complémentaires pouvant être utilisées pour déterminer les seuils. La première est de lister les seuils connus et est utilisée principalement pour évaluer les seuils du domaine biophysique ; il peut s'agir de faire la comparaison avec des écosystèmes similaires dont les seuils sont connus, puisqu'on peut faire l'hypothèse que l'écosystème étudié présente le même type de seuils, avec des valeurs proches. La deuxième approche concerne les seuils de préoccupation potentielle, il s'agit de lister ce qui est suspecté ; Cette notion a été développée par des gestionnaires du Parc National Kruger en Afrique du Sud au milieu des années 1990, dans le but d'essayer d'identifier les choses réellement importantes à connaître et à gérer (car il leur était impossible de s'occuper de tout dans le parc). La définition des seuils de préoccupation potentielle est : « le plus haut et le plus bas niveaux le long d'un continuum de changements des indicateurs environnementaux sélectionnés ». En quelque sorte donc, ils sont l'expression explicite des conditions souhaitables ou non pour un indicateur donné. L'ensemble de ces seuils représente l'enveloppe dans laquelle les changements de l'écosystème sont considérés comme

souhaitables (Biggs and Rogers, 2003 ; Gillson and Duffin, 2006). La troisième approche consiste à développer des modèles conceptuels pour identifier des seuils plausibles. Il s'agit de rendre explicite la compréhension partagée par les parties prenantes du système de son fonctionnement, et notamment de comprendre comment les variables d'intérêt répondent aux variables qui les contrôlent. Plusieurs schémas de réponse sont possibles (Figure 1.5).

Figure 1.5 – D'après Walker et Salt (2006), graphique conceptuel représentant les relations possibles (a à d) entre les variables de contrôle et les variables d'intérêt : (a), c'est linéaire, il n'y a pas de niveau critique ; (b) et (c), il y a des changements assez doux, et (b) est plus sûr que (c), car la variable d'intérêt ne diminue pas aussi vite que la variable la contrôlant augmente ; (d), le changement est un palier, c'est-à-dire un effet de seuil



La dernière approche est l'utilisation de modèles analytiques afin de préciser la compréhension conceptuelle grâce à des mesures quantitatives. Deux caractéristiques des seuils sont à retenir. (1) La position d'un seuil sur la variable de contrôle se situe où il y a un changement significatif dans le processus de rétroaction, déclenchant un changement dans la trajectoire du système, c'est-à-dire un changement de régime. (2) Il semble que nombre de systèmes commencent à changer leur dynamique à l'approche d'un seuil (il ne serait donc pas impossible de détecter un seuil avant qu'il ne soit franchi). Il existe trois telles caractéristiques du comportement des variables « rapides », c'est-à-dire les variables qui témoignent d'un

changement de régime lorsqu'un seuil est franchi : les deux premières (a) et (b) concernant des changements temporels, la dernière (c) un changement dans l'espace (Walker et Salt 2006, et « early warning signals » de Scheffer et al. 2009, 2012). (a) Augmentation de la variabilité : fluctuations dans la réponse du système aux variations environnementales. (b) Augmentation de l'autocorrélation (aujourd'hui ressemble de plus en plus à hier) : le temps de retour d'un système à son état d'équilibre augmente. (c) Augmentation de l'autocorrélation spatiale (les patches de la variable sont de plus en plus grands).

Une autre approche que celles des seuils est de développer des indicateurs pour quantifier la résilience. Par exemple, Orwin et Wardle (2004) proposent deux indicateurs consensus pour la résistance et la résilience des organismes du sol à des perturbations extérieures. L'indice exprimant la résistance dépend de la valeur de la variable de réponse étudiée pour un sol contrôle (non perturbé) et de l'ampleur du changement de cette valeur entre le sol contrôle et un sol perturbé, au temps 0 correspondant à la fin de la perturbation. L'indice de résilience dépend lui des amplitudes de changement dans la valeur de la variable de réponse entre les sols contrôle et perturbé, à l'instant t_0 , et à n'importe quel temps t_x suivant t_0 (la valeur de l'indice de résilience est donc dépendante de x). Un autre exemple est celui de Lochon (mémoire de master, 2015), qui a adapté un indice créé dans un but de restauration, l'indice CSII de Jaunatre et al. (2013) (« Community Structure Integrity Index », qui permet de comparer la structure d'une communauté végétale d'intérêt par rapport à une communauté référence), afin de tester si des communautés végétales de prairies subalpines sont résilientes à certains changements de gestion agricole. Ou encore, passer par des phases d'expérimentation, dans lesquelles on maîtrise le système et les perturbations, permet de voir quelles sont les conséquences de ces perturbations sur le système, puis d'essayer d'extrapoler ces résultats aux systèmes naturels (Bernard, thèse de doctorat, in prep).

1.4.2 – La résilience générale

1.4.2.1 – Des attributs des systèmes leur conférant leur résilience

La question soulevée ici est de savoir quelles caractéristiques pourraient conférer à un système sa résilience générale, qui ne peut pas être étudiée comme la résilience spécifique puisqu'il s'agit de la résilience du système à toutes sortes de perturbations non nommées.

Plusieurs groupes d'auteurs proposent des listes de telles caractéristiques, bien que sous des noms différents (« attributs », Walker et Salt, 2012 ; « caractéristiques », Levin et Lubchenco, 2008, qui citent Levin, 1999 ; « indicateurs liés au comportement », Cabell et Oelofse, 2012 ; « principes », Biggs et al., 2012), dont beaucoup se recoupent : les trois attributs considérés comme ayant les rôles les plus importants sont les premiers à être détaillés, puis les autres sont simplement cités, nous proposons au lecteur de se référer aux articles cités pour plus d'informations.

Commençons par la **diversité** ; il s'agit principalement de la diversité fonctionnelle (présentée plus en détails dans le paragraphe 1.4.2.2), mais aussi, de la biodiversité sous toutes ses formes, de l'hétérogénéité spatiale, et lorsque le système considéré est un socio-écosystème, de la diversité des stratégies de subsistance et institutionnelle (Biggs et al., 2012). Il s'agit à la fois de la diversité en tant qu'hétérogénéité (terme de Levin et Lubchenco, 2008) et de la redondance des éléments, c'est-à-dire le fait que plusieurs éléments distincts d'un système réalisent la même fonction, et par conséquent que certains éléments puissent compenser la perte d'autres (Levin et Lubchenco, 2008, Biggs et al., 2012).

La deuxième caractéristique la plus citée est la **modularité**, ou **connectivité** : cette caractéristique réfère à la compartimentation du système, en termes d'espace, de temps mais aussi d'organisation, et est liée à la connectivité entre les éléments du système (ressources, espèces ou acteurs sociaux) (Levin et Lubchenco, 2008 ; Biggs et al., 2012, qui citent Bodin et Prell, 2011). Un système modulaire possède des sous-composants interagissant étroitement

mais qui sont peu connectés les uns aux autres. Les différentes parties du système sont capables de se réorganiser en réponse à des changements intervenant à d'autres endroits du système, à temps pour éviter un désastre, mais pas trop rapidement (en effet, si les composants d'un système sont trop connectés, les chocs sont transmis rapidement à travers l'ensemble du système) (Walker et al., 2012).

Enfin, **l'étroitesse des rétroactions** est la troisième caractéristique dont le rôle est supposé important. Tous les systèmes sont maintenus dans leur régime actuel par des rétroactions déterminantes (environnementales et socioéconomiques). Affaiblir ces rétroactions réduit la résilience du système.

Les autres caractéristiques que l'on retrouve dans plusieurs des articles cités concernent les réserves et capitaux (naturels, sociaux et économiques ; leurs niveaux influent sur la résilience – Walker et al., 2012 ; Cabell et Oelofse, 2012) et l'apprentissage, qu'il est bon de promouvoir (Biggs et al., 2012 ; Cabell et Oelofse, 2012). Enfin, Walker et al. (2012) ajoutent à leur liste l'ouverture du système, Biggs et al. (2012), avancent qu'il est important de promouvoir la compréhension des socio-écosystèmes en tant que systèmes complexes et adaptatifs et la participation des acteurs locaux aux processus de gestion et de gouvernance, gouvernance qui selon ces auteurs devrait être polycentrique. Enfin, Cabell et Oelofse (2012) proposent que la capacité des systèmes à s'auto-organiser socialement et s'autoréguler d'un point de vue écologique, le fait de les exposer prudemment aux perturbations, le fait de se référer à leur histoire pour envisager leur futur, et leur exploitation mesurée sont des critères qui peuvent aider à construire la résilience.

Pour Levin et Lubchenco (2008) et Walker et Salt (2012), cet ensemble de caractéristiques sont dépendantes les unes des autres, et le niveau optimum de résilience devrait se trouver à un niveau intermédiaire de chacune de ces caractéristiques (Levin et Lubchenco, 2008). Pour Biggs et al. (2012), respecter ces principes permet d'améliorer la résilience. Enfin pour Cabell et Oelofse (2012), c'est le nombre d'indicateurs identifiés dans le système qui témoigne de son « degré » de résilience.

1.4.2.2 – Un attribut particulier : la diversité fonctionnelle

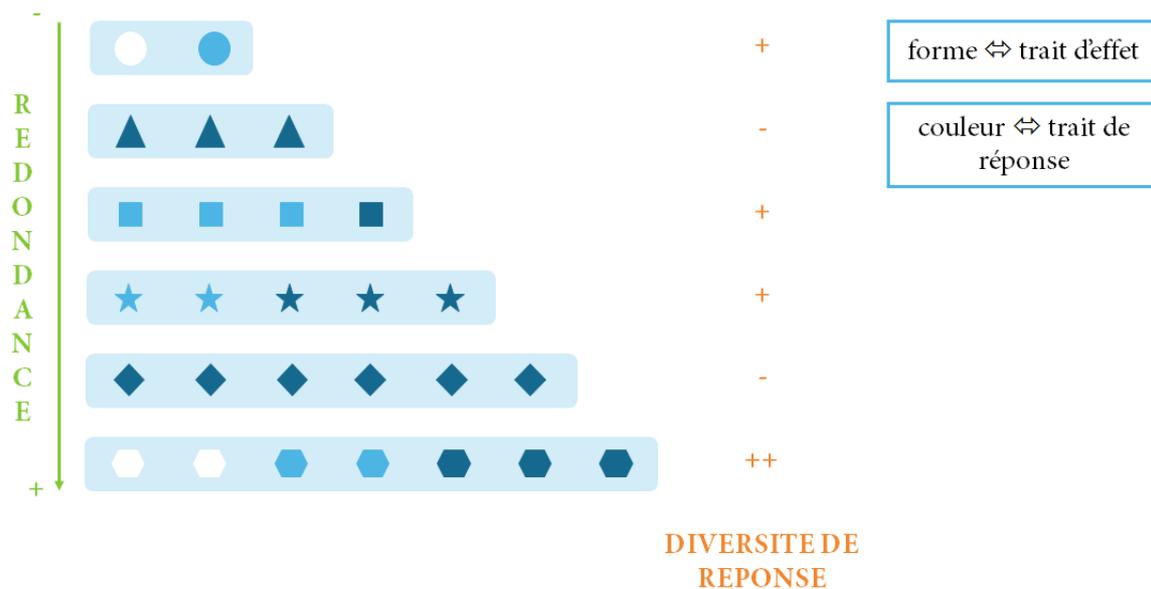
Il est proposé (et débattu) depuis longtemps que la biodiversité stabilise la productivité des écosystèmes dans le temps (McNaughton, 1977) ; en 1999, Yachi et Loreau proposent leur « insurance hypothesis » qui suppose qu'une plus grande richesse spécifique permet une meilleure stabilité des fonctions des écosystèmes dans le temps ; bon nombre d'écologues continuent à étudier cette relation complexe qui n'est pas encore complètement comprise (pour une revue sur les études ayant observé que la biodiversité augmente la stabilité des écosystèmes, voir entre autres Cardinale et al., 2012 et Isbell et al., 2015). En 1995, Walker relie la biodiversité à la résilience des écosystèmes : un écosystème très divers a plus de chance d'abriter plusieurs espèces remplissant des fonctions similaires, tout en ne répondant pas de la même façon aux changements, c'est pourquoi Walker avance que la biodiversité améliore la résilience des écosystèmes. Cette particularité de la biodiversité est à relier aux traits fonctionnels des espèces (d'effet d'un côté et de réponse de l'autre). Ainsi, deux niveaux de diversité ont un rôle important pour le fonctionnement des écosystèmes, la production de services et/ou leur résilience (Walker 1992, 1997 ; Chapin et al., 1997 ; Norberg et al., 2001 ; Luck et al., 2003) : il s'agit de la diversité fonctionnelle (d'effet) et de la diversité de réponse.

La diversité fonctionnelle correspond dans sa définition la plus simple à la diversité des groupes fonctionnels au sein d'une communauté. Un groupe fonctionnel est un ensemble d'espèces aux traits d'effets présentant des valeurs (attributs) similaires (Gitay & Noble 1997). Ces espèces ont donc un rôle équivalent au sein de l'écosystème : il s'agit de la redondance fonctionnelle. La complémentarité des groupes fonctionnels coexistant au sein d'un écosystème contrôle son fonctionnement. Leur persistance contribue à la performance des écosystèmes et aux services qu'ils fournissent (Folke et al., 2004).

La diversité des traits de réponse est une propriété indispensable à un système pour sa résilience (Mori et al. 2013). En effet, si toutes les espèces réagissent de la même manière à un

changement de gestion ou à une perturbation climatique, et que cette réponse n'est pas un comportement de résistance mais au contraire de vulnérabilité, l'écosystème sera fortement impacté par ce changement ou cette perturbation et ne pourra plus fonctionner comme il le faisait jusqu'à cet événement. Au contraire, un mélange d'espèces ne se comportant pas de la même façon face à un changement dans l'environnement augmente la probabilité qu'au moins une partie des espèces présentes avant le changement persistent après celui-ci. Ainsi, il s'avère que considérer la diversité de réponse à l'échelle de la communauté n'est pas la manière optimale de l'étudier. Il est aussi important d'étudier la diversité de réponse à l'échelle des groupes fonctionnels. Elmqvist et al. (2003) la définissent d'ailleurs de la sorte : diversité de réponses aux changements environnementaux parmi les espèces contribuant à la même fonction écologique. Ainsi, si un groupe fonctionnel était amené à disparaître d'un écosystème, son fonctionnement en serait modifié. Il est donc indispensable que la diversité de réponse au sein de chaque groupe fonctionnel soit forte, pour que si une ou quelques espèces disparaissent (ou diminuent en abondance) à cause d'un changement dans l'écosystème, d'autres espèces aux traits d'effet similaires puissent prendre la relève, auquel cas le fonctionnement de l'écosystème pourrait être maintenu. Une forte redondance augmente les chances que la diversité de réponse soit forte, mais n'en est pas un gage (voir contre-exemple sur la Figure 1.6). Ainsi, il est peu judicieux de se satisfaire de l'étude de la redondance des traits d'effet et d'occulter la diversité de réponse.

Figure 1.6 – D’après Mori et al. (2013), présentation des concepts de redondance et de diversité de réponse : différents groupes fonctionnels (rectangles bleus clairs) sont représentés par un nombre d’espèces différent (un symbole est une espèce) aux traits d’effet similaires (forme des symboles), la redondance fonctionnelle augmente avec le nombre d’espèces formant le groupe ; la couleur symbolisant les différents attributs des traits de réponse de chaque espèce, il est visible qu’une plus forte redondance ne garantit pas une plus forte diversité de réponse (dont le niveau est indiqué en orange)



En conclusion, selon le type de résilience étudié, l’approche est différente : il s’agirait d’étudier la résilience spécifique par les seuils entre les différents bassins d’attraction, lorsque la partie du système et la perturbation sont connus, alors que lorsque c’est la résilience générale qui est en jeu, il est nécessaire de passer par l’évaluation de différentes caractéristiques qui sont supposées contribuer à la résilience d’un système.

Dans cette thèse, nous nous intéressons à la capacité d’un socio-écosystème à maintenir sa fourniture de services : il est donc possible de s’intéresser d’une part à la résilience spécifique de chacun de ces services, pour cela nous proposons un nouveau cadre d’analyse, qui n’est pas basé sur les seuils du bassin d’attraction, mais sur les gammes de valeurs de services fournies par les prairies selon différents emplacements dans le bassin d’attraction ; et d’autre part à la résilience générale, en s’intéressant à la diversité fonctionnelle des prairies, qui sous-tend à la fois la fourniture de services et la résilience du système. Nos deux approches sont détaillées dans le chapitre 2.

Références

- Aschan-Leygonie, C. (2000). Vers une analyse de la résilience des systèmes spatiaux. *Espace géographique*, 29(1), 64-77.
- Barros, C., Thuiller, W., Georges, D., Boulangeat, I., Munkemuller, T. (2016). N-dimensional hypervolumes to study stability of complex ecosystems. *Ecology Letters*. In press
- Bennett, E. M., Cumming, G. S., & Peterson, G. D. (2005). A systems model approach to determining resilience surrogates for case studies. *Ecosystems*, 8(8), 945-957.
- Berkes, F., Colding, J., & Folke, C. (Eds.). (2002). Navigating social-ecological systems: building resilience for complexity and change. Cambridge University Press.
- Bernard, L. (2016). Mécanismes fonctionnels de résilience des prairies subalpines au changement global. Ecole Doctorale Chimie et Sciences du Vivant, Université Joseph Fourier, Grenoble, France. In prep
- Biggs, H. C., & Rogers, K. H. (2003). An adaptive system to link science, monitoring and management in practice. *The Kruger experience: Ecology and management of savanna heterogeneity*, 59-80.
- Biggs, R., Schlüter, M., Biggs, D., Bohensky, E. L., BurnSilver, S., Cundill, G., Dakos, V., Daw, T. M., Evans, L. S., Kotschy, K., Leitch, A. M., Meek, C., Quinlan, A., Raudsepp-Hearne, C., Robards, M. D., Schoon, M. L., Schultz, L. & West, P. C. (2012). Toward principles for enhancing the resilience of ecosystem services. *Annual Review of Environment and Resources*, 37, 421-448.
- Bodin, Ö., & Prell, C. (Eds.). (2011). *Social networks and natural resource management: uncovering the social fabric of environmental governance*. Cambridge University Press.
- Brand, F. S., & Jax, K. (2007). Focusing the meaning (s) of resilience: resilience as a descriptive concept and a boundary object. *Ecology and Society*, 12(1), 23.
- Cabell, J. F., & Oelofse, M. (2012). An indicator framework for assessing agroecosystem resilience. *Ecology and Society*, 17(1).
- Cardinale, B. J., Duffy, J. E., Gonzalez, A., Hooper, D. U., Perrings, C., Venail, P., Narwani, A., Mace, G. M., Tilman, D., Wardle, D. A., Kinzig, A. P., Daily, G. C., Loreau, M., Grace, J. B., Larigauderie, A., Srivastava, D. S., Naeem, S. (2012). Biodiversity loss and its impact on humanity. *Nature* 486 (7401), 59-67.

- Carpenter, S. R., Bennett, E. M., & Peterson, G. D. (2006). Scenarios for ecosystem services: an overview. *Ecology and Society*, 11(1), 29.
- Carpenter, S. R., & Folke, C. (2006). Ecology for transformation. *Trends in Ecology & Evolution*, 21(6), 309-315.
- Carpenter, S. R., & Kinne, O. (2003). Regime shifts in lake ecosystems.
- Carpenter, S., Walker, B., Anderies, J. M., & Abel, N. (2001). From metaphor to measurement: resilience of what to what?. *Ecosystems*, 4(8), 765-781.
- Chapin III, F. S., Kofinas, G. P., & Folke, C. (Eds.). (2009). *Principles of ecosystem stewardship: resilience-based natural resource management in a changing world*. Springer Science & Business Media.
- Chapin, F. S., Walker, B. H., Hobbs, R. J., Hooper, D. U., Lawton, J. H., Sala, O. E., & Tilman, D. (1997). Biotic control over the functioning of ecosystems. *Science*, 277(5325), 500-504.
- Chapin III, F. S., Zavaleta, E. S., Eviner, V. T., Naylor, R. L., Vitousek, P. M., Reynolds, H. L., hooper, D. U., Lavorel, S., Sala, O. E., Hobbie, S. E., Mack, M. C. & Diaz, S. (2000). Consequences of changing biodiversity. *Nature*, 405(6783), 234-242.
- Côté, I. M., & Darling, E. S. (2010). Rethinking ecosystem resilience in the face of climate change. *PLoS Biol*, 8(7), e1000438.
- Cumming, G. S., Barnes, G., Perz, S., Schmink, M., Sieving, K. E., Southworth, J., ... & Van Holt, T. (2005). An exploratory framework for the empirical measurement of resilience. *Ecosystems*, 8(8), 975-987.
- Darnhofer, I., Bellon, S., Dedieu, B., & Milestad, R. (2011). Adaptiveness to enhance the sustainability of farming systems. In *Sustainable Agriculture Volume 2* (pp. 45-58). Springer Netherlands.
- 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.
- Folke, C. (2006). Resilience: The emergence of a perspective for social–ecological systems analyses. *Global environmental change*, 16(3), 253-267.
- Folke, C., Carpenter, S., Elmqvist, T., Gunderson, L., Holling, C. S., & Walker, B. (2002). Resilience and sustainable development: building adaptive capacity in a world of transformations. *AMBIO: A journal of the human environment*, 31(5), 437-440.

Folke, C., Colding, J., & Berkes, F. (2003). Synthesis: building resilience and adaptive capacity in social-ecological systems. *Navigating social-ecological systems: Building resilience for complexity and change*, 352-387.

Folke, C., Carpenter, S., Walker, B., Scheffer, M., Elmqvist, T., Gunderson, L., & Holling, C. S. (2004). Regime shifts, resilience, and biodiversity in ecosystem management. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 557-581.

Fujita, R., Moxley, J. H., DeBey, H., Van Leuvan, T., Leumer, A., Honey, K., ... & Foley, M. (2013). Managing for a resilient ocean. *Marine Policy*, 38, 538-544.

Gillson, L., & Duffin, K. I. (2007). Thresholds of potential concern as benchmarks in the management of African savannahs. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 362(1478), 309-319.

Gitay, H. & Noble, I.R. (1997) What are functional types and how should we seek them? *Plant Functional Types. Their Relavance to Ecosystem Properties and Global Change* (eds T.M. Smith, H.H. Shugart & F.I. Woodward), pp. 3-19. Cambridge University Press, Cambridge.

Gordon, L., Dunlop, M., & Foran, B. (2003). Land cover change and water vapour flows: learning from Australia. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 358(1440), 1973-1984.

Gunderson, L. H., & Holling, C. S. (2002). Panarchy: understanding transformations in systems of humans and nature. *Island, Washington*.

Isbell, F., Craven, D., Connolly, J., Loreau, M., Schmid, B., Beierkuhnlein, C., Bezemer, T. M., Bonin, C., Bruelheide, H., de Luca, E., Ebeling, A., Griffin, J. N., Guo, Q., Hautier, Y., Hector, A., Jentsch, A., Kreyling, J., Lanta, V., Manning, P., Meyer, S. T., Mori, A. S., Naeem, S., Niklaus, P. A., Polley, H. W., Reich, P. B., Roscher, C., Seabloom, E. W., Smith, M. D., Thakur, M. P., Tilman, D., Tracy, B. F., van der Putten, W. H., van Ruijven, J., Weigelt, A., Weisser, W. W., Wilsey, B. & Eisenhauer, N. (2015). Biodiversity increases the resistance of ecosystem productivity to climate extremes. *Nature*, 526(7574), 574-577.

Holling, C. S. (1973). Resilience and stability of ecological systems. *Annual review of ecology and systematics*, 1-23.

Holling, C. S. (1996). Engineering resilience versus ecological resilience. *Engineering within ecological constraints*, 31-44.

Jackson, J. B., Kirby, M. X., Berger, W. H., Bjorndal, K. A., Botsford, L. W., Bourque, B. J., ... & Hughes,

- T. P. (2001). Historical overfishing and the recent collapse of coastal ecosystems. *Science*, 293(5530), 629-637.
- Jaunatre, R., Buisson, E., Muller, I., Morlon, H., Mesléard, F., & Dutoit, T. (2013). New synthetic indicators to assess community resilience and restoration success. *Ecological Indicators*, 29, 468-477.
- Levin, S. A. (1999). *Fragile Dominion: Complexity and the Commons*. Reading (MA): Perseus.
- Levin, S. A., & Lubchenco, J. (2008). Resilience, robustness, and marine ecosystem-based management. *Bioscience*, 58(1), 27-32.
- Lochon, I. (2015). Résilience des prairies de fauche de l'adret de Villar d'Arène face aux changements de mode de gestion – cas de l'abandon/reprise de la fauche et du sur-semis. AgroParisTech, Paris, France. pp. 44.
- Luck, G. W., Daily, G. C., & Ehrlich, P. R. (2003). Population diversity and ecosystem services. *Trends in Ecology & Evolution*, 18(7), 331-336.
- McNaughton, S. J. (1977). Diversity and stability of ecological communities: a comment on the role of empiricism in ecology. *American Naturalist*, 515-525.
- Mori, A. S., Furukawa, T., & Sasaki, T. (2013). Response diversity determines the resilience of ecosystems to environmental change. *Biological Reviews*, 88(2), 349-364.
- Norberg, J., Swaney, D. P., Dushoff, J., Lin, J., Casagrandi, R., & Levin, S. A. (2001). Phenotypic diversity and ecosystem functioning in changing environments: a theoretical framework. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 98(20), 11376-11381.
- Nyström, M., Folke, C., & Moberg, F. (2000). Coral reef disturbance and resilience in a human-dominated environment. *Trends in Ecology & Evolution*, 15(10), 413-417.
- O'Neill, R. V., Johnson, A. R., & King, A. W. (1989). A hierarchical framework for the analysis of scale. *Landscape Ecology*, 3(3-4), 193-205.
- Orwin, K. H., & Wardle, D. A. (2004). New indices for quantifying the resistance and resilience of soil biota to exogenous disturbances. *Soil Biology and Biochemistry*, 36(11), 1907-1912.
- Paine, R. T., Tegner, M. J., & Johnson, E. A. (1998). Compounded perturbations yield ecological surprises. *Ecosystems*, 1(6), 535-545.
- Palumbi, S. R., McLeod, K. L., & Grünbaum, D. (2008). *Ecosystems in action: lessons from marine*

ecology about recovery, resistance, and reversibility. *BioScience*, 58(1), 33-42.

Peterson, G., Allen, C. R., & Holling, C. S. (1998). Ecological resilience, biodiversity, and scale. *Ecosystems*, 1(1), 6-18.

Pimm, S. L. (1984). The complexity and stability of ecosystems. *Nature*, 307(5949), 321-326.

Quinlan, A. E., Berbés-Blázquez, M., Haider, L. J., & Peterson, G. D. (2015). Measuring and assessing resilience: broadening understanding through multiple disciplinary perspectives. *Journal of Applied Ecology*.

Ruthenberg, H. (1980). *Farming systems in the tropics* (No. Ed. 3). Oxford University Press.

Scheffer, M., Carpenter, S. R., Lenton, T. M., Bascompte, J., Brock, W., Dakos, V., van de Koppel, J., van de Leemput, I. A., Levin, S. A., van Nes, E. H., Pascual, M. & Vandermeer, J. (2012). Anticipating critical transitions. *Science*, 338(6105), 344-348.

Scheffer, M., Bascompte, J., Brock, W. A., Brovkin, V., Carpenter, S. R., Dakos, V., Held, H., van Nes, E. H., Rietkerk, M. & Sugihara, G. (2009). Early-warning signals for critical transitions. *Nature*, 461(7260), 53-59.

Steffen, W.L., A. Sanderson, P.D. Tyson, J. Jäger, P.A. Matson, et al. (2004). *Global Change and the Earth System: A Planet Under Pressure*. Springer-Verlag, New York.

Sterk, M., Gort, G., Klimkowska, A., Van Ruijven, J., Van Teeffelen, A. J. A., & Wamelink, G. W. W. (2013). Assess ecosystem resilience: Linking response and effect traits to environmental variability. *Ecological Indicators*, 30, 21-27.

Turner, B. L., Kasperson, R. E., Matson, P. A., McCarthy, J. J., Corell, R. W., Christensen, L., ... & Polsky, C. (2003). A framework for vulnerability analysis in sustainability science. *Proceedings of the national academy of sciences*, 100(14), 8074-8079.

Walker, B. H. (1992). Biodiversity and ecological redundancy. *Conservation biology*, 6(1), 18-23.

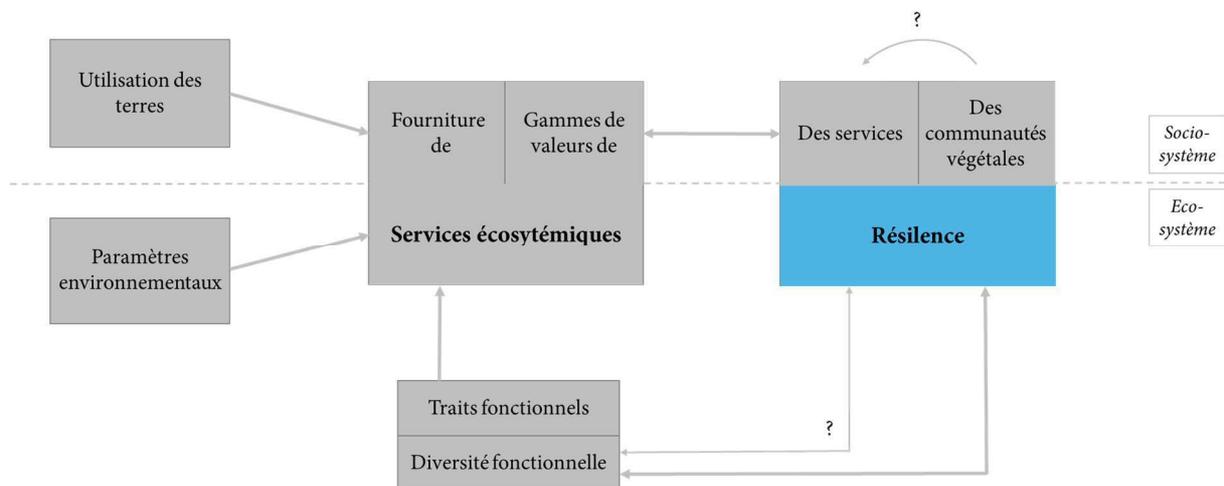
Walker, B. (1995). Conserving biological diversity through ecosystem resilience. *Conservation biology*, 747-752.

Walker, B., Carpenter, S., Anderies, J., Abel, N., Cumming, G., Janssen, M., Lebel, L., Norberg, J., Peterson, G.D. & Pritchard, R. (2002). Resilience management in social-ecological systems: a working hypothesis for a participatory approach. *Conservation ecology*, 6(1), 14.

- Walker, B., Holling, C. S., Carpenter, S. R., & Kinzig, A. (2004). Resilience, adaptability and transformability in social-ecological systems. *Ecology and society*, 9(2), 5.
- Walker, B. H., Smith, T. M., Shugart, H. H., & Woodward, F. I. (1997). Functional types in non-equilibrium ecosystems. *Plant Functional Types*. Cambridge University Press, New York, 91-103.
- Walker, B., Salt, D., 2006, Resilience thinking: sustaining ecosystems and people in a changing world.
- Walker, B., Salt, D., 2012, Resilience practice: building capacity to absorb disturbance and maintain function.
- Worm, B., Lotze, H. K., Hillebrand, H., & Sommer, U. (2002). Consumer versus resource control of species diversity and ecosystem functioning. *Nature*, 417(6891), 848-851.
- 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.

CHAPITRE 2 :

PRESENTATION DE L'APPROPRIATION DU CONCEPT DE RESILIENCE



La première partie de l'expression « résilience de quoi à quoi » est claire dans ce projet : je souhaite m'intéresser à la résilience des services écosystémiques fournis par les prairies subalpines que nous étudions. En ce qui concerne la seconde partie, c'est un peu moins précis : je voudrais savoir si les services écosystémiques sont résilients aux changements globaux en cours et annoncés. Comme expliqué dans le chapitre 1, il n'est pas possible d'évaluer la résilience générale de manière directe. Ce chapitre a pour but de présenter la façon dont je définis la résilience, et comment je souhaite l'appréhender, afin de faire le lien entre l'état de l'art sur la résilience (chapitre 1), et les chapitres suivants, présentant nos analyses sur le cas d'étude des prairies du Lautaret.

La définition retenue par Walker et Salt (2006), à savoir la capacité d'un système à absorber les perturbations et à conserver les mêmes structures et fonctions de base ainsi que les mêmes rétroactions, est celle qui correspond le plus à ma vision. De plus, je suis d'accord avec leur distinction entre résilience spécifique et générale, et accorde aussi de l'importance à l'adaptabilité et à la transformabilité du système. Cependant, j'adapte cette définition à notre modèle d'étude, c'est-à-dire en termes de résilience spécifique, à la partie « de quoi ». Je définis donc la résilience comme **la capacité d'un écosystème à fournir une quantité stable de services écosystémiques face à des changements environnementaux ou de gestion**. J'en étudie plusieurs « composantes », car je considère comme nombre d'auteurs dont les publications ont été présentées dans le chapitre 1 que la capacité d'un système à se maintenir dans un état donné (c'est-à-dire fournissant des valeurs données de services écosystémiques) n'est pas uniquement permise par un comportement de résistance, mais aussi par une capacité d'adaptation aux changements subis, qui peut dans certains cas prendre la forme d'une transformation d'une certaine partie du système : pour ne pas complètement s'écrouler, le système s'adapte en modifiant les valeurs d'au moins une de ces variables de contrôle (ou variable de forçage). Pour en revenir à ma définition, le système ne fournit plus les mêmes valeurs de services, mais reste néanmoins, dans notre cas d'étude, une prairie subalpine fournissant les mêmes types de services écosystémiques. En accord avec Walker & Salt (2006),

les quatre composantes considérées sont la résistance, la résilience, la transition et la transformation.

Nous avons développé deux approches complémentaires pour estimer le potentiel de résilience des services écosystémiques étudiés : l'une, descriptive, explore les valeurs de services elles-mêmes (chapitre 4), l'autre, analytique, porte sur l'un des mécanismes qui soutient la résilience du socio-écosystème, à savoir la diversité fonctionnelle (chapitre 5). La suite de ce chapitre présente les grandes lignes de ces deux approches.

2.1 – Approche descriptive : les « gammes opérationnelles »

L'approche descriptive repose sur un nouveau cadre conceptuel d'analyse de la résilience de services écosystémiques et consiste en l'évaluation de « gammes opérationnelles » pour chaque service (terme anglais : « operating ranges » ; Kersting 1984). Ces gammes opérationnelles sont définies comme la gamme de valeur que prend le service étudié dans un état donné de l'écosystème (Kersting 1984). Ceci correspond à la variabilité naturelle, le référentiel du système en termes de fluctuations des variables écologiques sous les conditions actuelles. A partir des données récoltées sur le terrain, nous pouvons définir des gammes de valeurs de services :

- **observées** : l'ensemble des parcelles échantillonnées permettent de définir les limites des valeurs de services qu'un état donné de l'écosystème peut fournir ;
- **potentielles** : afin d'avoir des informations sur les valeurs de services qui pourraient être fournies par l'écosystème selon de légères modifications de leur état.

Dans cette étude, les services écosystémiques sont évalués à partir des traits fonctionnels des espèces dominantes (rapport de biomasse de Grime, 1998) de la prairie et d'un ensemble de caractéristiques des sols de ces prairies. Les traits sont considérés au niveau d'agrégation de la

communauté : c'est la moyenne des attributs fonctionnels de chaque espèce pondérée par leur abondance (CWM, pour « Community Weighted Mean », Garnier et al., 2004) qui est utilisée pour modéliser les services (approche développée par Lavorel et al. 2011). La valeur des services écosystémiques dépend donc de la **composition de la communauté** au temps t (en termes d'abondances relatives des espèces), de sa **diversité fonctionnelle** et de **variables abiotiques**. C'est en se basant sur ce constat et sur l'hypothèse que les perturbations affectent la composition des communautés et les variables abiotiques, que nous évaluons les gammes potentielles : notre méthode consiste à ré-échantillonner la composition des communautés (puis de ré-estimer les CWM) et les variables abiotiques pour modéliser de nouvelles valeurs de services écosystémiques. Les différentes règles d'assemblage utilisées pour simuler les communautés sont basées sur l'ordination des espèces selon leur abondance relative (Grime, 1998), classées en trois catégories : dominantes, sous-dominantes et subordonnées (Jaillard et al., 2014). Ces règles d'assemblage, ainsi que le ré-échantillonnage des variables abiotiques, sont explicités dans le chapitre 4.

Quatre gammes sont évaluées, à partir de données observées ou simulées, à une échelle locale ou plus globale ; ces gammes réfèrent à la structure emboîtée de l'écosystème. Nous les relient à différentes caractéristiques de la résilience. La Figure 2.1 représente l'ensemble de ces gammes opérationnelles.

Le « **Normal Operating Range** » (NOR) représente les **valeurs observées sur le terrain**. Elle représente la fourniture actuelle de service, selon par exemple le type de gestion des terres dans le cas des prairies. Nous la définissons comme étant la gamme stable de valeur de services et considérons qu'elle représente la **résistance** de la fourniture de services sous les conditions actuelles.

Les trois autres gammes représentent les gammes de **valeurs potentielles de services que pourrait fournir le système** : ils sont donc appelés les « **Potential Operating Ranges** » (POR). Elles sont simulées à partir des assemblages des communautés et des caractéristiques des sols

observés sur le terrain ; la différence entre les trois gammes est l'échelle à laquelle elles sont simulées, ainsi que leur signification en termes de résilience.

La première gamme est simulée à l'échelle de la communauté (appelée « Community Potential Operating Range », Com-POR), définie comme un état du modèle d'états-et-transitions ; dans le cas des prairies du Lautaret, une communauté est déterminée par la gestion passée et actuelle. Il s'agit donc de la même échelle que le NOR. Le Com-POR a pour but de représenter les évolutions potentielles des communautés végétales dans certaines limites : les espèces présentes restent les mêmes que celles observées (pas de perte d'espèces ni d'invasion), et selon des structures d'abondances similaires, c'est-à-dire que les espèces dominantes, sous-dominantes ou subordonnées le restent ; ainsi que la variabilité inévitable de l'environnement, par le ré-échantillonnage des variables abiotiques des modèles. Nous relient cette gamme à la **résilience**, en suivant l'hypothèse que si la diversité fonctionnelle et les variables abiotiques restent dans la gamme potentielle autour de la gamme réalisée, alors le système a la possibilité de revenir à la gamme réalisée, et de fournir à nouveau des valeurs de services correspondant au NOR. Nous considérons qu'une réorganisation des espèces en termes d'abondance est un changement suffisamment faible pour qu'il ne soit pas considéré comme de l'adaptation ou de la transformation, mais au contraire comme faisant partie de la dynamique de l'écosystème, qui participe à sa résilience.

Les deux autres gammes sont simulées en suivant la même logique, mais en changeant le pool d'espèces disponibles. Le POR à l'échelle de la méta-communauté (Meta-Com-POR), est simulé à partir du pool d'espèces composé d'espèces présentes dans le jeu d'états connectés dans le modèle d'état-et-transition du système étudié – les prairies liées par les modes de gestion dans le cas du Lautaret. Le POR à l'échelle du paysage (Landscape-POR), comme son nom l'indique, est simulé avec l'ensemble des espèces présentes dans le système d'étude.

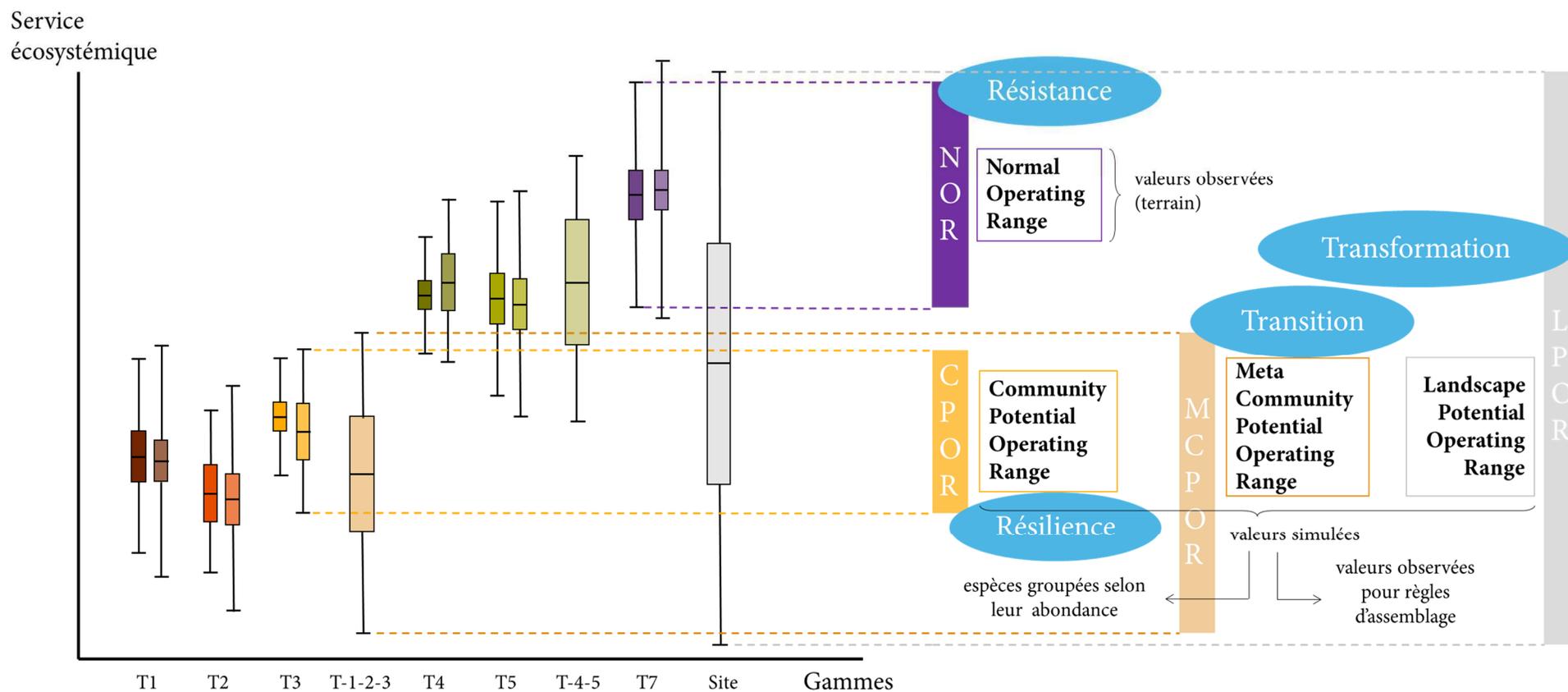
De la même manière que le NOR est supposé contenu par le Com-POR, ce dernier devrait s'emboîter dans le Meta-Com-POR, qui devrait lui-même s'emboîter dans le Landscape-POR. En effet, à chaque changement d'échelle (de la communauté au paysage), le pool d'espèces

considéré s'agrandit, les possibilités d'assemblage des communautés s'en trouvent augmentées aussi, menant théoriquement à une gamme de valeurs de services plus large.

Nous avons testé le modèle conceptuel en utilisant des règles d'assemblage des communautés simples pour le Com-POR et le Meta-Com-POR. Pour le Com-POR, les communautés sont simulées à partir de l'assemblage des espèces observées sur le terrain pour la gestion agricole correspondante. Ces simulations représentent la résilience du système, l'identité des espèces ne changeant pas, uniquement leurs abondances. Pour le Meta-Com-POR, les modalités de gestion connectées sont regroupées en une méta-communauté ; les espèces présentes dans chacune de ces modalités sont susceptibles de se retrouver dans chacune des autres modalités de ce regroupement. Le pool d'espèces utilisé pour la simulation est donc plausible. Nous supposons que lorsque les valeurs de services atteignent des valeurs au-delà des valeurs potentielles de la communauté (Com-POR) mais dans la gamme de la méta-communauté (Meta-Com-POR), la résilience a été dépassée : il y a alors **transition** entre plusieurs états (communautés) stables de la méta-communauté, du fait de changements dans les pools fonctionnels et les conditions abiotiques provenant du plus large pool de la méta-communauté.

En ce qui concerne le Landscape-POR, le pool d'espèces contient toutes les espèces rencontrées à l'échelle du paysage, représentant la possibilité d'évènements rares de dispersion entre méta-communautés (Quétier et al. 2011) ; les caractéristiques des sols sont également ré-échantillonnées à partir du pool de valeurs du paysage. Le Landscape-POR estime le potentiel général du système à fournir des services écosystémiques. Il correspond à la **transformation**, c'est-à-dire que les communautés et caractéristiques des sols en un point donné se transforment en sortant de l'enveloppe définie par la méta-communauté d'origine, mais en restant dans l'espace des paramètres de l'ensemble du paysage.

Figure 2.1 – Schéma conceptuel de l’approche descriptive de la résilience : ce schéma sert à illustrer notre méthode ; il ne représente aucune donnée réelle / aucun résultat. Dans le type de graphique représenté à gauche de ce schéma (service écosystémique en fonction des échelles d’évaluation), il est possible de présenter la distribution des valeurs de services écosystémiques selon l’échelle pour laquelle elles ont été calculées. Les boîtes à moustaches aux couleurs vives correspondent aux communautés (à gauche, les communautés observées ; à droite, les communautés simulées), les boîtes à moustaches plus larges aux couleurs claires correspondent aux méta-communautés, la grise au paysage. La partie droite du schéma reprend les différents concepts présentés dans la partie 1



Ce cadre conceptuel a été testé dans l'article présenté en annexe du chapitre 4 qui présente les méthodes associées à ce cadre d'étude et les premiers résultats obtenus. La méthode se révélant satisfaisante, elle a été ensuite appliquée à l'ensemble des prairies du Lautaret sur un sous-ensemble de services. Les résultats de ces analyses sont présentés dans le chapitre 4. Mais cette méthode reste descriptive et n'apporte aucune information sur les mécanismes de résilience. Ainsi, il est légitime de se demander par quels processus la fourniture de services est résiliente, ou pourquoi elle ne l'est pas si tel est le cas. Pour cela, j'ai décidé de concentrer mes efforts sur l'aspect diversité, car il est l'une des caractéristiques des socio-écosystèmes les plus souvent citées dans la littérature comme sous-tendant la résilience, que cette influence est connue depuis longtemps et très étudiée dans la bibliographie, et que plus particulièrement, la diversité fonctionnelle sous-tendant aussi la fourniture de services, elle est un candidat idéal étant donné que notre étude s'intéresse à la capacité des prairies à continuer à fournir le même niveau de services écosystémiques (Levin, 1999 ; Yachi et Loreau, 1999 ; Lavorel et Garnier, 2002 ; Elmqvist et al., 2003 ; Diaz et al., 2007 ; Biggs et al., 2012 ; Cabell et Oelofse, 2012 ; Cardinale et al., 2012 ; Walker et Salt, 2012 ; Mori et al., 2013 ; Isbell et al., 2015).

2.2 – Approche analytique : la diversité fonctionnelle

2.2.1 – Hypothèse de travail

La diversité fonctionnelle a un rôle important dans le fonctionnement des écosystèmes, la production de services et/ou leur résilience (Walker 1992, 1997 ; Chapin et al., 1997 ; Norberg et al., 2001 ; Luck et al., 2003 ; Lavorel 2013), selon qu'il s'agisse de traits d'effet, qui possèdent un rôle dans le fonctionnement, par exemple biogéochimique, de l'écosystème, ou de traits de réponse, qui sont des caractéristiques permettant à un individu de répondre à un facteur de l'environnement et qui conditionnent donc la structure et diversité des communautés (Lavorel & Garnier, 2002). Ainsi, la résilience des communautés végétales dépend de la **diversité** de leurs traits de réponse (Elmqvist et al., 2003 ; Mori et al., 2013).

Je fais l'hypothèse que, selon l'hypothèse de recouvrement entre traits de réponses et traits d'effet (Lavorel & Garnier 2002, Suding et al. 2008), **lorsque les traits de réponse convergent avec ceux utilisés pour modéliser les services écosystémiques, la diversité fonctionnelle d'une communauté végétale peut-être reliée à sa résilience générale en termes de services écosystémiques** (par l'intermédiaire de ces traits fonctionnels).

En d'autres termes, si la communauté végétale est résiliente, les services qu'elle fournit devraient l'être aussi, puisqu'ils seraient contrôlés par un pool fonctionnel similaire. De la même manière, si une communauté est résistante, telle devrait être la fourniture de services ; alors que si le pool fonctionnel de la communauté change (que ce soit une transition entre des états connectés, c'est-à-dire entre les communautés d'une même méta-communauté, ou une transformation), la communauté ne fournirait plus les mêmes valeurs de services.

2.2.2 – Indicateurs des potentiels des quatre composantes de la résilience

Ainsi, je souhaite évaluer les potentiels des quatre composantes de la résilience des communautés végétales des différents types de prairies à partir de leur diversité fonctionnelle (objet du chapitre 5, dont la conceptualisation est exposée dans la suite de ce chapitre) ; comparer les potentiels de résilience obtenus de cette façon et ceux obtenus grâce à l'approche des gammes opérationnelles (présentée dans la première partie de ce chapitre, objet du chapitre 4) permettrait de confirmer (ou infirmer) cette hypothèse (objet du chapitre 6).

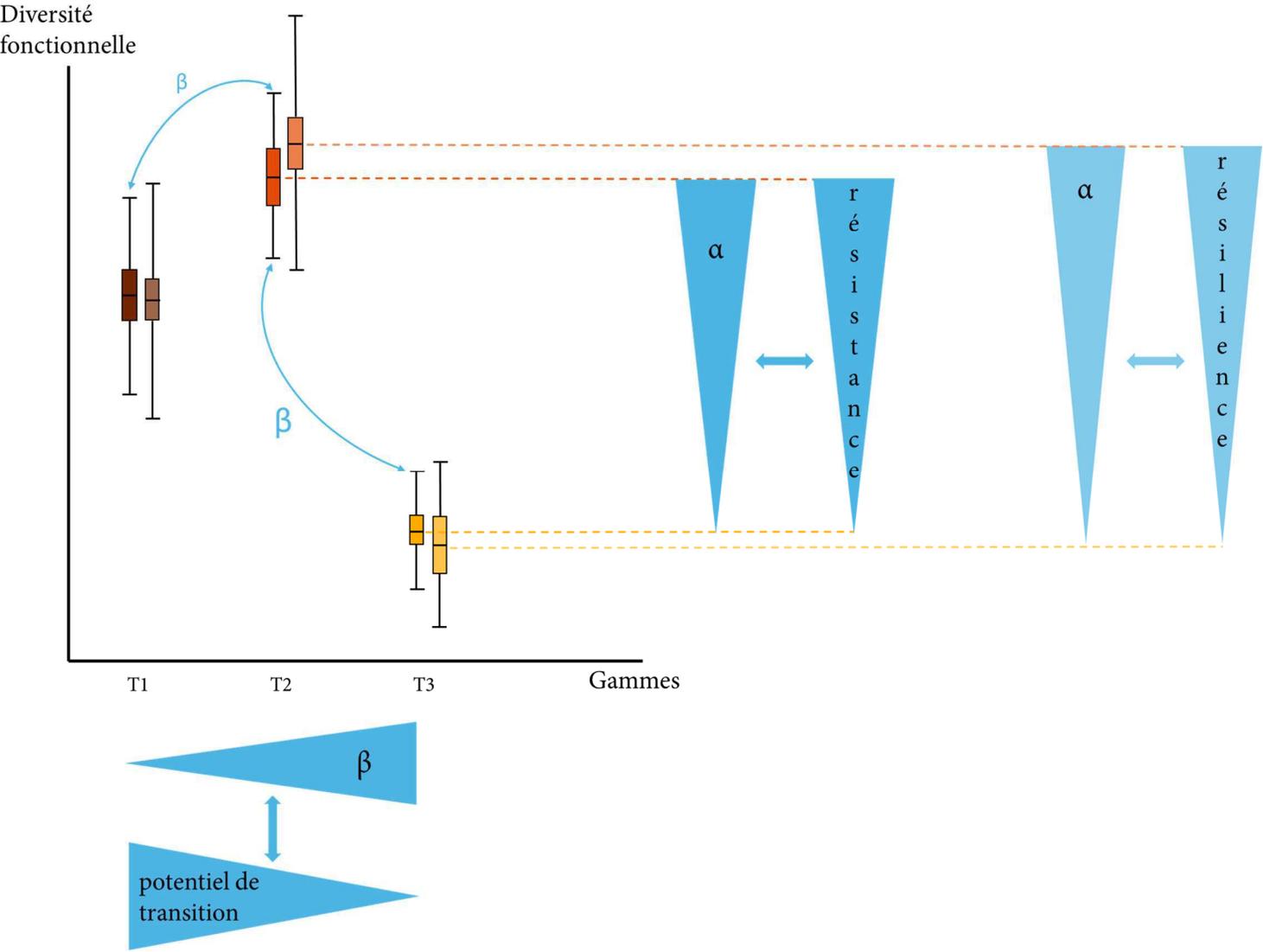
Deux propriétés de la diversité fonctionnelle sont à considérer pour cette analyse : sa composition, c'est-à-dire qu'elle est la **richesse** en attributs fonctionnels de la communauté et leur **hétérogénéité** (Levin et Lubchenco, 2008 ; ou **divergence**, Mason et al., 2005) ; et la **redondance** des attributs (est-ce qu'ils se répètent ou non dans la communauté – Walker et al., 1999 ; Levin et Lubchenco, 2008, Biggs et al., 2012). C'est pourquoi je propose de suivre

deux approches pour évaluer le potentiel de résilience des communautés végétales, auxquelles se combine l'évaluation des trois autres potentiels (résistance, transition et transformation).

2.2.2.1 – Indicateurs basés sur le concept de divergence des traits fonctionnels

Pour la première approche, je reprends l'hypothèse proposant que plus une communauté est diverse, plus elle est résiliente. C'est la dimension α de la diversité qui permet de quantifier la diversité fonctionnelle d'une communauté. Pour faire le lien avec les gammes opérationnelles, la diversité fonctionnelle (α) qui témoigne du potentiel de résistance d'un type de prairies est évaluée sur les communautés observées (puisque le Normal Operating Range représente la résistance), alors que la diversité fonctionnelle témoignant du potentiel de résilience est évaluée sur les communautés simulées (puisque le Community Potential Operating Range est associé à la composante résilience) (Figure 2.2). La diversité β représente les différences de composition fonctionnelle entre plusieurs communautés, c'est-à-dire qu'elle permet de savoir si les communautés comparées convergent (faible β) ou divergent (fort β), c'est-à-dire si elles présentent des distributions de traits similaires ou différentes. Si les communautés convergent, alors il est plus facile de passer de l'une à l'autre, par réorganisation de la structure d'abondance des communautés et/ou par dispersion entre communautés au sein de la méta-communauté : ainsi, je relie une faible diversité β à un fort potentiel de transition (estimé uniquement entre états connectés dans le modèle d'états-et-transitions, c'est-à-dire entre les communautés d'une même méta-communauté, représentée par le Meta-Community Potential Operating Range dans l'approche des gammes opérationnelles) (Figure 2.2).

Figure 2.2 – Schéma conceptuel illustrant l'approche par les diversités α et β : ce schéma sert à illustrer notre méthode ; il ne représente aucune donnée réelle / aucun résultat



2.2.2.2 – Indicateurs basés sur le concept de redondance des traits fonctionnels

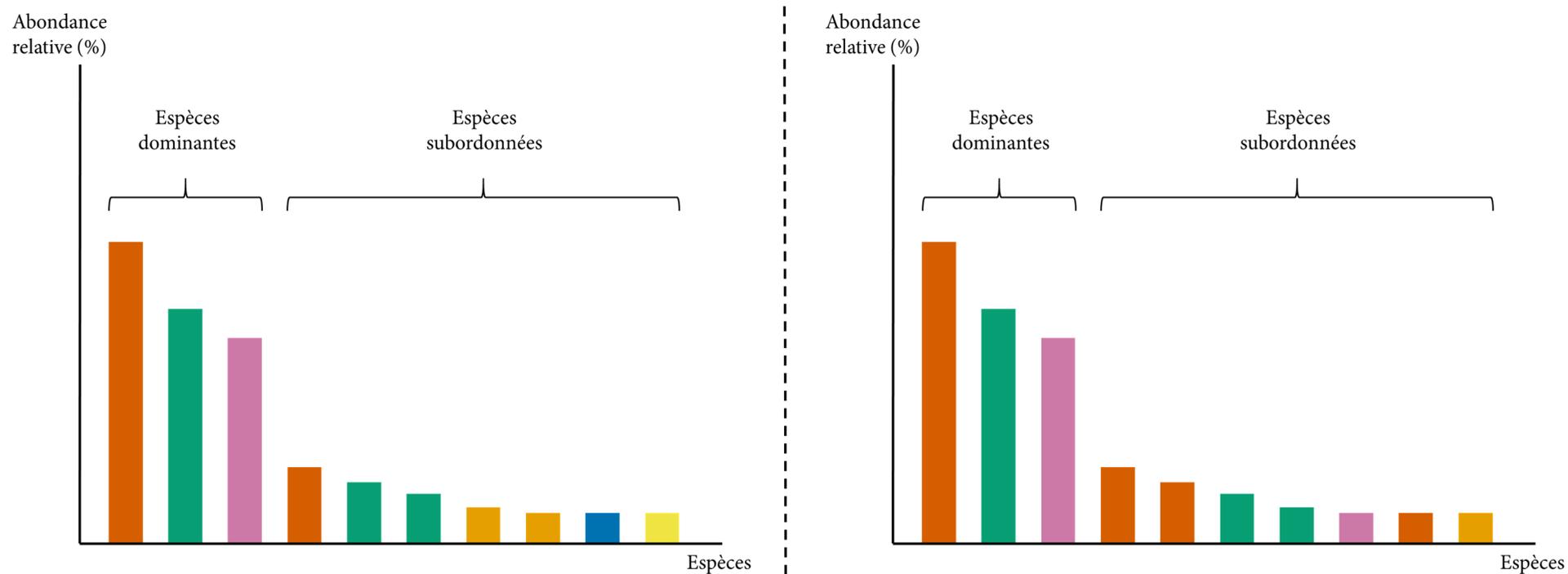
La deuxième approche s'inspire de l'analyse réalisée par Walker et al. (1999) basée sur le regroupement des espèces composant les communautés végétales en groupes fonctionnels (Gitay & Noble 1997). Les valeurs des traits d'effet utilisés pour modéliser les services pour chaque espèce permettent de classer ces espèces en groupes fonctionnels. Parallèlement, les valeurs d'abondance qu'occupent ces espèces au sein des communautés permettent de les diviser en un groupe d'espèces dominantes et un groupe d'espèces subordonnées (Jaillard et al., 2014). C'est sur la combinaison de ces deux classifications des espèces que se base notre démarche. Selon l'hypothèse des rapports de masse de Grime (1998), ce sont les espèces dominantes qui contrôlent le fonctionnement des écosystèmes. Si l'une des espèces dominantes disparaissait de la communauté végétale, il y aurait de forts risques que le fonctionnement de l'écosystème change, sauf si une espèce appartenant au même groupe fonctionnel venait prendre sa place. Ainsi, l'hypothèse de Walker et al. (1999) est que la résilience d'un système dépend de la capacité de chaque groupe fonctionnel dominant à se maintenir, capacité qu'il est possible d'évaluer en fonction de la **redondance au sein de ce groupe fonctionnel**, entre les espèces dominantes et subordonnées. C'est-à-dire que pour chaque groupe fonctionnel représenté dans les espèces dominantes, il est nécessaire qu'il y ait au moins une espèce de ce groupe fonctionnel au sein des espèces subordonnées. Donc, plus le nombre d'espèces appartenant à ce groupe fonctionnel est grand, plus le groupe fonctionnel est considéré résilient. Ainsi, la résilience du système dans son ensemble dépend de la résilience des groupes fonctionnels qui le composent. Etudier les groupes fonctionnels dans la perspective inverse, c'est-à-dire du groupe subordonné vers le groupe dominant, permet de tester un second mécanisme. En effet, les groupes fonctionnels présents au sein des espèces subordonnées peuvent aussi être présents parmi les espèces dominantes – nous venons de voir qu'il s'agit de résilience –, ou ne pas l'être. Dans ce dernier cas, les groupes fonctionnels

renferment un potentiel de transformation que pourrait utiliser le système suite à un changement au sein des espèces dominantes : si **un « nouveau » groupe fonctionnel apparaît parmi les espèces dominantes**, le fonctionnement du système s'en trouve modifié. Une manière illustrative (voir Figure 2.3) de représenter ces caractéristiques des communautés végétales est inspirée de Walker et al. (1999) et consiste en un histogramme représentant l'abondance relative en fonction des espèces, dans lequel les couleurs des barres permettent de référencer l'appartenance de chaque espèce à un groupe fonctionnel (un groupe = une couleur).

Afin d'estimer le potentiel de résilience des communautés végétales, il sera indispensable de combiner les indicateurs d'hétérogénéité et de redondance (voir chapitre 5).

Ce chapitre a permis d'exposer quelle définition de la résilience je considère, ainsi que la façon dont je l'estime, et de clarifier quels éléments conceptuels et méthodologiques de la littérature j'utilise. Les méthodes plus précises et résultats de ces analyses font l'objet des chapitres 4 et 5.

Figure 2.3 – Schéma conceptuel illustrant la deuxième approche reposant sur la redondance des espèces au sein des groupes fonctionnels : ce schéma sert à illustrer notre méthode ; il ne représente aucune donnée réelle / aucun résultat



Références

- Biggs, R., Schlüter, M., Biggs, D., Bohensky, E. L., BurnSilver, S., Cundill, G., Dakos, V., Daw, T. M., Evans, L. S., Kotschy, K., Leitch, A. M., Meek, C., Quinlan, A., Raudsepp-Hearne, C., Robards, M. D., Schoon, M. L., Schultz, L. & West, P. C. (2012). Toward principles for enhancing the resilience of ecosystem services. *Annual Review of Environment and Resources*, 37, 421-448.
- Cabell, J. F., & Oelofse, M. (2012). An indicator framework for assessing agroecosystem resilience. *Ecology and Society*, 17(1).
- Cardinale, B. J., Duffy, J. E., Gonzalez, A., Hooper, D. U., Perrings, C., Venail, P., Narwani, A., Mace, G. M., Tilman, D., Wardle, D. A., Kinzig, A. P., Daily, G. C., Loreau, M., Grace, J. B., Larigauderie, A., Srivastava, D. S., Naeem, S. (2012). Biodiversity loss and its impact on humanity. *Nature* 486 (7401), 59-67.
- Chapin, F. S., Walker, B. H., Hobbs, R. J., Hooper, D. U., Lawton, J. H., Sala, O. E., & Tilman, D. (1997). Biotic control over the functioning of ecosystems. *Science*, 277(5325), 500-504.
- Díaz, S., Lavorel, S., de Bello, F., Quétier, F., Grigulis, K., & Robson, T. M. (2007). Incorporating plant functional diversity effects in ecosystem service assessments. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 104(52), 20684-20689.
- 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.
- Garnier, E., Cortez, J., Billès, G., Navas, M. L., Roumet, C., Debussche, M., Laurent, M., Blanchard, A., Aubry, D., Bellmann, A., Neill, C. & Toussaint, JP. (2004). Plant functional markers capture ecosystem properties during secondary succession. *Ecology*, 85(9), 2630-2637.
- Gitay, H. & Noble, I.R. (1997) What are functional types and how should we seek them? *Plant Functional Types. Their Relavance to Ecosystem Properties and Global Change* (eds T.M. Smith, H.H. Shugart & F.I. Woodward), pp. 3-19. Cambridge University Press, Cambridge.
- Grime, J. P. (1998). Benefits of plant diversity to ecosystems: immediate, filter and founder effects. *Journal of Ecology*, 86(6), 902-910.
- Isbell, F., Craven, D., Connolly, J., Loreau, M., Schmid, B., Beierkuhnlein, C., Bezemer, T. M., Bonin, C., Bruelheide, H., de Luca, E., Ebeling, A., Griffin, J. N., Guo, Q., Hautier, Y., Hector, A., Jentsch, A., Kreyling, J., Lanta, V., Manning, P., Meyer, S. T., Mori, A. S., Naeem, S., Niklaus, P. A., Polley, H. W., Reich, P. B., Roscher, C., Seabloom, E. W., Smith, M. D., Thakur, M. P., Tilman, D., Tracy, B. F., van

- der Putten, W. H., van Ruijven, J., Weigelt, A., Weisser, W. W., Wilsey, B. & Eisenhauer, N. (2015). Biodiversity increases the resistance of ecosystem productivity to climate extremes. *Nature*, 526(7574), 574-577.
- Jaillard, B., Rapaport, A., Harmand, J., Brauman, A., & Nunan, N. (2014). Community assembly effects shape the biodiversity-ecosystem functioning relationships. *Functional Ecology*, 28(6), 1523-1533.
- Kersting, K. (1984). Normalized ecosystem strain: a system parameter for the analysis of toxic stress in (micro-) ecosystems. *Ecological Bulletins*, 150-153.
- Lavorel, S. (2013). Plant functional effects on ecosystem services. *Journal of Ecology*, 101(1), 4-8.
- Lavorel, S., & Garnier, E. (2002). Predicting changes in community composition and ecosystem functioning from plant traits: revisiting the Holy Grail. *Functional ecology*, 16(5), 545-556.
- Lavorel, S., Grigulis, K., Lamarque, P., Colace, M. P., Garden, D., Girel, J., Pellet, G., & Douzet, R. (2011). Using plant functional traits to understand the landscape distribution of multiple ecosystem services. *Journal of Ecology*, 99(1), 135-147.
- Levin, S. A. (1999). *Fragile Dominion: Complexity and the Commons*. Reading (MA): Perseus.
- Levin, S. A., & Lubchenco, J. (2008). Resilience, robustness, and marine ecosystem-based management. *Bioscience*, 58(1), 27-32.
- Luck, G. W., Daily, G. C., & Ehrlich, P. R. (2003). Population diversity and ecosystem services. *Trends in Ecology & Evolution*, 18(7), 331-336.
- 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.
- Mori, A. S., Furukawa, T., & Sasaki, T. (2013). Response diversity determines the resilience of ecosystems to environmental change. *Biological Reviews*, 88(2), 349-364.
- Norberg, J., Swaney, D. P., Dushoff, J., Lin, J., Casagrandi, R., & Levin, S. A. (2001). Phenotypic diversity and ecosystem functioning in changing environments: a theoretical framework. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 98(20), 11376-11381.
- Quétier, F., Lavorel, S., Liancourt, P., Thébault, A., & Davies, I. D. (2011). Assessing long-term land-use legacies in subalpine grasslands by using a plant trait-based generic modelling framework. *Plant Ecology & Diversity*, 4(4), 391-402.

Suding, K. N., Lavorel, S., Chapin III, F. S., Cornelissen, J. H., Diaz, S., Garnier, E., Goldberg, D., Hooper, D. U., Jackson, S. T. & NAVAS, M-L. (2008). Scaling environmental change through the community-level: a trait-based response-and-effect framework for plants. *Global Change Biology*, 14(5), 1125-1140.

Walker, B. H. (1992). Biodiversity and ecological redundancy. *Conservation biology*, 6(1), 18-23.

Walker, B., Kinzig, A., & Langridge, J. (1999). Original articles: plant attribute diversity, resilience, and ecosystem function: the nature and significance of dominant and minor species. *Ecosystems*, 2(2), 95-113.

Walker, B., Salt, D., 2006, Resilience thinking: sustaining ecosystems and people in a changing world.

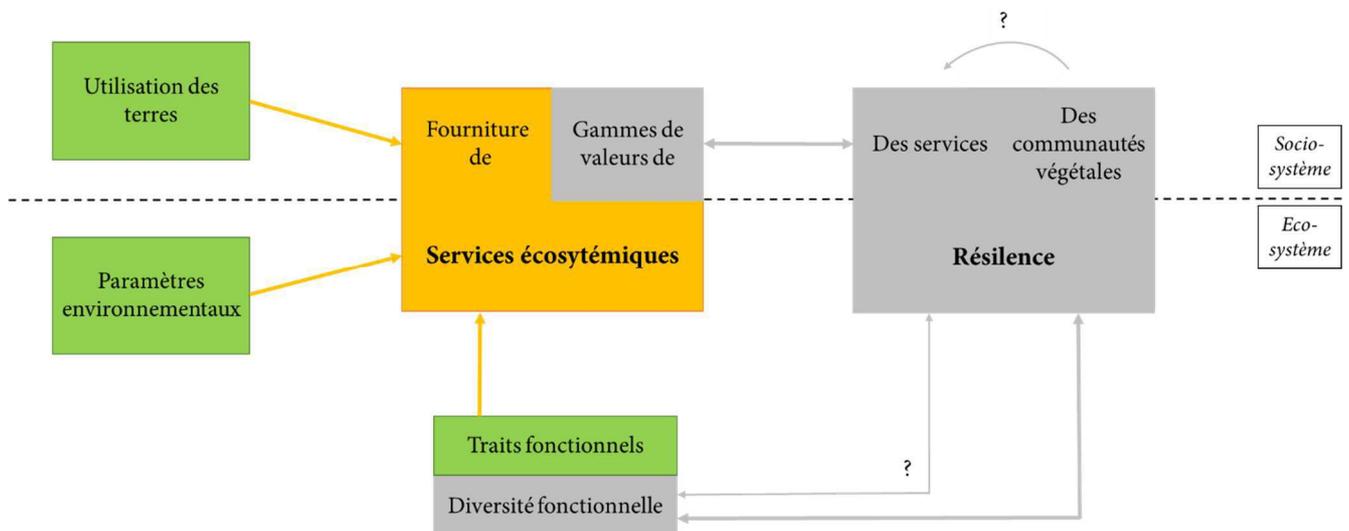
Walker, B., Salt, D., 2012, Resilience practice: building capacity to absorb disturbance and maintain function.

Walker, B. H., Smith, T. M., Shugart, H. H., & Woodward, F. I. (1997). Functional types in non-equilibrium ecosystems. *Plant Functional Types*. Cambridge University Press, New York, 91-103.

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.

CHAPITRE 3 :

EVALUATION DES SERVICES ECOSYSTEMIQUES AU COL DU LAUTARET



Ce chapitre a pour but d'analyser les services écosystémiques fournis par les prairies des trois sites d'études. Il détaille les modèles qui sont utilisés afin d'obtenir les valeurs de services, qui sont présentées de manière graphique et spatialisée (grâce à des cartographies de notre zone d'étude). La question principale qui est de quantifier les valeurs de services fournies par les prairies se décline en plusieurs sous-questions :

Pouvons-nous identifier des modèles de services généralisables à l'ensemble des trois sites ?

Quelles sont les différences en termes de valeurs de services entre les trajectoires d'un même site ou entre les sites eux-mêmes ?

Ce chapitre commence par (1) décrire les méthodes d'analyse des utilisations des terres, permettant de choisir les zones à échantillonner, ainsi que les méthodes de mesures de terrain et d'analyse au laboratoire. Sont ensuite présentés une première partie des résultats, à savoir (2) la description des cartographies des utilisations des terres pour les trois sites ainsi que (3) l'analyse des valeurs de traits, permettant de (4) définir les modèles de services et (5) évaluer, cartographier et comparer (entre trajectoires et entre sites) ces valeurs fournies de services.

3.1 – Méthodes

3.1.1 – Cartes d'utilisation des terres

La distinction entre les différentes utilisations des terres est à la base de notre analyse de la fourniture de services écosystémiques. En effet, les pratiques agricoles ont une influence sur les propriétés du sol et par conséquent sur les communautés de plantes (diversité spécifique et fonctionnelle) (Lavorel et al., 2004, Quétier et al., 2007a ; Quétier, et al. 2007b ; Robson et al. 2007) et donc, en fin de cascade, les valeurs de services fournies par les prairies. Il est donc nécessaire de déterminer l'utilisation des terres sur les zones d'étude, qui peut être connue par

des recherches bibliographiques, des entretiens avec les acteurs de l'agriculture, ou l'analyse de photographies aériennes (résumé par Lamarque, thèse de doctorat, 2012). La photo-interprétation de photographies actuelles permet de repérer les zones de prairies, de distinguer les zones fauchées des zones pâturées. La même analyse peut être réalisée sur des photographies plus anciennes, ce qui permet de classer les prairies dans les différentes trajectoires décrites en introduction, par exemple pour des prairies pâturées aujourd'hui, selon qu'elles étaient fauchées ou non par le passé. Confronter ces photographies à des données topographiques, des enquêtes pastorales, voire à des acteurs locaux lors d'entretiens permet de confirmer ou corriger l'analyse de photo-interprétation et d'obtenir des informations sur la fertilisation (invisible sur les photographies aériennes). Ce travail a été finalisé par Pénélope Lamarque pour la commune de Villar d'Arène suite aux premiers travaux de Fabien Quétier (thèses de doctorat Quétier, 2006 ; Lamarque, 2012), par Pierre Gos pour la commune de La Grave (mémoire de Master Gos, 2009), et par moi-même pour Le Monétier-les-Bains. La photographie aérienne la plus ancienne que j'ai utilisée date de 1948, alors que celle permettant de définir les utilisations des terres actuelles est datée de 2009 (IGN, BD ORTHO® Historique). Les mêmes images, en infrarouge couleur, aident à l'interprétation en apportant une autre vision de la zone (les végétaux apparaissent en rouge de différentes teintes selon qu'il s'agisse d'arbres feuillus, de conifères, de ligneux bas ou de plantes herbacées, alors que les zones non végétalisées apparaissent gris/beige). Il est assez facile de reconnaître des terrasses, grâce aux murs de soutènement en pierre les entourant (Figure 3.1 a). Pour distinguer les zones fauchées des zones pâturées, j'ai utilisé deux critères principaux :

- les zones fauchées sont souvent des petites surfaces aux formes géométriques tranchées, dans les zones planes près de villages ; ces parcelles ne sont pas toutes fauchées le même jour et, selon la période dans la saison à laquelle a été prise la photo, il est possible de distinguer des zones à la végétation rase et des zones à la végétation haute (Figure 3.1 c et d)
- sur les photos récentes, il est possible sur certaines parcelles de voir les traces du tracteur après la fauche (Figure 3.1 c et d.)

- lorsque des ligneux bas apparaissent dans une prairie pâturée (plus que quelques individus mais de manière éparpillée et pas suffisamment nombreux pour former des regroupements, Figure 3.1 b), celle-ci est alors considérée comme une lande ligneuse pâturée.

Figure 3.1 – Image satellite de la commune du Monétier-les-Bains : (a) anciennes terrasses ; (b) opposition entres des anciennes prairies labourées qui sont aujourd’hui toujours fauchées (en bas à gauche) ou pâturées et embroussaillées (en haut à droite) ; (c) : prairies fauchées (à gauche) où les traces de tracteurs et des bottes de foin sont visibles ; (d) zone de prairies fauchées où certaines le sont déjà (jaune, trace de tracteur) et d’autres ne le sont pas encore (elles apparaissent plus vertes) (source : IGN)



Il a ensuite été nécessaire de vérifier cette analyse, ce qui a été fait en deux temps : entretiens avec des acteurs locaux et vérification sur le terrain. Un entretien a été réalisé avec l’aide de Marine Gabillet (ingénieure dans l’équipe), auprès d’Alain Boitte et Claude Pleindoux (M. Boitte est conseiller municipal au Monétier-les-Bains, M. Pleindoux travaillait pour l’ONF dans le Briançonnais), afin de discuter avec eux de l’histoire de l’agriculture au XX^e siècle au Monétier-les-Bains, de vérifier des zones d’incertitudes, et d’avoir des informations sur la

fertilisation, le pâturage en forêt (pré-bois) et l'irrigation passée sur le site. En ce qui concerne l'irrigation, un autre entretien a été réalisé, toujours avec l'aide de Marine Gabillet, auprès de Raymond Lestournelle, membre de la Société Géologique et Minière du Briançonnais et auteur de, entre autres, Les Canaux du Briançonnais (en collaboration, aux éditions du Fournel). La validation sur le terrain a consisté à se déplacer au Monétier-les-Bains et visiter quelques parcelles, de manière à valider sur quelques zones clés la méthode de photo-interprétation, ou pour vérifier des zones de doutes. Elle s'est poursuivie pendant toute la saison de terrain lors des échantillonnages des parcelles.

3.1.2 – Mesures de terrain

Une fois la carte d'utilisation des terres obtenues, il est possible de choisir des zones potentielles d'échantillonnage, de manière à avoir des parcelles représentatives de chacune des trajectoires, en quantité et qualité. Le nombre de parcelles d'échantillonnage (voir Tableau 3.2) a été choisi en fonction de la surface totale représentée par une trajectoire, ainsi que de la nouveauté ou non des trajectoires. Ainsi, la trajectoire T7, qui occupe environ la moitié de la surface au Monétier-les-Bains, a donc été échantillonnée le plus de fois. Les trajectoires T12, T13 et T15 sont particulières au Monétier-les-Bains, il est donc nécessaire de réaliser les mesures sur un nombre de parcelles suffisant à échantillonner l'ensemble des variabilités de ces trajectoires. De plus, les trajectoires T1 et T2 sont différentes de celles de Villar d'Arène et La Grave du fait de leur irrigation passée, c'est pourquoi un plus grand nombre de parcelles a été échantillonné pour ces trajectoires communes aux trois sites. Il faut que les parcelles d'échantillonnage soient choisies de manière à refléter l'ensemble des environnements dans lesquels se trouvent les prairies pour chaque trajectoire ; il faut donc les choisir préférentiellement dans des secteurs géographiques et altitudinaux différents. Une vérification de terrain est indispensable pour (in)valider les parcelles et au besoin en choisir d'autres.

Tableau 3.2 – Tableau récapitulatif du nombre de parcelles échantillonnées dans chaque trajectoire

Nombres de parcelles	T1	T2	T3	T12	T4	T5	T7	T13	T15
Villar d'Arène	12	13	9	/	8	8	4	/	/
La Grave	6	6	10	/	1	9	11	/	/
Le Monétier-les-Bains	6	6	3	5	3	3	7	5	4

Les mesures de terrains pour les trois sites suivent le même protocole détaillé ci-après ; j'ai participé à leur collecte pour Le Monétier-les-Bains, alors que j'ai utilisé les données déjà récoltées lors de campagnes de terrain précédentes pour les deux autres sites.

3.1.2.1 – Communautés végétales

L'abondance des espèces présentes dans chacune des parcelles est évaluée en suivant la méthode BOTANAL, qui estime la biomasse relative des espèces en utilisant une méthode de classement basée sur les poids secs (Lavorel et al., 2008). Les abondances des espèces présentes dans un quadra (de 50 x 50 cm²) sont notées selon une échelle de 1 à 5 de contribution à la biomasse verte sèche totale. Douze quadrats sont mesurés dans chaque parcelle ; à partir du nombre de fois où une espèce apparaît dans une parcelle et de chacun de ses rangs, il est possible d'estimer un pourcentage d'abondance relatif de cette espèce dans la communauté selon un jeu de paramètres fixés par la méthode BOTANAL (Lavorel et al., 2008). Pour la collecte des traits, et donc l'estimation des services et de la diversité fonctionnelle, uniquement les espèces les plus abondantes (jusqu'à 80% d'abondance cumulée en partant du pourcentage le plus élevé – Garnier et al., 2004) sont considérées.

3.1.2.2 – Traits fonctionnels

Un premier ensemble de traits fonctionnels a été retenu en fonction des propriétés des écosystèmes d'intérêt et les connaissances bibliographiques des traits fonctionnels (voir notamment le guide publié par Cornelissen et al. en 2003 et Garnier et Navas 2013). Un sous-ensemble de quatre traits a été conservé après des tests effectués sur des données de terrain permettant de connaître les corrélations entre les traits eux-mêmes, et avec les propriétés écosystémiques (Lavorel et al., 2011 ; Grigulis et al., 2013), et l'analyse de compromis entre la faisabilité de la mesure, son coût et ce qu'apporte le trait à l'étude. Les quatre traits retenus sont la hauteur végétative de la plante entière et trois traits foliaires que sont leur teneur en matière sèche et leur concentration en azote et en phosphore. Le protocole de terrain utilisé est tiré de Cornelissen et al. (2003). Il précise que le même type d'individus doit toujours être prélevé, c'est-à-dire une plante adulte en bonne santé, dont le feuillage est correctement exposé au soleil (si possible). De plus, il est préférable de réaliser les mesures au pic de végétation. Chaque espèce présente sur les parcelles et participant aux 80% d'abondance cumulée est échantillonnée ; quand une espèce est présente dans plusieurs trajectoires, elle est prélevée dans chacune des trajectoires dans la mesure du possible (Garnier et al., 2007) ; pour les trajectoires jugées substituables sur la base des mesures précédentes (Quétier et al., 2007b) les valeurs peuvent être utilisées entre trajectoires. Nous avons prélevé 10 à 12 individus par espèce. Les protocoles de mesure de chaque trait sont présentés ci-dessous.

Hauteur végétative (HtVeg) : ce trait est mesuré sur le terrain, il s'agit de la longueur de la tige (cm) entre le sol et la plus haute feuille (l'inflorescence n'est pas prise en compte).

Pour les traits foliaires, il est nécessaire de prélever des ramets entiers sur le terrain. Ils sont maintenus humides (enveloppés dans du papier humide, rangés dans des sacs plastiques adaptés, afin qu'ils restent saturés en eau, et stockés dans des glacières) jusqu'à être réhydratés au retour au laboratoire puis maintenus au moins 6h au réfrigérateur. Après avoir réalisé les mesures nécessaires sur les feuilles fraîches (voir paragraphe sur la teneur en matière sèche des

feuilles), les feuilles doivent être séchées, pour cela elles sont mises dans des sachets en papier (individuels pour garder la correspondance des individus) placés à l'étuve (60°C, au moins 72h).

3.1.2.3 – Caractéristiques des sols

Différentes caractéristiques des propriétés chimiques et hydriques des sols sont mesurées. Initialement choisies pour leur pertinence a priori pour les propriétés associées aux services écosystémiques des prairies (Lavorel et al. 2011), elles ont ensuite été sélectionnées pour cette étude sur la base d'analyses précédentes afin de ne garder que les variables ayant des effets significatifs dans les modèles statistiques des propriétés écosystémiques (Lavorel et al. 2011 ; Grigulis et al. 2013). Il s'agit de la capacité au champ, du pH et des concentrations en azote, nitrates et phosphore. Sur le terrain, cinq échantillons de sols sont prélevés en différents points de la parcelle à l'aide d'une tarière, les cinq premiers cm environ sont laissés sur place, et les 10 suivant sont prélevés (mélange des cinq points de prélèvement). Les échantillons sont gardés au frais (afin de ralentir les réactions des micro-organismes) en attendant les analyses au laboratoire (détails des protocoles de prélèvement des sols dans Grigulis et al., 2013).

3.1.3 – Analyses au laboratoire

3.1.3.1 – Traits fonctionnels

Teneur en matière sèche des feuilles (LDMC, pour « Leaf Dry Matter Content ») : ce trait consiste en le calcul du rapport entre le poids sec et le poids frais d'une feuille à hydratation maximale (mg/g) ; il suffit donc de mesurer le poids frais d'une feuille (choisie comme étant la

plus jeune feuille mature) après réhydratation (g, balance de précision), puis de la remesurer après passage à l'étuve (mg, balance de précision).

Teneur en azote des feuilles (LNC, pour « Leaf Nitrogen Content ») : après passage à l'étuve, les feuilles sont broyées (en veillant à ôter les pétioles et rachis éventuels) ; environ 4mg de poudre sont mesurés (balance de précision) et conditionnés dans des petites capsules d'étain, qui passent ensuite à l'analyseur élémentaire Flash EA 1112 (de Thermo Electron – étape réalisée sur la plateforme Analyses Environnementales du LECA par Cindy Arnoldi, assistante ingénieure de l'équipe). La teneur en azote est un pourcentage calculé à partir du poids de la poudre passée à l'analyseur et la quantité d'azote mesurée dans l'échantillon par l'analyseur.

Teneur en phosphore des feuilles (LPC, pour « Leaf Phosphore Content ») : de manière similaire au protocole pour la mesure de la LNC, les feuilles sèches sont broyées (en veillant à ôter les pétioles et rachis éventuels) et environ 20mg de poudre (balance de précision) sont conditionnés dans du papier à cigarette non gommé (ne contient pas de phosphore et ne réagit pas aux produits utilisés dans la suite du protocole pour la minéralisation, à savoir 1mL d'acide sulfurique concentré et 3mL d'eau oxygénée). Après minéralisation et ajout de 25 mL d'eau déminéralisée, les échantillons sont passés au vortex puis à l'analyseur SmartChem 200 (de AMS France), dont le principe de mesure repose sur un dosage colorimétrique. L'analyseur fournit une valeur de phosphore en mg par mL de solution ; qui est transformée en pourcentage de phosphore présent dans une feuille à l'aide du poids de la poudre analysée et du volume de la solution d'analyse. J'ai réalisé ces analyses pour les espèces collectées à Le Monétier-les-Bains au CEFÉ de Montpellier, sous la tutelle de l'analyste en chimie du laboratoire.

3.1.3.2 – Caractéristiques des sols

La première étape des analyses de laboratoire est de préparer les sols dans les 24h suivant leur prélèvement après conservation au frais. Pour cela, il faut les tamiser (tamis : 5,6 mm). A partir de ces sols, les différentes caractéristiques d'intérêt peuvent être évaluées.

Capacité de rétention de l'eau (WHC, pour « Water Holding Capacity ») : elle est calculée selon la formule suivante (Saxton et al., 1986) :

$$WHC = 0,34 * \%Argiles + 0,9 * Matière Organique + 0,93$$

La teneur en matière organique du sol consiste en un rapport entre deux pesées du sol, la première étant une pesée de sol sec (environ 5g de sol frais mis à l'étuve à 60-70°C pendant 7j pour le débarrasser de son eau), la seconde une pesée de ce même sol, après qu'il ait passé 4h à 550°C dans un four à moufle (afin de détruire la matière organique présente).

La formule est la suivante :

$$\% Matière Organique = \frac{poids\ sec(70^{\circ}C) - poids\ sec(550^{\circ}C)}{poids\ sec(70^{\circ}C)} * 100$$

L'analyse permettant de déterminer le pourcentage d'argile comprise dans le sol a été réalisée au Laboratoire d'Analyse des Sols (LAS, INRA Arras).

pH : à l'aide d'un pH-mètre, le pH est mesuré sur des échantillons de 5g de sols mis en présence de 20mL d'eau déionisée, après 1min d'agitation et 10min de repos

Teneur en azote total : le sol sec est broyé, et environ 10 mg (balance de précision) de ce sol (repassé à l'étuve 48h) est placé dans une capsule en étain, qui passe ensuite à l'analyseur élémentaire Flash EA 1112 (de Thermo Electron – étape réalisée sur la plateforme Analyses Environnementales du LECA par Cindy Arnoldi, assistante ingénieure de l'équipe).

Teneur en phosphore total : cette analyse est réalisée au Laboratoire d'Analyse des Sols (LAS, INRA Arras)

Concentration en NO₃⁻ : environ 10g de sol frais (noter le poids exact) sont mis au contact de 50mL de K₂SO₄ à 0,5M pendant une heure d'agitation (250 rpm – étape de minéralisation). Le filtrat (filtres de Whatman de type 40-42) est ensuite analysé par dosage colorimétrique ; la concentration de NO₃⁻ en mg/L de solution permet de retrouver la concentration de NO₃⁻ en mg/g de sol grâce à la formule :

$$[NO_3^-](mg/g) = \frac{[NO_3^-](mg/L) * \text{volume de la solution}}{\text{poids frais} * \left(1 - \frac{(\text{poids frais} - \text{poids sec})}{\text{poids frais}}\right)}$$

L'ensemble des protocoles de mesures des paramètres du sol sont décrits par Grigulis et al. (2013).

3.1.4 – Collecte bibliographique de données

Certaines valeurs de traits ont été collectées dans la bibliographie : les valeurs de traits sont des valeurs moyennes par espèces, considérées comme non dépendantes des utilisations des terres.

En particulier pour la valeur esthétique des prairies, la couleur des fleurs et la durée moyenne de floraison ont pu être obtenues grâce à des recherches bibliographiques, principalement dans la Flora Alpina, flore spécialisée dans les milieux de montagnes, et si besoin (quand la photo de la flore ne représentait pas la fleur), sur le site internet *tela-botanica*.

En ce qui concerne les traits racinaires pour le service de stabilité des sols, une recherche bibliographique a été réalisée par l'équipe de collaborateurs autrichienne (Kutschera & Lichtenegger, 1982 et 1992).

3.1.5 – Estimation des valeurs de traits à l'échelle de la communauté

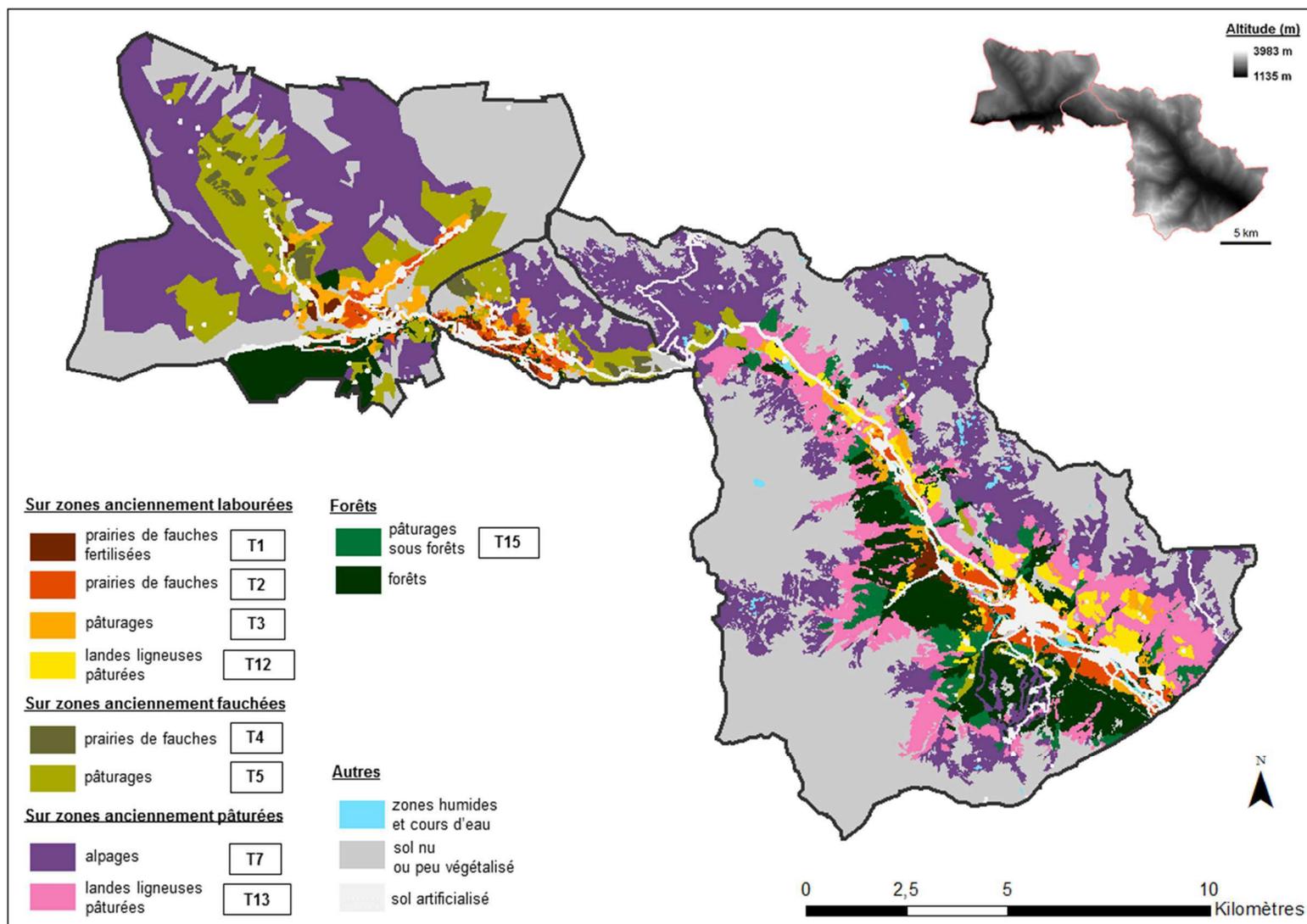
Les mesures de traits sur le terrain sont réalisées à l'échelle de l'espèce. Chaque espèce, selon son abondance et ses attributs fonctionnels, a un impact plus ou moins important sur les propriétés des écosystèmes (Grime, 1998 ; Lavorel et Garnier, 2002). Pour décrire l'impact de la communauté végétale dans son ensemble, il a été proposé d'utiliser une valeur de trait agrégé à l'échelle de la communauté, qui correspond à la moyenne des attributs fonctionnels de chaque espèce pondérée par leur abondance (CWM, pour « Community Weighted Mean », Garnier et al. 2004). Ce sont ces valeurs de traits des communautés qui sont utilisées pour modéliser les services, les analyses précédentes ayant éliminé les effets non significatifs de la diversité fonctionnelle une fois les effets des CWM pris en compte (Lavorel et al. 2011).

3.2 – Présentation et analyse des utilisations des terres des trois sites

Ce paragraphe a pour but de présenter les utilisations des terres des trois sites, connues grâce aux travaux de F. Quétier et P. Lamarque (Villar d'Arène), P. Gos (La Grave) et moi-même (Le Monétier-les-Bains). La Figure 3.3 présente la carte d'utilisation des terres des trois zones d'étude. La légende présente l'ensemble des trajectoires, bien qu'elles ne soient pas toutes présentes dans chaque site (cf modèle d'état-et-transition présentés en introduction, dont le code couleur est repris). Les trois cartes n'ont pas été réalisées avec le même degré de détail dans l'identification des limites parcellaires, d'où les différences décelables sur la carte. De plus, le Modèle Numérique de Terrain (MNT à 25m) est ajouté en haut à droite de la Figure, car l'altitude est un des facteurs explicatifs principaux de la répartition de l'utilisation des terres dans le paysage (Quétier, thèse de doctorat, 2006). En effet, en fond de vallée se situent les anciennes zones labourées, car elles étaient les plus proches des villages et les plus

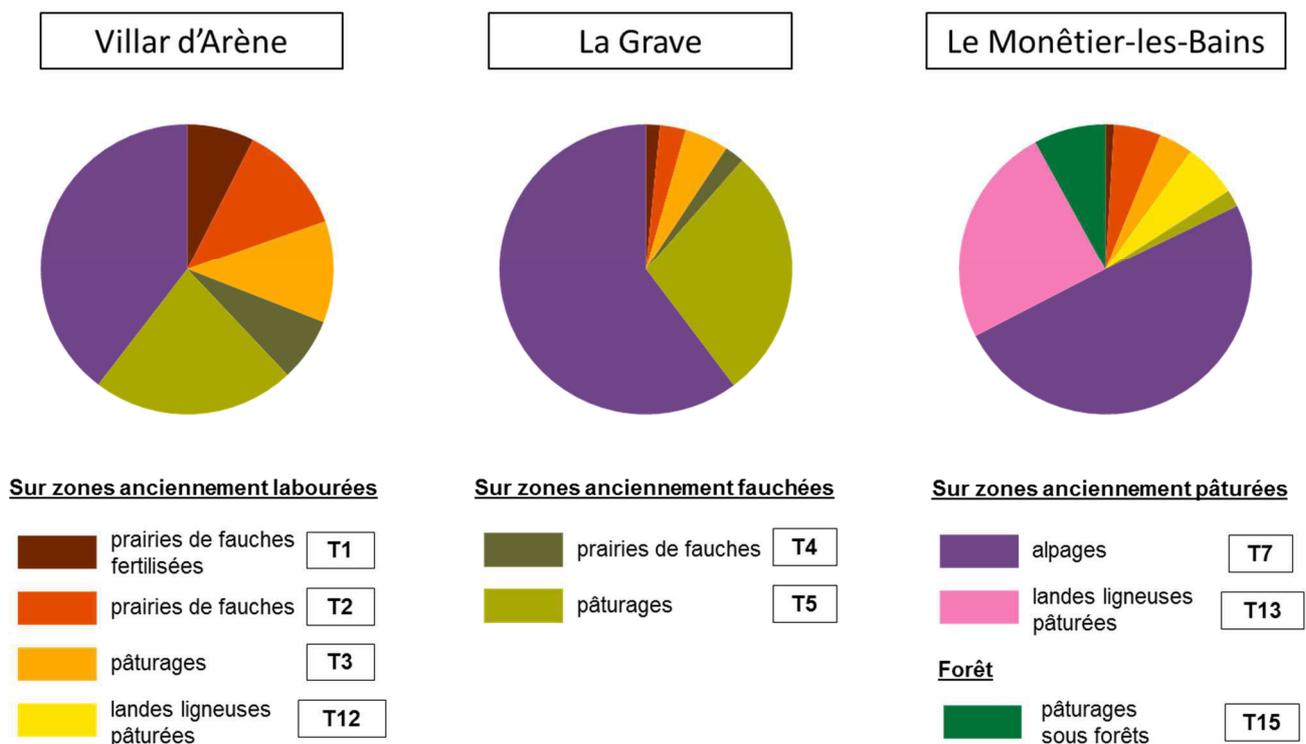
accessibles. Les sols souvent pentus en milieu montagnard ont dû être travaillés afin de former des terrasses, permettant le labour et plus tard une fauche plus aisée. C'est le cas de toutes les zones à Villar d'Arène et La Grave, alors qu'au Monêtier-les-Bains, la vallée est suffisamment large par endroit pour que les habitants n'aient pas eu besoin de construire des terrasses pour les cultures ; les terrasses apparaissent plus en altitude, au Sud-Est de l'adret du Monêtier-les-Bains par exemple, ou dans des zones plus étroites, majoritairement proches du col du Lautaret. Viennent ensuite dans les zones un peu plus en altitude et moins facilement accessibles, des zones qui n'ont jamais été labourées, mais tout de même fauchées. La Grave est le site qui permet le mieux d'illustrer cette tendance, en effet les principales zones anciennement fauchées suivent les vallées d'altitude visibles sur le MNT, dans les directions Nord-Nord-Ouest et Nord-Est. Enfin, les zones d'alpages correspondent aux zones les plus élevées et éloignées des villages des fonds de vallées, utilisées pour la pâture estivale sur toute la période historique. Au Monêtier-les-Bains, il est remarquable que les anciennes zones labourées qui sont actuellement pâturées mais qui ont tendance à s'embroussailler sont les plus éloignées des habitations ou hautes en altitude, ce qui correspond environ à l'altitude des alpages qui s'embroussaillent, c'est-à-dire que l'embroussaillage concerne les alpages les plus bas. Deux hypothèses peuvent être avancées pour expliquer cette observation. La première est liée à la dynamique naturelle d'embroussaillage, dont la rapidité augmente avec la baisse en altitude. La seconde hypothèse est liée à l'intensité du pâturage, supposée plus faible en basse altitude qu'en haute altitude (Nettier, comm. pers.). En effet, les pâturages les plus bas sont souvent des pâturages d'intersaison, alors que le bétail reste tout l'été dans les alpages. De plus, des questions de gestion et de foncier entrent en jeu : les alpages en altitude sont généralement des pâturages communaux, pour lesquels il est possible d'avoir des conventions de pâturage, et qui sont gérés sur le long-terme, alors que les pâturages d'intersaison, plus bas, sont principalement privés ; selon les conditions de bail et d'autorisation de pâturage mises en place, il se peut que ces surfaces soient très peu pâturées (Nettier, comm. pers. ; Gabillet, mémoire de master, 2013).

Figure 3.3 – Carte des utilisations des terres sur les trois zones d'études, les adrets de Villar d'Arène et La Grave et la commune du Monétier-les-Bains : dans le coin en haut à droite figure le Modèle Numérique de Terrain pour aider à l'interprétation



Les pourcentages de surface occupée par chacune des trajectoires ont été évalués pour chacun des sites d'étude (seule la surface totale des trajectoires a été comptabilisée dans le calcul des abondances relatives ; Figure 3.4). Les zones d'alpage sont les plus présentes dans chacun des sites (plus de 40%). C'est à Villar d'Arène que les anciennes parcelles cultivées ou fauchées sont les plus présentes (31% pour les terrasses, 29% pour les anciennes zones de fauches, alors qu'à La Grave, les terrasses occupent très peu de surface (9%) et qu'au Monétier-les-Bains, ce sont les anciennes zones de fauches qui sont très peu présentes (2%). Ces proportions informent sur les pratiques agricoles dans ces communes, autrefois plutôt tournées vers la culture vivrière à Villar d'Arène et La Grave (respectivement, 60 % et 40% de la surface est occupée par d'anciennes zones de culture ou de fauche), alors qu'au Monétier-les-Bains, c'est plutôt l'élevage qui était majoritaire ; la majorité du paysage correspond aujourd'hui à des zones de pâturages occupées par des troupeaux venus du Sud de la France pour la période estivale, alors que seulement 18% correspondent à d'anciennes zones labourées ou fauchées).

Figure 3.4: Diagramme circulaire représentant les pourcentages de surface occupée par chaque trajectoire dans les trois sites



3.3 – Présentation et analyse des valeurs de traits échantillonnées sur le terrain

Ce paragraphe a pour but de décrire les différences entre trajectoires (et sites) en termes de valeurs de traits agrégés à l'échelle de la communauté (CWM) qui sont utilisés à la fois dans les modèles de services (paragraphe 3.4 et 3.5), le ré-échantillonnage des communautés végétales permettant de définir les gammes opérationnelles de services (chapitre 4) et dans les analyses de diversité fonctionnelle (chapitre 5). Il a été choisi pour cette thèse de s'intéresser en priorité aux effets de la composition fonctionnelle des communautés sur la résilience des services. De ce fait, les caractéristiques du sol, bien qu'ayant un rôle dans les modèles de services (paragraphe 3.4 et 3.5) et étant aussi ré-échantillonnées pour représenter la variabilité de l'environnement pour les estimations des gammes opérationnelles de services (chapitre 4), ne sont pas analysées comme le sont les CWM dans la suite de cette partie ; elles sont présentées dans des graphiques en boîtes à moustaches en annexe x.

Les CWM des quatre traits mesurés sur le terrain ont été estimées pour chaque parcelle échantillonnées ; les résultats sont représentés dans les graphiques suivants, dont les boîtes à moustaches décrivent les distributions des CWM pour chaque trajectoire et chaque site. Les résultats des tests statistiques de comparaison des distributions entre trajectoires d'un même site sont présentés directement sur les graphiques (Figures 3.5 à 3.8). Il s'agit, selon la distribution des CWM :

- dans le cas où les CWM ont une distribution normale d'une ANOVA à un facteur sur l'ensemble des trajectoires d'un site pour tester s'il y a au moins deux trajectoires dont les moyennes sont significativement différentes ; si l'ANOVA est positive, de tests de Student pour tester les différences entre chaque paire de trajectoires ;
- dans le cas où les CWM ne suivent pas une distribution normale, la même logique est suivie avec des tests non paramétriques que sont les tests de Kruskal-Wallis

(pour remplacer l'ANOVA) et de Mann-Whitney-Wilcoxon (pour remplacer les tests de Student).

L'étape suivante consiste à analyser, à l'échelle du Lautaret, si ce sont les trajectoires ou les sites qui expliquent le plus la distribution des CWM, ou même si leur interaction a un effet sur cette distribution. Pour cela, nous avons réalisé des modèles linéaires pour chacune des CWM, dont les variables explicatives sont les trajectoires, les sites, et leur interaction (sous R, `anova(lm(modèle))`, après vérification des résidus), afin de savoir sur quelle(s) variable(s) explicative(s) il est intéressant de se pencher pour déceler des différences de CWM (entre les trajectoires, entre les sites, ou entre les deux – test de Student ou de Mann-Whitney-Wilcoxon selon la (non-)normalité des CWM).

Figure 3.5 – Graphique boîtes à moustaches représentant les moyennes pondérées de hauteur végétative à l'échelle des communautés pour les trois sites d'études : les lettres indiquées au-dessus de chaque boîte à moustaches témoignent des différences significatives (ou non) entre les trajectoires d'un même site (figurent donc les résultats de trois séries de tests, une par site, indépendantes les unes des autres)

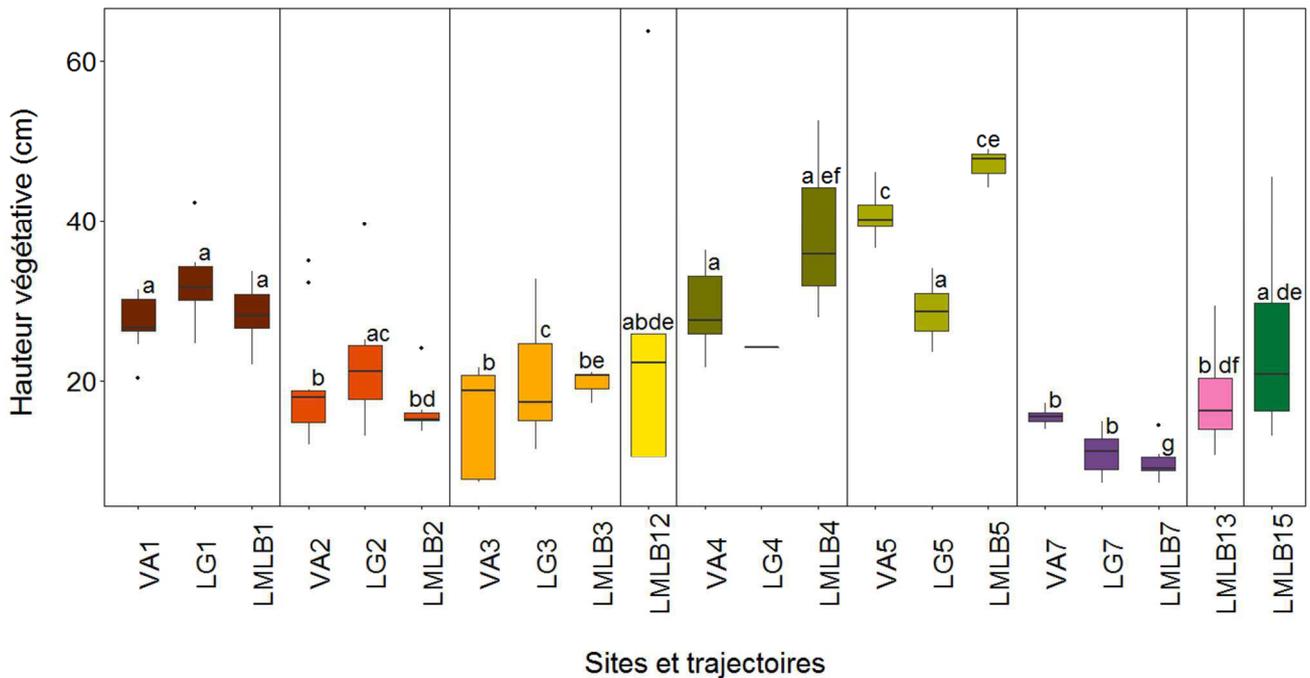


Figure 3.6 – Graphique boîtes à moustaches représentant les moyennes pondérées de LDMC à l'échelle des communautés pour les trois sites d'études : les lettres indiquées au-dessus de chaque boîte à moustaches témoignent des différences significatives (ou non) entre les trajectoires d'un même site (figurent donc les résultats de trois séries de tests, une par site, indépendantes les unes des autres)

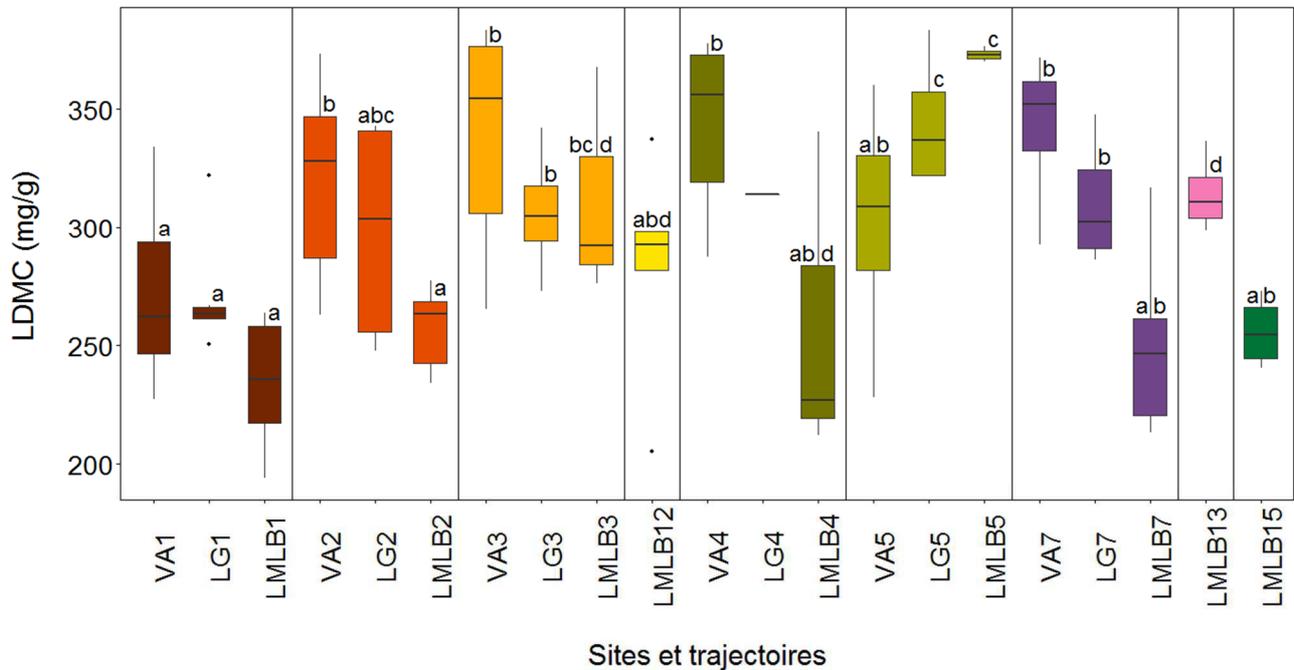


Figure 3.7 – Graphique boîtes à moustaches représentant les moyennes pondérées de LNC à l'échelle des communautés pour les trois sites d'études : les lettres indiquées au-dessus de chaque boîte à moustaches témoignent des différences significatives (ou non) entre les trajectoires d'un même site (figurent donc les résultats de trois séries de tests, une par site, indépendantes les unes des autres)

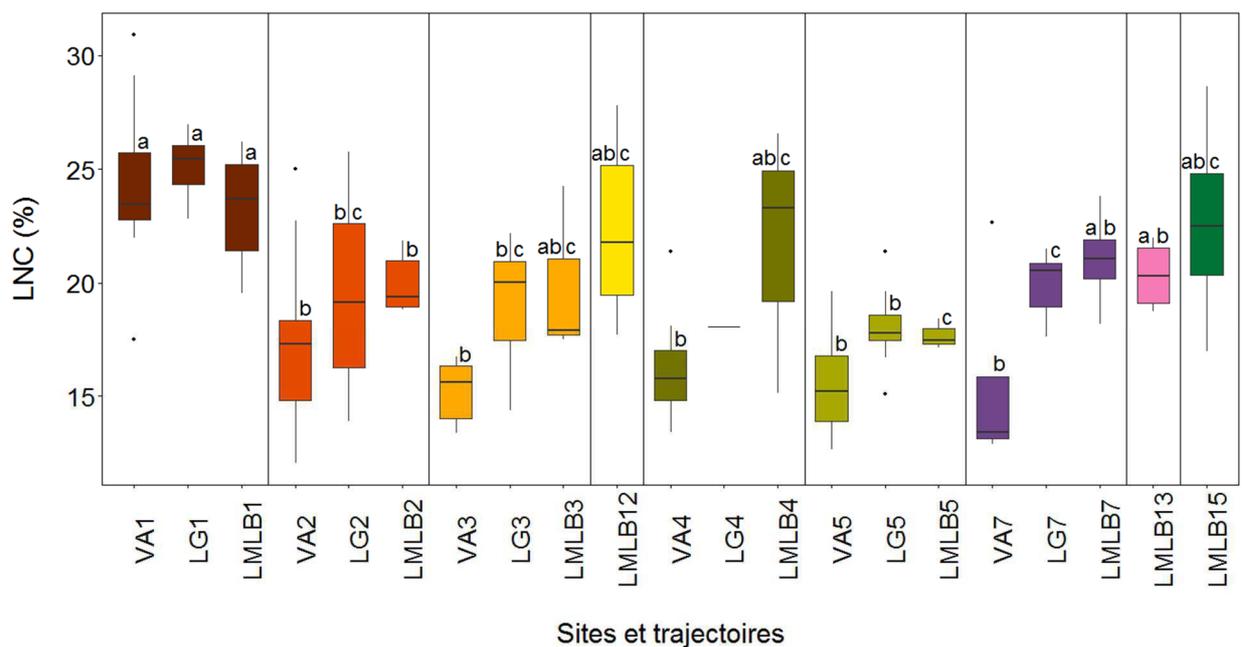
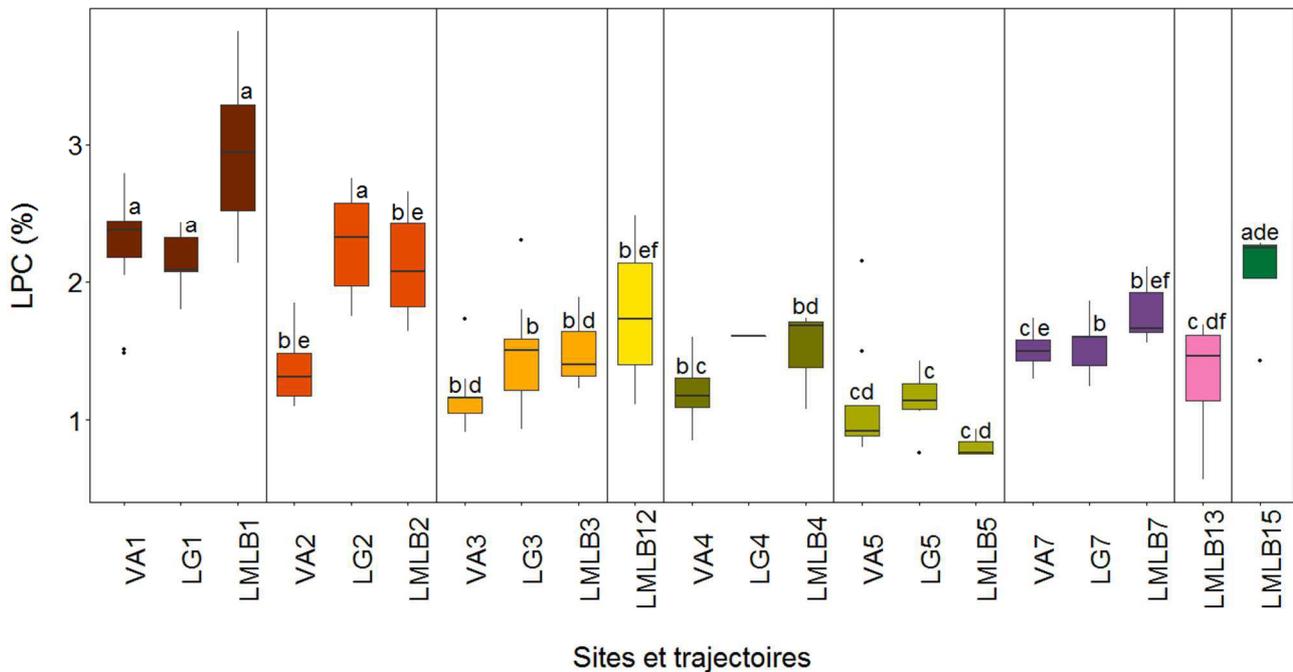


Figure 3.8 – Graphique boîtes à moustaches représentant les moyennes pondérées de LPC à l'échelle des communautés pour les trois sites d'études : les lettres indiquées au-dessus de chaque boîte à moustaches témoignent des différences significatives (ou non) entre les trajectoires d'un même site (figurent donc les résultats de trois séries de tests, une par site, indépendantes les unes des autres)



Pour les quatre traits et sur les trois sites, il y a toujours au moins une paire de trajectoires qui diffèrent l'une de l'autre (valeurs-p des ANOVA ou tests de Kruskal-Wallis inférieures à 0,05). Ces résultats peuvent être interprétés selon plusieurs observations. En s'intéressant à chaque site, il est possible de déterminer quelles sont les trajectoires qui se distinguent le plus des autres (selon le nombre de trajectoires d'avec lesquelles la différence testée est significative), une caractéristique qui apparaît répétable entre traits. Ainsi, à Villar d'Arène, c'est toujours la trajectoire T1 (prés de fauche fertilisés) qui est la plus différente des autres trajectoires, à part en ce qui concerne la hauteur végétative, qui est très variable entre toutes les trajectoires. A La Grave, c'est plutôt la LPC qui varie beaucoup d'une trajectoire à l'autre, mais il est tout de même possible de repérer des trajectoires plus distinctes que les autres en considérant les quatre traits, à savoir les trajectoires T1 et T5 (pâturages sur anciennes zones de fauches). Ce sont les mêmes trajectoires qui sont les plus distinctes au Monétier-les-Bains. Ainsi, il est remarquable que ce sont des trajectoires similaires qui se distinguent pour chaque site. Une

autre observation répétable entre les trois sites est que, sur la base de la proportion de paires de trajectoires différentes, la hauteur végétative et la LPC sont plus variables entre les trajectoires que ne le sont la LDMC et la LNC ; la différence entre ces deux groupes de traits est plus marquée à Villar d'Arène et La Grave qu'au Monétier-les-Bains. Ces différences s'expliquent probablement du fait de la forte variabilité interne à chaque trajectoire généralement plus forte pour le LDMC et la LNC que pour la hauteur végétative et la LPC. De plus, de manière générale, c'est à La Grave que les traits sont les plus distincts entre trajectoires, puis à Villar d'Arène et enfin Le Monétier-les-Bains est le site où les trajectoires se distinguent le moins selon les traits mesurés. L'analyse des résultats pour chacun des traits montre les mêmes tendances entre chaque site. En ce qui concerne la hauteur végétative, la trajectoire T7 (alpages) est la trajectoire avec les plus faibles valeurs de hauteur végétative et se distingue d'au moins les trajectoires T1, T4 et T5 (anciennes prairies de fauche, aujourd'hui fauchées ou pâturées) qui sont les trois trajectoires aux plus fortes hauteurs végétatives. La trajectoire T1 est celle qui a les plus faibles valeurs de LDMC pour les trois sites et est significativement différente de la majorité des autres trajectoires. En revanche, il n'est pas possible de déterminer le groupe de trajectoires ayant les valeurs de LDMC les plus élevées, car l'ordre des trajectoires en fonction des LDMC varie d'un site à l'autre. La même tendance est tout de même observable à La Grave et Le Monétier-les-Bains, où la trajectoire T5 se différencie de toutes les autres trajectoires (hormis T2 à La Grave et T3 au Monétier-les-Bains), alors qu'elle est la seule à ne pas se distinguer de la trajectoire T1 à Villar d'Arène. Les tendances sont les mêmes pour la LNC et la LPC, à savoir que la trajectoire T1 se distingue des autres trajectoires par ses fortes valeurs en ces nutriments dans les feuilles des végétaux qui la composent, alors que la trajectoire T5 se distingue par ses faibles valeurs de LNC et LPC.

Le Tableau 3.9 synthétise les résultats en indiquant quelles sont les trajectoires aux plus fortes ou plus faibles valeurs de traits, en considérant les résultats des trois sites ensemble et uniquement les trajectoires communes, puisque les comportements des trajectoires en termes de traits varient peu d'un site à l'autre (à part pour la LDMC) et les nouvelles trajectoires du Monétier-les-Bains ont toujours des valeurs de traits intermédiaires.

Tableau 3.9 – Tableau présentant les tendances des trajectoires communes aux trois sites pour les quatre traits étudiés : « + » signifie que cette trajectoire se distingue des autres trajectoires par ses fortes valeurs pour le trait concerné ; à l'inverse, « - » signifie que cette trajectoire se distingue des autres trajectoires par ses faibles valeurs pour le trait concerné ; les parenthèses signifient que cette tendance ne se vérifie que dans deux sites sur les trois

	Ht Veg	LDMC	LNC	LPC
T1	+	-	+	+
T2				
T3				
T4	+			
T5	+	(+)	-	-
T7	-			

Deux patrons marquants apparaissent : le premier est l'opposition, en termes de hauteur moyenne des couverts, des alpages (T7) à deux groupes de trajectoires, les anciennes prairies de fauches (T4 et T5) et les prés de fauche fertilisés (T1). Le deuxième est que les trajectoires T1 et T5, les trajectoires qui se distinguent le plus des autres (sur les quatre traits), toutes deux présentant de fortes valeurs de hauteur végétative, s'opposent sur les traits foliaires. La trajectoire T1 a des sols fertiles puisqu'ils sont amendés régulièrement (fumiers et lisiers concentrés en phosphore, voir graphiques des caractéristiques des sols en annexe), les espèces dominantes dans ces milieux sont des espèces dites « exploitatrices », c'est-à-dire qu'elles ont, entre autres, une capacité développée d'acquisition des ressources, ce qui se reflète dans leurs traits fonctionnels par une forte teneur en nutriments dans les feuilles, en particulier l'azote (Wright et al., 2004 ; Lavorel & Garnier, 2002). A l'inverse, des sols pauvres en nutriments accueillent principalement des espèces dites « conservatrices » dont la capacité d'acquisition des ressources est faible (Craine et al., 2002 ; Wright et al., 2004). La teneur en nutriments de leurs feuilles est donc faible, alors qu'elles sont caractérisées par une forte teneur en matière sèche. La trajectoire T5, anciennement fauchée et aujourd'hui pâturée, est caractérisée par une abondance très forte de *Festuca paniculata*, une espèce conservatrice à très forte LDMC : c'est

principalement cette espèce qui explique les résultats observés dans cette trajectoire (voir Quétier et al., 2007b).

3.4 – Modèles de services

Différentes méthodes ont été suivies pour modéliser les sept services présentés en introduction et sont décrites dans la suite de ce paragraphe.

Pour commencer, décrivons la méthode utilisée pour la majorité des services (qualité et quantité de fourrage, fertilité des sols, séquestration du carbone dans les sols et qualité de l'eau). Les premiers modèles pour ces services ont été définis avec les données de Villar d'Arène dans le projet VITAL (Lavorel et al., 2011 ; Grigulis et al., 2013). Les mesures de terrains en termes de traits fonctionnels des végétaux, caractéristiques des sols, et propriétés des écosystèmes ont permis, grâce des régressions linéaires multiples entre les valeurs des propriétés et les traits fonctionnels et caractéristiques des sols, de savoir quels paramètres sont corrélés aux propriétés et dans quelles mesures ils les déterminent. Les analyses ont été réalisées grâce au logiciel GenStat version 11 (VSN International, Hempstead, UK) et les modèles sélectionnés selon trois critères que sont le critère parcimonie d'Akaike (AIC), le R^2 ajusté de l'ensemble du modèle et les valeurs-p de F-tests pour la significativité des variables individuelles du modèle. Par la suite, des données de terrain ont été acquises pour La Grave et Le Monétier-les-Bains, pour les paramètres que sont les traits fonctionnels et caractéristiques des sols et pour deux propriétés des écosystèmes. Nous avons alors décidé que j'utiliserais la même méthode pour obtenir dans un premier temps des modèles spécifiques à chaque site pour les deux services concernés. Dans un deuxième temps, en agrégeant les données pour les trois sites, il est possible d'obtenir un modèle mixte inter-sites incorporant le site comme variable aléatoire, et de tester si ce modèle est aussi explicatif que chacun des modèles intra-sites.

Tableau 3.10 – Tableau présentant les modèles de services d’approvisionnement et de régulation évalués grâce aux régressions linéaires multiples à Villar d’Arène ou sur les trois sites

Services écosystémiques	Propriétés des écosystèmes	Sites	Modèles	R ² ajusté
Quantité de fourrage	Biomasse verte (BV, g.m-2)	Villar d’Arène	$BV = -2 + (7,53 * CWM_{LNC}) + (6,566 * CWM_{HtVeg}) + (7,83 * WHC)$	69,9
		La Grave	$BV = 114 + (7,31 * CWM_{LNC}) + (9,32 * CWM_{HtVeg})$	63,9
		Le Monétier-les-Bains	$BV = 36 + (17,99 * CWM_{LNC}) + (2,69 * CWM_{HtVeg}) + (0,935 * CWM_{LDMC}) - (167,7 * Sol_N) + (51 * \log(Sol_P))$	60,8
Qualité de fourrage	Teneur en protéines brutes (TPB, g.kg-1)	Villar d’Arène	$TPB = 201,9 - (0,2691 * CWM_{LDMC}) - (2,013 * CWM_{HtVeg}) + (4,6 * WHC)$	62,8
Fertilité des sols	Minéralisation de l’azote (min N, %)	Villar d’Arène	$\min N = 2,0123 + \left(1,916 * \log\left(\frac{CWM_{LDMC}}{1000}\right)\right) + (1,024 * \log(AED^a))$	61
Séquestration du carbone par les sols	Matière organique présente dans les sols (MOS, %)	Villar d’Arène	$MOS = 1,6973 + \left(1,494 * \log\left(\frac{CWM_{LDMC}}{1000}\right)\right) + (0,4402 * \log(AED^a))$	83
		La Grave	$MOS = 1,075 - (0,02102 * CWM_{HtVeg}) - (0,348 * CWM_{LPC}) + (10,777 * Sol_N)$	91,5
		Le Monétier-les-Bains	$MOS = 26,19 - (0,02136 * CWM_{LDMC}) - (2,07 * CWM_{LPC}) + (11,46 * Sol_N) + (6,34 * \log(Sol_P)) - (0,698 * Sol_{pH}) + (0,198 * Sol_{\%argiles})$	85,8
Qualité des eaux	Lessivage de l’azote (N et NO3) présent dans les sols (lsvg N, %)	Villar d’Arène	$lsvg N = -0,7761 + (0,3851 * \log(Sol_{NO_3})) + (0,769 * (0,001343 + (0,5705 * \log(Sol_{NO_3})) + (0,2606 * pH)))$	61

a ; AED est l’activité enzymatique dénitrifiante (AED, $\mu g N-N_2O.g^{-1}.h^{-1}$; Grigulis et al., 2013) ; $AED = 0,462 + (0,5332 * \log(Sol_N)) + (0,2077 * \log(Sol_{NO_3}))$

Pour les deux services, biomasse verte et séquestration du carbone dans les sols, il est possible de comparer entre eux les modèles de services obtenus pour chaque site, et de tenter de définir un modèle inter-sites. En ce qui concerne la biomasse verte, deux traits sont constants dans les trois modèles, il s'agit de la teneur en azote des feuilles et de la hauteur végétative. En ce qui concerne les modèles de séquestration du carbone par les sols, ceux de La Grave et Le Monétier-les-Bains sont très proches (4 paramètres communs sur 5), celui de Villar d'Arène partage avec eux le paramètre correspondant au pourcentage d'azote dans les feuilles. Ainsi, même si les modèles des trois sites diffèrent les uns des autres, ils présentent quand même des points communs nous poussant à analyser la possibilité d'un modèle inter-sites.

Tableau 3.11 – Tableau des modèles de services inter-sites pour les deux services évalués sur les trois sites : les modèles, les constantes des sites (pour prendre en compte la variabilité entre les sites non expliquée par les paramètres du modèle), ainsi que le R² ajusté des deux modèles sont présentés

Services écosystémiques	Propriétés des écosystèmes	Modèles	Constantes dépendantes du site	R ² ajusté
Quantité de fourrage	Biomasse verte (BV, g.m-2)	$BV = 393,4 + (6,724 * CWM_{HtVeg}) + (7,488 * CWM_{LNC})$	Villar d'Arène : 92,28	63,5
			La Grave : 164,75	
			Le Monétier-les-Bains : 5,35	
Séquestration du Carbone par les sols	Matière organique présente dans les sols (MOS, %)	$MOS = 12,11 + (0,04543 * CWM_{HtVeg}) + (14,24 * Sol_N)$	Villar d'Arène : 6,80	84,1
			La Grave : 14,42	
			Le Monétier-les-Bains : 15,11	

Le R² ajusté représentant l'un des critères de sélection des modèles et correspondant au pourcentage de variance expliquée, il est possible de l'utiliser pour comparer chacun des modèles, afin de savoir si le modèle inter-sites est aussi explicatif que chacun des modèles par

site (Tableaux 3.10 et 3.11). C'est à peu près le cas pour le modèle de la quantité de fourrage: le pourcentage de variance expliquée pour le modèle inter-sites est équivalent à celui du modèle de La Grave, et est même à peine plus haut que celui pour le modèle du Monétier-les-Bains, même si une différence de moins de 3% n'est pas réellement significative. En revanche, le modèle de la quantité de fourrage pour le site de Villar d'Arène est légèrement meilleur que le modèle inter-sites, puisque le R^2 est d'environ 6% plus élevé.

Il n'est pas étonnant de constater que les deux paramètres explicatifs retenus pour le modèle de quantité de fourrage sont la teneur en azote des feuilles et la hauteur végétative, puisque ce sont les deux paramètres communs aux trois modèles réalisés par site (Tableau 3.10).

Pour le cas de la séquestration du carbone par les sols, le pourcentage d'azote compris dans les sols est le seul paramètre commun aux modèles des trois sites, il était donc attendu qu'il soit un paramètre du modèle inter-sites. La seconde variable explicative est cependant une variable présente dans un seul des modèles sites, à savoir la hauteur végétative (variable uniquement présente dans le modèle de La Grave).

Les pourcentages de variance expliquée par les paramètres des modèles de séquestration du carbone sont, comme pour la quantité de fourrage, équivalents entre le modèle inter-sites et deux des modèles des sites individuels : l'exception est le modèle pour le site de La Grave, pour lequel le modèle du site est légèrement meilleur que le modèle inter-sites (R^2 environ 7% plus élevé).

Ainsi, cette analyse montre qu'un modèle inter-sites peut être utilisé pour estimer la quantité de fourrage fournie par les prairies de l'ensemble du site du Lautaret ainsi que leur régulation du climat par la séquestration du carbone dans leurs sols. Il a cependant été décidé, afin de rester dans la même logique des analyses de Villar d'Arène réalisées dans une première étape du travail (article en annexe du chapitre 4), d'utiliser les modèles définis à l'échelle de chacun des sites pour ces deux services.

Le modèle définissant la stabilité du sol est basé sur le modèle proposé par Tasser et Tappeiner (2005, voir leur article pour plus de détails). Ce modèle est une relation multiplicative entre :

- un facteur basé sur les traits racinaires, correspondant à la densité racinaire à l'échelle de la communauté
- un facteur d'intensité de la pluviométrie
- un facteur topographique
- un facteur de couverture végétale
- un facteur de pratique de prévention, qui, selon les cas, peut être intégré au facteur de couverture végétale.

Il a été décidé pour le projet REGARDS qui s'intéresse à des sites dont la pluviométrie est supposée homogène et avec un couvert végétal toujours proche de 100% de ne s'intéresser qu'au facteur basé sur les traits racinaires, qui dépend de la forme des racines, de leur densité, de la profondeur de la plus grande racine, et de l'extension latérale moyenne du corps racinaire pour l'ensemble des espèces de la communauté représentant 80% d'abondances cumulées. Ce modèle n'a été appliqué que pour Villar d'Arène à cause du manque de données pour certaines espèces des sites de La Grave et du Monétier-les-Bains et d'un manque de temps pour mesurer ces traits racinaires sur le terrain pour les espèces originales à ces deux sites.

Au sein du projet REGARDS, nous avons, par analyse de la bibliographie et de nos résultats précédents (Schirpke, Lavorel), décidé de proposer un modèle simple estimant la valeur esthétique des prairies comme la somme de quatre facteurs concernant les espèces présentes dans la communauté, dont les valeurs sont standardisées (par facteur) à l'échelle du site de manière à obtenir des valeurs de services pouvant varier entre 0 et 4. Les quatre facteurs, standardisés, sont :

- le nombre de couleurs de fleurs différentes observées dans la communauté
- la durée de floraison (en mois) la plus longue observée dans la communauté

- la somme des abondances relatives des espèces de la communauté
- la valeur d'un indice de diversité spécifique (indice de Simpson).

Ce modèle a pu être appliqué à chacun des trois sites.

3.5 – Présentation et analyse des valeurs de services fournies par les trois sites

Ce paragraphe a pour but de décrire les différences entre trajectoires (et sites) en termes de valeurs de services écosystémiques. De la même manière que pour l'analyse des CWM, les résultats sont représentés dans les graphiques suivants (Figures 3.12 à 3.15), dont les boîtes à moustaches décrivent les distributions des valeurs de services pour chaque trajectoire et chaque site. Les résultats des tests statistiques de comparaison des distributions entre trajectoires d'un même site sont présentés directement sur le graphique. Il s'agit, selon la distribution des valeurs de services :

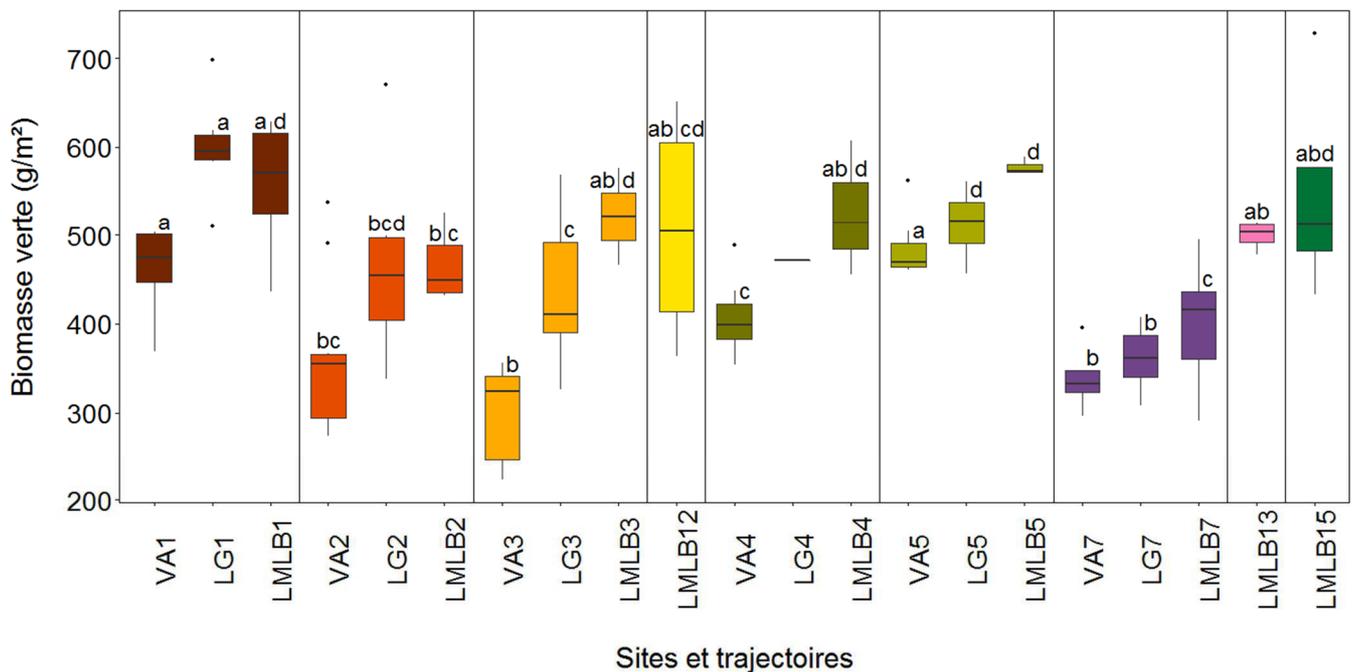
- dans le cas où les valeurs de services ont une distribution normale ; d'une ANOVA à un facteur sur l'ensemble des trajectoires d'un site pour tester s'il y a au moins deux trajectoires dont les moyennes sont significativement différentes ; si l'ANOVA est positive, de tests de Student pour tester les différences entre chaque paires de trajectoires ;
- dans le cas où les valeurs de services ne suivent pas une distribution normale, la même logique est suivie avec des tests non paramétriques que sont les tests de Kruskal-Wallis (pour remplacer l'ANOVA) et de Mann-Whitney-Wilcoxon (pour remplacer les tests de Student).

L'étape suivante consiste à analyser, à l'échelle du Lautaret, si ce sont les trajectoires ou les sites qui expliquent le plus la distribution des valeurs de services, ou même si leur interaction

a un effet sur cette distribution. Pour cela, nous avons réalisé des modèles linéaires pour chacune des valeurs de services, dont les variables explicatives sont les trajectoires, les sites, et leur interaction (sous R, `anova(lm(modèle))`), après vérification des résidus), afin de savoir sur quelle(s) variable(s) explicative(s) il est intéressant de se pencher pour déceler des différences de valeurs de services (entre les trajectoires, entre les sites, ou entre les deux – test de Student ou de Mann-Whitney-Wilcoxon selon la (non)-normalité des valeurs de services).

Les analyses des valeurs de services n'étant pas spatialisée, les cartes de services qui attribuent des valeurs de services aux pixels de la carte selon leur trajectoire sont présentées en annexe plutôt qu'ici.

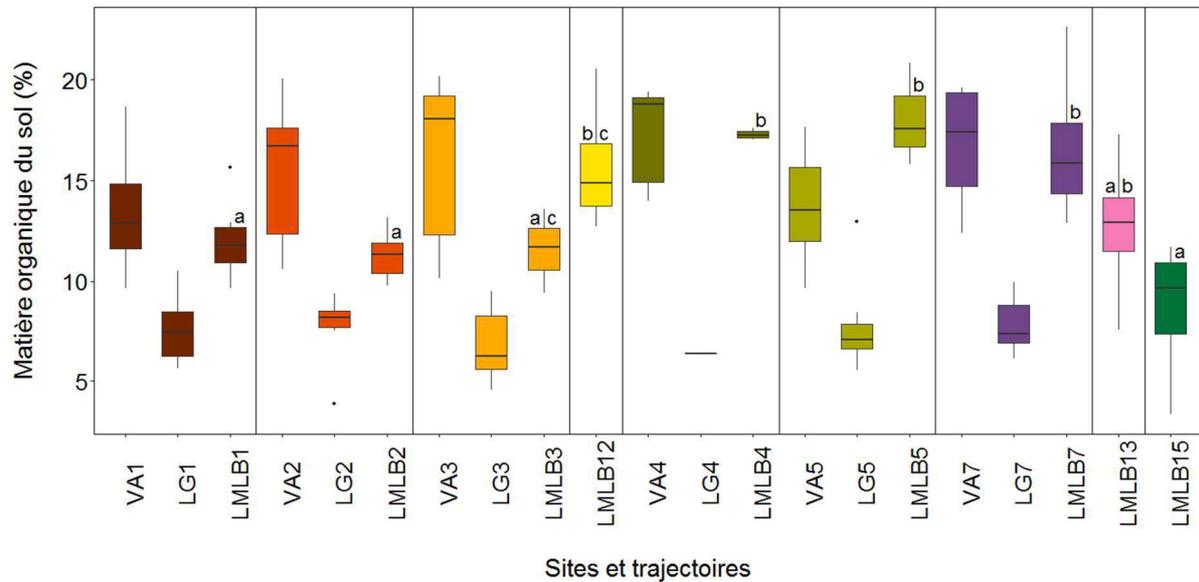
Figure 3.12 – Graphique boîtes à moustaches représentant les valeurs de biomasse verte pour les trois sites d'études (service de quantité de fourrage) : les lettres indiquées au-dessus de chaque boîte à moustaches témoignent des différences significatives (ou non) entre les trajectoires d'un même site (figurent donc les résultats de trois séries de tests, une par site, indépendantes les unes des autres)



Les tests statistiques réalisés (ANOVA ou test de Kruskal-Wallis) ont montré que dans chaque site, il y a des différences significatives entre trajectoires (valeurs-p : Villar d'Arène = 1e-05 ; La Grave = 4e-07 ; Le Monétier-les-Bains = 0,0003). A Villar d'Arène, les trajectoires T1 et T5 sont significativement différentes de l'ensemble des trajectoires, mais pas entre elles, et

représentent les trajectoires aux plus fortes valeurs de biomasse verte. Alors que la trajectoire T4 est à un niveau intermédiaire de biomasse verte (significativement différente de 4 trajectoires sur 5), les trajectoires T2, T3 et T7 présentent les plus faibles valeurs de biomasse verte à Villar d'Arène (elles sont significativement différentes d'au moins les trajectoires T1 et T5). Etant donné les valeurs de hauteur végétative et de LNC pour ces trajectoires (forte hauteur végétative pour T5, forte LNC pour T1 ; au contraire, les trajectoires T2, T3 et T7 ont des valeurs faibles de hauteur végétative et de LNC), il est logique de trouver ces résultats pour la quantité de fourrage à Villar d'Arène. A La Grave, deux trajectoires se distinguent bien des autres : la trajectoire T1 est la trajectoire avec la plus forte biomasse verte et est significativement différentes de toutes les autres trajectoires ; la trajectoire T7 présente les plus faibles valeurs de biomasse verte et est différente de toutes les trajectoires sauf T2 (la variabilité interne de cette trajectoire est forte pour la LNC, mais les valeurs moyennes en termes de LNC, et de hauteur végétative, sont très proches pour les trajectoires T2 et T7, d'où l'absence de différences significatives entre ces deux trajectoires). Les autres trajectoires sont intermédiaires, avec des tendances hautes pour la trajectoire T5 et des tendances basses pour la trajectoire T3. Au Monétier-les-Bains, la trajectoire T7 est celle qui se distingue le plus des autres trajectoires du fait de ses faibles valeurs de biomasse verte ; uniquement les trajectoires T2, qui présente aussi des valeurs de biomasse verte faibles, et T12, dont la variabilité interne est forte, ne sont pas significativement différentes de la trajectoire T7. Les trajectoires aux plus fortes valeurs de biomasse verte, qui sont significativement différentes d'au moins les trajectoires T2 et T7, sont les trajectoires T1 et T5 (reflétant les mêmes tendances pour les traits inclus comme paramètres du modèle). Ainsi, à l'échelle du site du Lautaret, il est possible d'identifier les tendances suivantes : les prés de fauche fertilisés et les anciennes zones de fauche pâturées sont les trajectoires aux plus fortes valeurs de production de fourrage, alors que les alpages T7, suivie des anciennes terrasses fauchées ou pâturées mais non fertilisées, sont celles qui présentent les plus faibles valeurs de production de fourrage. De plus, les valeurs de Villar d'Arène sont en moyenne plus faibles que celles de La Grave, elles-mêmes plus faibles que celles du Monétier-les-Bains.

Figure 3.13 – Graphique boîtes à moustaches représentant les valeurs de matière organique présentes dans les sols des trois sites d'études (service de séquestration du carbone) : les lettres indiquées au-dessus de chaque boîte à moustaches témoignent des différences significatives (ou non) entre les trajectoires d'un même site (figurent donc les résultats de trois séries de tests, une par site, indépendantes les unes des autres) ; lorsqu'il n'y a pas de lettres, c'est qu'aucune différence significative n'a été trouvée entre les trajectoires du site concerné



En ce qui concerne le stockage de carbone, les tests statistiques réalisés montrent qu'il n'y a des différences significatives entre trajectoires qu'au Monétier-les-Bains (valeur-p = 0,0002) ; les valeurs sont homogènes entre les trajectoires à Villar d'Arène et La Grave (respectivement, valeurs-p = 0,11 et 0,65). Les trajectoires T4, T5, T7 et T12 forment un groupe de trajectoires qui se distinguent des autres trajectoires par leurs forts pourcentages de matière organique dans les sols, alors que les trajectoires T1, T2, T3 et T15 ont les plus faibles valeurs du site (la trajectoire T13 n'est significativement différente d'aucune trajectoire et présente des valeurs intermédiaires). Généralement, les anciennes terrasses (à l'exception de T12, bien que celle-ci ne se différencie pas de la trajectoire T3) séquestrent moins bien le carbone dans leur sol que ne le font les sols qui n'ont jamais été labourés, à l'exception des pré-bois dont les sols sont faibles en matière organique et des alpages embroussaillés, intermédiaires.

Les tests réalisés à l'échelle des trois sites montrent que l'interaction entre les trajectoires et les sites (valeur-p < 2,2e-16) a un effet sur les pourcentages de matière organique des sols et permettent d'émettre les observations suivantes :

- sans tenir compte de la trajectoire T4 (qui n'est représentée que par une seule parcelle), les sols de La Grave contiennent moins de matière organique (environ deux fois moins ; moyenne = 7,5) que les sols des deux autres sites (toutes les trajectoires à La Grave sont significativement différentes de toutes celles de Villar d'Arène et de toutes celles du Monétier-les-Bains, à l'exception de T13 et T15 dans certains cas) ; cette observation laisse présager d'un problème lors des prélèvements ou mesures au laboratoire d'au moins l'un des paramètres du modèle : la hauteur végétative étant un paramètre utilisé aussi dans le modèle de quantité de fourrage pour lequel aucun souci n'a été détecté, l'ensemble de paramètres susceptibles d'être responsables de cette observation est réduit à la concentration en phosphore dans les feuilles ou celle d'azote dans les sols ;
- à l'échelle des sites, les capacités des sols à stocker le carbone sont équivalentes pour Villar d'Arène et Le Monétier-les-Bains (moyennes : Villar d'Arène = 15,3 ; Le Monétier-les-Bains = 13,7) : des différences entre Villar d'Arène et Le Monétier-les-Bains sont notées dans moins d'un quart des combinaisons possibles, elles concernent surtout la trajectoire T15 du Monétier-les-Bains (significativement différentes de l'ensemble des trajectoires de Villar d'Arène, mais pas de celles de La Grave : les valeurs de matière organique des sols dans cette trajectoire y sont aussi faibles que celles des sols de La Grave ; nous savons que les sols d'une des parcelles échantillonnées dans la trajectoire T15 ont de très faibles valeurs de concentration d'azote et de pourcentage d'argile).

Figure 3.14 – Graphique boîtes à moustaches représentant les valeurs de teneur en protéines brutes du fourrage de Villar d'Arène (service de qualité du fourrage) : les lettres indiquées au-dessus de chaque boîte à moustaches témoignent des différences significatives (ou non) entre les trajectoires d'un même site (figurent donc les résultats de trois séries de tests, une par site, indépendantes les unes des autres)

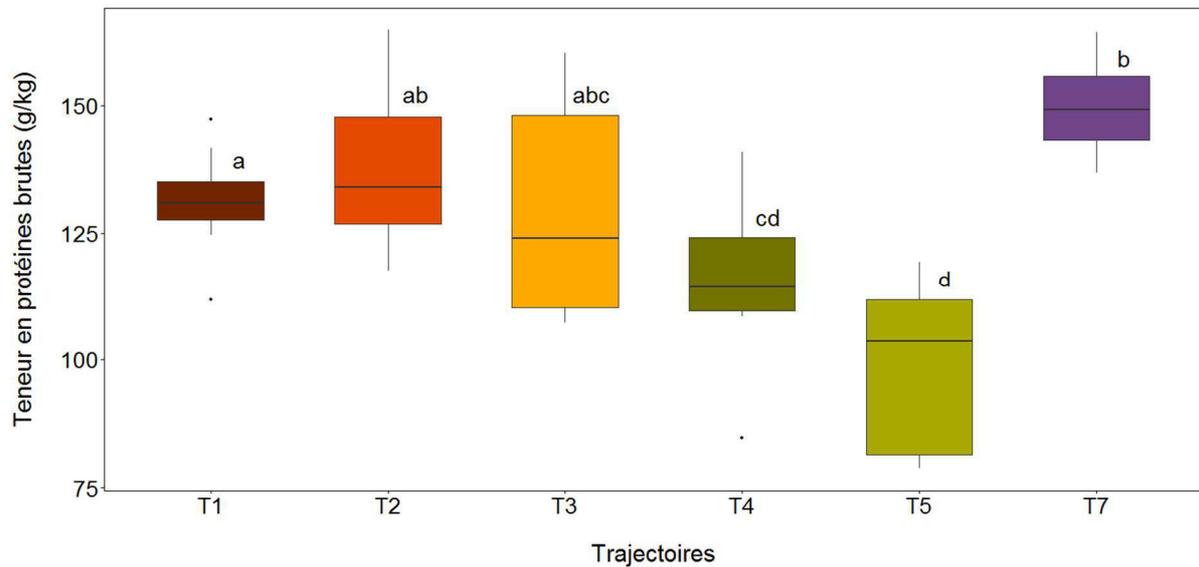
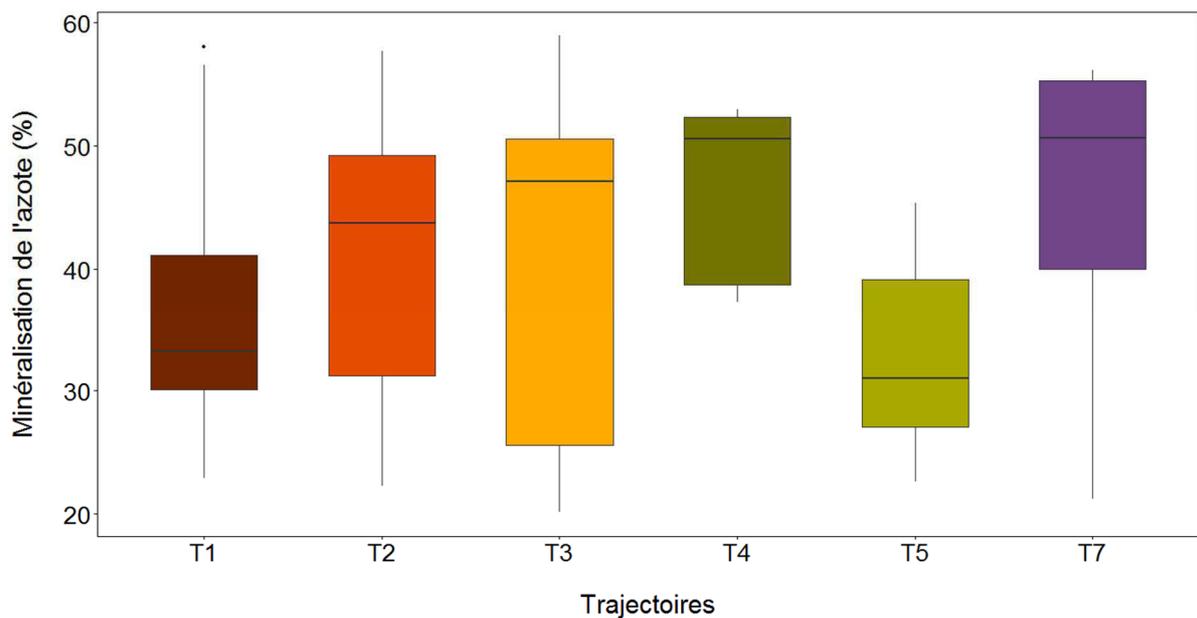


Figure 3.15 – Graphique boîtes à moustaches représentant les valeurs de minéralisation de l'azote dans les sols de Villar d'Arène (service de fertilité des sols) : aucune différence significative n'a été trouvée entre les trajectoires



Deux services de plus sont évalués à Villar d'Arène (et étudiés dans le chapitre 4), la qualité du fourrage et la fertilité des sols. Pour le service d'approvisionnement en fourrage, les tests statistiques révèlent des différences significatives entre les trajectoires (valeur-p = 1e-05), alors que pour le service de régulation par les sols, les tests montrent que la minéralisation de l'azote est stable à l'échelle du site (valeur-p = 0,29). Les résultats concernant la qualité du fourrage permettent de distinguer trois groupes : les trajectoires T4 et T5 (anciennes zones de fauches) sont significativement différentes de toutes les trajectoires (sauf de la trajectoire T3 en ce qui concerne T4) et forment ainsi un premier groupe de trajectoires, le groupe avec la plus faible qualité de fourrage, du fait notamment de la forte abondance de *Festuca paniculata*, espèce de particulièrement mauvaise qualité fourragère (Quétier et al. 2007b). A l'opposé se trouve la trajectoire T7 (alpages), avec les plus fortes valeurs de qualité du fourrage, significativement différente des trajectoires T4 et T5, ainsi que de la trajectoire T1 (prés de fauche fertilisés). La trajectoire T1 peut être regroupée avec les autres prairies sur terrasses (trajectoires T2 et T3), les comparaisons entre les paires formées par ces trois trajectoires ne sont pas significatives et ces trajectoires forment un groupe aux valeurs de qualité du fourrage intermédiaire. Les utilisations des terres historiques ont un effet certain sur la qualité actuelle du fourrage (anciennes zones de fauche < anciennes zones de labour < zones pâturées – alpage).

En ce qui concerne les autres services écosystémiques, non étudiés dans le chapitre 4, les graphiques sont présentés en annexe (en plus des cartes).

3.6 – Discussion reliant les traits et les services, conclusion

Ces analyses des valeurs de traits fonctionnels définissant les prairies du col de Lautaret ainsi que les services écosystémiques qu'elles fournissent permettent d'avancer plusieurs hypothèses concernant le lien entre les services et les valeurs de traits. Des différences significatives entre trajectoires ont été observées pour les trois sites en ce qui concerne la production de fourrage,

mais seulement au Monétier-les-Bains pour la séquestration du carbone. Pour les deux services évalués uniquement à Villar d'Arène, il y a des différences significatives entre trajectoires pour la qualité du fourrage mais pas pour la fertilité des sols. Il semble possible de former deux groupes de services, celui des services d'approvisionnement, qui diffèrent entre les trajectoires, et celui des services de régulation par les sols, qui ne diffèrent pas, ou peu, entre les trajectoires. Ces résultats peuvent être reliés aux modèles de services : en effet, les services d'approvisionnement dépendent plus des traits végétaux que des caractéristiques des sols, alors que c'est le contraire pour les services de régulation (voir le Tableau A3.1 en annexe et Grigulis et al., 2013). De ce fait, les traits fonctionnels qui varient fortement entre les trajectoires contrôlent les variations entre trajectoires des services d'approvisionnement, alors que les caractéristiques des sols qui jouent un rôle prépondérant dans les modèles de services de régulation, homogènes à l'échelle des sites de Villar d'Arène et La Grave (mais variables au Monétier-les-Bains – voir résultats en annexe), stabilisent les valeurs de services de régulation pour ces deux sites. Vérifions cette hypothèse à l'aide de l'exemple de la quantité de fourrage. La hauteur végétative est faible dans les trajectoires T7 et forte dans les trajectoires T1, T4 et T5. Ce trait étant le plus influent de tous les traits pour chaque modèle de biomasse verte (selon la proportion du pourcentage de variance expliquée par les paramètres du modèle due à chacun des traits), il n'est pas étonnant de voir les tendances de la biomasse verte suivre le même modèle : T1 et T5 sont significativement différentes des autres trajectoires dans respectivement trois et deux sites du fait de leurs hautes valeurs de biomasse verte, et T4 est dans les tendances hautes de chacun des sites. A l'inverse, la trajectoire T7 est dans les tendances basses des trois sites (de manière significative pour deux d'entre eux). En ce qui concerne la LNC, les trajectoires T1 et T5 s'opposent (même tendance pour la LDMC au Monétier-les-Bains), ce qui n'est pas le cas en terme de quantité de fourrage, car leur influence sur les valeurs de ce service est plus faible que celle de la hauteur végétative.

Les valeurs de traits et de services ont été décrites en détail dans ce chapitre ; les chapitres 4 et 5 reprennent respectivement ces services et traits évalués pour chaque trajectoire et site, afin

d'étudier quels sont les potentiels et mécanismes de résilience des services écosystémiques fournis par les prairies du Lautaret.

Références

Cornelissen, J. H. C., Lavorel, S., Garnier, E., Diaz, S., Buchmann, N., Gurvich, D. E., Reich, P. B., ter Steege, H., Morgan, H. D., van der Heijden, M. G. A., Pausas, J. G. & Poorter, H. (2003). A handbook of protocols for standardised and easy measurement of plant functional traits worldwide. *Australian journal of Botany*, 51(4), 335-380.

Craine, J. M., Tilman, D., Wedin, D., Reich, P., Tjoelker, M., & Knops, J. (2002). Functional traits, productivity and effects on nitrogen cycling of 33 grassland species. *Functional Ecology*, 16(5), 563-574.

Gabillet, M. (2013). La gouvernance des ressources naturelles face aux effets du changement climatique. Muséum National d'Histoire Naturelle, AgroParisTech, Laboratoire d'Ecologie Alpine de Grenoble. pp. 100.

Garnier, E., Cortez, J., Billès, G., Navas, M. L., Roumet, C., Debussche, M., Laurent, M., Blanchard, A., Aubry, D., Bellmann, A., Neill, C. & Toussaint, JP. (2004). Plant functional markers capture ecosystem properties during secondary succession. *Ecology*, 85(9), 2630-2637.

Garnier, E., Lavorel, S., Ansquer, P., Castro, H., Cruz, P., Dolezal, J., Eriksson, O., Fortunel, C., Freitas, H., Golodets, C., Grigulis, K., Jouany, C., Kazakou, E., Kigel, J., Kleyer, M., Lehsten, V., Leps, J., Meier, T., Pakeman, R., Papadimitriou, M., Papanastasis, V., Queded, H., Quétier, F., Robson, T.M., Roumet, C., Rusch, G., Skarpe, C., Sternberg, M., Theau, J.P., Thébault, A., Vile, D. & Zarovali, M.P. (2007). A standardized methodology to assess the effects of land use change on plant traits, communities and ecosystem functioning in grasslands. *Annals of Botany*, 99, 967-985.

Garnier, E., & Navas, M. L. (2013). Diversité fonctionnelle des plantes. De Boeck, Bruxelles.

Gos, P. (2010). Cartographie des services écosystémiques dans les prairies alpines. Ecole Normale Supérieure, Lyon, France. pp. 14.

Grigulis, K., Lavorel, S., Krainer, U., Legay, N., Baxendale, C., Dumont, M., Kastl, E., Arnoldi, C., Bardgett, R. D., Poly, F., Pommier, T., Schloter, M., Tappeiner, U., Bahn, M. & Clément, JC. (2013). Relative contributions of plant traits and soil microbial properties to mountain grassland ecosystem services. *Journal of Ecology*, 101(1), 47-57.

Grime, J. P. (1998). Benefits of plant diversity to ecosystems: immediate, filter and founder effects. *Journal of Ecology*, 86(6), 902-910.

Kutschera, L. & Lichtenegger, E. (1982). Wurzelatlas mitteleuropäischer Pflanzen. Band 1: Monocotyledoneae. Teil 1: Morphologie, Anatomie, Ökologie, Verbreitung, Soziologie, Wirtschaft.

- Kutschera, L. & Lichtenegger, E. (1992). Wurzelatlas mitteleuropäischer Pflanzen. Band 2: Pteridophyta und Dicotyledonaea (Magnoliopsida). Teil 1: Morphologie, Anatomie, Ökologie, Verbreitung, Soziologie, Wirtschaft.
- Lamarque, P. (2012). Une approche socio-écologique des services écosystémiques : Cas d'étude des prairies subalpines du Lautaret. Ecole Doctorale Chimie et Sciences du Vivant, Université Joseph Fourier, Grenoble, France. pp. 283.
- Lavorel, S., & Garnier, E. (2002). Predicting changes in community composition and ecosystem functioning from plant traits: revisiting the Holy Grail. *Functional ecology*, 16(5), 545-556.
- Lavorel, S., Grigulis, K., Lamarque, P., Colace, M. P., Garden, D., Girel, J., Pellet, G., & Douzet, R. (2011). Using plant functional traits to understand the landscape distribution of multiple ecosystem services. *Journal of Ecology*, 99(1), 135-147.
- Lavorel, S., Grigulis, K., McIntyre, S., Williams, N. S., Garden, D., Dorrough, J., Berman, S., Quétier, F., Thébault A., & Bonis, A. (2008). Assessing functional diversity in the field—methodology matters!. *Functional Ecology*, 22(1), 134-147.
- Lavorel, S., Quétier, F., Gaucherand, S., Choler, P., Clément, G., & Bornard, A. (2004). Past and present land use effects on subalpine grassland species and functional diversity. *Land Use Systems in Grassland Dominated Regions*, 20, 287.
- Lestournelle, R., Dumont, C., Gilbert, D., Lanteri, G. (2007). Les canaux du Briançonnais. Société géologique et minière du Briançonnais. Editions du Fournel. pp 102.
- Quétier, F. (2006). Vulnérabilité des écosystèmes semi-naturels européens aux changements d'utilisations des terres. *Biologie des systèmes intégrés, Agronomie-Environnement, Ecole supérieure Agronomique de Montpellier, Montpellier*. pp. 269.
- Quétier, F., Lavorel, S., Thuiller, W., & Davies, I. (2007a). Plant-trait-based modeling assessment of ecosystem-service sensitivity to land-use change. *Ecological Applications*, 17(8), 2377-2386.
- Quétier, F., Thébault, A., & Lavorel, S. (2007b). Plant traits in a state and transition framework as markers of ecosystem response to land-use change. *Ecological Monographs*, 77(1), 33-52.
- Robson, T. M., Baptist, F., Clément, J. C., & Lavorel, S. (2010). Land use in subalpine grasslands affects nitrogen cycling via changes in plant community and soil microbial uptake dynamics. *Journal of Ecology*, 98(1), 62-73.

Saxton, K. E., Rawls, W., Romberger, J. S., & Papendick, R. I. (1986). Estimating generalized soil-water characteristics from texture. *Soil Science Society of America Journal*, 50(4), 1031-1036.

Wright, I. J., Reich, P. B., Westoby, M., Ackerly, D. D., Baruch, Z., Bongers, F., Cavender-Bares, J., Chapin, T., Cornelissen, J. H. C., Diemer, M., Flexas, J., Garnier, E., Groom, P.K., Gulias, J., Hikosaka, K., Lamont, B.B, Lee, T., Lee, W., Lusk, C., Midgley, J. J., Navas, M. L., Niinemets, U., Oleksyn, J., Osada, N., Poorter, H., Poot, P., Prior, L., Pyankov, V. I., Roumet, C., Thomas, S. C., Tjoelker, M. G., Veneklaas, E. J. & Villar, R. (2004). The worldwide leaf economics spectrum. *Nature* 428, 821-827

ANNEXE DU CHAPITRE 3

Graphiques en boîtes à moustaches représentant les valeurs des caractéristiques des sols

Figure A3.1 – Graphique boîtes à moustaches représentant les pourcentages d'azote présent dans les sols des trois sites d'études : les lettres indiquées au-dessus de chaque boîte à moustaches témoignent des différences significatives (ou non) entre les trajectoires d'un même site (figurent donc les résultats de trois séries de tests, une par site, indépendantes les unes des autres) ; lorsqu'il n'y a pas de lettres, c'est qu'aucune différence significative n'a été trouvée entre les trajectoires du site concerné

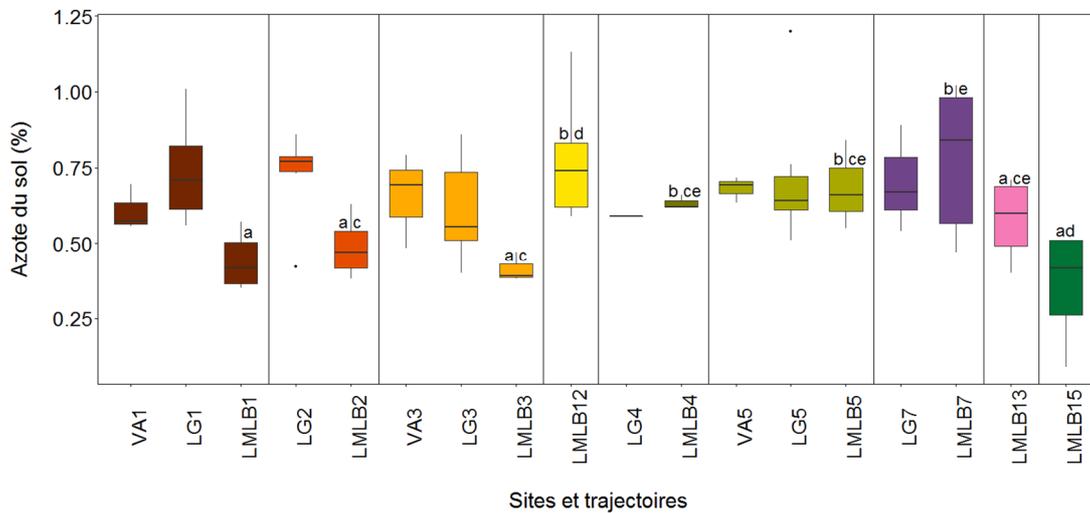


Figure A3.2 – Graphique boîtes à moustaches représentant les pourcentages de phosphore présent dans les sols du Monétier-les-Bains : les lettres indiquées au-dessus de chaque boîte à moustaches témoignent des différences significatives (ou non) entre les trajectoires d'un même site (figurent donc les résultats de trois séries de tests, une par site, indépendantes les unes des autres)

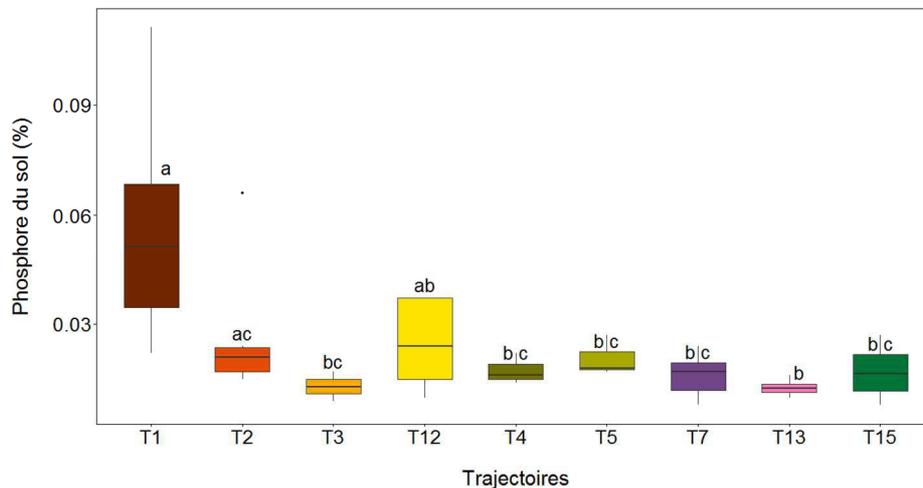


Figure A3.3 – Graphique boîtes à moustaches représentant les valeurs de pH des sols du Monétier-les-Bains : les lettres indiquées au-dessus de chaque boîte à moustaches témoignent des différences significatives (ou non) entre les trajectoires d'un même site (figurent donc les résultats de trois séries de tests, une par site, indépendantes les unes des autres)

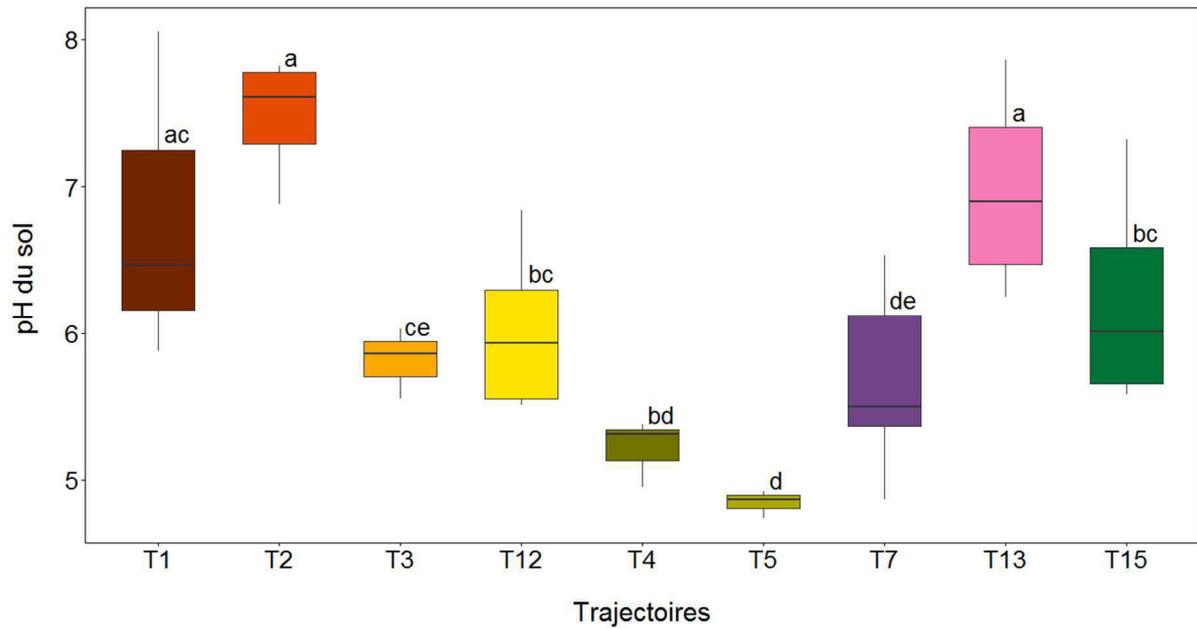


Figure A3.4 – Graphique boîtes à moustaches représentant les pourcentages d'argiles présents dans les sols du Monétier-les-Bains : les lettres indiquées au-dessus de chaque boîte à moustaches témoignent des différences significatives (ou non) entre les trajectoires d'un même site (figurent donc les résultats de trois séries de tests, une par site, indépendantes les unes des autres)

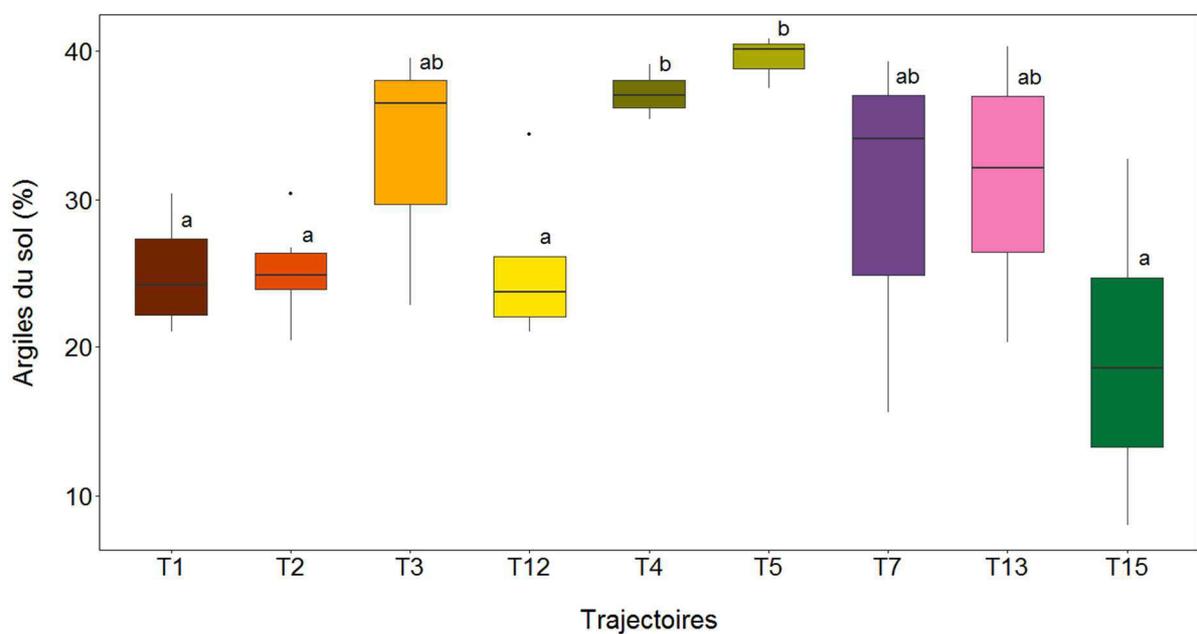
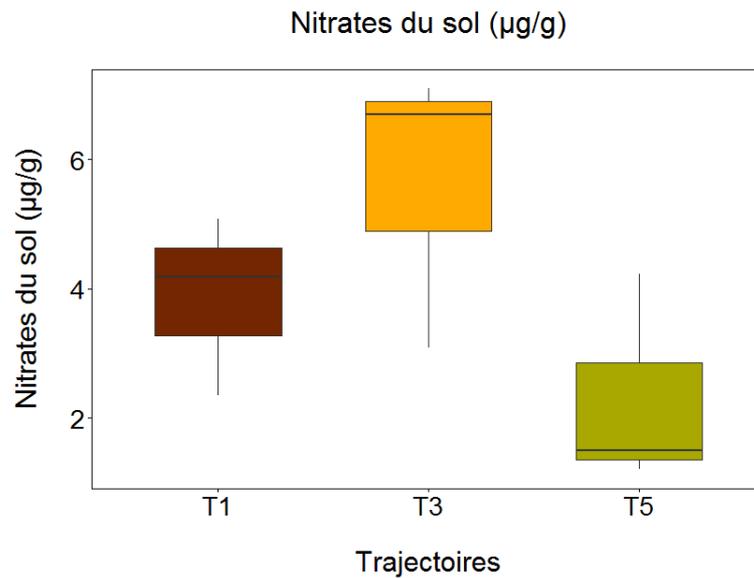


Figure A3.5 – Graphique boîtes à moustaches représentant les concentrations de nitrates dans les sols de Villar d’Arène : aucune différence significative n’a été trouvée entre les trajectoires



Graphiques en boîtes à moustaches représentant les valeurs des services écosystémiques non présentés dans le corps du chapitre 3

Figure A3.7 – Graphique boîtes à moustaches représentant les valeurs esthétiques des prairies des trois sites d’études : les lettres indiquées au-dessus de chaque boîte à moustaches témoignent des différences significatives (ou non) entre les trajectoires d’un même site (figurent donc les résultats de trois séries de tests, une par site, indépendantes les unes des autres)

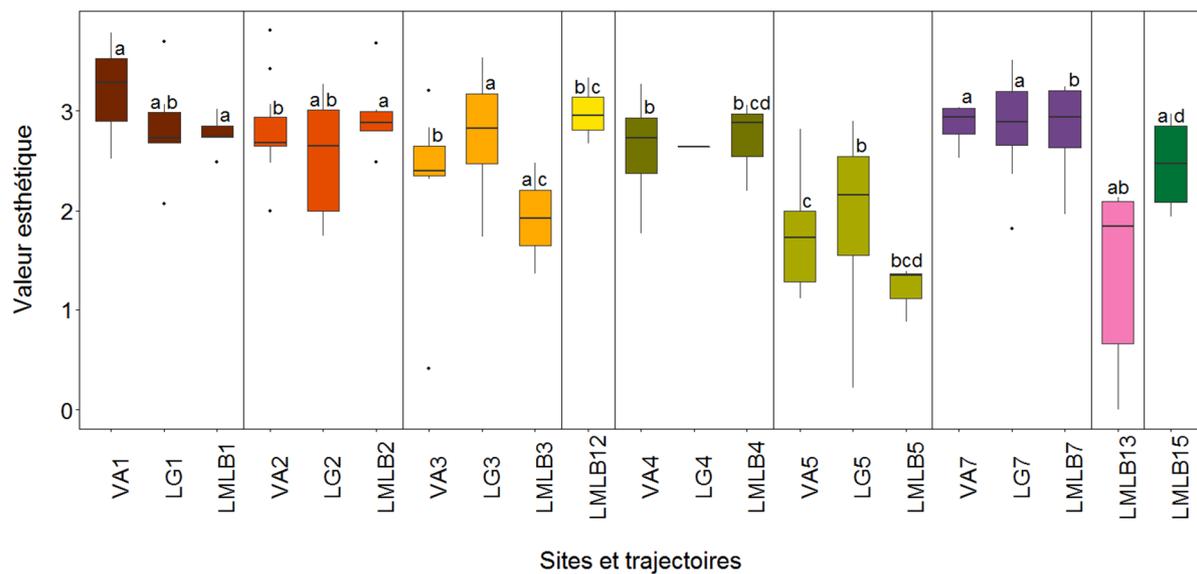


Figure A3.8 – Graphique boîtes à moustaches représentant les pourcentages de lessivage d’azote dans les sols de Villar d’Arène (service de qualité des eaux) : les lettres indiquées au-dessus de chaque boîte à moustaches témoignent des différences significatives (ou non) entre les trajectoires d’un même site (figurent donc les résultats de trois séries de tests, une par site, indépendantes les unes des autres)

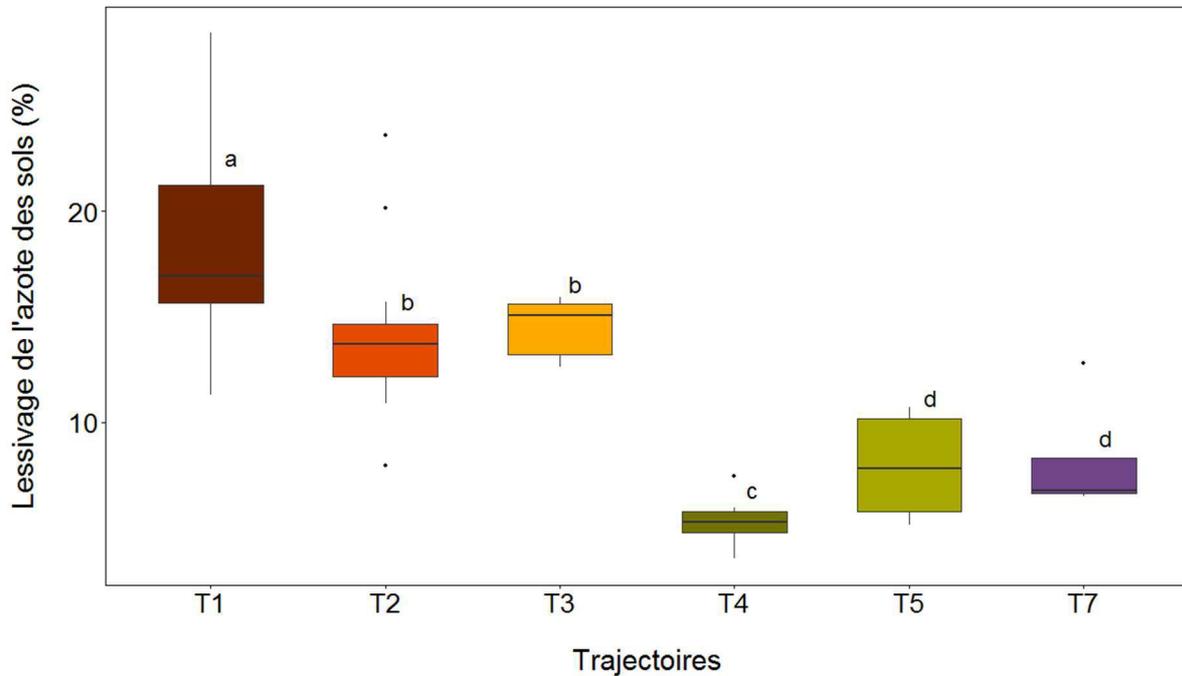
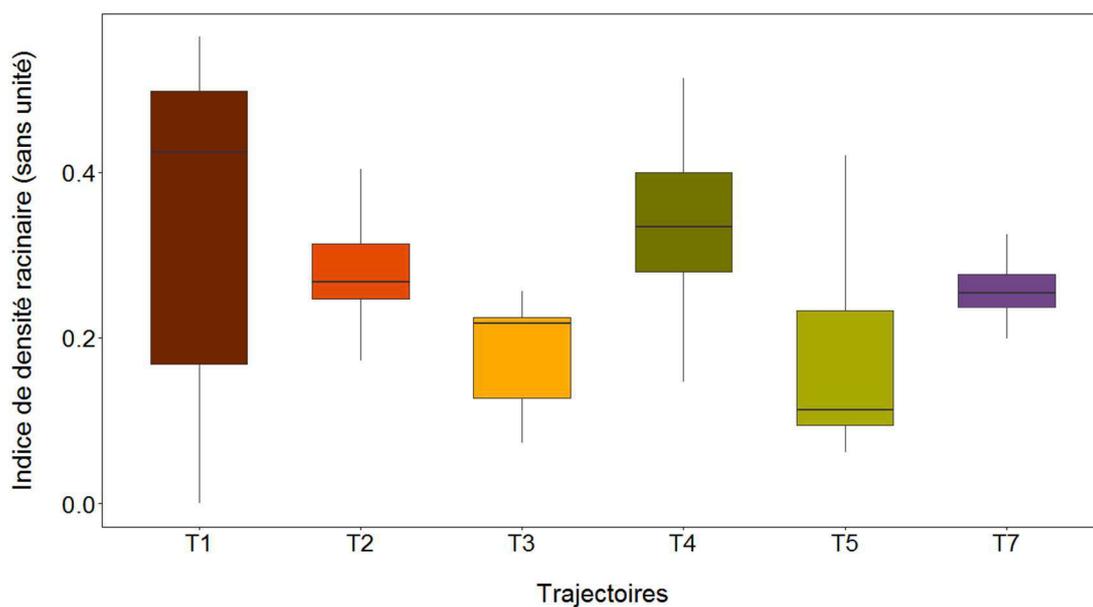


Figure A3.9 – Graphique boîtes à moustaches représentant l’indice de densité racinaire pour Villar d’Arène (service de stabilité des eaux) : aucune différence significative n’a été trouvée entre les trajectoires



Analyse supplémentaire sur les modèles de services

Tableau A3.6 – Tableau récapitulant les variables explicatives, pourcentage de variation expliquée et proportion de ce pourcentage due aux différents types de variables explicatives pour les services de quantité de fourrage et séquestration du carbone pour les trois sites d'études

Services	Site	Variables explicatives	% de variation expliquée par les variables explicatives	Proportion du % de variation expliquée due aux traits fonctionnels	Proportion du % de variation expliquée due aux caractéristiques des sols
Quantité de fourrage	Villar d'Arène	CWM HtVeg CWM LNC WHC	70	94	6
	La Grave	CWM HtVeg CWM LNC	64	100	0
	Le Monétier-les-Bains	CWM HtVeg CWM LDMC CWM LNC Sol N Sol P	61	81	19
Séquestration du carbone	Villar d'Arène	CWM LDMC Sol N Sol NO3	83	50	50
	La Grave	CWM HtVeg CWM LPC Sol N	93	2	98
	Le Monétier-les-Bains	CWM LDMC CWM LPC Sol N Sol P Sol pH Sol % Argiles	94	13	87

Cartes de services écosystémiques

Les cartes de l'ensemble des services écosystémiques évalués sur les trois sites d'étude sont présentées ci-dessous. Les valeurs de services représentées sur les cartes sont les valeurs médianes de chaque trajectoire (par site).

Figure A3.10 – Carte de la biomasse verte (service de quantité de fourrage) sur les trois zones d'études, les adrets de Villar d'Arène et La Grave et la commune du Monétier-les-Bains

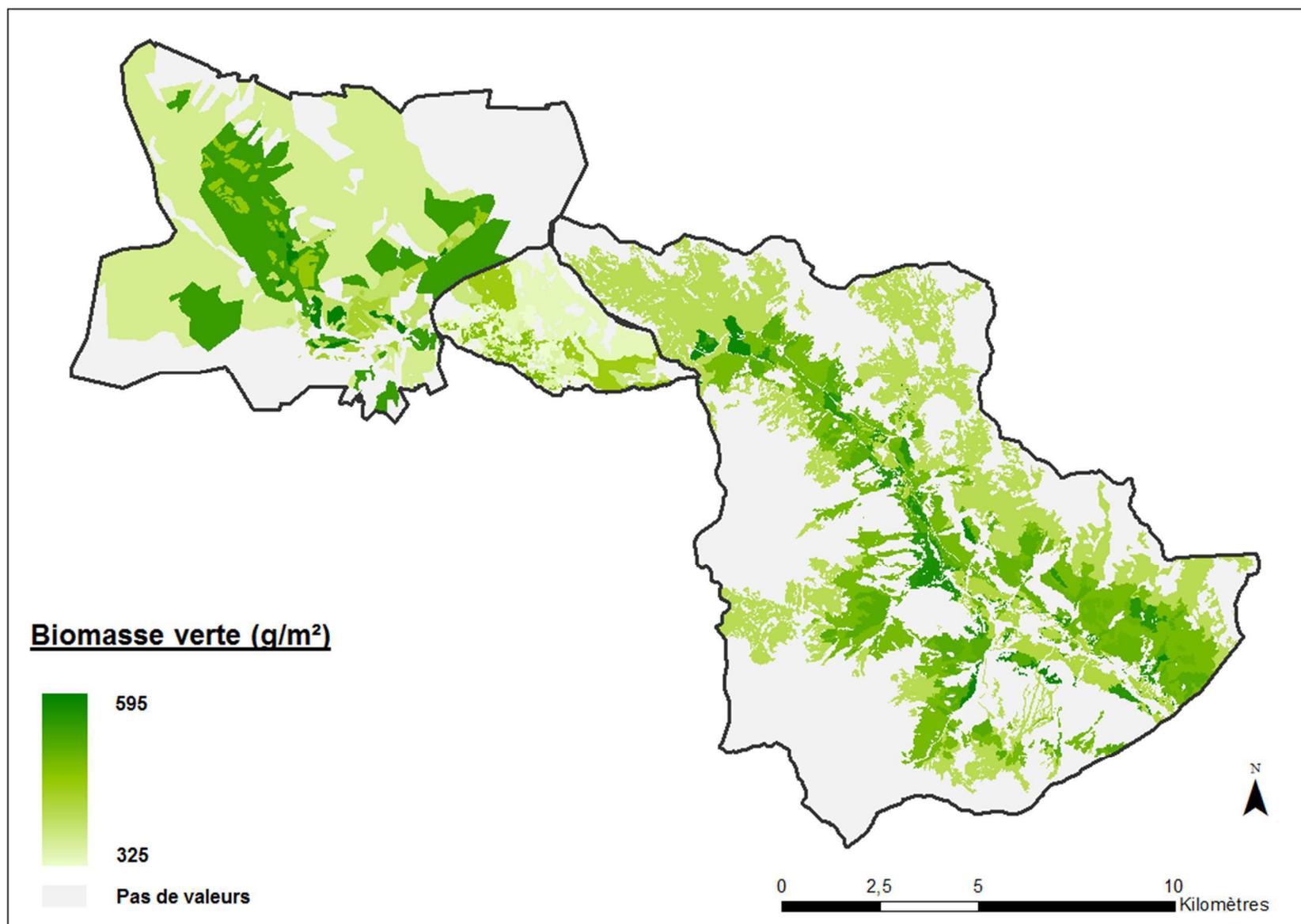


Figure A3.11 – Carte de la matière organique du sol (service de séquestration du carbone) sur les trois zones d'études, les adrets de Villar d'Arène et La Grave et la commune du Monétier-les-Bains

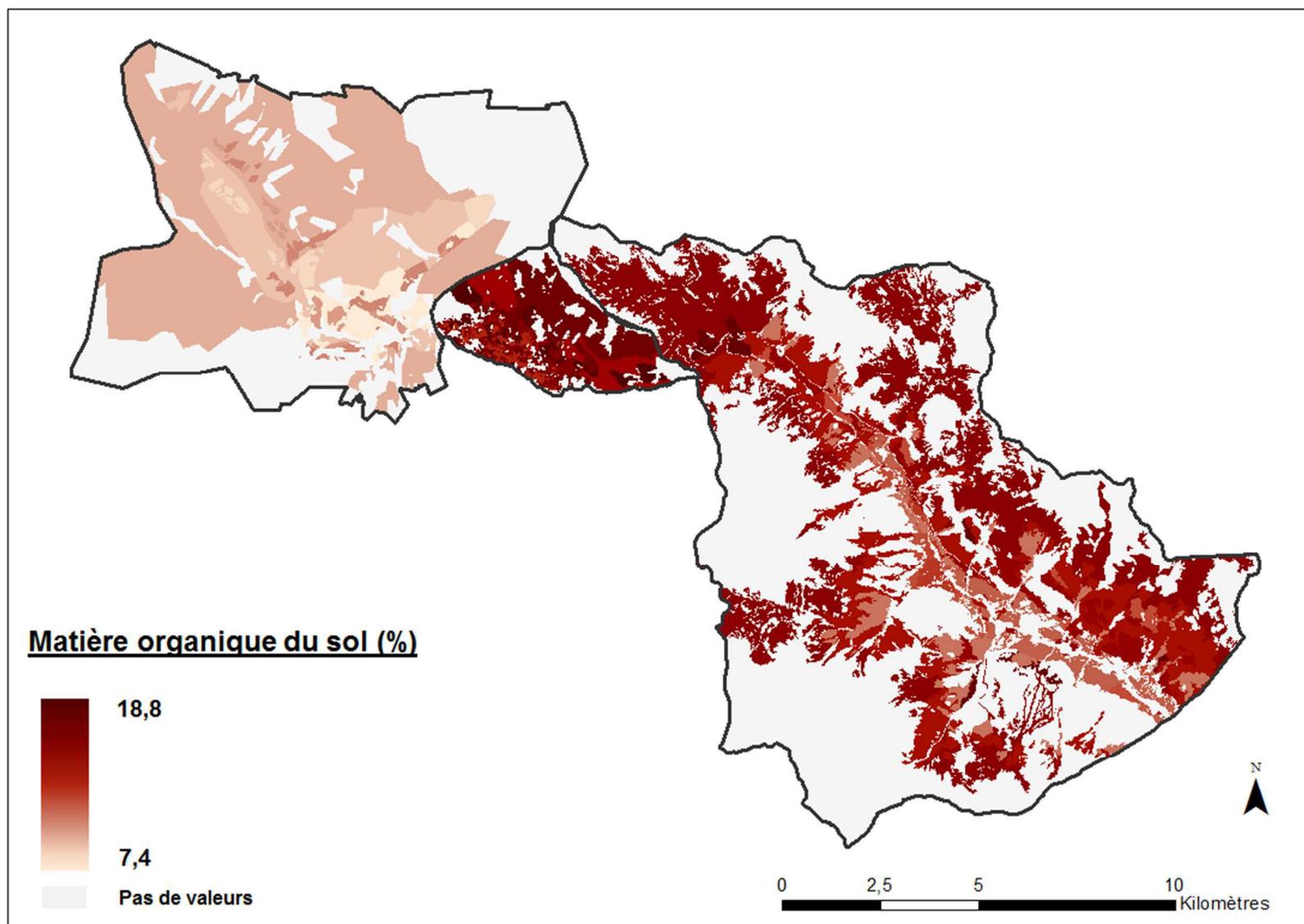


Figure A3.12 – Carte de la valeur esthétique des prairies des trois zones d'études, les adrets de Villar d'Arène et La Grave et la commune du Monétier-les-Bains

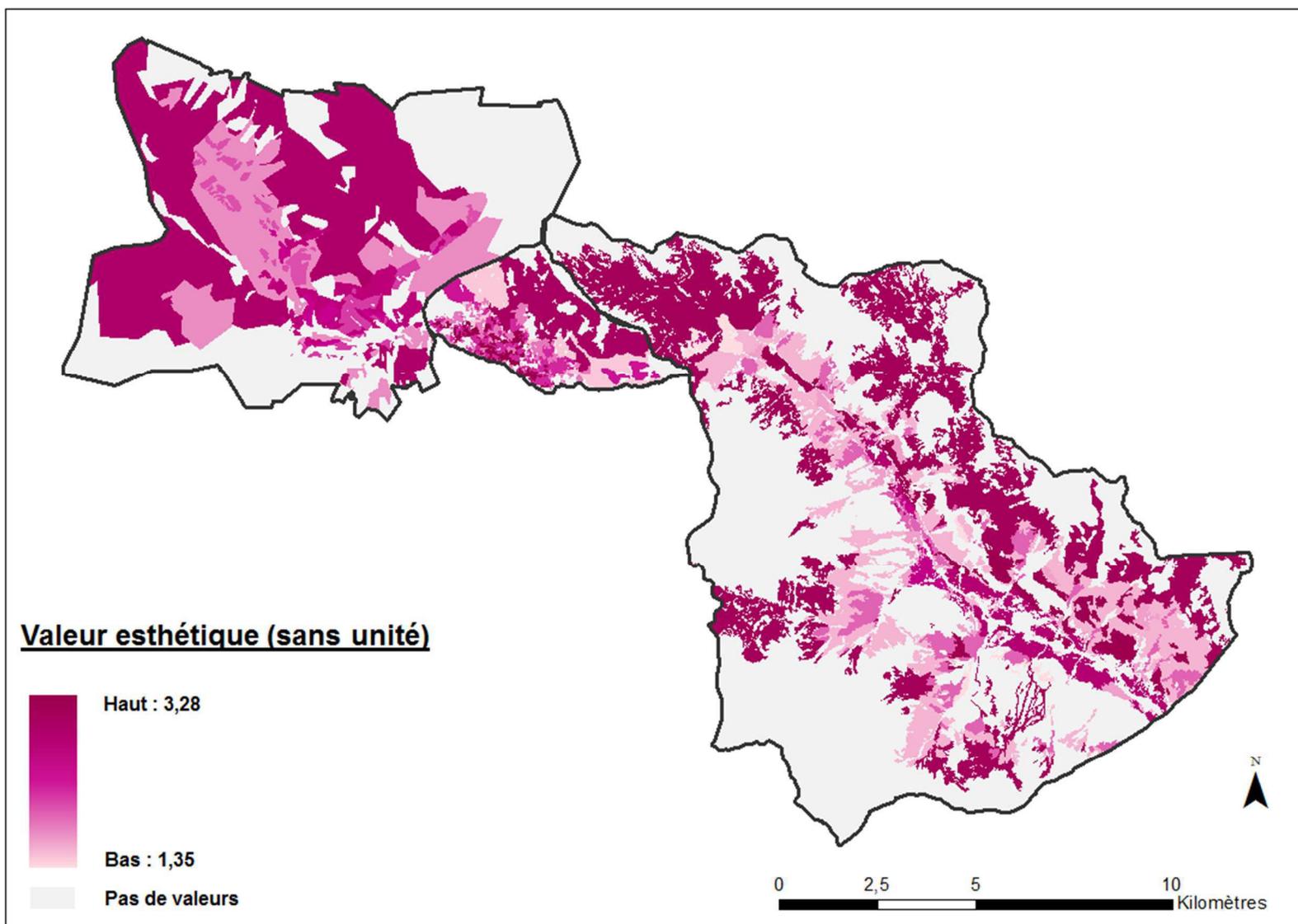


Figure A3.13 – Cartes de la teneur en protéines brutes (service de qualité du fourrage) et de minéralisation de l'azote (service de fertilité des sols) de l'adret de Villar d'Arène

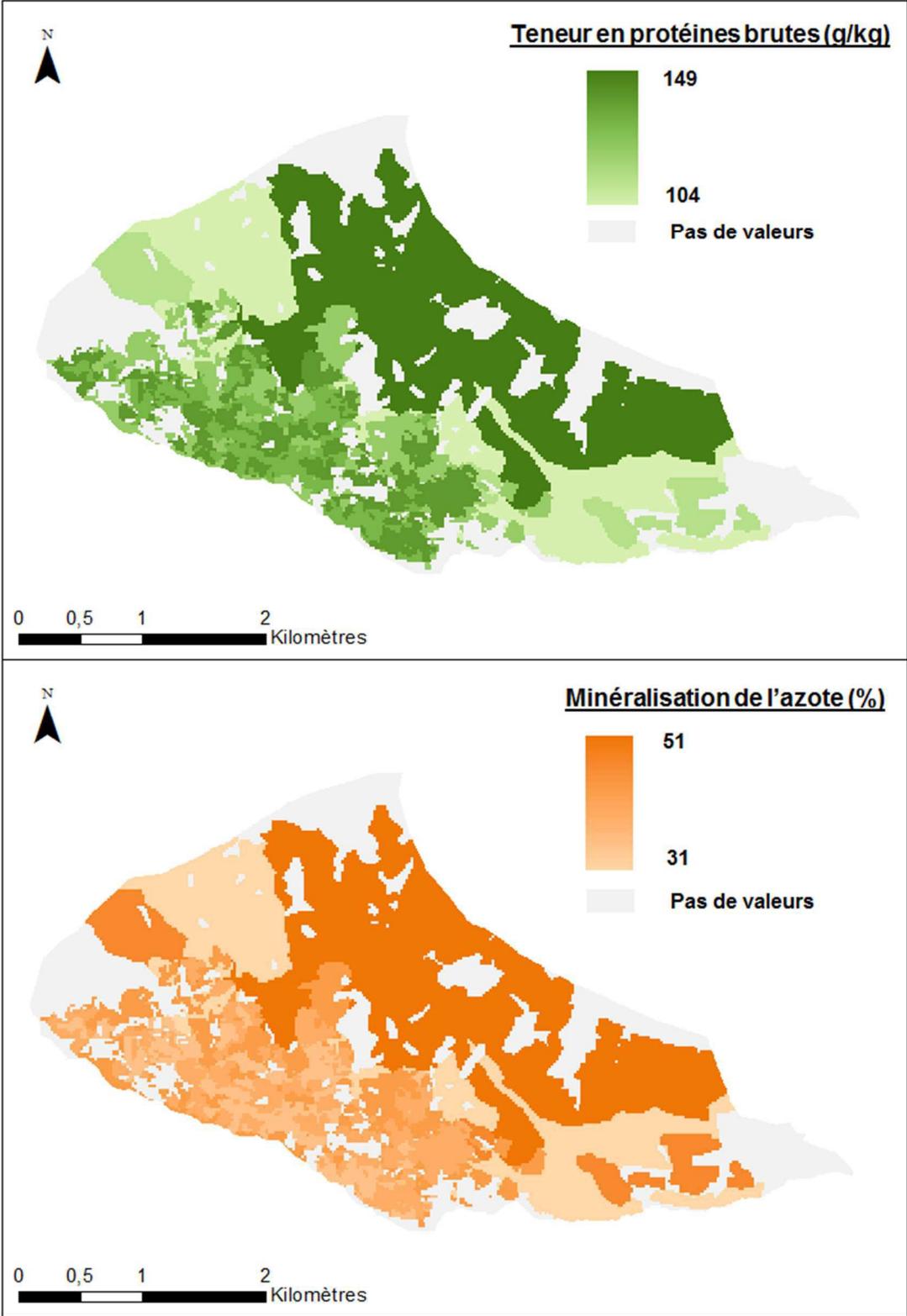
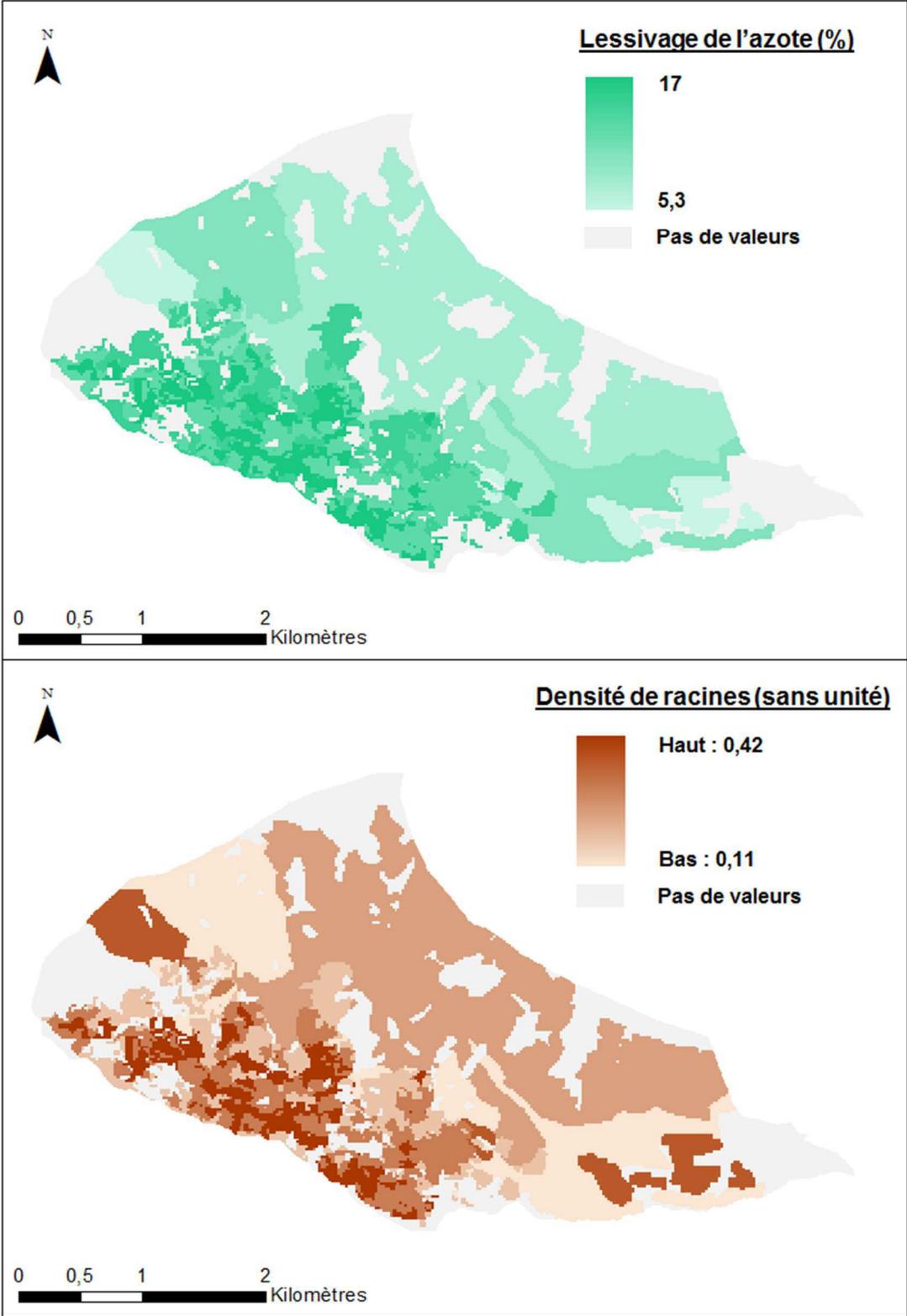
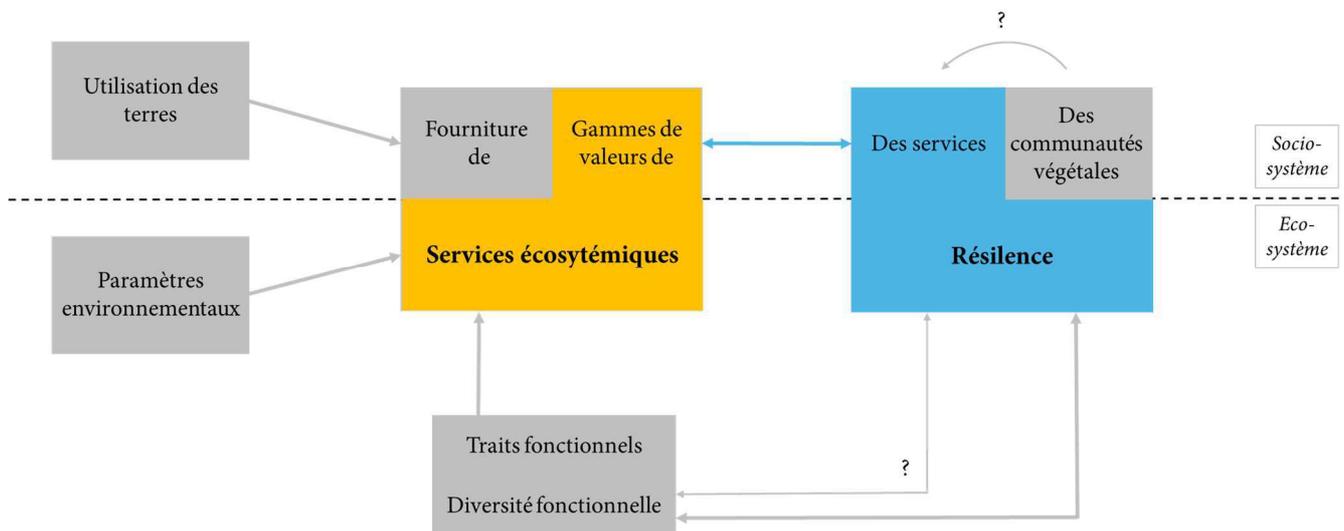


Figure A3.14 – Cartes du lessivage de l'azote (service de qualité des eaux) et de la densité racinaire (service de stabilité des sols) de l'adret de Villar d'Arène



CHAPITRE 4 :

METHODOLOGIE ET RESULTATS DE L'APPROCHE DESCRIPTIVE DE LA RESILIENCE : LES GAMMES OPERATIONNELLES



Ce chapitre a pour but d'étudier la résilience des services écosystémiques fournis par les prairies subalpines des trois sites d'études face aux changements globaux. Il met en pratique l'approche conceptuelle et descriptive présentée dans le chapitre 2, que nous avons testée pour quatre services modélisés pour le site de Villar d'Arène : deux services concernant l'approvisionnement en fourrage (quantité et qualité), ainsi que deux services de régulation par les sols (fertilité et séquestration du carbone). Les résultats de ce test font l'objet d'un article méthodologique¹ qui est présenté en annexe. Ces tests ont permis de valider l'approche, c'est pourquoi nous l'appliquons ensuite à deux services, l'un sur le fourrage (quantité), l'autre sur les sols (séquestration du carbone) pour les deux autres sites d'étude, dont l'étude et la comparaison entre les trois sites sont présentées dans ce chapitre. Les sous-questions soulevées dans ce chapitre sont :

- L'approche des gammes opérationnelles est-elle valide pour les services et sites étudiés ?
- Existe-t-il des différences en termes des différentes composantes de la résilience (à savoir résistance, résilience, capacités de transition et de transformation) de chacun des services entre les trajectoires d'un même site ou entre les sites eux-mêmes ?
- Existe-t-il des compromis ou des synergies entre les différentes composantes de la résilience ?
- Est-ce que tous les services ont le même profil de résilience ?

Ce chapitre commence par une première sous-partie présentant les méthodes de construction des différentes gammes opérationnelles définies en chapitre 2 et les différentes analyses effectuées sur les gammes obtenues ainsi que leur signification en termes de validation de l'approche ou de résilience. Un deuxième paragraphe présente les résultats obtenus pour le service de biomasse verte et de séquestration du carbone pour les trois sites, alors que l'article en annexe présente la première analyse réalisée sur les quatre services évalués à Villar d'Arène (biomasse verte, qualité du fourrage, fertilité des sols, séquestration du carbone par les sols).

4.1 – Méthodes

4.1.1 – Construction des quatre gammes opérationnelles

Normal Operating Range (NOR) : le NOR correspond aux valeurs de services calculées à partir des **mesures de terrain** (étudiées dans le chapitre 3, moins les outliers quand il y en a).

Community Potential Operating Range (Com-POR) : les valeurs de services représentant le Com-POR sont obtenues à partir de la simulation des paramètres du modèle pour 20000 parcelles simulées (ce nombre de simulations permet la stabilisation de la valeur simulée de service) pour chaque communauté (c'est-à-dire trajectoire). Pour évaluer les CWM des 20000 parcelles, c'est l'abondance des espèces qui est simulée, alors que la valeur de leurs traits reste inchangée, car nous faisons l'hypothèse que c'est au niveau de l'assemblage des communautés que s'opère l'adaptation des communautés à un changement extérieur dans l'échelle de temps qui nous intéresse. Les règles d'assemblage que nous avons appliquées sont simples mais basées sur des observations de terrain afin de générer des distributions d'abondance réalistes. Notamment, les espèces dominantes sur le terrain ont plus de chance de l'être dans les simulations que ne l'ont les autres espèces. Pour l'implémenter, nous avons assigné chaque espèce présente dans une trajectoire, selon la valeur médiane de son abondance sur l'ensemble des parcelles échantillonnées pour cette trajectoire, à l'un des groupes suivants : dominant, sous-dominant et subordonné (Grime, 1998 ; Jaillard et al., 2014). Les espèces subordonnées ont une valeur médiane d'abondance égale à 0 ; les espèces dominantes et sous-dominantes ont une valeur médiane d'abondance différente de 0, si toutes les médianes sont similaires, l'ensemble des espèces sont considérées comme dominantes, sinon, les espèces avec les plus grandes médianes sont considérées comme dominantes et les autres comme sous-dominantes. Les simulations sont réalisées avec le logiciel @RISK 6 (Palisade), grâce auquel il est possible de choisir la loi qui est utilisée pour tirer aléatoirement les valeurs d'abondance (loi log normale, pour correspondre aux distributions d'abondance observées sur le terrain) ainsi que ses paramètres (de localisation et d'échelle) qui dépendent du groupe dans lequel a été

assignée l'espèce. **Pour les espèces dominantes et sous-dominantes, les paramètres de localisation et d'échelle sont déterminés par respectivement leur valeur médiane et leur valeur maximale d'abondance. Pour les espèces subordonnées, les paramètres sont fixés à 1 pour la localisation et à 10 pour l'échelle**, afin de représenter de manière cohérente les espèces mineures dans les communautés simulées. Toutes les espèces sont toujours présentes, c'est-à-dire qu'il n'y a pas de possibilité pour l'une d'entre elle d'avoir une abondance égale à 0 (mais elles peuvent avoir de très faibles valeurs d'abondance), ainsi, il n'y a pas de disparition d'espèces ; de même aucune espèce ne peut migrer dans le système (simulation basée sur les espèces présentes dans chaque trajectoire). Ces valeurs d'abondance sont ensuite utilisées pour calculer une valeur de CWM pour chaque trait du modèle et chacune des 20000 itérations. En ce qui concerne les caractéristiques des sols, elles sont simulées pour chaque itération en suivant une distribution uniforme dont les bornes sont définies par **les valeurs minimum et maximum mesurées sur le terrain dans chaque trajectoire**.

Meta-Community Potential Operating Range (Meta-Com-POR) : les valeurs de services représentant le Meta-Com-POR sont obtenues à partir de la simulation des paramètres du modèle pour 20000 parcelles simulées pour chaque méta-communauté (c'est-à-dire regroupement de trajectoires connectées dans le modèle d'états et transitions). Le même protocole que pour le Com-POR est suivi, aux différences près suivantes : ce sont les abondances des espèces présentes sur **l'ensemble des parcelles des trajectoires regroupées en une méta-communauté** qui sont simulées en suivant une loi log normale dont les paramètres de localisation et d'échelle sont définis par **les valeurs médianes et maximales estimées sur toutes les parcelles** pour les espèces dominantes et sous-dominantes (selon la valeur médiane d'abondance observée sur le terrain, même protocole que pour le Com-POR) et **fixés à 1 et 10 pour les espèces subordonnées ; les valeurs minimales et maximales des caractéristiques du sol** fixant les bornes des lois uniformes utilisées pour simuler ces caractéristiques sont estimées **à partir des valeurs de terrains mesurées sur l'ensemble des parcelles des trajectoires regroupées en une méta-communauté**.

Landscape-POR : les valeurs de services représentant le Landscape-POR sont obtenues à partir de la simulation des paramètres du modèle pour 20000 parcelles simulées pour l'ensemble des trajectoires. Les règles d'assemblage présentées pour les Com-POR et Meta-Com-POR ne sont pas utilisées ici car le Landscape-POR ne représente qu'une référence du pool fonctionnel et des conditions abiotiques à l'échelle du paysage. **Les abondances de toutes les espèces sont estimées grâce à une loi log normale dont les paramètres de localisation et d'échelle sont fixés à 1 et 100**, de manière à ce que l'ensemble des espèces ait la possibilité d'avoir une forte valeur d'abondance et donc de couvrir l'éventail complet des valeurs potentielles de CWM et donc de services. Les caractéristiques des sols sont simulées de la même manière que pour les Com-POR et Meta-Com-POR, mais à l'échelle du paysage, c'est-à-dire que **les valeurs minimales et maximales** fixant les bornes des lois uniformes utilisées pour simuler ces caractéristiques sont estimées **à partir des valeurs de terrains mesurées sur l'ensemble des parcelles**.

4.1.2 – Critères d'analyses

Après avoir imposé ces règles, les simulations sont lancées et permettent d'obtenir 20000 valeurs de services écosystémiques pour chaque échelle d'évaluation. Nous avons décidé de trois critères pour analyser ces valeurs de services (observées et simulées), détaillés ci-dessous.

Le premier consiste en un **test sur la position des médianes** afin de savoir si les communautés simulées capturent bien les variations des communautés observées. Nous avons utilisé le test non-paramétrique de Mann-Whitney-Wilcoxon pour déterminer s'il y a une différence significative entre les distributions de chaque paire NOR/Com-POR.

Le deuxième critère a pour but de vérifier que les gammes opérationnelles d'un rang n s'emboîtent dans la gamme correspondante suivante de rang $n+1$, c'est-à-dire que l'OR(n) est plus petit que l'OR($n+1$), afin de vérifier que les règles d'assemblage sont adéquates pour

représenter l'extension des gammes de compositions fonctionnelles des communautés selon les différentes échelles d'estimation. Pour cela, nous avons comparé les limites des gammes opérationnelles de manière à vérifier que le minimum de l'OR(n) est plus grand que le minimum de l'OR(n+1) et à l'inverse que le maximum de l'OR(n) est plus petit que le maximum de l'OR(n+1). Nous avons de plus estimé qu'une marge de 5% de variation basée sur les valeurs minimum et maximum de ces gammes pouvait être appliquée à ce critère, au vu des variations potentielles entre les simulations des communautés ; ainsi, même si les conditions ne sont pas vérifiées, tant que la différence entre les minima et/ou les maxima n'excède pas ces 5%, nous considérons l'emboîtement comme vérifié. La marge est calculée suivant la formule suivante :

$$\frac{|\min(\text{OR}(n+1)) - \min(\text{OR}(n))|}{\max(\max(\text{OR}(n)); \max(\text{OR}(n+1))) - \min(\min(\text{OR}(n)); \min(\text{OR}(n+1)))} * 100$$

$$\frac{|\max(\text{OR}(n+1)) - \max(\text{OR}(n))|}{\max(\max(\text{OR}(n)); \max(\text{OR}(n+1))) - \min(\min(\text{OR}(n)); \min(\text{OR}(n+1)))} * 100$$

Le dernier critère n'a plus pour but de valider la méthode, mais permet une estimation de trois des composantes de la résilience (présentation à la fin du paragraphe 4.1 – Méthode). Ce critère correspond au pourcentage de recouvrement entre une gamme au rang n et la gamme correspondante au rang (n+1), mais n'est estimé que dans les cas où le critère précédent d'emboîtement est vérifié. La formule est la suivante :

$$\frac{\max(\text{OR}(n)) - \min(\text{OR}(n))}{\max(\text{OR}(n+1)) - \min(\text{OR}(n+1))} * 100$$

En plus de ces trois critères, il est nécessaire de préciser que ce que nous appelons l'« étendue » d'une gamme correspond à la différence entre sa borne maximale et sa borne minimale.

Toutes ces analyses ont été réalisées avec le logiciel Excel, hormis le test de Mann-Whitney-Wilcoxon réalisé sous R.

4.1.3 – Estimation des quatre composantes de la résilience

Les quatre composantes de la résilience sont estimées grâce aux étendues ou pourcentages de recouvrement des gammes opérationnelles, selon les propriétés suivantes :

- l'étendue du NOR témoigne de la résistance du service pour la trajectoire concernée : plus la gamme est large, plus le service est résistant
- le pourcentage de recouvrement entre les NOR et les Com-POR correspondant donne une information sur la résilience : plus le pourcentage est faible, plus le service est résilient dans cette trajectoire
- le pourcentage de recouvrement entre les Com-POR et les Meta-Com-POR correspondant informe sur le potentiel de transition : plus le pourcentage est faible, plus le potentiel de transition est fort entre les trajectoires de cette méta-communauté
- le pourcentage de recouvrement entre les Meta-Com-POR et le Landscape-POR éclaire sur le potentiel de transformation : plus le pourcentage est faible, plus le potentiel de transformation est fort.

4.2 – Résultats pour la production de fourrage et la régulation du climat sur les trois sites

Nos analyses (article en annexe) démontrent la fonctionnalité de l'approche des gammes opérationnelles. Après y avoir étudié la résilience de quatre services à Villar d'Arène, l'étape suivante a consisté en l'étude de deux de ces services sur les sites de La Grave et Le Monêtier-les-Bains, afin de savoir ce qu'il en est de leur résilience sur d'autres sites.

Les résultats sont présentés dans les graphiques ci-dessous pour chaque service, dont les boîtes à moustaches décrivent les distributions des valeurs de service pour chaque échelle d'évaluation, c'est-à-dire qu'elles représentent les gammes opérationnelles du service. Les résultats des tests statistiques de comparaison des distributions entre trajectoires d'un même site sont présentés directement sur le graphique :

- lorsque le test de Mann-Whitney-Wilcoxon (test non paramétrique, les données ne suivant pas une loi normale) indique qu'il y a une différence significative entre les moyennes du NOR et du Com-POR associé, une petite étoile « * » est symbolisée au-dessus du couple d'OR, dans la partie supérieure du graphique ;
- lorsque le test d'emboîtement est faux, c'est-à-dire lorsque les limites d'un OR(n) dépassent les limites inférieure et/ou supérieure de l'OR(n+1) associé, le nom de l'OR(n) pourvu du symbole « > » est indiqué au-dessus de l'OR(n+1), dans la partie supérieure du graphique.

Il est indispensable de préciser ici, qu'en raison de l'étude d'une seule parcelle pour la trajectoire T4 à La Grave (distribution spatiale de la trajectoire très restreinte – voir Figure 3.3 dans le chapitre 3 pour la carte – doublé d'un problème d'échantillonnage sur le terrain), les résultats de cette communauté ne sont pas pris en compte à cette échelle et ne rentrent en considération qu'à l'échelle de la méta-communauté (T-4-5) et du paysage.

4.2.1 – Adéquation de l'approche

Les résultats des tests de Mann-Whitney-Wilcoxon et d'emboîtement montrent que notre approche est efficace et qu'elle répond bien à nos attentes : la plupart des NOR ont une moyenne semblable à celle du Com-POR associé (74% – en comptabilisant les quatre services et les trois sites), donc les communautés simulées capturent bien les variations des communautés observées, et la majorité des emboîtements sont vérifiés (81% – en

comptabilisant les quatre services et les trois sites), les règles d'assemblage sont donc adéquates pour représenter l'extension des gammes de compositions fonctionnelles des communautés selon les différentes échelles d'estimation (voir Tableau 4.1 pour connaître l'ensemble des pourcentages des deux services présentés dans ce chapitre).

Tableau 4.1 : Tableau récapitulatif des pourcentages de réussite aux tests de Mann-Whitney-Wilcoxon (MWW) et d'emboîtement (Emboît^t) par site et/ou par service

	Villar d'Arène		La Grave		Le Monétier-les-Bains		Total	
	MWW	Emboît ^t	MWW	Emboît ^t	MWW	Emboît ^t	MWW	Emboît ^t
Biomasse verte	100%	93%	100%	93%	67%	100%	85%	96%
Séquestration du carbone	67%	64%	80%	100%	67%	100%	70%	90%
Total	83%	79%	90%	96%	67%	100%	78%	93%

Pour expliquer les neuf tests de Mann-Whitney-Wilcoxon qui indiquent une différence significative entre les distributions des NOR et des Com-POR associés, il est nécessaire d'examiner la distribution des paramètres du modèle du service concerné pour l'ensemble des parcelles de la trajectoire concernée. L'une des explications est basée sur les valeurs de traits fonctionnels ; des espèces abondantes dans certaines parcelles comprises dans le NOR présentent des valeurs de traits « extrêmes ». C'est le cas par exemple de *Festuca paniculata*, espèce dominante en trajectoire T5 à Villar d'Arène (jusqu'à plus de 60% pour certaines parcelles) et caractérisée par une forte hauteur végétative, une forte LMDC et une faible LPC. La LMDC est un des paramètres du modèle de séquestration du carbone à Villar d'Arène, service pour lequel la trajectoire T5 présente une valeur-p du test de Mann-Whitney-Wilcoxon significative (Villar d'Arène, séquestration du carbone : valeur-p = 0,000009 ; ce trait intervient aussi dans les modèles de fertilité du sol et de qualité du fourrage, services pour lesquels le test montre aussi des différences significatives entre le NOR-T5 et Com-POR-T5,

fertilité du sol : valeur-p = 0,000005 ; qualité du fourrage : valeur-p = 0,02 ; voir chapitre 3 pour les modèles et annexe du chapitre 4 pour les services de fertilité du sol et de qualité du fourrage). *F. paniculata* a donc une forte influence sur les valeurs de séquestration de carbone des communautés observées. En ce qui concerne les communautés simulées, la moyenne de ce service est plus forte que celle observée sur le terrain : ceci indiquerait une valeur de LDMC plus forte pour les communautés simulées (voir modèle du service dans le chapitre 3). L'analyse des valeurs d'abondance simulées de cette espèce révèle qu'elle est présente en plus faible abondance que la moyenne observée sur le terrain dans seulement 15% des cas, alors qu'elle dépasse la valeur d'abondance maximale observée sur le terrain dans un peu plus de 50% des simulations. L'influence de *F. paniculata* est donc finalement encore plus forte dans les communautés simulées que dans les communautés observées : il est probable que ce soit la combinaison de sa très forte dominance, renforcée par les simulations car elle est la seule espèce dominante de cette trajectoire avec de très hautes valeurs pour les paramètres de simulations (ce qui augmente la probabilité que *F. paniculata* soit ultra-dominante), et de sa valeur de LDMC exceptionnelle qui est à l'origine du décalage entre les NOR-T5 et Com-POR-T5 des trois services dont la LDMC est un paramètre. Un autre exemple d'espèces abondantes dans une trajectoire présentant des valeurs de traits « extrêmes » est celui de *Festuca laevigata*, *Bromus erectus* et *Sesleria caerulea* : ces espèces sont les espèces dominantes en trajectoires T2 et T3 à Villar d'Arène et sont caractérisées par des valeurs élevées de LDMC (stratégie très conservatrice). La présence de manière abondante de ces espèces dans la quasi-totalité des parcelles de ces deux trajectoires (sauf *Sesleria caerulea* en T3) peut expliquer les valeurs-p significatives de séquestration du carbone par les sols en T3 (valeur-p = 0,0008) (et de fertilité du sol en T2 : valeur-p = 0,04 ; et T3 : valeur-p = 0,0003, voir annexe), sur le même principe que celui de *Festuca paniculata* en trajectoire T5 expliquée précédemment. La différence de médiane entre le NOR-T3 et le Com-POR-T3 (et NOR-T2 et le Com-POR-T2) est moins marqué que celle de la trajectoire T5, car il y a deux espèces dominantes, et les paramètres de simulations sont tels que la probabilité que ces espèces soient fortement dominantes est haute, mais la probabilité que l'une d'entre elle soit ultra-dominante est plus faible.

Les explications proposées ci-dessus sont avancées dans le cas où les espèces sont abondantes à l'échelle de la trajectoire, c'est-à-dire dans (presque) toutes les parcelles échantillonnées. Une seconde hypothèse illustrée ci-après concerne une parcelle (ou deux) définie par une espèce abondante (dans cette parcelle uniquement) avec des valeurs de traits « extrêmes » ou par une caractéristique du sol « extrême ». Lors des simulations, la probabilité que cette valeur « extrême » soit associée à une abondance forte, ou simplement tirée dans le cas des caractéristiques des sols, est faible, c'est-à-dire que son influence sur la moyenne de l'ensemble des simulations sera faible ; alors qu'au contraire, le nombre de parcelles échantillonnées étant faible, l'influence d'une parcelle aux valeurs « extrêmes » est importante. Cette hypothèse peut être illustrée par les cas suivants, l'un concernant les traits fonctionnels, les autres les caractéristiques des sols. A La Grave, il y a une différence significative entre le NOR et le Com-POR de la trajectoire T3 pour le service de séquestration du carbone par les sols (valeur- $p = 0,003$). qui peut s'expliquer par la forte abondance dans une parcelle de *Chaerophyllum aureum*, espèce avec une très forte valeur de LPC (paramètre pour le modèle de séquestration du carbone à La Grave) la plus élevée du site : cette parcelle est située près d'habitations, il est donc probable que l'excédent de fumier y soit déversé, d'où cette particularité de composition végétale). La suite des cas concerne les caractéristiques des sols :

- pour le service de séquestration du carbone par les sols en trajectoire T1 au Monétier-les-Bains (valeurs- $p = 0,03$), le décalage peut s'expliquer par une parcelle avec une très forte valeur de phosphore dans les sols (la plus forte à l'échelle du site, le phosphore du sol est un des paramètres du modèle de séquestration du carbone au Monétier-les-Bains) ;
- pour le service de séquestration du carbone par les sols en trajectoire T15 au Monétier-les-Bains (valeur- $p = 0,02$) le décalage s'explique très certainement par le fait qu'une des parcelles échantillonnées présente de très faibles valeurs pour deux des quatre caractéristiques du sol utilisées dans le modèle (pourcentages d'azote et d'argiles du sol ; ainsi qu'un faible pourcentage de phosphore) ;

- pour le service de qualité du fourrage en trajectoire T7 à Villar d'Arène (valeur-p = 0,004) le décalage peut s'expliquer par le fait qu'une des parcelles présente la plus haute valeur de WHC).

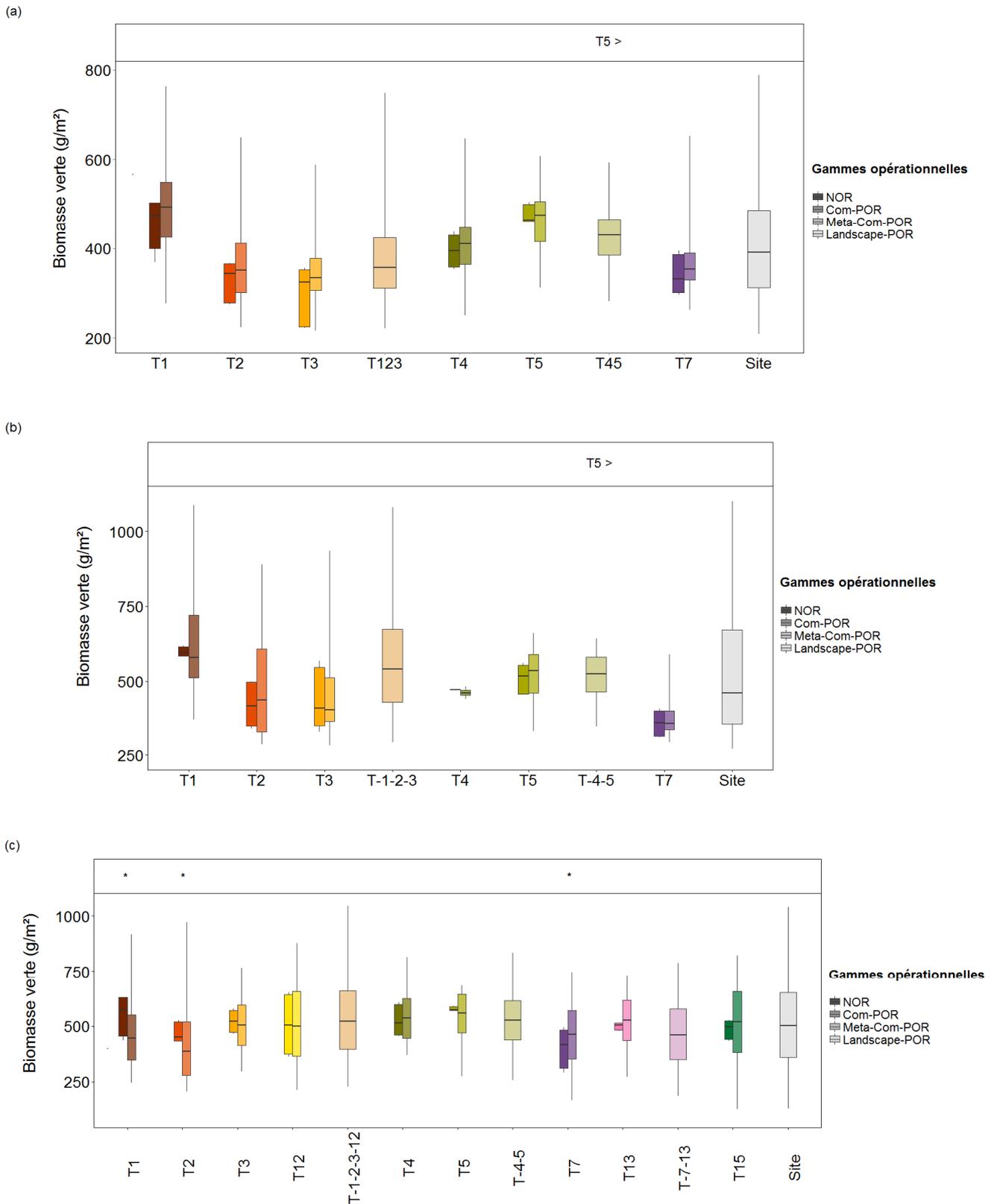
Il reste quatre cas pour lesquelles aucune explication plausible ne permet d'expliquer les valeurs-p significatives : quantité de fourrage en trajectoires T1, T2 et T7 au Monétier-les-Bains, et séquestration du carbone en trajectoire T2, toujours au Monétier-les-Bains.

4.2.1 – Quantité de fourrage

Comme expliqué dans le paragraphe « Méthodes », ce sont la largeur du NOR et les pourcentages de recouvrement entre les différentes paires de gammes opérationnelles qui permettent d'estimer les différentes composantes de la résilience dans le but de les comparer entre sites et services. Ces valeurs sont récapitulées dans le Tableau 4.2 pour la biomasse verte évaluée sur les trois sites d'étude.

Potentiel de résistance : la largeur du NOR s'échelonne entre environ 43 et 134 g/m² à Villar d'Arène (moyenne = 97,8 g/m²), 35 et 243 g/m² à La Grave (moyenne = 128,7 g/m²) et 18 et 287 g/m² au Monétier-les-Bains (moyenne = 132,1 g/m²). Le potentiel de résistance moyen de Villar d'Arène est plus faible que ceux du Monétier-les-Bains et La Grave, qui sont sensiblement les mêmes. A Villar d'Arène, c'est la trajectoire T5 (anciennes prairies fauchées converties en pâtures) qui a la plus faible résistance, alors que les trajectoires T1 et T3 (anciennes terrasses) ont toutes deux un potentiel de résistance équivalent, les plus forts du site. Les résultats obtenus permettent aussi de déterminer les trajectoires les moins et les plus résistantes pour les deux autres sites, et même de définir un classement des trajectoires, dont certaines sont regroupées car ont des largeurs de NOR équivalentes.

Figure 4.2– Graphique boîtes à moustaches représentant les valeurs de biomasse verte à (a) Villar d’Arène, (b) La Grave et (c) Le Monétier-les-Bains, selon les différentes échelles d’évaluation : chaque boîte à moustaches représente une gamme opérationnelle ; les résultats des tests de MWW et d’emboîtement sont indiqués en cas de significativité dans la partie supérieure du graphique ; les quantiles délimitant les différentes parties des boîtes sont les quantiles 0%, 5%, 50%, 95% et 100%



A La Grave, la trajectoire la moins résistante est la trajectoire T1 (prairies de fauche fertilisées), viennent ensuite les trajectoires T5 et T7 (pâturages), puis la trajectoire T2 (anciennes terrasses, fauchées mais non fertilisées) et enfin la trajectoire T3 (anciennes terrasses, pâturées) a le plus fort potentiel de résistance. Au Monétier-les-Bains, deux trajectoires peuvent être regroupées comme trajectoires les moins résistantes, à savoir les trajectoires T5 et T13 (anciennes prairies fauchées aujourd'hui pâturées et alpages embroussaillés). Suivent les trajectoires T2, T3 (anciennes terrasses, fauchées et pâturées) et T15 (pré-bois), puis la trajectoire T4 (prairies de fauches), puis les trajectoires T1 (prairies de fauches fertilisées) et T7 (alpages), et enfin la trajectoire T12 (anciennes zones de labours, pâturées et embroussaillées). Ces classements sont à considérer site par site, car lorsque les valeurs sont comparées entre les sites, il est remarquable que les mêmes trajectoires ont des comportements majoritairement différents entre les sites. Le Monétier-les-Bains comprend des trajectoires aux comportements très différents, dont la moins et la plus résistante à l'échelle des trois sites (plus faible – 18,3 g/m² – et plus forte – 287,9 g/m² – largeurs de NOR des trois sites). C'est le cas aussi à La Grave de manière un peu moins prononcée (la variance des valeurs de largeurs de NOR de La Grave ne représente que 74% de la variance du Monétier-les-Bains), où seules deux trajectoires ont un potentiel de résistance équivalent. Au contraire à Villar d'Arène, les trajectoires évoluent dans un intervalle plus restreint (la variance des valeurs de largeurs de NOR de Villar d'Arène ne représente que 15% de la variance du Monétier-les-Bains).

Potentiel de résilience : les pourcentages de recouvrement entre les NOR et Com-POR correspondant s'échelonnent entre environ 15 et 36% à Villar d'Arène (moyenne = 24,4%), 5 et 37% à La Grave (moyenne = 26,7%) et 5 et 43% au Monétier-les-Bains (moyenne = 22,6%). Globalement, les potentiels de résilience de la biomasse verte sont donc plutôt forts (et équivalents entre sites), bien que pouvant atteindre de plus hauts niveaux à La Grave et Le Monétier-les-Bains qu'à Villar d'Arène pour certaines trajectoires (T1 à La Grave – 4,9% – et T12 et T13 au Monétier-les-Bains – respectivement, 4,5% et 7,5%). Il est difficile de trancher de manière stricte à Villar d'Arène et Le Monétier-les-Bains, car les pourcentages sont assez

proches les uns des autres. Il est possible de déterminer la trajectoire la plus résiliente et la moins résiliente, car leur pourcentage sont suffisamment différents : à Villar d'Arène, la trajectoire la plus résiliente est T5 (14,7%, pâturage sur anciennes prairies de fauche) et la moins résiliente est T3 (35,8%, pâturage sur anciennes terrasses) ; au Monétier-les-Bains, il s'agit respectivement de T5 (4,5%) et T12 (43,4%, pâturage sur anciennes terrasses embroussaillées). Il n'est cependant pas possible de comparer statistiquement deux à deux les valeurs afin de les classer, ou de les diviser en groupes. En revanche à La Grave, il est clair qu'une trajectoire se détache des autres : la trajectoire T1 (prairies de fauche fertilisées) a un potentiel de résilience bien plus fort que l'ensemble des autres trajectoires.

Potentiel de transition : les pourcentages de recouvrement entre les Com-POR et Meta-Com-POR correspondant s'échelonnent entre environ 70 et 91% à Villar d'Arène (moyenne = 82,7%), 14 et 90% à La Grave (moyenne = 65,3%) et 57 et 93% au Monétier-les-Bains (moyenne = 78,4%). A La Grave, une trajectoire présente un très faible pourcentage par rapport aux autres qui dépassent tous 57% (T4, 14,2%). Cette valeur tire les moyennes du site vers le bas, sans elle, le potentiel de transition moyen de La Grave est de 82,4% ; il serait donc possible de dire que les potentiels de transitions moyens sont les mêmes pour les trois sites. L'hypothèse la plus probable pour expliquer ce faible pourcentage est le fait qu'une seule parcelle ait été échantillonnée pour la trajectoire T4, avec un nombre faible d'espèce composant la communauté de cette parcelle (4 espèces). En effet, même un très grand nombre de simulations ne peut aboutir à une grande gamme de valeurs de services avec seulement quatre espèces comme paramètres de simulation. Le Com-POR-T4 occupe donc une petite portion du Meta-Com-POR-T-4-5 qui est renforcé des espèces apportées par la trajectoire T5 amenant l'essentiel de la diversité fonctionnelle de cette méta-communauté (trois des quatre espèces de la trajectoire T4 sont aussi présentes en T5). Le fait que la trajectoire T4 ne soit représentée que par une seule parcelle est la raison pour laquelle nous avons exclu cette trajectoire de l'analyse du potentiel de résistance et de résilience. Le résultat de la méta-communauté dont elle fait partie devrait être analysé prudemment. Une autre valeur sort un peu du lot, sans qu'une hypothèse l'expliquant puisse être avancée ; il s'agit de la trajectoire T3

au Monétier-les-Bains : bien qu'étant assez élevée, elle n'est pas dans la même gamme de valeur que l'ensemble des autres. Les pourcentages élevés entre les Com-POR et Meta-Com-POR correspondant suggère que chaque communauté (= trajectoire) apporte un peu de diversité fonctionnelle mais que les communautés sont majoritairement redondantes entre elles au sein d'une méta-communauté.

Potentiel de transformation : les pourcentages de recouvrement entre les Meta-Com-POR et les Landscape-POR s'échelonnent entre environ 67 et 91% à Villar d'Arène (moyenne = 70,8%), 36 et 95% à La Grave (moyenne = 55,5%) et 64 et 90% au Monétier-les-Bains (moyenne = 73,7%). Les potentiels de transformation sont très similaires entre Villar d'Arène et Le Monétier-les-Bains. Même si les potentiels de transformation adoptent le même comportement à La Grave, la valeur moyenne est plus faible car les pourcentages de recouvrement de la méta-communauté T4-T5 et la communauté T7 sont plus faibles pour ce site que pour les deux autres. La même hypothèse que celle avancée pour expliquer le potentiel de transition (à propos de la diversité fonctionnelle) correspond aussi aux résultats concernant les pourcentages de recouvrement entre les Meta-Com-POR et les Landscape-POR : en effet, c'est la combinaison des trois méta-communautés qui définit le Landscape-POR grâce à la complémentarité entre elles ; la différence entre les trois (ou quatre) méta-communautés étant la quantité de diversité qu'elles apportent à l'échelle du paysage (plus forte pour la méta-communauté T1-T2-T3 que pour la méta-communauté T4-T5 et la communauté T7 / la méta-communauté T7-T13 dans les trois sites – la communauté T15 au Monétier-les-Bains se situe à mi-chemin). La conséquence est un potentiel de transformation plus fort pour la méta-communauté T4-T5 et la communauté T7 / la méta-communauté T7-T13 que pour la méta-communauté T1-T2-T3.

Tableau 4.3 – Valeurs des largeurs des NOR et des pourcentages de recouvrement entre les différentes paires de gammes opérationnelles pour le service de biomasse verte dans les trois sites d'étude : le fait qu'un pourcentage de recouvrement ne peut être estimé car la paire de gammes opérationnelles ne remplit pas le critère d'emboîtement est indiqué par « - » ; « / » indique que cette valeur n'existe pas

	NOR –			Com-POR –			Meta-Com-POR – Landscape-					
	Largeur du NOR (g/m ²)			Com-POR (%)			Meta-Com-POR (%)			POR (%)		
	Villar	La Grave	Monétier	Villar	La Grave	Monétier	Villar	La Grave	Monétier	Villar	La Grave	Monétier
T1	134,4	35,3	192,5	27,7	4,9	28,6	89,6	89,9	82,3			
T2	92,8	161,5	93,7	21,8	26,8	12,3	80,7	75,7	90,9	91,2	95	89,3
T3	133,5	242,6	110,9	35,8	37,1	23,7	69,9	81,5	57,2			
T12	/	/	287,9	/	/	43,4	/	/	79,5	/	/	
T4	83,9	0	151,8	21,1	0	34,3	-	14,2	76,9	53,7	35,6	63,6
T5	43,5	104,8	18,3	14,7	31,6	4,5	90,6	-	70,9			
T7	98,8	99,4	203,9	25,3	33,3	35,2	/	/	92,9	67,4	36	66
T13	/	/	36,4	/	/	7,9	/	/	76,5	/	/	
T15	/	/	93,1	/	/	13,4	/	/	/	/	/	76,1

4.2.2 – Stockage du Carbone par les sols

Potentiel de résistance : les largeurs du NOR s'échelonnent entre 5,4 et 10% à Villar d'Arène (moyenne = 8,2%), 1,8 et 4,9% à La Grave (moyenne = 3,05%) et 0,6 et 9,8% au Monétier-les-Bains (moyenne = 5,8%). Les moyennes permettent de dire que La Grave est le site avec le potentiel de résistance moyen le plus faible, et Villar d'Arène avec le plus fort. Les valeurs à La Grave sont suffisamment différentes les unes des autres pour pouvoir classer les trajectoires, du plus petit potentiel de résistance au plus grand (correspondant en fait à deux trajectoires aux valeurs identiques) : $T2 < T5 < T7 < T1 = T3$. A Villar d'Arène, les trajectoires se regroupent en trois groupes : du groupe le moins résistant au groupe le plus résistant, T4 (prairies de fauches), puis T5 et T7 (pâturages), puis T1, T2 et T3 (anciennes terrasses), tous ont des valeurs supérieures à 5. Tandis qu'au Monétier-les-Bains, les valeurs s'échelonnent entre la plus faible valeur de résistance des trois sites, à savoir 0,6% pour la trajectoire T4 (prairies de fauche), jusqu'à une valeur parmi les plus fortes, à savoir une moyenne de 9,75% pour les trajectoires T7 (9,8%) et T13 (9,7% – alpages), qui sont les deux trajectoires les plus résistantes au Monétier-les-Bains, en passant par un groupe de trajectoires aux faibles potentiels (T1, T2, T3 et T5) et un groupe aux potentiels plus forts (T12 et T15).

Potentiel de résilience : les pourcentages de recouvrement entre les NOR et Com-POR correspondant s'échelonnent entre environ 31 et 50% à Villar d'Arène (moyenne = 41,6%), 18 et 50% à La Grave (moyenne = 32%) et 2% et 38% au Monétier-les-Bains (moyenne = 21,8%). Globalement, le service de séquestration du carbone par les sols est plus résilient au Monétier-les-Bains qu'à La Grave, site lui-même plus résilient que ne l'est Villar d'Arène. Les trajectoires des communes de La Grave et Le Monétier-les-Bains présentent des valeurs plus diverses que celles de Villar d'Arène, site pour lequel les pourcentages ne sont pas assez différents les uns des autres pour séparer de manière stricte les trajectoires en fonction de leur potentiel de résilience.

Figure 4.4 – Graphique boîtes à moustache représentant les valeurs de matière organique du sol à (a) Villar d’Arène, (b) La Grave et (c) Le Monétier-les-Bains, selon les différentes échelles d’évaluation : chaque boîte à moustache représente une gamme opérationnelle ; les résultats des tests de MWW et d’emboîtement sont indiqués en cas de significativité dans la partie supérieure du graphique ; les quantiles délimitant les différentes parties des boîtes sont les quantiles 0%, 5%, 50%, 95% et 100%

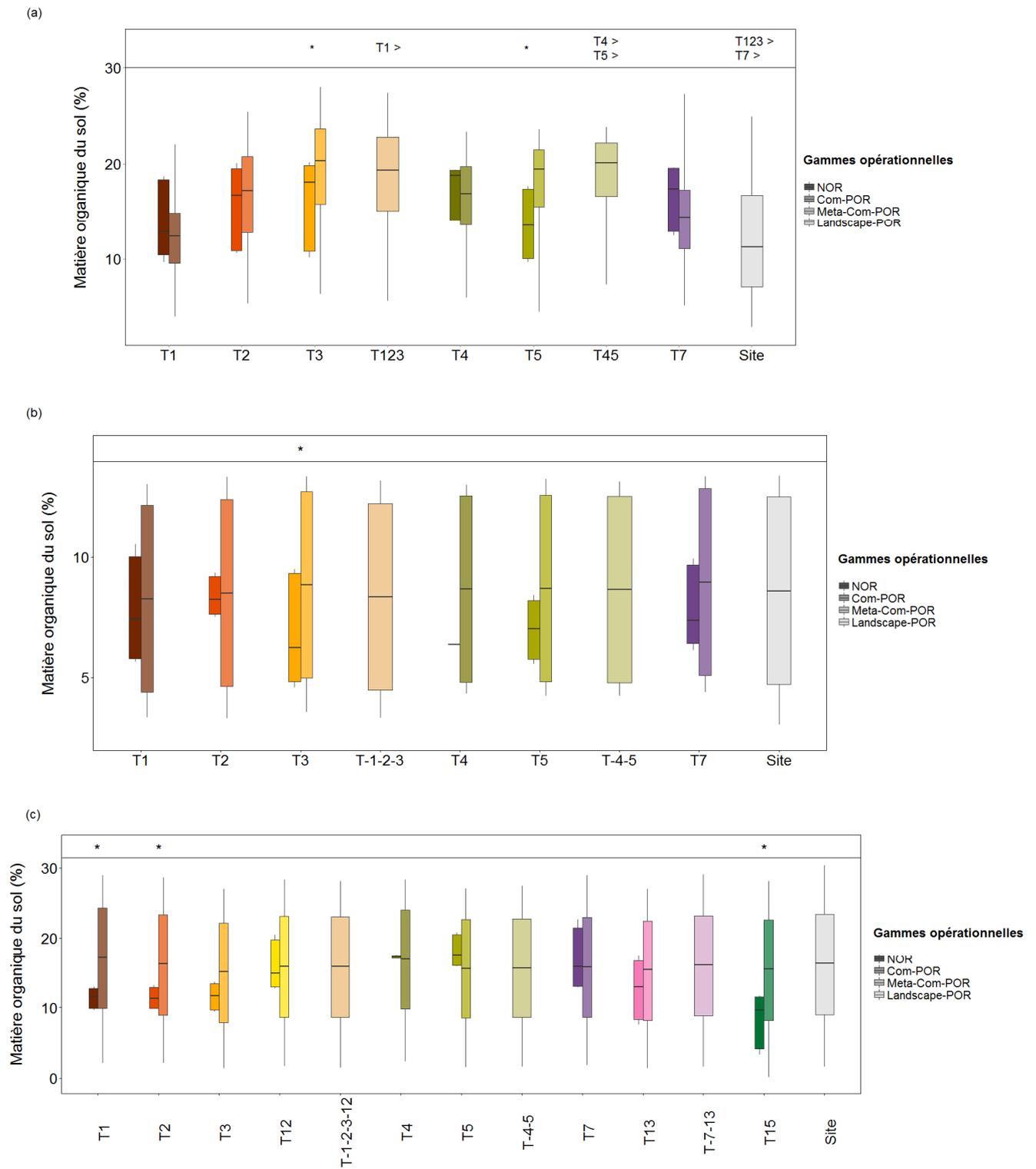


Tableau 4.5 – Valeurs des largeurs des NOR et des pourcentages de recouvrement entre les différentes paires de gammes opérationnelles pour le service de stockage de Carbone par les sols dans les trois sites d'étude : le fait qu'un pourcentage de recouvrement ne peut être estimé car la paire de gammes opérationnelles ne remplit pas le critère d'emboîtement est indiqué par « - » ; « / » indique que cette valeur n'existe pas

	NOR –			Com-POR –			Meta-Com-POR –			Landscape-POR –		
	Largeur du NOR (%)			Com-POR (%)			Meta-Com-POR (%)			Landscape-POR (%)		
	Villar	La Grave	Monétier	Villar	La Grave	Monétier	Villar	La Grave	Monétier	Villar	La Grave	Monétier
T1	9	4,9	3,3	50	50,1	12,1	-	98,1	97,4			
T2	9,5	1,8	3,4	47,1	18,1	12,9	91,3	100	97,5	-	95,5	
T3	10	4,9	4,1	46,4	49,9	16,1	96,6	97,5	95,9			92,2
T12	/	/	7,8	/	/	29,2	/	/	99,2	/	/	
T4	5,4	0	0,6	31,3	0	2,2	-	97,4	97			
T5	8	2,9	5	41,9	31,6	19,6	-	100	98,5	75	85,6	89,8
T7	7,2	3,8	9,8	32,6	42,4	36	/	/	98,6	-	86,2	
T13	/	/	9,7	/	/	38,1	/	/	92,4	/	/	95,5
T15	/	/	8,3	/	/	29,9	/	/	/	/	/	92

Il est cependant possible de définir deux groupes : les trajectoires T4 et T7 sont plus résilientes que les trajectoires T1, T2, T3 et T5. A La Grave et Le Monétier-les-Bains, des groupes de trajectoires se dessinent aussi, sans possibilité de classement strict : les trajectoires T1, T3 et T7 sont les moins résilientes à La Grave, suivie par la trajectoire T5, puis T2, trajectoire la plus résiliente ; au Monétier-les-Bains, les trajectoires les moins résilientes sont les trajectoires T7 et T13, alors que T4 et la plus résiliente, auxquels s'ajoutent deux groupes aux valeurs intermédiaires, T12 et T15, moins résilientes que T1, T2, T3 et T5.

Potentiel de transition : tous les pourcentages de recouvrement entre les Com-POR et Meta-Com-POR correspondant dépassent les 90%. Les potentiels de transitions sont donc très faibles, pour toutes les communautés et dans tous les sites.

Potentiel de transformation : tous les pourcentages de recouvrement entre les Meta-Com-POR et Landscape-POR dépassent les 85% à La Grave et Le Monétier-les-Bains, les valeurs sont donc très homogènes et les potentiels de transformation faibles. Un seul pourcentage, évalué pour la méta-communauté T-4-5 de Villar d'Arène est plus faible (75%). Ceci témoigne que le potentiel de transformation de la méta-communauté T-4-5 à Villar d'Arène est plus fort que celui de toutes les méta-communautés de La Grave et Le Monétier-les-Bains.

4.2.3 – Récapitulatif des résultats et comparaison entre services

Tableau 4.6 – Tableau présentant les classements des trajectoires selon les potentiels des différentes composantes de la résilience, pour chaque site et services étudiés : le sens indiqué à droite du tableau vaut pour l'ensemble des cases du tableau

		P. de résistance	P. de résilience	P. de transition	P. de transformation
Villar d'Arène	Quantité de fourrage	T5	T3	T1, T5	T-1-2-3
		T2, T4, T7	T1, T2, T4, T7	T2	T7
		T1, T3	T5	T3	T-4-5
	Qualité de fourrage	T7	T3		T-1-2-3, T-4-5
		T1, T5	T2	T1	
		T2	T4, T5, T7	T3	T7
	Fertilité des sols	T3, T4	T1		
		T1, T2, T3, T7	T4	T3	
		T5	T5	T2	T-4-5
	Séquestration du carbone	T4	T1, T2, T3, T7	T1	
		T5, T7	T1, T2, T3, T5		équivalent
		T1, T2, T3	T4, T7		T-4-5

-
↓
+

La Grave	Quantité de fourrage	T1 T5, T7 T2 T3	T2, T3, T5, T7 T1	T1, T2, T3 T4	T-1-2-3 T-4-5, T7
	Séquestration du carbone	T2 T5 T7 T1, T3	T1, T3, T7 T5 T2	équivalent	T-1-2-3 T-4-5, T7
Le Monétier-les-Bains	Quantité de fourrage	T5 , T13 T2, T3 T15 T4 T1 T7 T12	T12 T1, T3, T4, T7 T2, T5 , T13, T15	Toutes les trajectoires - T3 T3	T-1-2-3-12 T15 T-4-5, T7-13
	Séquestration du carbone	T7, T13 T12, T15 T1, T2, T3, T5 T4	T4 T1, T2, T3, T5 T12, T15 T7, T13	équivalent	équivalent

Dans l'ensemble, le potentiel de résilience semble plutôt fort ; en effet, plus les pourcentages de recouvrement sont faibles, plus le potentiel de résilience est fort. Le plus grand pourcentage de recouvrement valant 52%, il est possible de dire que chaque trajectoire est flexible en terme de fourniture de services : les espèces et le pool fonctionnel restent les mêmes, seules les abondances changent, ce qui permet aux trajectoires de revenir à une fourniture de service définie par le NOR. Au contraire, les potentiels de transition et transformation sont plutôt faibles. Particulièrement pour la séquestration du carbone par les sols, service pour lequel tous les pourcentages de recouvrement sont supérieurs à 85% (sauf le potentiel de transformation correspondant à la communauté T-4-5 à Villar d'Arène). En ce qui concerne la quantité de fourrage, le potentiel de transition est en moyenne plus fort que celui de la séquestration du carbone mais reste assez faible pour l'ensemble des trajectoires (valeurs supérieures à 70%, hormis le très faible pourcentage de la communauté T4 à La Grave – 14% – et les 57% de la communauté T3 au Monétier-les-Bains), alors que le potentiel de transformation (dont le profil est équivalent entre les trois sites) est plus faible pour la méta-communauté T-1-2-3(-12) que pour les autres (méta-)communautés, particulièrement à La Grave (T-4-5 et T7 : 36%). La construction de l'indice du potentiel de résistance ne permet pas de tirer des conclusions sur sa valeur, ni de comparer entre services, mais uniquement de classer les trajectoires les unes par rapport aux autres pour un même service.

L'hypothèse qui peut être avancée pour expliquer l'allure des graphiques de séquestration du carbone, particulièrement à La Grave et au Monétier-les-Bains, à savoir que les valeurs de services simulées sont stables entre les trois échelles de simulation, réfère au type de modèle de service. En effet, le fait que les caractéristiques du sol aient une plus forte influence sur les valeurs de séquestration du carbone que n'ont les traits fonctionnels (voir Tableau A3.6 en annexe du chapitre 3 présentant les proportions du pourcentage de variation des valeurs de services expliqué par les traits ou les caractéristiques du sol) et soient simulées suivant une simple loi normale dont les paramètres dépendent des valeurs des caractéristiques du sol mesurées sur le terrain, homogénéise rapidement les valeurs de services simulées entre les différentes échelles d'évaluation.

Au contraire pour les services d'approvisionnement, nous faisons l'hypothèse que les résultats observés résultent de la complémentarité et de la redondance fonctionnelles. La complémentarité fonctionnelle d'une communauté signifie que les espèces qui la composent sont différentes dans leur contribution aux fonctions de l'écosystème (Blüthgen and Klein, 2011), alors que lorsqu'une communauté est fonctionnellement redondante, c'est que les espèces qui la composent ont le même rôle fonctionnel dans l'écosystème (Loreau, 2004). A partir de ces deux définitions et de l'hypothèse que plus la diversité fonctionnelle d'une communauté est forte, plus cette communauté est résiliente (au sens large – cf. chapitre 2), nous avons établi plusieurs hypothèses permettant de relier chacun des quatre potentiels de résilience (au sens large) à des indices de diversité fonctionnelle (voir chapitre 2 et chapitre 5 pour plus de détails sur les méthodes et les résultats). Par conséquent, nous souhaitons pour la suite des analyses estimer la diversité fonctionnelle des communautés observées et de celles simulées, afin de prédire le niveau de résistance (à partir des communautés observées) et de résilience (à partir des communautés simulées) de chacune d'entre elles. Plus particulièrement pour la résilience, nous estimons que la redondance des espèces dominantes est indispensable pour que le fonctionnement des écosystèmes soit maintenu : c'est-à-dire qu'il est nécessaire que les communautés abritent des espèces qui sont fonctionnellement similaires aux espèces dominantes. En ce qui concerne le potentiel de transition, nous souhaitons le relier au turnover fonctionnel, en comparant les diversités fonctionnelles des communautés d'une même méta-communauté, et en émettant l'hypothèse que plus les diversités fonctionnelles de deux communautés sont proches, plus la transition de l'une à l'autre est aisée. Ainsi nous proposons d'expliquer les forts pourcentages de recouvrement entre les Com-POR et Meta-Com-POR correspondant par le fait que chaque communauté apporte un peu de diversité fonctionnelle mais sont majoritairement redondantes entre elles (au sein de chaque méta-communauté). Enfin, il est important de noter que le potentiel de transformation n'est pas considéré de la même façon dans ce chapitre, où l'hypothèse expliquant les résultats est liée à la complémentarité des méta-communautés, et dans le chapitre 5, dans lequel nous considérons le potentiel de transformation de chaque communauté comme étant lié aux « nouvelles » caractéristiques fonctionnelles représentées par les espèces sous dominantes des

communautés. En ce qui concerne les gammes opérationnelles de services définies dans ce chapitre, l'hypothèse avancée est que : c'est la combinaison des trois/quatre méta-communautés qui définit le Landscape-POR grâce à la complémentarité entre elles ; la différence entre les méta-communautés étant la quantité de diversité qu'elles apportent à l'échelle du paysage (plus forte pour la méta-communauté T1-T2-T3(-T12) que pour les autres (méta-)communautés). Ainsi, ces résultats laissent présager que les communautés sont redondantes entre elles dans chaque méta-communauté, alors que les méta-communautés se complètent.

De plus, il est important de noter qu'il existe un compromis entre le potentiel de résistance et le potentiel de résilience : en effet, pour chaque service et chaque site, les trajectoires avec les plus faibles potentiels de résistance ont les plus forts potentiels de résilience et inversement (voir Tableau 4.6). En revanche, l'identité des trajectoires avec les plus fortes / faibles résistance et résilience change entre les sites et les services. Aucune propriété similaire n'apparaît en ce qui concerne les potentiels de transition et de transformation. En effet, les trajectoires ont toutes (ou presque) un potentiel de transition faible et le même profil se retrouve partout pour le potentiel de transformation, à savoir qu'il est plus faible pour la méta-communauté T-1-2-3(-12) que pour les autres (méta-)communautés, sauf pour la séquestration du carbone, dont le potentiel est très faible pour toutes les (méta-)communautés.

En conclusion, et pour répondre aux questions soulevées dans ce chapitre, il est possible de dire que l'approche des gammes opérationnelles est valide pour les services et sites étudiés (voir aussi article en annexe). Il existe bien des différences entre trajectoires et entre sites pour les potentiels de résistance, de résilience et de transformation : en effet, il est possible de classer les trajectoires du plus faible au plus fort potentiel de résistance ou de résilience, ou les groupes de trajectoires du plus faible (généralement méta-communauté T1-2-3(-12)) au plus fort potentiel de transformation (généralement méta-communauté T4-5 et (méta-)communauté T7(-T13)). En revanche, il n'est pas toujours possible de distinguer les

trajectoires par leurs potentiels de transition. Les résultats permettent de conclure que chaque service a un profil de résilience particulier dû aux spécificités des processus des écosystèmes et des paramètres fonctionnels qui les sous-tendent : l'approche spécifique de la résilience s'avère donc pertinente. Enfin, il a été montré qu'il existe un compromis entre les composantes de résistance et résilience pour chaque site et chaque service.

Références

Blüthgen, N., & Klein, A. M. (2011). Functional complementarity and specialisation: the role of biodiversity in plant–pollinator interactions. *Basic and Applied Ecology*, 12(4), 282-291.

Grime, J. P. (1998). Benefits of plant diversity to ecosystems: immediate, filter and founder effects. *Journal of Ecology*, 86(6), 902-910.

Jaillard, B., Rapaport, A., Harmand, J., Brauman, A., & Nunan, N. (2014). Community assembly effects shape the biodiversity-ecosystem functioning relationships. *Functional Ecology*, 28(6), 1523-1533.

Loreau, M. (2004). Does functional redundancy exist?. *Oikos*, 104(3), 606-611.

ANNEXE DU CHAPITRE 4

Résultats pour la qualité de fourrage et la fertilité des sols à Villar d'Arène

Qualité du fourrage

Figure A4.1 – Graphique boîtes à moustache représentant les valeurs de teneur en protéines brutes du fourrage à Villar d'Arène selon les différentes échelles d'évaluation : chaque boîte à moustache représente une gamme opérationnelle ; les résultats des tests de MWW et d'emboîtement sont indiqués en cas de significativité dans la partie supérieure du graphique ; les quantiles délimitant les différentes parties des boîtes sont les quantiles 0%, 5%, 50%, 95% et 100%

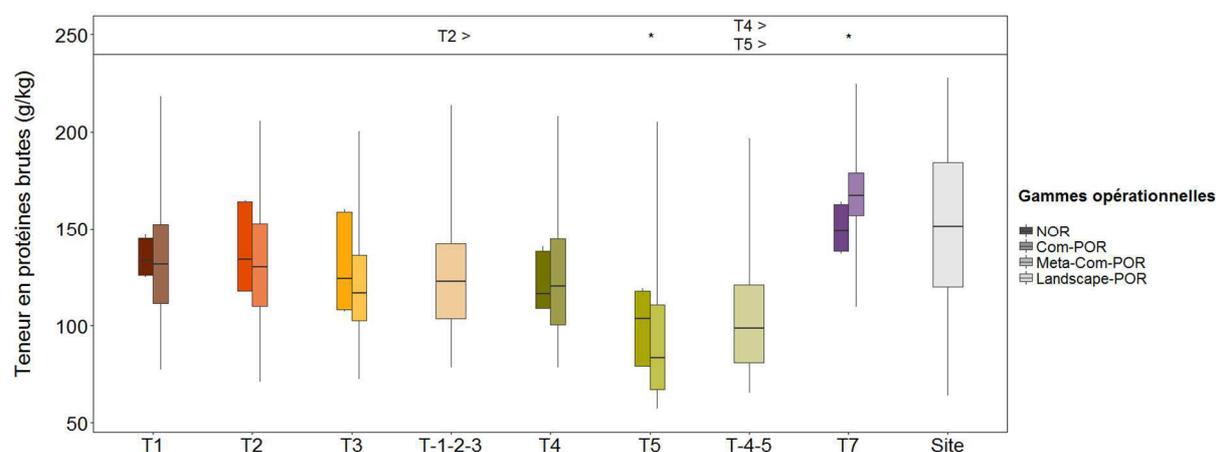


Tableau A4.2 – Valeurs des largeurs des NOR et des pourcentages de recouvrement entre les différentes paires de gammes opérationnelles pour le service de qualité du fourrage à Villar d'Arène : le fait qu'un pourcentage de recouvrement ne peut être estimé car la paire de gammes opérationnelles ne remplit pas le critère d'emboîtement est indiqué par « - » ; « / » indique que cette valeur n'existe pas

	Largeur du NOR	NOR – Com-POR (%)	Com-POR – Meta-Com-POR (%)	Meta-Com-POR – Landscape-POR (%)
T1	35,6	16	100	
T2	47	35	-	82,4
T3	53,2	41,7	90,6	
T4	56,1	25	-	80
T5	40,6	27,4	-	
T7	27,4	23,8	/	70,2

Fertilité des sols

Figure A4.3 – Graphique boîtes à moustache représentant les valeurs de minéralisation de l'azote dans les sols à Villar d'Arène selon les différentes échelles d'évaluation : chaque boîte à moustache représente une gamme opérationnelle ; les résultats des tests de MWW et d'emboîtement sont indiqués en cas de significativité dans la partie supérieure du graphique ; les quantiles délimitant les différentes parties des boîtes sont les quantiles 0%, 5%, 50%, 95% et 100%

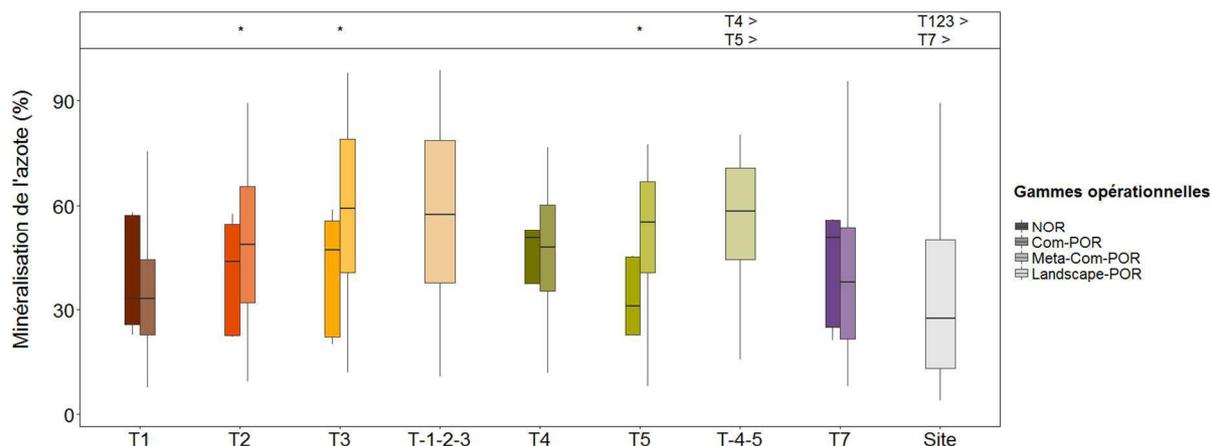


Tableau A4.4 – Valeurs des largeurs des NOR et des pourcentages de recouvrement entre les différentes paires de gammes opérationnelles pour le service de fertilité des sols à Villar d'Arène : le fait qu'un pourcentage de recouvrement ne peut être estimé car la paire de gammes opérationnelles ne remplit pas le critère d'emboîtement est indiqué par « - » ; « / » indique que cette valeur n'existe pas

	Largeur du NOR	NOR – Com-POR (%)	Com-POR – Meta-Com-POR (%)	Meta-Com-POR – Landscape-POR (%)
T1	35,2	51,8	74,6	
T2	35,4	44,4	89,4	-
T3	38,8	45,2	97,8	
T4	15,7	24,2	-	75,6
T5	22,8	32,8	-	
T7	34,9	39,9	/	-

Using the realised and potential ranges of ecosystem services as indicators of resistance and resilience

Auteurs : Marina Kohler^{1,a,*}, Caroline Devaux^{2,a}, Karl Grigulis², Georg Leitinger^{1,3}, Sandra Lavorel², Ulrike Tappeiner^{1,3}

¹Institute of Ecology, University of Innsbruck, Sternwartestraße 15, 6020 Innsbruck, Austria

²Laboratoire d'Ecologie Alpine, UMR 5553 CNRS Université Grenoble Alpes, Grenoble, France

³Institute for Alpine Environment, European Academy Bozen/Bolzano, Viale Druso 1, 39100 Bozen/Bolzano, Italy

^aM.K. and C.D. contributed equally to the work

Abstract

Ecosystems provide a variety of ecosystem services (ES), which act as key linkages between social and ecological systems. ES respond spatially and temporally to abiotic and biotic variation, and to management. For a socio-ecosystem to be resistant or resilient ES provision is expected to remain within a stable range when facing disturbances. In this study, generic indicators to evaluate resistance, resilience and capacity for transformation of future ES provision are developed and their relevance demonstrated for a mountain grassland system. Indicators are based on functional composition and abiotic parameters determining ES provision at community, meta-community and landscape scales: Firstly the resistance of an ES is indicated by its normal operating range characterized by observed values under current conditions. Secondly its resilience is assessed by its potential operating range –under hypotheses of reassembly from the community's species pool. Thirdly its transformation potential is assessed for reassembly at meta-community and landscape scales. Using a state-and-transition model, possible management-related transitions between mountain grassland states were identified, and indicators calculated for two provisioning and two regulating ecosystem services. Overall, resilience properties varied across individual ES, supporting a focus on specific resilience. The resilience potential of the provisioning services was greater

than for the regulation services, both being linked to functional complementarity within communities. We also found high transformation potential reflecting functional redundancy among communities within each meta-community, and across meta-communities in the landscape. Presented resilience indicators are promising for the projection of ES provision and the identification of management options under environmental change.

1.1 – Introduction

Terrestrial and aquatic ecosystems deliver multiple, interrelated provisioning, regulating, and cultural services (Díaz et al., 2015). Ecosystem services (ES) are therefore one of the key linkages between social and ecological systems (Díaz et al., 2015, Reyers et al., 2013). They are essential for human wellbeing and their steady provision needs to be preserved into the future. As ecological processes supporting ES provision are determined by the type of land cover and by specific management (Bennett et al., 2009, Allan et al., 2015), an increasing number of studies have attempted to quantify ES provision in grasslands (Lavorel et al., 2011), agricultural areas (Grimaldi et al., 2014), forests (Raudsepp-Hearne et al., 2010), or aquatic systems (Barbier et al., 2011) by considering changes in ecological parameters in response to management. Further, an increasing number of studies have considered the consequences of historical land-use change (Burkhard et al., 2012, Schirpke et al., 2013) or future scenarios (Lamarque et al., 2014, Leadley et al., 2014) for ES provision.

Inevitable increases in pressure from human use, which decreases the capacity of ecosystems to cope with disturbances (Carpenter and Folke, 2006, Leadley et al., 2014), challenge the future provision of ES. The sustainability of ES provision will be determined by ecosystem resilience to combined pressures from land use, changing climate, nitrogen deposition or species invasions (Carpenter and Folke, 2006, Leadley et al., 2014), making the notion of resilience central to forecasting, and managing for future human well-being (Spears et al., 2015). Gradual changes in ecosystem characteristics may not induce a collapse in ES provision until a tipping point where the ecosystem's structure and function reach a state shift (Carpenter and Folke, 2006). Regime shifts can occur unexpectedly, implying a variation in feedback structures or functions of the ecosystem (Carpenter et al., 2011, Scheffer et al., 2009), and lead to changes in ES provision (Carpenter and Folke, 2006, Elmqvist et al., 2003).

Concepts developed under the framework of ecological resilience originate in the differentiation between 'engineering resilience' (the time a system takes to recover after a disturbance) and 'ecological resilience' (the amount of disturbance a system can cope with without shifting to another state) (Holling, 1973, Pimm, 1984, Walker et al., 2004). As the

resilience concept is used by different scientific disciplines, the initial definitions have been extended by incorporating social and/or ecological aspects (Standish et al., 2014). As a result, rather than using a single definition of resilience, case studies use alternative definitions depending on their objectives and context, making it essential for individual studies to define and explain their conceptual framing for resilience. Following the definition of ecological resilience, here we further define resilience as the ability of an ecosystem to provide a stable amount of ES while facing management or environmental changes (Carpenter and Folke, 2006, Elmqvist et al., 2003, Peterson et al., 1998). Focusing on the resilience of ES requires assessing specific resilience, defined as the resilience of a specific part of the socio-ecosystem to a particular disturbance type (Walker and Salt, 2006). This contrasts with current approaches focusing on system-level resilience (e.g. Carpenter and Brock, 2006, Scheffer et al., 2009) rather than on the resilience of individual ES (Carpenter and Folke, 2006). Indeed, we hypothesize that individual ES may have different sensitivities to disturbances and therefore different resilience (Scheffer et al., 2001) due to specific critical changes in ecosystems characteristics. However, indicators focusing explicitly on the resilience of ES are still missing. To overcome these limitations we developed a conceptual approach to analyse the resilience of ES provision. The framework incorporates several concepts relating to resilience. Considering that a system's resilience is maintained through constant dynamics and change (Walker and Salt, 2006), a resilient system will adapt its structure to change while keeping the same dynamic set of states (Standish et al., 2014, Walker et al., 2004). As a result, the assessment of ES resilience needs to distinguish the three phases of resilience: first, the initial resistance to change which is defined here as the range of ES provision under normal fluctuations (Kersting, 1984, Pereira e Silva et al., 2013); second, the maintenance of current ES provision, referred to more strictly as resilience, extending the range of resistance according to reversible variations in ecosystem processes (Standish et al., 2014); and finally transformation. Transformation implies a shift in system state and associated ecosystem processes. Our framework proposes to assess ES resilience by (1) quantifying the actual provisioning range of an ES (range of resistance), and then (2) comparing it to its potential of providing the ES within the same state (range of resilience), and (3) to a new potential range of provision after transformation to an alternative state.

In the following, we first present the conceptual framework for ES resilience assessment, and associated indicators. We then illustrate this concept through an application to grassland ecosystems using data from differently managed grassland states in the central French Alps (Lavorel et al., 2011). Subsequently, we analyse the implementation of resilience indicators using quantitative criteria. We end by discussing challenges we faced when using the concept in practice, general restrictions and implications for future research.

1.2 – Conceptual approach

Our concept is based on the notion of operating ranges (OR) of an ES, defined as its range of values in a given ecosystem state (Kersting, 1984). The ES provided by a given ecosystem state varies spatially (and temporally) according to local environmental- (e.g. topography, soil characteristics), biotic- (community composition), and management characteristics (e.g. nitrogen input, disturbance regime) (Bennett et al., 2009, Díaz et al., 2007b, Quétier et al., 2007). Such variations can be related to abiotic parameters and functional traits, considered as indicators of ES provision (Lavorel et al. 2011, Pereira e Silva et al., 2013). Changes in these parameters due to changes in climate, management, species invasion, or species extinction can lead successively to variation within the same ecosystem state and to transformation to another state.

Among available conceptual models describing ecosystem dynamics, and specifically resilience, state-and-transition models (STM) have proven particularly successful in capturing linear and nonlinear changes in ecosystem structure and function and their causal mechanisms (e.g. Briske et al., 2005, Prober et al., 2014). They can be used to characterize alternative states depending on land use, and drivers of specific transitions driven by climate, natural disturbance regimes, management, and their interactions. STM are also one of the tools that might be specifically suitable for the identification of changes and resilience of ES under uncertain futures such as climate change (Lavorel et al., 2015). We therefore believe that they are a possible tool to advance the conceptualization and quantification of ES resilience by analysing OR and transitions in biodiversity and ecosystem functioning.

Specifically, we also propose to use STM that are described in terms of functional diversity (FD), i.e. the range, value, and abundance of plant functional traits (Díaz et al., 2007a) so as to link resilience and transitions to specific mechanisms and to gain predictive power (Standish et al., 2014). The focus on the functional rather than the taxonomic composition of communities provides the ability to explain current ES provision based on functional effect traits, as well as to project future ES provision depending on functional responses and community assembly (Allan et al., 2015, Díaz et al., 2007b).

Combining the concepts of OR, STM, and FD for characterizing resilience, we define our indicators of resilience as OR which can be evaluated at different scales according to dynamic relations between ecosystem states. Consistent with hierarchy theory (O'Neill et al., 1989) ecological systems are structured as nested levels of organisation, each associated with specific spatial and temporal scales of states and processes. Each hierarchical level is linked to certain environmental characteristics (e.g. nutrient availability, pH) constraining the OR of ecological

systems, also with regard to ES provision. However, environmental limits may alter over time inducing a shift to an altered OR (O'Neill et al., 1989). We refer to the scaled structure of ecological systems by determining four indicators of resilience for individual ES (Figure 1): The Normal Operating Range (NOR) and the Community Potential Operating Range (Com-POR) are applied to the scale of the community (i.e. ecosystem state). The Meta-Community Potential Operating Range (Meta-Com-POR) encompasses ecosystem states linked by possible management- or environmentally-driven transitions (Leibold et al., 2004). The highest hierarchical level is reflected by the Landscape Potential Operating Range (Landscape-POR) representing the functional pool and environmental characteristics of the entire landscape. Hereafter, when comparing two operating ranges, we refer to the lower hierarchical level n as OR (n) and to the higher level $n+1$ as OR ($n+1$).

NOR represents current ES provision by an ecosystem state and is defined as the stable, realised functioning range assumed to represent **resistance** of an ES under current conditions. It is estimated from ES values observed in the field across replicate plots for each ecosystem state. Com-POR, Meta-Com-POR, and Landscape-POR represent the potential ranges of ES provision, considering different species pools associated with each scale, along with the associated ranges of abiotic conditions.

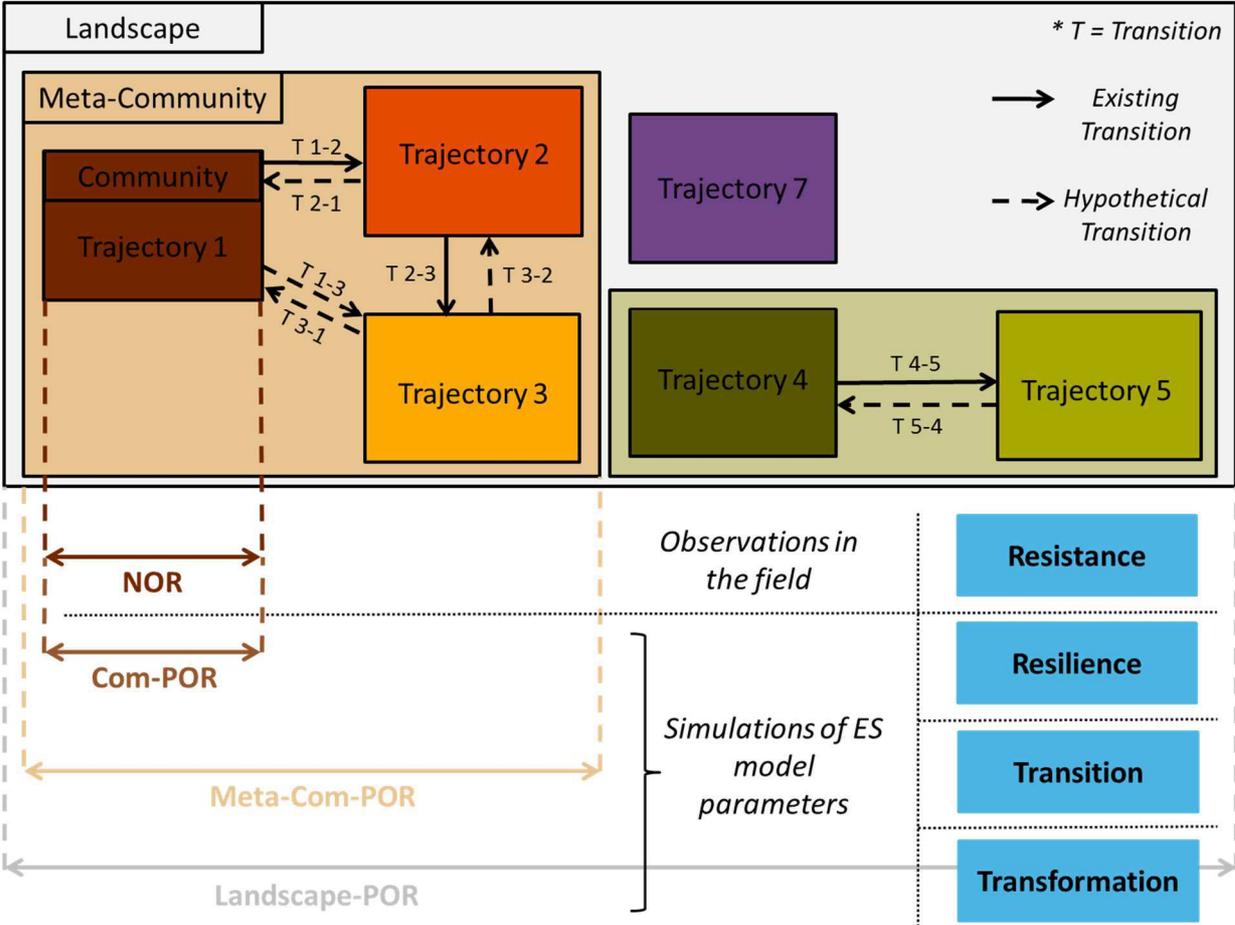
We define the Com-POR as extending the NOR by representing ES provision for all possible realizations of community composition from current community structure (and associated trait values) and abiotic conditions. The boundaries of the Com-POR represent the **resilience** of ES provision. If an ES exceeds or falls below the NOR (i.e. resistance), it remains resilient as long as it stays within the Com-POR. The underlying hypothesis is that as long as FD and abiotic conditions remain within the potential assemblages defined around the observed range, the opportunity exists that ES provision can return to the NOR.

The Meta-Com-POR is applied to ecosystem states which are linked by possible transitions and represent a meta-community characterized by an extended pool of species (traits) and abiotic conditions. The rationale of the Meta-Com-POR is to estimate the potential range of ES provision by integrating the functional structures and abiotic conditions of linked ecosystem states, which may shift among each other as a result of management or environmental change (Quétier et al., 2007). We assume that once ES provision exceeds the Com-POR it is no longer resilient and enters a **transition** as a result of distinct changes in FD and abiotic conditions from the wider meta-community pool. As such the Meta-Com-POR defines a point of reference for ES provision once resilience is exceeded, but remaining within current possible transitions between ecosystem states.

The Landscape-POR estimates the total potential range of ES provision across the pool of functional traits and abiotic conditions at the landscape scale. It incorporates all possible

transformations, i.e. combinations of FD and abiotic conditions within the current functional envelope, which can only be exceeded by changing the ecosystem type (e.g. from grassland ecosystems into forest ecosystems).

Figure 1 - Illustration of a possible state-and-transition model (STM) with the three scales (Community, Meta-Community, and Landscape. Bottom left: corresponding OR and links to STM. Bottom right: differentiation of OR regarding their assessment (observations or simulations) and meaning to the resilience concept



1.3 – Case study: implementation of the conceptual approach for managed subalpine / mountain grasslands

1.3.1 – Trait based models of ecosystem services

Ecosystem services can be related to underlying biophysical components (e.g. abundance of species), structures or processes (e.g. nutrient cycling) (Lamarque et al., 2011). These ecosystem processes (e.g. green biomass production, total soil C) can be seen as the potentiality to provide ES when used by humans (Lamarque et al., 2011). When modelling ES provision at ecosystem scale a method accounting for landscape heterogeneity is required (Eigenbrod et al., 2010), which captures variability in management (e.g. nitrogen inputs, frequency of mowing) as well as environmental and biophysical characteristics (e.g. topography, aspect, soil pH) (Bennett et al., 2009, Díaz et al., 2007b, Quétier et al., 2007). Plant community functional composition at a specific location is determined by these characteristics (Garnier et al., 2007), and also impacts on ecosystem functioning (Cadotte et al., 2011). Ecosystem processes are strongly affected by plant FD (Díaz et al., 2007a). In particular, following the biomass ratio hypothesis (Grime, 1998), the traits of species with the highest contribution to total plant biomass have the greatest effect on ecosystem processes. Quantitative models developed by Lavorel et al. (2011) and Grigulis et al. (2013) combine abiotic characteristics, plant traits and the contribution of plant species to standing biomass at ecosystem scale to quantify ES for mountain grasslands, and their responses to management.

1.3.2 – Study site

We applied the conceptual framework to analyse the resilience of four ecosystem services in subalpine grasslands at the Central French Alps long-term socio-ecological research (LTSER) site (F) (Lavorel et al., 2013). The study site is located on the south facing slopes of the Romanche valley above the village of Villar d'Arène (N45.03°, E6.24°). The area covers 13 km² and is dominated by grasslands ranging between 1552 and 2442 m a.s.l. For a more detailed site description see Lavorel et al. (2011). Different trajectories (i.e. ecosystem states) of grassland management were identified based on historical and current land use as well as management practices (Lavorel et al., 2011) and linkages between them represented as a STM

(Quétier et al., 2007). Here, we considered six trajectories: three on previously cultivated terraces (T1: currently mown and fertilized, T2: mown, T3: grazed in spring and autumn), and three on never cultivated grassland (T4: mown, T5: previously mown and currently grazed in summer, T7: never mown and always grazed in summer, above 2000 m) (Lavorel et al., 2011) (Figure 1). For each trajectory and ES, resilience indicators were calculated.

We quantified the four indicators of resilience using plant trait-based models for the four ES and simple simulations of community assembly.

1.3.3 – Field measurements

Within each trajectory soil abiotic parameters, plant community composition, and plant functional traits were measured for between four and thirteen replicate plots within each trajectory. Species composition as a proportion of dry biomass for each trajectory was determined using the BOTANAL method (Lavorel et al., 2008). Subsequently, plant functional traits for identified species were measured (Lavorel et al., 2011, Lavorel et al., 2008). Plant traits and abiotic parameters (e.g. soil bulk density, soil texture, field capacity (WHC), soil organic matter, total soil carbon and nitrogen) were measured using standardized protocols (Lavorel et al., 2011). For each of the species that contributed to the cumulated 80% of dry biomass, vegetative height (VegHt), leaf dry matter content (LDMC), and leaf nitrogen concentration (LNC) were measured (Garnier et al., 2007). For more detailed information on field methods and measurements see Grigulis et al. (2013) and Lavorel et al. (2011).

1.3.3 – Application of resilience indicators for ES provision

1.3.3.1 – Ecosystem services and associated ecosystem processes

Four ES were selected for the calculation of the resilience indicators. They all are important services provided by grasslands and differently sensitive to changes in management or climate (Lamarque et al., 2014): annual biomass production, forage quality, carbon storage and soil fertility. While green biomass production is a direct measure (g.m⁻²), the others use the following proxies as surrogates for the ES. Forage quality is indicated by its quality to livestock

nutrition, expressed as digestible crude protein (g.kg⁻¹). Carbon storage is represented by soil organic matter (i.e. % Corg). The proxy for soil fertility is soil nitrogen mineralization potential (% Nmin), which provides information about potential for sustaining agronomic use.

Each ES was estimated using quantitative models based on field data, which combine abiotic characteristics and community weighted mean (CWM) plant traits for different management types to predict variation in these ES indicators (Lavorel et al. 2011, Grigulis et al., 2013). The CWM of a given community is the sum across plant species of the product between their biomass relative abundance (%) and their trait values. Empirical relationships between trait CWMs, abiotic parameters (e.g. soil fertility, soil water holding capacity) and ES were developed using multilinear REML regression, with the optimal model being chosen based on the highest R² and lowest Aikake criterion of all possible models in an all-subsets regression procedure (see Lavorel et al. (2011), Grigulis et al. (2013) for details).

$$\text{Green biomass (g.m}^{-2}\text{)} = -2 + (7.53 * \text{CWM_LNC (mg.g}^{-1}\text{)}) + (6.566 * \text{CWM_VegHt (cm)}) + (7.83 * \text{WHC (\%)})$$

$$\text{Crude protein content (CPC) (g.kg}^{-1}\text{)} = 201.9 - (0.2691 * \text{CWM_LDMC (g dry.g}^{-1}\text{ fresh)}) - (2.013 * \text{CWM_VegHt (cm)}) + (4.6 * \text{WHC (\%)})$$

$$\text{Log N mineralisation (\%)} = 1.372 + 0.6403 + (1.916 * \log(\text{CWM_LDMC (g dry.kg}^{-1}\text{ fresh)}) / 1000) + (1.024 * \log \text{DEA (\mu g N-N}_2\text{O.g}^{-1}\text{.h}^{-1}\text{)})$$

$$\text{Log SOM (\%)} = 1.282 + 0.4153 + (1.494 * \log(\text{CWM_LDMC (g dry.kg}^{-1}\text{ fresh)}) / 1000) + (0.4402 * \log \text{DEA (\mu g N-N}_2\text{O.g}^{-1}\text{.h}^{-1}\text{)})$$

In the absence of field measured values for the variable DEA (Denitrifying enzyme activity), this was estimated from the following model, also developed by Grigulis et al. (2013):

$$\text{Log DEA (\mu g N-N}_2\text{O.g}^{-1}\text{.h}^{-1}\text{)} = 0.4620 + (0.5332 * \log(\text{soil_total_N (\%)})) + 0.2077 * \log(\text{NO}_3\text{_soil (\mu g.g}^{-1}\text{ soil)})$$

1.3.3.1 – Resilience indicators

To assess the **potential** operating ranges we used simulations of parameters underlying ES provision. Simulations allow us to test all possible combinations of observed parameters under stated community assembly rules and so to model the potential range of ES provision at each scale as compared to the current NOR.

NOR: Based on representative field sampling in each trajectory covering the range of FD and abiotic conditions, the current envelope of ES provision (NOR) was calculated by applying actual trait- and abiotic parameter values to the individual ES models. The range of the NOR for each trajectory is presented as the minimum to maximum of the obtained ES provision values in the respective trajectory.

Com-POR: We simulated the envelope of possible values of each ES, given the range of FD in the species pool of each trajectory. Simulated communities were created by generating stochastic species abundances, and using these abundances together with field measured values for plant traits to calculate simulated CWM trait values. Values for abiotic parameters used for the estimation of ES were based on the range of measured values. These values were entered into the ES estimation models, and repeated iterations of simulated CWM's and of abiotic values, resulted in probabilistic distributions of possible ES values for each trajectory.

In this study, basic assembly rules were applied in order to generate realistic species abundance distributions, in particular to ensure that currently observed dominant species had a greater chance of having high abundances compared to currently subordinate species. Following Jaillard et al. (2014), we assigned species as dominant, subdominant or subordinate based on their observed median abundances in the field (Grime, 1998). Dominant species were classified as those having a percentage of biomass in each trajectory greater than 10%, subdominants as those having a percentage of biomass of less than 10% but being within the 80% of total accumulated biomass, with remaining species being classified as subordinate. Individual studies may choose more advanced community assembly rules under specific hypotheses for biotic and abiotic processes.

Community simulations were carried out using the Monte Carlo simulation software @RISK 6 (Palisade), with in each iteration a random number drawn for each species in the species pool from a lognormal distribution whose location parameter (μ) and scale parameter (σ) were dependent on whether the species was dominant, subdominant or subordinate. For each trajectory μ for dominant and subdominant species was based on their median abundance value and σ was based on their maximum abundance. For subordinate species the location parameter (μ) was fixed at 1, and the scale parameter (σ) at 10 to provide for consistent minor representation of these species in the simulated communities. The random number for each species in the trajectory was standardised to a value between 0 and 1, representing its abundance in the simulated community, based on its proportion of the sum of the random numbers for a species in the trajectory. These simulated abundances together with trait values for each species were used to calculate values of CWM for each trait for each iteration. Abiotic parameters were simulated for each iteration using a uniform distribution with real field measured minimum and maximum values from that trajectory defining the boundaries.

Repeated iterations (20,000) of simulated CWM in the different ES models resulted in potential ES provision for each trajectory. The range of the Com-POR for each trajectory is presented as the minimum to maximum of the simulated ES provision values in that trajectory.

Meta-Com-POR: Based on the STM of Quétier et al. (2007) developed from an analysis of coexisting historical land-use trajectories at Lautaret (Figure 1), the Meta-Com-POR was calculated including all of the species existing in connected trajectories. In more detail, trajectories 1, 2 and 3 were combined into Meta-Com-POR 'T123', and trajectories 4 and 5 were combined into Meta-Com-POR 'T45'. As no transition was identified for T7 which has remained under summer grazing since the Middle Ages no Meta-Com-POR exists for this trajectory. Field abundance data for these new meta-community species pools was used to classify species into three categories of dominance as for the Com-POR (dominant, subdominant, and subordinate). Abiotic parameters were simulated using a uniform distribution, with the minimum value of all combined trajectories and the maximum value of all combined trajectories as lower and upper boundaries. Community assembly simulations and the stochastic simulation of plant trait CWM, abiotic parameters, and ultimately envelopes of possible ES provision were carried out as for the Com-POR calculations. The range of the Meta-Com-POR for each combined trajectory is presented as the minimum to maximum of the simulated ES provision values in that combined trajectory.

Landscape-POR: Species abundance data and upper and lower field observed values of abiotic parameters from all trajectories were combined to depict landscape-level conditions. Assembly rules were not applied in the modelling process as the Landscape-POR only represents a reference of the functional pool and abiotic conditions across the landscape. Therefore, for all species a lognormal curve was used. The location parameter μ was set to 1 and the scale parameter σ was set to 100 to allow high abundances for each species, thereby covering the full range of possible CWM trait values, and thus of ES provision. Abiotic parameters were simulated using a uniform distribution, with the minimum value of all combined trajectories and the maximum value of all combined trajectories as lower and upper boundaries. Stochastic simulations of plant trait CWM's, abiotic parameters and ultimate envelopes of possible ES provision were carried out as previously. The range of the Landscape-POR is presented as the minimum to maximum of the simulated ES provision values for the landscape species pool.

We applied three different criteria to describe quantitatively and to test significant differences between NOR, Com-POR, Meta-Com-POR, and Landscape-POR. First, we applied a Mann Whitney U-test (as NOR data are not normally distributed) in order to test whether the simulated Com-POR adequately captures the distribution of observed variation (NOR).

Second, we analysed the nesting of ranges, i.e. whether the operating range (OR) at a given hierarchical level n is within values of the OR at the next hierarchical level $n+1$. For this, and considering potential variation across community simulations, we accepted OR (n) as nested within OR ($n+1$) if its minimum and maximum values was within five percent variation of the corresponding minimum and maximum values for OR ($n+1$). Under this hypothesis our basic assembly rules would be adequate to represent the extension of the range of community functional composition across successive hierarchical levels. Third, we analysed the percentage of overlap between adjacent operating ranges in cases when this nesting criterion was verified. Statistical analyses were carried out by using the software R (<https://www.r-project.org/>).

1.4 – Results

In general, results of the implementation of resistance and resilience indicators to ES provision in managed mountain grasslands supported our conceptual approach. Results for green biomass production (GB), forage quality (FQ), soil fertility (SF) and carbon storage (CS) are shown in Figure 2 (a-d).

Figure 2: NOR, Com-POR, Meta-Com-POR and Landscape-POR for (a) green biomass production (GB), (b) forage quality (FQ), (c) soil fertility (SF), and (d) carbon storage (CS) for all trajectories and groups of trajectories at meta-community and landscape scale

Figure 2.a

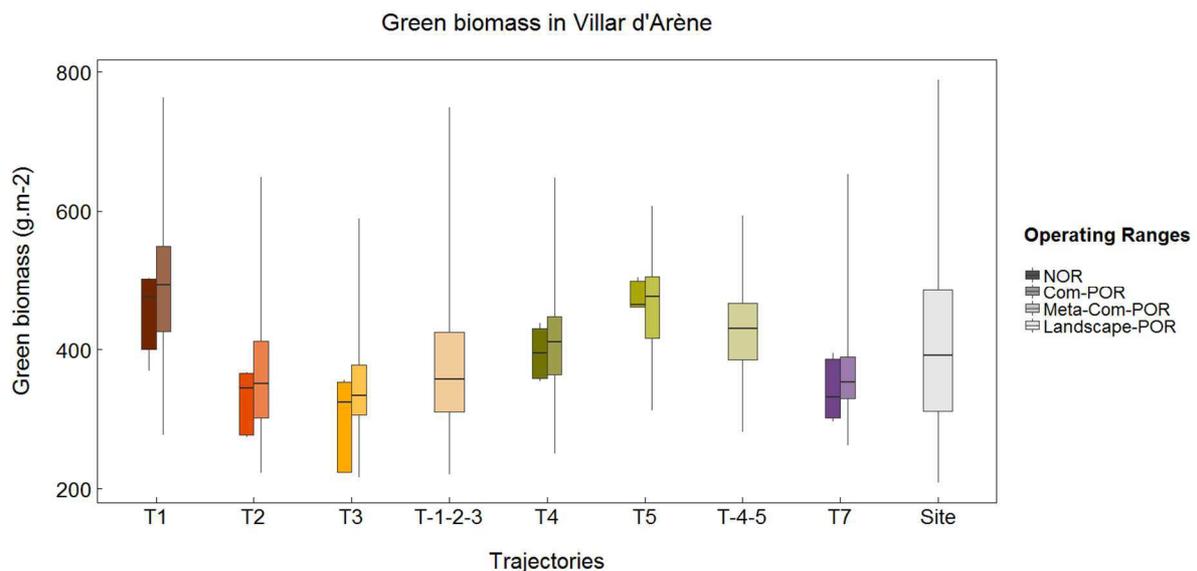


Figure 2.b

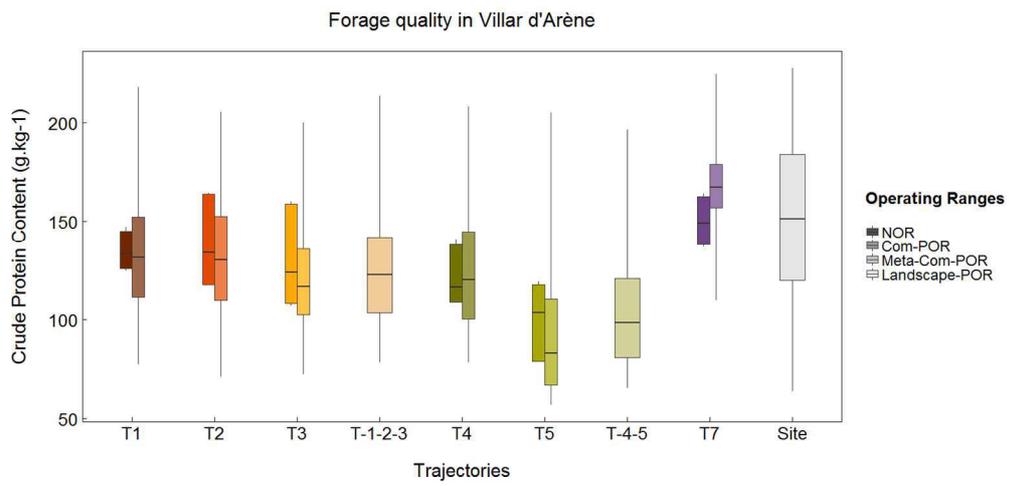


Figure 2.c

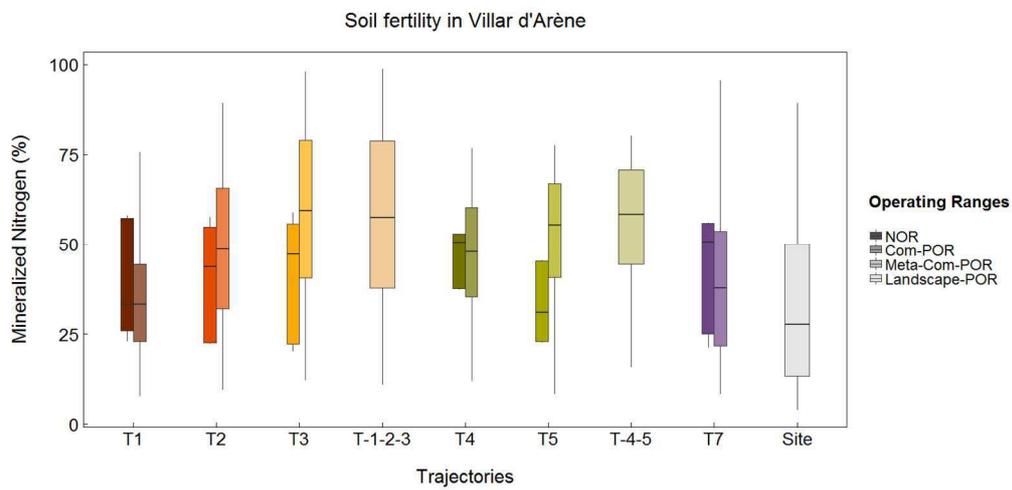
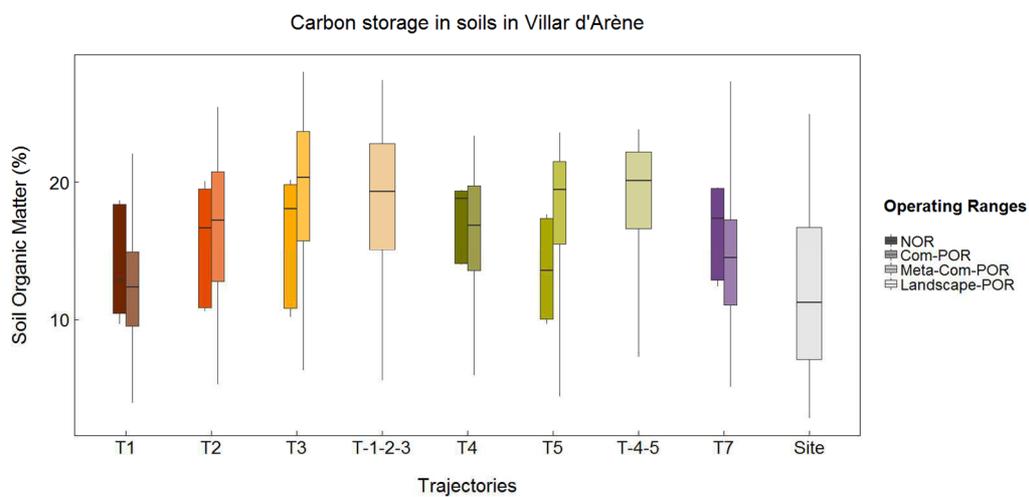


Figure 2.d



We applied the Mann Whitney U-test to the six trajectories and four ES, resulting in 24 tests. In 17 out of 24 cases there was no significant difference ($p > 0.05$) between NOR and Com-POR calculations, confirming the ability of our community assembly simulations to capture the observed range of functional variation and resulting ranges in ES variation. Examination of the trait distributions for the seven cases in which significant differences ($p < 0.05$) were found: SF (T2, T3, T5), CS (T3, T5), FQ (T5, T7), revealed that they represented configurations when the trait values of hyper-dominant species (e.g. *Festuca paniculata* in T5 for height and leaf traits, *Festuca laevigata* in T3 for LNC) strongly deviated from other abundant species.

Table 1: Range nesting of the Com-POR within the Meta-Com-POR. (*T = true/F = false, if Min/Max of Com-POR is nested/not nested within Meta-Com-POR; % = Deviation of Min/Max Com-POR to Min/Max Meta-Com-POR; * < 5% outside of Meta-Com-POR considered as nested*)

T1	Green biomass (GB)		Forage quality (FQ)		Soil fertility (SF)		Carbon storage (CS)	
	T/F	%	T/F	%	T/F	%	T/F	%
Min	T	10.72	T*	0.79	T*	3.70	F	7.43
Max	T*	2.65	T*	3.39	T	26.31	T	24.48
T2								
Min	T	0.47	F	5.41	T*	1.61	T*	1.25
Max	T	18.84	T	5.93	T	10.76	T	8.97
T3								
Min	T*	0.84	T*	4.38	T	1.29	T	3.48
Max	T	30.33	T	9.84	T	0.89	T*	2.78
T4								
Min	F	10.13	T	9.99	F	5.99	F	8.01
Max	F	17.41	F	8.86	T	5.39	T	2.95
T5								
Min	T	9.83	F	6.27	F	11.66	F	17.19
Max	T*	4.63	F	6.62	T	4.05	T	1.36

The analysis of nesting of operating ranges revealed that the NOR was embedded within the Com-POR for all ES and trajectories (cf. fig 2). In contrast, the Meta-Com-POR did not incorporate the Com-POR with regard to either the minimum and/or the maximum value in 9 out of 20 cases, predominantly found for T4 and T5, and for FQ and CS (Table 1).

In 8 out of 12 cases the Meta-Com-POR was nested within the Landscape-POR, however, in 4 cases the Meta-Com-POR exceeded the Landscape-POR for SF and CS (Table 2). In this analysis, as no Meta-Com-POR was available for T7 due to missing transition options, we considered Com-POR as the surrogate for Meta-Com-POR. In summary, range nesting was fulfilled in 77% of analysed cases.

Table 2: Range nesting of the Meta-Com-POR within the Landscape-POR (for T7: Com-POR within the Landscape-POR). (T = true/F = false, if Min/Max of Meta-Com-POR is nested/not nested within Landscape-POR; % = Deviation of Min/Max Meta-Com-POR to Min/Max Landscape-POR; < 5% outside of Landscape-POR considered as nested)

	Green biomass (GB)		Forage quality (FQ)		Soil fertility (SF)		Carbon storage (CS)	
	T/F	%	T/F	%	T/F	%	T/F	%
T123								
Min	T	1.90	T	8.89	T	8.18	T	12.27
Max	T	6.86	T	8.69	F	11.04	F	11.07
T45								
Min	T	12.50	T	0.89	T	13.77	T	19.99
Max	T	33.76	T	19.06	T	10.64	T	4.98
T7								
Min	T	9.16	T	27.93	T	4.98	T	10.22
Max	T	23.44	T	1.83	F	7.28	F	10.68

Following the analysis of range nesting, we estimated the proportion of overlapping values for all cases in which OR (n) was embedded in OR (n+1), including the cases in which overlapping was within a 5% margin of error (Table 3). The overlap between NOR and Com-POR ranged between 15% and 52%, showing that overall the range of possible variation beyond the NOR, and thus potential resilience, was quite high, especially for GB and FQ. Discounting those 9 cases when either the minimum or the maximum values for Com-POR exceeded those for Meta-Com-POR, the percentage of nesting could be calculated for 11 out of 20 Com-POR - Meta-Com-POR combinations, and ranged from 70 to 100%, suggesting more limited transformation potential. The overlap of Meta-Com-POR and Landscape-POR, calculated for 8 out of 12 cases, ranged between 54% and 91%.

Table 3: Percentage (%) of nesting between nested OR (n) within OR (n+1), based on minimum and maximum values as boundaries of OR; adding percentage of deviation when nesting was within a 5% margin of error of OR (n+1)

	NOR – Com-POR (%)				Com-POR – Meta-Com-POR (%)				Meta-Com-POR – Landscape-POR (%)			
	GB	FQ	SF	CS	GB	FQ	SF	CS	GB	FQ	SF	CS
T1	27.65	16.03	51.78	49.97	89.55	100	74.62	-				
T2	21.76	35.01	44.35	47.12	80.68	-	89.40	91.13	91.22	82.41	-	-
T3	35.82	41.65	45.15	46.37	69.91	90.56	97.83	96.61				
T4	21.12	24.98	24.15	31.26	-	-	-	-	53.73	80.06	75.57	75.01
T5	14.73	27.41	32.76	41.89	90.59	-	-	-				
T7	25.30	23.77	39.92	32.56					67.39	70.23	-	-

1.5 – Discussion

We aimed to quantify the resistance and resilience of managed ecosystems by explicitly connecting them to the resistance and resilience of ES provision. While previous studies have focused on the resilience of the whole system based on integrative indicators, e.g. phosphorus content in lakes, or loss of vegetation (Carpenter and Brock, 2006, Scheffer et al., 2009), we considered the unique behaviour of individual ES due to specific underlying ecosystem processes and their functional drivers. We further tested the applicability of our conceptual approach for two provisioning and two regulating ES provided in managed mountain grasslands. Different ranges of resistance and resilience between individual ES and trajectories supported our choice. In the following discussion we address the implications for resilience of differences in OR between ES.

Our conceptual approach was supported by the nesting of the NOR within the respective Com-POR. This indicates that the Com-POR simulations led to plausible results, but partly reflect the simplicity of the applied community assembly rules. Assembly rules did not attempt to describe complex community assembly processes, and specifically did not account for functionally distinct hyper-dominant species. Such assembly patterns can be linked to biotic interactions such as allelopathy (Bais et al., 2003, Hierro and Callaway, 2003) or resource competition (Baptist et al., 2013). For instance, *Festuca paniculata*, which was dominant in trajectories 4 and 5, is often hyper-dominant because of its allelopathic and competitive characteristics (e.g. Baptist et al. 2013). The presence of this (or any other) competitive species with highly distinct trait values will lead to an offset as compared to real potential species compositions, i.e. NOR and Com-POR. This limitation could be overcome by applying more sophisticated assembly rules. Evaluating the range nesting between Com-POR and Meta-Com-POR reveals another important criterion when simulating potential OR (n+1). When combining species lists from related trajectories (T1, T2, T3 into T123; T4, T5 into T45) classification of species into dominant, subdominant, and subordinate species was performed based on the extended species list and mean abundance across measured plots in the considered trajectory combinations (Jaillard et al., 2014). Consequently, particular species compositions (i.e. combinations of plant traits) that were observed (NOR) or simulated at community level (Com-POR) might be excluded using this new dominance classification. This fact could also offset the position of the Meta-Com-POR as compared to NOR or Com-POR.

The percentage range nesting between NOR and Com-POR was between 15 to 52% and lower than the range nesting for the Com-POR within the Meta-Com-POR (70 – 100%), and Meta-

Com-POR within the Landscape-POR respectively (54 – 91%). The overlap between NOR and Com-POR of the two provisioning services, green biomass and forage quality, was generally lower than for the two regulating services, soil fertility and carbon storage, at the same scale. Following our conceptual approach, a lower percentage range nesting between NOR and Com-POR signals a greater potential of resilience. Disturbances, e.g. human or environmental induced perturbations, can cause a transient alteration of functional composition (Díaz et al., 2007a, Griffiths and Philippot, 2013). Thus, the ES can exceed its range of resistance (i.e. NOR), but still remains resilient as long as it stays within its Com-POR. The functional pool remains unchanged and ES provision is able to re-establish its previous NOR. A smaller overlap between NOR and Com-POR for green biomass and forage quality compared to soil fertility and carbon storage thus indicates a higher potential of resilience of these two provisioning services and, therefore greater management flexibility while retaining the potential to return to pre-disturbed levels of provision. Conversely, a high percentage range nesting between NOR and Com-POR is linked to a smaller potential of resilience, i.e. less potential to recover, and therefore limited options to manage soil fertility and carbon storage outside their current range. Overall, these results confirm our hypothesis of different resilience across individual ES.

A small potential of resilience consequently represents a higher potential of transition, and vice versa. Disruptions can no longer be buffered within the Com-POR, but induce a shift to another ecosystem state. We implemented the Meta-Com-POR as a point of reference as to what range of ES provision will be obtained when resilience is exceeded, i.e. the ES passes a transition to an alternative state and loses/gains functional traits from the meta-community. A high percentage nesting between Com-POR and Meta-Com-POR suggests small potential changes of ES provision after transition to a new state. The high overlap of forage quality in T1 (100%), and soil fertility and carbon storage in T3 (98% and 97%, respectively) with the respective Meta-Com-POR (T123) values for these ES reflects high functional overlap of traits due to functionally redundant species (Griffiths and Philippot, 2013) and stable abiotic parameters. In contrast, a smaller overlap between green biomass in T3 (70%) and its transition state (Meta-Com-POR T123) reveals differences in the functional pool, and, therefore, a large potential change in green biomass production. The same principle can be applied when focusing on a potential transformation of the Meta-Com-POR and Landscape-POR. As for resilience, transformation potential can thus differ across individual ES, even within a single ecosystem state.

In addition to the percentage range nesting described above, the position of the OR (n) within the OR (n+1) provides useful information on the status of ES provision. Given the position of the OR (n) at either the lower or upper end of the range of OR (n+1), the potential for

resilience or transition/transformation can be inferred (fig. 2). For example, the NOR of green biomass (T3) occurs at the lower end of its Com-POR, and likewise for its Meta-Com-POR. A shift in the functional composition of parcels currently classified as T3 in response to disturbance thus might induce a marked increase in green biomass production. Soil fertility (T3) shows a similar pattern; however for forage quality and carbon storage in the same trajectory no such pattern can be detected.

Complex mechanisms related to biodiversity, and specifically functional diversity, redundancy or complementarity of functional traits influence ecosystem processes, and consequently the provision of ES and their resilience to environmental change (Allan et al., 2015, Cadotte et al., 2011, Cardinale et al., 2012, Griffiths and Philippot, 2013). Changes in functional composition (and thereby CWM) from observed to potential assemblages with the same trait pool and dominance structure (based on our assembly rules) considerably extended the NOR to the Com-POR, indicating high functional complementarity within existing communities (Cadotte et al., 2011, de Bello et al., 2010). Resistance and resilience of ES provision would then be linked to within-community functional diversity (α -diversity) (Walker et al., 1999). As different species (traits) respond individually to disturbances, high biodiversity increases the stability of ecosystem functioning by enhancing the chance of functionally redundant species buffering the loss of species (traits) due to disturbance (Allan et al., 2015, Cardinale et al., 2012, Griffiths and Philippot, 2013). The relatively low increase in the Meta-Com-POR as compared to Com-POR suggests high functional redundancy across communities within each meta-community, and likewise for the three meta-communities within the landscape (Landscape-POR vs. Meta-Com-POR). In other terms, if functional diversity among individual communities within a given meta-community (β -diversity) reflects transitions across individual communities, a lower β -diversity - and thus a smaller distinctiveness of communities as observed here - would indicate a greater ability to transform. Overall, we believe that our trait-based approach captures important mechanisms for resistance, resilience and transformation, better so than an approach focused on changes in species richness and species turnover (Allan et al. 2015, Cadotte et al., 2011, Griffiths and Philippot 2013).

1.6 – Conclusion

We conclude that within an ecosystem state (and, therefore, under the same of functional diversity and abiotic conditions) individual ES show differences in potential resilience, supporting the analysis of specific resilience. These differences can be linked to the functional diversity of communities, and its implications for functional complementarity and functional redundancy. Such resilience indicators are promising for the prediction and management of ES provision in future environments. Some ecosystems have been managed for the primary provision of certain provisioning ES (e.g. highly productive grasslands, timber production in forests) and an understanding of the resilience of ES provision is vital to maintain these, and other secondary but important regulation or cultural services via specific management decisions (Spears et al., 2015). If resilience is exceeded under prospective scenarios of change, the indicators presented here could be applied to evaluate causes of changes in ES provision, design adaptive management and sometimes accept irreversible transformation in ES provision (Lavorel et al., 2015). We validated our conceptual approach for managed grassland; it could be also applied to other ecosystems and ES to estimate their resistance and resilience. Currently, the calculation of OR relies on field data, which is time consuming to obtain. However, the recent development of trait databases such as TRY (Kattge et al., 2011) may help to overcome this limitation and allow the concept to be widely applied and further tested.

Acknowledgements

This work was funded by BiodivERsA project REGARDS, with support from the French Agence Nationale pour la Recherche (ANR-12-EBID-004-01), by the RTD project OPERAs FP7-ENV-2012- 308393 and by the FWF Austrian Science Fund (I 1056-B25).

REFERENCES

- Allan, E., Manning, P., Alt, F., Binkenstein, J., Blaser, S., Blüthgen, N., Böhm, S., Grassein, F., Hölzel, N., Klaus, V.H., Kleinebecker, T., Morris, E.K., Oelmann, Y., Prati, D., Renner, S.C., Rillig, M.C., Schaefer, M., Schloter, M., Schmitt, B., Schöning, I., Schrupf, M., Solly, E., Sorkau, E., Steckel, J., Steffen-Dewenter, I., Stempfhuber, B., Tschapka, M., Weiner, C.N., Weisser, W.W., Werner, M., Westphal, C., Wilcke, W., Fischer, M., Knops, J., 2015. Land use intensification alters ecosystem multifunctionality via loss of biodiversity and changes to functional composition. *Ecol Lett* 18 (8), 834–843.
- Bais, H.P., Vepachedu, R., Gilroy, S., Callaway, R.M., Vivanco, J.M., 2003. Allelopathy and Exotic Plant Invasion: From Molecules and Genes to Species Interactions. *Science* 301 (5638), 1377–1380.
- Baptist, F., Secher-Fromell, H., Viard-Cretat, F., Aranjuelo, I., Clement, J.-C., Creme, A., Desclos, M., Laine, P., Nogues, S., Lavorel, S., 2013. Carbohydrate and nitrogen stores in *Festuca paniculata* under mowing explain dominance in subalpine grasslands. *Plant Biology* 15 (2), 395–404.
- Barbier, E.B., Hacker, Sally, D., Kennedy, C., Koch, E.W., Stier, A.C., Silliman, B.R., 2011. The value of estuarine and coastal ecosystem services. *Ecological Monographs* 82 (2), 169–193.
- Bennett, E.M., Peterson, G.D., Gordon, L.J., 2009. Understanding relationships among multiple ecosystem services. *Ecology Letters* 12 (12), 1394–1404.
- Briske, D.D., Fuhlendorf, S.D., Smeins, F.E., 2005. State-and-Transition Models, Thresholds, and Rangeland Health: A Synthesis of Ecological Concepts and Perspectives. *Rangeland Ecol Manage* 58 (1), 1–10.
- Burkhard, B., Kroll, F., Nedkov, S., Müller, F., 2012. Mapping ecosystem service supply, demand and budgets. *Ecological Indicators* 21, 17–29.
- Cadotte, M.W., Carscadden, K., Mirotnick, N., 2011. Beyond species: functional diversity and the maintenance of ecological processes and services. *Journal of Applied Ecology* 48 (5), 1079–1087.
- Cardinale, B.J., Duffy, J.E., Gonzalez, A., HOOPER, D.U., Perrings, C., Venail, P., Narwani, A., Mace, G.M., Tilman, D., Wardle, D.A., Kinzig, A.P., Daily, G.C., Loreau, M., Grace, J.B., Larigauderie, A., Srivastava, D.S., Naeem, S., 2012. Biodiversity loss and its impact on humanity. *Nature* 486 (7401), 59–67.
- Carpenter, S.R., Brock, W.A., 2006. Rising variance: a leading indicator of ecological transition. *Ecol Letters* 9, 311–318.
- Carpenter, S.R., Cole, J.J., Pace, M.L., Batt, R., Brock, W.A., Cline, T., Coloso, J., Hodgson, J.R., Kitchell, J.F., Seekell, D.A., Smith, L., Weidel, B., 2011. Early Warnings of Regime Shifts: A Whole-Ecosystem Experiment. *Science* 332 (6033), 1079–1082.
- Carpenter, S.R., Folke, C., 2006. Ecology for transformation. *Trends in Ecology & Evolution* 21 (6), 309–315.
- de Bello, F., Lavorel, S., Díaz, S., Harrington, R., Cornelissen, Johannes H. C., Bardgett, R.D., Berg, M.P., Cipriotti, P., Feld, C.K., Hering, D., Martins da Silva, P., Potts, S.G., Sandin, L., Sousa, J.P., Storkey, J., Wardle, D.A., Harrison, P.A., 2010. Towards an assessment of multiple ecosystem processes and services via functional traits. *Biodivers Conserv* 19 (10), 2873–2893.

- Díaz, S., Demissew, S., Carabias, J., Joly, C., Lonsdale, M., Ash, N., Larigauderie, A., Adhikari, J.R., Arico, S., Báldi, A., Bartuska, A., Baste, I.A., Bilgin, A., Brondizio, E., Chan, K.M.A., Figueroa, V.E., Duraipappah, A., Fischer, M., Hill, R., Koetz, T., Leadley, P., Lyver, P., Mace, G.M., Martin-Lopez, B., Okumura, M., Pacheco, D., Pascual, U., Pérez, E.S., Reyers, B., Roth, E., Saito, O., Scholes, R.J., Sharma, N., Tallis, H., Thaman, R., Watson, R., Yahara, T., Hamid, Z.A., Akosim, C., Al-Hafedh, Y., Allahverdiyev, R., Amankwah, E., Asah, S.T., Asfaw, Z., Bartus, G., Brooks, L.A., Caillaux, J., Dalle, G., Darnaedi, D., Driver, A., Erpul, G., Escobar-Eyzaguirre, P., Failler, P., Fouda, Ali Moustafa Mokhtar, Fu, B., Gundimeda, H., Hashimoto, S., Homer, F., Lavorel, S., Lichtenstein, G., Mala, W.A., Mandivenyi, W., Matczak, P., Mbizvo, C., Mehrdadi, M., Metzger, J.P., Mikissa, J.B., Moller, H., Mooney, H.A., Mumby, P., Nagendra, H., Nesshoyer, C., Oteng-Yeboah, A.A., Pataki, G., Roué, M., Rubis, J., Schultz, M., Smith, P., Sumaila, R., Takeuchi, K., Thomas, S., Verma, M., Yeo-Chang, Y., Zlatanova, D., 2015. The IPBES Conceptual Framework — connecting nature and people. *Current Opinion in Environmental Sustainability* 14, 1–16.
- Díaz, S., Lavorel, S., Chapin, Stuart F III, Tecco, P.A., Gurvich, D.E., Grigulis, K., 2007a. Functional Diversity - at the Crossroads between Ecosystem Functioning and Environmental Filters, in: Canadell, J.G., Pataki, D.E., Pitelka, L.F. (Eds.), *Terrestrial Ecosystem in a Changing World*. Springer, Berlin, pp. 79–91.
- Díaz, S., Lavorel, S., de Bello, F., Quétier, F., Grigulis, K., Robson, M.T., 2007b. Incorporating plant functional diversity effects in ecosystem service assessments. *PNAS Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 104 (52), 20684–20689.
- Eigenbrod, F., Armsworth, P.R., Anderson, B.J., Heinemeyer, A., Gillings, S., Roy, D.B., Thomas, C.D., Gaston, K.J., 2010. The impact of proxy-based methods on mapping the distribution of ecosystem services. *Journal of Applied Ecology* 47 (2), 377–385.
- Elmqvist, T., Folke, C., Nyström, M., Peterson, G., Begtsson, J., Walker, B., Norberg, J., 2003. Response diversity, ecosystem change, and resilience. *Frontiers in Ecology and the Environment* 1 (9), 488–494.
- Garnier, E., Lavorel, S., Ansquer, P., Castro, H., Cruz, P., Dolezal, J., Eriksson, O., Fortunel, C., Freitas, H., Golodets, C., Grigulis, K., Jouany, C., Kazakou, E., Kigel, J., Kleyer, M., Lehsten, V., Leps, J., Meier, T., Pakeman, R., Papadimitriou, M., Papanastasis, V.P., Quested, H., Quétier, F., Robson, M., Roumet, C., Rusch, G., Skarpe, C., Sternberg, M., Theau, J.-P., Thebault, A., Vile, D., Zarovali, M.P., 2007. Assessing the Effects of Land-use Change on Plant Traits, Communities and Ecosystem Functioning in Grasslands: A Standardized Methodology and Lessons from an Application to 11 European Sites. *Annals of Botany* 99 (5), 967–985.
- Griffiths, B.S., Philippot, L., 2013. Insights into the resistance and resilience of the soil microbial community. *FEMS Microbiol Rev* 37 (2), 112–129.
- Grigulis, K., Lavorel, S., Krainer, U., Legay, N., Baxendale, C., Dumont, M., Kastl, E., Arnoldi, C., Bardgett, R.D., Poly, F., Pommier, T., Schloter, M., Tappeiner, U., Bahn, M., Clément, J.-C., Hutchings, M., 2013. Relative contributions of plant traits and soil microbial properties to mountain grassland ecosystem services. *Journal of Ecology* 101 (1), 47–57.
- Grimaldi, M., Oszwald, J., Dolédec, S., Hurtado, Maria del Pilar, de Souza Miranda, Izildinha, Arnauld de Sartre, Xavier, Assis, William Santos de, Castañeda, E., Desjardins, T., Dubs, F., Guevara, E.,

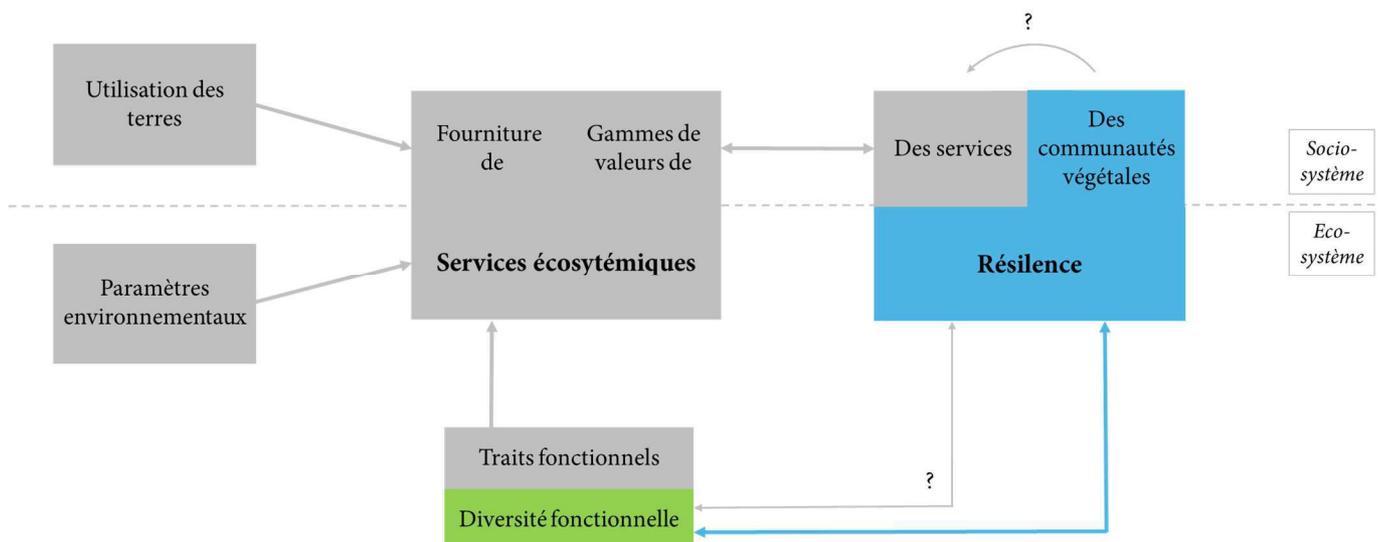
- Gond, V., Lima, Tâmara Thaiz Santana, Marichal, R., Michelotti, F., Mitja, D., Noronha, N.C., Delgado Oliveira, Mariana Nascimento, Ramirez, B., Rodriguez, G., Sarrazin, M., Silva, Mário Lopes da, Costa, Luiz Gonzaga Silva, Souza, Simão Lindoso de, Veiga, I., Velasquez, E., Lavelle, P., 2014. Ecosystem services of regulation and support in Amazonian pioneer fronts: searching for landscape drivers. *Landscape Ecol* 29 (2), 311–328.
- Grime, J.P., 1998. Benefits of plant diversity to ecosystems: immediate, filter and founder effects. *Journal of Ecology* 86, 902–910.
- Hierro, J.L., Callaway, R.M., 2003. Allelopathy and exotic plant invasion. *Plant and Soil* 256, 29–39.
- Holling, C., 1973. Resilience and Stability of Ecological Systems. *Annual Review of Ecology and Systematics* 4, 1–23.
- Jaillard, B., Rapaport, A., Harmand, J., Brauman, A., Nunan, N., Poorter, L., 2014. Community assembly effects shape the biodiversity-ecosystem functioning relationships. *Funct Ecol* 28 (6), 1523–1533.
- Kattge, J., Díaz, S., Lavorel, S., Prentice, I.C., Leadley, P., Bönsch, G., Garnier, E., Westoby, M., Reich, P.B., Wright, I.J., Cornelissen, J.H.C., Violle, C., Harrison, S.P., van Bodegam, P.M., Reichstein, M., Enquist, B.J., Soudzilovskaia, N.A., Ackerly, D.D., Anand, M., Atkin, O., Bahn, M., Baker, T.R., Baldocchi, D., Bekker, R., Blanco, C.C., Blonder, B., Bond, W.J., Bradstock, R., Bunker, D.E., Casanoves, F., Cavender-Bares, J., Chambers, J.Q., Chapin III, F.S., Chave, J., Coomes, D., Cornwell, W.K., Craine, J.M., Dobrin, B.H., Duarte, L., Durka, W., Elser, J., Esser, G., Estiarte, M., Fagan, W.F., Fang, J., Fernández-Méndez, F., Fidelis, A., Finegan, B., Flores, O., Ford, H., Frank, D., Freschet, G.T., Fyllas, N.M., Gallagher, R.V., GREEN, W.A., Gutierrez, A.G., Hickler, T., Higgins, S.I., Hodgson, J.G., Jalili, A., Jansen, S., Joly, C.A., Kerkhoff, A.J., Kirkup, D., Kitajima, K., Kleyer, M., Klotz, S., Knops, J.M.H., Kramer, K., Kühn, I., Kurokawa, H., Laughlin, D., Lee, T.D., Leishman, M., Lens, F., Lenz, T., Lewis, S.L., Lloyd, J., Llusià, J., Louault, F., Ma, S., Mahecha, M.D., Manning, P., Massad, T., Madlyn, B.E., Messier, J., Moles, A.T., Müller, S.C., Nadrowski, K., Naeem, S., Niinemets, Ü., Nöllert, S., Nüske, A., Ogaya, R., Oleksyn, J., Onipchenko, V.G., Onoda, Y., Ordonez, J., Overbeck, G., Ozinga, W.A., Patino, S., Paula, S., Pausas, J.G., Penuelas, J., Phillips, O.L., Pillar, V., Poorter, H., Poorter, L., Poschlod, P., Prinzing, A., Proulx, R., Rammig, A., Reinsch, S., Reu, B., Sack, L., Salgado-Negret, B., Sardans, J., Shiodera, S., Shipley, B., Siefert, A., Sosinski, E., Soussana, J.-F., Swaine, E., Swenson, N., Thompson, K., Thornton, P., Waldram, M., Weiher, E., White, M., White, S., Wright, S.J., Yguel, B., Zaehle, S., Zanne, A.E., Wirth, C., 2011. TRY - a global database of plant traits. *Global Change Biology* 17 (9), 2905–2935.
- Kersting, K., 1984. Normalized Ecosystem Strain: A system parameter for the analysis of toxic stress in (micro-)ecosystems. *Ecological Bulletins* 36, 150–153.
- Lamarque, P., Lavorel, S., Mouchet, M., Quétier, F., 2014. Plant trait-based models identify direct and indirect effects of climate change on bundles of grassland ecosystem services. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 111 (38), 13751–13756.
- Lamarque, P., Quétier, F., Lavorel, S., 2011. The diversity of the ecosystem services concept and its implications for their assessment and management. *Comptes Rendus Biologies* 334 (5-6), 441–449.

- Lavorel, S., Colloff, M.J., McIntyre, S., Doherty, M.D., Murphy, H.T., Metcalfe, D.J., Dunlop, M., Williams, R.J., Wise, R.M., Williams, K.J., 2015. Ecological mechanisms underpinning climate adaptation services. *Glob Change Biol* 21 (1), 12–31.
- Lavorel, S., Grigulis, K., Lamarque, P., Colace, M.-P., Garden, D., Girel, J., Pellet, G., Douzet, R., 2011. Using plant functional traits to understand the landscape distribution of multiple ecosystem services. *Journal of Ecology* 99 (1), 135–147.
- Lavorel, S., Grigulis, K., McIntyre, S., Williams, Nick S. G., Garden, D., Dorrough, J., Berman, S., Quétier, F., Thébault, A., Bonis, A., 2008. Assessing functional diversity in the field – methodology matters! *Funct Ecology* 22 (0), 134–147.
- Lavorel, S., Spiegelberger, T., Mauz, I., Bigot, S., Granjou, C., Dobremez, L., Nettiér, B., Thuiller, W., Brun, J.-J., Cozic, P., 2013. Fostering Research into Coupled Long-Term Dynamics of Climate, Land Use, Ecosystems and Ecosystem Services in the Central French Alps, in: Singh, S.J., Haberl, H., Chertow, M., Mirtl, M., Schmid, M. (Eds.), *Long Term Socio-Ecological Research*. Springer Netherlands, Dordrecht, pp. 485–504.
- Leadley, P., Proenca, V., Fernandez-Manjarres, J., Pereira, H.M., Alkemade, R., Biggs, R., Bruley, E., Cheung, W., Cooper, D., Figueiredo, J., Gilman, E., Guenette, S., Hurtt, G., Mbow, C., Oberdorff, T., Revenga, C., Scharlemann, J. P. W., Scholes, R., Smith, M.S., Sumaila, U.R., Walpole, M., 2014. Interacting Regional-Scale Regime Shifts for Biodiversity and Ecosystem Services. *BioScience* 64 (8), 665–679.
- Leibold, M.A., Holyoak, M., Mouquet, N., Amarasekare, P., Chase, J.M., Hoopes, M.F., Holt, R.D., Shurin, J.B., Law, R., Tilman, D., Loreau, M., Gonzalez, A., 2004. The metacommunity concept: a framework for multi-scale community ecology. *Ecology Letters* 7 (7), 601–613.
- O'Neill, R.V., Johnson, A.R., King, A.W., 1989. A hierarchical framework for the analysis of scale. *Landscape Ecol* 3 (3-4), 193–205.
- Pereira e Silva, Michele C., Semenov, A.V., Schmitt, H., van Elsas, Jan Dirk, Salles, J.F., 2013. Microbe-mediated processes as indicators to establish the normal operating range of soil functioning. *Soil Biology and Biochemistry* 57, 995–1002.
- Peterson, G., Allen, C.R., Holling, C., 1998. Ecological Resilience, Biodiversity, and Scale. *Ecosystems* 1 (1), 6–18.
- Pimm, S.L., 1984. The complexity and stability of ecosystems. *Nature* 307 (26), 321–326.
- Prober, S.M., Stol, J., Piper, M., Gupta, V., Cunningham, S.A., 2014. Towards climate-resilient restoration in mesic eucalypt woodlands: characterizing topsoil biophysical condition in different degradation states. *Plant Soil* 383 (1-2), 231–244.
- 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.
- Raudsepp-Hearne, C., Peterson, G.D., Bennett, E.M., 2010. Ecosystem service bundles for analyzing tradeoffs in diverse landscapes. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 107 (11), 5242–5247.
- Reyers, B., Biggs, R., Cumming, G.S., Elmqvist, T., Hejnowicz, A.P., Polasky, S., 2013. Getting the measure of ecosystem services: a social–ecological approach. *Frontiers in Ecology and the Environment* 11 (5), 268–273.

- Scheffer, M., Bascompte, J., Brock, W.A., Brovkin, V., Carpenter, S.R., Dakos, V., Held, H., van Nes, Egbert H., Rietkerk, M., Sugihara, G., 2009. Early-warning signals for critical transitions. *Nature* 461 (7260), 53–59.
- Scheffer, M., Carpenter, S., Foley, J.A., Folke, C., Walker, B., 2001. Catastrophic shifts in ecosystems. *Nature* 413, 591–596.
- Schirpke, U., Leitinger, G., Tasser, E., Schermer, M., Steinbacher, M., Tappeiner, U., 2013. Multiple ecosystem services of a changing Alpine landscape: past, present and future. *International Journal of Biodiversity Science, Ecosystem Services & Management* 9 (2), 123–135.
- Spears, B.M., Ives, S.C., Angeler, D.G., Allen, C.R., Birk, S., Carvalho, L., Cavers, S., Daunt, F., Morton, R.D., Pockock, Michael J. O., Rhodes, G., Thackeray, S.J., Cadotte, M., 2015. Effective management of ecological resilience - are we there yet? *J Appl Ecol* 52 (5), 1311–1315.
- Standish, R.J., Hobbs, R.J., Mayfield, M.M., Bestelmeyer, B.T., Suding, K.N., Battaglia, L.L., Eviner, V., Hawkes, C.V., Temperton, V.M., Cramer, V.A., Harris, J.A., Funk, J.L., Thomas, P.A., 2014. Resilience in ecology: Abstraction, distraction, or where the action is? *Biological Conservation* 177, 43–51.
- Walker, B., Holling, C., Carpenter, S.R., Kinzig, A., 2004. Resilience, Adaptability and Transformability in Sociol-ecological Systems. *Perspective. Ecology and Society* 9 (2), 5.
- Walker, B., Kinzig, A., Langridge, J., 1999. Plant Attribute Diversity, Resilience, and Ecosystem Function: The Nature and Significance of Dominant and Minor Species. *Ecosystems* 2 (2), 95–113.
- Walker, B., Salt, D., 2006. Resilience thinking. Sustaining Ecosystems and People in a Changing world. How can landscapes and communities absorb disturbance and maintain function. Island Press, Washington.

CHAPITRE 5 :

DIVERSITE FONCTIONNELLE DES COMMUNAUTES VEGETALES ET POTENTIELS DE RESILIENCE GENERALE



Ce chapitre a pour but d'étudier l'un des mécanismes sous-tendant la résilience générale des prairies, à savoir leur diversité fonctionnelle. Après avoir étudié la résilience spécifique de chaque service écosystémique (chapitre 4), nous faisons l'hypothèse que la diversité fonctionnelle d'une communauté végétale peut-être reliée à sa résilience générale en termes de fourniture de services écosystémiques par les traits fonctionnels utilisés pour modéliser ces services. Ce chapitre approfondit l'approche analytique présentée dans le chapitre 2, en proposant des indices à calculer pour chaque composante de la résilience et en présentant les résultats obtenus pour les prairies du Lautaret. Le but de ce chapitre est de développer des indicateurs de diversité fonctionnelle qui peuvent être reliés aux différentes composantes de la résilience (résistance, résilience, transition, transformation) afin de pouvoir les comparer entre les différents types de prairies. Plusieurs sous-questions guident cette analyse :

- Existe-t-il des différences entre types de gestion des prairies en termes de diversité fonctionnelle et comment celles-ci sont-elles reliées aux différentes composantes de la résilience ?
- Les résultats sont-ils cohérents entre les trois sites d'étude ?
- Existe-t-il des relations entre les différentes composantes de la résilience (synergies ou compromis) ?

Le chapitre 2 présente le concept de cette approche analytique en la découpant en deux approches parallèles, la première se basant sur des indices de diversités fonctionnelles et leur composante α et β , la deuxième se basant sur la redondance et la complémentarité des groupes fonctionnels. Les deux premières parties de ce chapitre présentent donc la méthode utilisée pour chacune de ces approches, c'est-à-dire les indices choisis, ainsi que les résultats obtenus. Une troisième partie synthétise l'ensemble de ces résultats et propose une discussion permettant de répondre aux questions soulevées dans ce chapitre.

5.1 – Première approche : dimension α et β de la diversité fonctionnelle

5.1.1 – Méthodes

5.1.1.1 – Indices de diversité

Un grand nombre d'indices de diversité fonctionnelle existe dans la littérature (voir notamment la revue par Mouchet et al., 2010). Cet article permet aux écologues de choisir des indices de diversité décrivant pleinement les trois facettes de la diversité fonctionnelle que sont la richesse, la divergence et la régularité fonctionnelles (Mason et al., 2005), tout en restreignant leur nombre (Mouchet et al., 2010). Tous les indices de diversité fonctionnelle prennent en compte les valeurs de traits de chaque espèce, en les utilisant directement dans leur formule, ou en se basant sur des matrices de distances ou des classifications hiérarchiques ; mais tous les indices ne tiennent pas compte de l'abondance relative des espèces composant les communautés. Or, les variations d'abondance relative des espèces constituent une des bases de notre approche (cf chapitres 2 et 4). Ainsi, afin de pouvoir évaluer la diversité fonctionnelle des communautés observées et des communautés simulées, il est nécessaire que les indices que nous utilisons tiennent compte de l'abondance des espèces. De plus, nous les voulons multi-traits, afin de pouvoir prendre en considération l'ensemble des traits utilisés dans les modèles de services (présentés en chapitre 3). Les traits choisis pour cette analyse sont les quatre traits présentés dans le chapitre 3, car ils sont tous utilisés dans au moins un modèle de service, à savoir la hauteur végétative (cm), la teneur en matière sèche des feuilles (LDMC, mg/g), la teneur en azote (LNC %) et en phosphore (LPC %) des feuilles.

L'indice qui nous a semblé le plus adapté pour respecter ces conditions est l'entropie quadratique de Rao – Q – (Rao, 1982). Cependant, selon Mouchet et al. (2010), il est préférable de l'associer à un autre indice pour une analyse complète de la diversité fonctionnelle car les deux indices se complètent dans l'évaluation des composantes de richesse

et divergence de la diversité fonctionnelle : il s'agit de la diversité fonctionnelle – FD – (Petchey et Gaston, 2002) (voir Tableau 5.1 pour les formules). De plus, cet indice est basé sur les propriétés topologiques d'un dendrogramme de classification fonctionnelle, ce qui nous permet d'avoir un lien avec la méthode appliquée pour la seconde approche basée sur la redondance et la complémentarité des groupes fonctionnels (présentée dans la partie 5.2 de ce chapitre).

Tableau 5.1 – Tableau présentant les formules des deux indices de diversités retenus pour notre analyse

Indices	Formules	Symboles
Q – entropie quadratique de Rao (Rao, 1982)	$Q = \sum_{i=1}^{N-1} \sum_{j=i+1}^N d_{ij} \cdot a_i \cdot a_j$	N : nombre d'espèces d _{ij} : dissimilarité entre les espèces i et j a _i , a _j : abondance relatives des espèces i et j
FD – diversité fonctionnelle (Petchey et Gaston, 2002)	$FD = i' \cdot h2$	i' : vecteur présence /absence de branche h2 : longueur de branche

Le pool d'espèces de chaque site (toutes trajectoires confondues) est utilisé pour calculer la matrice de distance qui permet de calculer l'indice de Rao (paramètre d_{ij}) et de réaliser une classification hiérarchique des espèces utile entre autres pour le calcul de l'indice de Petchey et Gaston.

L'indice de Rao correspond à « la différence moyenne entre deux individus sélectionnés aléatoirement » dans une communauté, avec remise (Botta-Dukát, 2005 ; Ricotta, 2005).

La diversité fonctionnelle de Petchey et Gaston quantifie la longueur totale des branches du dendrogramme fonctionnel. Il mesure « l'étendue de la complémentarité entre les valeurs des traits des espèces en estimant la dispersion des espèces dans un espace fonctionnel », un espace défini par les traits fonctionnels (Petchey et Gaston, 2002).

Ces deux indices sont utilisés pour calculer la diversité α de chaque communauté, ainsi que la diversité β entre les communautés d'une même méta-communauté. Ces calculs méritent d'être quelques peu détaillés.

Le calcul de la diversité α est réalisé pour chaque parcelle dans chaque trajectoire (communautés observées) et pour chaque communauté simulée (20000 itérations) dans chaque trajectoire (communautés simulées). Il est donc possible de comparer statistiquement les valeurs de diversité entre les trajectoires et les sites. Mais, selon Jost (2007), il est nécessaire de réaliser une transformation sur les indices de diversités, afin d'obtenir leurs « nombres équivalents », qui permettent d'avoir une valeur de β indépendante de la valeur α , pour pouvoir comparer entre eux les indices α et les comparer aux indices β . En effet, il a été montré que ce ne sont pas les valeurs des indices de diversité en elles-mêmes qui correspondent à la notion de diversité des écologues, mais bien leurs nombres équivalents, ou nombre de Hill, qui obéissent au principe de réplification (le principe de réplification affirme que « si l'on a N assemblages également larges et divers sans aucune espèce en commun, la diversité du regroupement des N assemblages doit valoir N fois la diversité d'un seul assemblage ») (Hill, 1973 ; Jost 2006 ; Chao et al., 2010 ; Chiu and Chao, 2014). Ainsi, selon Jost (2007), il est nécessaire d'appliquer une transformation à l'indice de Rao, alors que l'indice de Petchey et Gaston peut être utilisé tel quel. La transformation à appliquer à l'indice de Rao est la suivante :

$$Qe = \frac{1}{1 - Q/d_{max}}$$

avec d_{max} , la distance maximale de la matrice de distances (Ricotta et Szeidl, 2009 ; de Bello et al., 2010). Enfin, nous nous référons à Chalmandrier et al. (2015) qui proposent d'utiliser la loi multiplicative pour partitionner la diversité. Ainsi,

$$\beta = \frac{\gamma}{\bar{\alpha}}$$

avec $\bar{\alpha}$, la moyenne des indices α par communauté, et γ la diversité fonctionnelle à l'échelle du paysage (c'est-à-dire du site).

Le logiciel R a été l'outil de calcul de ces indices pour obtenir une valeur de diversité α et γ : un code a été créé pour le calcul de l'indice Q, et la fonction *treedive* du package *vegan* a été utilisée pour le calcul de l'indice FD. La transformation de l'indice Q (en son nombre équivalent) et le calcul des diversités β ont été réalisés avec le logiciel Excel.

5.1.1.2 – Tests statistiques

Les valeurs des indices sont représentées par des graphiques de type boîtes à moustaches qui décrivent les distributions des indices pour chaque trajectoire et chaque site. Les résultats des tests statistiques sont présentés directement sur les graphiques.

Différents tests sont réalisés. Pour commencer, à l'échelle du site, des tests de comparaison des distributions entre trajectoires (d'un même site) sont effectués à l'aide, selon la distribution valeurs d'indices :

- d'une ANOVA à un facteur sur l'ensemble des trajectoires d'un site pour tester s'il y a au moins deux trajectoires dont les moyennes sont significativement différentes ; si l'ANOVA est positive, de tests de Student pour tester les différences entre chaque paire de trajectoires ; dans le cas où les indices ont une distribution normale ;
- dans le cas où les indices ne suivent pas une loi normale, la même logique est suivie avec des tests non paramétriques que sont les tests de Kruskal-Wallis (pour remplacer l'ANOVA) et de Mann-Whitney-Wilcoxon (pour remplacer les tests de Student).

L'étape suivante consiste à analyser, à l'échelle du site du Lautaret dans son ensemble, si ce sont les trajectoires ou les sites qui expliquent le plus les variations des indices, et si leur

interaction a un effet sur cette distribution. Pour cela, nous avons réalisé des modèles linéaires pour chacun des indices, dont les variables explicatives sont les trajectoires, les sites, et leur interaction (sous R, *anova(lm(modèle))*, après vérification des résidus), afin de savoir sur quelle(s) variable(s) explicative(s) il est intéressant de se pencher pour déceler des différences d'indices (entre les trajectoires, entre les sites, ou entre les deux – test de Student ou de Mann-Whitney-Wilcoxon selon la (non)-normalité des indices) et pouvoir ensuite en tirer des conclusions en termes de résilience.

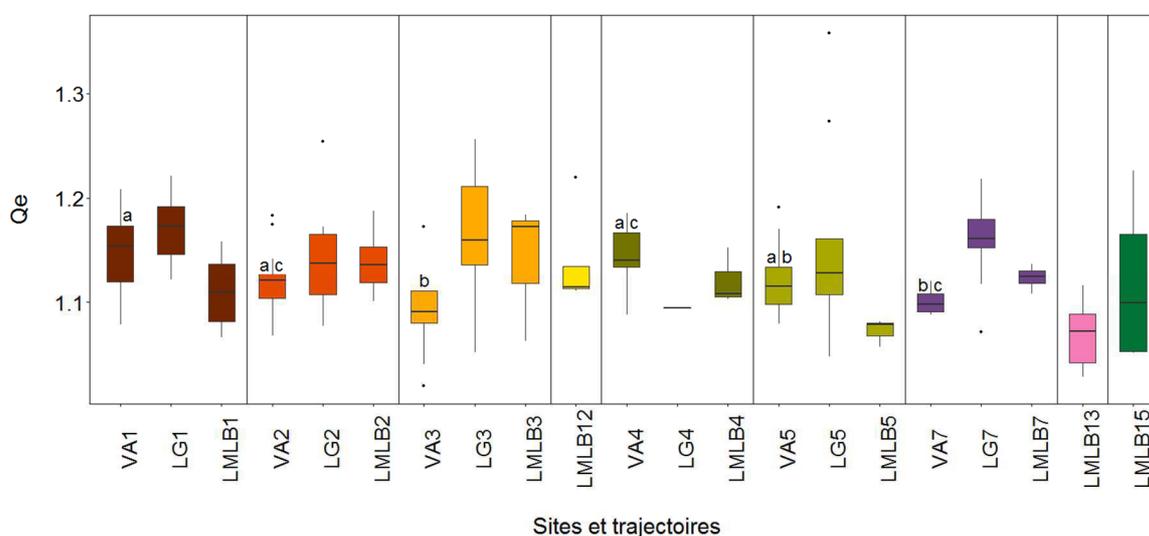
5.1.2 – Résultats

Les valeurs des deux indices évalués à l'échelle de la communauté (indices α), pour les communautés observées puis pour les communautés simulées, et entre communautés (indices β), sont présentées dans les Figures 5.2, 5.3, 5.6, 5.7, 5.10 et 5.11 (graphique boîtes à moustaches lorsque les indices sont évalués pour chaque parcelle, histogrammes lorsqu'il n'y a qu'une valeur d'indice ou pour la dimension β).

5.1.2.1 – Résistance

5.1.2.1.1 – Nombre équivalent de l'indice de Rao

Figure 5.2 – Graphique boîtes à moustaches représentant les valeurs du nombre équivalent de l'indice de Rao selon les trajectoires (communautés observées) pour les trois sites du Lautaret : les résultats des tests statistiques sont indiqués en cas de significativité dans la partie supérieure du graphique ; lorsqu'il n'y a pas de lettres, c'est qu'aucune différence significative n'a été trouvée entre les trajectoires du site concerné



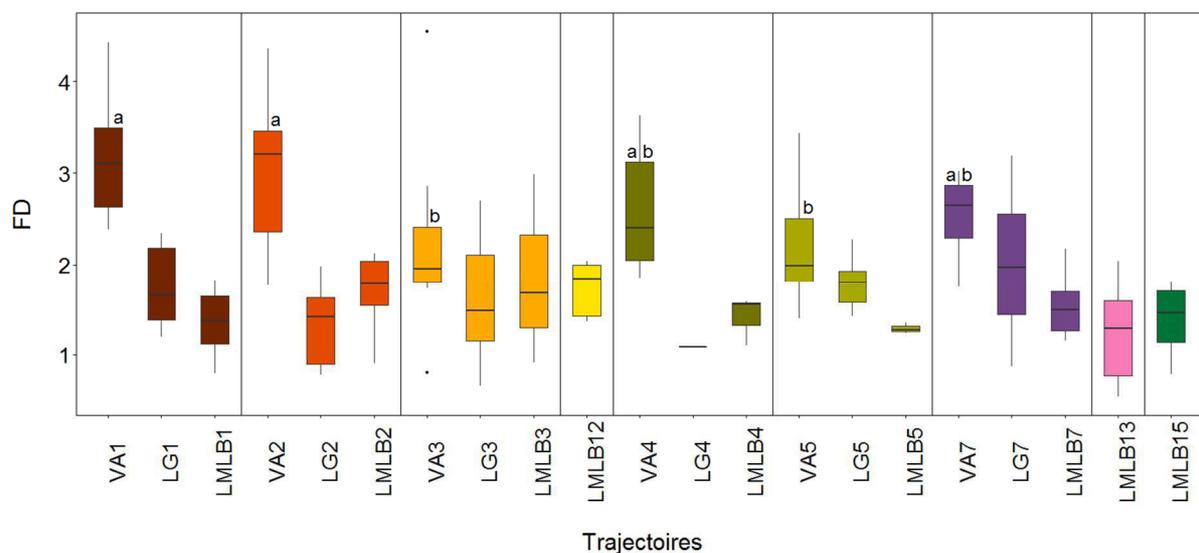
L'ANOVA à deux facteurs indique un effet significatif du site (valeur-p = 0,0001) : de manière générale, les communautés végétales de La Grave (moyenne = 1,16) ont une valeur de diversité fonctionnelle plus forte (différences significatives ; La Grave – Villar d'Arène, valeur-p = 0,001 ; La Grave – Le Monétier-les-Bains, valeur-p = 0,0004) que celles de Villar d'Arène et du Monétier-les-Bains, qui sont équivalentes.

L'ANOVA à un facteur réalisée sur les nombres équivalent de l'indice de Rao à Villar d'Arène montre qu'il y a des différences significatives entre trajectoires (valeur-p : 0,007). La trajectoire T3 (anciennes terrasses pâturées) est celle qui a la valeur significativement la plus faible pour cet indice. En particulier, elle diffère significativement des deux autres trajectoires de sa méta-communauté, dont la trajectoire T1 (anciennes terrasses fauchées et fertilisées) est la trajectoire qui a l'indice significativement le plus élevé. Les autres trajectoires ont des niveaux

intermédiaires de valeur d'indice de Rao, avec des valeurs hautes pour T2 et T4 (prairies de fauche ; pas de différences significatives avec T1 mais différentes de T3) et une tendance basse pour T7 (alpages ; pas de différence significative avec T3, mais différente de T1) ; la trajectoire T5 (anciennes prairies fauchées aujourd'hui pâturées) n'étant significativement différente d'aucune autre trajectoire, elle se situe donc à un niveau intermédiaire de diversité fonctionnelle. A La Grave et au Monétier-les-Bains, il est impossible de définir quelles sont les trajectoires les plus ou les moins résistantes, puisqu'aucune différence significative n'est décelée (respectivement, valeur-p de l'ANOVA = 0,97, valeur-p du test de Kruskal-Wallis = 0,14).

5.1.2.1.2 – Indice de Petchey et Gaston

Figure 5.3 – Graphique boîtes à moustaches représentant les valeurs de l'indice de Petchey et Gaston selon les trajectoires (communautés observées) pour les trois sites du Lautaret : les résultats des tests statistiques sont indiqués en cas de significativité dans la partie supérieure du graphique ; lorsqu'il n'y a pas de lettres, c'est qu'aucune différence significative n'a été trouvée entre les trajectoires du site concerné



L'ANOVA à deux facteurs détecte un effet de l'interaction trajectoire/site (valeur-p = 0,049). Toutes les combinaisons de trajectoires et sites possibles sont soumises à des tests de Student (voir Tableau résultats en annexe), desquels il ressort que Villar d'Arène a les plus fortes valeurs de l'indice de Petchey et Gaston. En effet, presque 70% des différences sont significatives entre les trajectoires de Villar d'Arène et celles de La Grave et Le Monétier-les-Bains, alors que seulement 4 cas sur 45 diffèrent entre La Grave et Le Monétier-les-Bains. En particulier, les prairies fauchées de Villar d'Arène (trajectoires T1, T2 et T4) sont significativement différentes de toutes les trajectoires à La Grave et Le Monétier-les-Bains (sauf de T3 au Monétier-les-Bains) et présentent les plus fortes valeurs d'indice de Petchey et Gaston à l'échelle du Lautaret. A l'inverse, la trajectoire T2 à La Grave et les trajectoires T1, T5 et T13 au Monétier-les-Bains sont significativement différentes de l'ensemble des trajectoires de Villar d'Arène de par leurs faibles valeurs de diversité fonctionnelle selon cet indice.

Comme cela a été le cas pour le nombre équivalent de l'indice de Rao, les ANOVA à un facteur réalisées sur chacun des trois sites pour l'indice de Petchey et Gaston montrent qu'il y a des différences significatives entre trajectoires uniquement à Villar d'Arène (valeur-p Villar d'Arène = 0,04 ; valeur-p La Grave = 0,23 ; valeur-p Le Monétier-les-Bains = 0,56). Les résultats des tests de Student pour chaque paire de trajectoires à Villar d'Arène concernant l'indice de Petchey et Gaston permettent d'arriver au classement suivant : les prés de fauches sur terrasses (T1 et T2) sont les trajectoires aux plus fortes diversités fonctionnelles, les trajectoires T4 et T7 ont des valeurs intermédiaires et les anciennes fauches aujourd'hui pâturées (T3 et T5) sont les moins diverses fonctionnellement.

5.1.2.1.3 – Récapitulatif des résultats et comparaison des deux indices

Tableau 5.4 – Groupes de trajectoires observés dans chacun des sites selon leur résistance : les trajectoires en haut du classement dans le sens de lecture sont les moins résistantes, celles en bas du classement sont les plus résistantes

Site	Indices	Groupes de trajectoires
Villar d'Arène	Q (Rao)	T3 < T7 < T5 < T2, T4 < T1
	FD (Petchey et Gaston)	T3 < T5, T7 < T4 < T2 < T1
La Grave	Pas de différences significatives	
Le Monétier-les-Bains	Pas de différences significatives	

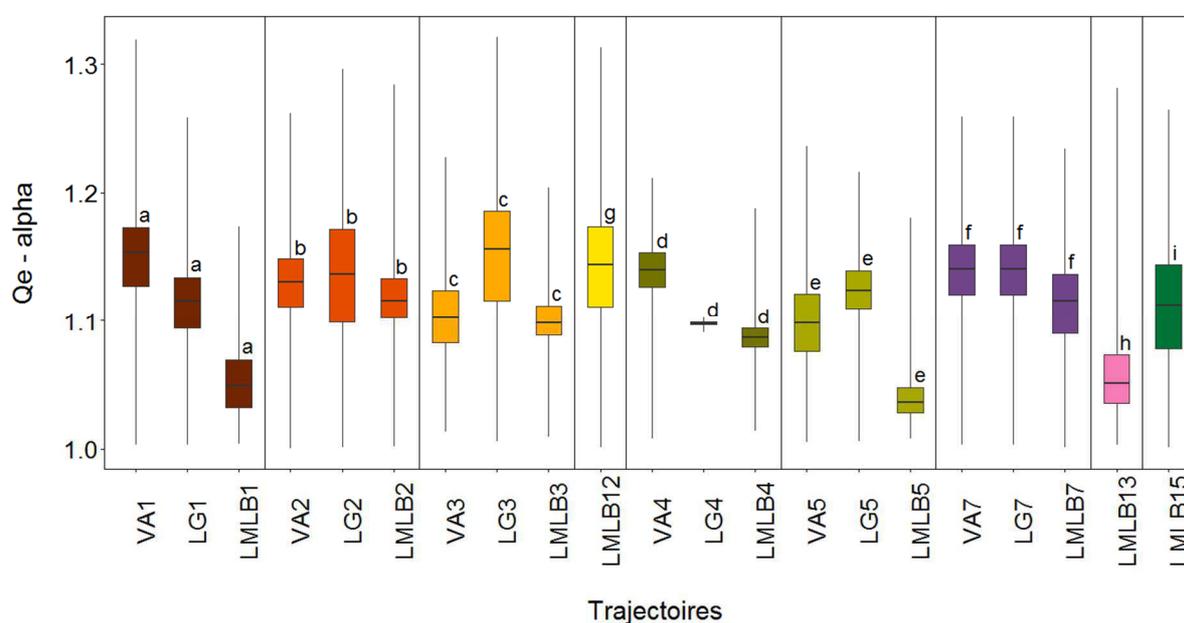
Ces indicateurs permettent d'estimer le potentiel de résistance des trajectoires, qu'il est donc possible de classer en fonction de ces potentiels (Tableau 5.4). Le premier constat qu'amènent à faire ces résultats est qu'il n'existe des différences significatives entre trajectoires en termes de résistance générale des services écosystémiques que pour le site de Villar d'Arène. Pour ce site, les résultats obtenus selon les deux indices sont assez bien corrélés ($R^2 = 0,37$) : les classements de trajectoires obtenus par les deux indices permettent de conclure que les prairies de fauche fertilisées (T1) sont les plus diverses fonctionnellement, et donc considérées comme les plus résistantes, alors que les anciennes terrasses aujourd'hui pâturées (T3) le sont le moins. La méta-communauté T-1-2-3 (anciennes zones de labour) rassemble donc les deux extrêmes en termes de résistance à Villar d'Arène.

A l'échelle du Lautaret, Le Monétier-les-Bains apparaît comme le site dont les services écosystémiques sont les moins résistants, alors que Villar d'Arène et La Grave ont des indices de résistance plus forts et équivalents.

5.1.2.2 – Résilience

5.1.2.2.1 – Nombre équivalent de l'indice de Rao

Figure 5.5 – Graphique représentant le nombre équivalent de l'indice de Rao en fonction des communautés simulées à Villar d'Arène sous forme de boîtes à moustache : pour représenter les données dans ce graphique, les quantiles ont préalablement été calculés et délimitent les différentes parties de chaque boîte à moustache ; les résultats des tests statistiques sont indiqués en cas de significativité dans la partie supérieure du graphique



Les analyses intra-site/inter-trajectoires montrent que pour chaque site, chacune des trajectoires est différente des autres, ce qui permet de faire un classement des trajectoires en fonction de leur valeur du nombre équivalent de l'indice de Rao, de la plus faible à la plus forte :

- à Villar d'Arène : T5 < T3 < T7 < T2 < T4 < T1
- à La Grave : T4 < T1 < T5 < T2 < T7 < T3
- au Monétier-les-Bains : T5 < T1 < T13 < T4 < T3 < T15 < T7 < T2 < T12

Attention cependant à nuancer le résultat de la trajectoire T4 à La Grave, puisque les communautés simulées n'ont été construites qu'à partir d'une seule parcelle observée, il n'est

donc pas étonnant que la trajectoire ait une faible valeur de diversité fonctionnelle. Aucun patron cohérent ne ressort en comparant les classements d'un site à l'autre.

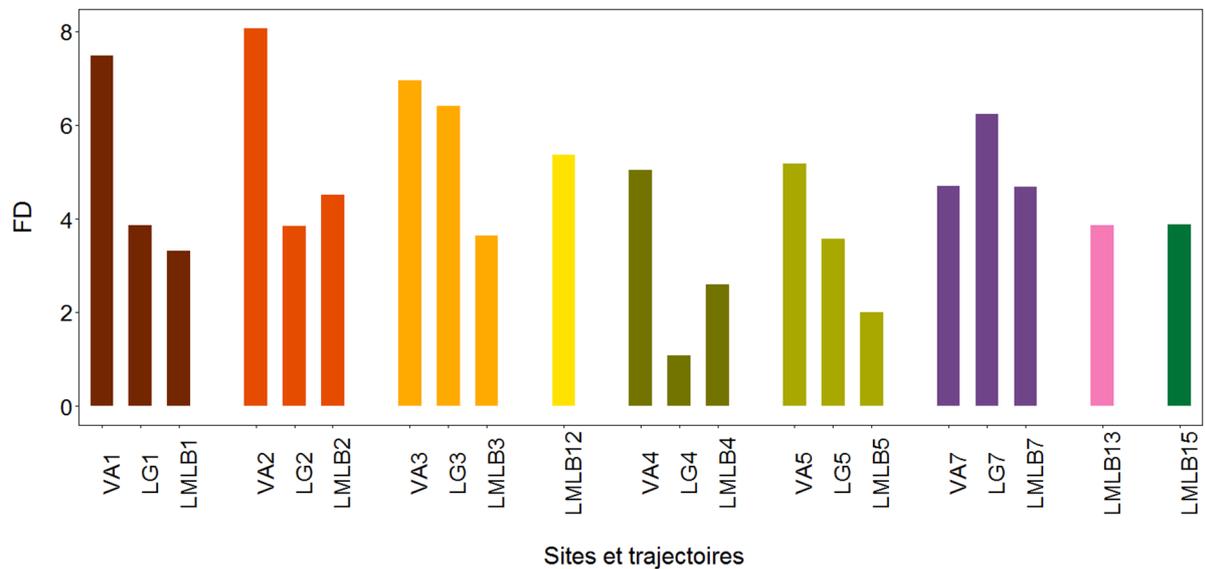
L'analyse inter-sites permet de dire que Le Monétier-les-Bains est le site qui présente de manière générale les valeurs d'indice de Rao (des communautés simulées) les plus faibles, alors que les valeurs de Villar d'Arène et La Grave sont plus élevées.

5.1.2.2.2 – Indice de Petchey et Gaston

Pour cet indice, une seule valeur est disponible par trajectoire et par site. En effet, un seul dendrogramme est réalisé par site, avec toutes les espèces présentes sur ce site. Dans les communautés observées, uniquement une partie des espèces sont présentes, et ce sous-échantillon d'espèces est différent entre toutes les parcelles. Ainsi, pour chaque parcelle, c'est un sous-ensemble de branches différent qui permet d'estimer l'indice de Petchey et Gaston ; pour chaque trajectoire, il y a donc autant de valeurs de l'indice que de parcelles. En revanche, pour les communautés simulées, toutes les simulations pour une même trajectoire sont définies par les mêmes espèces (qui correspondent à l'ensemble des espèces ayant été observées dans au moins une des parcelles au sein de la trajectoire correspondante). C'est donc 20000 fois le même sous-ensemble de branches qui aboutit à 20000 fois la même valeur de FD.

Les valeurs de l'indice de Petchey et Gaston estimées pour les communautés simulées sont présentées dans la Figure 5.6.

Figure 5.6 – Histogramme présentant les valeurs de l'indice de Petchey et Gaston pour les communautés simulées par trajectoire pour les trois sites



Comme ces valeurs sont uniques, aucun test statistique ne permet de les comparer. Il est donc possible au mieux de les regrouper lorsque les valeurs sont assez proches entre elles et assez éloignées de celles d'autres groupes. Pour Villar d'Arène, les trajectoires T4, T5 et T7 (sols qui n'ont jamais été labourés) peuvent être regroupées car elles présentent les plus faibles valeurs de diversité fonctionnelle, alors qu'il semble possible de classer les autres trajectoires, anciennes terrasses, en partant de T3, puis T1 pour aller à T2, aux valeurs de diversité fonctionnelle élevées. A La Grave, il est assez clair que trois groupes peuvent être distingués : T4 (prairies de fauche) est la trajectoire à la plus faible valeur de diversité fonctionnelle (attention cependant à nuancer ce résultat de par la construction de cette communauté simulée), suivie par les trajectoires T1, T2 (anciennes terrasses fauchées) et T5 (pâturages sur anciennes zones de fauche), formant un groupe aux valeurs intermédiaires, puis par les trajectoires T3 et T7 (pâturages, sur anciennes terrasses et en alpage), aux plus fortes valeurs pour le site de La Grave. Pour Le Monétier-les-Bains, il semble possible de schématiser les résultats de la manière suivante : $T5 < T4 < T1 \sim T3 \sim T13 \sim T15 < T2 \sim T7 < T12$. Pour cet indice non plus, il n'y a pas de patron apparent entre les classements pour les trois sites. En revanche, il semble possible de d'opposer le site de Villar d'Arène, qui a la moyenne de

diversité fonctionnelle la plus élevée, à La Grave et Le Monétier-les-Bains, qui ont des moyennes d'indice de Petchey et Gaston plus faibles et assez proches.

5.1.2.2.3 – Récapitulatif des résultats et comparaison des deux indices

Tableau 5.7 – Groupes de trajectoires observés dans chacun des sites selon leur résilience : les trajectoires en haut du classement dans le sens de lecture sont les moins résilientes, celles en bas du classement sont les plus résilientes

Site	Indices	Groupes de trajectoires
Villar d'Arène	Q (Rao)	T5 < T3 < T7 < T2 < T4 < T1
	FD (Petchey et Gaston)	T4, T5, T7 < T3 < T1 < T2
La Grave	Q (Rao)	T4 < T1 < T5 < T2 < T7 < T3
	FD (Petchey et Gaston)	T4 < T1, T2, T5 < T3, T7
Le Monétier-les-Bains	Q (Rao)	T5 < T1 < T13 < T4 < T3 < T15 < T7 < T2 < T12
	FD (Petchey et Gaston)	T5 < T4 < T1, T3, T13, T15 < T2, T7 < T12

Ces indicateurs permettent d'estimer le potentiel de résilience des trajectoires, qu'il est donc possible de classer en fonction de ces potentiels (Tableau 5.7).

D'un site à l'autre, les profils de résilience générale des services écosystémiques sont différents : les trajectoires apparaissant les moins résilientes sur un site ne le sont pas pour les deux autres, les groupes de trajectoires ne se retrouvent pas d'un site à l'autre (peu importe l'indice considéré).

Les valeurs des deux indices sont corrélées à La Grave ($R^2 = 0,69$) et Le Monétier-les-Bains ($R^2 = 0,64$) ; les classements des trajectoires sont assez concordants. A La Grave, les résultats indiquent que les prairies actuellement fauchées (T1, T2 et T4) sont moins résilientes que les

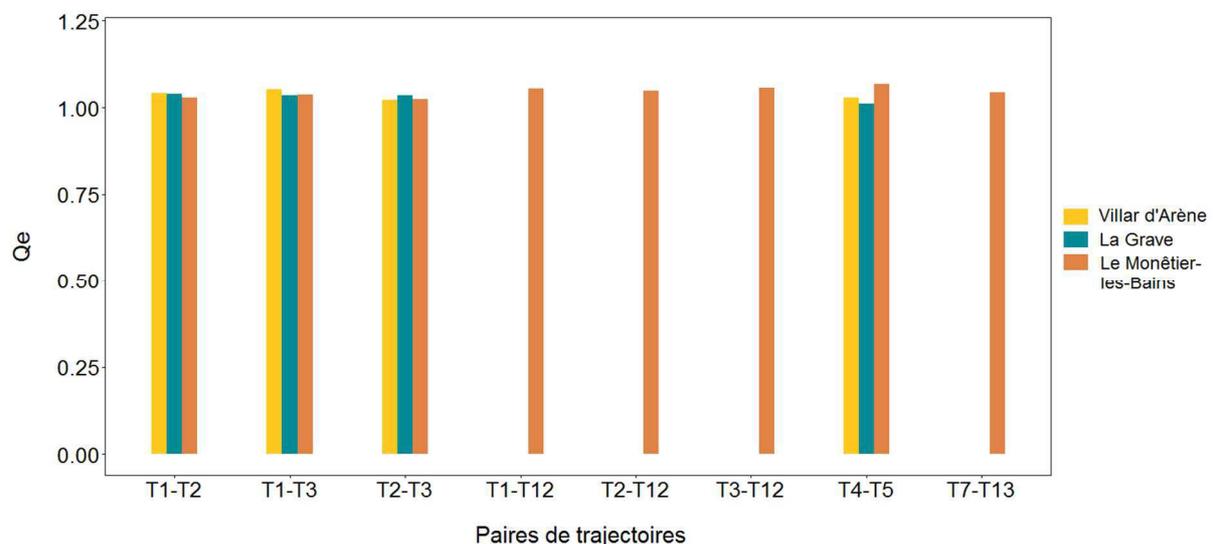
prairies actuellement pâturées (T3, T5 et T7). En revanche au Monétier-les-Bains, aucun lien n'est décelable entre l'utilisation des terres et les potentiels de résilience des prairies. Au contraire à Villar d'Arène, les deux indices donnent des informations différentes ($R^2 < 0,01$) : selon l'indice de Rao, c'est la gestion actuelle des prairies qui détermineraient les valeurs de potentiels de résilience (plus faibles pour les pâtures que pour les prairies de fauche), alors que selon l'indice de Petchey et Gaston, il semble que ce soit les pratiques agricoles passées qui contrôlent les valeurs de potentiels de résilience (plus faibles pour les anciennes prairies de fauche – et alpages – que pour les anciennes terrasses).

Au vu des résultats à l'échelle du Lautaret, il semble que la tendance soit : Le Monétier-les-Bains est le site dont les services seraient les moins résilients, suivi de La Grave, et Villar d'Arène serait le site dont les services seraient les plus résilients.

5.1.2.3 – Transition

5.1.2.3.1 – Nombre équivalent de l'indice de Rao

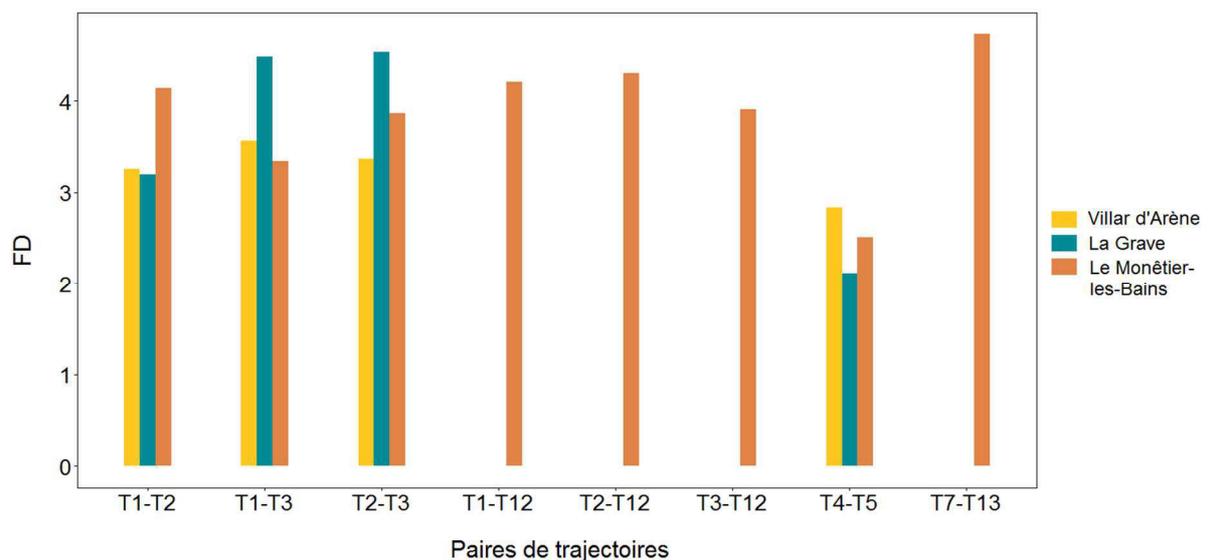
Figure 5.8 – Histogramme présentant les valeurs de la dimension β du nombre équivalent de l'indice de Rao pour les paires de communautés observées au sein d'une même méta-communauté pour les trois sites



Les valeurs β pour l'indice de Rao sont équivalentes à la fois pour chacune des paires de trajectoires d'un même site, et d'un site à l'autre. De plus, il est possible d'affirmer que ces valeurs β sont faibles (en effet, selon Chalmandrier et al. (2015) : $1 < \beta < \text{nombre de parcelles comparées}$; ce nombre de parcelles varie entre 6 pour la paire T4-T5 au Monétier-les-Bains et 25 pour la paire T1-T2 à Villar d'Arène). Ces résultats indiquent que les trajectoires composant chacune des paires que nous avons comparées sont fonctionnellement proches l'une de l'autre (valeurs β faibles) et qu'il n'y a pas de paires de trajectoires plus ou moins proches que d'autres, dans le sous-ensemble de paires de trajectoires considéré. L'indice de Rao permet de conclure que les communautés d'une même méta-communauté ont un pool fonctionnel similaire.

5.1.2.3.2 – Indice de Petchey et Gaston

Figure 5.9 – Histogramme présentant les valeurs de la dimension β de l'indice de Petchey et Gaston pour les paires de communautés observées au sein d'une même méta-communauté pour les trois sites



Les résultats obtenus avec l'indice de Petchey et Gaston amènent à des conclusions différentes des résultats concernant l'indice de Rao. Les valeurs de β de l'indice de Rao indiquent que les communautés diffèrent (plus ou moins) les unes des autres pour les paires testées. Par exemple à La Grave, les paires de trajectoires sur terrasses (T1-T3 et T2-T3) ont une valeur β similaire (environ 4,5), alors que les deux autres paires de trajectoires testées ont une valeur β de FD plus faible (surtout pour les anciens prés de fauche ; paire T4-T5). Ceci indique que les communautés de différentes trajectoires à La Grave sont plus similaires au sein de la méta-communauté des anciens prés de fauche qu'au sein de la méta-communauté des anciens labours, pour laquelle les deux trajectoires actuellement fauchées (T1 et T2) se ressemblent plus entre elles qu'elles ne ressemblent aux parcelles aujourd'hui pâturées (T3). Le même résultat s'observe sur les deux autres sites en ce qui concerne la méta-communauté des anciens prés de fauche (T4-5) qui est celle avec les communautés les plus similaires (plus faibles valeurs β). En revanche, ce qu'il se passe au sein des méta-communautés des anciens labours diffère d'un site à l'autre : alors que T3 semble être la communauté la plus différente à La Grave, il s'agirait de la plus similaire fonctionnellement des autres communautés au Monétier-les-Bains (les valeurs β des trois paires de trajectoires avec la trajectoire T3 sont les plus faibles) ; à Villar d'Arène, les valeurs β des trois paires de cette méta-communauté sont équivalentes. Les communautés d'alpages (T7 et T13) sont les communautés les plus différentes au Monétier-les-Bains, en ce qui concerne les paires de communautés testées.

Les valeurs moyennes de β par site sont assez proches entre les trois communes (3,3 pour Villar d'Arène, 3,6 pour La Grave et 3,9 pour Le Monétier-les-Bains), mais la différence entre Villar d'Arène et Le Monétier-les-Bains semble suffisante pour dire que les communautés de Villar d'Arène sont plus similaires entre elles d'un point de vue fonctionnel que ne le sont les communautés du Monétier-les-Bains (pour les paires de communautés testées).

5.1.2.3.3 – Récapitulatif des résultats et comparaison des deux indices

Tableau 5.10 – Groupes de trajectoires observés dans chacun des sites selon leur capacité de transition : les trajectoires en haut du classement dans le sens de lecture sont les moins résistantes, celles en bas du classement sont les plus résistantes

Site	Indices	Groupes de paires de trajectoires
Villar d'Arène	Q (Rao)	Pas de différences significatives
	FD (Petchey et Gaston)	T1/2/3 < T4-T5
La Grave	Q (Rao)	Pas de différences significatives
	FD (Petchey et Gaston)	T3-T1/2 < T1-T2 < T4-T5
Le Monétier-les-Bains	Q (Rao)	Pas de différences significatives
	FD (Petchey et Gaston)	T7-T13 < T2-T1/3, T12-T1/2/3 < T1-T3 < T4-T5

Ces indicateurs permettent d'estimer le potentiel de transition entre les trajectoires d'une même méta-communauté ; il est donc possible de classer les paires de trajectoires testées en fonction de ces potentiels (Tableau 5.10).

Pour les trois sites, il n'est pas possible d'obtenir des classements de trajectoires concordants du fait que les valeurs d'indices de Rao ne différencient pas les paires de trajectoires. La suite de l'analyse intra-site est donc basée uniquement sur l'indice de Petchey et Gaston.

A Villar d'Arène, les deux méta-communautés se distinguent en termes de capacité de transition entre les communautés qui les composent : la valeur de la dimension β de la diversité fonctionnelle est plus faible entre les anciennes prairies de fauches (T4 et T5) qu'entre les anciennes terrasses (T1, T2 et T3), indiquant que les anciennes prairies de fauches se ressemblent plus d'un point de vue fonctionnel que ne se ressemblent les anciennes terrasses, et donc que la transition de la trajectoire T4 (fauche) vers la trajectoire T5 (pâturage

– une transition dans l’autre sens n’a pas été observée sur le site d’étude, bien qu’elle soit possible expérimentalement – Lochon (mémoire de master, 2015)) est plus aisée que les transitions de la trajectoire T1 (fauche et fertilisation) vers T2 (fauche) ou T3 (pâturage), et de la trajectoire T2 vers la trajectoire T3 (les transitions inverses n’ont pas été observées sur le site d’étude).

A La Grave et Le Monétier-les-Bains, la capacité de transition la plus forte est aussi celle concernant la méta-communauté des anciennes prairies de fauches (de T4 vers T5 ; la transition de T5 vers T4 est possible expérimentalement – Lochon (mémoire de master, 2015) – mais n’a été observée sur aucun des trois sites dans les conditions récentes de gestion). En ce qui concerne les trajectoires de la méta-communauté des anciennes zones de labour, les capacités de transition d’une trajectoire à l’autre varient selon les sites. Nous notons aussi qu’au Monétier-les-Bains, les communautés correspondant à des zones d’embroussaillage (T12 et T13) apparaissent dans les paires de communautés aux plus faibles capacités de transition (donc plus forte divergence fonctionnelle), ce qui reflète des effets fonctionnels marqués de l’embroussaillage sur la composition fonctionnelle des communautés de prairies (T12 ; incorporation d’espèces plus exploitatrices telles que *Cirsium eriophyllum* ou *Verbascum nigrum*) ou d’alpages (T13 ; prise de dominance par des espèces conservatrices telles que *Brachypodium pinnatum* ou *Carex ericetorum*).

5.1.3 – Discussion

En ce qui concerne les différentes composantes de la résilience générale des services écosystémiques étudiées dans cette première partie, commençons par décrire les différences inter-sites (sur les valeurs moyennes des indices et les classements de trajectoires). Il apparaît que le site du Monétier-les-Bains est le site qui a les valeurs d'indicateurs les plus faibles pour les potentiels de résistance et de résilience, alors que la capacité de résilience de Villar d'Arène est la plus forte, suivie par celle de La Grave). Aucune différence significative n'est décelable entre les sites en ce qui concerne la capacité de transition entre les communautés d'une même méta-communauté. La comparaison des classements (quand ils existent) de trajectoires entre les sites pour les trois composantes montre qu'aucune ressemblance entre les comportements des trajectoires n'est notable, hormis pour l'indice de transition qui montre que la transition la plus aisée est celle entre communautés d'anciens prés de fauche (T4 et T5) pour les trois sites.

Ensuite, récapitulons (grâce au Tableau 5.11) les classements des trajectoires en fonction des différentes composantes de la résilience pour chacun des sites (analyse intra-site).

Tableau 5.11 – Tableau récapitulant les regroupements/classements des trajectoires selon les indices des trois composantes de la résilience pour chaque site : le sens de la flèche indiquée à droite du tableau est valable pour toutes les cases du tableau

	Q - résistance	FD - résistance	Q - résilience	FD - résilience	Q - transition	FD - transition
Villar d'Arène	T3 T7 T5 T2, T4 T1	T3 T5, T7 T4, T2 T1	T5 T3 T7 T2 T4 T1	T4, T5, T7 T3 T1 T2	T1/2/3, T4-T5	T1/2/3 T4-T5
La Grave	T1, T2, T3, T4, T5, T7		T4 T1 T5 T2 T7 T3	T4 T1, T2, T5 T3, T7	T1/2/3, T4-T5	T3-T1/2 T1-T2 T4-T5
Le Monétier- les-Bains	T1, T2, T3, T4, T5, T7,T12, T13, T15		T5 T1 T13 T4 T3 T15 T7 T2 T12	T5 T4 T1, T3, T13, T15 T2, T7 T12	T1/2/3, T4-T5	T7-T13 T2-T1/3, T12-T1/2/3 T1-T3 T4-T5



Des différences significatives entre les trajectoires (ou paires de trajectoires pour l'indice de transition) sont présentes pour les trois indices à Villar d'Arène, et pour deux indices sur trois à La Grave et Le Monétier-les-Bains (indices de résilience et de transition).

Les deux indices estimant le potentiel de résistance ne donnent pas exactement les mêmes résultats à Villar d'Arène, mais les tendances sont que la diversité fonctionnelle est la plus faible dans les anciennes terrasses aujourd'hui pâturées (T3) alors qu'elle est la plus élevée dans les anciennes terrasses aujourd'hui fauchées et fertilisées (T1). Ces résultats sont en adéquation avec les résultats de Tasser & Tappeiner (2002) et Quétier et al. (2007b), qui montrent que dans les prairies semi-naturelles où les pratiques agricoles traditionnelles sont abandonnées pour laisser place notamment au pâturage, les diversités spécifiques et fonctionnelles subissent de fortes diminutions.

Pour La Grave et Le Monétier-les-Bains, toutes les trajectoires ont une capacité de résistance équivalente, alors qu'elles se distinguent en termes de résilience : l'hypothèse qui peut être avancée à La Grave est que la fourniture de services écosystémiques des prairies fauchées (T1, T2 et T4) est moins résiliente que celle des pâtures (T3, T5 et T7) ; au Monétier-les-Bains en revanche, aucune explication liée à l'utilisation des terres, actuelles ou passées, ne permet d'interpréter les différences d'indices de résilience entre les trajectoires. A Villar d'Arène, ce sont approximativement les deux mêmes groupes de trajectoires qui se retrouvent entre les indices de résistance et de résilience : les prairies de fauche (T1, T2 et T4) sont plus résistantes et plus résilientes que les pâtures (T3, T5 et T7). Ce résultat se base sur les deux indices pour la résistance, mais uniquement sur l'indice de Rao en ce qui concerne la résilience ; les indices étant plutôt bien corrélés généralement, il est possible de considérer que c'est la gestion actuelle des prairies qui contrôlent les potentiels de résistance et de résilience à Villar d'Arène et celui de résilience à La Grave (bien qu'avec des tendances inverses). Enfin en termes de capacité de transition, elle est la plus forte sur les trois sites pour la méta-communauté T4-5, c'est-à-dire que les transitions sont plus aisées pour les communautés sur d'anciennes zones de fauches (T4-5) que pour celles sur d'anciennes terrasses (T1-2-3/T1-2-3-12) (conclusion tirée par l'indice de Petchey et Gaston, puisqu'aucune différence significative n'est décelée

avec l'indice de Rao). De plus, au Monétier-les-Bains, les indices de transition concernant les zones embroussaillées (trajectoires T12 et T13) sont les plus faibles.

Il semble donc que les utilisations des terres actuelles expliqueraient plutôt les différences de résistance et résilience (respectivement, pour Villar d'Arène et pour Villar d'Arène et La Grave), alors que, à l'exception du cas de l'embroussaillage, les utilisations des terres passées expliqueraient les différences de capacités de transition (pour les trois sites).

Ces résultats (récapitulés dans le Tableau 5.11) permettent aussi de répondre à la question « Existe-t-il des compromis ou des synergies entre les différentes composantes de la résilience ? ». La réponse concernant les trois composantes testées dans cette première partie semble être non. En effet, la seule relation visible entre la résistance et la résilience est à Villar d'Arène, où les deux mêmes groupes de trajectoires se retrouvent entre les deux indices. Pour La Grave et Le Monétier-les-Bains, comme il n'y a pas de différence significative entre les différents types de prairies pour les deux indices calculés à l'échelle des communautés observées (résistance) mais qu'il y en a pour les deux indices calculés à l'échelle des communautés simulées (résilience), aucune relation n'est identifiable entre les deux composantes. Etant donné que ce sont les utilisations des terres actuelles qui expliquent les profils de résistance et résilience des trajectoires à Villar d'Arène et La Grave, alors que ce sont les utilisations des terres passées qui expliquent leurs profils de transition, il n'y a pas de relation entre les deux premières composantes et cette dernière. Même si aucune explication n'a été trouvée pour le profil de résilience du Monétier-les-Bains, aucune relation n'apparaît entre les capacités de résistance et de résilience, et la capacité de transition pour ce site.

La seconde partie de ce chapitre apporte un élément supplémentaire à la composante résilience et étudie la composante manquante pour compléter les composantes de résilience présentées dans les chapitres 1 et 2, à savoir la transformabilité.

5.2 – Deuxième approche : redondance et complémentarité des groupes fonctionnels

5.2.1 – Méthodes

Comme décrit dans la méthodologie des analyses d'indices de diversité fonctionnelle, trois dendrogrammes (un par site) ont été réalisés à partir des matrices de distances, basées sur l'ensemble des traits fonctionnels des espèces présentés dans le chapitre 3 (à l'aide de la fonction *hclust* de R). A partir de ces dendrogrammes fonctionnels (présentés en annexe), il est possible de délimiter des groupes fonctionnels, c'est-à-dire de regrouper les espèces fonctionnellement similaires. Le choix du nombre de groupes fonctionnels est un compromis entre trois critères de sélections – que sont les niveaux de fusion, la méthode des silhouettes et la méthode de Mantel – et les connaissances de la flore du Lautaret (Lavorel, données personnelles). Chaque espèce présente dans une trajectoire a été assignée au groupe dominant ou subordonné, selon le critère de sa valeur médiane d'abondance sur l'ensemble des parcelles échantillonnées pour cette trajectoire (qui doit être différente de 0 pour que l'espèce soit considéré comme dominante) ou le critère de sa valeur moyenne d'abondance (qui doit être supérieure à 10% pour que l'espèce soit considérée comme dominante).

Une fois les groupes délimités par site, il est possible de s'intéresser à la façon dont ils s'organisent dans chacune des trajectoires du site. Est-ce que les groupes fonctionnels sont composés d'un nombre d'espèces équivalent ? Est-ce que les mêmes groupes fonctionnels sont représentés parmi les espèces dominantes et parmi les espèces subordonnées et dans quelles proportions ? Existe-t-il des différences entre trajectoires et/ou entre sites ? Ces informations permettent d'estimer la redondance et la complémentarité des groupes fonctionnels entre espèces dominantes et espèces subordonnées, qui sont reliées à la résilience des groupes fonctionnels et des communautés, ainsi qu'à leur transformabilité, selon les hypothèses suivantes : la composition fonctionnelle des espèces dominantes détermine le fonctionnement de l'écosystème, afin que ce fonctionnement soit résilient, il est nécessaire que chacun des

groupes fonctionnels le soit, ce qui dépend de leur redondance parmi les espèces subordonnées ; au contraire, des groupes fonctionnels présents uniquement au sein des espèces subordonnées représentent une possibilité de transformation du système sous des conditions externes changeantes (Walker et al., 1999).

Pour estimer la résilience de chaque groupe fonctionnel dominant (dont le nombre d'espèce constituant le groupe à l'échelle du site donne un avant-goût, par la suite nous parlerons de « potentiel de redondance ») pour chaque trajectoire, il suffit de compter le nombre d'espèces du même groupe présente parmi les espèces subordonnées, et de le rapporter au nombre d'espèces subordonnées total afin de pouvoir comparer cet indice entre trajectoires et entre sites. S'il n'y a qu'une espèce subordonnée du groupe fonctionnel n, la résilience de ce groupe est plutôt faible, alors qu'avec plusieurs espèces subordonnées du même groupe fonctionnel, il s'agit d'une résilience plutôt forte. Certains groupes fonctionnels des espèces dominantes peuvent même ne pas être dans les espèces subordonnées : selon Walker et al. (1999) alors ce groupe fonctionnel ne serait pas résilient. Ainsi, le premier indicateur calculé pour cette deuxième approche correspond à :

$$\frac{\text{nombre d'espèces subordonnées appartenant à un même groupe fonctionnel}}{\text{nombre total d'espèces subordonnées}}$$

Moyenner l'indicateur des différents groupes fonctionnels d'une communauté donnée donne une indication sur la résilience du fonctionnement de la communauté en général.

La seconde hypothèse est que les groupes fonctionnels présents uniquement parmi les espèces subordonnées et pas au sein des dominantes renferment un potentiel de transformation pour la communauté, qui peut être estimé de la manière suivante :

$$\frac{\text{nombre de groupes fonctionnels uniquement présents parmi les espèces subordonnées}}{\text{nombre de groupes fonctionnels total parmi les espèces subordonnées}}$$

Ces deux indices appartiennent donc à l'intervalle [0 ; 1].

Deux facteurs influencent la valeur de l'indicateur de résilience des groupes fonctionnels : le potentiel maximal de résilience du groupe fonctionnel et le nombre total d'espèces

subordonnées dans la communauté. Afin de maximiser la valeur de l'indicateur, il faut que le groupe fonctionnel ait un fort potentiel de redondance (donc soit composé par un grand nombre d'espèces) et qu'une forte proportion de ce potentiel soit utilisée, ainsi que la communauté soit composée de peu d'espèces subordonnées (voir la boîte 5.1 pour une illustration).

Boîte 5.1 – Illustration de la façon dont sont influencés les indicateurs de résilience par le potentiel de redondance du groupe fonctionnel et le nombre total d'espèces subordonnées dans la communauté : cet exemple concerne le groupe des petites graminées au Monétier-les-Bains

Prenons l'exemple des groupes des petites graminées qui permet d'illustrer la façon dont sont influencés les indicateurs de résilience par le potentiel de redondance du groupe fonctionnel et le nombre total d'espèces subordonnées dans la communauté.

Entre autres dans les trajectoires T5 et T12, deux espèces subordonnées appartiennent au groupe des petites graminées (*Carex sempervirens* et *Trisetum flavescens* en T5 ; *Festuca nigrescens* et *Potentilla Crantzii* en T12), c'est donc la même proportion du potentiel qui est utilisée dans ces deux cas. Cependant, la trajectoire T5 ne compte au total que cinq espèces subordonnées, alors qu'il y en a 19 dans la communauté de la trajectoire T12 : cette forte différence de nombre des espèces subordonnées a pour conséquence que l'indicateur de résilience de ce groupe pour les deux trajectoires concernées est très différent de l'une à l'autre, à savoir une valeur de 0,09 pour la trajectoire T12 contre une valeur de 0,4 pour la trajectoire T5.

Au contraire pour les trajectoires T7 et T13, bien que les proportions du potentiel de redondance utilisées soient différentes (plus de la moitié pour T7, environ un quart pour T13), du fait du nombre différent d'espèces subordonnées (plus nombreuses dans T7 que dans T13), les indicateurs de résilience du groupe des petites graminées pour ces deux trajectoires sont équivalents (0,42 pour T7 et 0,4 pour T13).

5.2.2 – Résultats

Les résultats sont présentés par site et commencent par la présentation des groupes fonctionnels déterminés pour chacun des sites. Puis dans chaque site, les deux indicateurs décrits dans le paragraphe de méthode (5.2.1) sont présentés pour certaines trajectoires caractéristiques sous la forme d’histogrammes représentant l’abondance relative des espèces présentes dans chaque trajectoire (graphiques présentés dans le chapitre 2 ; ceux des autres trajectoires sont présentés en annexe). De plus, des histogrammes présentent les résultats récapitulatifs à l’échelle du site. Pour chaque site, chaque groupe fonctionnel est représenté par une couleur qu’il garde pour toutes les représentations graphiques (c’est-à-dire dans toutes les trajectoires).

5.2.2.1 – Villar d’Arène

La Figure 5.12 présente le dendrogramme obtenu pour Villar d’Arène et les différents groupes définis (les noms des espèces ne sont pas présentés ici pour ne pas surcharger le dendrogramme mais sont présentés en annexe) ; la Figure 5.13 les valeurs des traits utilisés pour construire le dendrogramme pour chacun de ces groupes fonctionnels.

Neuf groupes fonctionnels ont été définis à Villar d’Arène, aux nombres d’espèces différents, principalement car des espèces présentent des traits extrêmes (majoritairement dans les extrêmes des distributions pour un ou plusieurs traits) qui les isolent dans des groupes dont elles sont les seules composantes (ou à deux), et ce de manière non ambiguë (voir le dendrogramme dans la Figure 5.12) ; les espèces seules sont les premiers groupes à se détacher, à savoir *Festuca paniculata*, *Vicia sepia*, *Asphodelus albus* et le groupe *Euphorbia verrucosa* et *Heracleum sphondylium*). Toutes ces espèces sont de haute stature, et la plupart

sont des espèces exploitatrices, avec de forts pourcentages de nutriments dans leurs feuilles et une faible LDMC – seule *Festuca paniculata* est une espèce (très) conservatrice (très forte LDMC et très faibles pourcentages d'azote et phosphore dans les feuilles). Un seul autre groupe est constitué d'espèces conservatrices, il s'agit du groupe des petites graminées : les graminées sont connues pour avoir une valeur de LDMC relativement forte et peu de nutriments stockés dans les feuilles, ce qui se vérifie avec ce groupe. Les autres groupes sont constitués de dicotylédones qui se différencient par leur stratégie d'acquisition des ressources (exploitatrices ou intermédiaires) et/ou leur stature (gradient de grande à petite taille). Le groupe suivant (de gauche à droite sur le dendrogramme) est le groupe des grandes dicotylédones : il est majoritairement composé de dicotylédones à grande stature, plutôt exploitatrices (voire intermédiaires) et compte aussi trois graminées, considérées comme exploitatrices (c'est-à-dire moins qu'elles sont moins conservatrices que les petites graminées du groupe précédent), dont l'espèce type est *Dactylis glomerata*. En ce qui concerne les trois derniers groupes :

- les groupes des dicotylédones intermédiaires et des petites dicotylédones sont formés d'espèces exploitatrices qui se différencient par leur taille, et par les valeurs des nutriments présents dans leurs feuilles : les espèces du groupe des dicotylédones intermédiaires ont plus de phosphore dans leurs feuilles, alors que celles du groupe des petites dicotylédones ont plus d'azote dans leur feuille (quatre espèces sur les six sont des légumineuses) ;
- les deux derniers groupes sont des petites dicotylédones, qui se différencient par leur stratégie d'acquisition des ressources ;
- nous nommons ces groupes, de gauche à droite « groupe des dicotylédones intermédiaires », « groupe des légumineuses » et « groupe des petites dicotylédones ».

Figure 5.12 – Dendrogramme fonctionnel de Villar d'Arène : les noms d'espèces ont été supprimés pour laisser la place à l'analyse des différents groupes fonctionnels en termes de grandes familles, stature et stratégie d'exploitation des ressources

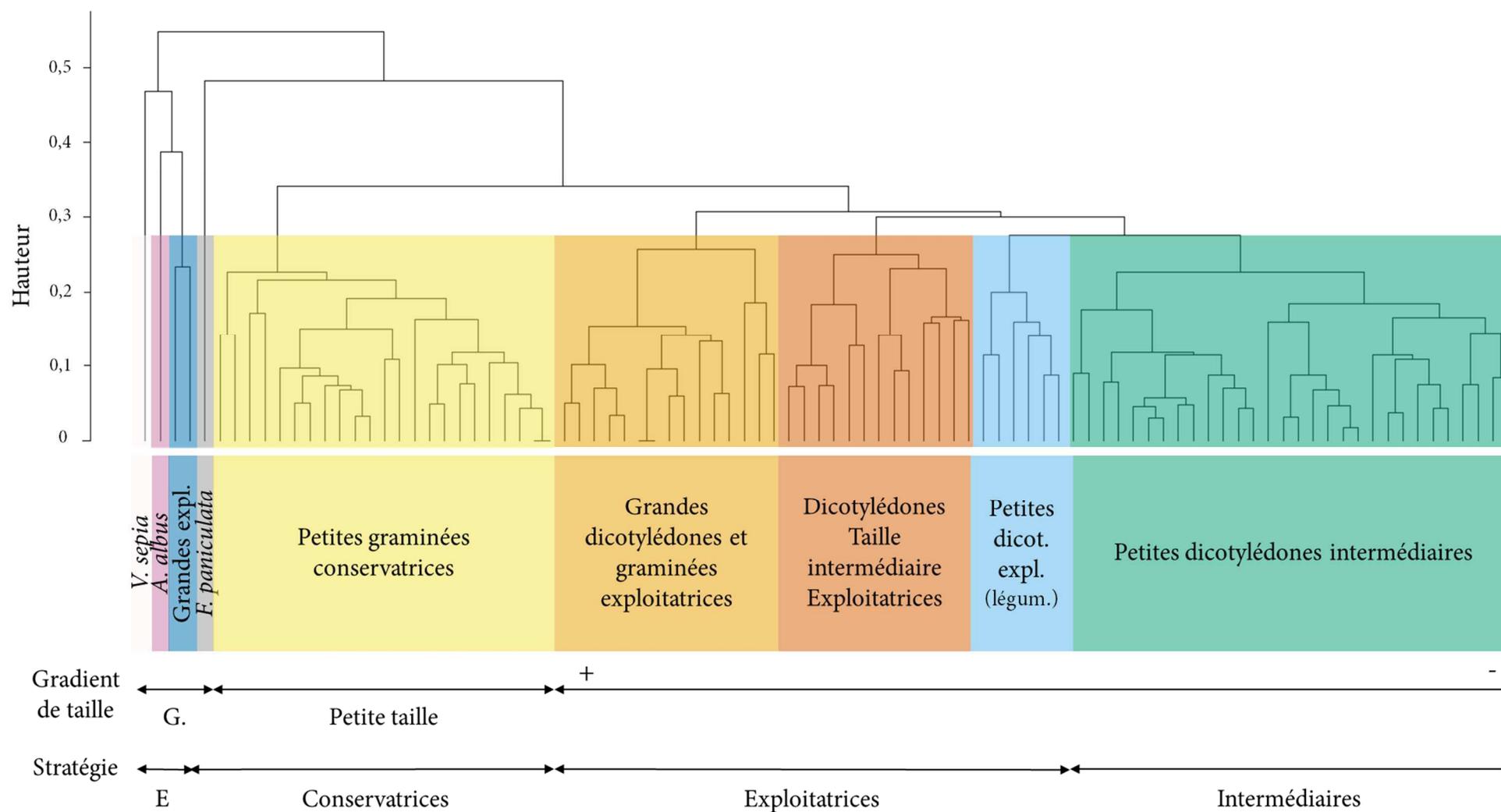
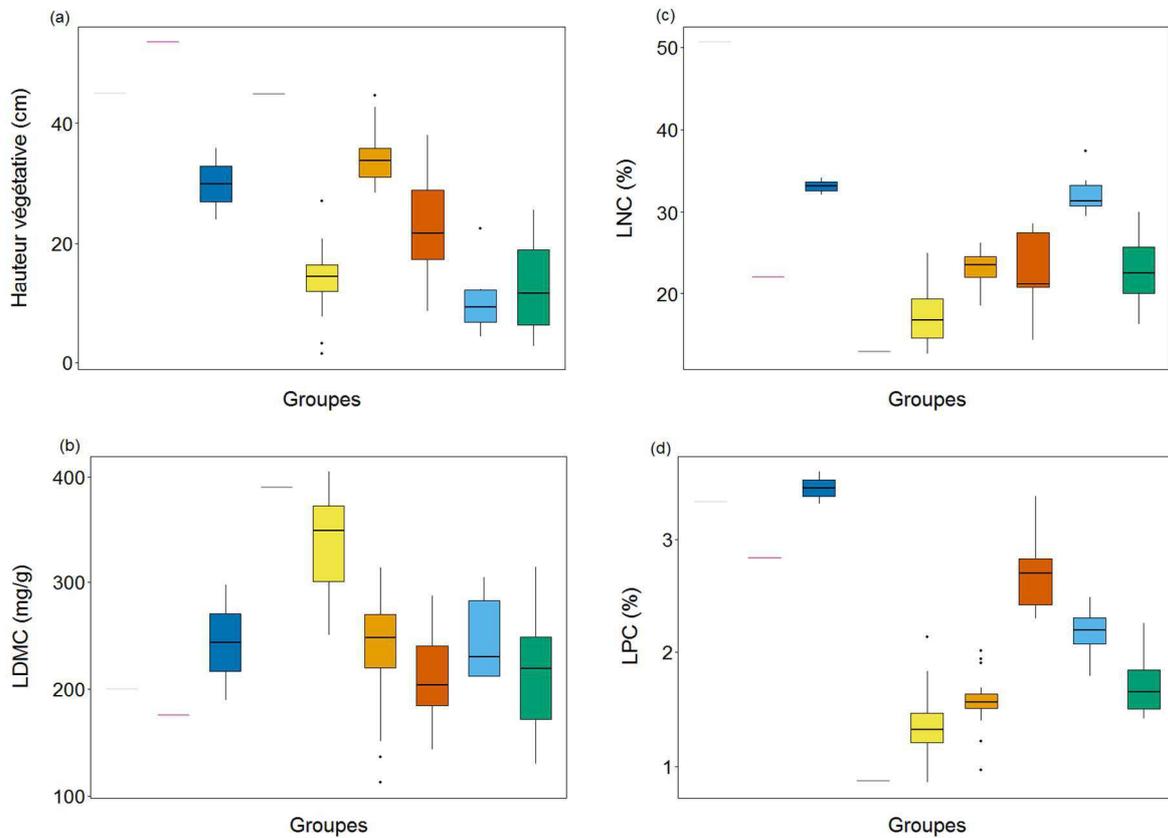
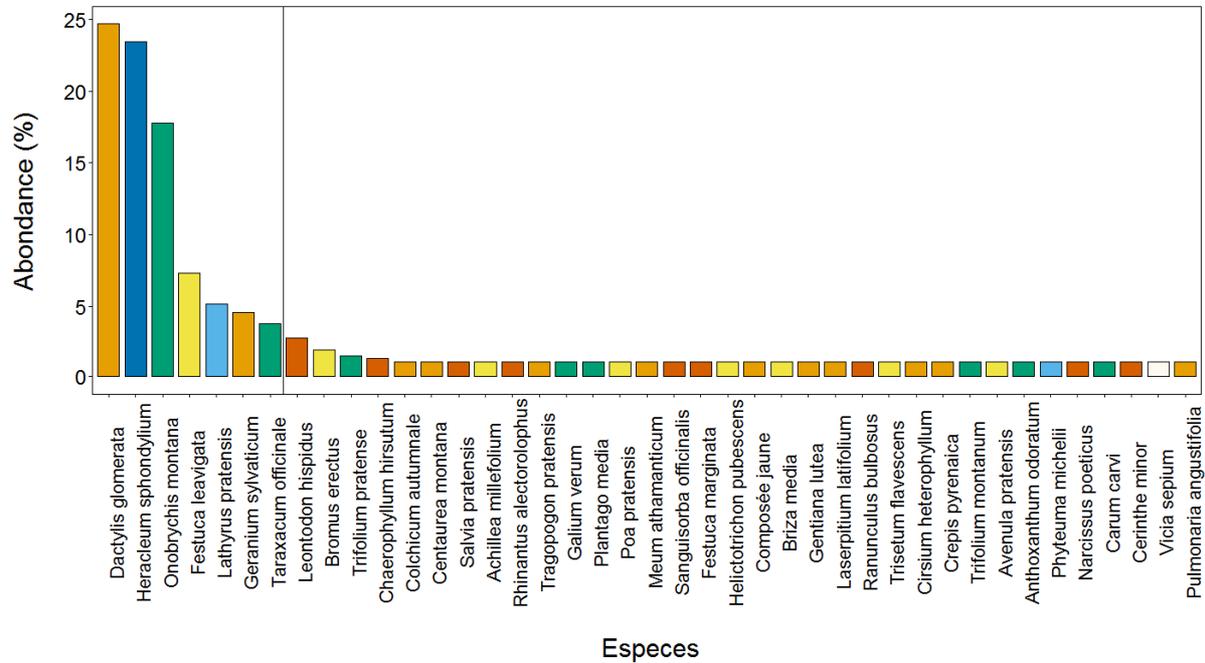


Figure 5.13 – Graphique en boîtes à moustaches des valeurs des quatre traits fonctionnels utilisés pour construire le dendrogramme pour chaque groupe fonctionnel à Villar d’Arène : les groupes sont présentés dans le même ordre qu’ils apparaissent dans le dendrogramme, (a) Hauteur Végétative, (b) LMDC, (c) LNC, (d) LPC



Une fois ces groupes fonctionnels définis, il est possible de regarder comment ils se distribuent dans chacune des communautés, c’est-à-dire trajectoires, étudiées. La Figure 5.17 présente pour exemple l’histogramme des valeurs d’abondance des espèces de la trajectoire T1, dont la couleur des barres représente l’appartenance de l’espèce à un groupe fonctionnel (voir chapitre 2 pour l’explication théorique de ces graphiques) ; il s’agit d’un exemple de l’analyse menée sur chacune des trajectoires, résumée dans la suite de ce paragraphe en termes de potentiels de résilience des groupes fonctionnels (en annexe), de résilience et de transformation des trajectoires, les histogrammes des cinq autres trajectoires et leur analyse succincte sont présentés en annexe.

Figure 5.14 – Histogramme des valeurs d'abondance des espèces de la trajectoire T1 à Villar d'Arène : les couleurs des barres représentent l'appartenance de l'espèce à un groupe fonctionnel, le trait vertical noir sépare les espèces dominantes des espèces subordonnées



La complémentarité des espèces dominantes est très forte dans la trajectoire T1, ainsi que le nombre de groupes fonctionnels représentés par ces espèces (5 groupes). Cette complémentarité est plus faible pour les espèces subordonnées, puisque celle-ci est équivalente à la redondance. Il y a deux catégories de groupes fonctionnels : les groupes des petites graminées, petites dicotylédones et grandes dicotylédones sont redondants et ont des indicateurs de résilience assez élevés ; les groupes des légumineuses et *Euphorbia verrucosa* et *Heracleum sphondylium* sont très peu ou pas résilients ; les potentiels de redondance (qui correspondent au nombre d'espèces formant le groupe) de ces groupes suivent le même schéma (élevé pour les groupes des petites graminées, petites dicotylédones et grandes dicotylédones, faible pour les groupes des légumineuses et *Euphorbia verrucosa* et *Heracleum sphondylium*). Deux « nouveaux » groupes apparaissent dans les espèces subordonnées, l'un redondant (groupe des dicotylédones intermédiaires), l'autre est représenté par l'unique espèce qui le constitue, à savoir *Vicia sepia*.

Après analyse des histogrammes pour chacune des trajectoires à Villar d'Arène (présentés en annexe), trois types de trajectoires peuvent être définis : la trajectoire T1 dont la complémentarité des espèces dominantes est très élevée (cinq groupes fonctionnels), les trajectoires T2, T3 et T7, définies par les deux mêmes groupes fonctionnels dominants (petites graminées et petites dicotylédones), et un nombre assez élevé de « nouveaux » groupes parmi les espèces subordonnées (particulièrement pour T2 et T3), et les trajectoires T4 et T5, caractérisées par la forte dominance du seul groupe monospécifique *Festuca paniculata*.

Chaque groupe fonctionnel a un potentiel de redondance particulier, qu'il exploite plus ou moins d'une trajectoire à l'autre ; ainsi, les potentiels de résilience de chaque groupe fonctionnel varient entre types de prairies (voir la présentation plus détaillée de ces résultats en annexe).

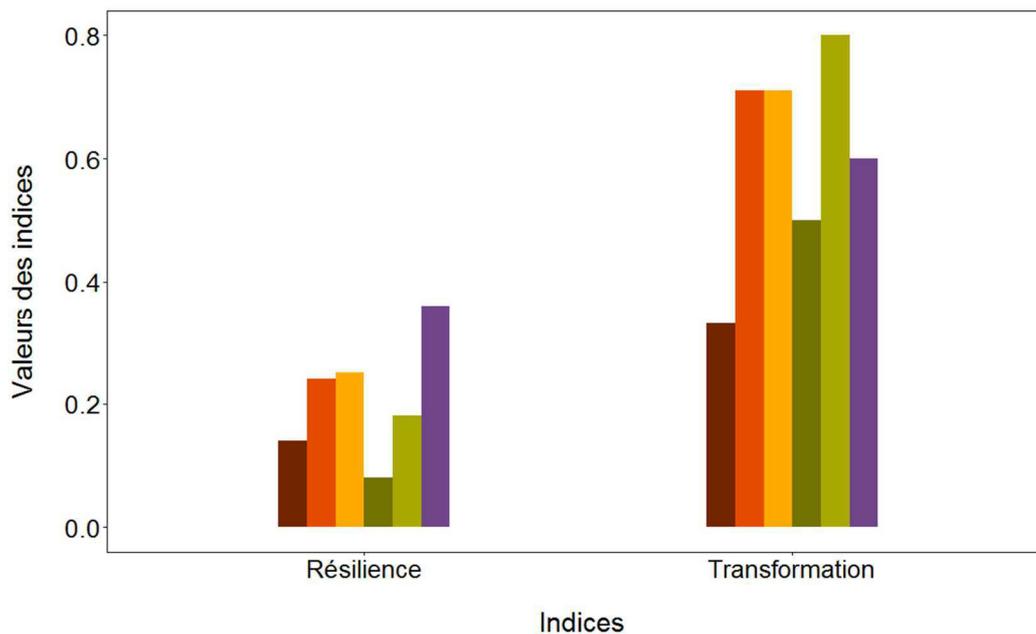
C'est en fonction des groupes fonctionnels présents parmi les espèces dominantes d'une communauté et des valeurs de potentiels de résilience qui leur sont associées que l'indicateur de résilience de la trajectoire est défini.

Potentiel de résilience des trajectoires : L'indicateur moyen calculé par trajectoire permet d'étudier globalement le profil de résilience de chaque trajectoire (voir Figure 5.15). Il apparaît que la trajectoire T7 est la trajectoire la plus résiliente. Ceci s'explique par le fait que les deux groupes fonctionnels dominants dans cette trajectoire sont les groupes aux plus forts potentiels de redondance (en particulier, forte dominance dans la communauté du groupe des petites dicotylédones), et que le nombre d'espèces subordonnées est parmi les plus faibles du site, facteurs qui maximisent l'indicateur de résilience. En effet, les trajectoires T2 et T3, dont les résiliences moyennes sont équivalentes et arrivent en seconde position, sont composées des mêmes groupes fonctionnels dominants que la trajectoire T7, mais comptent le plus d'espèces subordonnées à l'échelle du site, ce qui a pour effet de diminuer la valeur de leurs indicateurs de résilience. Les trois autres trajectoires ont des indicateurs de résilience moyens plus faibles. Pour les trajectoires T4 et T5, ce résultat s'explique par la dominance forte de *Festuca paniculata* dont la résilience est nulle et qui tire donc vers le bas la résilience moyenne des trajectoires concernées. Pour la trajectoire T1, ce résultat est sans doute dû au nombre de

groupes fonctionnels représentés dans les espèces dominantes : la complémentarité est telle qu'il est difficile pour l'ensemble des groupes d'être fortement redondants dans un nombre limité d'espèces subordonnées, d'autant plus quand leur potentiel de redondance est déjà faible (c'est le cas de deux groupes sur cinq).

Potentiel de transformation : Les indicateurs de transformation des trajectoires semblent assez distants les uns des autres pour considérer que les trajectoires ont des potentiels de transformation différents (hormis les trajectoires T2 et T3 qui ont la même valeur d'indicateur) et les classer, de la trajectoire présentant le plus faible potentiel de transformation à celui présentant le plus forte : $T1 < T4 < T7 < T2 = T3 < T5$.

Figure 5.15 – Histogramme présentant les valeurs d'indicateurs de résilience moyennés par trajectoire et les indicateurs de transformation de chaque trajectoire à Villar d'Arène



Le classement des trajectoires selon ces deux indices à Villar d'Arène ne peut être expliqué par les utilisations des terres, actuelles ou passées.

Tableau 5.16 – Tableau résumant les classements des trajectoires en fonction des deux indices à Villar d'Arène

Indice de résilience	Indice de transformation
T4	T1
T1, T5	T4
T2, T3	T7
T7	T2, T3
	T5



5.2.2.2 – La Grave

La Figure 5.17 présente le dendrogramme obtenu pour La Grave et les différents groupes définis (les noms des espèces ne sont pas présentés ici pour ne pas surcharger le dendrogramme mais sont présentés en annexe) ; la Figure 5.18 les valeurs des traits utilisés pour construire le dendrogramme pour chacun de ces groupes fonctionnels.

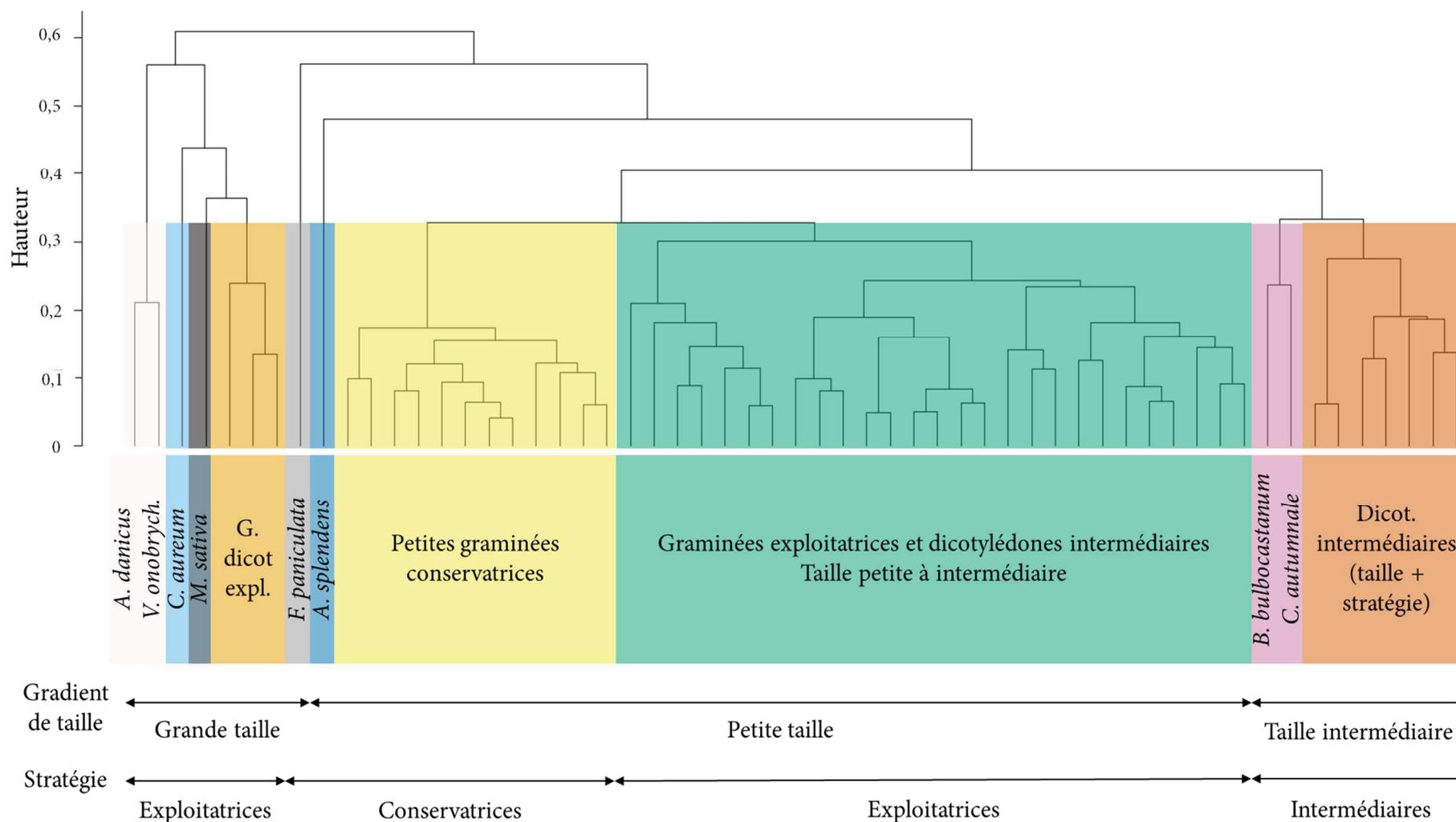
Dix groupes ont été déterminés à La Grave, dont la majorité sont des petits groupes formés par une ou au plus trois espèces aux traits particuliers qui les isolent du reste des espèces :

- le groupe formé par *Astragalus danicus* et *Vicia onobrychis* ; *Chaerophyllum aureum* ; *Medicago sativa* ; et le groupe formé par *Centarea montana*, *Knautia arvensis* et *Silene vulgaris* sont tous des groupes dont les espèces sont de grande stature et exploitatrices ;
- *Festuca paniculata* est une espèce ultra-conservatrice (très forte LDMC et très faible LNC et LPC), de grande stature aussi ;
- *Alchemilla splendens* est aussi une espèce conservatrice (très forte valeur de LDMC), mais de plus petite stature,

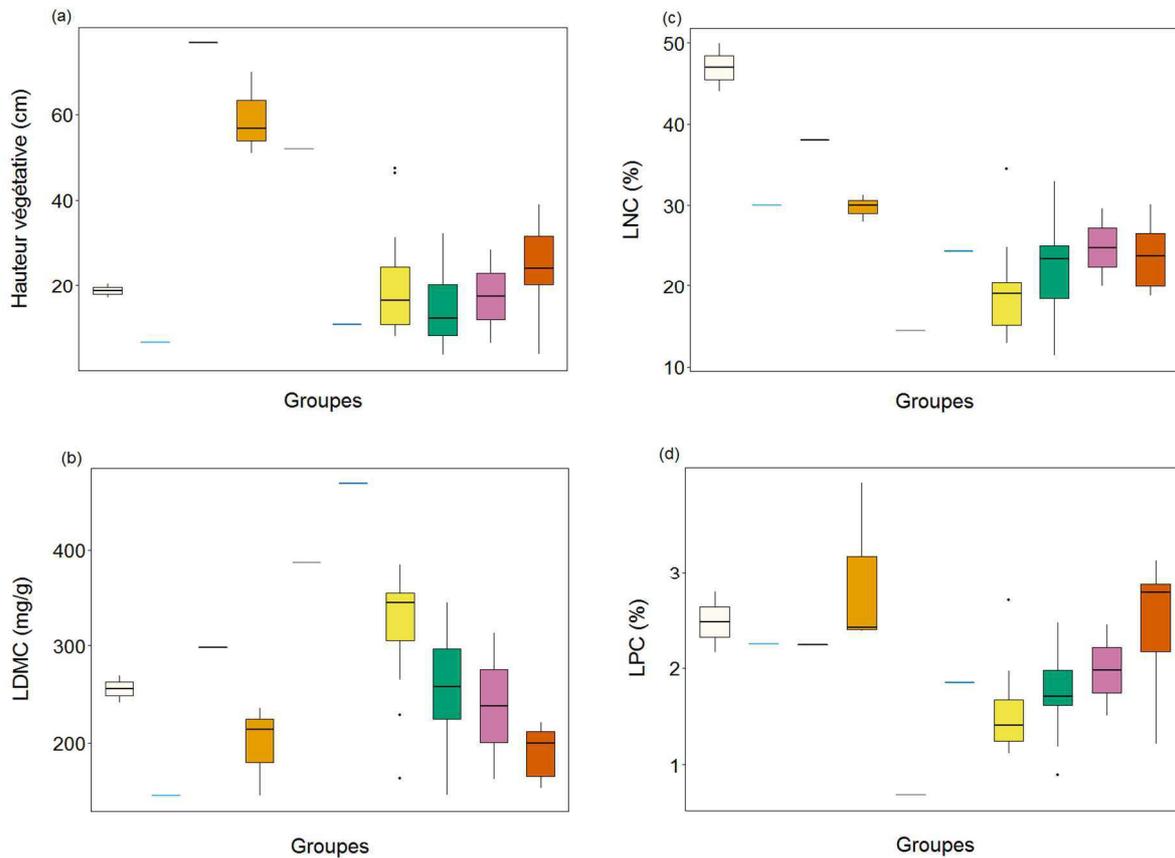
- le groupe formé par *Bunium bulbocastanum* et *Colchicum autumnale* se situe de l'autre côté du dendrogramme par rapport aux groupes ci-dessus, il s'agit d'espèces intermédiaires (en termes de taille et de stratégie d'acquisition des ressources).

Le groupe des petites graminées est le seul grand groupe constitué d'espèces conservatrices (comme à Villar d'Arène, il s'agit d'un groupe composé majoritairement de graminées aux faibles hauteurs végétatives et pourcentages de nutriments dans les feuilles, avec de fortes LDMC). Le groupe des petites dicotylédones se compose d'espèces petites ou à taille intermédiaire, majoritairement de dicotylédones dont la stratégie d'acquisition des ressources est intermédiaire entre l'exploitation et la conservation des ressources, et de quelques graminées considérées plutôt comme exploitatrices. Le dernier groupe, des dicotylédones intermédiaires, est majoritairement composé de dicotylédones intermédiaires, aussi bien en taille qu'en stratégie d'exploitation des ressources; il se différencie du groupe de *Bunium bulbocastanum* et *Colchicum autumnale* par une plus forte valeur de LPC.

Figure 5.17 – Dendrogramme fonctionnel de La Grave : les noms d'espèces ont été supprimés pour laisser la place à l'analyse des différents groupes fonctionnels en termes de grandes familles, stature et stratégie d'exploitation des ressources



Graphique 5.18 – Graphique en boîtes à moustaches des valeurs des quatre traits fonctionnels utilisés pour construire le dendrogramme pour chaque groupe fonctionnel à Villar d’Arène : les groupes sont présentés dans le même ordre qu’ils apparaissent dans le dendrogramme, (a) Hauteur Végétative, (b) LDMC, (c) LNC, (d) LPC



En résumé à La Grave (les histogrammes de chaque trajectoire sont présentés en annexe), seuls quatre groupes fonctionnels composent les espèces dominantes ; les groupes des petites dicotylédones et petites graminées sont les groupes les plus fréquemment représentés parmi les espèces dominantes (respectivement 5 et 6 trajectoires sur les 6). Il s’agit aussi des deux groupes constitués du plus grand nombre d’espèces, donc dont le potentiel de redondance est le plus élevé. Les autres groupes (7/10) ne sont composés que de quelques espèces, donc leur potentiel de redondance est très faible (voire nul pour quatre d’entre eux monospécifiques).

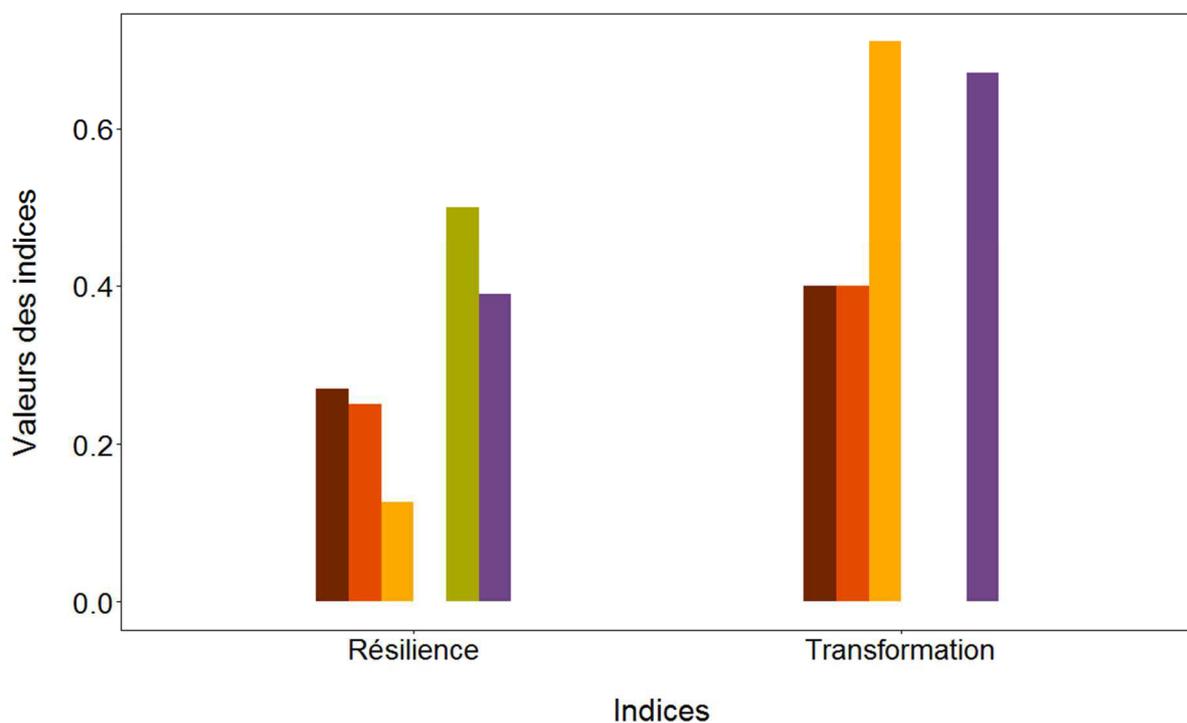
Potentiel de résilience des trajectoires : L’ensemble des trajectoires à La Grave se distinguent plutôt bien les unes des autres en termes de résilience (sauf les trajectoires T1 et T2 dont les indicateurs moyens de résilience sont équivalents, voir Figure 5.24). Le classement est le suivant, de la trajectoire la moins résiliente à la plus résiliente : T3 < T1, T2 < T7 < T5. La

trajectoire T4 n'est pas présentée dans ce classement : les 4 espèces constituant la (seule) parcelle échantillonnée ont une abondance équivalente et ne peuvent donc pas être séparées en espèces dominantes et subordonnées ; sa résilience est donc nulle, mais il n'est pas possible de généraliser ce résultat aux communautés correspondant à la trajectoire des prairies fauchées. La trajectoire T3 (anciennes terrasses pâturées) est la trajectoire dont la résilience est la plus faible, ce qui s'explique probablement par le fait qu'elle est la seule à ne pas compter parmi ses espèces dominantes le groupe fonctionnel au plus fort potentiel de redondance, à savoir le groupe des petites dicotylédones, qui est en revanche très représenté dans les espèces subordonnées (presque la moitié des espèces), diminuant les potentiels de résilience des groupes dominants des petites graminées et dicotylédones intermédiaires. Viennent ensuite les trajectoires T1 et T2 (anciennes terrasses fauchées) : les trois mêmes groupes fonctionnels sont représentés parmi leurs espèces dominantes, à savoir les petites graminées, et les dicotylédones petites et intermédiaires ; ce sont les trois groupes fonctionnels aux plus forts potentiels de redondance et uniquement deux espèces subordonnées appartiennent à d'autres groupes fonctionnels dans ces deux trajectoires. La trajectoire T7 est dans le haut du classement en termes de résilience car ses espèces dominantes correspondent aux deux groupes fonctionnels aux plus forts potentiels de redondance, à savoir les petites graminées et dicotylédones, fortement représentées aussi parmi les espèces subordonnées. Enfin, la trajectoire T5 est caractérisée par des espèces conservatrices abondamment représentées par *Festuca paniculata*, très peu redondantes, mais la résilience moyenne de la trajectoire est rehaussée par la présence d'une petite dicotylédone parmi les espèces dominantes, groupe largement redondant au sein des espèces subordonnées.

Potentiel de transformation : Trois groupes de trajectoires sont facilement distinguables en termes de potentiel de transformation (Figure 5.19). Le potentiel de transformation des trajectoires T4 et T5 (anciens prés de fauche) est nulle (T4 n'est composée que d'espèces au caractère dominant). En ce qui concerne la trajectoire T5, aucun « nouveau » groupe fonctionnel n'est présent parmi les espèces subordonnées, cette trajectoire n'a donc pas de groupes fonctionnels en réserve qui lui permettraient de se transformer en cas de changement

des contraintes externes ; ceci est probablement dû à la forte présence de *Festuca paniculata* qui a pour effet de diminuer la diversité fonctionnelle de la communauté (Quétier et al., 2007a). Le second groupe de trajectoires est composé des trajectoires T1 et T2 (terrasses fauchées), qui ont une même valeur d'indicateur de potentiel de transformation, plutôt faible ; comme décrit dans le paragraphe précédent sur les résiliences des trajectoires, ces deux trajectoires ont un profil très similaire, deux espèces subordonnées appartiennent à deux « nouveaux » groupes fonctionnels, alors que toutes les autres sont des espèces redondantes des groupes fonctionnels dominants. Les trajectoires T3 et T7 forment le dernier groupe : leur indicateur de potentiel de transformation est équivalent et assez fort.

Figure 5.19 - Histogramme présentant les valeurs d'indicateurs de résilience moyennés par trajectoire et les indicateurs de transformation de chaque trajectoire à La Grave



En résumé à La Grave en ce qui concerne l'indice de résilience, il semble (si la trajectoire T4 dont les résultats sont faussés puisqu'il n'y a que des espèces dominantes dans cette trajectoire est exclue du raisonnement) que les anciennes utilisations des terres expliquent les indices de résilience : en effet, les anciennes terrasses (T1, T2, T3) sont moins résilientes que les pâturages d'altitude (T5 et T7). Pour l'indice de transformation, au contraire, ce sont les

utilisations actuelles qui rentrent en jeu : les trajectoires fauchées actuellement (T1, T2, en excluant T4 pour les mêmes raisons) ont un indice de transformation plus faible que les pâturages (T3 et T7, hormis la trajectoire T5 dont l'indice de transformation est nul).

Tableau 5.20 – Tableau résumant les classements des trajectoires en fonction des deux indices à La Grave

Indice de résilience	Indice de transformation
(T4)	
T3	(T4,) T5
T1, T2	T1, T2
T7	T3, T7
T5	



5.2.2.3 – Le Monétier-les-Bains

La Figure 5.21 présente le dendrogramme obtenu pour La Grave et les différents groupes définis (les noms des espèces ne sont pas présentés ici pour ne pas surcharger le dendrogramme mais sont présentés en annexe) ; la Figure 5.22 les valeurs des traits utilisés pour construire le dendrogramme pour chacun de ces groupes fonctionnels.

Comme à Villar d'Arène, neuf groupes fonctionnels sont définis au Monétier-les-Bains, dont trois ne sont formés que d'une espèce aux traits particuliers, à savoir *Festuca paniculata* (comme dans les deux autres sites, espèce ultra-conservatrice), *Vicia onobrychis* (*Vicia sp.*, comme à Villar d'Arène) et *Cirsium eriophyllum* (deux grandes espèces exploitatrices – surtout *Cirsium eriophyllum* dont la hauteur végétative moyenne dépasse les 90cm). Les autres groupes sont composés de 3 à 22 espèces. Le groupe des grandes exploitatrices, dominé par les ligneux (deux espèces sur trois), composé de, *Rubus idaeus*, *Rosa sp* et *Elytrigia repens*, est défini par de grandes plantes aux feuilles plutôt denses mais à forte LPC. Les mêmes types de groupes se retrouvent au Monétier-les-Bains qu'à Villar d'Arène et La Grave : le groupe des petites graminées, conservatrices, le groupe des petites dicotylédones, dont la stratégie d'acquisition des ressources est intermédiaire, et un groupe d'espèces exploitatrices, composés de dicotylédones – dont des légumineuses – et aussi de quelques graminées, considérées comme plutôt exploitatrices. La partie droite du dendrogramme se compose de dicotylédones très exploitatrices (forts LNC et LPC), qui se distinguent par leur taille (grande à très grande).

Figure 5.21 – Dendrogramme fonctionnel du Monétier-les-Bains : les noms d'espèces ont été supprimés pour laisser la place à l'analyse des différents groupes fonctionnels en termes de grandes familles, stature et stratégie d'exploitation des ressources

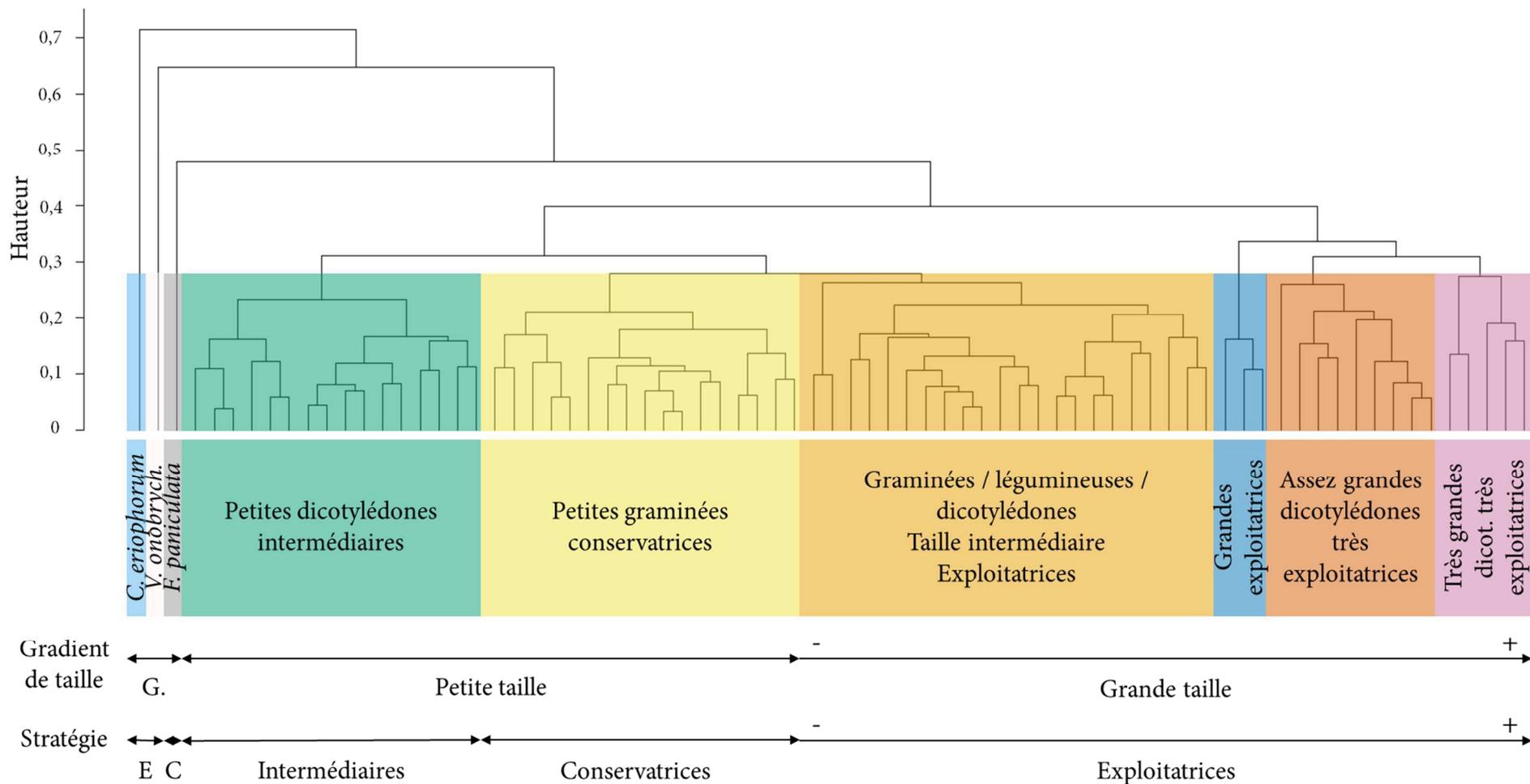
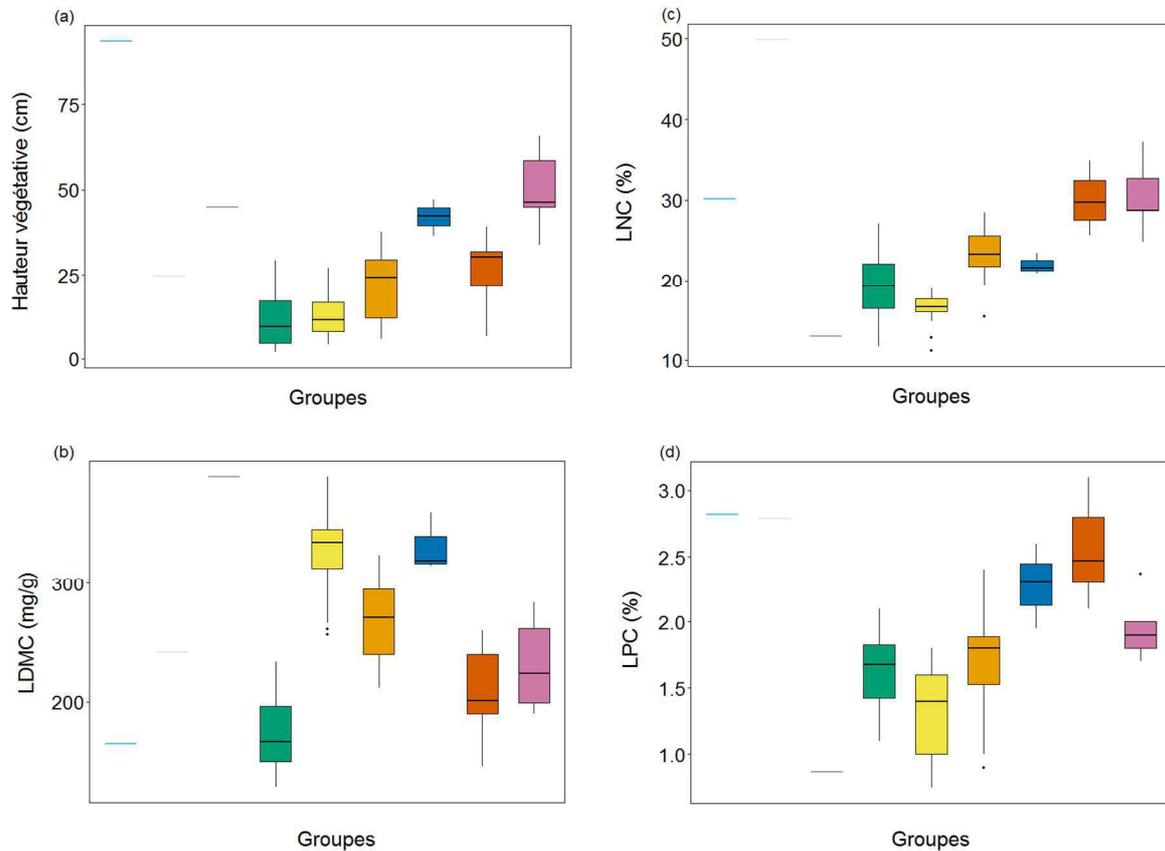


Figure 5.22 – Graphique en boîtes à moustaches des valeurs des quatre traits fonctionnels utilisés pour construire le dendrogramme pour chaque groupe fonctionnel à Villar d’Arène : les groupes sont présentés dans le même ordre qu’ils apparaissent dans le dendrogramme, (a) Hauteur Végétative, (b) LMDC, (c) LNC, (d) LPC



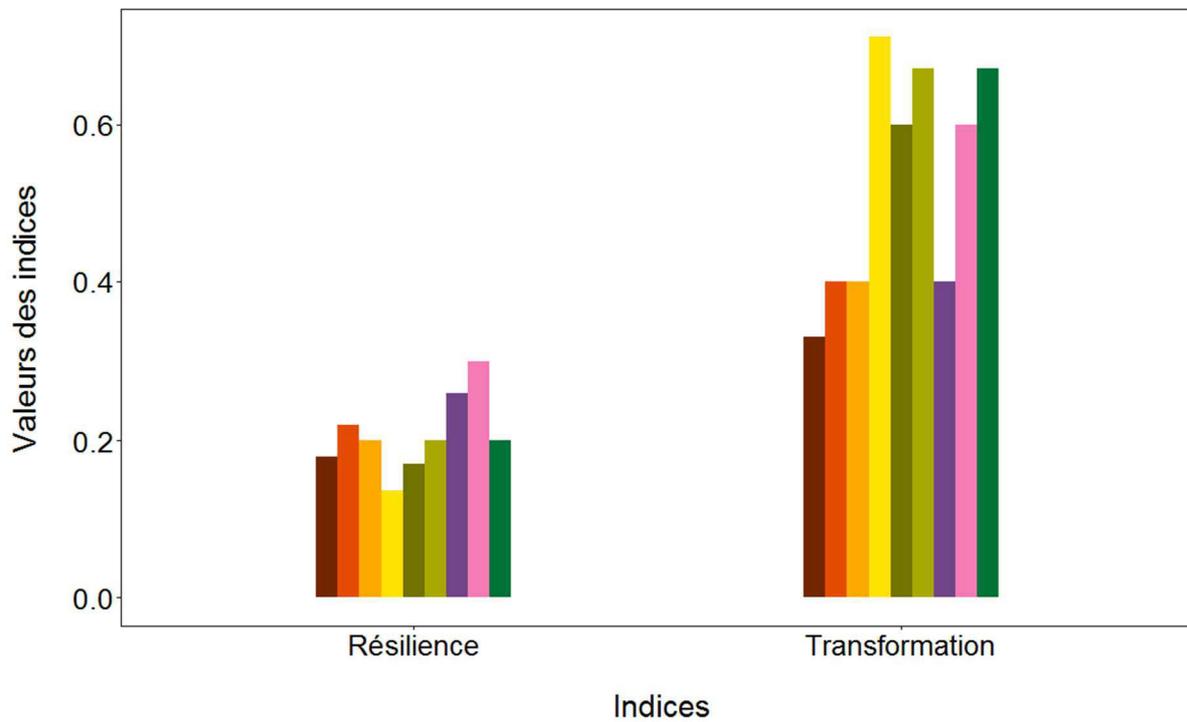
Les groupes fonctionnels du Monétier-les-Bains peuvent être classés en trois catégories selon leur potentiel de redondance. Les groupes des dicotylédones intermédiaires, petites graminées et petites dicotylédones sont les groupes avec les potentiels de redondance les plus forts (composés respectivement de 22, 17 et 16 espèces). Deux de ces groupes, les dicotylédones intermédiaires et les petites graminées, sont les plus fréquemment dominants (dans 8 trajectoires sur 9) ; étonnamment par rapport aux deux autres sites, le groupe des petites dicotylédones n’est présent que dans un tiers des trajectoires et faiblement résilient. En effet, les petites dicotylédones sont représentées dans la trajectoire T1, les prairies de fauche fertilisées, par *Taraxacum officinale*, caractéristique des milieux riches, ultra-dominante dans cette trajectoire au Monétier-les-Bains ; une seule autre espèce de ce groupe (*Colchicum autumnale*) est présente en très faible abondance. Les deux autres trajectoires où ce groupe est

dominant sont les anciennes terrasses fauchées (T2) et les alpages (T7), où deux espèces sont dominantes (deux plantains, *P. media* dans les anciennes terrasses et *P. alpina* en alpage, et deux Astéracées, *Taraxacum officinale* en terrasses et *Leontodon hispidus* en alpage) alors que très peu apparaissent dans les espèces subordonnées. Ensuite, les groupes des grandes dicotylédones, des très grandes dicotylédones et des ligneuses présentent des potentiels de redondance intermédiaires. Le nombre d'espèces composant ces groupes fonctionnels est corrélé au nombre de trajectoires dans lesquels ces groupes sont dominants. En effet, les grandes dicotylédones sont les plus nombreuses et apparaissent dans deux trajectoires sur anciennes terrasses (T1, fauchées et fertilisées et T3, pâturées). Le groupe des très grandes dicotylédones apparaît uniquement en trajectoire T4, représenté par *Veratrum album*. Enfin, le groupe des « ligneuses », au plus faible nombre d'espèces, n'est jamais présent parmi les espèces dominantes ; les deux espèces ligneuses se retrouvent parmi les espèces subordonnées des nouvelles trajectoires du Monétier-les-Bains : *Rosa sp* dans les prairies qui s'embroussaillent (T12 et T13), *Rubus idaeus* dans les prairies sous-bois (T15). Viennent finalement les groupes *Cirsium eriophyllum*, *Vicia onobrychis* et *Festuca paniculata*, constitué chacun d'une seule espèce, donc dont la résilience est nulle, dont seule *Festuca paniculata* est une fois dominante, en trajectoire T5.

Potentiel de résilience des trajectoires : Les indicateurs moyens de résilience (Figure 5.23) des trajectoires du Monétier-les-Bains sont très proches les uns des autres, et plutôt faibles (entre 0,14 et 0,3). Il est impossible de classer les trajectoires ; il est uniquement possible de distinguer les trajectoires T1, T4 et T12 (indicateurs < 0,18) des trajectoires T7 et T13 (indicateurs > 0,26).

Potentiel de transformation : Au Monétier-les-Bains, il est possible d'opposer un groupe aux faibles potentiels de transformation (entre 0,33 et 0,4), composé des trajectoires T1, T2, T3 et T7, à un groupe de trajectoires avec de plus forts potentiels de transformation, composé des trajectoires T4, T5, T12, T13, T15 (entre 0,6 et 0,71).

Figure 5.23 – Histogramme présentant les valeurs d'indicateurs de résilience moyennés par trajectoire et les indicateurs de transformation de chaque trajectoire au Monêtier-les-Bains



Les trajectoires du Monêtier-les-Bains sont équivalentes en termes de résilience, mais peuvent être séparées en deux groupes selon l'indice de transformation. Selon cet indice, les anciennes terrasses ont les plus faibles capacités de transformation (T1, T2 et T3), et sont groupées avec les alpages (T7). Au contraire, les anciennes zones de fauche (T4, T5) et les prairies embroussaillées (T12 et T13) ou sous-bois (T15) ont les plus fortes capacités de transformation.

Tableau 5.24 – Tableau résumant les classements des trajectoires en fonction des deux indices

Indice de résilience	Indice de transformation
T1, T2, T3, T4, T5, T7, T12, T13, T15	T1, T2, T3, T7
	T4, T5, T12, T13, T15

↓ -
+

5.2.2.4 – Discussion

Selon cette approche par les groupes fonctionnels, il est possible de constater que bien qu'il existe des éléments de similarité entre les trois sites, les résultats en termes de potentiels de résilience et de transformation varient fortement entre sites.

A partir de pools d'espèces qui partagent beaucoup de mêmes genres mais ont chacun des particularités (par exemple, les espèces ligneuses du Monétier-les-Bains), s'intéresser aux traits fonctionnels en construisant des dendrogrammes fonctionnels permet d'obtenir des groupes fonctionnels qui se retrouvent d'un site à l'autre. Les deux groupes d'espèces conservatrices, à savoir *Festuca paniculata* d'un côté et le groupe des petites graminées de l'autre, sont représentés dans chacun des sites. Les communautés végétales des trois sites sont numériquement composées majoritairement d'espèces exploitatrices, qui se divisent en plusieurs groupes selon la taille des espèces (ce qui a servi à nommer les groupes), mais aussi selon la teneur en nutriments de leurs feuilles, témoignant de leur stratégie d'exploitation des ressources, et ce pour les trois sites.

Dans les trois sites, les petites graminées conservatrices sont présentes dans l'ensemble des trajectoires, mais relativement plus abondantes dans les pâtures (T3, T5 et T7), avec en plus en trajectoire T5 la dominance très forte d'une grande graminée ultra-conservatrice, *Festuca paniculata*, qui diminue la diversité spécifique et fonctionnelle de cette communauté (Quétier et al., 2007a ; Gross et al. 2009). Les dicotylédones exploitatrices se répartissent dans les communautés selon leur taille : elles ont tendance à être plus grandes dans les anciennes terrasses (T1, T2 et T3), alors que les petites dicotylédones sont plutôt abondantes dans les alpages (T7). Les prairies fauchées et fertilisées (T1) sont plus diverses que les anciennes terrasses pâturées (T3) ; les espèces conservatrices et exploitatrices co-existent dans les prairies de fauche, alors que les espèces conservatrices sont relativement plus abondantes dans les prairies pâturées (Quétier et al., 2007a).

Néanmoins, même si dans les grandes lignes, des similarités existent entre les trois sites, en ce qui concerne les indices des deux composantes de la résilience étudiés ici, à savoir résilience et potentiel de transformation, les résultats diffèrent d'un site à l'autre ; ces résultats sont résumés dans le Tableau 5.25 et dans les deux paragraphes suivants.

Tableau 5.25 – Tableau résumant les classements des trajectoires en fonction des deux indices pour les trois sites : le sens de la flèche indiquée à droite du tableau est valable pour toutes les cases du tableau

	Potentiel de résilience	Potentiel de transformation
Villar d'Arène	T4 T1, T5 T2, T3 T7	T1 T4 T7 T2, T3 T5
La Grave	(T4) T3 T1, T2 T7 T5	(T4), T5 T1, T2 T3, T7
Le Monétier-les-Bains	T1, T2, T3, T4, T5, T7, T12, T13, T15	T1, T2, T3, T7 T4, T5, T12, T13, T15



Potentiel de résilience des trajectoires : Aucun lien n'est identifiable entre les trois sites en comparant les classements (quand ceci est possible) des trajectoires en fonction de leur indice de résilience (Tableau 5.25). En effet, aucune différence n'est significative entre les indices de résilience au Monétier-les-Bains, et l'ordre déterminé par ces indices pour les sites de Villar d'Arène et La Grave est dépendant du site. Par conséquent, il n'est pas possible d'établir un lien entre l'utilisation des terres et le classement des trajectoires à l'échelle des trois sites (un tel lien est uniquement possible à La Grave où les anciennes terrasses – T1, T2 et T3 – sont moins résilientes que les pâturages d'altitude – T5 et T7). La comparaison des valeurs

moyennes de l'indice de résilience pour chaque site suggère que les trois sites ont un potentiel de résilience similaire (indicateurs de résilience moyens : Villar d'Arène = 0,21 ; La Grave = 0,26 ; Le Monétier-les-Bains = 0,21 ; les différences sont inférieures ou égales à 0,05 et donc considérées comme non significatives).

Potentiel de transformation : En passant à l'échelle des trois sites, il n'est guère plus aisé de déceler un effet de l'utilisation des terres sur le potentiel de transformation des différentes trajectoires qu'au sein de chaque site ; ni d'identifier une similitude entre les classements de trajectoires. En effet, la trajectoire T1 est la seule trajectoire ayant un indicateur du potentiel de transformation similaire entre les 3 sites (0,33, donc plutôt faible). Toutes les autres trajectoires ont des valeurs similaires dans seulement deux sites sur les trois ; comme ces paires de sites varient pour chaque trajectoire, il n'est pas possible de tirer une conclusion sur deux sites qui seraient similaires et se distingueraient du troisième. Les valeurs moyennes des indicateurs indiquent que Villar d'Arène est le site qui a de manière générale le plus fort le potentiel de transformation (0,61) et que Le Monétier-les-Bains est à peine plus faible avec une moyenne d'environ 0,53. La Grave, dont les trajectoires forment trois groupes distincts (dont les moyennes des indicateurs du potentiel de transformation sont 0, 0,4 et 0,7), est composé de trajectoires aux potentiels de transformation équivalentes aux autres sites, mais sa moyenne est tirée vers le bas par le groupe aux valeurs nulles, il correspond donc au site qui sera le moins apte à se transformer en cas des changements des conditions extérieures (moyenne = 0,36).

De plus, cette analyse nous permet, en comparant l'organisation des trajectoires selon les indicateurs de potentiels de résilience et de transformation, d'examiner s'il existe une relation de synergie ou de compromis entre résilience et transformabilité. Une telle relation n'est visible pour aucun des sites étudiés (voir Tableau 5.31). A Villar d'Arène par exemple, les trajectoires T1, T4 et T5 sont les trajectoires qui ont les plus faibles indicateurs de potentiels de résilience, proches les uns des autres (compris entre 0,08 et 0,18), en revanche les trois trajectoires diffèrent complètement pour leurs indicateurs de potentiels de transformation, : la trajectoire T1 est celle avec le plus faible potentiel de transformation (indicateur = 0,33), alors

que la trajectoire T5 est celle avec le plus fort potentiel de transformation (indicateur = 0,8), la trajectoire T4 présente une valeur intermédiaire, éloignée des deux autres valeurs (indicateur = 0,5). Un autre exemple peut être pris à La Grave : des trajectoires éloignées en termes de résilience (T3 et T7) sont très proches en termes de potentiel de transformation, alors que les trajectoires T1 et T2, équivalentes en termes de potentiel de résilience, le sont aussi en termes de potentiel de transformation. Ainsi, aucune logique ne semble se dessiner entre les indicateurs de potentiels de résilience et de transformation évalués par cette deuxième approche inspirée de Walker et al. (1999).

5.3 – Discussion générale

Figure 5.26 – Diagramme en toile d'araignée présentant les valeurs standardisées de chaque trajectoire pour les deux indicateurs du potentiel de résistance (indice de Rao et indice de Petchey et Gaston), les trois indicateurs du potentiel de résilience (indice de Rao, indice de Petchey et Gaston et indicateur de redondance), et l'indicateur du potentiel de transformation pour Villar d'Arène

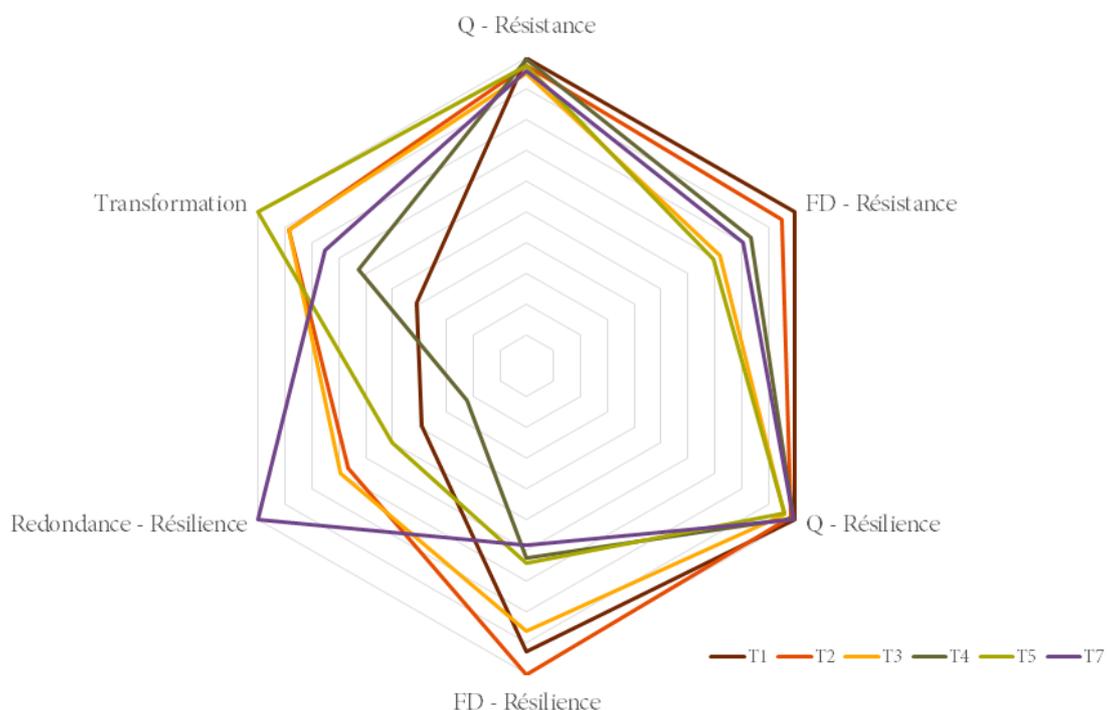


Figure 5.27 – Diagramme en toile d’araignée présentant les valeurs standardisées de chaque trajectoire pour les deux indicateurs du potentiel de résistance (indice de Rao et indice de Petchey et Gaston), les trois indicateurs du potentiel de résilience (indice de Rao, indice de Petchey et Gaston et indicateur de redondance), et l’indicateur du potentiel de transformation pour La Grave

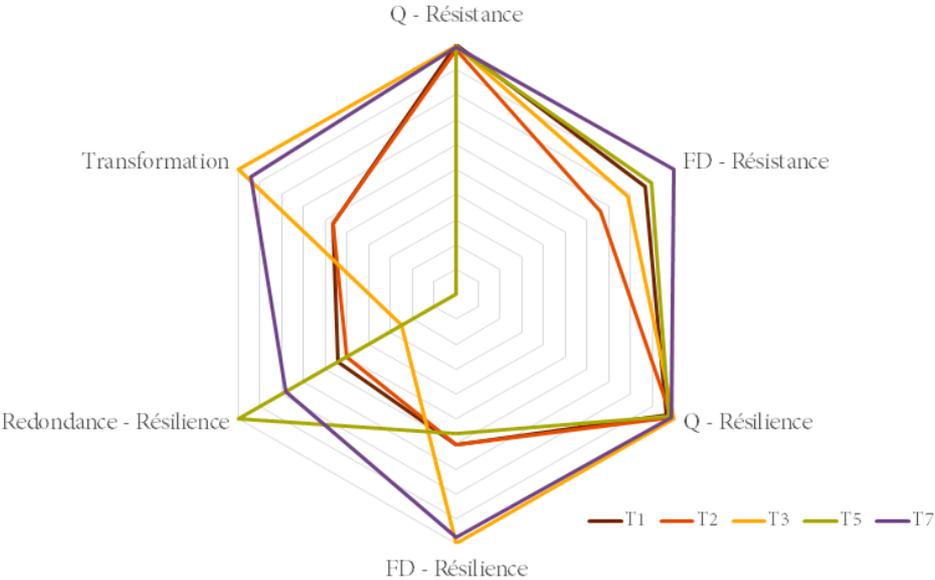
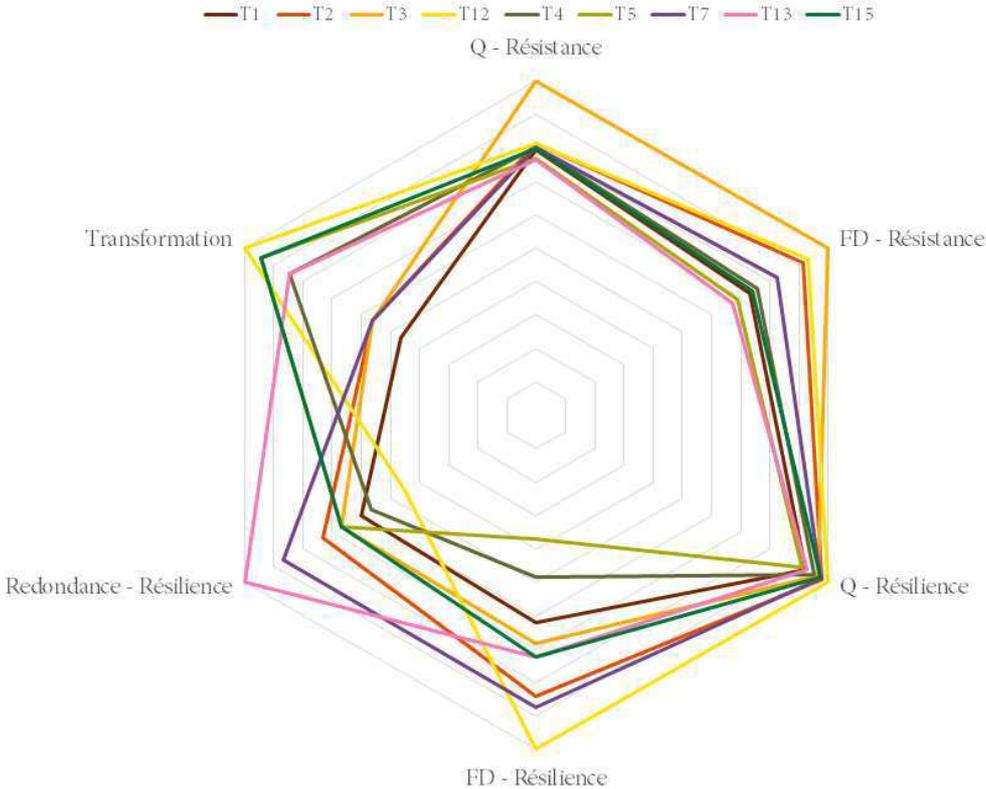


Figure 5.28 – Diagramme en toile d’araignée présentant les valeurs standardisées de chaque trajectoire pour les deux indicateurs du potentiel de résistance (indice de Rao et indice de Petchey et Gaston), les trois indicateurs du potentiel de résilience (indice de Rao, indice de Petchey et Gaston et indicateur de redondance), et l’indicateur du potentiel de transformation pour Le Monétier-les-Bains



L'ensemble des indicateurs des potentiels de résistance, résilience et transformation sont présentés sur des diagrammes en toile d'araignée (hormis le potentiel de transition car il est estimé par paires de trajectoires et non par trajectoire – Figures 5.26 à 5.28). Ces diagrammes ont l'avantage d'illustrer deux types d'information : il est possible de voir quelles sont les trajectoires avec les plus fortes (ou faibles) valeurs pour chaque indicateur, et d'évaluer si les différents indicateurs donnent la même information, auquel cas les polygones des trajectoires devraient être concentriques. Notamment, la corrélation (bien que non parfaite) trouvée entre les indices de Rao et de Petchey et Gaston, pour les potentiels de résistance et résilience, est visible sur ces diagrammes. En revanche, il n'y a pas de concordance entre ces deux indices et l'indicateur de redondance ; il n'y a ni synergie (comme entre les indices de Rao et de Petchey et Gaston) ni compromis entre ces trois indicateurs du potentiel de résilience (les trajectoires avec les plus forts indices de Rao et de Petchey et Gaston n'ont pas forcément les plus faibles indicateurs de redondance et inversement). Comme l'indice de Petchey et Gaston est plus discriminant entre trajectoires que l'indice de Rao, nous proposons d'interpréter les résultats du potentiel de résilience d'une part en termes de divergence représentée par l'indice de Petchey et Gaston qui reflète la divergence des traits fonctionnels des espèces en considérant l'ensemble des branches du dendrogramme fonctionnel, et d'autre part en termes de redondance, représentée par l'indicateur calculé sur les groupes fonctionnels, qui quantifie la richesse spécifique de chaque groupe du dendrogramme fonctionnel en dessous du seuil imposé par la détermination des groupes fonctionnels.

La dernière information que nous donnent ces diagrammes est qu'il n'y a ni synergie ni compromis entre les potentiels des trois composantes de la résilience (résistance, résilience et transformation).

Comme il a été constaté dans les discussions des deux parties de ce chapitre, et même en considérant les deux aspects « divergence » et « redondance » de la composante résilience, il est possible de conclure que :

- **les résultats sont dépendants du site** : la seule similarité est que la méta-communauté des anciennes prairies de fauches est celle pour laquelle la transition

de la fauche vers le pâturage est la plus aisée (transition inverse possible d'un point de vue expérimental – Lochon (mémoire de master, 2015) – mais n'est pas observée dans les conditions récentes sur le terrain dans les conditions récentes) ;

- **en ce qui concerne les indices reflétant la divergence fonctionnelle, les gestions actuelles semblent contrôler les potentiels de résistance et de résilience générale, alors que le potentiel de transition semble expliqué par les gestions passées** : à Villar d'Arène, les potentiels de résistance et de résilience des pâtures selon les indicateurs utilisés sont inférieurs à ceux des prairies de fauches ; alors qu'à La Grave, c'est le potentiel de résilience des prairies de fauche qui est inférieure au potentiel de résilience des pâtures ; de plus, et ce pour les trois sites, la transition d'une communauté de fauche vers une communauté de pâturage serait plus aisée pour la méta-communauté des anciennes prairies de fauches que pour la méta-communauté des anciennes terrasses (et des alpages au Monétier-les-Bains) ;
- **en ce qui concerne l'indicateur de redondance, il n'est pas possible d'expliquer le potentiel de résilience par rapport aux gestions actuelles ou passées des parcelles agricoles**, hormis à La Grave où les trois types de gestion sur anciennes terrasses ont le plus faible indicateur de redondance ;
- la dernière information que nous donnent les diagrammes est qu'il n'y a **ni synergie ni compromis entre les trois potentiels des trois composantes de la résilience** (résistance, résilience et transformation).

L'ensemble de ces indicateurs ont été explorés pour obtenir une estimation du **potentiel de résilience générale** sous ses quatre composantes et pour connaître pour chaque site les relations entre utilisation des terres et potentiels généraux de résistance, résilience, transition et transformation. Notre hypothèse étant que cette analyse permettrait d'évaluer si la fourniture générale de services écosystémiques par ces prairies est résiliente en cas de perturbations des conditions extérieures (environnementales et/ou sociétales), il est nécessaire de confronter les résultats de ce chapitre avec ceux du chapitre 4, sujet du chapitre 6.

Références

- 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.
- Chalmandrier, L., Münkemüller, T., Devictor, V., Lavergne, S., & Thuiller, W. (2015). Decomposing changes in phylogenetic and functional diversity over space and time. *Methods in Ecology and Evolution*, 6(1), 109-118.
- Chao, A., Chiu, C. H., & Jost, L. (2010). Phylogenetic diversity measures based on Hill numbers. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 365(1558), 3599-3609.
- Chiu, C. H., & Chao, A. (2014). Distance-based functional diversity measures and their decomposition: a framework based on hill numbers.
- De Bello, F., Lavergne, S., Meynard, C. N., Lepš, J., & Thuiller, W. (2010). The partitioning of diversity: showing Theseus a way out of the labyrinth. *Journal of Vegetation Science*, 21(5), 992-1000.
- Gross, N., Kunstler, G., Liancourt, P., De Bello, F., Suding, K. N., & Lavorel, S. (2009). Linking individual response to biotic interactions with community structure: a trait-based framework. *Functional Ecology*, 23(6), 1167-1178.
- Jost, L. (2006). Entropy and diversity. *Oikos*, 113(2), 363-375.
- Jost, L. (2007). Partitioning diversity into independent alpha and beta components. *Ecology*, 88(10), 2427-2439.
- Hill, M. O. (1973). Diversity and evenness: a unifying notation and its consequences. *Ecology*, 54(2), 427-432.
- Mason, N. W., Moullot, 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.
- Mouchet, M. A., Vileger, S., Mason, N. W., & Moullot, D. (2010). Functional diversity measures: an overview of their redundancy and their ability to discriminate community assembly rules. *Functional Ecology*, 24(4), 867-876.
- Petchey, O. L., & Gaston, K. J. (2002). Functional diversity (FD), species richness and community composition. *Ecology Letters*, 5(3), 402-411.

Quétier, F., Lavorel, S., Thuiller, W., & Davies, I. (2007a). Plant-trait-based modeling assessment of ecosystem-service sensitivity to land-use change. *Ecological Applications*, 17(8), 2377-2386.

Quétier, F., Thébault, A., & Lavorel, S. (2007b). Plant traits in a state and transition framework as markers of ecosystem response to land-use change. *Ecological Monographs*, 77(1), 33-52.

Rao, C. R. (1982). Diversity and dissimilarity coefficients: a unified approach. *Theoretical population biology*, 21(1), 24-43.

Ricotta, C. (2005). A note on functional diversity measures. *Basic and Applied Ecology*, 6(5), 479-486.

Ricotta, C., & Szeidl, L. (2009). Diversity partitioning of Rao's quadratic entropy. *Theoretical population biology*, 76(4), 299-302.

Walker, B., Kinzig, A., & Langridge, J. (1999). Original articles: plant attribute diversity, resilience, and ecosystem function: the nature and significance of dominant and minor species. *Ecosystems*, 2(2), 95-113.

ANNEXE DU CHAPITRE 5

Test statistiques – compléments

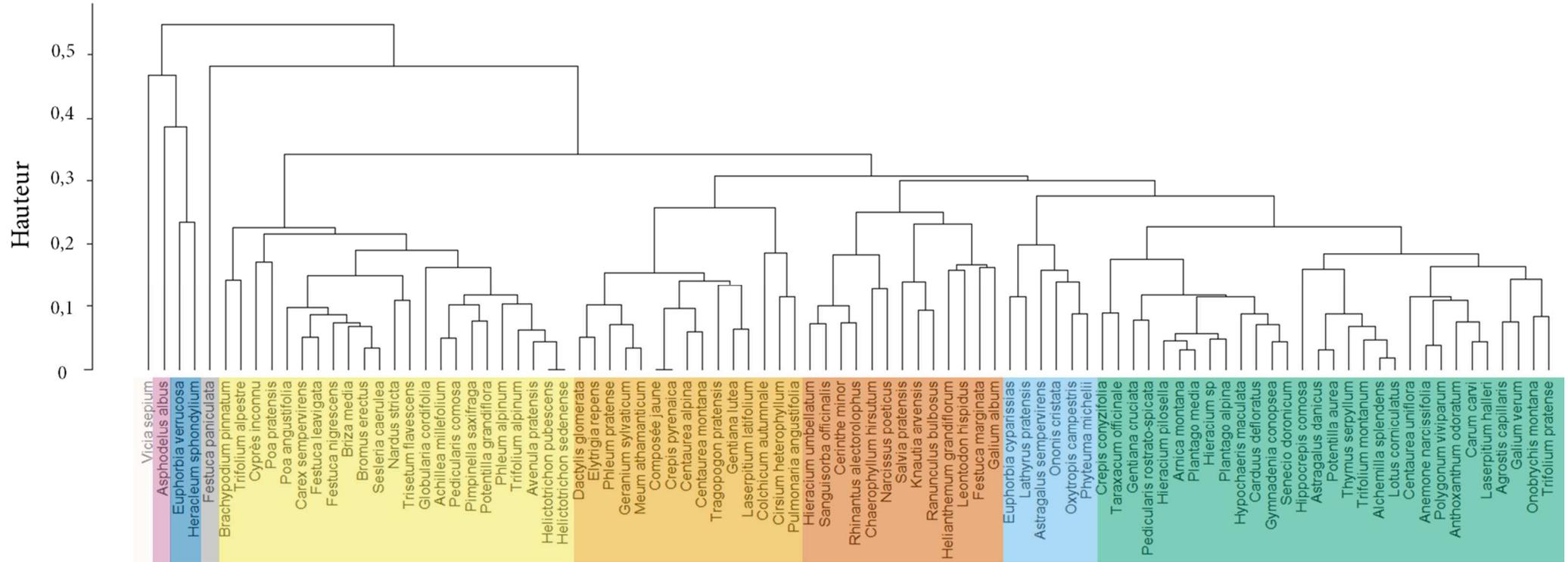
Tableau A5.1 – Tableau résultat des tests de Student entre toutes les combinaisons possibles pour l'indice FD sur les communautés observées : une croix signifie qu'il y a une différence significative ; les zones colorées correspondent tests inter-trajectoire/intra-site

	VA1	VA2	VA3	VA4	VA5	VA7	LG1	LG2	LG3	LG5	LG7	LMLB1	LMLB2	LMLB3	LMLB4	LMLB5	LMLB7	LMLB12	LMLB13	LMLB15	
VA1																					
VA2																					
VA3	X	X																			
VA4																					
VA5	X	X																			
VA7																					
LG1	X	X		X																	
LG2	X	X	X	X	X	X															
LG3	X	X		X		X															
LG5	X	X		X																	
LG7	X	X																			
LMLB1	X	X	X	X	X	X					X	X									
LMLB2	X	X		X																	
LMLB3																					
LMLB4	X	X		X	X	X															
LMLB5	X	X	X	X	X	X					X	X									
LMLB7	X	X		X	X	X															
LMLB12	X	X		X																	
LMLB13	X	X	X	X	X	X															
LMLB15	X	X		X	X	X															

Deuxième approche – compléments

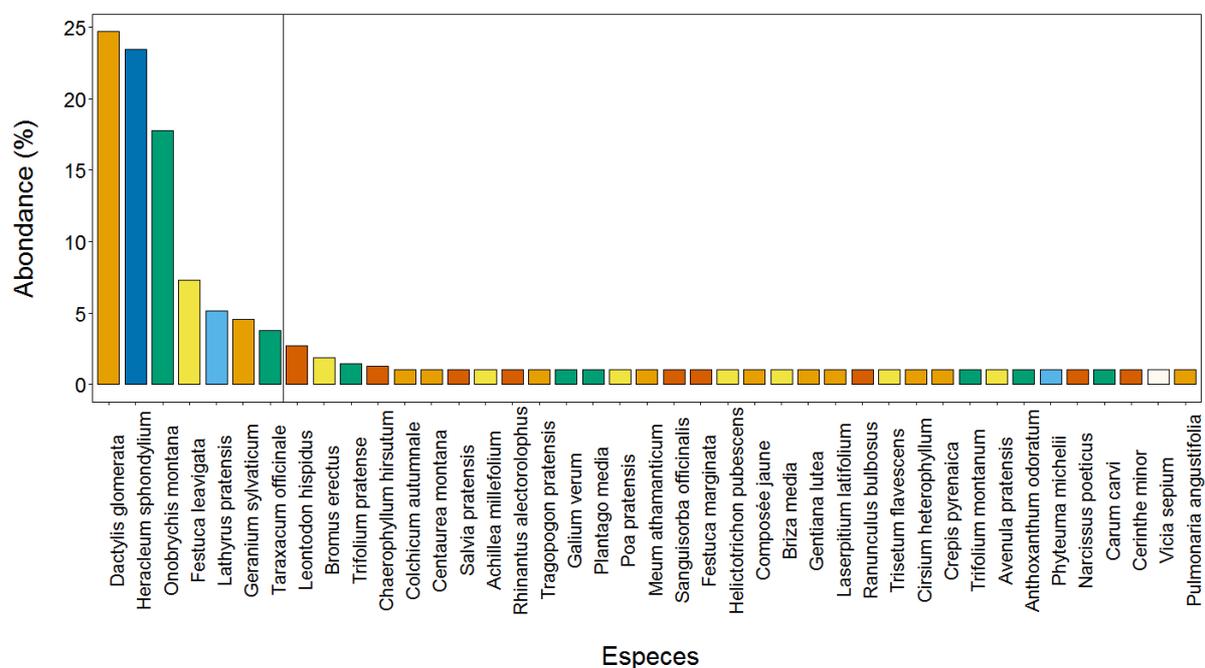
Pour chaque site, présentation du dendrogramme fonctionnel avec le nom des espèces, les histogrammes de l'abondance relative des espèces dans chaque trajectoire et leur analyse, et l'analyse du potentiel de résilience des groupes fonctionnels.

Figure A5.2 – Dendrogramme fonctionnel de Villar d'Arène



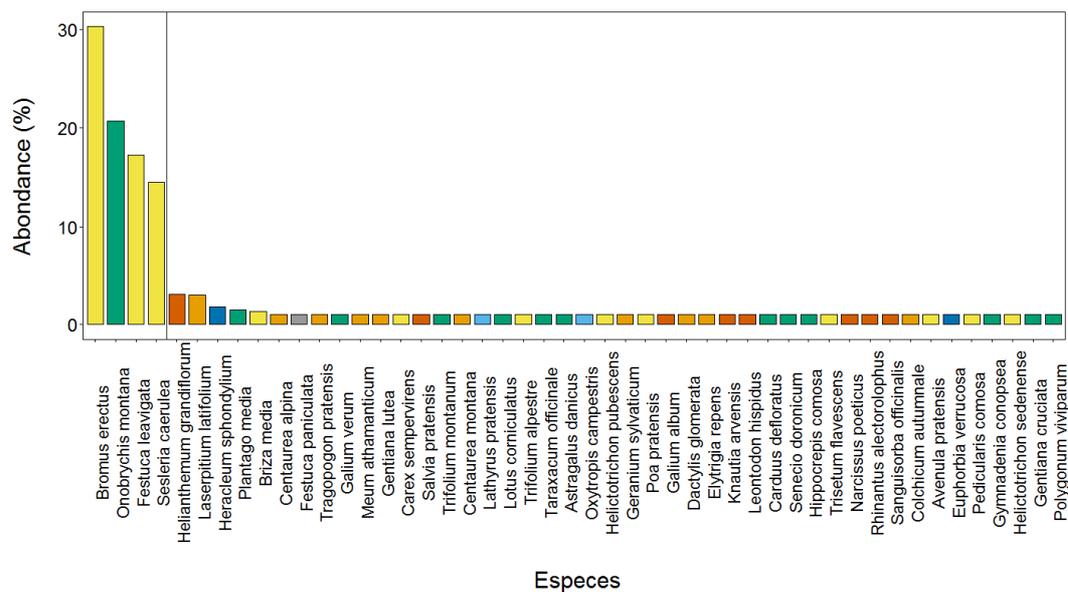
Figures A5.3 à A5.8 – Histogramme des abondances relatives en fonction des espèces représentant les groupes fonctionnels présents chaque trajectoire à Villar d’Arène : les valeurs d’abondance des espèces avec une abondance relative inférieure à 1% ont été modifiées pour pouvoir être lisibles sur le graphique (l’abondance est maintenue à 1%)

Figures A5.3 – Trajectoire T1 à Villar d’Arène



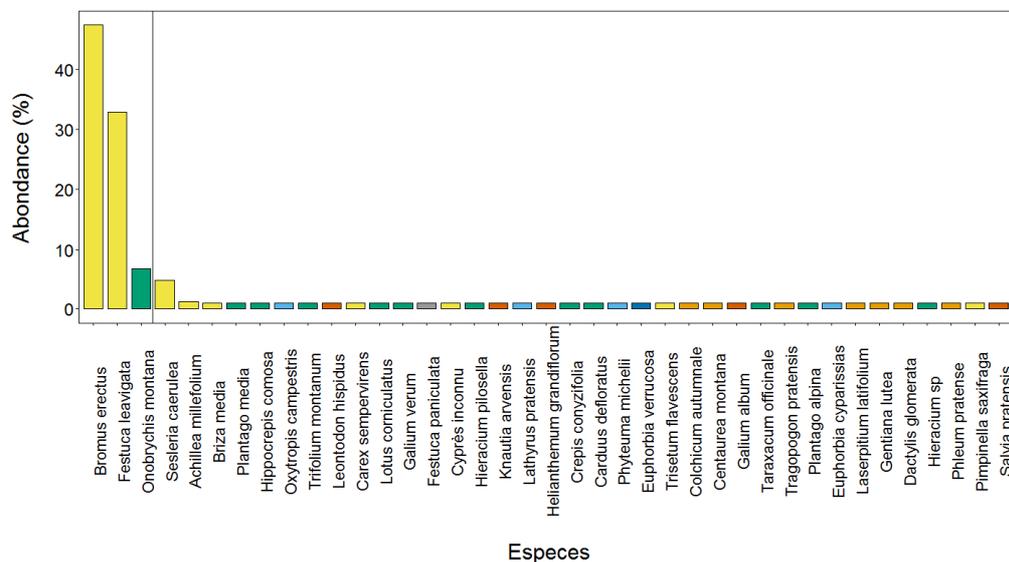
La complémentarité des espèces dominantes est très forte, ainsi que le nombre de groupes fonctionnels représentés par ces espèces (5 groupes). Cette complémentarité est plus faible pour les espèces subordonnées, puisque celle-ci est équivalente à la redondance. Il y a deux catégories de groupes fonctionnels : les groupes des petites graminées, des petites dicotylédones et des grandes dicotylédones sont redondants et ont des indicateurs de résilience assez élevés (entre 0,17 et 0,29) ; les groupes des légumineuses et des grandes exploitatrices sont très peu (indicateur groupe des légumineuses =0,03) ou pas résilients ; les potentiels de redondance de ces groupes suivent le même schéma. Deux « nouveaux » groupes apparaissent dans les espèces subordonnées, l’un redondant, l’autre est représenté par l’unique espèce qui le constitue.

Figure A5.4 – Trajectoire T2 à Villar d'Arène



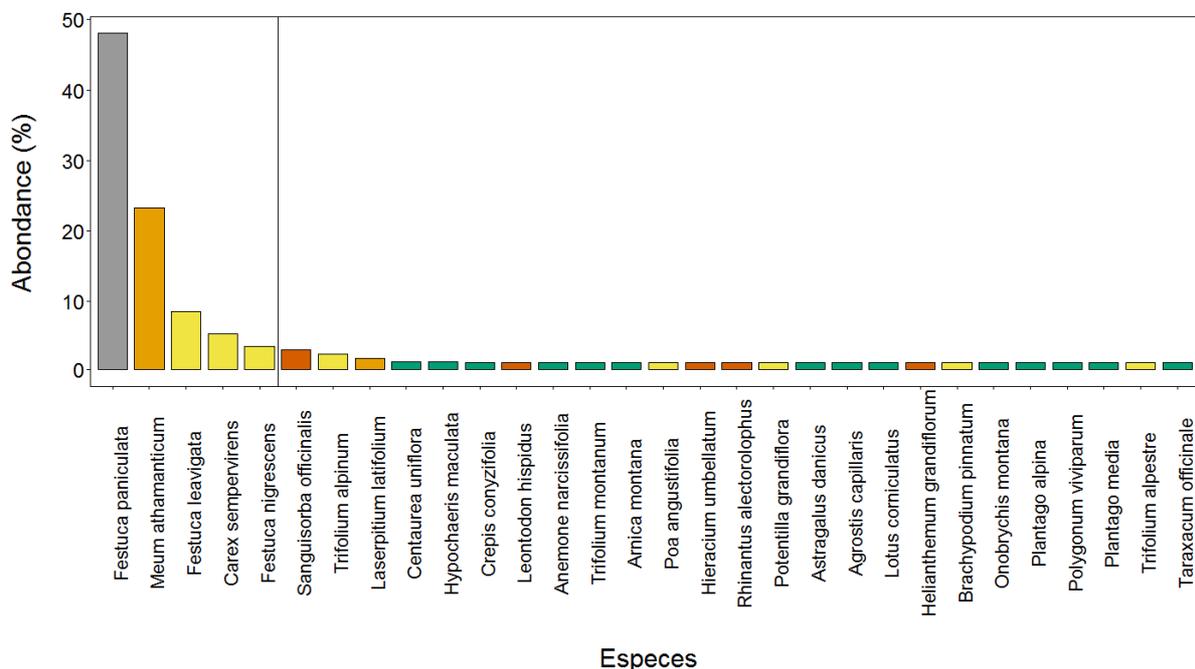
Deux groupes fonctionnels sont représentés dans les espèces dominantes : l'un est redondant à la fois dans le groupe des espèces dominantes et dans celui des subordonnées. La résilience des deux groupes dominants est assez forte (indicateur du groupe des petites dicotylédones – 0,27 – à peine plus élevé que celui du groupe des petites graminées – 0,2), alors qu'ils utilisent la même proportion de leur potentiel de redondance. Bien que de nombreux « nouveaux » groupes apparaissent parmi les espèces subordonnées (cette trajectoire a un des plus forts indicateurs de potentiel de transformation du site, à 0,71), la redondance des deux groupes dominants et de deux des cinq « nouveaux » groupes est telle que la complémentarité et la redondance sont équivalentes parmi les nombreuses espèces subordonnées.

Figure A5.5 – Trajectoire T3 à Villar d'Arène



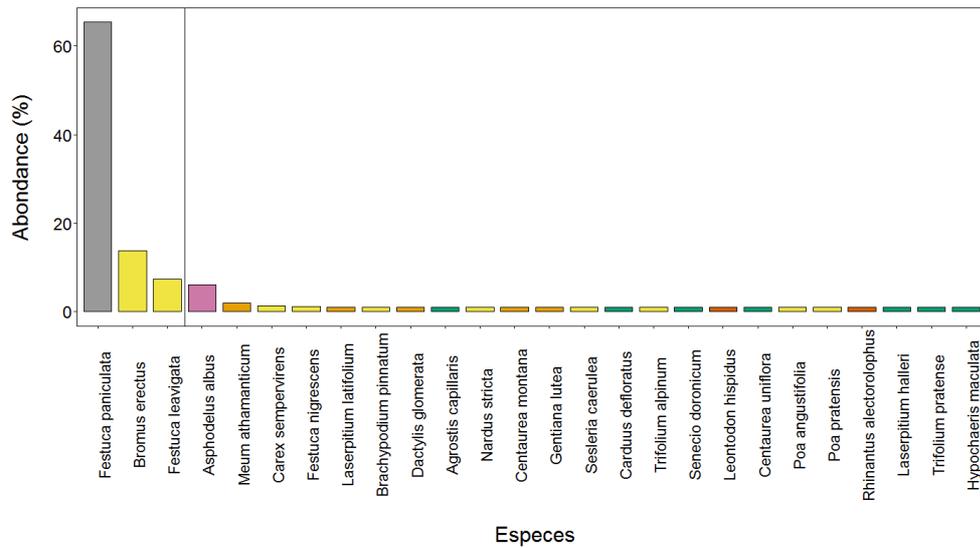
La trajectoire T3 est assez similaire à la trajectoire T2 : les deux mêmes groupes fonctionnels sont représentés dans les espèces dominantes, leurs indicateurs de résilience sont proches de ceux de la trajectoire T2 (groupe des petites graminées : 0,19 ; groupe des petites dicotylédones : 0,31), les mêmes cinq « nouveaux » groupes apparaissent dans les espèces subordonnées (certains résilients, d'autres non), aboutissant à un indicateur de potentiel de transformation égale à celui de la trajectoire T2 ; la seule différence est que dans la trajectoire T3, la complémentarité des espèces subordonnées est plus forte que leur redondance (car elles sont moins nombreuses que dans T2).

Figure A5.6 – Trajectoire T4 à Villar d'Arène



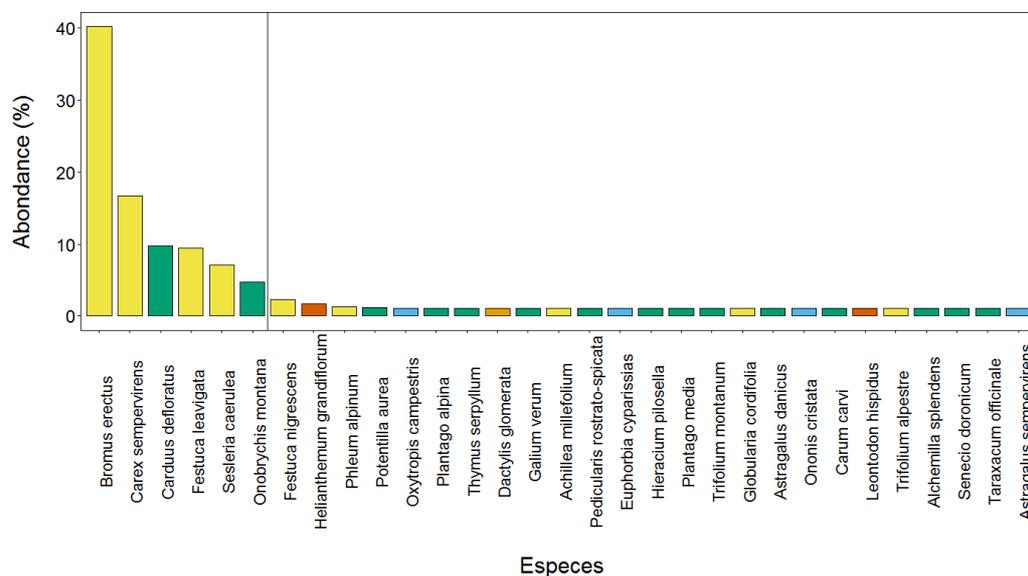
Trois groupes fonctionnels sont présents parmi les espèces dominantes, dont l'un est « ultra-dominant », mais non redondant (puisque'il s'agit du groupe composé uniquement de *Festuca paniculata*). Le groupe des grandes dicotylédones est très peu résilient : contrairement à dans la trajectoire T1, il utilise très peu de son potentiel de redondance, et a donc un indicateur de résilience très faible (0,04). Le groupe des petites graminées reste stable : il a la même valeur d'indicateur que dans les trajectoires déjà présentées. Deux « nouveaux » groupes apparaissent dans les espèces subordonnées et sont tous deux redondants (en particulier le groupe des petites dicotylédones, groupe au plus fort potentiel de redondance) : la redondance gagne sur la complémentarité pour les espèces subordonnées ; l'indicateur du potentiel de transformation (0,5) est parmi les plus faibles du site, bien qu'assez fort.

Figure A5.7 – Trajectoire T5 à Villar d’Arène



La trajectoire T5 ressemble à la trajectoire T4 de par la forte dominance de *Festuca paniculata*, non résiliente. Le groupe des petites graminées est lui résilient, il s’agit de la seule trajectoire à Villar d’Arène pour laquelle son indicateur de résilience est supérieur à 0,2 (qui est la valeur de l’indicateur pour les cinq autres trajectoires) : il vaut 0,35. Le groupe utilise environ un tiers de son potentiel de redondance, ce qui n’est pas beaucoup plus élevé que dans les autres trajectoires, mais la trajectoire T5 est celle qui possède le moins d’espèces subordonnées. Quatre « nouveaux » groupes apparaissent parmi les espèces subordonnées (plus ou moins redondants) ; les cinq groupes fonctionnels présents dans les espèces subordonnées ne sont pas assez nombreux pour que la complémentarité parmi ces espèces soit plus forte que la redondance (elles sont équivalentes).

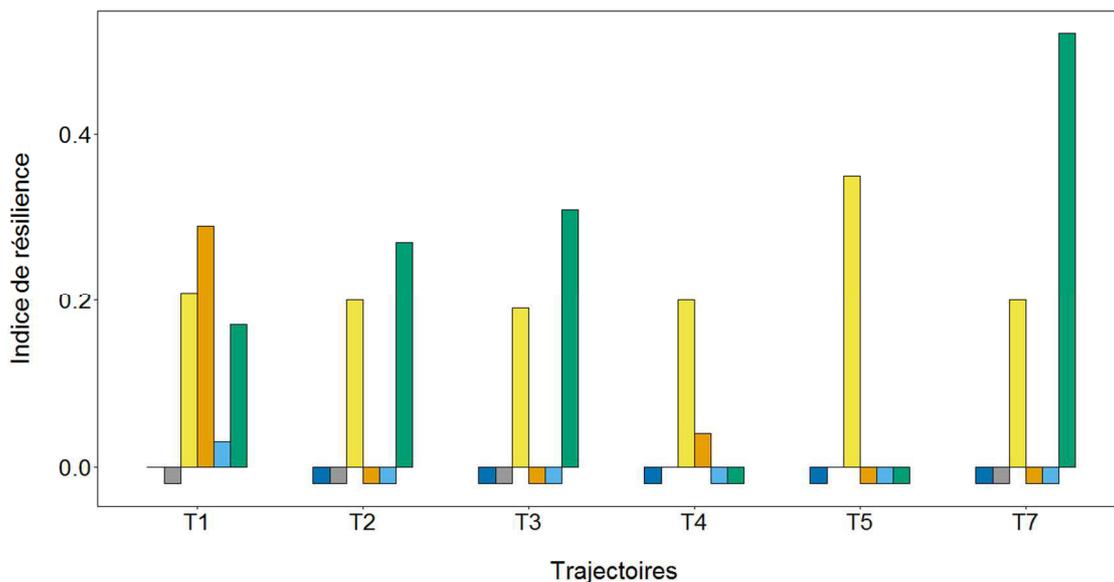
Figure A5.8 – Trajectoire T7 à Villar d’Arène



La trajectoire T7 est elle aussi proche des trajectoires T2 et T3, car ce sont les mêmes groupes dominants que pour celles-ci, et les trois « nouveaux » groupes présents dans les espèces subordonnées sont trois des cinq « nouveaux » groupes des trajectoires T2 et T3. En revanche, la résilience moyenne de la trajectoire T7 est plus forte que celle des trajectoires T2 et T3 (indicateur de T7 = 0,36, indicateur de T2 et T3 = 0,24 et 0,25), ce qui est dû à une forte résilience du groupe des petites dicotylédones, qui utilise presque la moitié de son potentiel de redondance (indicateur de résilience du groupe = 0,52 ; l'indicateur du groupe des petites graminées est équivalent entre les trois trajectoires et vaut environ 0,2). Au contraire, l'indicateur de potentiel de transformation est plus faible puisqu'il y a moins de « nouveaux » groupes dans la trajectoire T7 (0,6 pour T7 contre 0,71 pour T2 et T3).

Résilience des groupes fonctionnels :

Figure A5.9 – Histogramme présentant les valeurs de l'indice de résilience pour chacun des groupes fonctionnels apparaissant parmi les espèces dominantes d'au moins une trajectoire à Villar d'Arène : la valeur « -0.02 » est utilisée pour signaler que ce groupe n'est pas présent dans cette trajectoire

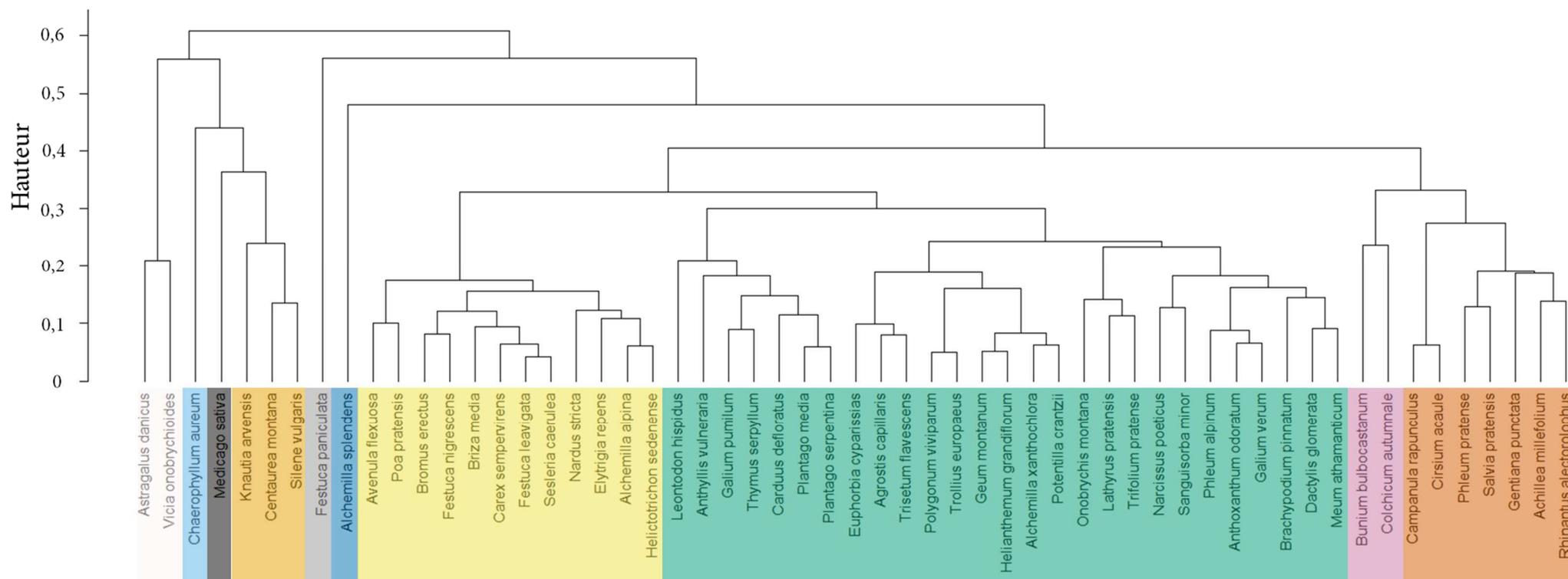


Le groupe des petites dicotylédones est le groupe avec le plus fort potentiel de redondance : ce potentiel est plutôt bien utilisé dans les quatre trajectoires où le groupe est dominant (la proportion utilisée est d'environ un tiers dans trois trajectoires, et un peu plus faible pour la trajectoire T1 dans laquelle elle vaut 1/5). Ces patrons se répercutent sur les valeurs d'indice de résilience de ce groupe, plus faible dans la trajectoire T1 (prairies de fauche fertilisées) ; les trajectoires T2 et T3 (anciennes terrasses aujourd'hui respectivement fauchées et pâturées), sont à un niveau intermédiaire et équivalent ; le groupe des petites dicotylédones est le plus résilient dans la trajectoire T7 (alpages ; il n'apparaît pas dans les anciennes zones de fauche – T4 et T5). En ce qui concerne le groupe des petites graminées, au second plus fort potentiel de redondance, et qui apparaît dans les espèces dominantes de toutes les trajectoires, l'indicateur

de résilience est stable entre les trajectoires à part pour la trajectoire T5 pour laquelle il est plus fort. Les proportions d'utilisation de son potentiel de redondance sont semblables à ceux du groupe des petites dicotylédones (compris entre environ 1/5 et un peu moins d'un tiers). Le groupe des grandes dicotylédones, au troisième plus fort potentiel de redondance, apparaît dans deux trajectoires, l'une dans laquelle il a un indicateur de résilience plutôt fort (0,29), l'autre dans laquelle il est très faiblement résilient (0,04). Il est surprenant de voir que le groupe des dicotylédones intermédiaires, au potentiel de redondance équivalent au groupe des grandes dicotylédones, n'apparaît jamais dans les espèces dominantes. Les trois autres groupes fonctionnels apparaissant chacun une fois dans les espèces dominantes ont un indicateur de résilience très faible (pour le groupe des légumineuses), voire nul (pour les groupes composés de *Euphorbia verrucosa* et *Heracleum sphondylium* et de *Festuca paniculata*). En ce qui concerne le groupe des légumineuses, même si son potentiel de redondance n'est pas très élevé (six espèces constituent ce groupe), il pourrait être plus résilient, au contraire du groupe *Euphorbia verrucosa* et *Heracleum sphondylium* pour lequel une espèce seulement pourrait le représenter dans les espèces subordonnées, et du groupe *Festuca paniculata*, constitué de cette seule espèce. Le groupe des petites dicotylédones est de manière générale le groupe le plus résilient, il est suivi par le groupe des petites graminées puis le groupe des grandes dicotylédones : cet ordre correspond à celui défini par les potentiels de redondance.

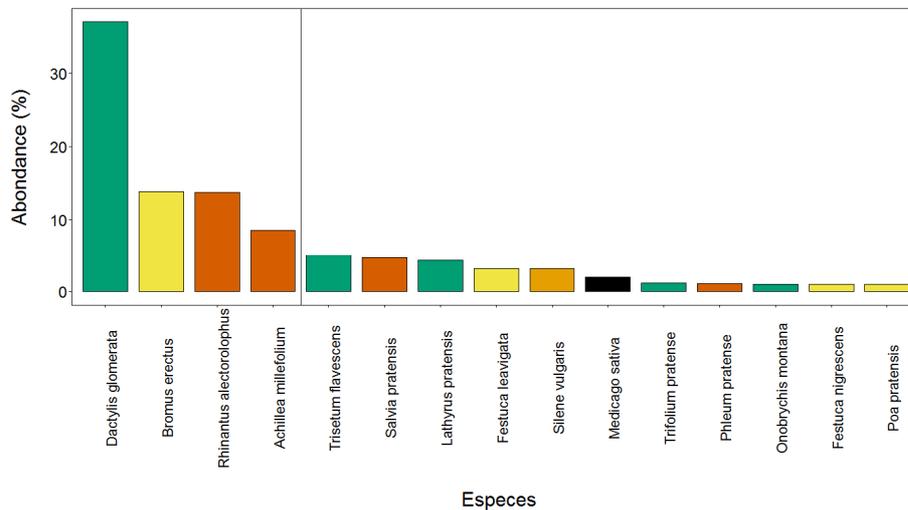
Cette analyse montre que les petites graminées sont présentes partout, à la fois dans les espèces dominantes et subordonnées, alors que les groupes des petites et des grandes dicotylédones se cantonnent aux anciennes terrasses (T1, T2 et T3) et aux alpages (T7). Ces deux groupes sont composés d'espèces aux traits équivalents, hormis la hauteur végétative qui est le trait distinguant les deux groupes : les grandes dicotylédones sont majoritairement présentes dans les prairies de fauche fertilisées (plus grand indicateur de résilience de la trajectoire T1, ce qui indique qu'elles sont nombreuses), alors que les petites dicotylédones dominent dans les alpages (très fort indicateur de résilience dans la trajectoire T7, elles représentent la moitié de cette communauté). La complémentarité des espèces abondantes de la trajectoire T1 (prairies de fauche fertilisées) est très forte, témoignant d'une forte diversité fonctionnelle, diminuée dans les trajectoires T2 et T3, de par l'abandon des pratiques agricoles traditionnelles (fertilisation pour T2, fertilisation et fauche pour T3 – Tasser et Tappeiner, 2002 ; Quétier et al., 2007b). Le profil des trajectoires T4 et T5 (anciennes prairies de fauche ; communautés dominées par des espèces conservatrices – *Festuca paniculata* ultra-dominante et espèces du groupe des petites graminées) est en adéquation avec les résultats de Quétier et al. (2007b) et Gross et al. (2009), à savoir que les prairies non terrassées, où il n'y a pas de limitation de la ressource en eau (Gross et al. 2008), sont fortement dominées par des espèces d'un même type, à savoir des graminées conservatrices, largement représentées par *Festuca paniculata*.

Figure A5.10 – Dendrogramme fonctionnel de La Grave



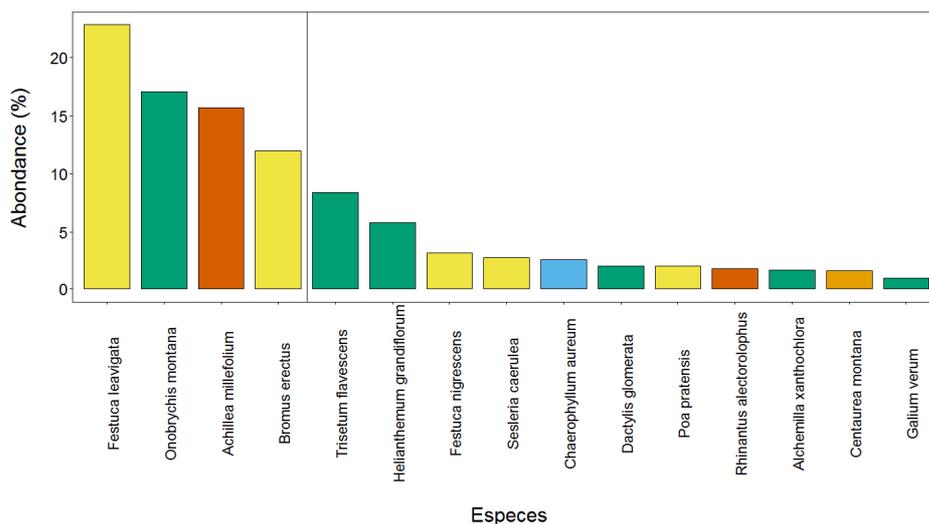
Figures A5.11 à A5.16 – Histogramme des abondances relatives en fonction des espèces représentant les groupes fonctionnels présents chaque trajectoire à La Grave : les valeurs d'abondance des espèces avec une abondance relative inférieure à 1% ont parfois été modifiées pour pouvoir être lisibles

Figures A5.11 – Trajectoire T1 à La Grave



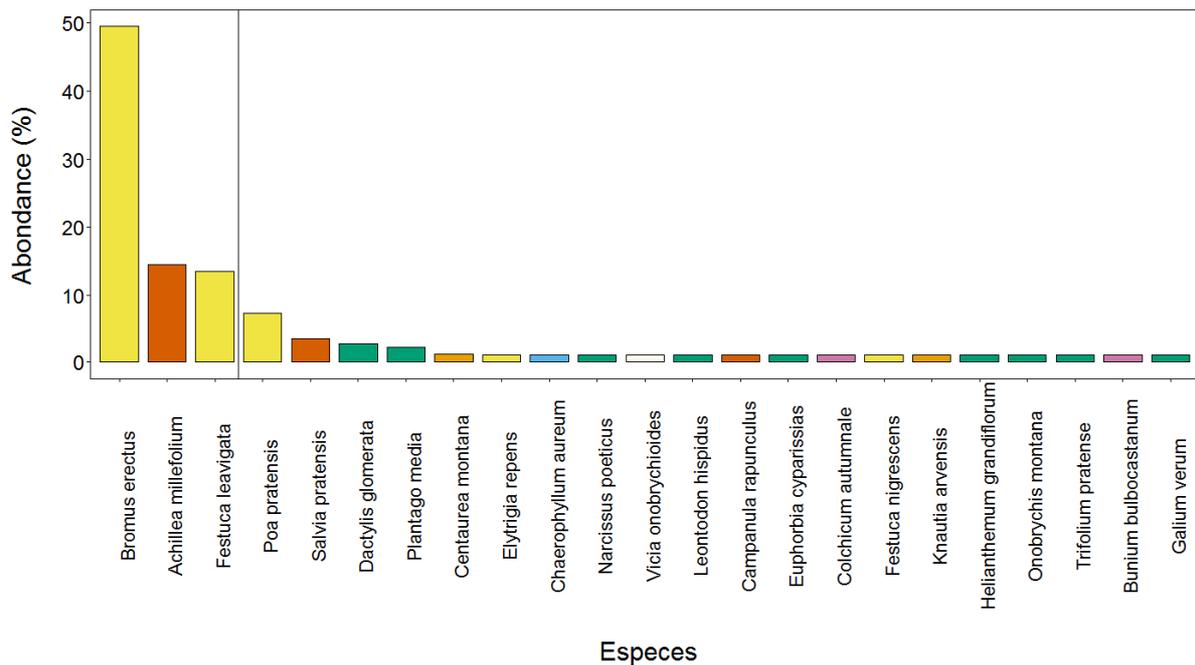
En ce qui concerne la trajectoire T1, trois groupes fonctionnels sont représentés parmi les quatre espèces dominantes : la complémentarité de ces espèces est donc forte. Chacun des groupes est redondant dans les espèces subordonnées, mais à des degrés différents (les indicateurs de résilience diffèrent entre les trois groupes fonctionnels : groupe des dicotylédones intermédiaires = 0,18 < groupe des petites graminées = 0,27 < groupe des petites dicotylédones = 0,36 ; c'est aussi le cas pour la proportion utilisée du potentiel de redondance : environ 1/7 pour le groupe des petites dicotylédones au plus fort potentiel, et entre 1/4 et 1/3 pour les deux autres groupes). Deux « nouveaux » groupes apparaissent parmi les espèces subordonnées, mais seulement représentés par une espèce chacun ; la complémentarité entre les espèces subordonnées est plus forte que la redondance.

Figures A5.12 – Trajectoire T2 à La Grave



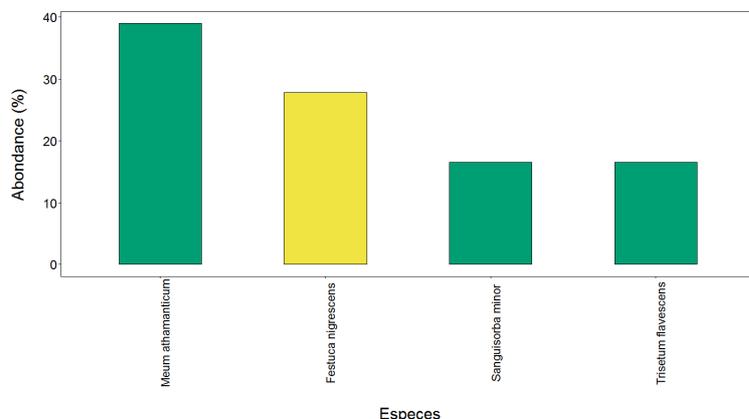
La trajectoire T2 est similaire à la trajectoire T1. Sa communauté végétale est représentée par trois espèces dominantes, dont la complémentarité est maximale puisque ces espèces appartiennent chacune à un groupe différent. Les trois groupes se retrouvent tous parmi les espèces subordonnées. Les trois groupes sont donc résilients, mais à des degrés différents (les indicateurs de résilience diffèrent entre les trois groupes fonctionnels : groupe des dicotylédones intermédiaires = 0,08 < groupe des petites graminées = 0,25 < groupe des petites dicotylédones = 0,42 ; c'est aussi le cas pour la proportion utilisée du potentiel de redondance : très faible pour le groupe des dicotylédones intermédiaires au potentiel le plus faible parmi ces trois groupes, à savoir 1/7 ; au mieux d'un quart pour le groupe des petites graminées). De plus, dans cette trajectoire aussi, deux « nouveaux » groupes apparaissent parmi les espèces subordonnées, mais seulement représentés par une espèce chacun. La complémentarité entre les espèces subordonnées de la trajectoire T2 est plus forte que la redondance.

Figure A5.13 – Trajectoire T3 à La Grave



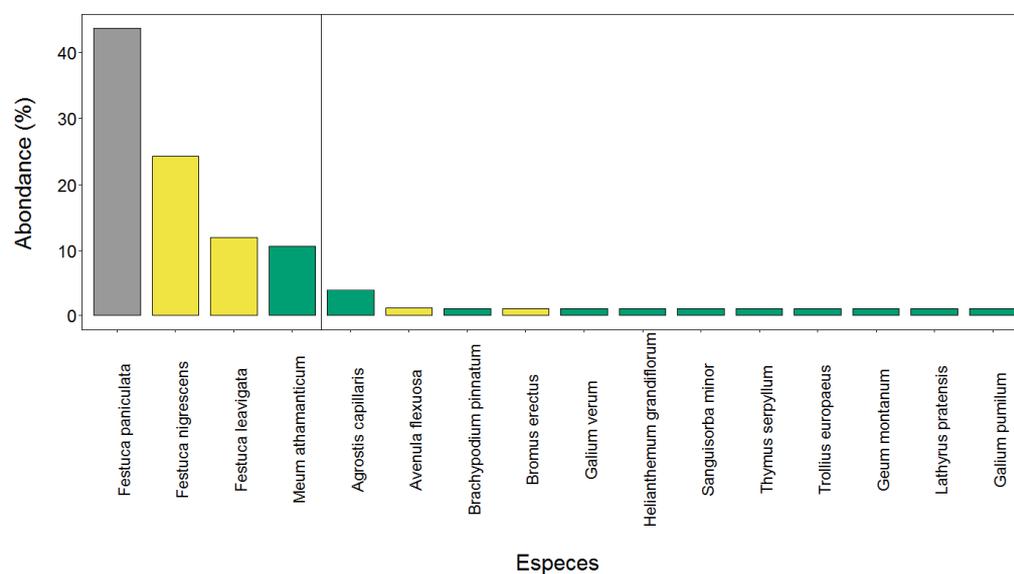
La trajectoire T3 se caractérise par une redondance de ces espèces dominantes, alors que les espèces subordonnées sont très complémentaires. Les deux groupes fonctionnels représentés par les espèces dominantes sont d'ailleurs peu redondants, donc peu résilients (résilience similaire entre le groupe des dicotylédones intermédiaires et le groupe des petites graminées ; c'est aussi le cas des proportions utilisées des potentiels de redondance). Cinq « nouveaux » groupes apparaissent parmi les espèces subordonnées, l'un est redondant, alors que les quatre autres ne sont représentés que par une ou deux espèces.

Figure A5.14 – Trajectoire T4 à La Grave



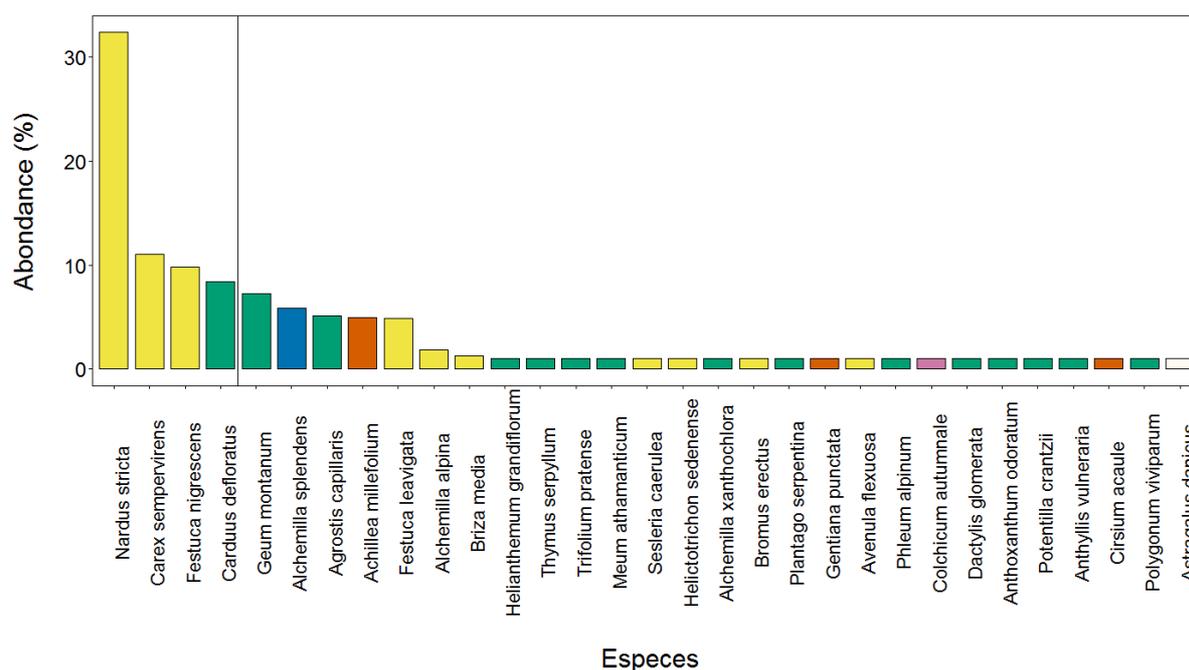
Il n'y a rien à commenter pour la trajectoire T4, puisque la (seule) parcelle la représentant est composée de quatre espèces aux abondances telles qu'elles sont toutes caractérisées comme dominantes.

Figure A5.15 – Trajectoire T5 à La Grave



La trajectoire T5 est, elle, caractérisée par une forte redondance à l'échelle globale : en effet, seulement trois groupes fonctionnels sont représentés sur l'ensemble de la communauté. Le premier groupe n'est pas résilient puisque *Festuca paniculata* est la seule représentante de ce groupe. En revanche, les deux autres le sont, et en particulier le groupe des petites dicotylédones (indicateur de résilience = 0,83, environ 1/3 de son potentiel de redondance, alors que c'est moitié moins pour le groupe des petites graminées qui est à 1/6 de son potentiel et dont l'indicateur de résilience est faible, à 0,17).

Figure A5.17 – Trajectoire T7 à La Grave

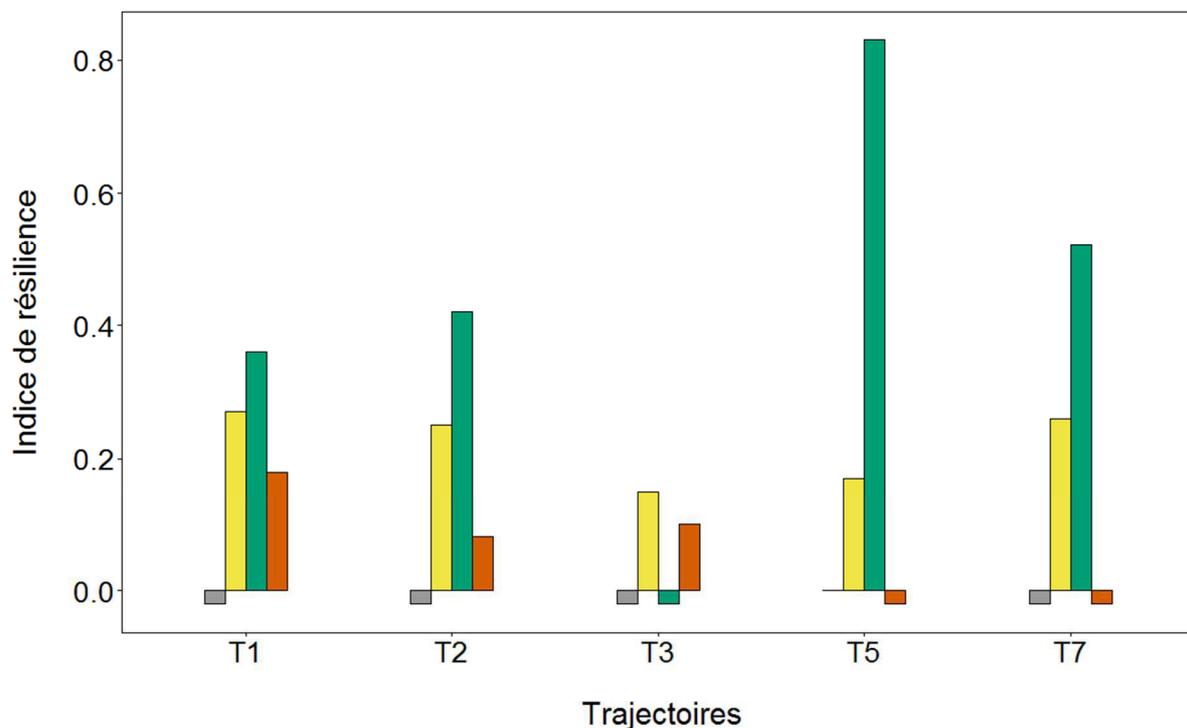


Enfin en ce qui concerne la trajectoire T7, il est remarquable que la redondance de certains groupes fonctionnels est bien marquée (groupes des petites graminées et des petites dicotylédones) et elle domine pour les espèces dominantes, alors que la complémentarité est plus forte dans les espèces subordonnées, qui sont composées par quatre « nouveaux » groupes fonctionnels, non ou très peu résilients. La résilience du groupe des petites dicotylédones est assez forte (indicateur de résilience = 0,52) et correspond à une forte proportion du potentiel de redondance de ce groupe (environ 1/2) ; la résilience du groupe des petites graminées est plus faible (indicateur de résilience = 0,26), mais la proportion utilisée du potentiel est équivalente à celle du groupe des petites dicotylédones (environ 1/2).

Résilience des groupes fonctionnels : La résilience moyenne à l'échelle du site du groupe des petites dicotylédones est élevée, et se distingue de celle des autres groupes. Lorsque ce groupe exploite le plus faiblement son potentiel de redondance (1/7, en trajectoire T1), il atteint tout de même une valeur de 0,36 pour son indicateur de résilience : son plus faible indicateur de résilience est plus élevé que l'ensemble des indicateurs des autres groupes réunis à La Grave. Lorsqu'il exploite beaucoup son potentiel (proportion utilisée entre 1/3 et 1/2), le groupe atteint même des valeurs « extrêmes » d'indicateur de résilience (0,52 pour la trajectoire T7, égal uniquement par le groupe fonctionnel des petites dicotylédones en trajectoire T7 à Villar d'Arène ; 0,83 pour la trajectoire T5, grâce à une combinaison forte exploitation du potentiel / faible nombre d'espèces subordonnées). Les groupes des petites graminées et des

dicotylédones intermédiaires, bien qu'exploitant généralement bien leur potentiel de redondance, celui-ci étant plus faible que celui du groupe des petites dicotylédones, sont moins résilients : l'indicateur du groupe des petites graminées est à peine plus élevé que celui du groupe des dicotylédones intermédiaires. La résilience du groupe *Festuca paniculata* présent dans la trajectoire T5 est, bien entendu, nulle. A La Grave, le groupe des petites dicotylédones est de manière générale le groupe le plus résilient, il est suivi par le groupe des petites graminées puis le groupe des dicotylédones intermédiaires : cet ordre correspond à celui défini par les potentiels de redondance.

Figure A5.18 – Histogramme présentant les valeurs de l'indice de résilience pour chacun des groupes fonctionnels apparaissant parmi les espèces dominantes d'au moins une trajectoire à La Grave : la valeur « -0.02 » est utilisée pour signaler que ce groupe n'est pas présent dans cette trajectoire



Les profils des espèces dominantes dans les trajectoires des anciennes terrasses (T1, T2 et T3) confirment que l'abandon de la fauche pour le pâturage diminue la diversité fonctionnelle (Tasser & Tappeiner, 2002 ; Quétier et al., 2007b), observée aussi par l'analyse des indices de diversité de la première partie de ce chapitre. Comme attendu selon Quétier et al. (2007b) et Gross et al. (2009), la trajectoire T5 (anciennes prairies de fauche aujourd'hui pâturées) est dominée par des fétuques conservatrices, majoritairement *Festuca paniculata*.

Figure A5.30 – Dendrogramme fonctionnel du Monétier-les-Bains

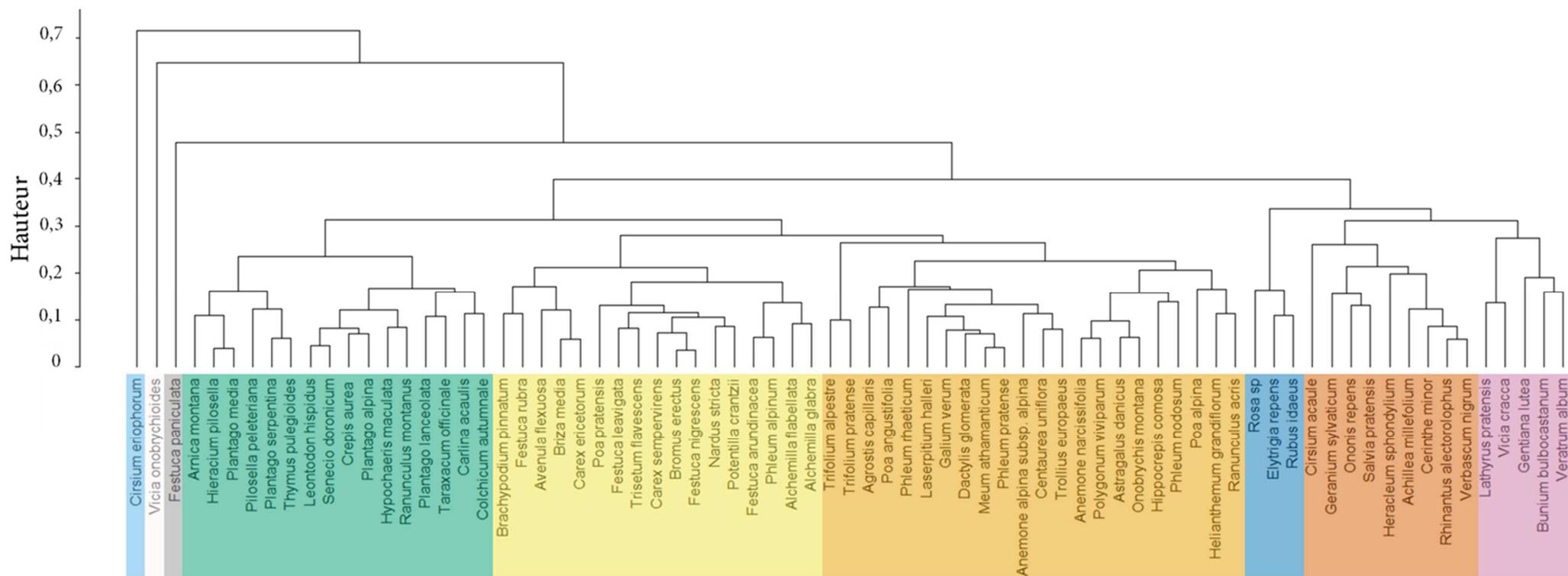
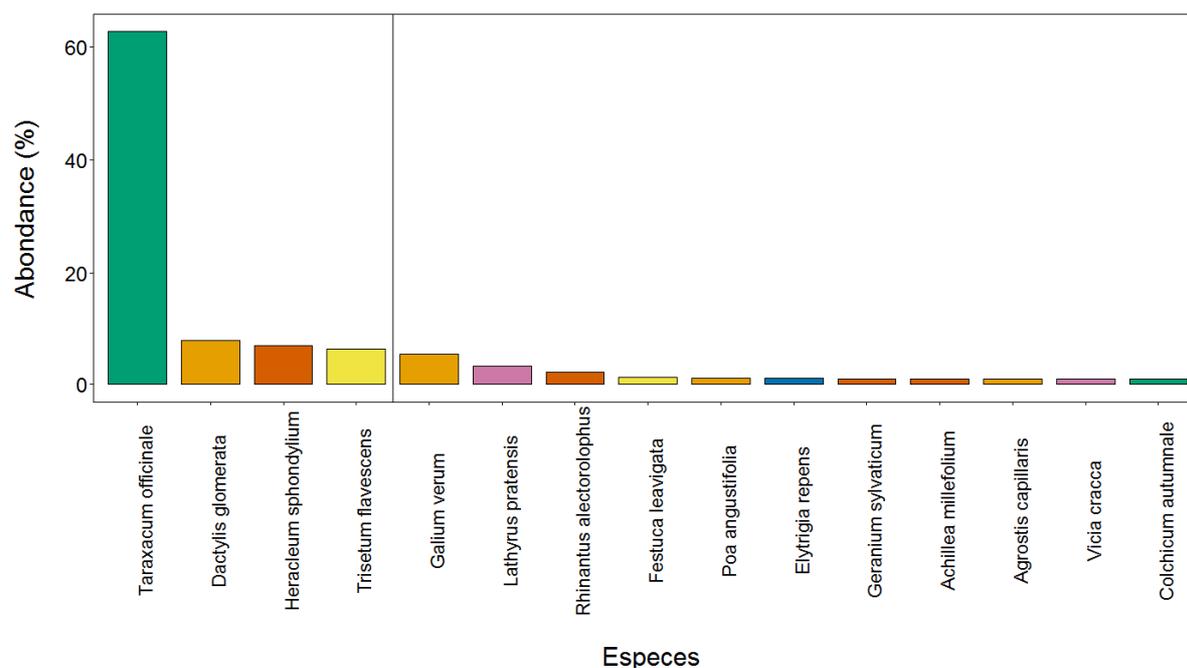


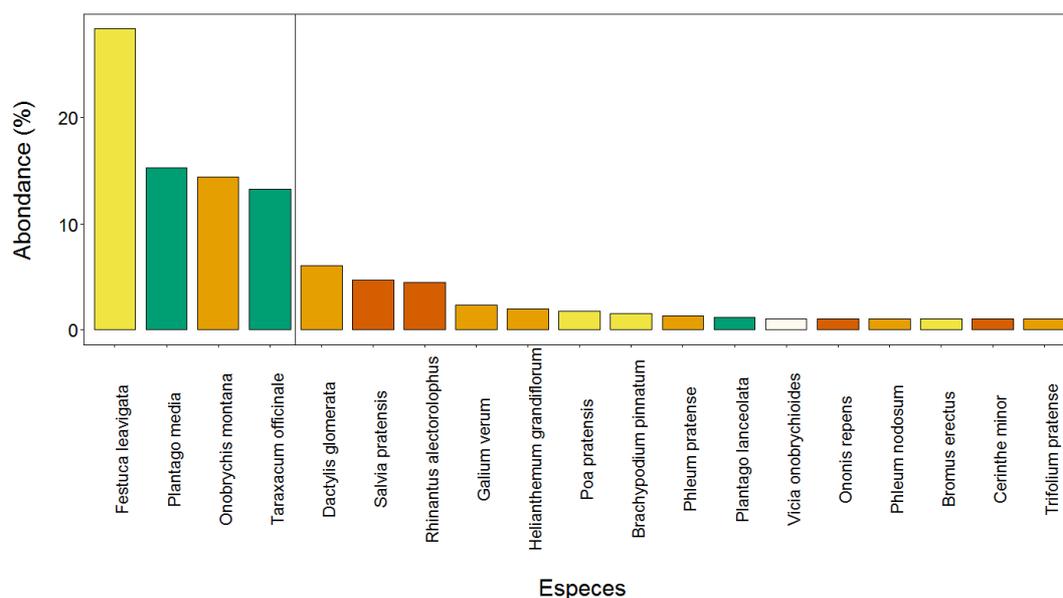
Figure A5.20 à 5.29 – Histogramme des abondances relatives en fonction des espèces représentant les groupes fonctionnels présents dans chaque trajectoire au Monétier-les-Bains : les valeurs d'abondance des espèces avec une abondance relative inférieure à 1% ont parfois été modifiées pour pouvoir être lisibles sur le graphique (l'abondance est maintenue à 1%)

Figure A5.20 – Trajectoire T1 au Monétier-les-Bains



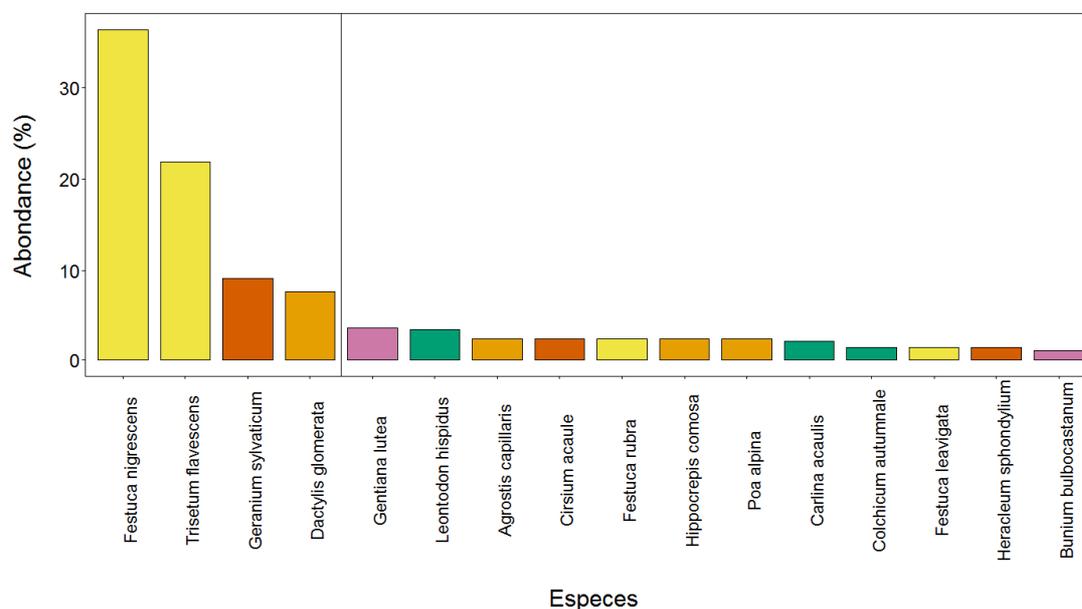
La trajectoire T1 est caractérisée par la forte dominance de *Taraxacum officinale*, du groupe des petites dicotylédones, très peu résilient dans cette communauté car une seule espèce de ce même groupe est présente parmi les espèces subordonnées (*Colchicum autumnale*). Trois autres espèces font partie des espèces dominantes, bien qu'en abondance bien plus faible que ne l'est *Taraxacum officinale* ; elles appartiennent toutes les trois à des groupes fonctionnels différents, la complémentarité des espèces dominantes de la trajectoire T1 est donc maximale. Comme le groupe des petites dicotylédones, le groupe des petites graminées est très peu résilient (indicateurs de résilience = 0,09). Pour ces deux groupes qui font partie des groupes aux potentiels de redondance les plus forts du Monétier-les-Bains, une très faible portion de ce potentiel est utilisé dans la trajectoire T1. Les deux autres groupes sont plus redondants et sont donc plus résilients (indicateur de résilience = 0,27) et utilisent une plus forte proportion de leur potentiel, surtout en ce qui concerne le groupe des grandes dicotylédones (groupe des grandes dicotylédones : 1/3 ; groupe des dicotylédones intermédiaires : 1/7). Deux « nouveaux » groupes apparaissent dans les espèces subordonnées, faiblement redondants ; la complémentarité est aussi plus forte que la redondance pour les espèces subordonnées.

Figure A5.21 – Trajectoire T2 au Monétier-les-Bains



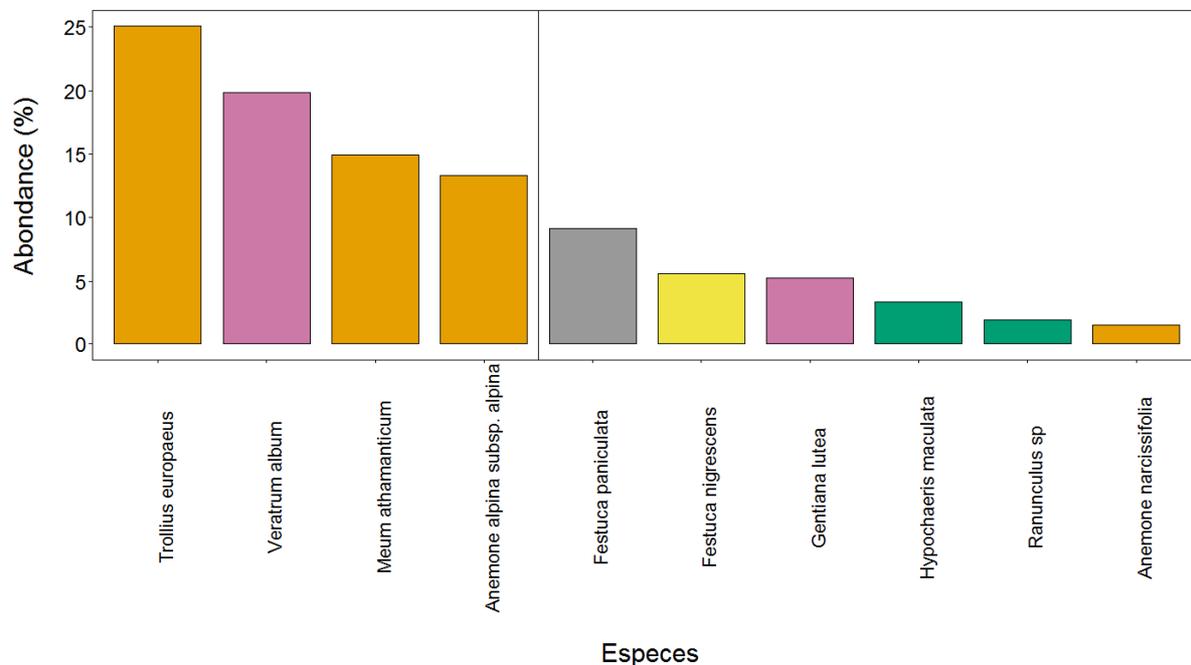
En ce qui concerne la trajectoire T2, trois groupes fonctionnels sont représentés parmi les 4 espèces dominantes, qui sont donc fortement complémentaires. Cette complémentarité reste forte parmi les espèces subordonnées, où deux « nouveaux » groupes apparaissent, l'un redondant, l'autre non. Les trois groupes dominants sont tous redondants : le groupe des petites dicotylédones, très faiblement résilient (indicateur de résilience = 0,07), se détache du groupe des petites graminées (indicateur de résilience = 0,2) ; tous deux se détachent du groupe des dicotylédones intermédiaires (indicateur de résilience = 0,4). La proportion utilisée de leur potentiel de redondance évolue dans le même sens.

Figure A5.22 – Trajectoire T3 au Monétier-les-Bains



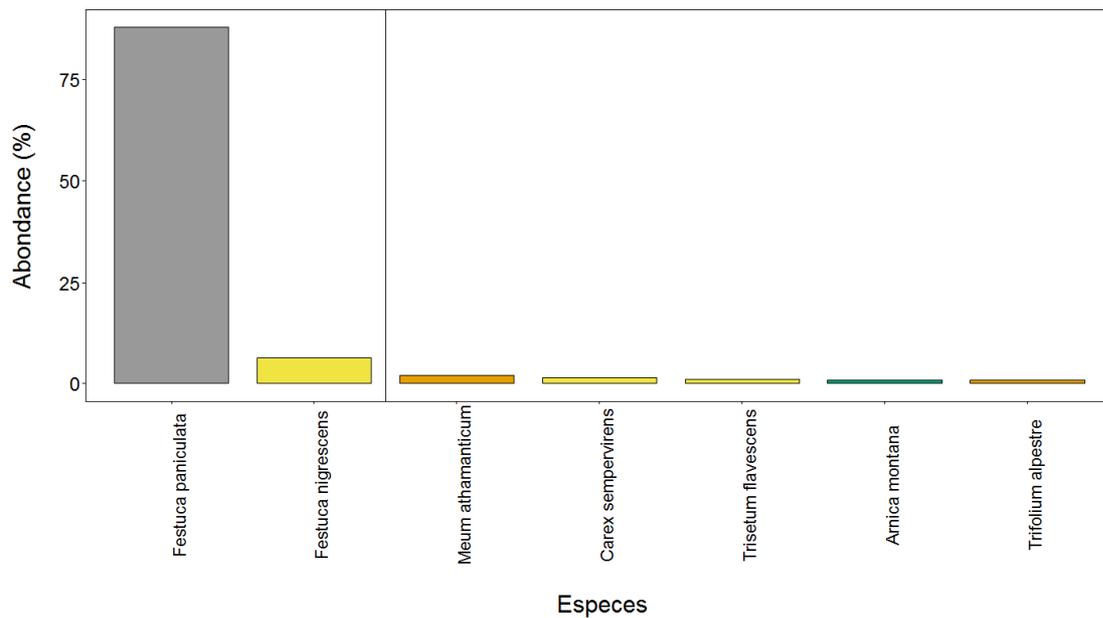
La trajectoire T3 est similaire à la trajectoire T2, mais avec un jeu de groupes fonctionnels différent : la complémentarité est forte pour les espèces dominantes ainsi que pour les espèces subordonnées, parmi lesquelles apparaissent deux « nouveaux » groupes fonctionnels, dont la redondance est à peine plus faible que celle des groupes dominants. La redondance de ces trois groupes fonctionnels est le deuxième point de dissimilitude entre la trajectoire T2 et T3 : l'indicateur de résilience moyen est sensiblement le même entre les deux trajectoires (respectivement, 0,22 et 0,2), mais les trois groupes de la trajectoire T2 se différencient les uns des autres (indicateurs compris entre 0,07 et 0,4) alors que les trois groupes de la trajectoire T3 ont des indicateurs proches les uns des autres (compris entre 0,17 et 0,25).

Figure A5.23 – Trajectoire T4 au Monétier-les-Bains



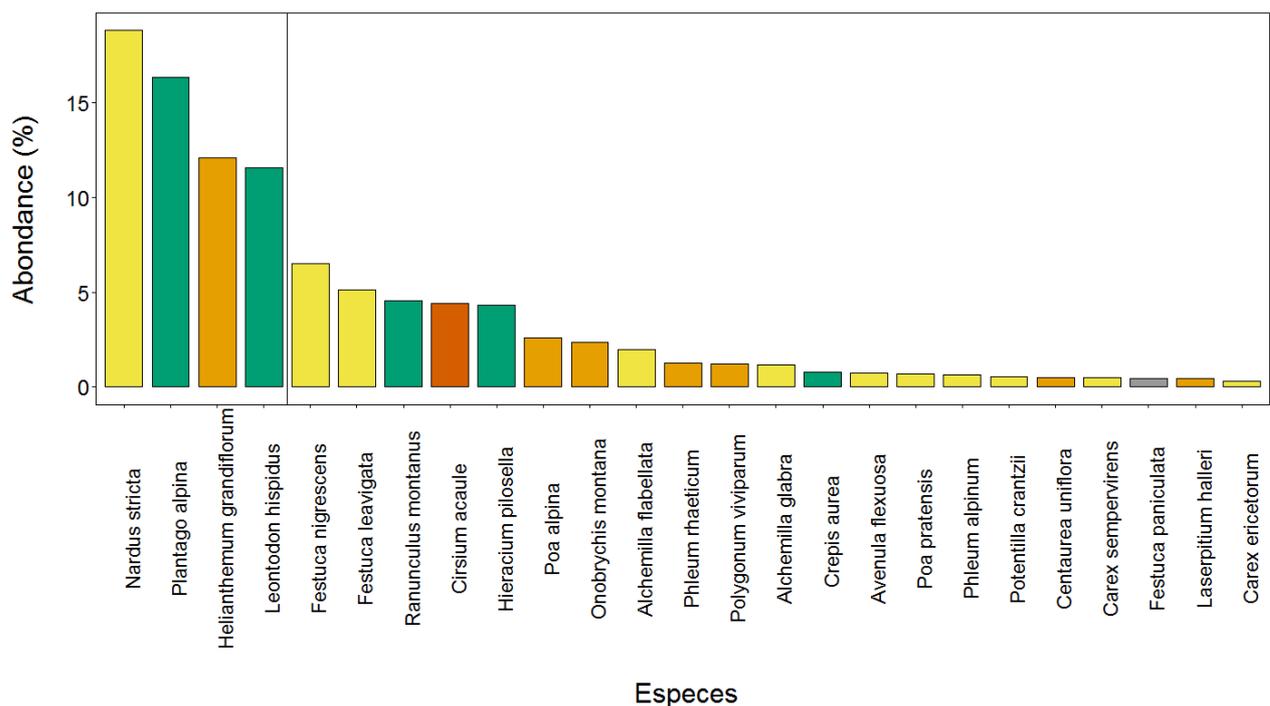
Peu d'espèces composent la communauté de la trajectoire T4 : les quatre espèces dominantes appartiennent à deux groupes fonctionnels, la complémentarité entre les espèces est donc assez faible ; les six espèces subordonnées appartiennent à cinq groupes (trois « nouveaux »), la complémentarité entre les espèces est donc très forte. Le fait que quatre espèces subordonnées appartiennent à ces « nouveaux » groupes diminuent fortement le nombre d'espèces subordonnées pouvant appartenir aux groupes fonctionnels représentés dans les dominantes : leur redondance est donc faible ; mais en la rapportant au nombre d'espèces subordonnées total, l'indicateur de résilience moyen obtenu pour la trajectoire T4 ne peut pas être considéré comme différent de celui des trois première trajectoires (indicateur moyen = 0,17).

Figure A5.24 – Trajectoire T5 au Monétier-les-Bains



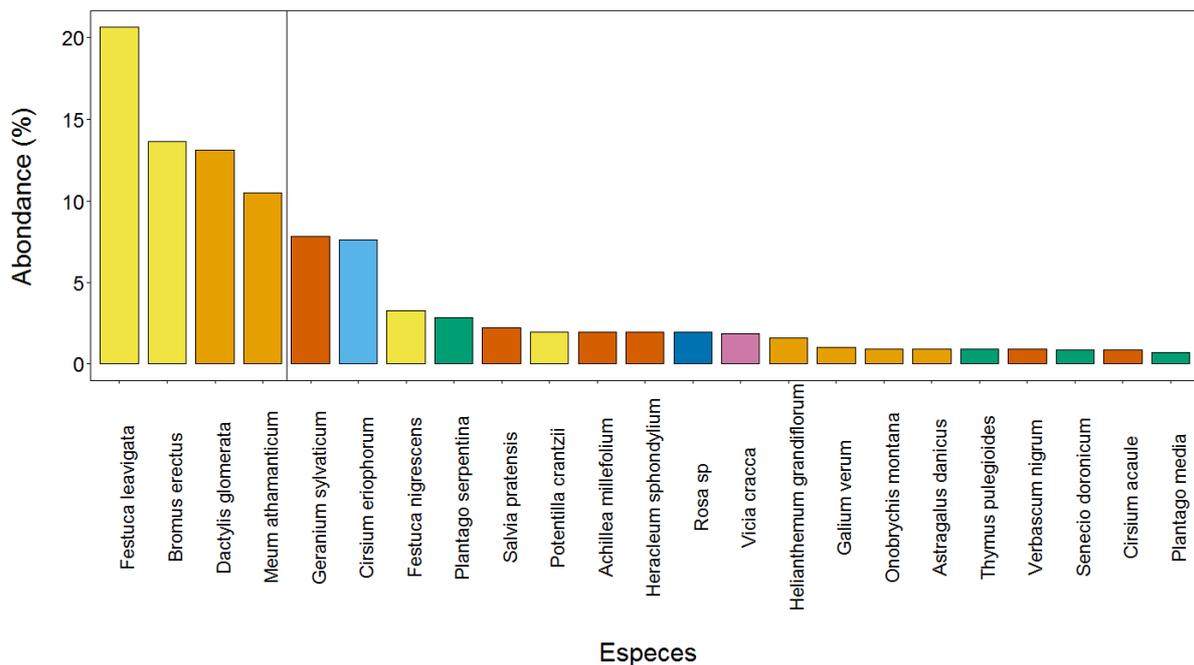
Deux fétuques sont dominantes et complémentaires dans la communauté de la trajectoire T5, *Festuca paniculata* est ultra-dominante et non résiliente puisqu'elle est un groupe fonctionnel à elle seule, *Festuca nigrescens* est résiliente (indicateur de résilience = 0,4, environ 1/8 de son potentiel de redondance). Deux « nouveaux » groupes apparaissent parmi les espèces subordonnées, dont la complémentarité est plus forte que la redondance.

Figure A5.25 – Trajectoire T7 au Monétier-les-Bains



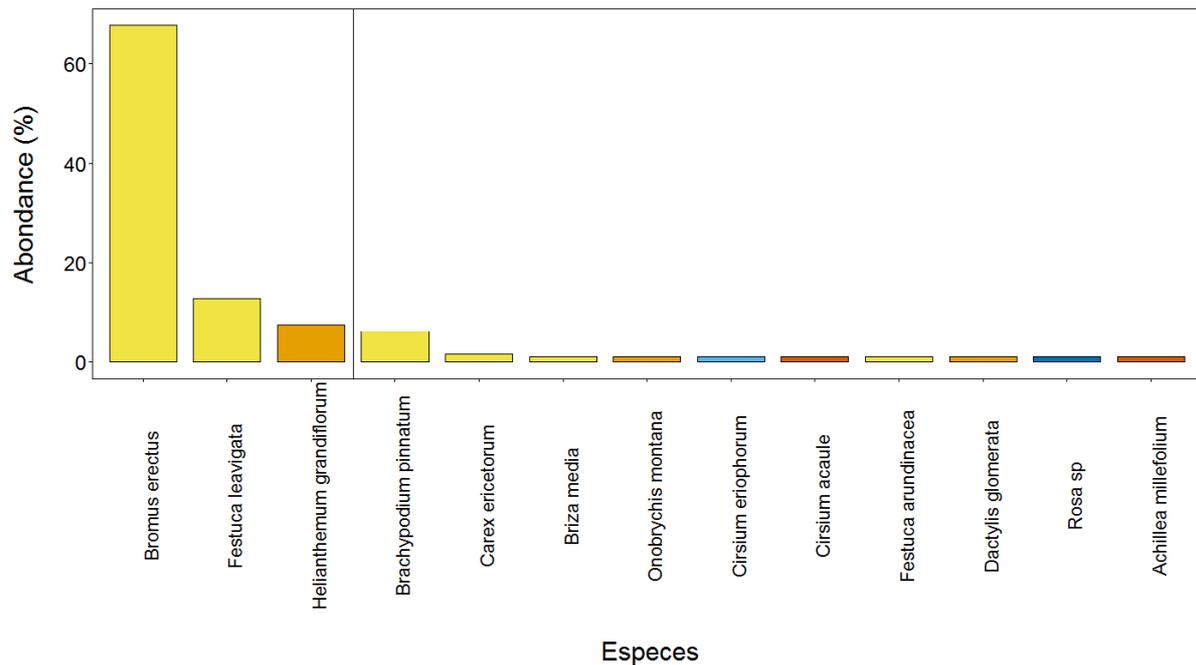
La trajectoire T7 peut aussi être rapprochée de la trajectoire T2 : la complémentarité est forte dans cette communauté parmi les espèces dominantes et parmi les espèces subordonnées, les trois mêmes groupes fonctionnels sont représentés parmi les quatre espèces dominantes, ils sont tous redondants, leur indicateur de résilience, ainsi que la proportion utilisée de leur potentiel de redondance se distinguent et évoluent de la même façon (groupe des petites dicotylédones < groupe des dicotylédones intermédiaires < groupe des petites graminées), deux « nouveaux » groupes, non redondants, apparaissent parmi les espèces subordonnées.

Figure A5.26 – Trajectoire T12 au Monétier-les-Bains



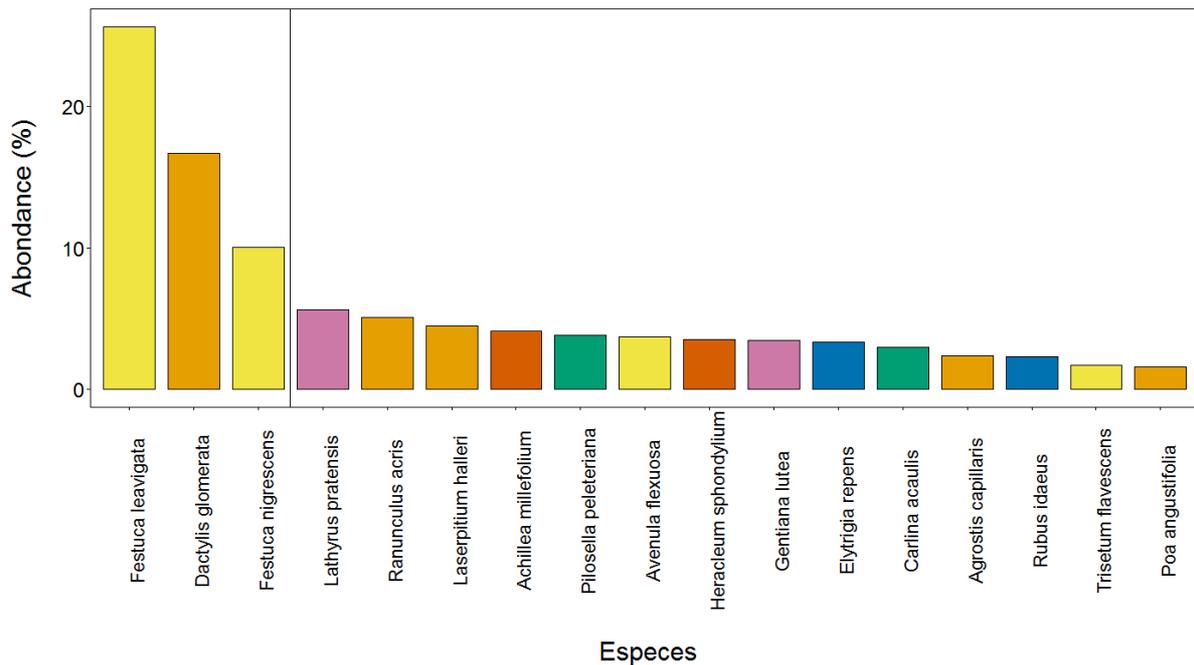
La trajectoire T12 est caractérisée par une forte complémentarité des espèces subordonnées. En effet, en plus des deux groupes fonctionnels présents dans les espèces dominantes (et redondants), cinq « nouveaux » groupes apparaissent dans les espèces subordonnées (deux redondants, trois représentés chacun par une seule espèce). Le potentiel de transformation de cette trajectoire est donc fort (indicateur de potentiel de transformation = 0,71, le plus fort au Monétier-les-Bains, bien que difficilement différenciable de ceux des trajectoires T5 et T15 = 0,67). Les espèces des « nouveaux » groupes fonctionnels occupent une part forte des espèces subordonnées de la communauté : les potentiels de résilience de chacun des groupes dominants, et donc de la trajectoire en moyenne, sont plutôt faibles (indicateur de résilience du groupe des petites graminées = 0,09 < indicateur du groupe des dicotylédones intermédiaires = 0,18 ; indicateur moyen = 0,14, il s'agit en tendance de la trajectoire au plus faible potentiel de résilience au Monétier-les-Bains).

Figure A5.27 – Trajectoire T13 au Monétier-les-Bains



Les deux mêmes groupes fonctionnels dominants sont présents dans la communauté de la trajectoire T13 que dans celle de la trajectoire T12. En ce qui concerne leur potentiel de résilience, celui du groupe des dicotylédones intermédiaires est équivalent (indicateur de résilience : pour T12 = 0,18, pour T13 = 0,2), alors que celui du groupe des petites graminées est plus élevé (indicateur de résilience : pour T12 = 0,09, pour T13 = 0,4). Les potentiels de résilience des deux groupes sont donc inversés d'une trajectoire à l'autre ; c'est le cas aussi de la portion utilisée du potentiel de redondance de ces deux groupes, qui évoluent de la même façon que l'indicateur de résilience (T12 : environ 1/8 du potentiel du groupe des petites graminées et 1/5 du potentiel du groupe des dicotylédones intermédiaires ; T13 : environ 1/10 du potentiel du groupe des dicotylédones intermédiaires et 1/4 du potentiel du groupe des petites graminées). Trois « nouveaux » groupes apparaissent parmi les espèces subordonnées : le potentiel de transformation de la trajectoire T13 est plus faible que celui de la trajectoire T12 (indicateur pour T12 = 0,71, pour T13 = 0,6).

Figure A5.28 – Trajectoire T15 au Monétier-les-Bains

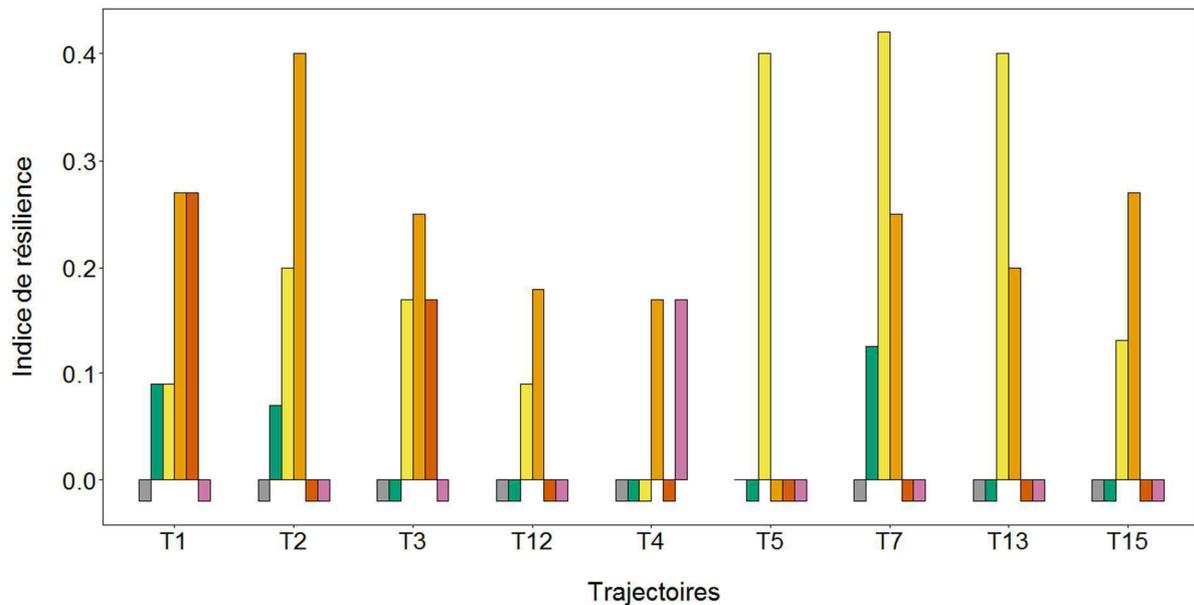


La trajectoire T15 est une sorte d'intermédiaire entre les trajectoires T12 et T13 : les deux mêmes groupes fonctionnels sont dominants, leur indicateur de résilience et proportion utilisée du potentiel de redondance sont dans le même sens que pour la trajectoire T12 (c'est-à-dire groupe des petites graminées < groupe des dicotylédones intermédiaires), leurs indicateurs de résilience ont des valeurs intermédiaires (groupe des petites graminées = 0,13 ; groupe des dicotylédones intermédiaires = 0,27), tout comme l'indicateur de potentiel de transformation (0,67, apparition de quatre « nouveaux » groupes parmi les espèces subordonnées, chacun représenté par deux espèces).

Résilience des groupes fonctionnels : Le groupe le plus remarquable au Monétier-les-Bains est le groupe des petites dicotylédones : en effet, son potentiel de redondance fait partie des plus élevés du site, mais il est très peu exploité ce qui a pour conséquence que ce groupe est le moins résilient du site (sans compter le groupe *Festuca paniculata* dont la résilience est nulle puisqu'il n'est composé que d'une espèce). Les deux autres groupes au fort potentiel de résilience ont des indicateurs moyens de résilience équivalents, mais qui ne suivent pas le même profil. En effet, les indicateurs de résilience du groupe des dicotylédones intermédiaires sont assez stables entre les trajectoires (hormis une valeur plus haute pour la trajectoire T2), alors que ceux du groupe des petites graminées varient beaucoup d'une trajectoire à l'autre : ce groupe est plus présent, et donc plus résilient, dans les pâturages d'altitude (T5, T7 et T13) que dans les zones de fond de vallée, où il est secondaire par rapport au groupe des dicotylédones intermédiaires (T1, T2, T3, T4 et T12). Les groupes des grandes et très grandes dicotylédones

ont des potentiels de redondance intermédiaires mais ont des potentiels de résilience qui égalisent ceux des groupes des petites graminées ou des dicotylédones intermédiaires.

Figure A5.29 – Histogramme présentant les valeurs de l'indice de résilience pour chacun des groupes fonctionnels apparaissant parmi les espèces dominantes d'au moins une trajectoire au Monétier-les-Bains : la valeur « -0.02 » est utilisée pour signaler que ce groupe n'est pas présent dans cette trajectoire



Références de l'annexe du chapitre 5

Gross, N., Kunstler, G., Liancourt, P., De Bello, F., Suding, K. N., & Lavorel, S. (2009). Linking individual response to biotic interactions with community structure: a trait-based framework. *Functional Ecology*, 23(6), 1167-1178.

Gross, N., Robson, T. M., Lavorel, S., Albert, C., Bagousse-Pinguet, L., & Guillemin, R. (2008). Plant response traits mediate the effects of subalpine grasslands on soil moisture. *New Phytologist*, 180(3), 652-662.

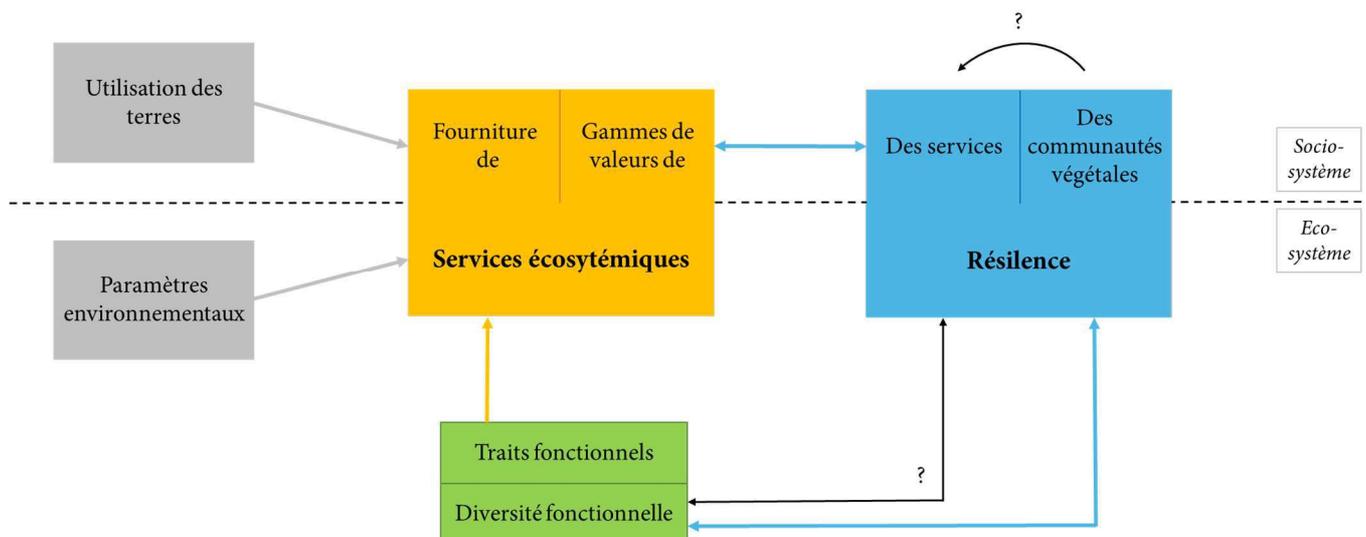
Quétier, F., Lavorel, S., Thuiller, W., & Davies, I. (2007a). Plant-trait-based modeling assessment of ecosystem-service sensitivity to land-use change. *Ecological Applications*, 17(8), 2377-2386.

Quétier, F., Thébaud, A., & Lavorel, S. (2007b). Plant traits in a state and transition framework as markers of ecosystem response to land-use change. *Ecological Monographs*, 77(1), 33-52.

Tasser, E., & Tappeiner, U. (2002). Impact of land use changes on mountain vegetation. *Applied vegetation science*, 5(2), 173-184.

CHAPITRE 6 :

DISCUSSION GENERALE



L'objectif de cette thèse est de comprendre le fonctionnement des prairies subalpines (socio-écosystèmes originaux abritant une grande diversité spécifique) afin d'évaluer leur vulnérabilité aux changements globaux, environnementaux et sociétaux (notamment, réchauffement climatique, abandon des pratiques agricoles traditionnelles), ou au contraire leur capacité d'adaptation, particulièrement en termes de fourniture de services écosystémiques.

Trois étapes principales ont été suivies dans cette thèse pour remplir cet objectif (sujets des chapitres 3, 4 et 5) : (1) une première étape d'**évaluation des services écosystémiques** d'intérêt basée sur les **traits fonctionnels** des communautés végétales, (2) une seconde étape d'évaluation de **gammes opérationnelles** pour chacun de ces services afin d'estimer leur **potentiel de résilience, spécifique**, (3) et une dernière étape d'analyse de la **diversité fonctionnelle** des communautés végétales, car, en plus de contrôler les valeurs de services fournies, elle sous-tend la **capacité de résilience générale** de ces communautés, et donc en hypothèse, de la fourniture de bouquets de services écosystémiques. La confrontation des résultats de ces trois chapitres permet de répondre aux questions posées en introduction.

6.1 – Synthèse de l'approche des gammes opérationnelles

L'approche des gammes opérationnelles (chapitre 4) a été testée pour quatre services à Villar d'Arène (deux services d'approvisionnement et deux services de régulation), puis appliquée pour les deux autres sites, La Grave et Le Monétier-les-Bains, sur un service de chacune de ces catégories, la production de fourrage et la séquestration du carbone respectivement. Les résultats de cette analyse complète (Tableaux 4.3, 4.5 et 4.6) permettent de proposer plusieurs conclusions.

La première concerne la comparaison inter-sites des classements de trajectoires selon les différentes composantes de la résilience : il n'y a pas de cohérence forte entre ces classements

d'un site à l'autre, c'est-à-dire que **les valeurs relatives de potentiels de résilience entre trajectoires différent pour chacun des sites**. La seule constante entre les sites est le classement des trajectoires selon le potentiel de transformation, généralement plus faible pour les communautés sur anciennes terrasses que pour les anciennes prairies de fauche et les alpages. Ces résultats ne reflètent pas ce à quoi nous nous attendions : en effet, nous pensions trouver des potentiels de résilience principalement dépendants de l'utilisation des terres et un effet site absent ou du moins très peu marqué ; nous n'avons cependant pas d'hypothèse à proposer pour expliquer ces résultats. De plus, **les pratiques agricoles, passées ou actuelles, n'expliquent que de manière incomplète les potentiels de résilience spécifique**. En effet, les utilisations des terres passées ne semblent expliquer les potentiels de résistance et résilience que pour les sites de Villar d'Arène et Le Monétier-les-Bains en ce qui concerne la séquestration du carbone. A Villar d'Arène, les anciennes terrasses ont un potentiel de résistance plus fort, et un potentiel de résilience plus faible, que les anciennes prairies de fauche et les alpages. Au Monétier-les-Bains, les alpages ont aussi les plus faibles potentiels de résistance, et plus forts potentiels de résilience, mais les anciennes terrasses (et les pré-bois) sont à un niveau intermédiaires pour les deux potentiels, alors que les anciennes prairies de fauche n'ont pas un comportement homogène, les prairies actuellement pâturées ayant un potentiel de résistance et de résilience équivalent aux anciennes terrasses, alors que les prairies actuellement fauchées ont le plus fort potentiel de résistance et le plus faible potentiel de résilience. La séquestration du carbone étant un processus sur le temps long, la relation aux usages passés fait donc sens, mais n'est pour autant pas entièrement vérifiée. De la même manière, il est possible de constater que **chaque service a un profil de résilience différent** : dans un même site, les trajectoires ne se classent pas dans le même ordre selon les composantes de la résilience d'un service à l'autre ; **hormis pour le potentiel de transformation** (qui est en général plus faible pour les communautés sur anciennes terrasses que pour les anciennes prairies de fauche et les alpages). Cette conclusion confirme la pertinence de s'intéresser au **potentiel de résilience spécifique de chaque service écosystémique**. Connaître les potentiels de résilience de chaque service est notamment utile

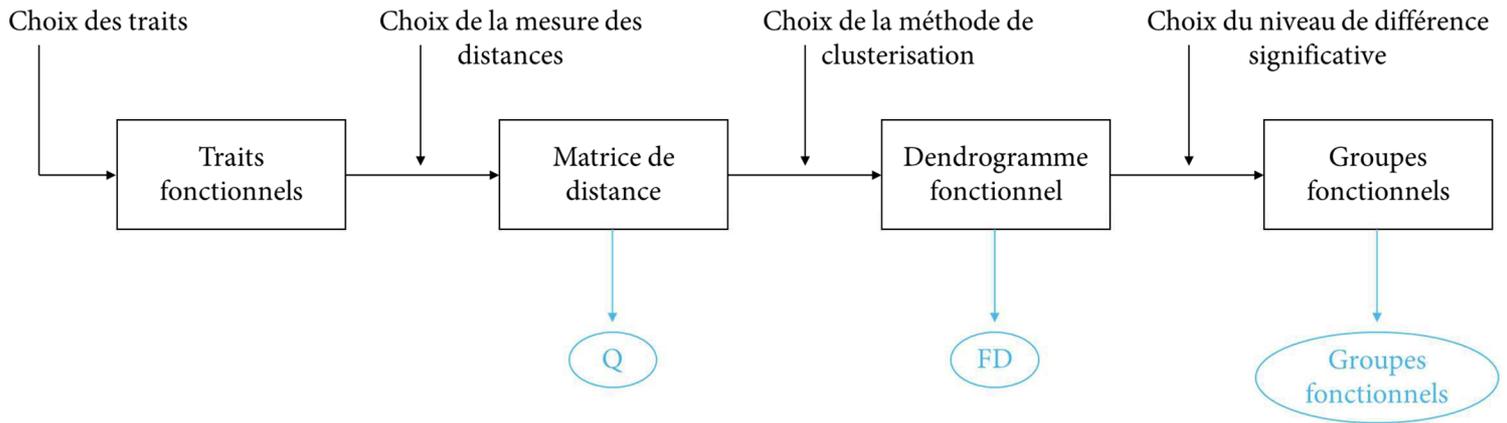
en termes de gestion des prairies par les acteurs locaux. En effet, il est connu qu'il existe des synergies ou des compromis entre services Lavorel et al. (2011) ; selon le(s) service(s) d'intérêt, les gestionnaires pourraient privilégier l'une ou l'autre utilisation des terres pour maximiser non seulement la valeur mais aussi le potentiel de résilience du (ou des) service(s) sélectionné(s). Dans cette optique, il est aussi possible de se demander s'il existe des synergies ou compromis entre les différentes composantes de la résilience : en effet, selon le futur contexte social et environnemental, à l'échelle locale mais aussi selon les influences des échelles supérieures (régionale, nationale voire de la commission européenne en particulier via la Politique Agricole Commune), il est possible que les besoins en termes de services écosystémiques soient des communautés végétales plutôt résistantes, dans le but que le socio-écosystème continue de fonctionner comme il le fait à l'heure actuelle, ou au contraire que ces besoins soient flexibles et que les communautés végétales recherchées soient capables de s'adapter aux nouvelles conditions (auquel cas il est nécessaire de privilégier les utilisations des terres aux plus forts potentiels de résilience) voire de se transformer en cas de forts changements dans les conditions externes. Les résultats du chapitre 4 amènent à la conclusion qu'il existe un **compromis entre le potentiel de résistance et le potentiel de résilience des services individuels** (se vérifie pour chaque site et chaque service). Cette propriété peut être un avantage opérationnel dans le sens où un seul des deux indices peut être calculé pour déterminer l'ordre des différents états possibles d'un socio-écosystème en termes de résilience.

Pourquoi obtenons-nous de tels résultats ? Notre hypothèse est que la diversité fonctionnelle des communautés végétales permet d'expliquer le profil de résilience des services écosystémiques, en tant qu'un des mécanismes sous-tendant la résilience générale (Levin, 1999 ; Yachi et Loreau, 1999 ; Elmqvist et al., 2003 ; Biggs et al., 2012 ; Cabell et Oelofse, 2012 ; Walker et Salt, 2012 ; Mori et al., 2013). Le chapitre 5 définit différents indices pour relier la diversité fonctionnelle des communautés végétales à chacune des quatre composantes de la résilience.

6.2 – Synthèse de l’approche par la diversité fonctionnelle

Deux approches différentes ont été utilisées dans ce chapitre. Selon Petchey et Gaston (2006), il existe plusieurs zones dans la construction des indices de diversité qui sont source d’incertitude (représentées dans la Figure 6.1). Globalement, il est possible de dire que les indices de diversité, plus récents, utilisés dans la première approche du chapitre 5, sont sujets au moins d’incertitudes. Il s’agit d’indices quantitatifs qui permettent de comparer de manière solide la diversité fonctionnelle entre différentes communautés. Ils tiennent compte à la fois « des petites différences fonctionnelles entre espèces ignorées par les groupes fonctionnels et les plus grandes différences fonctionnelles qui délimitent sans doute ces groupes » (Petchey et Gaston, 2002). En revanche, l’approche utilisée dans la deuxième partie du chapitre 5, inspirée de l’étude précurseur de Walker et al. (1999), est basée sur la définition de groupes fonctionnels, et nécessite donc une prise de décision sur la significativité des différences fonctionnelles (afin de savoir quelle valeur de différence fonctionnelle est suffisamment forte pour délimiter deux groupes fonctionnels) : le nombre de prises de décision pour cette méthode est le plus grand (Figure 6.1), ce qui augmente les sources d’erreur, d’autant plus que les plus petites différences fonctionnelles ne sont plus considérées dans ce type d’analyse (Petchey et Gaston, 2006). Cette méthode peut être considérée comme plutôt qualitative et assez intuitive (puisqu’il s’agit simplement de compter le nombre de groupes ou le nombre d’espèces d’un même groupe). Elle présente néanmoins l’avantage de dévoiler ce qu’il se passe au sein de chaque trajectoire.

Figure 6.1 – D’après Petchey et Gaston (2006), schéma représentant les différentes étapes d’une classification fonctionnelle dans le but d’estimer des mesures de diversité fonctionnelle : les rectangles noirs représentent les différentes étapes de la classification fonctionnelle, les flèches indiquent les décisions à prendre pour chaque étape, sources d’incertitude (dont le nombre augmente de gauche à droite), les ellipses bleues représentent les indices (définition de groupes fonctionnels, dans le but de mettre en pratique l’approche de Walker et al., 1999 – partie 2 du chapitre 5) ou mesures (entropie de Rao (1982) et diversité fonctionnelle de Petchey et Gaston (2002) – partie 1 du chapitre 5) de diversité fonctionnelle



Le même type de questions que celles auxquelles nous avons répondu pour le chapitre 4 se posent pour le chapitre 5. Il ressort de l’analyse des différents indices qu’**aucune cohérence en termes de résilience générale n’est trouvée entre les résultats des trois sites d’études, sauf pour la composante transition**, dont l’indicateur montre que la transition entre la fauche et le pâturage dans les anciennes prairies fauchées est la plus aisée de toutes les transitions testées pour les trois sites. Ces résultats ne reflètent pas ce à quoi nous nous attendions : en effet, nous pensions trouver des potentiels de résilience principalement dépendants de l’utilisation des terres et un effet site absent ou du moins très peu marqué. De plus, si effet site il y a, nous nous attendions à une démarcation entre d’un côté Le Monétier-les-Bains, et de l’autre La Grave et Villar d’Arène, puisque comme décrit en introduction, ces deux groupes de communes ne sont pas du même côté du col du Lautaret, n’ont pas les mêmes historiques et priorités sociales (entre agriculture et tourisme ; Girel et al., 2010), et que les agriculteurs locaux soutiennent qu’il y a une différence de climat entre les deux vallées (Comm. Pers., éleveur au Monétier-les-Bains, le 04/06/2013 ; mémoire de master de Gabillet, 2013). Cependant, les résultats du chapitre 5 montrent que les différences entre les trois sites ne peuvent être expliquées par ces

différences a priori entre les deux communes de la haute vallée de la Romanche et Le Monétier-les-Bains. Essayer de **relier les différentes catégories d'utilisations des terres** (actuelles ou passées) **aux potentiels des différentes composantes de résilience n'est possible qu'avec les indicateurs de divergence**, avec quelques nuances selon les sites. Pour Villar d'Arène et La Grave pour les potentiels de résilience et de transition, et du Monétier-les-Bains pour le potentiel de transition, il est possible de dire que **les utilisations des terres actuelles semblent contrôler les potentiels de résistance et de résilience générale, alors que le potentiel de transition semble expliqué par les utilisations passées**. De plus, les indices de diversité fonctionnelle testés dans le chapitre 5 amènent à la conclusion qu'**il n'existe aucune relation (de synergie ou de compromis) entre les différentes composantes de la résilience générale**.

Est-ce que l'hypothèse proposant que la diversité fonctionnelle des communautés végétales permet d'expliquer le profil de résilience des services écosystémiques est vérifiée ?

6.3 – Confrontation des deux approches de la résilience

Pour vérifier cette hypothèse, il est nécessaire de confronter les résultats des chapitres 4 et 5 : sont-ils concordants ? De plus, au vu des résultats obtenus sur les modèles de services (chapitre 3), à savoir que **les services d'approvisionnement** (quantité et qualité de fourrage) **sont plus fortement corrélés aux traits fonctionnels que ne le sont les services de régulation** (fertilité des sols et séquestration du carbone par les sols), nous pouvons nous attendre à ce que les résultats du chapitre 4 concernant les services d'approvisionnement soient plus concordants avec les résultats du chapitre 5 que ne le sont les résultats des services de régulation. Pour ce type d'analyse, la représentation graphique en toile d'araignée est très utile : en attribuant à chaque axe un indicateur du potentiel étudié, et en traçant sur ces axes les valeurs (standardisées) correspondant à chaque trajectoire, il est possible de voir quelles

sont les trajectoires avec les plus fortes (ou faibles) valeurs pour chaque indicateur, et d'évaluer si les différents indicateurs donnent la même information, auquel cas les polygones des trajectoires devraient être concentriques. Ainsi, les Figures 6.2 à 6.4 présentent les diagrammes en toile d'araignée qui nous ont permis de comparer pour chaque site les résultats obtenus selon les indices de diversité fonctionnelle (deux pour la résistance, trois pour la résilience) et les valeurs de potentiels de chaque service (de résistance et de résilience ; la construction des indicateurs pour les potentiels de transition et transformation ne permettent pas de les comparer strictement entre les chapitres 4 et 5). Au premier coup d'œil, il est clair que les classements des trajectoires selon les composantes de résistance et résilience ne sont pas les mêmes entre les résiliences spécifiques estimées dans le chapitre 4 et les indicateurs de résilience générale estimés dans le chapitre 5. En se penchant plus précisément sur les différents diagrammes, il est possible de faire plusieurs remarques. La première concerne l'indice de Rao (Q – 1982) : bien que les analyses du chapitre 5 aient montré qu'il y a des différences significatives entre les trajectoires en ce qui concerne le potentiel de résilience, et à Villar d'Arène pour le potentiel de résistance, il apparaît après standardisation que les différences entre les trajectoires sont bien plus faibles pour cet indicateur qu'elles ne le sont pour les autres : il est donc difficile de qualifier les résultats de cohérents entre cet indicateur de diversité et les potentiels évalués à partir des gammes opérationnelles de services. En ce qui concerne l'indice de Petchey et Gaston (FD – 2002), les conclusions ne sont pas tout à fait les mêmes selon la composante de la résilience considérée. En effet, en ce qui concerne le potentiel de résistance, de manière similaire à l'indice de Rao mais de façon plus atténuée, les écarts entre trajectoires sont moins marqués en termes de FD qu'ils ne le sont pour les indicateurs des gammes opérationnelles de chaque service étudié. Les différences sont en tous les cas assez marquées pour comparer les résultats entre les deux méthodes : de manière générale, il n'y a pas de cohérence entre l'indicateur basée sur la FD et les indicateurs du chapitre 4. Un bon exemple pour illustrer cette conclusion peut être pris dans le site de Villar d'Arène: en effet, en termes de potentiel de résistance générale (FD), les trajectoires T3 et T5 sont équivalentes, alors qu'elles ont des potentiels de résistance différents pour les quatre services (en particulier les services de régulation). En ce qui concerne la FD lorsqu'elle mesure

le potentiel de résilience, il n'y a pas non plus de cohérence entre cet indicateur et ceux basés sur les gammes opérationnelles, mais dans ce cas les écarts entre trajectoires sont équivalents pour tous les indices. Enfin, pour le potentiel de résilience, il y a un troisième indicateur de diversité fonctionnelle : il s'agit de la redondance. Pour cet indicateur nous n'observons aucune cohérence non plus avec les résultats du chapitre 4. Après de telles conclusions, il serait intéressant de se demander quel résultat nous obtiendrions en termes de potentiel de résilience avec un indice « consensus » entre les dimensions de divergence et de redondance de la diversité fonctionnelle. Cependant, comme il a été vu dans le chapitre 5, aucune relation n'est décelée entre ces deux dimensions, rendant impossible l'établissement d'une valeur consensus et donc la comparaison entre **un** indicateur de résilience générale et les indicateurs de résilience spécifique. En conclusion, **aucune cohérence n'est trouvée entre les indicateurs des potentiels de résistance et résilience spécifiques, estimés selon la méthode des gammes opérationnelles et les potentiels de résistance et résilience générales, basés sur l'approche de diversité fonctionnelle.**

Figure 6.2 – Diagramme en toile d’araignée présentant les valeurs standardisées des indices de résilience spécifiques de chaque service modélisé (chapitre 4) et de résilience générale (chapitre 5) pour chaque trajectoire à Villar d’Arène : (a) pour la composante résistance et (b) pour la composante résilience

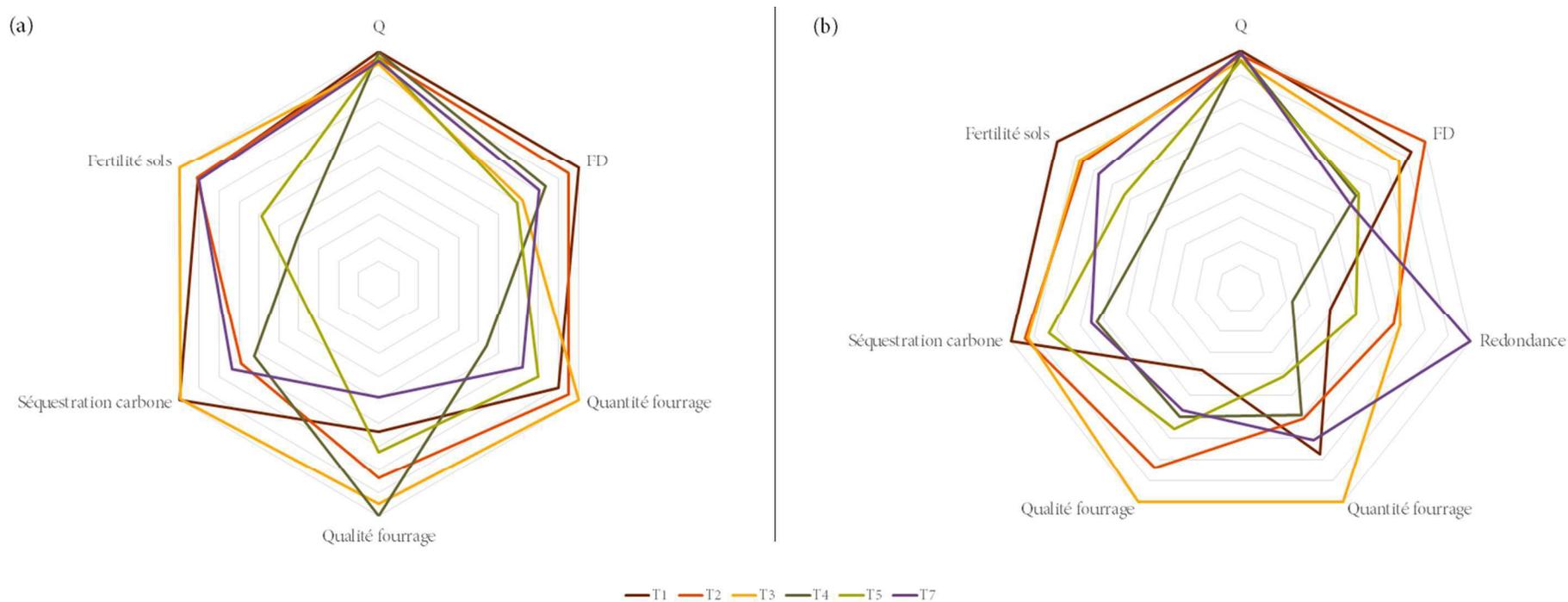


Figure 6.3 – Diagramme en toile d'araignée présentant les valeurs standardisées des indices de résilience spécifiques de chaque service modélisé (chapitre 4) et de résilience générale (chapitre 5) pour chaque trajectoire à La Grave : (a) pour la composante résistance et (b) pour la composante résilience

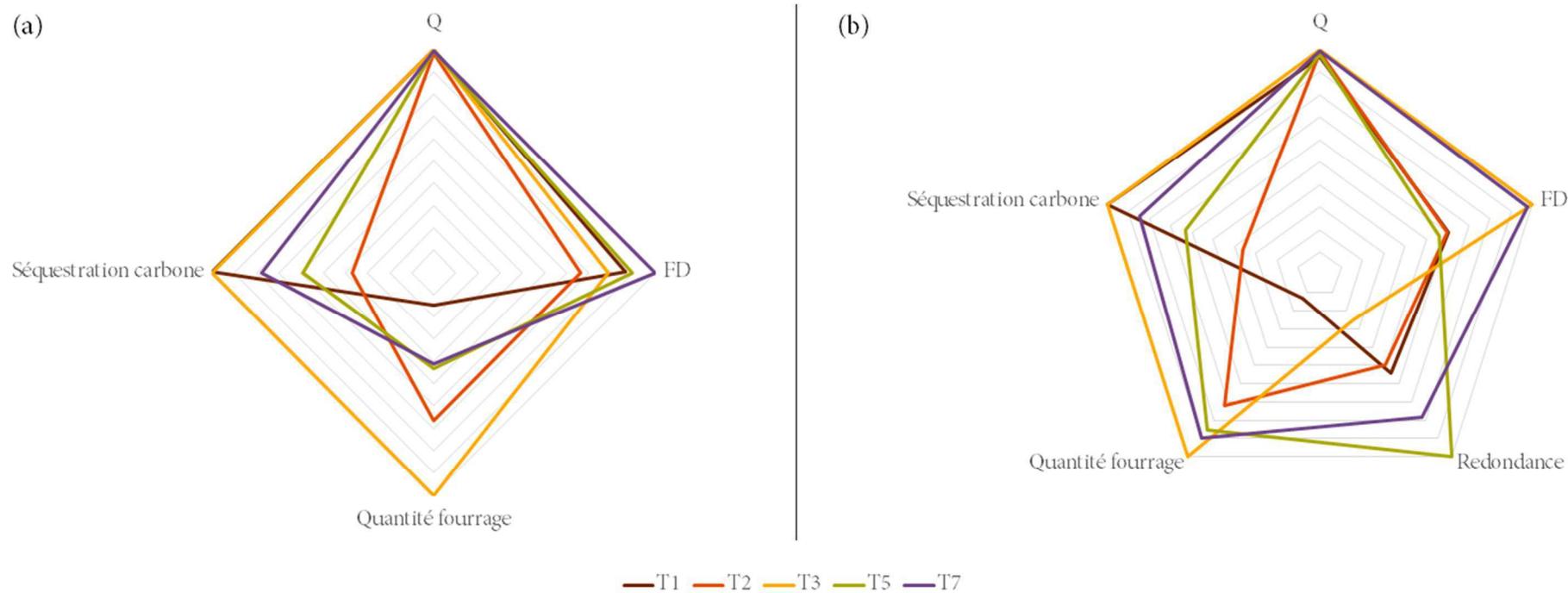
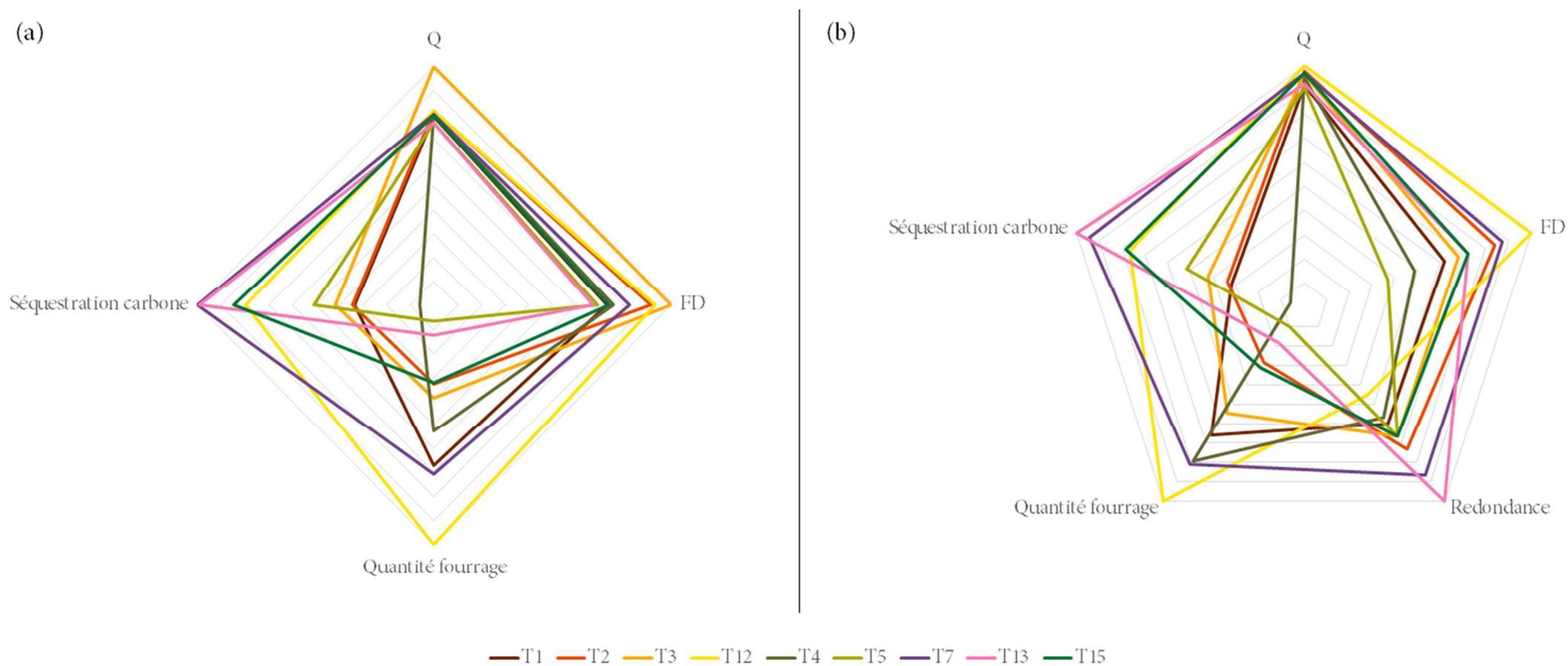


Figure 6.4 – Diagramme en toile d’araignée présentant les valeurs standardisées des indices de résilience spécifiques de chaque service modélisé (chapitre 4) et de résilience générale (chapitre 5) pour chaque trajectoire au Monétier-les-Bains : (a) pour la composante résistance et (b) pour la composante résilience



Ainsi, l'analyse telle qu'elle a été menée dans cette thèse réfute l'hypothèse proposant que la diversité fonctionnelle des communautés végétales permet d'expliquer le profil de résilience des services écosystémiques. La résilience générale ne correspond pas à une « combinaison » des résiliences spécifiques.

6.4 – Conclusions sur l'approche préconisée pour une étude de la résilience de la fourniture de services écosystémiques et les améliorations possibles

Sachant (i) qu'il n'a pas été possible de trouver de relations entre les différents indicateurs de résilience générale sur la base de la diversité fonctionnelle (Q, FD et redondance), (ii) que d'une part les résultats ne concordent pas entre les analyses de résilience spécifique (chapitre 4) et de résilience générale (chapitre 5) et (iii) d'autre part que l'approche par les gammes opérationnelles (chapitre 4) permet d'estimer le potentiel de résilience spécifique de chacun des services, **nous préconisons d'utiliser l'analyse des gammes opérationnelles lorsque l'objectif d'une étude est de connaître les potentiels de résilience des services écosystémiques fournis par un socio-écosystème.** Cette approche est en effet reproductible pour d'autres services et d'autres socio-écosystèmes dès lors que les modèles de services sont basés sur les traits fonctionnels des organismes présents dans l'écosystème. Par ailleurs privilégier la résilience spécifique des services écosystémiques permettrait une gestion plus précise des prairies selon les objectifs et les préférences en termes de services écosystémiques (voir Gos & Lavorel 2012). Bien que les indices aient ici été utilisés pour comparer les trajectoires entre elles (caractère relatif des indices), cette approche permet de plus d'avoir une idée qualitative des potentiels de résilience spécifique (caractère absolu des indices). Même si notre étude est la première à utiliser cette approche et donc qu'aucune comparaison avec d'autres études ne peut être réalisée, les indices des potentiels de résilience, transition et transformation étant des pourcentages, il est possible de les qualifier de faible ou fort. Pour les

prairies du Lautaret nous avons observé **des potentiels de résilience plutôt forts alors que les potentiels de transition et de transformation sont faibles** (détails dans le Tableau 6.5). Cependant, l'une des limites importantes de cette approche (en plus du fait que les potentiels de transition et transformation ne peuvent être évalués pour toutes les trajectoires) est que la construction de l'indice de résistance ne permet pas de qualifier de faible ou fort le potentiel de résistance, mais uniquement de le comparer d'une trajectoire à l'autre.

Tableau 6.5 – Tableau récapitulatif des valeurs à l'échelle de chacun des sites des potentiels de résilience, transition et transformation

		Potentiel de résilience	Potentiel de transition	Potentiel de transformation
Villar d'Arène	Quantité de fourrage	fort	faible	faible
	Qualité de fourrage	moyen	faible	faible
	Fertilité des sols	moyen	faible	faible
	Séquestration du carbone	moyen	faible	faible
La Grave	Quantité de fourrage	fort	faible	faible
	Séquestration du carbone	fort	faible	faible
Le Monétier-les-Bains	Quantité de fourrage	fort	faible	faible
	Séquestration du carbone	fort	faible	faible

Cette approche permet aussi de savoir si les trajectoires les plus performantes en termes de fourniture d'un service le sont aussi en termes de résilience. La confrontation des résultats des chapitres 3 et 4 (sur le même principe que la confrontation des chapitres 4 et 5 présentée précédemment) amènent à répondre par la négative à cette question : **les trajectoires fournissant les valeurs de services les plus fortes ne sont pas les trajectoires aux plus forts potentiels de résilience** (il est possible de comparer strictement les résultats uniquement pour les composantes de résistance et résilience – Figures 6.6 à 6.8).

Figure 6.6 – Diagramme en toile d'araignée présentant les valeurs standardisées de chaque trajectoire selon les valeurs de services (chapitre 3) et les potentiels de résilience spécifiques du service correspondant (chapitre 4) pour les composantes de résistance et résilience à Villar d'Arène

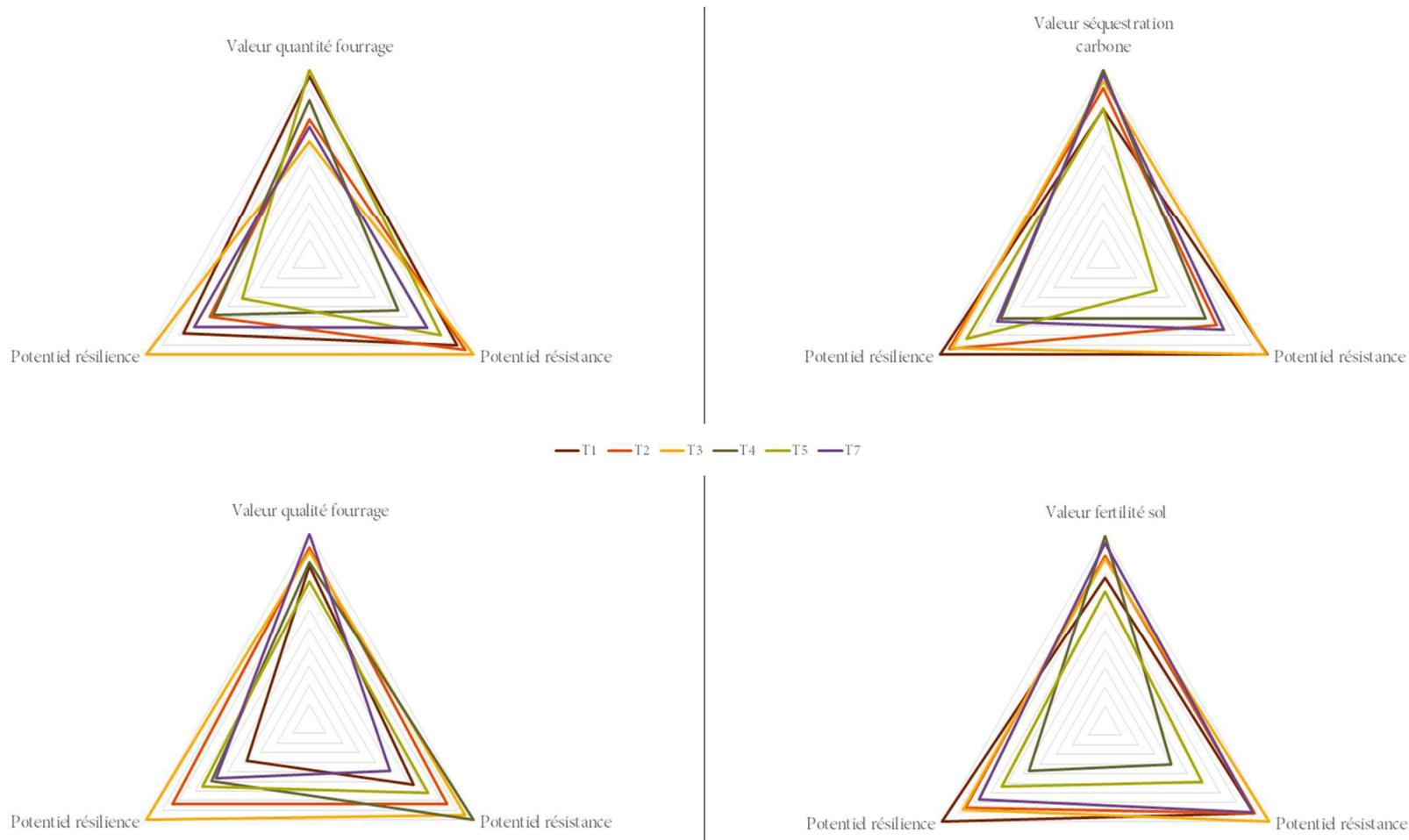


Figure 6.7 – Diagramme en toile d'araignée présentant les valeurs standardisées de chaque trajectoire selon les valeurs de services (chapitre 3) et les potentiels de résilience spécifiques du service correspondant (chapitre 4) pour les composantes de résistance et résilience à La Grave

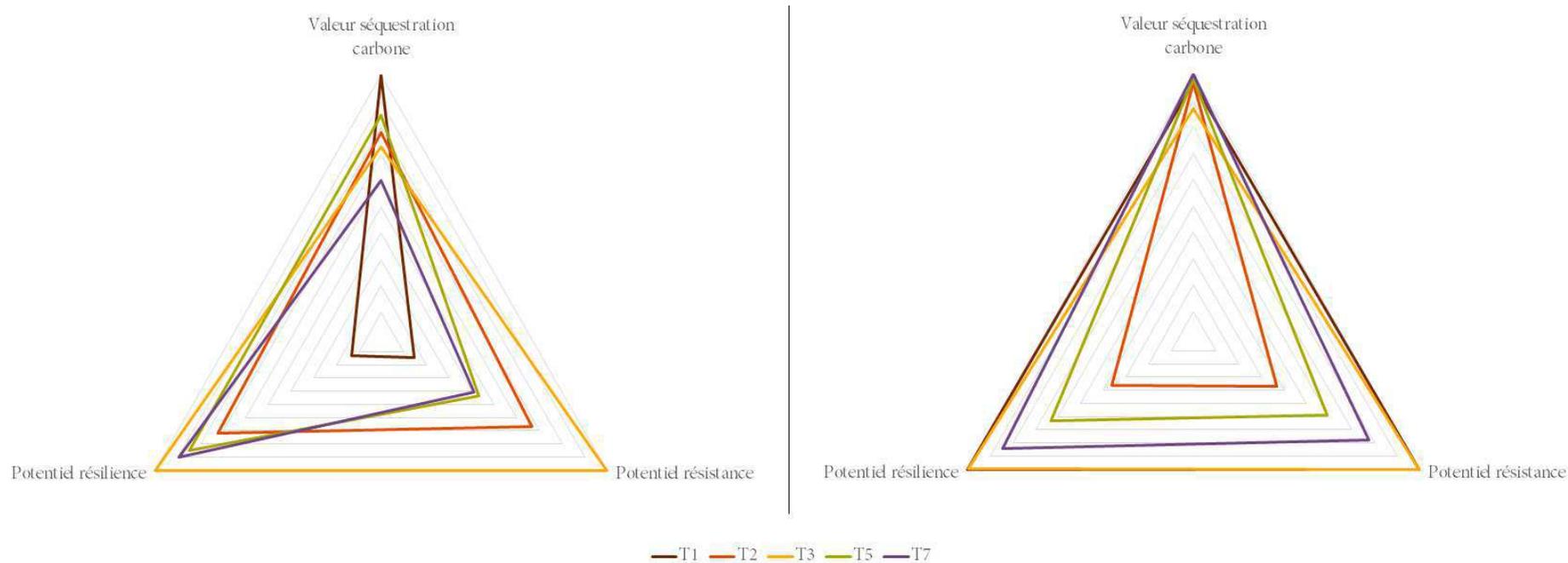
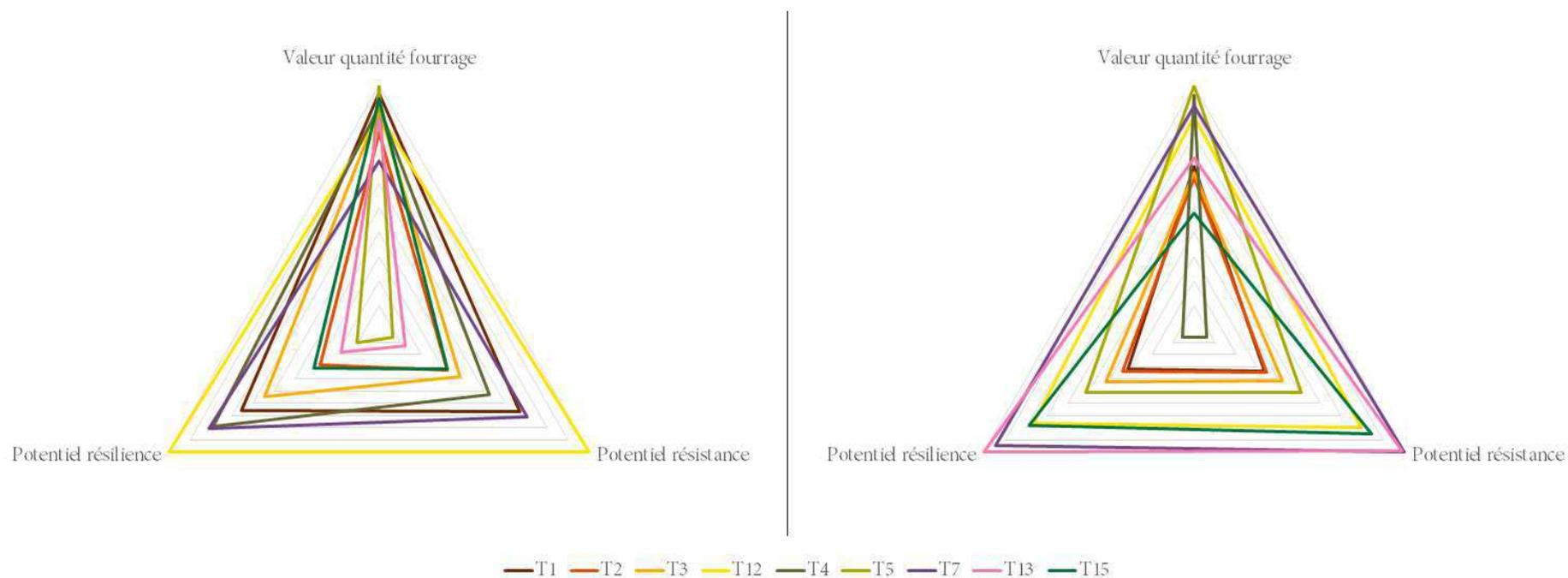


Figure 6.8 – Diagramme en toile d'araignée présentant les valeurs standardisées de chaque trajectoire selon les valeurs de services (chapitre 3) et les potentiels de résilience spécifiques du service correspondant (chapitre 4) pour les composantes de résistance et résilience au Monétier-les-Bains



6.5 – Quelles améliorations pourraient être apportées à ces deux approches ?

Notre synthèse des résultats a suggéré que, bien que l'approche des gammes opérationnelles présente quelques défauts qu'il faudrait améliorer, elle permet tout de même d'avoir une assez bonne idée du potentiel de résilience de chaque service écosystémique étudié, ainsi que de déterminer quelles gestions sont à privilégier selon la capacité des communautés recherchée (c'est-à-dire quelle composante de la résilience). La diversité fonctionnelle, lorsque considérée en tant que mécanisme de résilience générale (c'est-à-dire en évaluant la diversité fonctionnelle à partir de l'ensemble des traits fonctionnels utilisés pour modéliser les services d'intérêt), ne permet pas d'expliquer la résilience spécifique de chacun des services écosystémiques.

6.5.1 – Approche de la résilience générale par la diversité fonctionnelle

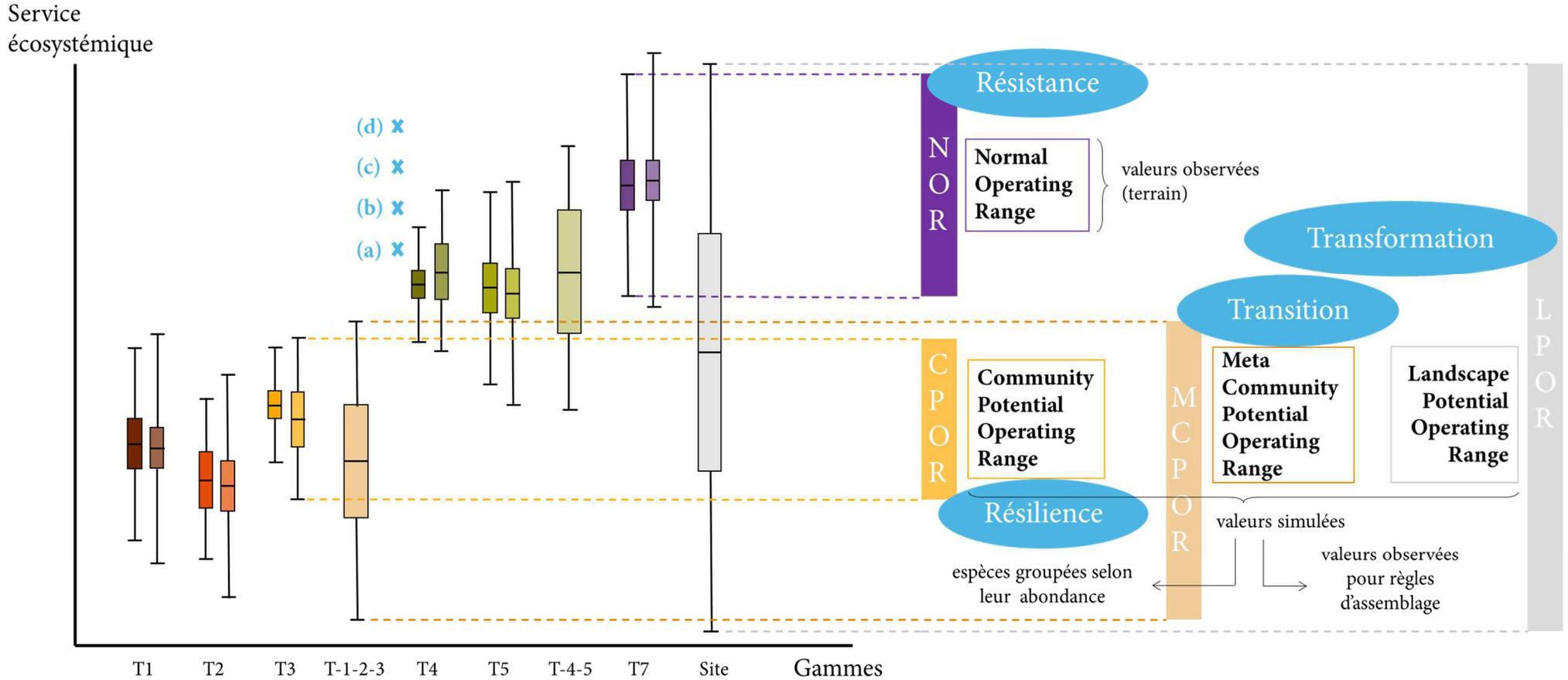
Une piste à poursuivre pour comprendre le profil de résilience de chacun des services écosystémiques pourrait être de **considérer la diversité fonctionnelle comme un mécanisme sous-tendant la résilience spécifique de ces services, c'est-à-dire d'évaluer l'ensemble des indices proposés dans le chapitre 5 pour chaque service étudié, avec uniquement la combinaison de traits utilisés pour modéliser ce service.** De plus, Petchey et Gaston (2002) précisent que standardiser la variation de chaque trait afin qu'ils aient tous la même influence sur la mesure de diversité fonctionnelle choisie n'est qu'un choix par manque d'information sur l'importance relative de chacun de ces traits. Ils ajoutent qu'« il n'y a pas de raison pour que les traits ne puissent ou ne devraient pas être pondérés différemment pour calculer » leur indice de diversité fonctionnelle (ou assigner des espèces à des groupes fonctionnels) (Petchey et Gaston, 2002). Ainsi, une seconde amélioration qui pourrait être apportée à l'approche du

chapitre 5 serait de **pondérer les traits dans le calcul de chacun des indices en fonction de leur influence sur la valeur de service modélisée** (évaluée par exemple grâce à une analyse de sensibilité, telle que celle de Grigulis et al., in prep). Ces deux pistes d'amélioration de l'approche du chapitre 5 pourraient permettre d'obtenir des informations sur les profils des potentiels de résilience spécifique de chacun des services écosystémiques évalués dans le chapitre 4.

6.5.2 – Approche de la résilience spécifique par les gammes opérationnelles

L'approche par les gammes opérationnelles du chapitre 4 nous permet d'évaluer un **potentiel** de résilience **de** chaque service écosystémique : leur résilience n'est pas mesurée et une seule partie de la résilience spécifique est étudiée (la résilience spécifique peut être appréhendée par la question : résilience « de quoi à quoi ? » ; Walker et Salt, 2006). Nous proposons dans le prolongement de l'approche du chapitre 4 de réaliser une analyse de **scénarisation**. Les scénarios sont des descriptions « plausibles, proactives, et pertinentes de la façon dont le futur pourrait se développer » (définition du Millennium Ecosystem Assessment, 2005). **Construire des scénarios dont les axes de projections correspondraient à des perturbations d'intérêt en termes de résilience spécifique** (« résilience à quoi ? », par exemple des changements dans la gestion des terres, de gouvernance, ou une augmentation des fréquences des sécheresses ou des températures) **et projeter la fourniture des services selon les « différents futurs possibles » permettrait de savoir si un service particulier est résilient à un certain type de perturbation**. Replacer les valeurs de services écosystémiques obtenues grâce à la scénarisation dans les gammes opérationnelles évaluées permet de savoir si le service sera résilient ou non dans ce contexte-là, et même plus précisément si la fourniture de service est résistante, résiliente ou s'est transformée (voir Figure 6.9).

Figure 6.9 – Schéma conceptuel de l’approche descriptive de la résilience : ce schéma est présenté dans le chapitre 2 ; des croix bleues ont été rajoutées au niveau de la trajectoire T4 (choisie pour l’exemple) et miment des valeurs de services obtenues après projection de scénarios

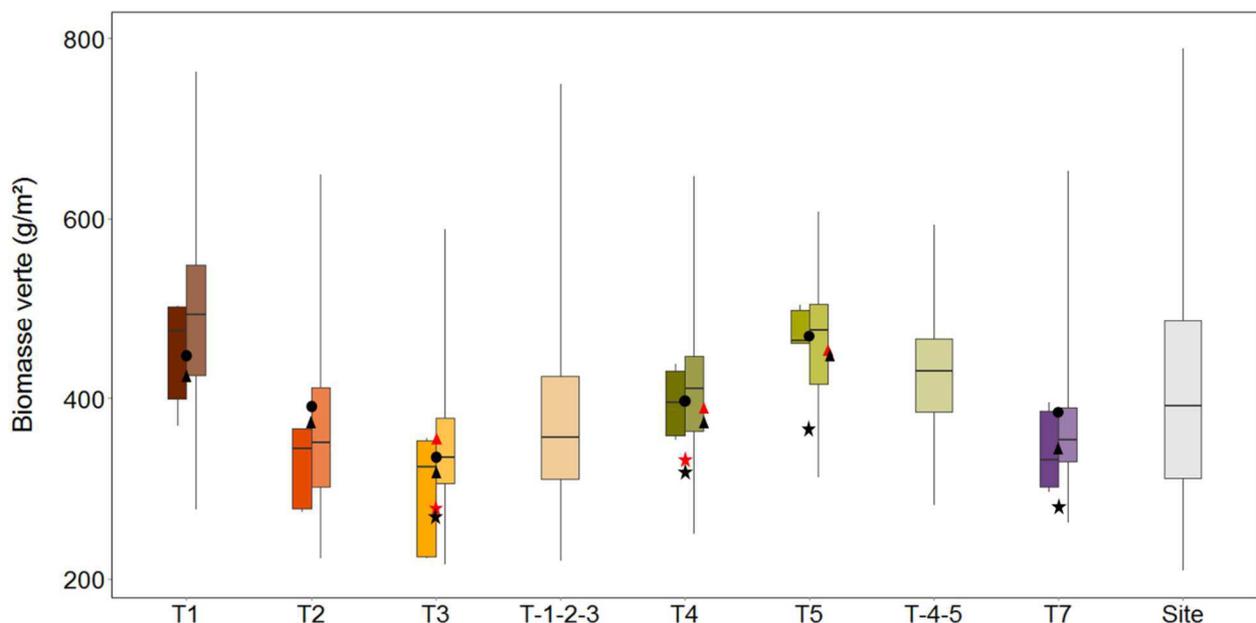


En clair, si après scénarisation, les valeurs (futures) de services fournies par le système se situent dans le NOR (sur le graphique 6.9, exemple de la trajectoire T4, emplacement a), cela signifie qu'il n'y a pas eu de changements significatifs dans le système et que la fourniture de ce service est résistante aux changements subis. Si les valeurs futures de services se trouvent dans le Com-POR mais en dehors des limites du NOR (graphique 6.9, emplacement b), c'est que le service est résilient : il y a eu quelques changements au sein de la communauté, mais ces changements n'entraînent pas un changement d'état puisque la communauté délivre toujours des valeurs de services de la gamme potentielle définie. Si les valeurs sortent du Com-POR mais restent dans le Meta-Com-POR (graphique 6.9, emplacement c), il s'agit du témoignage d'une transition : le système occupe un des états alternatifs définis sur le modèle d'état-et-transition (c'est-à-dire un des états alternatifs au sein de la méta-communauté d'origine). Enfin si les valeurs sortent du Meta-Com-POR (graphique 6.9, emplacement d), il y a transformation : l'état stable a changé, la bille a passé un seuil pour atteindre un nouveau bassin d'attraction, et fournit des valeurs de services différentes.

Dans le projet REGARDDS, le travail de scénarisation n'est pas terminé à ce jour ; cependant, dans le projet VITAL précédent, Lamarque et al. (2014) ont projeté, entre autres services, les valeurs de quantité de fourrage et de séquestration du carbone par les sols selon trois scénarios à Villar d'Arène. Deux axes de changements sont considérés pour ces scénarios : un axe climatique sur lequel l'alternative « drastique » représente une sécheresse printanière sur quatre ans d'affilé, alors que l'alternative « intermittente » consiste en une sécheresse printanière ou estivale tous les deux ans ; et un axe socio-économique, où l'une des alternatives (« internationale ») correspond à un contexte économique basé sur la globalisation des marchés et la volonté politique de maintenir la fourniture de services écosystémique et l'autre alternative (« locale ») favorise les produits locaux et une agriculture respectueuse de l'environnement. Nous avons repris les résultats de fourniture de services obtenus en comparant les valeurs actuelles (que nous considérons comme un scénario dans la suite pour simplifier le texte) avec d'une part le scénario combinant l'alternative climatique intermittente et l'alternative socio-économique globale qualifié de « tendanciel », et d'autre

part le scénario combinant l'alternative climatique drastique et l'alternative socio-économique locale, appelé « choc ». Les valeurs de quantité de fourrage et de séquestration du carbone moyennes (par unité de surface) à l'échelle du paysage selon ces trois scénarios sont projetées sur les graphiques des gammes opérationnelles des services correspondant à Villar d'Arène (voir Figures 6.10 et 6.11).

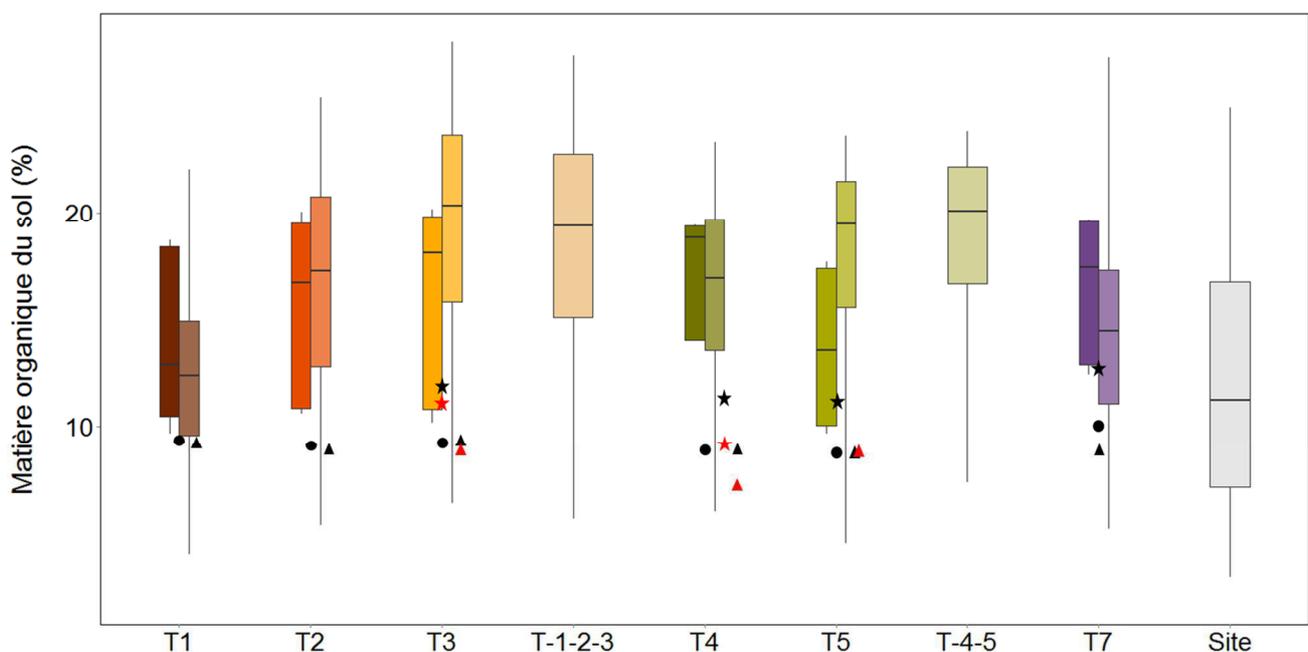
Figure 6.10 – Graphique des gammes opérationnelles du service de quantité de fourrage à Villar d'Arène avec les valeurs de services projetées selon les trois scénarios : les ronds représentent les valeurs actuelles, les triangles les valeurs du scénario « tendanciel » et les étoiles les valeurs du scénario « choc » ; les points noirs sont les valeurs des trajectoires, les points rouges sont les versions fertilisées (quand elles existent)



Dans les trois scénarios, **la fourniture du service de quantité de fourrage est toujours résiliente**, sauf dans le scénario « choc » où le changement de gestion des terres est tel que la fauche sur anciennes terrasses disparaît (T1 et T2). De plus, dans les scénarios « choc » et « tendanciel », de nouveaux types de gestion apparaissent : certaines prairies pâturées sur anciennes terrasses et anciennes prairies de fauches pourraient être fertilisées (T3, T4 et T5) (Lamarque et al. 2013). Dans tous les cas, **en termes de quantité de fourrage, il n'y a pas de transformation** ; en effet, les valeurs de production de fourrage des trajectoires T3, T4 et T5 et

de leurs variantes fertilisées sont similaires et **restent dans les gammes opérationnelles de la communauté** (NOR ou Com-POR selon les cas). Plus précisément, il est possible de constater qu'en ce qui concerne les anciennes terrasses, la fourniture du service de quantité de fourrage est toujours résistante pour les prairies de fauche fertilisées et les pâtures (hormis le cas de la disparition des prairies de fauche fertilisées dans le scénario « choc »), alors que la fourniture pour les prairies fauchées est résiliente bien que sa valeur se situe au-delà de la gamme de résistance. En ce qui concerne les anciennes prairies de fauche, il y a un gradient selon l'intensité des changements imposés par les scénarios : en effet dans le paysage actuel, les prairies fauchées (T4) et pâturées (T5) sont résistantes, dans le scénario « tendanciel », seule T4 est résistante en termes de fourniture du service de quantité de fourrage, et toutes deux sont résilientes dans le scénario « choc ». Enfin, la fourniture du service de quantité de fourrage est résistante selon les trois scénarios pour les alpages.

Figure 6.11 – Graphique des gammes opérationnelles du service de séquestration du carbone par les sols à Villar d'Arène avec les valeurs de services projetées selon les trois scénarios : les ronds représentent les valeurs actuelles, les triangles les valeurs du scénario « tendanciel » et les étoiles les valeurs du scénario « choc » ; les points noirs sont les valeurs des trajectoires, les points rouges sont les versions fertilisées (quand elles existent)



En ce qui concerne la fourniture du service de séquestration du carbone par les sols, les résultats sont différents. La **fourniture est toujours résiliente**, comme pour la quantité de fourrage. En revanche, elle est résistante seulement pour le scénario « choc » et dans le cas des prairies pâturées (sur anciennes terrasses, T3, sur anciennes prairies de fauche, T5 et dans les alpages, T7). De plus, comme pour le service de quantité de fourrage, **il n'y a pas de transformation en ce qui concerne les nouvelles gestions** ; en effet, les valeurs de matière organique du sol des variantes fertilisées des trajectoires T3, T4 et T5 **restent dans les gammes opérationnelles de la communauté** (Com-POR en général, voire NOR pour T3 dans le scénario « choc »).

Il est donc possible de conclure qu'à **Villar d'Arène la fourniture de ces deux services est résiliente dans le cas d'une augmentation plus ou moins forte de la fréquence des sécheresses, associée à un contexte économique dominé par un marché global ou au contraire favorisant la production locale.**

6.6 – Conclusion générale

En conclusion, et pour reprendre les termes de Quinlan et al. (2015), notre étude se situe quelque part entre « l'évaluation » de la résilience (« assessing resilience » en anglais) et la « mesure » de la résilience (« measuring resilience » en anglais). La « Resilience Alliance » (2010) et Walker et Salt (2012) décrivent l'évaluation de la résilience comme ayant le but d'informer les gestionnaires sur la dynamique du système en un certain lieu et à une certaine date en se basant sur des fondements théoriques et l'historique du système. Mesurer la résilience repose en revanche sur « des méthodes quantitatives et des valeurs numériques de la résilience » (Quinlan et al., 2015).

En plus de ces différentes approches, nombre de définitions existent dans la littérature, certaines se prêtant bien à l'exercice de mesure (résilience écologique et ingénierique, Holling, 1973, Pimm, 1984), d'autres correspondant plus au cadre de l'évaluation (résilience socio-écologique, Carpenter et al., 2001, Biggs et al. 2012 dans le cadre des services écosystémiques).

C'est dans le cadre de cette dernière définition que se place cette étude, définition qui laisse aussi place à de nombreuses interprétations (résilience générale ou spécifique, adaptabilité et transformabilité principalement – Walker et Salt, 2006).

C'est pourquoi, avec le but de s'intéresser en particulier à la résilience de la fourniture de services écosystémiques, la définition adoptée dans cette thèse est la **capacité d'un socio-écosystème à fournir une quantité stable de services écosystémiques face à des changements environnementaux ou de gestion** (Biggs et al. 2012). Elle est décomposée en quatre composantes, que sont la **résistance**, la **résilience**, l'**adaptabilité** et la **transformabilité**, auxquelles nous nous intéressons de manière **spécifique**, pour chaque service, mais aussi de manière **générale** par l'intermédiaire de la **diversité fonctionnelle** (Walker et al., 2006 ; Levin et Lubchenco, 2008 ; Biggs et al., 2012 ; Cabell et Oelofse, 2012 ; Walker et Salt, 2012). Notre approche avait pour but de **mesurer** des **potentiels** de **résilience** pour chacune des **composantes** considérées ; pour cela nous nous sommes basés directement sur les valeurs de services en développant un cadre conceptuel basé sur des **gammes opérationnelles** de valeurs de services (Kersting, 1984), ou sur l'une des **caractéristiques des socio-écosystèmes améliorant leur résilience, la diversité fonctionnelle** (Levin et Lubchenco, 2008 ; Biggs et al., 2012 ; Cabell et Oelofse, 2012 ; Walker et Salt, 2012). A notre connaissance, cette étude est la première ayant développé des indicateurs quantitatifs permettant d'estimer des potentiels de résilience. Les résultats obtenus pour le socio-écosystème des prairies subalpines du Lautaret ont permis d'aboutir à plusieurs conclusions. Nous avons montré que, en termes de fourniture de services, la résilience générale n'est pas une « combinaison » des résiliences spécifiques et avons réfuté l'hypothèse selon laquelle la diversité fonctionnelle des communautés végétales permet d'expliquer le profil de résilience des services écosystémiques individuels. Nous préconisons donc de s'intéresser aux résiliences spécifiques de chaque service écosystémique grâce au cadre conceptuel des gammes opérationnelles, méthode approuvée par nos données et reproductible pour tous socio-écosystèmes et services écosystémiques dont l'évaluation est basée sur les traits fonctionnels. Elle permet à la fois de comparer les potentiels des

composantes de résistance, résilience et transition entre différents états du modèle d'états-et-transitions (Westoby et al., 1989) et le potentiel de transformation de chaque méta-communauté, ainsi que d'estimer le niveau des potentiels de résilience, transition et transformation. Les résultats des quatre services retenus, fournis par les prairies du Lautaret, ont permis de montrer que les potentiels de résilience de la fourniture de chaque service sont plutôt forts, alors que les potentiels de transition et transformation sont plutôt faibles. De plus, cette analyse des gammes opérationnelles peut être complétée par une analyse de scénarisation, permettant de dépasser la notion de potentiel et de tester si un service particulier est résilient à un certain type de changement (résilience spécifique, **de quoi à quoi ?** – Walker et Salt, 2006). Nous avons pu montrer que la fourniture des services de quantité du fourrage et de séquestration du carbone par les sols est résiliente (voire résistante) à Villar d'Arène dans le cas d'une augmentation plus ou moins forte de la fréquence des sécheresses, associées à un contexte économique dominé par un marché global ou au contraire favorisant la production locale.

Ainsi, notre étude participe à la construction des connaissances de la résilience des services écosystémiques et est à l'interface entre ces deux grands types d'approche de la résilience dans le sens où, bien qu'elle ne permette pas de mesurer la résilience, elle a tout de même permis de définir des indices quantitatifs des potentiels de résilience spécifique des services écosystémiques. Elle peut être complétée par la scénarisation pour déterminer si un service écosystémique donné est résilient à une perturbation particulière.

Références

- Biggs, R., Schlüter, M., Biggs, D., Bohensky, E. L., BurnSilver, S., Cundill, G., Dakos, V., Daw, T. M., Evans, L. S., Kotschy, K., Leitch, A. M., Meek, C., Quinlan, A., Raudsepp-Hearne, C., Robards, M. D., Schoon, M. L., Schultz, L. & West, P. C. (2012). Toward principles for enhancing the resilience of ecosystem services. *Annual Review of Environment and Resources*, 37, 421-448.
- Cabell, J. F., & Oelofse, M. (2012). An indicator framework for assessing agroecosystem resilience. *Ecology and Society*, 17(1).
- Carpenter, S., Walker, B., Anderies, J. M., & Abel, N. (2001). From metaphor to measurement: resilience of what to what?. *Ecosystems*, 4(8), 765-781.
- 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.
- Gabillet, M. (2013). La gouvernance des ressources naturelles face aux effets du changement climatique. Muséum National d'Histoire Naturelle, AgroParisTech, Laboratoire d'Ecologie Alpine de Grenoble. pp. 100.
- Girel, J., Quétier, F., Bignon, A., Aubert, S. (2010). Histoire de l'agriculture en Oisans. Hautes Romanche et pays faranchin. Villar d'Arène, Hautes-Alpes. La Galerie de l'Alpe, Station Alpine Joseph Fourier, Grenoble, France, pp. 79.
- Gos, P., & Lavorel, S. (2012). Stakeholders' expectations on ecosystem services affect the assessment of ecosystem services hotspots and their congruence with biodiversity. *International Journal of Biodiversity Science, Ecosystem Services & Management*, 8(1-2), 93-106.
- Grigulis et al., in prep
- Holling, C. S. (1973). Resilience and stability of ecological systems. *Annual review of ecology and systematics*, 1-23.
- Kersting, K. (1984). Normalized ecosystem strain: a system parameter for the analysis of toxic stress in (micro-) ecosystems. *Ecological Bulletins*, 150-153.
- Lamarque, P., Artaux, A., Barnaud, C., Dobremez, L., Nettier, B., & Lavorel, S. (2013). Taking into account farmers' decision making to map fine-scale land management adaptation to climate and socio-

economic scenarios. *Landscape and Urban Planning*, 119, 147-157.

Lamarque, P., Lavorel, S., Mouchet, M., & Quétier, F. (2014). Plant trait-based models identify direct and indirect effects of climate change on bundles of grassland ecosystem services. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 111(38), 13751-13756.

Lavorel, S., Grigulis, K., Lamarque, P., Colace, M. P., Garden, D., Girel, J., Pellet, G., & Douzet, R. (2011). Using plant functional traits to understand the landscape distribution of multiple ecosystem services. *Journal of Ecology*, 99(1), 135-147.

Levin, S. A. (1999). *Fragile Dominion: Complexity and the Commons*. Reading (MA): Perseus.

Levin, S. A., & Lubchenco, J. (2008). Resilience, robustness, and marine ecosystem-based management. *Bioscience*, 58(1), 27-32.

MEA, 2005, Millennium Ecosystem Assessment. *Ecosystems and Human Well-being: Synthesis*, Island Press, Washington DC U.S.A.

Mori, A. S., Furukawa, T., & Sasaki, T. (2013). Response diversity determines the resilience of ecosystems to environmental change. *Biological Reviews*, 88(2), 349-364.

Petchey, O. L., & Gaston, K. J. (2002). Functional diversity (FD), species richness and community composition. *Ecology Letters*, 5(3), 402-411.

Petchey, O. L., & Gaston, K. J. (2006). Functional diversity: back to basics and looking forward. *Ecology letters*, 9(6), 741-758.

Pimm, S. L. (1984). The complexity and stability of ecosystems. *Nature*, 307(5949), 321-326.

Quinlan, A. E., Barbés-Blázquez, M., Haider, L. J., & Peterson, G. D. (2015). Measuring and assessing resilience: broadening understanding through multiple disciplinary perspectives. *Journal of Applied Ecology*.

Rao, C. R. (1982). Diversity and dissimilarity coefficients: a unified approach. *Theoretical population biology*, 21(1), 24-43.

Walker, B., Kinzig, A., & Langridge, J. (1999). Original articles: plant attribute diversity, resilience, and ecosystem function: the nature and significance of dominant and minor species. *Ecosystems*, 2(2), 95-113.

Walker, B., Salt, D., 2006, *Resilience thinking: sustaining ecosystems and people in a changing world*.

Walker, B., Salt, D., 2012, Resilience practice: building capacity to absorb disturbance and maintain function.

Westoby, M., Walker, B., & Noy-Meir, I. (1989). Opportunistic management for rangelands not at equilibrium. *Journal of range management*, 266-274.

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.

Abstract

As evidenced by the number of studies on the subject, the recent millennium ecosystem assessment and the establishment of a working group on resilience (« Resilience Alliance »), the interest of the scientific community in ecosystem services and their resilience in the face of global change (environmental or social) is steadily increasing. Definitions of resilience are highly varied, and we used concepts such as resistance, specific resilience (« of what to what? »), generalised resilience, adaptability and transformability to develop a conceptual and methodological framework to study the resilience of ecosystem service provision. This conceptual framework was applied to compare the potential resilience of differing sub-alpine grasslands types in three local government areas in the area of the Col du Lautaret (Hautes-Alpes, France) for a number of locally and regionally important ecosystem services. We proposed two approaches for evaluating the potential resilience of the different states in which a socio-ecosystem can exist, by considering resilience as the capacity of a system to maintain a stable provision of an ecosystem service (resistance component), as well as its capacity to adapt this provision if needed (components of resilience, transition, transformation depending on the degree of adaptation). A first stage of the quantification of ecosystem services was followed by an initial analysis of each of these services via the evaluation of their « operating ranges », defined as the range of values that a service can take given a particular state of the socio-ecosystem. The organizational scale at which these ranges are evaluated links them to other components of resilience. Our results confirm the utility of considering the specific resilience of each service, as the profiles of their resistance are different. In particular, the types of grasslands with the highest resilience component potential are not the same from one site to another, even though in all cases these resilience component potentials are rather high as compared to other components potentials. The second analysis is based on the theoretical hypothesis that it is the increasing diversity of response traits (heterogeneity and redundancy) which increases resistance. We hypothesised that, when it is response traits that have been used to model ecosystem services, the functional diversity of a plant community can be linked to its overall resistance in terms of ecosystem services. We linked a number of measures of functional diversity to resilience potential, including the α and β dimensions of entropy and functional diversity, and the redundancy and complementarity of functional groups. The obtained results for the grasslands at Lautaret lead us to reject the hypothesis which proposes that the functional diversity of plant communities can be used to predict the patterns of resilience of the analysed ecosystem services, as these do not correspond to the patterns of resistance obtained from the approach using operating ranges. Finally, we suggest that to assess the capacity of a socio-ecosystem to maintain the provision of ecosystem services, our approach using operating ranges is preferable as it allows for the quantification of the resistance profile of each service. This approach could be further developed using scenario building so as to determine « to what » the provision of each service is resistant.

Résumé

Comme en témoignent le nombre d'études à ce sujet, le rapport d'évaluation des écosystèmes pour le millénaire ou la mise en place d'un groupe de travail sur la résilience (« Resilience Alliance »), l'intérêt que porte la communauté scientifique ainsi que politique aux services écosystémiques et à leur résilience face aux changements globaux (environnementaux ou sociétaux) en cours est grandissant. Les définitions de la résilience sont très variées, avec des concepts tels que la résistance, la résilience spécifique (« de quoi à quoi ? »), la résilience générale, l'adaptabilité et la transformabilité, que nous nous sommes appropriés dans le but de développer un cadre conceptuel et méthodologique pour étudier la résilience de la fourniture de services écosystémiques. Ce cadre conceptuel a été appliqué pour comparer les potentiels de résilience des différents types de prairies subalpines de trois communes du col du Lautaret (Hautes-Alpes, France) pour quelques services écosystémiques d'importance locale et régionale. Nous avons proposé deux approches pour évaluer les potentiels de résilience des différents états dans lequel peut se trouver un socio-écosystème, en considérant la résilience comme la capacité d'un système à maintenir une fourniture stable de services écosystémiques (composante résistance), mais aussi sa capacité à l'adapter avec différentes composantes selon le degré d'adaptation : résilience, transition, transformation. Une première étape de quantification des services écosystémiques est suivie d'une première analyse de la résilience de chacun d'eux par l'évaluation de « gammes opérationnelles » pour chaque service, définies comme les gammes de valeurs que peut prendre ce service dans un état donné du socio-écosystème. L'échelle organisationnelle à laquelle ces gammes sont évaluées les relie aux différentes composantes de la résilience. Les résultats confirment l'intérêt de considérer la résilience spécifique de chaque service, car leurs profils de résilience sont différents. En particulier, les prairies aux plus forts potentiels ne sont pas les mêmes d'un site à l'autre, bien que dans tous les cas les potentiels de la composante résilience soient plutôt élevés, au contraire des potentiels des autres composantes. La seconde analyse part de l'hypothèse théorique que la diversité des traits de réponse (hétérogénéité et redondance) améliore la résilience. Nous avons fait l'hypothèse que, lorsque les traits de réponse sont aussi ceux utilisés pour modéliser les services écosystémiques, la diversité fonctionnelle d'une communauté végétale peut-être reliée à sa résilience générale en termes de services écosystémiques. Nous avons relié plusieurs mesures de la diversité fonctionnelle aux potentiels de résilience, comprenant l'entropie et la diversité fonctionnelle dans leurs dimensions α et β , et la redondance et la complémentarité des groupes fonctionnels. Les résultats obtenus pour les prairies du Lautaret nous amènent à réfuter l'hypothèse proposant que la diversité fonctionnelle des communautés végétales permet d'expliquer le profil de résilience des services écosystémiques analysés, car ils ne concordent pas avec les profils de résilience décrits par l'approche des gammes opérationnelles. Au final, nous préconisons, pour étudier la capacité d'un socio-écosystème à maintenir la fourniture de ses services écosystémiques, d'utiliser l'approche des gammes opérationnelles, qui permet de connaître le profil de résilience de chaque service. Cette approche peut de plus être enrichie d'une approche de scénarisation qui permettrait de déterminer « à quoi » la fourniture de chaque service est résiliente.