



HAL
open science

Impact des pratiques de gestion sur la qualité du fourrage dans des parcours méditerranéens du sud de la France : liens avec la décomposition de la litière

Iris Bumb

► To cite this version:

Iris Bumb. Impact des pratiques de gestion sur la qualité du fourrage dans des parcours méditerranéens du sud de la France : liens avec la décomposition de la litière. Sciences agricoles. Montpellier SupAgro, 2016. Français. NNT : 2016NSAM0003 . tel-01567873

HAL Id: tel-01567873

<https://theses.hal.science/tel-01567873>

Submitted on 24 Jul 2017

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

Délivré par le
**Centre international d'études supérieures
en sciences agronomiques**
Montpellier

Préparée au sein de l'école doctorale GAIA
Et de l'unité de recherche Centre d'Ecologie Fonctionnelle
et Evolutive (UMR 5175)

Spécialité : **Ecologie Fonctionnelle et Sciences
Agronomiques**

Présentée par **Iris BUMB**

**IMPACT DES PRATIQUES DE GESTION
SUR LA QUALITE DU FOURRAGE DANS
DES PARCOURS MEDITERRANEENS DU
SUD DE LA FRANCE : LIENS AVEC LA
DECOMPOSITION DE LA LITIERE**

Soutenue le 15 mars 2016 devant le jury composé de

| | |
|--|------------------------|
| M François MESLEARD, Directeur de Recherche, Institut Tour du Valat | Rapporteur |
| M Sylvain PLANTUREUX, Professeur, Université de Lorraine | Rapporteur |
| Mme Servane LEMAUVIEL-LAVENANT, Maître de Conférences, Université de Caen | Examinatrice |
| M Stephan HATTENSCHWILER, Directeur de Recherche, CNRS | Président |
| M Eric GARNIER, Directeur de Recherche, CNRS | Directeur de thèse |
| Mme Elena KAZAKOU, Maître de Conférences, Montpellier SupAgro | Co-directrice de thèse |

Remerciements

« Faire une thèse », présent depuis longtemps, ce désir a grandi au fil des rencontres avec enseignants-chercheurs, chercheurs et thésards. Une thèse, mais dans quel domaine, sur quel sujet, quelle question ?... A l'occasion d'un stage, j'ai rencontré l'équipe ECOPAR : ses thématiques de recherche mais aussi (et surtout) ses membres... C'est avec eux que j'ai eu envie de me lancer dans cette aventure... Et quelle aventure ! Un vrai travail d'équipe, essentiel dans la gestion du travail, des pressions et des émotions... et qui a permis de tenir bon ces trois ans (et un peu plus !).

Merci...

... à mes encadrants

Elena, depuis le M1, tu as été présente en m'apportant soutien, conseils, encouragements... Merci pour ton investissement dans l'encadrement, que tu as défini comme « une priorité », l'accompagnement en tout lieu et circonstances (depuis le CEFÉ ou la Grèce), et ta grande disponibilité tout au long de ces années ! M'avoir accueillie en thèse, avec la certitude exprimée tout le long que ça fonctionnerait, m'a donné de l'assurance ! Même si ça n'a pas toujours été évident de correspondre à ce qui me semblait attendu, merci pour tout ce que tu m'as apporté.

Eric, ta présence m'aura beaucoup rassurée, ainsi que tes encouragements continus, en particulier pour ce premier papier si long à mettre en place... Merci pour tes conseils et remarques lors de nos réunions, pour la pertinence de tes interventions à des étapes charnières de la thèse, ton accessibilité au pas de la porte, et ton implication dans la phase finale de la thèse.

Pour avoir donné des directions à cette thèse, aidé à mettre en avant l'originalité de ce travail, et surtout pour la confiance que vous avez placée en moi et en mes capacités à mener à bien ce travail... Un grand merci à vous deux !

... aux copains (thésards !) de bureaux

Il y a ceux avec qui j'ai partagé le début de thèse, les « Grands » que j'admirais... Marine, tu as été un support considérable à travers nos discussions de travail, ton soutien, tes conseils et ta disponibilité à toutes les étapes... et aussi pendant nos pauses de 16h au CEFÉ, et ailleurs ! Et aussi Karim (l'agro !) pour la découverte des fanfares, et Ezequiel pour l'humour et l'ironie. Merci à vous trois pour les points de vue sur « la thèse » et nos sujets respectifs, le regard critique par votre expérience... et les discussions sur le fameux « après-thèse » qui reste toujours présent dans la tête. M'avoir permis d'assister à vos conversations sans pour autant y prendre part, vous avoir eu tous les trois en « référence » n'aura pas toujours été facile (comparaison oblige...), mais m'aura rassurée : on en passe tous par-là (paraît-il) !

Il y a Jessy, avec qui j'ai commencé la thèse. La cotutelle et la distance (et oui... l'Allemagne !) ne nous ont pas permis d'évoluer ensemble... Merci pour les mails occasionnels, pour se donner quelques nouvelles, se rassurer ou simplement s'encourager, et aussi les échanges autour de nos projets de vie. En plus d'avoir été mon acolyte végétarien (un soutien de plus !), l'initiation de tes soirées bières a été forte utile pour relâcher la « pression » (et surtout sans permanents !)...

Et puis il y a les nouvelles recrues avec qui j'ai partagé la fin de thèse. Un grand merci à la team « Tricopar » pour le soutien final dont j'avais bien besoin, l'oreille attentive à tous mes tracas, et nos conversations (très végétales !) autour du point de riz, de blé, mousse... et aussi les « debabio » animés autour d'un thé ! Merci à Pauline pour les plants de tomates, les recettes culinaires, le shikakai !... et à Jules pour les vidéos du jour, les dents de requin, la météorite « from La Fage » et toutes les folles anecdotes autour d'élevages de petites bêtes ! Vous avez animé ce nouveau bureau testostéroné (il paraît !) juste comme il fallait !

... aux moteurs de l'aide technique

Maria, sans qui je n'aurais pas toutes ces données... Présente sur tous les fronts et durant toute la thèse : récolte, tri, broyage, dosage... La confiance s'est rapidement installée entre nous, permettant discussions et confidences... poursuivies hors CEFE autour d'un café ou d'une bière. Pour ton investissement, ton efficacité, ta présence agréable dans n'importe quelle tâche, et aussi la (re)découverte de La Fage lors des ballades du soir, les repas et pique-niques, le partage des moments de rigolades... et de quelques frayeurs (l'homme à la marguerite dans son pick-up !)... Un immentissime merci !

Jean, tu as été un soutien technique indispensable dans toutes les activités de terrain et de labo (on se souviendra du tri des véroniques !), et précieux pour tes connaissances botaniques que tu prends plaisir à partager ! De très bons moments passés sur le terrain (par tous les temps !), et lors des trajets voiture... Les encouragements lors de tes visites au CEFE ont été un grand soutien moral. Merci pour toutes tes attentions et ta bienveillance... J'ai beaucoup appris à tes côtés !

Aux membres du TE : David, pour qui rien n'est impossible (j'étais prévenue !). Merci pour les coups de masse nécessaires à la pose des exclos, et ton efficacité face à toutes les épreuves (souvenir de la kangoo et sa remorque chargée qui patinait sur la neige...), toujours avec sourire et enthousiasme ! Jérémy, expert de l'arrosage des microcosmes, merci pour l'aide hebdomadaire, animée par de grandes discussions (et souvent agrémentées de quelques gentils potins !). Merci aussi à Thierry pour la mise à disposition des conditions optimales pour mes manips, les « bonjour » enjoués dans la porte entrebâillée pour récupérer les clefs du local.

Laurent et Elodie, pour l'aide à la compréhension des calibrations et l'initiation aux manips de labo nécessaires pour prédire mes (579 !) échantillons... et aussi pour votre accueil, le café de 10h, la bonne humeur permanente au travail... Merci !

Aux stagiaires, Lena et Anne, merci pour votre participation et investissement dans les activités de ma thèse : aide au tri, mesure de traits, traitement statistique des données... dans un rythme parfois intense que je réclamais pour le terrain notamment.

Alain, j'ai tout particulièrement apprécié ta participation au tri de mes échantillons à quelques heures de la retraite... et les conversations qui ont animé cette fastidieuse tâche !

... aux membres ECOPAR

Cyrille, merci pour les moments de détente lors de tes passages dans le bureau, les débriefes de Top Chef et les MMS qui suivent, tes catégories fonctionnelles (rando/vélo/diago ?), la bise « à la Raul » (t'y es presque !), la simplicité dans les relations, ta capacité à rester proche des étudiants thésards, et surtout la complicité et les éclats de rire suscités...

Catherine, merci pour les encouragements, les signatures en tout genre et la gestion conviviale de l'équipe.

Pascal, merci pour la voiture INRA, toujours disponible en cas de besoin... et indispensable aux multiples allers-retours et séjours sur le terrain !

Une pensée reconnaissante à tous les autres membres de l'équipe, permanents ou de passage, avec qui j'ai partagé un quotidien pendant ces quelques années... Un merci particulier à Kassie (ex-Tricopar par le crochet !) pour les potlucks, le yano et surtout l'enthousiasme permanent, à Florian pour les irruptions bavardage (dont on avait parfois besoin !), à Ivan pour l'aide en stats, à Helena pour la pratique de l'anglais (lors de nos tentatives de communication !), à Pierre (ou « Captain Lyreco »... la relève !) pour l'humour...

... et aussi aux membres Bioflux

François-Xavier, merci pour les interactions autour de notre vie au CEFE et en dehors, à travers les pauses propices aux confidences et à nos propres potins, qui ponctuent les longues journées... pour la confiance, le soutien, l'oreille attentive, compréhensive, ouverte à mes soucis, questionnements... et pour avoir été là aussi quand tout allait bien !

Merci à Sylvain et ses criquets, à Johanne et ses mille-pattes, pour les échanges autour de vos expériences parallèles et complémentaires, qui m'ont aidée à mieux comprendre les miennes ! Vos innombrables propositions

d'un coup de main, et nos discussions ont redonné un nouveau souffle au travail quand je perdais pied... Les espaces de rencontre possibles offerts m'ont soutenue et ouvert des perspectives...

Merci à Mickaël pour les encouragements dans les couloirs du CEFE ou lors d'une soirée (vive la BES !).

... à l'équipe du domaine de La Fage qui m'aura accueillie ponctuellement, au gré des périodes de terrain

Merci à tous les techniciens INRA et les discussions centrées « brebis » auxquelles j'ai assisté pendant les repas du midi, servie par Régine (merci pour ma spécialité végétarienne !). Cette cohabitation, par la place faite sur le terrain comme dans le labo, et les réveils *in situ*, m'a initiée à des découvertes enthousiasmantes (la tonte !) et surprenantes (dissection des mamelles !). Un merci particulier à Fabien pour les échanges plus intenses et les moments consacrés à la transmission de la connaissance des plantes par une approche « brebis ».

... aux collaborateurs

Denis Bastianelli pour la collaboration à mon premier article, les remarques et propositions toujours très positives sur les résultats présentés, et également Philippe Hassoun pour les échanges autour du traitement des données, l'intérêt pour le travail engagé, la disponibilité et l'accueil lors de nos rencontres. Merci à vous pour avoir apporté un regard « brebis » qui me manquait souvent.

Bill Shipley, pour l'accueil à Sherbrooke et l'initiation aux analyses des pistes avant même le début de la formation. Ce séjour m'aura redonné énergie et motivation au bon moment ! Merci.

... aux membres du comité de thèse

Pascal Carrère, Christiane Galet, Tanguy Daufresne, merci pour votre accompagnement dans le travail et la gestion de cette thèse, en mettant en avant les limites de certaines approches, les pistes à explorer et les points positifs du travail.

... aux membres du jury de thèse

François Mesléard, Sylvain Plantureux, Stephan Hättenschwiler et Servane Lemauiel-Lavenant, merci d'avoir accepté d'évaluer cette thèse... et pas seulement ! J'ai grandement apprécié les interventions, qui m'ont permis de repenser mon travail, et de l'améliorer encore un peu plus...

... aux amies

Merci Gwen et Lucie pour votre présence, votre confiance, votre soutien dans tous ces « à côtés » de la thèse... les verres partagés au QG Rebuffy et ailleurs, et surtout pour les échanges qui ont animé ces rencontres, m'ouvrant à la découverte des autres, de moi... Vous m'avez aidée à grandir... pour mieux vivre la thèse et le reste ! On ne se serait jamais rencontrées sans la danse africaine... « Merci la famille » Africatata, et « anitché » Bambo pour toute l'énergie apportée, qui m'a permis de tenir le cap cette dernière année. « Wassa wassa » !!!

... à la famille

La thèse aura été un grand sujet de conversation durant ces trois années ! Merci d'avoir été cette ressource sur laquelle je savais pouvoir compter, le temps d'un séjour, d'un coup de téléphone... ou d'un coup de main dans le tri des plantes lorsque les périodes de terrain étaient intenses ! Merci pour les échanges sur les aspects plus personnels de la gestion de la thèse, d'avoir suivi et compris les difficultés que je rencontrais, aidé à la prise de recul, de m'avoir rassurée... et surtout accompagnée.

... à Hugo

Parce qu'il paraît que ce n'est pas toujours évident d'accompagner dans la vie quelqu'un qui fait une thèse... Pour ta compréhension, ton indulgence, ton soutien, et tout simplement d'avoir été là, tel que tu es... Merci.

A tous et à chacun, encore merci... Ce fut une belle aventure !...

TABLE DES MATIERES

| | |
|---|----|
| INTRODUCTION | 1 |
| A. Contexte | 3 |
| 1. Prairies permanentes et services écosystémiques | 3 |
| 2. Importance de la qualité du fourrage et de la décomposabilité des litières | 5 |
| 2.1. La digestibilité du fourrage comme estimateur de la qualité du fourrage..... | 7 |
| 2.2. La décomposabilité de la litière comme estimateur de la vitesse de décomposition du fourrage | 9 |
| 3. Approche fonctionnelle de la diversité pour évaluer les changements de propriétés écosystémiques | 11 |
| 3.1. Traits fonctionnels et structure fonctionnelle des communautés | 11 |
| 3.2. Relation entre qualité du fourrage et décomposition de la litière le long d'un gradient d'intensité de gestion | 13 |
| 4. Questions de la thèse..... | 15 |
| B. Etat de l'art | 17 |
| 1. Sources de variation de la digestibilité et de la décomposabilité d'espèces de prairies permanentes..... | 17 |
| 1.1. Traits de réponse des espèces aux pratiques de gestion et à l'abandon | 17 |
| 1.1.1. Réponses à la fertilisation | 19 |
| 1.1.2. Réponses au pâturage | 23 |
| 1.1.3. Réponses à la pratique simultanée de la fertilisation et du pâturage..... | 29 |
| 1.1.4. Réponses à l'abandon..... | 29 |
| 1.2. Réponses des différents organes de la plante aux pratiques de gestion..... | 31 |
| 1.3. Différences entre formes de croissance et groupes fonctionnels | 33 |
| 1.4. Variation temporelle de la qualité du fourrage au cours de la vie de la plante | 34 |
| 2. Lien entre digestibilité et décomposabilité <i>via</i> les traits : l'hypothèse de l'« effet post-mortem » | 37 |
| 3. Passage du fonctionnement de l'espèce à celui de communautés végétales de prairies permanentes..... | 39 |
| 3.1. Passage de l'espèce à la communauté..... | 39 |
| 3.2. Traits d'effets sur la digestibilité et la décomposabilité | 43 |
| 3.3. Lien entre digestibilité et décomposabilité : extension de l'hypothèse de l'« effet post-mortem » à la communauté..... | 45 |
| C. Problématiques de la thèse | 47 |
| 1. Au niveau de l'espèce | 47 |
| 2. Au niveau de la communauté | 49 |
| Références | 51 |
| MATERIEL ET METHODES | 71 |
| 1. Site d'étude | 73 |
| 2. Dispositif expérimental | 73 |
| 2.1. Répartition des plots choisis..... | 73 |
| 2.2. Caractérisation de la disponibilité en azote et en phosphore des plots | 77 |
| 2.3. Caractérisation du sol..... | 79 |
| 2.4. Espèces étudiées | 79 |
| 3. Digestibilité des espèces | 81 |
| 3.1. Echantillonnage selon les organes et le stade de développement des espèces..... | 81 |
| 3.2. Estimation de la digestibilité et autres composantes de qualité du fourrage | 83 |

| | | |
|------|--|----|
| 4. | Décomposabilité des litières des espèces | 85 |
| 4.1. | Echantillonnage des différents organes | 85 |
| 4.2. | Mesure de la décomposabilité des litières | 85 |
| 5. | Traits fonctionnels | 87 |
| 5.1. | Traits morpho-anatomiques..... | 87 |
| 5.2. | Traits chimiques..... | 87 |
| 6. | Echelle de la communauté | 89 |
| 6.1. | Relevés botaniques et échantillonnage de la biomasse verte | 89 |
| 6.2. | Echantillonnage des litières..... | 91 |
| 6.3. | Digestibilité et traits pondérés | 91 |
| 7. | Récapitulatif du matériel et méthodes pour les chapitres de la thèse | 93 |
| | Références | 93 |

CHAPITRE 1 :

| | |
|---|-----------|
| Facteurs responsables des variations de digestibilité des organes | 99 |
| Manuscrit 1 : <i>Influence of management regime and harvest date on the forage quality of rangelands plants: the importance of dry matter content</i> | 103 |
| Abstract..... | 105 |
| Introduction | 107 |
| Methods | 111 |
| Results | 119 |
| Discussion..... | 125 |
| Conclusions..... | 133 |
| Supporting information | 133 |
| References..... | 135 |

CHAPITRE 2 :

| | |
|---|------------|
| Relation entre digestibilité et décomposabilité à l'échelle de l'espèce | 145 |
| Manuscrit 2 : <i>Explaining the digestibility-decomposability relationships in species from Mediterranean rangelands: which traits matter most?</i> | 149 |
| Abstract..... | 151 |
| Introduction | 153 |
| Matériel and methods..... | 157 |
| Results | 165 |
| Discussion..... | 171 |
| Conclusion | 179 |
| Supporting information | 181 |
| References..... | 181 |

CHAPITRE 3 :

| | |
|--|------------|
| Relation entre digestibilité et décomposabilité : passage de l'échelle de l'espèce à la communauté | 195 |
| Chapitre 3A : | |
| Manuscrit 3 : <i>Prédiction de la digestibilité : revisite des moyennes pondérées sur les communautés en utilisant la proportion des organes</i> | 199 |
| Résumé..... | 201 |
| Introduction | 203 |
| Matériel et méthodes..... | 207 |
| Résultats | 217 |

| | |
|---|-----|
| Discussion..... | 219 |
| Conclusion | 225 |
| Annexe..... | 227 |
| Références..... | 227 |
| Chapitre 3B | |
| Manuscrit 4 : <i>Links between forage digestibility, litter decomposability and traits from permanent grasslands communities with contrasted management practices</i> | 235 |
| Abstract..... | 237 |
| Introduction | 239 |
| Material and methods..... | 243 |
| Results..... | 253 |
| Discussion..... | 257 |
| Conclusion | 263 |
| Supporting information | 265 |
| References..... | 265 |
| DISCUSSION | 275 |
| 1. Réponse de la qualité du fourrage et de sa décomposition aux facteurs environnementaux..... | 277 |
| 1.1. Réponses de la végétation à la date de récolte et aux pratiques de gestion..... | 279 |
| 1.2. Importance relative de la date de récolte et des pratiques de gestion..... | 283 |
| 2. Approche fonctionnelle de la relation digestibilité-décomposabilité à différentes échelles..... | 287 |
| 2.1. Relation entre digestibilité et décomposabilité par les traits : « effet post-mortem » .. | 287 |
| 2.2. La préférence alimentaire : une autre estimation de la qualité du fourrage à relier à la décomposabilité..... | 291 |
| 2.3. La teneur en matière sèche : un trait synthétique de la relation digestibilité-décomposabilité..... | 293 |
| 3. Changement d'échelle : capacité de prédire à partir de l'espèce le fonctionnement de la communauté ?..... | 297 |
| 3.1. Importance de l'organe ou de la plante entière | 297 |
| 3.2. Importance de l'hypothèse de complémentarité fonctionnelle | 303 |
| 4. Vers une analyse dynamique des changements de qualité du fourrage | 305 |
| 5. Digestibilité et décomposabilité : des estimations fiables de la digestion du fourrage et de sa décomposition ? | 307 |
| 5.1. La prédiction NIRS : une mesure de la digestibilité potentielle du fourrage | 307 |
| 5.2. Lien entre deux dégradations potentielles..... | 309 |
| 6. Conclusions et perspectives..... | 311 |
| Références..... | 315 |
| ANNEXE | 329 |
| Manuscrit 5 : <i>Variations interannuelles de la qualité du fourrage</i> | 331 |
| Résumé..... | 333 |
| Introduction | 335 |
| Matériel et méthodes..... | 337 |
| Résultats | 341 |
| Discussion..... | 343 |
| Conclusion | 347 |
| Références..... | 347 |

Tableau des abréviations

| Abréviation | Signification (unités) |
|--------------------|---|
| ADF | Teneur en fibres insolubles au détergent acide (%) |
| ADL | Teneur en lignine sulfurique (%) |
| CEC | Capacité d'échange cationique (cmol.kg ⁻¹) |
| CWM | Moyenne pondérée sur la communauté |
| CWV | Variance pondérée sur la communauté |
| DMC | Teneur en matière sèche (mg.g ⁻¹) |
| DMD | Digestibilité de la matière sèche (g.kg ⁻¹) |
| IN | Indice de nutrition (%) |
| INN | Indice de nutrition azotée (%) |
| INP | Indice de nutrition phosphatée (%) |
| LCC | Teneur en carbone des feuilles (mg.g ⁻¹) |
| LDMC | Teneur en matière sèche des feuilles (mg.g ⁻¹) |
| LLS | Durée de vie des feuilles (°jour) |
| LNC | Teneur en azote des feuilles (mg.g ⁻¹) |
| LPC | Teneur en phosphore des feuilles (mg.g ⁻¹) |
| NC | Teneur en azote (mg.g ⁻¹) |
| NDF | Teneur en fibres insolubles au détergent neutre (%) |
| NIRS | Spectrométrie dans le proche infrarouge |
| SLA | Surface spécifique foliaire (m ² .kg ⁻¹) |
| StDMC | Teneur en matière sèche des tiges (mg.g ⁻¹) |

INTRODUCTION



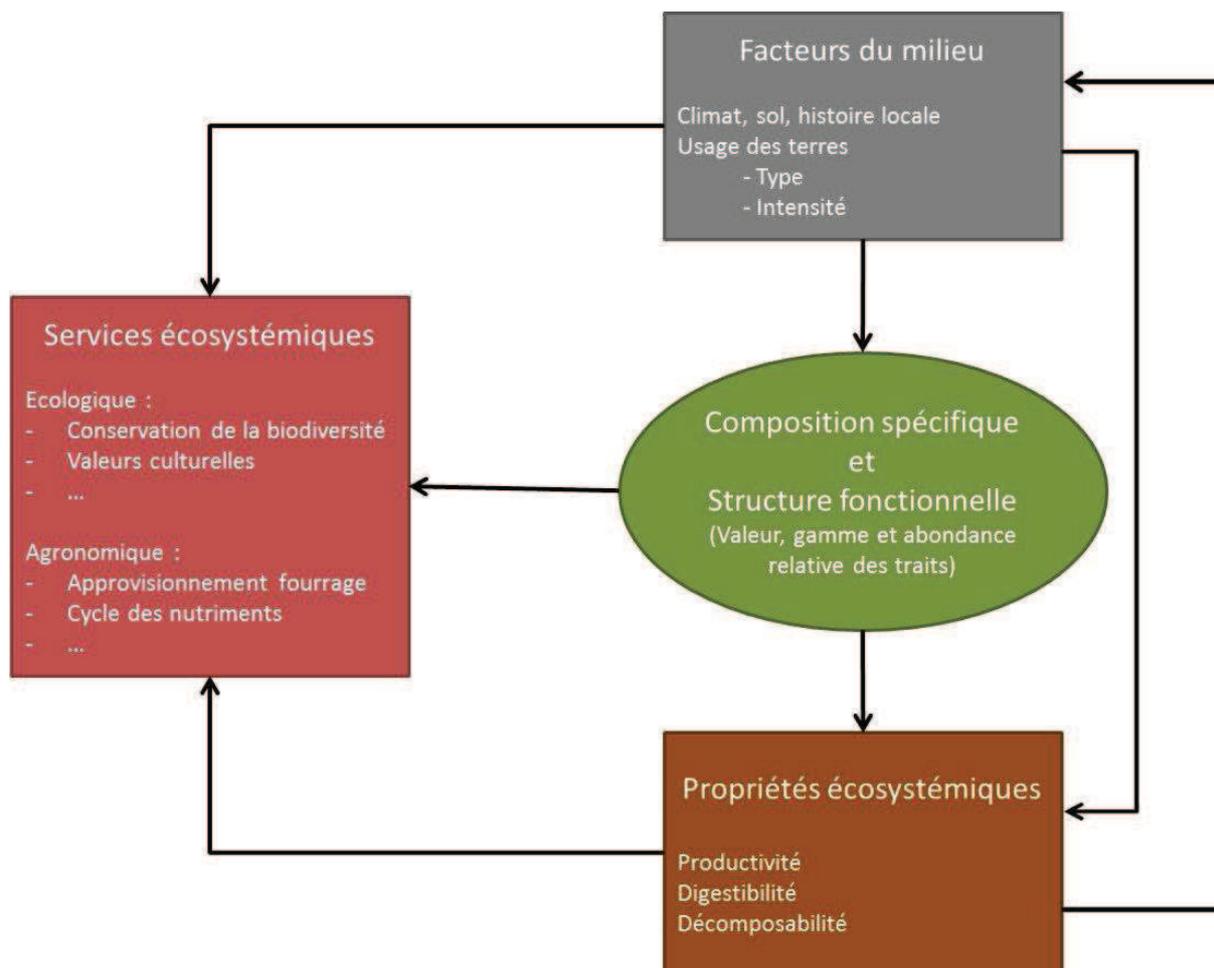


Figure 1. Le rôle de la structure fonctionnelle des prairies permanentes (adaptée de Díaz *et al.* 2007a; Garnier et Navas 2013). Les facteurs du milieu influencent directement la fourniture de services écosystémiques et donc les bénéfices attendus par les hommes (e.g. écologiques, agronomiques, économiques, culturels, etc.), mais aussi indirectement *via* des modifications dans la composition spécifique et fonctionnelle des écosystèmes. Un changement dans la valeur des traits est alors observé dans ces communautés. En réponse, les propriétés écosystémiques (e.g. la productivité, la digestibilité ou la décomposabilité) sont directement impactées par ces facteurs du milieu, et indirectement par les variations de traits. Ces propriétés influencent d'une part la fourniture des services écosystémiques, et d'autre part la composition des communautés végétales suite aux modifications du milieu provoquées.

A. CONTEXTE

1. PRAIRIES PERMANENTES ET SERVICES ECOSYSTEMIQUES

Les prairies permanentes couvrent une surface importante des terres en Europe. Elles représentent 33% de la surface agricole utile française (FAO 2011) et plus de 60% de la surface fourragère (Rodrigues *et al.* 2007). Elles constituent la principale ressource fourragère de l'élevage français et européen (Plantureux *et al.* 2012), et jouent donc un rôle fondamental dans l'alimentation des herbivores.

La définition des prairies permanentes est variable selon les acteurs (éleveur, écologue, agronome ou administration) (Plantureux *et al.* 2012 ; Peeters *et al.* 2014). On parle de prairies permanentes pour des prairies qui n'ont pas été semées depuis au moins cinq ans (cf. Politique Agricole Commune). De façon plus générale, ces prairies sont composées par des communautés végétales constituées d'une dominance de poacées associées ou non à d'autres dicotylédones herbacées natives, fixatrices ou non d'azote, avec parfois quelques espèces arborées. Elles présentent une forte diversité végétale provenant d'un large panel de pratiques agricoles (fertilisation ponctuelle, pâturage, fauche, etc.), ne faisant pas appel à un usage régulier d'herbicides ou de culture (Crofts et Jefferson 1994), et qui devraient permettre une utilisation durable de ces surfaces (Duru *et al.* 1998).

Les prairies permanentes sont porteuses à la fois de services écologiques (environnementaux, patrimoniaux) et agronomiques (production, alimentation des herbivores domestiques, fertilité des sols) (Sala et Paruelo 1997; Lemaire *et al.* 2011) (Fig. 1). Ces services correspondent à des bienfaits directs et indirects, que l'Homme retire de la nature (Millenium Ecosystem Assessment 2005). Ils proviennent d'un ensemble d'interactions complexes entre les espèces et leur biotope, sous l'effet de divers types d'usage et d'utilisation, dont les perceptions varient entre les différents bénéficiaires (Fisher *et al.* 2009). Pourtant, ces prairies permanentes sont souvent situées dans des zones peu favorables à la culture en termes de contraintes environnementales et socio-économique (Caballero 2007). La rudesse des conditions climatiques associée à une faible productivité du fourrage et une faible valeur économique du bétail engendre un abandon fréquent de ces prairies dans certaines régions, ce qui a des répercussions sur la fourniture des services écosystémiques (Fig. 1). Ces prairies sont donc difficiles à évaluer et à gérer, en comparaison des prairies cultivées, ce qui entraîne leur sous exploitation, en particulier dans le sud de l'Europe.

Les facteurs du milieu en interaction avec les facteurs de gestion (fertilisation, pâturage, fauche) engendrent une grande variabilité de composition botanique observée dans les prairies permanentes (Loiseau *et al.* 1990). Celle-ci se répercute sur les services écosystémiques (Chapin *et al.* 2000) tels que l'approvisionnement en fourrage qui peut bénéficier aussi bien à l'animal qu'à l'agriculteur, ou encore les cycles des nutriments, la régulation du climat dont les bénéfices peuvent revenir à l'Homme (Lemaire *et al.* 2011). La fourniture de ces services est fluctuante, notamment par une grande variabilité de productivité et de valeur nutritive au cours de la saison (Loiseau *et al.* 1990) (Fig. 1).

La richesse spécifique élevée de ces prairies pourrait être avantageuse selon les attendus et les besoins d'élevage. Pourtant peu de recherches ont été menées sur la qualité de l'herbage produit, et ce, malgré la forte valeur écologique qui leur est reconnue (Duru, *et al.* 2008a). Une meilleure connaissance de la réponse de ces prairies aux changements d'usage des terres devrait permettre d'identifier la gestion adéquate selon une large gamme d'itinéraires techniques possibles, afin de modifier la composition botanique et fonctionnelle, et de répondre aux objectifs de qualité fourragère, pouvant être estimée par la digestibilité (Groot et Neuteboom 1997), ou de vitesse du cycle des nutriments, pouvant être estimée par la décomposabilité.

2. IMPORTANCE DE LA QUALITE DU FOURRAGE ET DE LA DECOMPOSABILITE DES LITIERES

Lors de cette thèse, je me suis plus particulièrement intéressée à deux propriétés écosystémiques : la digestibilité du fourrage, qui peut être reliée au service d'approvisionnement, et la décomposabilité de la litière, plutôt reliée aux cycles des nutriments (Fig. 1). Il est nécessaire de préciser que ce travail n'a pas porté sur la fourniture des services par ces prairies, mais plutôt sur certaines propriétés écosystémiques à la base de ces services. Nous nous sommes donc intéressés plus spécifiquement au compartiment aérien, même si les racines représentent la majorité du compartiment des prairies et impactent également le fonctionnement de ces prairies en réponse aux facteurs de gestion, e.g. diminution de la biomasse racinaire sous l'effet du pâturage (Seagle *et al.* 1992; Mawdsley et Bardgett 1997) ou augmentation de la litière racinaire (Evans 1971; Hodgkinson et Becking 1978).

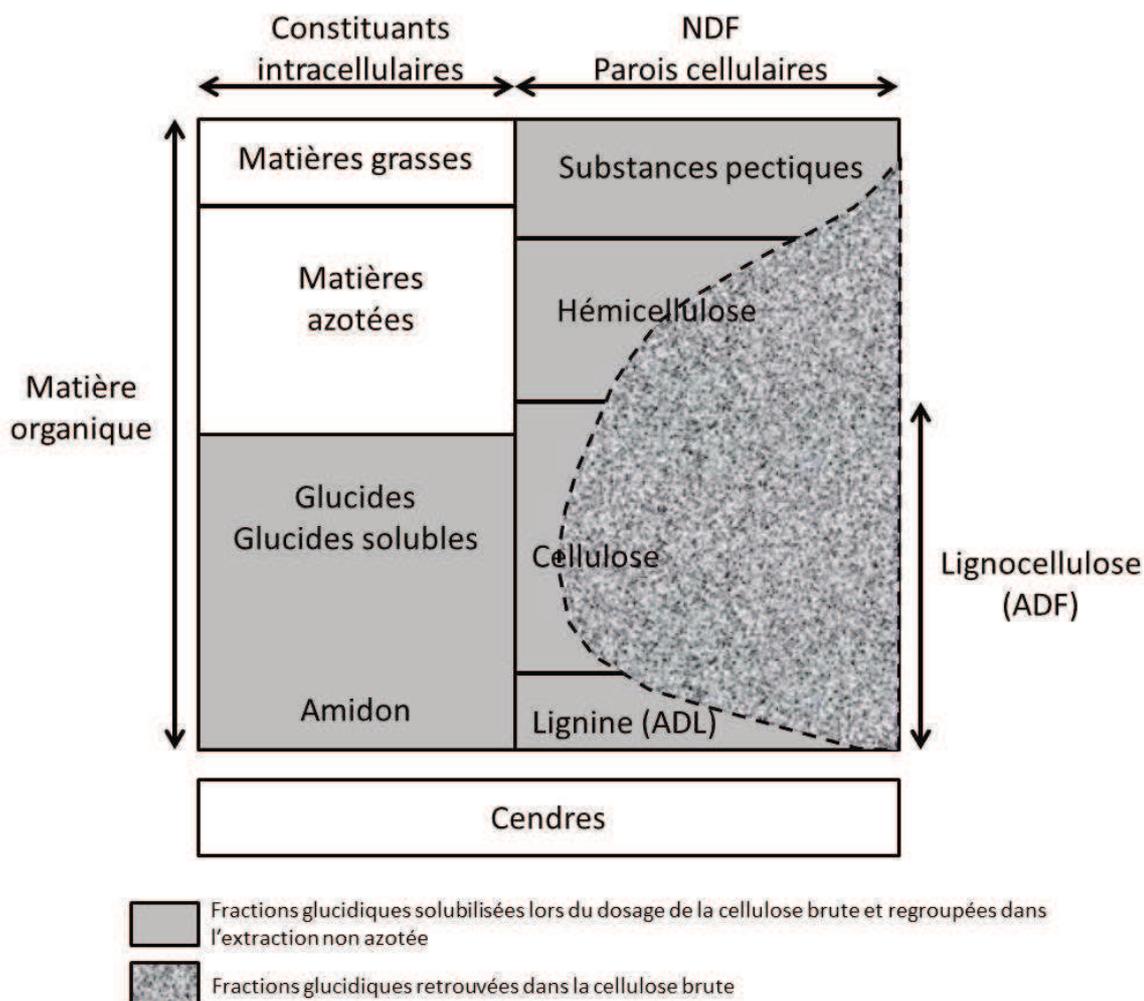


Figure 2. Schéma des constituants de la matière sèche des aliments et de leur fractionnement par la méthode d'analyse classique (issue de Pontes 2006). La détermination de la fraction de cellulose brute ne comprend pas toutes les composantes des parois cellulaires (entre 40 et 100% de cellulose, entre 15 et 20% d'hémicellulose, et entre 5 et 90% de lignine de l'échantillon selon l'aliment (Mertens 2003)) en raison du traitement chimique qui induit une importante solubilisation des polysaccharides structuraux et d'une partie de la lignine.

2.1. La digestibilité du fourrage comme estimateur de la qualité du fourrage

L'approvisionnement en fourrage est un service qui dépend de la quantité et de la qualité de la biomasse produite. Il est indispensable aux grands herbivores afin d'assurer la production animale (production de lait ou encore le gain de poids) (Skarpe et Bergström 1986; Gibson 2009). En plus de la quantité de biomasse offerte, il est essentiel de considérer également le rôle de la composition chimique et structurelle de la végétation pour améliorer la production animale (Skarpe et Bergström 1986), puisque la biomasse ingérée par les herbivores est fortement reliée à la valeur nutritionnelle du fourrage (Skarpe et Bergström 1986; McNaughton 1988).

La qualité des fourrages peut être estimée par la valeur nutritive i.e. la composition chimique, la digestibilité et la nature des produits digérés (Allen *et al.* 2011). La digestibilité est donc une composante clef de la valeur nutritionnelle, qui fournit une mesure synthétique de la quantité d'énergie disponible dans les constituants de la plante pour les herbivores, en particulier les ruminants (Bruinenberg *et al.* 2002). Elle correspond à la proportion de matière sèche, matière organique ou nutriments pouvant être absorbée durant le passage dans le tube digestif des herbivores (Allen *et al.* 2011). Cette mesure ne prend pas en compte les différences de digestion inter et intra spécifique des animaux, l'état physiologique de l'animal, de sa flore digestive, la chronologie d'ingestion des aliments, etc. C'est donc une mesure potentielle de la digestion par l'animal, indicatrice de la différence entre les nutriments ingérés et excrétés par l'animal. Elle a été validée comme un estimateur correct de l'ingestion par l'animal (Armstrong *et al.* 1986).

La digestibilité dépend de la proportion des teneurs en composés intracellulaires et parois cellulaires. En effet, les composés intracellulaires, qui représentent environ 44% de la matière sèche, sont facilement solubles dans le rumen et donc facilement dégradables (i.e. carbohydrates solubles, protéines, acides organiques, cellulose) (Fig. 2) car accessibles à la faune microbienne du rumen (Buxton et Mertens 1995). En revanche, les teneurs en composés présents dans les parois cellulaires, qui représentent entre 30 et 80% de la matière sèche, constituent des barrières à la digestion (i.e. hemicellulose, cellulose, lignine) (Fig. 2) (Groot et Neuteboom 1997). Ainsi la digestibilité d'un fourrage dépend à la fois de la composition chimique et de l'arrangement physique des parois cellulaires (Wilson 1994). Celle-ci a été particulièrement reliée à la concentration en lignine présente dans les parois cellulaires (Fig. 2) (Van Soest 1994), car elle interfère avec la dégradation microbienne qui a lieu dans le rumen, du fait de la structure récalcitrante à la dégradation de ce composé. La lignine peut ainsi limiter l'accès aux composés intracellulaires plus digestibles (Buxton et

Redfearn 1997). La proportion de ces différents constituants varie en fonction de l'organe, ce qui entraîne des digestibilités variées entre les différents organes de la plante à un instant donné, mais aussi au cours du temps en raison des changements produits au cours de la croissance de la plante (Poorter et Bergkotte 1992).

2.2. La décomposabilité de la litière comme estimateur de la vitesse de décomposition du fourrage

Le cycle des nutriments est quant à lui affecté en partie par la vitesse de décomposition des litières, c'est-à-dire la dégradation physique et chimique de la matière organique par l'action des organismes et des facteurs abiotiques, aboutissant à la libération des éléments minéraux dans une forme disponible pour les plantes (Swift *et al.* 1979; Begon 2005). Cette dégradation de la litière représente un processus clef lié à la durabilité de l'écosystème (Swift *et al.* 1979) puisque c'est le seul processus qui assure un recyclage massif des nutriments en les rendant disponibles pour les plantes, *via* une chaîne de dégradations physiques et chimiques (Chapin *et al.* 2002; Begon 2005) effectuées par différents groupes d'organismes tels que la macrofaune du sol et les micro-organismes (Berg et Laskowski 2006). Il impacte en conséquence la structure des communautés (Chapin *et al.* 2002; Wardle *et al.* 2002; Bardgett *et al.* 2005) et donc le fonctionnement des écosystèmes (Swift *et al.* 1979). Le climat, la qualité de la litière et les conditions édaphiques (en particulier la faune du sol) sont les trois facteurs majeurs qui contrôlent la vitesse de décomposition de la litière (Coûteaux *et al.* 1995).

La décomposition a lieu suivant trois processus successifs :

- (i) Le lessivage intervient durant les premières phases de décomposition, par transfert au sol des constituants solubles de la plante ;
- (ii) puis la fragmentation intervient par catabolisme de la macrofaune du sol, contribuant d'une part à la réduction de la taille des particules, ce qui augmente la surface d'échange en crée une ressource plus accessible à la décomposition par la microfaune, et d'autre part au mélange de la matière organique en décomposition ;
- (iii) enfin l'altération chimique est effectuée par les micro-organismes.

Une partie des éléments est ainsi minéralisée par libération de CO₂ et de nutriments, tandis qu'une autre partie est humifiée par formation de la matière organique du sol (Swift *et al.* 1979).

La qualité de la litière évolue durant la décomposition suite à la dégradation plus rapide des composés cellulaires solubles du contenu intracellulaire par rapport aux composés

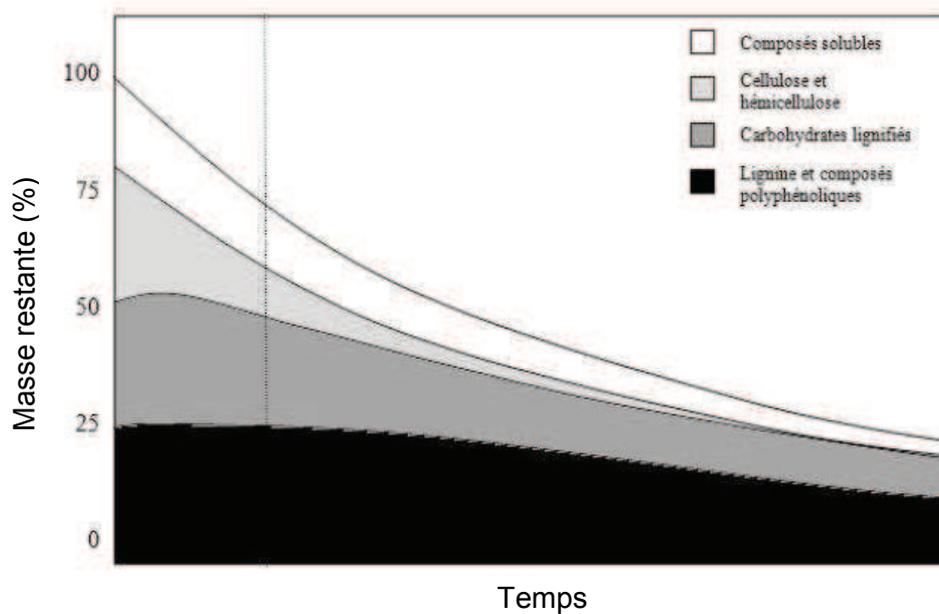


Figure 3. Représentation de la décomposition des composés de la litière végétale en fonction du temps (adaptée de Heal *et al.* 1997).

structuraux tels que la lignine (Chapin *et al.* 2002) présents dans les parois cellulaires (Fig. 3). Les différentes parties de la plante affectent également la qualité de la litière, en lien avec la proportion des composés les constituant, ce qui entraîne des vitesses de décomposition différentes entre organes (Freschet *et al.* 2012).

3. APPROCHE FONCTIONNELLE DE LA DIVERSITE POUR EVALUER LES CHANGEMENTS DE PROPRIETES ECOSYSTEMIQUES

3.1. Traits fonctionnels et structure fonctionnelle des communautés

L'approche fonctionnelle permet de décrire les organismes par leurs propriétés fonctionnelles et de comprendre le rôle que ces derniers jouent sur la structure des communautés et les propriétés des écosystèmes (Díaz *et al.* 2007b; Pakeman *et al.* 2011; Garnier et Navas 2012; Garnier *et al.* 2016). La structure fonctionnelle d'une communauté est caractérisée par la valeur, l'étendue et l'abondance relative des traits fonctionnels des espèces présentes dans une communauté (Garnier et Navas 2013). Elle est fondée sur la notion de trait fonctionnel qui recouvre toute caractéristique morphologique, physiologique ou phénologique, mesurable au niveau d'un individu, impactant indirectement une des composantes de la fitness (croissance, reproduction ou survie) (Violle *et al.* 2007). Ces caractéristiques des plantes sont corrélées à leurs fonctions, mais plus facilement mesurables que la fonction elle-même. Certains traits, appelés « traits de réponse », permettent d'expliquer la réponse des plantes à des changements de l'environnement (e.g. impact du pâturage ou de la fertilisation), et donc l'assemblage des communautés. D'autres traits appelés « traits d'effet », permettent de comprendre l'effet des traits sur le fonctionnement de l'écosystème (Lavorel et Garnier 2002). L'approche fonctionnelle de la diversité permet ainsi de mieux comprendre le fonctionnement des écosystèmes et les services qu'ils rendent aux sociétés humaines (Díaz et Cabido 2001; Lavorel et Garnier 2002; Díaz *et al.* 2006; Garnier *et al.* 2016).

L'utilisation des traits est un outil pertinent pour répondre à certaines questions portant sur les relations entre facteurs biotiques et abiotiques du milieu et le fonctionnement des organismes, ou encore sur la prédiction du fonctionnement des écosystèmes à partir de celui des organismes et ainsi leurs effets sur les services écosystémiques (Garnier et Navas 2013). Cette approche est donc tout à fait pertinente pour comprendre la réponse de la

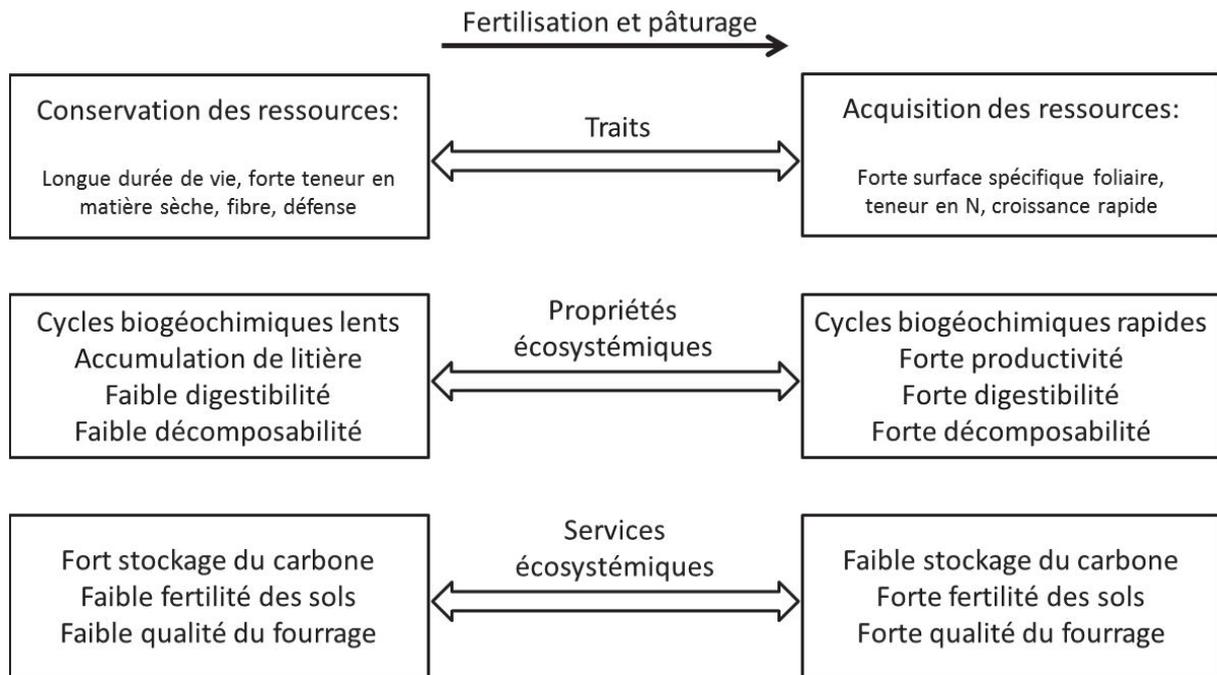


Figure 4. Schéma conceptuel des changements d'échelles des compromis entre traits, propriétés et services écosystémiques pour les prairies permanentes le long de gradients d'intensité de gestion (adapté de Lavorel et Grigulis 2012).

qualité du fourrage et de sa vitesse de décomposition suite à des modifications de pratiques de gestion engendrant des variations de traits de la végétation (Fig. 1).

A l'échelle d'une communauté, de nombreuses études ont mis en évidence le contrôle de propriétés écosystémiques comme la digestibilité (i.e. Ansquer *et al.* 2009; Lavorel et Grigulis 2012) ou la décomposabilité (i.e. Zhang *et al.* 2008; Cornwell *et al.* 2008) par certains traits fonctionnels. Les propriétés des écosystèmes dépendent donc plus de la composition fonctionnelle des communautés, i.e. la distribution des valeurs de traits, que de la composition spécifique (Díaz *et al.* 2007b).

3.2. Relation entre qualité du fourrage et décomposition de la litière le long d'un gradient d'intensité de gestion

Les pratiques de gestion comme la fertilisation et le pâturage affectent le fonctionnement de ces écosystèmes. Selon le schéma synthétique proposé par Lavorel et Grigulis (2012) (Fig. 4), des prairies soumises à une fertilisation et à un taux de pâturage élevés (fréquence de pâturage et quantité de biomasse prélevée) vont être caractérisées par une dominance d'espèces à stratégie d'acquisition des ressources alors que des prairies avec un faible niveau de fertilité et de pâturage vont être dominées par des espèces conservatrices des ressources. Les communautés à espèces exploitatrices fournissent un fourrage de qualité élevée et présentent des cycles biogéochimiques rapides (Lavorel et Grigulis 2012), à l'inverse des communautés caractérisées par des espèces qui conservent les ressources efficacement (Fig. 4). Les prairies fertilisées et pâturées ayant de fortes teneurs en nutriments, elles devraient présenter une circulation rapide des nutriments alors que les systèmes à faible teneurs en nutriments présentent une circulation lente qui se traduit par l'accumulation de la litière (Cebrian et Lartigue 2004; Wardle *et al.* 2004). En effet, une végétation à concentration en nutriments élevée caractérisée par des traits d'acquisition des ressources engendre par effet cascade une décomposabilité élevée (Grime *et al.* 1996; Bardgett et Wardle 2003) (Fig. 4).

Plusieurs études ont mis en évidence l'existence d'une relation positive entre une mesure de qualité du fourrage liée à la préférence alimentaire, la palatabilité, avec la vitesse de décomposition de la matière organique (Grime *et al.* 1996; Cornelissen *et al.* 1999; Wardle *et al.* 2002; Schädler *et al.* 2003; Mason *et al.* 2011; Silva et Vasconcelos 2011) : les feuilles qui sont plus consommées ou digestibles produisent des litières qui se décomposent vite par rapport à des espèces moins consommées ou digestibles. Toutefois, ces études ont porté sur une gamme d'espèces assez réduite d'invertébrés avec une approche purement

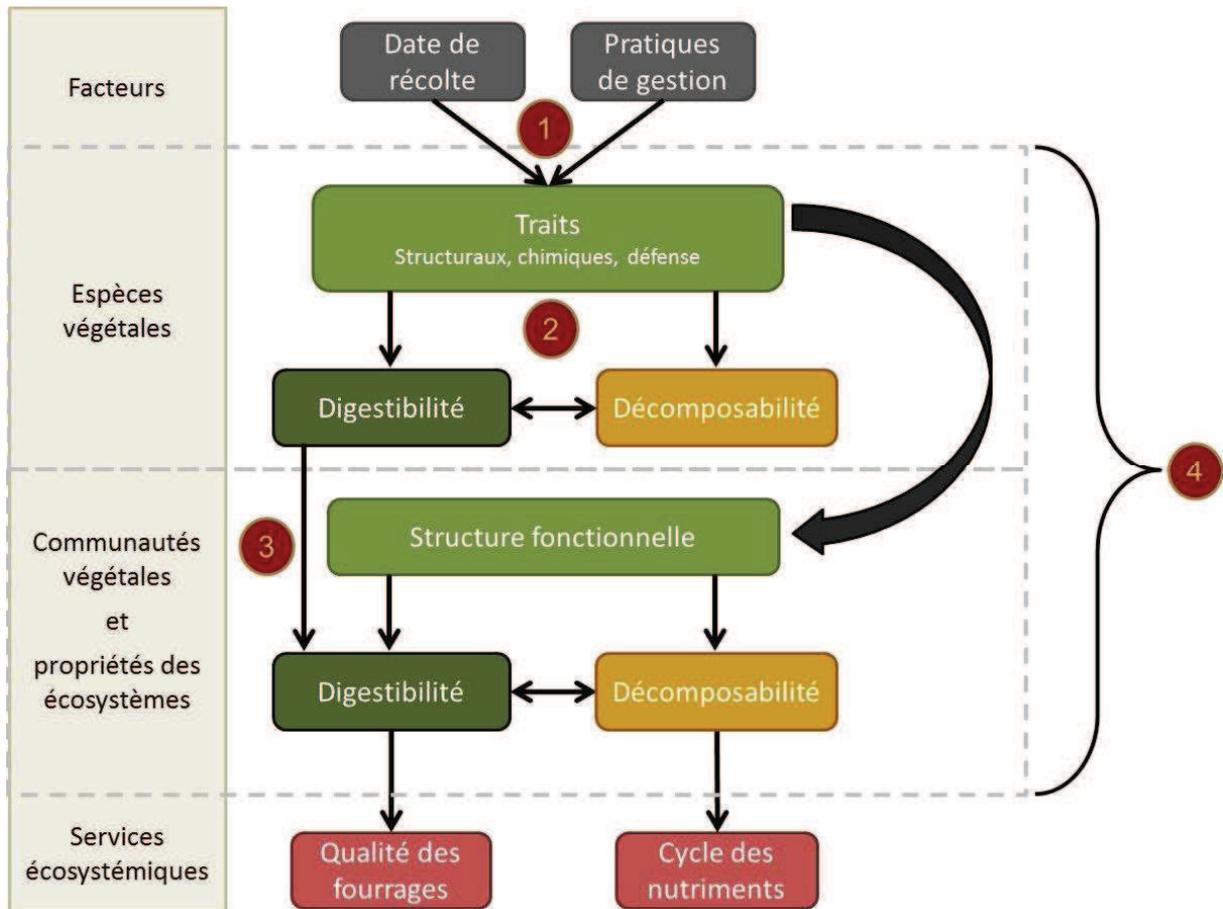


Figure 5. Schéma des principaux facteurs et propriétés écosystémiques d'intérêts affectées par ces facteurs. Différentes échelles ont été considérées pour cette étude : espèce, communauté et écosystème. Les numéros correspondent aux principales questions de la thèse.

corrélative ne permettant pas d'identifier les mécanismes responsables du lien entre ces deux processus. Aussi, il serait préférable d'étudier le lien entre digestibilité et décomposabilité (White *et al.* 2004; Cornelissen *et al.* 2004), deux processus de dégradation d'un même matériel végétal, une fois sous forme verte pour la digestibilité puis de litière pour la décomposabilité. Parmi les deux études menées, une seule a associé les variations de ces deux propriétés à celles de traits mesurés sur le matériel vert et la litière (Cornelissen *et al.* 2004).

4. QUESTIONS DE LA THESE

L'objectif général de cette thèse est de comprendre la réponse de deux propriétés écosystémiques clefs des prairies permanentes (la digestibilité du fourrage et la décomposabilité de sa litière) soumises à différentes pratiques de gestion, et ce, en considérant différents niveaux d'organisation. Il s'agit d'améliorer la compréhension des relations entre ces deux propriétés afin de déterminer le rôle et l'importance des différents facteurs, responsables de la structure des communautés végétales et des propriétés des écosystèmes dans le cas des prairies permanentes (Fig. 5).

Plusieurs questions ont permis d'articuler ce travail (Fig. 5):

- 1) Quel est l'impact des pratiques de gestion sur la digestibilité des espèces et des communautés à plusieurs dates de la saison ?
- 2) Quels sont les traits déterminants de la digestibilité et de sa décomposabilité permettant d'expliquer le lien entre ces deux propriétés ?
- 3) La digestibilité des différents organes des espèces pondérée par leur abondance permet-elle de prédire la digestibilité de la communauté ?
- 4) Les relations entre digestibilité-décomposabilité-trait sont-elles généralisables de l'échelle de l'espèce à la communauté ?

B. ETAT DE L'ART

1. SOURCES DE VARIATION DE LA DIGESTIBILITE ET DE LA DECOMPOSABILITE D'ESPECES DE PRAIRIES PERMANENTES

Les propriétés des écosystèmes sont affectées par différents facteurs (Fig. 1) qui jouent le rôle de filtre puisqu'ils sélectionnent les espèces qui pourront s'établir et persister au sein des communautés, dans un milieu local donné (Díaz *et al.* 1998). La digestibilité et la décomposabilité des prairies de parcours sont affectées par un certain nombre de facteurs abiotiques. C'est le cas du climat qui a un rôle majeur sur la dynamique et la structure de ces communautés végétales (Grime *et al.* 1988) et donc sur les propriétés écosystémiques. La température est un des principaux facteurs responsable de variation de la qualité du fourrage (Bruinenberg *et al.* 2002), mais aussi de la décomposition de la litière (Coûteaux *et al.* 1995). La dynamique de végétation est également contrôlée par deux filtres sur lesquels l'agriculteur peut intervenir : le type de perturbation (pâturage) et la fertilisation (Ansquer *et al.* 2004). Nous traiterons uniquement de l'effet des pratiques de gestion sur la digestibilité et la décomposabilité à l'échelle de l'espèce et de la communauté.

1.1. Traits de réponse des espèces aux pratiques de gestion et à l'abandon

Certains traits, appelés « traits de réponse », sont affectés par les facteurs du milieu (Lavorel et Garnier 2002), et sont responsables du tri différentiel des espèces qui vont composer la communauté. Ils permettent ainsi de définir des stratégies adaptatives des plantes aux facteurs du milieu : des compromis fonctionnels et groupes de traits sont retrouvés sous l'effet de la fertilisation ou du pâturage. L'historique de ces pratiques de gestion est un élément essentiel pour comprendre l'état et le fonctionnement des communautés végétales.

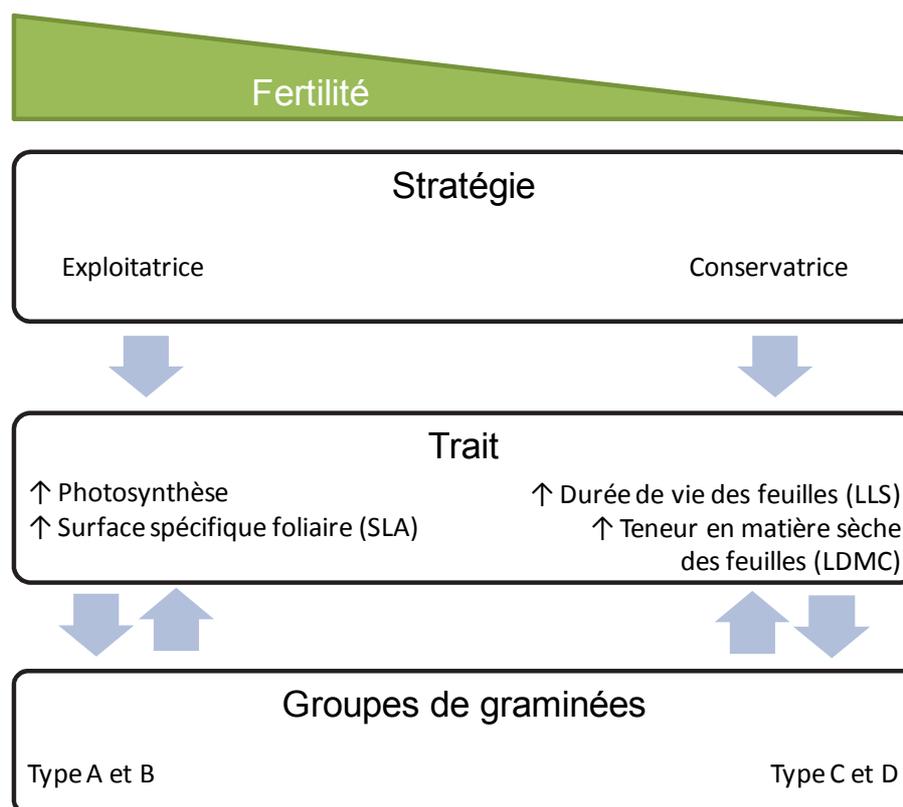


Figure 6. Répartition des stratégies d'acquisition des nutriments le long d'un gradient de fertilité, associées à certains traits et groupes de poacées. Quatre groupes de poacées ont été proposés pour décrire les relations entre les stratégies des espèces et les pratiques de gestion (dont le niveau de ressources). Chaque type de végétation est caractérisé par les traits des espèces dominantes et possède un régime de fonctionnement permettant de définir des valeurs d'usage de la végétation (Cruz *et al.* 2002).

1.1.1. Réponses à la fertilisation

Nous parlerons dans la suite de ce travail de la réponse des plantes à la fertilisation, sans distinguer l'effet des nombreux mécanismes et modalités composant cette pratique comme le type de fertilisant, la durée de cette pratique, son intensité, etc.

Traits des espèces

La fertilisation sélectionne certaines espèces en fonction de leur stratégie d'acquisition des nutriments et impacte les communautés végétales. Un compromis entre acquisition et conservation des nutriments appelé « syndrome d'économie foliaire » (leaf economic spectrum) a été mis en évidence au niveau des feuilles (Wright *et al.* 2004). La mesure de la surface spécifique foliaire (SLA), la teneur en matière sèche des feuilles (LDMC), la teneur en azote des feuilles (LNC) et la durée de vie des feuilles (LLS) ont permis d'opposer deux types de stratégies (Fig. 6) : des espèces exploitatrices à croissance rapide qui maximisent l'acquisition des ressources grâce à des traits favorisant une absorption rapide des ressources tels que de fortes SLA, LNC (Lavorel et Garnier 2002; Garnier *et al.* 2007) ; des espèces conservatrices à croissance lente ayant des traits qui favorisent la conservation des nutriments tels que de fortes LDMC et LLS (Lavorel et Garnier 2002; Al Haj Khaled *et al.* 2005; Garnier *et al.* 2007).

Ce compromis entre acquisition et conservation des ressources peut être utilisé comme un indicateur de la réponse des plantes à la fertilité du milieu : une dominance d'espèces exploitatrices des ressources dans des milieux riches et d'espèces conservatrices des ressources dans des milieux pauvres. Sur cette base, la mesure de traits foliaires a permis de proposer une typologie des graminées prairiales (Cruz *et al.* 2002) (Fig. 6) : les types A et B pour des stratégies d'acquisition dominantes dans les parcelles fertiles et les types C et D pour des stratégies de conservation dominantes dans les parcelles moins fertiles. Ce compromis a été vérifié sur des communautés prairiales le long de gradient de fertilité de la façon suivante : une diminution de la LDMC et une augmentation de la SLA (Lavorel et Garnier 2002) ou encore une augmentation de la hauteur végétative, de la teneur en azote des limbes et une diminution du rapport C/N des limbes (Gaucherand 2005).

Digestibilité des espèces

Les espèces soumises à la fertilisation présentent généralement une digestibilité supérieure à celle des espèces non fertilisées (Duru *et al.* 1998; Cruz *et al.* 2002;

Bruinenberg *et al.* 2002; Duru 2003; Pontes *et al.* 2007), qui peut être entre 20 et 80 g.kg⁻¹ supérieure à celle d'habitats pauvres pour les feuilles de graminées (Duru 1997). Cette augmentation a été montrée sur la digestibilité des limbes (Duru *et al.* 2008a) mais aussi pour les tiges, à longueur égale (Duru *et al.* 2000). Cette hausse liée à l'augmentation de la disponibilité en nutriments du milieu peut être expliquée par certains traits et stratégies : la digestibilité du compartiment structural des espèces conservatrices des ressources est plus faible que celle des espèces à stratégie d'acquisition des ressources (Duru *et al.* 2008a). Les plantes exploitatrices des ressources auraient des digestibilités élevées en raison des fortes LNC (Garnier *et al.* 2007) liées à l'augmentation des teneurs en matières azotées totales (Duru 2003; Pontes *et al.* 2007) et couplée à la diminution des teneurs en lignine et cellulose (Duru *et al.* 1998) (Fig. 2). A l'inverse, la faible digestibilité des espèces conservatrices a pu être reliée à leur teneur en fibres élevée (Van Arendonk et Poorter 1994; Al Haj Khaled *et al.* 2006) (Fig. 2) : chez les graminées, une forte proportion en tissus de soutien induit une teneur en matière sèche élevée (Ansquer *et al.* 2004; Al Haj Khaled *et al.* 2005, 2006), et une densité des tissus élevée (Vile *et al.* 2005). Ces changements ont été mis en évidence en intraspécifique, notamment pour *Dactylis glomerata* dont la baisse de disponibilité en azote du milieu entraîne une baisse de la digestibilité liée à une baisse de teneurs en N, et une augmentation de la LDMC et de la LLS (Duru et Ducrocq 2002).

Cette réponse à la fertilisation est également trouvée lorsque la palatabilité (une autre mesure de qualité) est considérée. La palatabilité étant corrélée positivement à la LNC, les espèces qui acquièrent rapidement les ressources sont préférées des herbivores (Schädler *et al.* 2003; Adler *et al.* 2004; Lloyd *et al.* 2010). En revanche, les espèces peu consommées présentent certaines caractéristiques des espèces à stratégie de conservation des ressources comme de fortes LDMC (Pontes *et al.* 2007), concentrations en tannins, lignine (Wardle *et al.* 2002; De Bello *et al.* 2010) et une épaisseur importante (Grime *et al.* 1996; Cornelissen *et al.* 1999; De Bello *et al.* 2010).

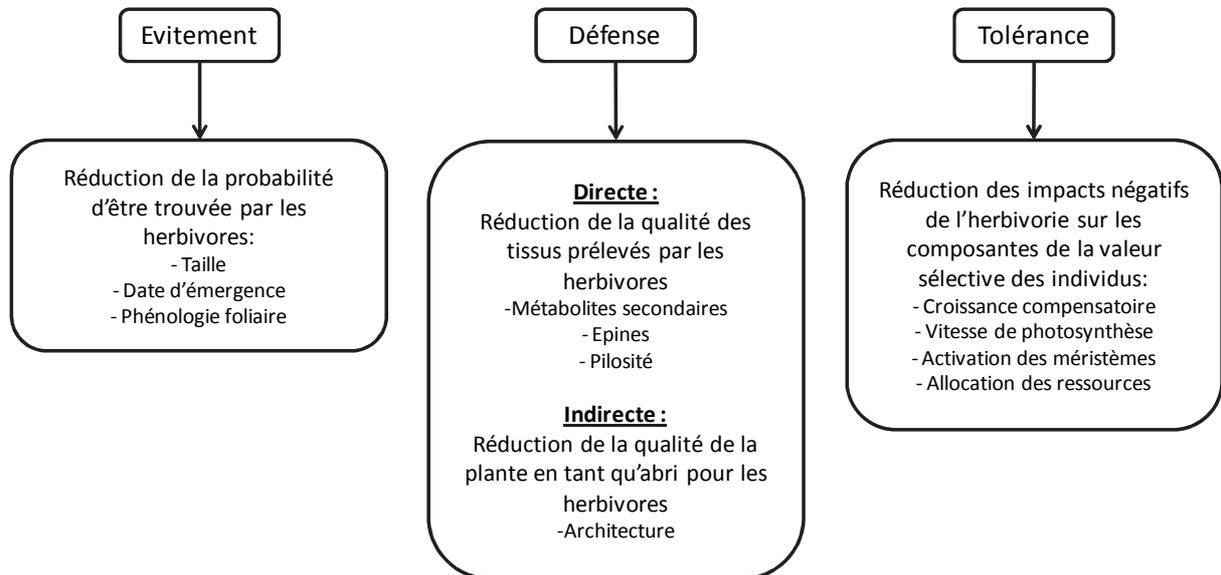
En revanche, un effet négatif de la fertilisation a aussi été observé avec une baisse de la digestibilité de la plante entière en raison d'une proportion en tige supérieure (Demarquilly 1970; Duru *et al.* 2000; Duru *et al.* 2008b).

Décomposition des espèces

Selon un modèle conceptuel proposé par Bridgham et Richardson (2003), la fertilisation a un effet variable sur la décomposition des espèces : dans des habitats à forte disponibilité en nutriments, la fertilisation induit une augmentation de la teneur en nutriments contenus dans les litières et par conséquent une vitesse de décomposition plus rapide ; dans

Encadré 1. Les mécanismes de résistance à l'herbivorie.

Trois mécanismes peuvent être mis en place par les plantes pour réduire l'impact de l'herbivorie : l'évitement, la défense et la tolérance (figure issue de Boege et Marquis 2005).



Le mécanisme d'évitement réduit la probabilité pour la descendance d'une plante d'être consommée par un herbivore *via* des phénomènes de dispersion, de germination ou de phénologie de développement (Boege et Marquis 2005). Les espèces capables d'éviter l'herbivorie peuvent, par exemple, développer rapidement leurs feuilles pour minimiser la période vulnérable (Kurokawa et Nakashizuka 2008). L'évitement peut donc s'établir dans le temps *via* un décalage phénologique pour échapper à la période de présence des herbivores (Briske 1996), ou encore dans l'espace avec notamment une taille réduite, des formes de croissance en rosette pour limiter la possible préhension par les herbivores (Díaz *et al.* 2007c).

Le mécanisme de tolérance réduit les impacts négatifs sur la fitness des plantes (Boege et Marquis 2005) en facilitant la croissance après défoliation (Trlica et Rittenhouse 1993; Briske 1996). Les plantes possèdent alors un plus grand nombre de méristèmes, ou mettent en place des processus de compensation (photosynthèse, absorption des nutriments) (Trlica et Rittenhouse 1993; Briske 1996).

Le mécanisme de défense peut avoir lieu de manière directe par la présence de formes de dissuasion (feuilles épaisses, épines ou composés secondaires) (Trlica et Rittenhouse 1993; Briske 1996) qui induisent une baisse de la qualité des plantes consommées par les herbivores (Boege et Marquis 2005) ou de manière indirecte en modifiant notamment l'efficacité de la recherche de cette ressource par les herbivores (Boege et Marquis 2005).

des habitats à faible disponibilité en nutriments, l'augmentation de la teneur en nutriments des litières n'est pas suffisante pour affecter la vitesse de décomposition des espèces de ces milieux, qui possèdent des litières de faible qualité. Mais ce modèle théorique n'est pas toujours confirmé : une revue traitant de l'effet de la fertilisation azotée sur la vitesse de décomposition a montré que la vitesse de décomposition ne varie pas malgré l'augmentation de la concentration en nutriments des litières provoquée par la fertilisation (Knorr *et al.* 2005; Kazakou *et al.* 2009).

1.1.2. Réponses au pâturage

L'herbivorie peut agir sur les plantes de manière directe en entraînant des pertes de tissus par défoliation, en ajoutant de l'azote *via* les urines, ou en occasionnant des dégâts dus au piétinement (Bardgett et Wardle 2003). En plus de ces nombreux mécanismes, la réponse des plantes au pâturage recouvre de nombreuses modalités telles que le chargement global et instantané, la durée de pâturage, le type d'animal, etc. Nous parlerons dans la suite de ce travail de l'impact de cette pratique, sans distinction de l'effet propre de chacune des modalités.

Traits des espèces

Différentes réponses des plantes ont été observées le long de gradients d'intensité de pâturage, en fonction de leur histoire de vie (pérennes vs. annuelles), de leur groupe taxonomique (e.g. graminées vs. dicotylédones) et de leur forme de croissance (rosette, tige érigée, graminioïde) (Díaz *et al.* 2007c). En effet, la proportion des annuelles a tendance à augmenter sous l'effet du pâturage contrairement à la proportion de pérennes, tout comme les espèces de petite taille en rosette répondent positivement à l'effet du pâturage alors qu'une baisse des plantes de grande taille à tige érigée ou graminioïdes est constatée (Díaz *et al.* 2007c). Ces différents groupes ont également pu être reliés à certains traits, ce qui permet d'étudier plus finement la réponse des plantes à cette perturbation (Cingolani *et al.* 2005; Díaz *et al.* 2006; Díaz *et al.* 2007c; Golodets *et al.* 2009). Selon Boege et Marquis (2005), on peut distinguer plusieurs stratégies pour lutter contre l'herbivorie (Encadré 1).

Une théorie a été proposée par Coley (1987) afin de comprendre ces différents types de défense anti-herbivores : l'hypothèse de l'équilibre de différenciation de croissance. Elle prédit que les coûts et les bénéfices de l'investissement dans la défense dépendent de la vitesse de croissance des espèces végétales. Autrement dit, les espèces à croissance

rapide ont un coût élevé d'investissement dans la défense, comparé aux espèces à croissance lente. En fait, les espèces à croissance rapide subissent un impact plus fort des herbivores comparé aux espèces à croissance lente. Elles réallouent des ressources dans les feuilles pour compenser la perte de tissu foliaire alors que les espèces à croissance lente possèdent un faible coût d'investissement dans la défense. Les herbivores impactent donc plus fortement des plantes sans défense ayant une croissance rapide (Coley *et al.* 1985).

Digestibilité des espèces

Les mécanismes de résistance à l'herbivorie décrits dans l'encadré 1 peuvent avoir des conséquences contrastées sur la qualité du fourrage. Dans certains cas, les espèces pâturées présentent une digestibilité supérieure à celle des espèces non pâturées : la coupe conduit à la formation d'un fourrage jeune, pauvre en constituants pariétaux lignifiés et riche en matière azotée et en minéraux (Buxton 1996). La forte reprise de croissance de la plante induite par un pâturage rotatif (Kristensen 1988) ou continu (Binnie et Chestnutt 1994) entraîne une hausse de la digestibilité de la plante entière (Hoogendoorn *et al.* 1992) et aussi des différents organes (Duru *et al.* 1999). Les espèces dominantes des pelouses pâturées présentent alors de fortes vitesses de croissance, fortes SLA (Díaz *et al.* 2001; Cruz *et al.* 2002) et teneurs en protéines élevées (Pontes *et al.* 2007) associées à de faibles LDMC (Cruz *et al.* 2002), caractéristiques des espèces à stratégie de tolérance (Westoby 1999). Ces résultats ont également été validés chez des espèces pâturées et plus attractives pour les herbivores (Díaz *et al.* 2001) (forte teneur en azote) que les espèces non pâturées aux tissus riches en composés C plus résistants à l'étirement (Coley 1988). En revanche, d'autres études ont mis en évidence que les espèces de milieu pâturé présentent une palatabilité inférieure dans des systèmes connaissant une longue histoire du pâturage (Wardle *et al.* 1998; Adler *et al.* 2004; Díaz *et al.* 2007c). Ces résultats sont en accord avec la théorie de « l'équilibre de différenciation de croissance » puisque les plantes à longue durée de vie des feuilles allouent plus de ressources à la défense et sont moins attractives pour les herbivores (Coley 1988).

Décomposition des espèces

L'effet du pâturage induit également deux types de résultats contradictoires sur la vitesse de décomposition des litières. Dans certains cas, il engendre une augmentation de la qualité de la litière des feuilles et donc de la vitesse de décomposition de ces organes (Wardle et Bardgett 2004) *via* l'augmentation de l'activité des micro-organismes décomposeurs (Bardgett *et al.* 1998; Bardgett et Wardle 2003). En effet, la composition

chimique de la litière et sa stœchiométrie ainsi que les caractéristiques physiques des litières peuvent affecter l'abondance et l'activité des organismes décomposeurs (Melillo *et al.* 1982). Des vitesses de décomposition élevées ont été associées à des litières d'espèces présentant de fortes teneurs en composés azotés (Pérez-Harguindeguy *et al.* 2000; Schädler *et al.* 2003; Wardle *et al.* 2004). Par ailleurs, les faibles teneurs en tissus structuraux (fibres, teneur en matière sèche) sont responsables des forts taux de décomposition (Wardle *et al.* 2004), caractéristiques d'espèces à stratégie de tolérance. A l'inverse, la présence de pâturage peut induire une baisse de la décomposition des litières d'espèces (Grime *et al.* 1996; Wardle *et al.* 1998; Harrison et Bardgett 2003; Cornelissen *et al.* 2004), par la présence de forte teneur en C (Pérez-Harguindeguy *et al.* 2000; Harrison et Bardgett 2003), fibres, tannins condensés, lignine (Wardle *et al.* 2002) et polyphénols (Wardle *et al.* 2002; Kurokawa et Nakashizuka 2008; Coq *et al.* 2010; Kurokawa *et al.* 2010), qui sont des composés caractéristiques de la stratégie de défense. La présence de métabolites secondaires peut alors induire une inhibition de la décomposition par les organismes décomposeurs (Hättenschwiler et Vitousek 2000). Ces résultats valident l'hypothèse de Pastor et Cohen (1997) selon laquelle les espèces végétales produisant une litière de qualité élevée (riche en nutriments) sont désavantagées par l'herbivorie car consommées, et favorisent la dominance de plantes à qualité inférieure et non attrayantes, qui sont non consommées. Toutefois, les effets de cette consommation par les herbivores sur la décomposition de la litière sont encore méconnus, en particulier l'herbivorie par les insectes (Bardgett et Wardle 2003).

La variabilité de réponse de la digestibilité et de la décomposabilité des espèces dominantes en milieu pâturé peut être reliée à l'intensité de cette pratique et au degré de sélection, qui créent une végétation hétérogène, et donc reliée à la présence de plusieurs stratégies. Les espèces qui dominent les milieux à forte pression de pâturage non sélective peuvent présenter une forte palatabilité : toutes les espèces sont alors consommées et les espèces à forte SLA sont avantagées pour la reprise de croissance (Westoby 1999; Catorci *et al.* 2012). En revanche, une forte pression de défoliation sélective pour les espèces attrayantes peut entraîner la dominance d'espèces à faible attrait (Westoby 1999; Catorci *et al.* 2012), expliquée en grande partie par la préférence des herbivores pour les espèces riches en azote, qui est un élément limitant pour le développement des plantes (Bryant *et al.* 1991).

1.1.3. Réponses à la pratique simultanée de la fertilisation et du pâturage

Dans de nombreuses études, l'effet du pâturage est couplé à celui de la fertilisation. Une hypothèse a été formulée selon laquelle il existe un équilibre entre la concentration en composés carbonés liés à la défense et la disponibilité en nutriments dans le milieu (Bryant *et al.* 1983) : une baisse de la concentration en composés carbonés, de type polyphénols et tannins, serait reliée à une augmentation de la disponibilité en nutriments du milieu. Les espèces dominantes de ces prairies présentent donc certaines valeurs de traits qui concilient stratégies de réponse à la fertilisation et stratégies de réponse au pâturage. Les prairies fertilisées et fortement fauchées ou pâturées présentent une dominance d'espèces exploitatrices (Wardle *et al.* 2004; Robson *et al.* 2007; Lavorel et Grigulis 2012), également caractérisées par une stratégie de tolérance ou de défense à l'herbivorie (Anderson et Briske 1995) contrairement aux prairies peu fertilisées et non fauchées dominées par des espèces conservatrices (Wardle *et al.* 2004; Robson *et al.* 2007; Lavorel et Grigulis 2012), et caractérisées par une résistance élevée à l'herbivorie (Aerts et Chapin 2000). Ces réponses sont retrouvées pour les prairies peu fertilisées et pâturées, dominées par des espèces à stratégies d'évitement (Rosenthal et Kotanen 1994) ou de défense car elles ne seraient pas capables de compenser les pertes de biomasse dues aux faibles ressources du milieu (Briske 1996). Ainsi, des espèces exploitatrices des ressources à croissance rapide sont généralement peu défendues et produisent des litières à forte décomposabilité alors que les espèces conservatrices des ressources à croissance lente présentent une stratégie de défense élevée et produisent des litières à faible vitesse de décomposition (Cornelissen *et al.* 1999; Kazakou *et al.* 2006).

1.1.4. Réponses à l'abandon

L'abandon lié à l'absence de pâturage et de fertilisation entraîne plutôt la dominance d'espèces conservatrices des ressources (Robson *et al.* 2007). Des expérimentations s'appuyant sur la présence d'exclos ont montré que les espèces qui dominent après cinq années d'exclusion du pâturage sont caractérisées par des hauteurs maximales deux fois supérieures à celles des plantes situées hors exclos (Myster 2011). Ces espèces sont aussi caractérisées par de fortes teneurs en matière sèche et de faibles teneurs en N (Kahmen et Poschlod 2004). Cet effet a aussi été mis en évidence au cours des successions végétales après un abandon : des espèces à croissance rapide de petite stature sont progressivement remplacées par des espèces à croissance lente de grande stature (Garnier *et al.* 2004).

L'effet de l'abandon a été peu étudié sur la digestibilité. Cependant, la présence d'exclos a permis de comparer la réponse des plantes à la présence ou à l'absence de pâturage (cf. section 1.1.2).

L'abandon de la fauche et de la fertilisation conduit à la dominance d'espèces à stratégie de conservation des ressources, pouvant être riches en lignine, qui est un constituant nécessitant une plus grande quantité d'énergie pour être dégradé par les micro-organismes (Coûteaux *et al.* 1995), et pauvres en N, ce qui réduit l'activité microbienne dans ces systèmes (Robson *et al.* 2007) et donc la vitesse de décomposition des litières.

1.2. Réponses des différents organes de la plante aux pratiques de gestion

Des différences de digestibilité entre les organes ont été mises en évidence. Elles peuvent être expliquées par une différenciation tissulaire de composition structurale et chimique liée à leurs fonctions dans la plante (Hacker et Minson 1981). Puisque la digestibilité varie entre organes (Duru *et al.* 2000), des changements de digestibilité mesurés à l'échelle de la plante entière peuvent être reliés à la proportion des différents organes de la plante (Duru *et al.* 2008b). En général, les feuilles présentent des teneurs en mésophylle élevées, contrairement aux tiges, riches en tissus structuraux (Poorter et Bergkotte 1992), contribuant au maintien de la stature de la plante. Une étude portant sur la digestibilité d'autres organes a mis en évidence que les fleurs présentent les digestibilités les plus élevées et les fruits les plus faibles (Ammar *et al.* 2004). Cependant, au sein même de la feuille des graminées, des distinctions sont trouvées entre les limbes et les gaines : les limbes présentent une digestibilité supérieure à celle des gaines, pouvant être liée à des teneurs en azote dans les limbes supérieures à celles des gaines (Semmartin et Ghera 2006). La proportion de ces organes interagit avec la fertilisation, ce qui entraîne des variations de la digestibilité à l'échelle de la plante entière : l'ajout d'azote conduit à une plus grande proportion de tiges (Calvière et Duru 1999; Duru *et al.* 2000; Duru 2003), et donc à une baisse de digestibilité des graminées (Demarquilly 1970; Duru *et al.* 2000; Aydin et Uzun 2005). Sur *Dactylis glomerata*, plus la longueur des tiges est importante, plus la digestibilité est faible (Duru *et al.* 2000).

Ces différences de composition chimique et structurale se retrouveraient également dans la litière puisqu'il a été mis en évidence que tous les organes ne décomposent pas à la même vitesse (Freschet *et al.* 2012). Ainsi, les feuilles d'une espèce de graminées

(*Paspalum dilatatum*) décomposent 10% plus rapidement que les gaines (Semmartin et Ghera 2006). Sur un ensemble d'espèces prairiales et pour une teneur en lignine donnée, les feuilles décomposent 1,6 fois plus vite que les tiges fines et 3,1 fois plus vite que les tiges épaisses (Freschet *et al.* 2012). Ceci est relié à la composition chimique et structurelle de chacun des organes, et notamment aux teneurs en lignine, en matière sèche (DMC) et en azote et leurs interactions (Freschet *et al.* 2012). La structure plate des feuilles fournit une surface plus importante pour permettre l'attaque par les micro-organismes décomposeurs, comparativement aux tiges qui sont plutôt cylindriques (Freschet *et al.* 2012).

1.3. Différences entre formes de croissance et groupes fonctionnels

Les espèces légumineuses ont une qualité supérieure à celle des graminées du fait de la présence de tissus riches en azote et pauvres en fibres (Bruinenberg *et al.* 2002). En effet, c'est la teneur en fibres qui détermine majoritairement l'énergie disponible dans les fourrages car les fibres sont digérées de manière lente et incomplète contrairement aux cellules solubles (Buxton et Redfearn 1997). Les graminées présentent des teneurs en fibres supérieures aux légumineuses (Buxton et Redfearn 1997), ou plus généralement une plus forte proportion de tissus de soutien (Duru 1997) que les dicotylédones, qui se traduit par des LDMC élevées (Ansquer *et al.* 2009; Duru *et al.* 2010). Les dicotylédones sont ainsi plus digestibles que les graminées (Buxton et Redfearn 1997; Duru 1997; Ansquer *et al.* 2009; Duru *et al.* 2010).

Des variations de la vitesse de décomposition des espèces ont aussi été mises en évidence en considérant les groupes fonctionnels et clades : les espèces fixatrices d'azote se décomposent plus rapidement que les non fixatrices, en relation avec la présence de fortes teneurs en azote (Cornwell *et al.* 2008), et les graminoides plus lentement que les dicotylédones (Cornwell *et al.* 2008) par leur teneur en fibres élevée (Andueza *et al.* 2010). Une large gamme de décomposition des feuilles a été montrée pour des espèces présentant des formes de croissance variées provenant à la fois d'espèces herbacées et arborées (Cornelissen 1996; Pérez-Harguindeguy *et al.* 2000). L'effet des traits des espèces serait supérieur à celui des variables climatiques pour la vitesse de décomposition (Cornwell *et al.* 2008).

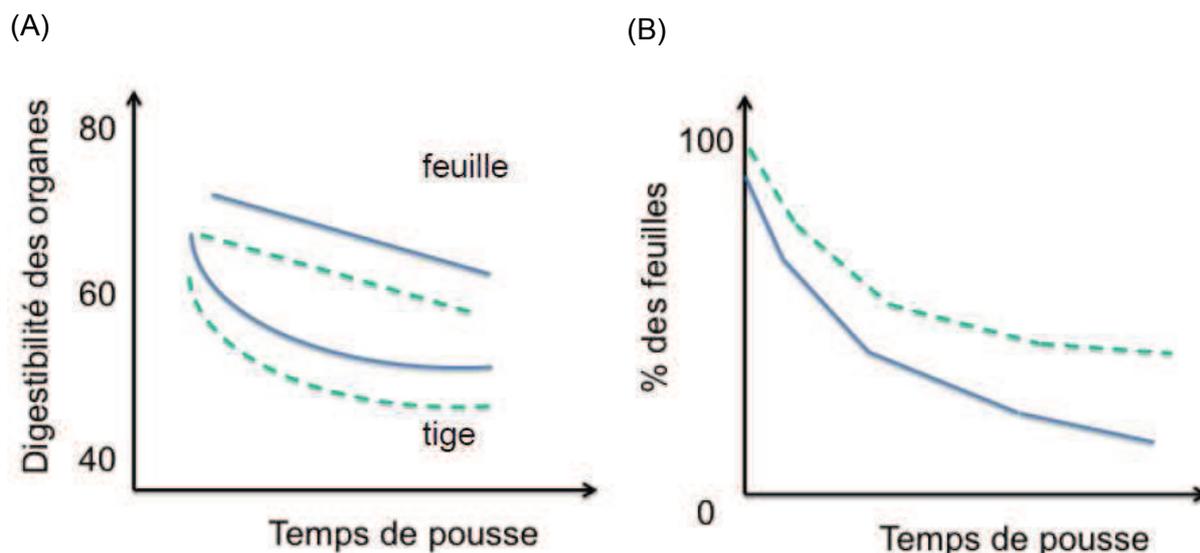


Figure 7. Variations temporelles (A) de la digestibilité des feuilles et tiges et (B) du pourcentage de feuilles en fonction du temps de pousse pour des prairies de milieu pauvre (tirets) et de milieu riche (trait plein) (adaptée de Duru 1997).

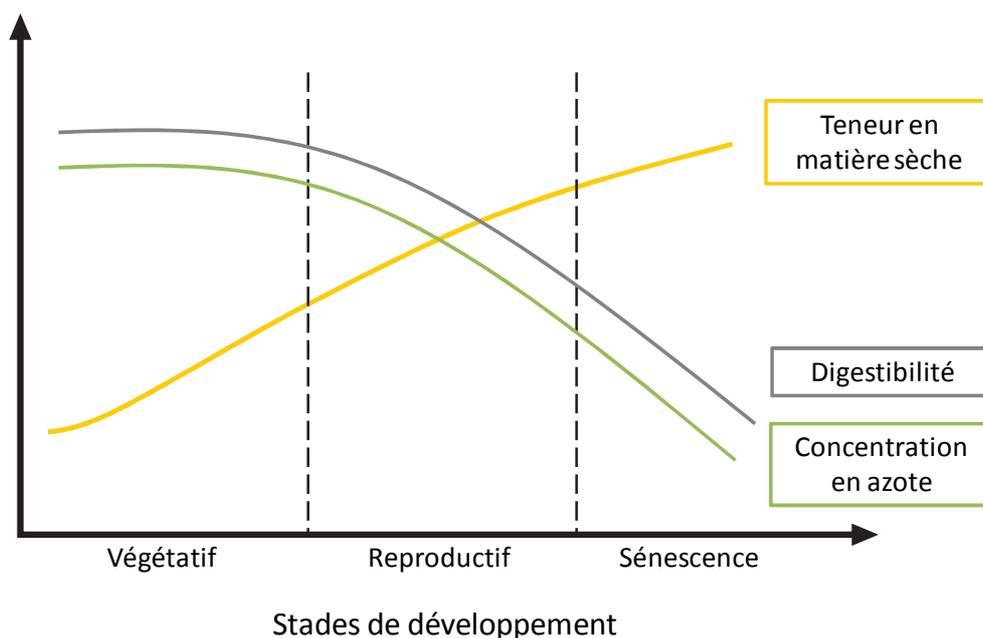


Figure 8. Variation schématique de la digestibilité du fourrage en fonction de la teneur en azote et de la teneur en matière sèche de la plante au cours des stades de croissance, selon nos hypothèses. La digestibilité serait maximale au début de la croissance, diminuerait au cours de la croissance, atteignant une valeur minimale lors de la sénescence. Les variations de la teneur en azote seraient similaires à celles de la digestibilité alors que la teneur en matière sèche augmenterait durant le développement de la plante.

1.4. Variation temporelle de la qualité du fourrage au cours de la vie de la plante

La digestibilité d'une espèce fluctue au cours de l'année, en fonction des variations saisonnières, responsables de différences de stades de maturité et de la phénologie des espèces (Jung et Allen 1995; Buxton 1996; Valente *et al.* 2000; Rodrigues *et al.* 2007). La digestibilité des organes varie au cours du développement de la plante : chez les graminées, la digestibilité des organes est élevée pendant le stade végétatif, puis elle baisse passé un certain stade de maturité, lors de la mise en place des parties reproductives (Duru *et al.* 1995, 1998; Bruinenberg *et al.* 2002) (Fig. 7A et 8). Cette diminution est plus lente pour les limbes que pour les gaines (Buxton 1996; Duru *et al.* 2000) ou les tiges (Fig. 7A) (Duru 1997; Duru *et al.* 2000), du fait de leur composition chimique et structurelle différente. L'élongation des tiges est responsable de leur lignification plus importante que celle des feuilles (Duru *et al.* 2000). Les proportions des composants des parois cellulaires tels que la cellulose et la lignine augmentent avec l'âge pour les graminées alors que le contenu cellulaire riche en protéines diminue (Buxton 1996; Pérez Corona *et al.* 1998; Bruinenberg *et al.* 2002). Ces changements se traduiraient donc par une augmentation de la teneur en matière sèche de la plante entière associée à une diminution de la teneur en azote (Fig. 8). D'autre part, le vieillissement des tissus engendre une diminution de la digestibilité du compartiment structural en particulier, en lien avec le processus de lignification (Duru et Ducrocq 2002). Ainsi chez les graminées, une augmentation de la taille des tiges et donc de la proportion de tiges augmente au cours du temps, jusqu'à ce que les tiges participent à la majorité du fourrage (Fig. 7B).

En plus, de ces changements dans la composition chimique et structurelle, la proportion des organes varie aussi au cours du développement de la plante (Buxton 1996) (Fig. 7B) et entraîne des modifications de la digestibilité (Duru *et al.* 1998; Bruinenberg *et al.* 2002). La proportion des feuilles diminue (Fig. 7B) au profit de la proportion en tige pour le stade reproductif (Duru 1997). Cette baisse de digestibilité de la plante qui se produit donc au cours de la maturité des fourrages (Fig. 8) se traduit notamment par la baisse du prélèvement par les herbivores (Buxton 1996). La dynamique saisonnière de la qualité du fourrage a été mise en évidence sur les différents types fonctionnels de plantes (A, B, C, D) (cf. section 1.1.1 ; Fig. 6). La date à laquelle les récoltes de la végétation sont effectuées est essentielle car elle témoigne de la qualité de la végétation à un moment donné, dépendant fortement de son stade de développement (Fig. 8).

2. LIEN ENTRE DIGESTIBILITE ET DECOMPOSABILITE VIA LES TRAITS : L'HYPOTHESE DE L'« EFFET POST-MORTEM »

Une hypothèse a été proposée selon laquelle certaines caractéristiques du matériel vert peuvent se répercuter sur la litière produite par ce qui est appelé l'« effet post-mortem » (Grime et Anderson 1986). Ceci se traduit par une forte corrélation entre la composition chimique des feuilles des tissus verts et celle de la litière (Aerts 1996). Les traits provenant du matériel vert peuvent être des déterminants de la qualité de la litière (matériel sénescé), et donc impacter des propriétés écosystémiques qui en découlent telles que la décomposabilité de la litière (Cornelissen *et al.* 1999; Santiago 2007; Cornwell *et al.* 2008; Fortunel *et al.* 2009; Jackson *et al.* 2013). Certains traits mesurés sur le matériel vert présentent en effet un bon pouvoir prédictif des vitesses de décomposition des litières (Bakker *et al.* 2011). C'est le cas de la LDMC (Kazakou *et al.* 2006, 2009; Cornwell *et al.* 2008) et de la résistance à l'étirement des feuilles (Cornelissen *et al.* 1999; Pérez-Harguindeguy *et al.* 2000) qui sont corrélées négativement à la vitesse de décomposition de la litière foliaire alors que la LNC est corrélée positivement (Cornwell *et al.* 2008; Bakker *et al.* 2011). Une combinaison de traits mesurés sur le matériel vert explique particulièrement bien la décomposition : la LNC, la SLA et la teneur en chlorophylle (Bakker *et al.* 2011), qui sont élevées chez des espèces exploitatrices des ressources.

La plupart de ces études ont été menées au niveau des feuilles, sans prendre en compte les autres organes de la plante tels que les gaines ou les tiges, qui possèdent des qualités différentes (Duru 1997) et décomposent donc à différentes vitesses (Semmartin et Ghera 2006). Freschet *et al.* (2012) ont tenté de vérifier si les relations trouvées au niveau des feuilles entre traits et décomposition pouvaient s'étendre à d'autres organes. Il a été montré que la décomposition des feuilles est corrélée positivement à celle des tiges, et que leurs vitesses de décomposition sont corrélées aux mêmes traits fonctionnels (Wardle *et al.* 1998; Freschet *et al.* 2013).

L'activité des herbivores et des détritivores étant basée sur la consommation de deux types de matière organique (feuilles vivantes et litières issues de ces feuilles vertes) dont les qualités respectives sont liées l'une à l'autre, les mêmes traits pourraient contrôler la préférence des herbivores (*via* la qualité du fourrage vert) et la décomposition (*via* la qualité de la litière). En effet, des études menées sur la relation entre qualité de la plante (à travers la palatabilité ou la digestibilité) et décomposition de sa litière ont montré que ces propriétés étaient corrélées aux mêmes traits foliaires et de litière : la résistance à l'étirement des feuilles (Cornelissen *et al.* 1999), la LNC (Schädler *et al.* 2003), le ratio C/P de la litière

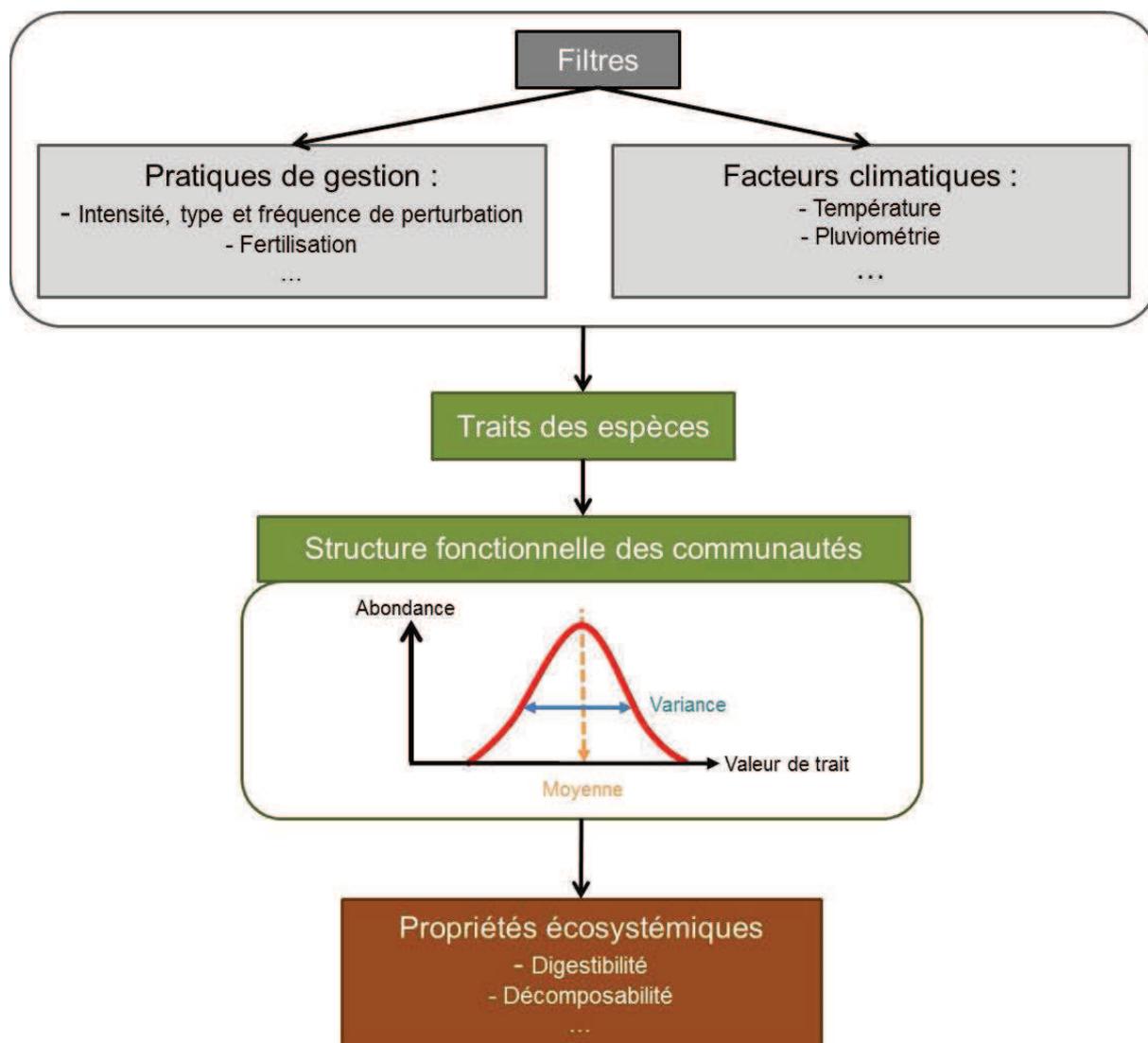


Figure 9. Effet de plusieurs facteurs abiotiques agissant comme des filtres sur les espèces, la structuration fonctionnelle des communautés et les propriétés des écosystèmes qui en découlent (inspirée de Chapin *et al.* 2000; Lavorel et Garnier 2002).

(Kurokawa *et al.* 2010), les ratios teneur en tannins condensés/N dans les feuilles (Kurokawa et Nakashizuka 2008), teneur en lignine/N et en lignine/P dans la litière (Wardle *et al.* 2002), la teneur en fibres et lignine dans la litière (Wardle *et al.* 2002) et en phénols totaux (Kurokawa *et al.* 2010). En réduisant la digestibilité des feuilles, ces traits de défense qui agissent aussi bien contre les herbivores invertébrés que les grands herbivores vertébrés (Bryant *et al.* 1991) agissent avec autant d'efficacité contre les décomposeurs (Grime *et al.* 1996; Wardle *et al.* 1998).

Cependant, certaines relations n'ont toujours pas été mises en évidence. Une LDMC élevée a été reliée d'une part à une faible digestibilité (Louault *et al.* 2005; Al Haj Khaled *et al.* 2006; Duru *et al.* 2008a) et d'autre part à des décompositions lentes des litières (Cornelissen *et al.* 2004; Kazakou *et al.* 2006, 2009) à travers l'hypothèse d'effet post-mortem (Kazakou *et al.* 2006, 2009). Ce trait serait donc un « marqueur fonctionnel », i.e. un trait mesuré au niveau d'un organisme et plus facilement mesurable que la fonction elle-même, de la digestibilité (Al Haj Khaled *et al.* 2006; Pontes *et al.* 2007) et de la décomposabilité (Kazakou *et al.* 2006, 2009). Toutefois, la LDMC n'a pas été testée comme un trait permettant de relier ces deux propriétés. Il s'agirait donc de déterminer si ce trait peut prédire la relation entre digestibilité et décomposabilité de façon fiable. Cette relation n'a été validée que pour les feuilles, il serait important de la vérifier pour d'autres organes.

3. PASSAGE DU FONCTIONNEMENT DE L'ESPECE A CELUI DE COMMUNAUTES VEGETALES DE PRAIRIES PERMANENTES

3.1. Passage de l'espèce à la communauté

L'effet des pratiques de gestion a été mis en évidence à l'échelle de l'espèce et il est essentiel de pouvoir comprendre son effet à l'échelle de la communauté. Les communautés résultent d'un certain nombre de facteurs ayant joué le rôle de filtre dans la sélection d'individus, fondée notamment sur leurs stratégies. Les conditions abiotiques et biotiques de l'habitat, régies en partie par les facteurs environnementaux incluant les pratiques de gestion, déterminent les individus capables de persister dans ce milieu sur la base de leurs traits. La structure fonctionnelle de ces communautés, i.e. la valeur des traits et leur abondance relative, résulte donc de cet assemblage d'individus (Fig. 9) (Díaz *et al.* 2007a).

La structure fonctionnelle des communautés aurait un impact plus fort que la composition spécifique sur les propriétés des écosystèmes (Garnier *et al.* 2004; Díaz *et al.* 2007a). Les traits qui affectent les propriétés des écosystèmes sont nommés « traits d'effet » (Lavorel et Garnier 2002).

Ce changement d'échelle avec passage des propriétés de l'espèce à celles de la communauté (ou « scaling-up ») est essentiel pour assurer une meilleure compréhension du fonctionnement de ces écosystèmes. Il est toutefois difficile à établir du fait des interactions complexes qui ont lieu entre espèces, mais aussi entre espèces et facteurs abiotiques. Il peut être appréhendé par deux hypothèses qui caractérisent la relation entre la diversité et les propriétés des écosystèmes :

- L'hypothèse de dominance

Selon cette hypothèse, les traits et l'abondance relative des espèces dominantes des communautés végétales permettent de prédire certaines propriétés écosystémiques (Grime 1998). Elle s'appuie sur le principe d'additivité des espèces et peut être testée par le calcul d'un trait moyen. L'ensemble des valeurs de traits des espèces composant la communauté est pondéré par leur abondance relative (community weighted mean, CWM) (Garnier *et al.* 2004) (Fig. 9). Ainsi, l'effet d'une espèce sur un processus écosystémique est proportionnel à son abondance dans la communauté (Garnier *et al.* 2004), et les traits des espèces dominantes ont plus d'influence sur les propriétés de l'écosystème (Grime 1998). Il a d'ailleurs été mis en évidence que l'étude des espèces représentant 80% de la biomasse de la communauté fournit une prédiction satisfaisante des propriétés de l'écosystème (Garnier *et al.* 2004; Pakeman et Quested 2007).

- L'hypothèse de complémentarité fonctionnelle.

Elle stipule que les propriétés de l'écosystème sont influencées par la présence d'espèces différentes qui utilisent les ressources de l'environnement de façon complémentaire. Il existe différentes métriques permettant de déterminer la variabilité des traits des individus composant la communauté. L'indice de variance (community weighted variance, CWV), décrivant l'inégalité de distribution d'abondance des traits des espèces composant la communauté, peut être utilisé comme métrique pour tester cette hypothèse (Garnier *et al.* 2016) (Fig. 9).

Ces deux indices sont complémentaires pour comprendre le fonctionnement des communautés (Díaz *et al.* 2007a) ; cependant, davantage d'études ont vérifié l'hypothèse de dominance, notamment pour les deux propriétés écosystémiques d'intérêt : la digestibilité (Ansquer *et al.* 2009; Andueza *et al.* 2010; Lavorel et Grigulis 2012; Gardarin *et al.* 2014) et la décomposition des litières (Cortez *et al.* 2007; Quested *et al.* 2007; Quétier *et al.* 2007;

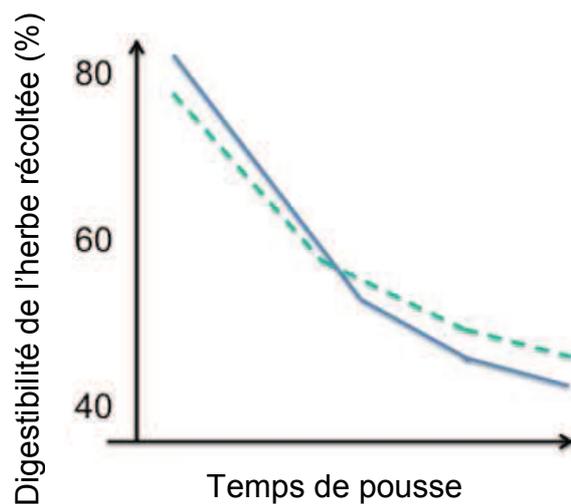


Figure 10. Variations temporelles de la digestibilité de l'ensemble de la végétation en fonction du temps de pousse pour des prairies de milieu pauvre (tirets) et de milieu riche (trait plein) (adaptée de Duru 1997).

Fortunel *et al.* 2009; Pakeman *et al.* 2011; Tardif et Shipley 2013; Tardif *et al.* 2014). Nous nous intéresserons donc uniquement à l'hypothèse de dominance dans la suite de ce travail.

3.2. Traits d'effets sur la digestibilité et la décomposabilité

Il s'agit de vérifier si les effets des pratiques de gestion qui ont un effet sur la digestibilité et la décomposabilité des espèces conduisent à une réponse similaire à l'échelle des communautés, et si les traits de réponse peuvent également être considérés comme des traits d'effets pour la digestibilité et la décomposabilité des communautés.

Selon l'hypothèse de dominance, les propriétés de l'écosystème seraient expliquées par la valeur moyenne de traits de la communauté. Il a été montré que la digestibilité mesurée sur la communauté augmente sous l'effet de l'intensité des pratiques de gestion, et a été reliée négativement à la CWM LDMC et positivement à la CWM SLA, LNC, teneur en phosphore des feuilles (LPC) (Gardarin *et al.* 2014). Les CWM de traits de litière comme la teneur en N, le rapport C/N (Cortez *et al.* 2007) ou la teneur en hémicellulose (Fortunel *et al.* 2009) ont été utilisées pour expliquer la décomposition des communautés.

Certains traits d'effet pourraient expliquer la variation temporelle de propriétés des écosystèmes : la digestibilité de la matière organique mesurée sur des prairies à deux dates de l'année a été corrélée négativement à la CWM LDMC mesurée sur des graminées à la première date de récolte (Andueza *et al.* 2010). En effet, la baisse de digestibilité mesurée directement à l'échelle de la communauté a été reliée à la baisse des teneurs en protéines et à la hausse des fibres (lignine, cellulose) mesurées également au niveau de la communauté (Perez Corona *et al.* 1995). A terme, ceci entraîne des prairies fertilisées à digestibilité inférieure à celle de prairies non fertilisées (Duru *et al.* 1998) (Fig. 10). Cette baisse de digestibilité au cours de la saison peut être très variable et impactée également par la sévérité et la fréquence du pâturage (Garcia *et al.* 2003; Kuusela 2004). Des changements d'intensité de défoliation induisent une baisse de CWM digestibilité des feuilles, associée à une augmentation de la densité des tissus (LDMC, teneur en carbone des feuilles (LCC)) (Louault *et al.* 2005). Il est donc nécessaire d'étudier la digestibilité sur plusieurs saisons et à différents moments de la saison pour suivre son évolution et avoir une détermination plus fine de cette propriété (Ansquer *et al.* 2009), en lien avec les variations de traits.

Les perturbations influencent également les CWM LDMC qui diminuent conjointement à l'augmentation des CWM LNC, et induisent des décomposabilités des litières des communautés plus élevées (Fortunel *et al.* 2009). Le remplacement des espèces au cours

de successions après abandon entraîne des variations des CWM de traits (Quested *et al.* 2007) : les communautés présentent une augmentation des CWM LDMC et C/N associée à une diminution des CWM SLA avec l'âge depuis l'abandon. Ces communautés connaissent donc une accumulation de litière plus élevée (Quétier *et al.* 2007) qui engendre la diminution de la fertilité de ces milieux (Lavorel et Grigulis 2012), et en réponse celle de la décomposition des litières de ces communautés.

La fiabilité de la prédiction par ce changement d'échelle a été vérifiée pour la décomposabilité des litières, mais jamais pour la digestibilité. Tardif et Shipley (2013) ont comparé la CWM issue de communautés monospécifiques à celle de mélanges de litières pour des arbres dans une expérimentation en microcosmes. Cette hypothèse a également été vérifiée le long d'un gradient climatique afin de comparer la mesure et la prédiction par CWM de la décomposition de mélanges de litières d'espèces herbacées en jardin expérimental (Tardif *et al.* 2014). Il s'agirait donc d'étendre ces validations sur des communautés plurispécifiques en conditions naturelles pour vérifier que le changement d'échelle entre la mesure et la prédiction de la digestibilité est fiable, et ainsi valider l'hypothèse de dominance pour ces deux propriétés.

3.3. Lien entre digestibilité et décomposabilité : extension de l'hypothèse de l'« effet post-mortem » à la communauté

Les relations entre digestibilité et décomposabilité mises en évidence à l'échelle de l'espèce devraient donc se répercuter à l'échelle de la communauté. L'hypothèse de l'« effet post-mortem » (Grime et Anderson 1986) a déjà été validée à l'échelle de la communauté puisque certains traits mesurés sur le matériel vert ont présenté un bon pouvoir prédictif des vitesses de décomposition des litières des communautés, tels que la LDMC (Cornwell *et al.* 2008; Fortunel *et al.* 2009) ou la LNC (Cornwell *et al.* 2008; Fortunel *et al.* 2009; Bakker *et al.* 2011).

Des résultats similaires à ceux obtenus à l'échelle de l'espèce ont été mis en évidence à l'échelle des communautés : des CWM LDMC élevées ont été reliées à une faible digestibilité des communautés d'un côté (Ansquer *et al.* 2009; Andueza *et al.* 2010; Gardarin *et al.* 2014), et à une faible décomposition des communautés de l'autre (Fortunel *et al.* 2009). Néanmoins, cette relation n'a pas été vérifiée sur ces deux propriétés au sein d'une même étude. White *et al.* (2004) ont établi une relation positive entre digestibilité et décomposabilité des communautés sans mesurer les traits des espèces. Il s'agirait donc d'aller plus loin que cette étude en intégrant l'utilisation des traits.

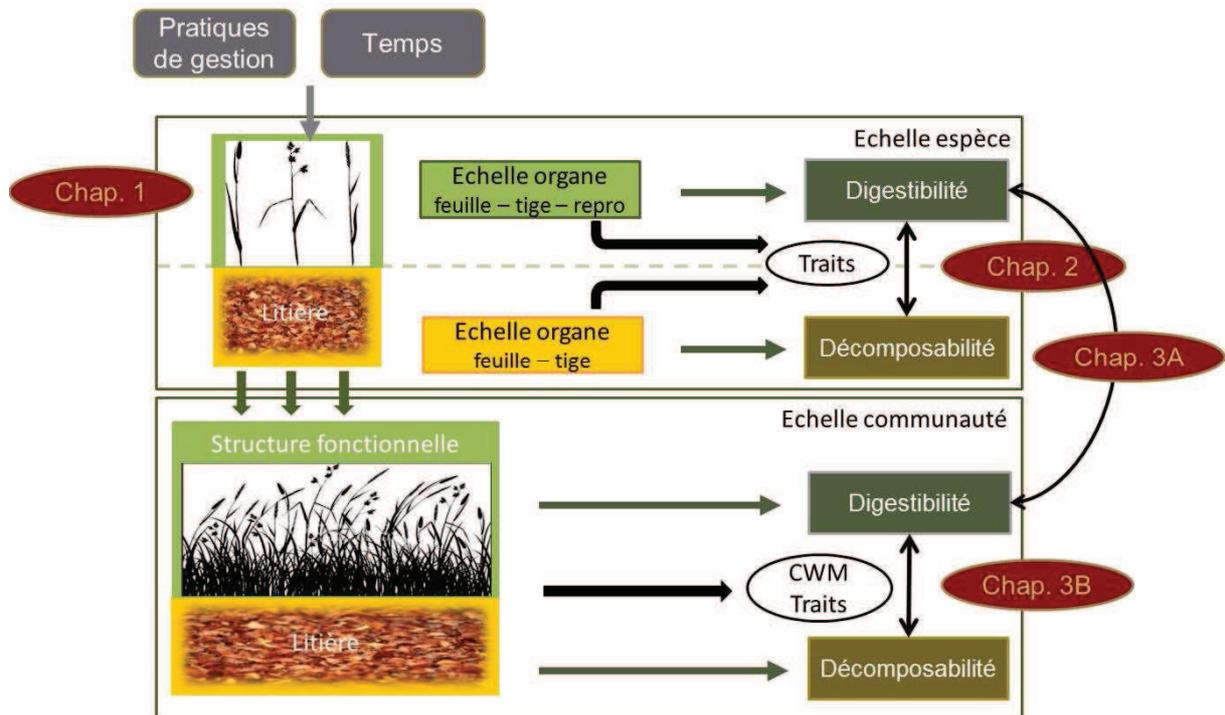


Figure 11. Schéma récapitulatif du projet scientifique avec position des chapitres de la thèse. Deux chapitres ont concerné l'échelle de l'espèce : le chapitre 1 est centré sur l'étude de la digestibilité et des traits mesurés sur matériel vert ; le chapitre 2 correspond à la fois à l'étude de la digestibilité et de la décomposabilité en lien avec les traits provenant du matériel vert et de la litière. Le chapitre 3 portant sur l'échelle de la communauté, est découpé en deux parties : le chapitre 3A s'intéresse au changement d'échelle de la digestibilité alors que le chapitre 3B étudie la digestibilité et la décomposabilité, en lien avec les traits.

C. PROBLEMATIQUES DE LA THESE

Afin de comprendre les relations entre la qualité du fourrage et sa décomposition, nous sommes intéressés à des prairies permanentes situées sur le Causse du Larzac. Ces prairies sont soumises à plusieurs modes de gestion : le traitement 'fertile' est pâturé et fertilisé depuis 1978 ; le traitement 'natif' est uniquement pâturé avec une pression inférieure à celle du traitement 'fertile'; le traitement 'témoin' est maintenu à l'abandon.

L'objectif général est de comprendre la réponse de la digestibilité de la végétation et de la décomposabilité de sa litière aux pratiques de gestion, à différents niveaux d'organisation biologique (espèces et communautés végétales).

1. AU NIVEAU DE L'ESPECE

Chapitre 1

L'objectif de ce chapitre est de tester l'effet des pratiques de gestion et de la date de récolte sur le matériel végétal d'espèces dominantes de prairies permanentes soumises à différentes pratiques de gestion (Fig. 11). Il s'agissait de comprendre plus précisément le rôle des différents organes dans les changements de qualité observée au niveau de l'espèce. Jusqu'à présent, peu d'études ont été menées sur un grand nombre d'espèces représentant une large gamme de familles botaniques, formes de croissance et de traits afin d'identifier les mécanismes responsables des variations de digestibilité. La plupart ont porté uniquement sur des poacées, sans combiner l'effet des pratiques de gestion et du stade de développement de la plante sur plusieurs mesures de qualité du fourrage et de traits provenant de différents organes. L'expérimentation que nous avons menée a donc porté sur l'étude des organes d'un grand nombre d'espèces herbacées, à plusieurs stades de développement (deux dates de récolte au printemps) et sous différentes pratiques de gestion (un traitement pâturé et fertilisé et un traitement uniquement pâturé). Cette partie du manuscrit se compose d'un article accepté avec révisions mineures dans *Annals of Botany Plants*.

Nous attendons (i) des différences de digestibilité et traits entre les organes sous l'effet des pratiques de gestion et de la date de récolte ; (ii) des relations entre traits et

digestibilité maintenues au sein des différents organes ; (iii) une variation de digestibilité expliquée par les variations de certains traits comme la teneur en matière sèche (DMC).

Chapitre 2

Dans ce chapitre, nous avons testé d'une part la relation entre la digestibilité et les traits, et d'autre part la décomposabilité et les traits, pour comprendre quels étaient les traits sous-jacents contrôlant la relation entre ces deux propriétés (Fig. 11). Ce type d'études a déjà été mené sur les feuilles. Nous avons proposé d'aller plus loin et de tester ces relations en considérant les organes indépendamment, en utilisant des traits mesurés sur ces mêmes organes. L'échantillonnage d'un grand nombre d'espèces herbacées soumises à différentes pratiques de gestion (traitement pâturé et fertilisé et traitement uniquement pâturé) a été effectué pour répondre à cet objectif. Cette partie du manuscrit se compose d'un article en préparation.

Nous attendions (i) des différences interspécifiques de digestibilité, décomposabilité et traits des organes sous l'effet de la fertilisation ; (ii) une relation entre ces propriétés maintenue au sein des différents organes ; (iii) un lien entre digestibilité et décomposabilité expliqué notamment par la teneur en matière sèche (DMC) : une faible digestibilité et une faible décomposabilité liées à de fortes DMC.

2. AU NIVEAU DE LA COMMUNAUTE

Chapitre 3

Dans un second temps, il s'agissait d'étendre les relations trouvées de l'échelle de l'espèce à la communauté (Fig. 11). Ce chapitre se compose de deux parties :

- Le chapitre 3A a consisté à valider la méthode de prédiction de la digestibilité des communautés à partir d'indices basés sur la digestibilité des différents organes ou de la plante entière (Fig. 11). Aucune étude n'a vérifié ce type de relation sur la digestibilité, en revisitant l'indice du CWM de façon à intégrer la qualité de chacun des organes et leur proportion afin de calculer un indice à l'échelle de la plante entière. Cette partie du manuscrit se compose d'un article en préparation (rédaction en français).

- Le chapitre 3B a porté sur la vérification de ces effets post-mortem à l'échelle de la communauté par l'étude de la relation entre digestibilité et décomposabilité *via* l'utilisation de traits (Fig. 11). Aucune étude n'a testé cette relation à l'échelle des communautés, en considérant un grand nombre de traits qui permettent d'expliquer ce lien. L'échantillonnage des communautés a été effectué en considérant un traitement pâturé et fertilisé, un traitement uniquement pâturé et un traitement abandonné. Cette partie du manuscrit se compose d'un article en préparation.

Nous avons fait les hypothèses que (i) les calculs de digestibilité moyenne des communautés réalisés à l'échelle de la plante entière devraient mieux prédire la digestibilité des communautés que ceux basés sur des calculs à l'échelle de l'organe ; (ii) la teneur en matière sèche est un bon indicateur des variations de digestibilité et décomposabilité à l'échelle des communautés, tout comme à l'échelle de l'espèce.

REFERENCES

- Adler PB, Milchunas DG, Lauenroth WK, Sala OE, Burke IC. 2004. Functional traits of graminoids in semi-arid steppes: a test of grazing histories. *Journal of Applied Ecology* 41:653–663.
- Aerts R. 1996. Nutrient resorption from senescing leaves of perennials: are there general patterns? *Journal of Ecology* 84:597–608.
- Aerts R, Chapin SF. 2000. The mineral nutrition of wild plants revisited: a re-evaluation of processes and patterns. *Advances in Ecological Research* 30:1–67.
- Al Haj Khaled R, Duru M, Theau JP, Plantureux S, Cruz P. 2005. Variation in leaf traits through seasons and N-availability levels and its consequences for ranking grassland species. *Journal of Vegetation Science* 16:391–398.
- Al Haj Khaled R, Duru M, Decruyenaere V, Jouany C, Cruz P. 2006. Using leaf traits to rank native grasses according to their nutritive value. *Rangeland Ecological Management* 59:648–654.
- Allen VG, Batello C, Berretta EJ, Hodgson J, Kothmann M, Li X, Mclvor J, Milne J, Morris C, Peeters A, Sanderson M. 2011. An international terminology for grazing lands and grazing animals. *Grass and Forage Science* 66:2–28.
- Ammar H, López S, González JS, Ranilla MJ. 2004. Chemical composition and *in vitro* digestibility of some Spanish browse plant species. *Journal of the Science of Food and Agriculture* 84:197–204.
- Anderson VJ, Briske DD. 1995. Herbivore-induced species replacement in grasslands : is it driven by herbivory tolerance or avoidance ? *Ecological Society of America* 5:1014–1024.
- Andueza D, Cruz P, Farruggia A, Baumont R, Picard F, Michalet-Doreau B. 2010. Nutritive value of two meadows and relationships with some vegetation traits. *Grass and Forage Science* 65:325–334.

- Ansquer P, Theau JP, Cruz P, Viegas J, Al Haj Khaled R, Duru M. 2004. Caractérisation de la diversité fonctionnelle des prairies à flore complexe : vers la construction d'outils de gestion. *Fourrages* 179:353–368.
- Ansquer P, Duru M, Theau JP, Cruz P. 2009. Functional traits as indicators of fodder provision over a short time scale in species-rich grasslands. *Annals of Botany* 103:117–126.
- Armstrong RH, Common TG, Smith HK. 1986. The voluntary intake and *in vivo* digestibility of herbage harvested from indigenous hill plant communities. *Grass and Forage Science* 41:53–60.
- Aydin I, Uzun F. 2005. Nitrogen and phosphorus fertilization of rangelands affects yield, forage quality and the botanical composition. *European Journal of Agronomy* 23:8–14.
- Bakker MA, Carreño-Rocabado G, Poorter L. 2011. Leaf economics traits predict litter decomposition of tropical plants and differ among land use types. *Functional Ecology* 25:473–483.
- Bardgett RD, Wardle DA, Yeates GW. 1998. Linking above-ground and below-ground interactions: how plant responses to foliar herbivory influence soil organisms. *Soil Biology and Biochemistry* 30:1867–1878.
- Bardgett RD, Wardle DA. 2003. Herbivore-mediated linkages between aboveground and belowground communities. *Ecology* 84:2258–2268.
- Bardgett RD, Bowman WD, Kaufmann R, Schmidt SK. 2005. A temporal approach to linking aboveground and belowground ecology. *Trends in Ecology & Evolution* 20:634–41.
- Begon M. 2005. *An introduction to the ecological relations between organisms and their environments at the ecosystem and community levels of organization. Topics include primary production and decomposition, migration and dispersal across landscapes, and food webs.* Oxford, UK: Blackwell Publishers.
- Berg B, Laskowski R. 2006. *Litter decomposition: a guide to carbon and nutrient turnover.* San Diego, California: Elsevier Academic Press.
- Binnie RC, Chestnutt DMB. 1994. Effect of continuous stocking by sheep at four sward heights on herbage mass, herbage quality and tissue turnover on grass/clover and nitrogen-fertilized grass swards. *Grass and Forage Science* 49:192–202.
- Boege K, Marquis RJ. 2005. Facing herbivory as you grow up: the ontogeny of resistance in plants. *Trends in Ecology & Evolution* 20:441–448.
- Bridgman SD, Richardson CJ. 2003. Endogenous versus exogenous nutrient control over decomposition and mineralization in North Carolina peatlands. *Biogeochemistry* 65:151–178.
- Briske DD. 1996. Strategies of plant survival in grazed systems: a functional interpretation. In: *The Ecology and Management of Grazing Systems*. Texas: CAB International, 37–67.
- Bruinenberg MH, Valk H, Korevaar H, Struik PC. 2002. Factors affecting digestibility of temperate forages from seminatural grasslands: a review. *Grass and Forage Science* 57:292–301.
- Bryant JP, Chapin FS, Klein DR. 1983. Carbon/nutrient balance of boreal plants in relation to vertebrate herbivory. *Oikos* 40:357–368.
- Bryant JP, Provenza FD, Pastor J, Reichard PB, Clausen TP, du Toit JT. 1991. Interactions between woody plants and browsing mammals mediated by secondary metabolites. *Annual Review of Ecological Systems* 22:431–446.
- Buxton DR, Mertens DR. 1995. Quality-related characteristics of forages. In: *Forages: the science of grassland agriculture*. Ames, USA: Iowa State University Press, 83–96.

- Buxton DR. 1996. Quality-related characteristics of forages as influenced by plant environment and agronomic factors. *Animal Feed Science and Technology* 59:37–49.
- Buxton DR, Redfearn DD. 1997. Plant limitations to fiber digestion and utilization. *The Journal of Nutrition* 127:814–818.
- Caballero R. 2007. High nature value (HNV) grazing systems in Europe: a link between 463 biodiversity and farm economics. *The Open Agriculture* 1:11–19.
- Calvière I, Duru M. 1999. The effect of N and P fertilizer application and botanical composition on the leaf/stem ratio patterns in spring in Pyrenean meadows. *Grass and Forage Science* 54:255–266.
- Catorci A, Gatti R, Cesaretti S. 2012. Effect of sheep and horse grazing on species and functional composition of sub-Mediterranean grasslands. *Applied Vegetation Science* 15:459–469.
- Cebrian J, Lartigue J. 2004. Patterns of herbivory and decomposition in aquatic and terrestrial ecosystems. *Ecological Monographs* 74:237–259.
- Chapin FS, Zavaleta ES, Eviner VT, Naylor RL, Vitousek PM, Reynolds HL, Hooper DU, Lavorel S, Sala OE, Hobbie SE, Mack MC, Díaz S. 2000. Consequences of changing biodiversity. *Nature* 405:234–242.
- Chapin III FS, Matson PA, Mooney HA. 2002. *Principles of Terrestrial Ecosystem Ecology*. New York: Springer.
- Cingolani AM, Posse G, Collantes MB. 2005. Plant functional traits, herbivore selectivity and response to sheep grazing in Patagonian steppe grasslands. *Journal of Applied Ecology* 42:50–59.
- Coley PD, Bryant JP, Chapin SF. 1985. Resource availability and plant antiherbivore defense. *Science* 230:895–899.
- Coley PD. 1987. Interspecific variation in plant anti-herbivore properties: the role of habitat quality and rate of disturbance. *New Phytologist* 106:251–263.
- Coley PD. 1988. Effects of plant growth rate and leaf lifetime on the amount and type of anti-herbivore defense. *Oecologia* 74:531–536.
- Coq S, Souquet JM, Meudec E, Cheynier V, Hättenschwiler S. 2010. Interspecific variation in leaf litter tannins drives decomposition in a tropical rain forest of French Guiana. *Ecology* 91:2080–2091.
- Cornelissen JHC. 1996. An experimental comparison of leaf decomposition rates in a wide range of temperate plant species and types. *Journal of Ecology* 84:573–582.
- Cornelissen JHC, Pérez-Harguindeguy N, Diaz S, Grime PJ, Marzano B, Cabido M, Vendramini F, Cerabolini B. 1999. Leaf structure and defence control litter decomposition rate across species and life forms in regional floras on two continents. *New Phytologist* 143:191–200.
- Cornelissen JHC, Quested HM, Gwynn-Jones D, Van Logtestijn RSP, De Beus MAH, Kondratyuk A, Callaghan TV, Aerts R. 2004. Leaf digestibility and litter decomposability are related in a wide range of subarctic plant species and types. *Functional Ecology* 18:779–786.
- Cornwell WK, Cornelissen JHC, Amatangelo K, Dorrepaal E, Eviner VT, Godoy O, Hobbie SE, Hoorens B, Kurokawa H, Pérez-Harguindeguy N, Quested HM, Santiago LS, Wardle DA, Wright IJ, Aerts R, Allison SD, van Bodegom P, Brovkin V, Chatain A, Callaghan TV, Díaz S, Garnier E, Gurvich DE, Kazakou E, Klein JA, Read J, Reich PB, Soudzilovskaia NA, Vaieretti MV, Westoby M. 2008. Plant species traits are the predominant control on litter decomposition rates within biomes worldwide. *Ecology letters* 11:1065–71.

- Cortez J, Garnier E, Pérez-Harguindeguy N, Debussche M, Gillon D. 2007. Plant traits, litter quality and decomposition in a Mediterranean old-field succession. *Plant and Soil* 296:19–34.
- Coûteaux MM, Bottner P, Berg B. 1995. Litter decomposition climate and litter quality. *Trends in Ecology & Evolution* 10:63–66.
- Crofts A, Jefferson RG. 1994. *The Lowland Grassland Management Handbook*. Peterborough: English Nature/Wildlife Trusts.
- Cruz P, Duru M, Therond O, Theau JP, Ducourtieux C, Jouany C, Al Haj Khaled R, Ansquer P. 2002. Une nouvelle approche pour caractériser les prairies naturelles et leur valeur d'usage. *Fourrages* 172:335–354.
- De Bello F, Lavorel S, Díaz S, Harrington R, Cornelissen JHC, Bardgett RD, Berg MP, Cipriotti P, Feld CK, Hering D, Martins da Silva P, Potts SG, Sandin L, Sousa JP, Storkey J, Wardle DA, Harrison PA. 2010. Towards an assessment of multiple ecosystem processes and services *via* functional traits. *Biodiversity and Conservation* 19:2873–2893.
- Demarquilly C. 1970. Influence de la fertilisation azotée sur la valeur alimentaire des fourrages verts. *Annales de Zootechnie* 19:423–437.
- Díaz S, Cabido M, Casanoves F. 1998. Plant functional traits and environmental filters at a regional scale. *Journal of Vegetation Science* 9:113–122.
- Díaz S, Cabido M. 2001. Vive la différence : plant functional diversity matters to ecosystem processes. *Trends in Ecology & Evolution* 16:646–655.
- Díaz S, Noy-Meir I, Cabido M. 2001. Can grazing response of herbaceous plants be predicted from simple vegetative traits ? *Journal of Applied Ecology* 38:497–508.
- Díaz S, Fargione J, Chapin FS, Tilman D. 2006. Biodiversity loss threatens human well-being. *PLoS Biology* 4:1300–1305.
- Díaz S, Lavorel S, Chapin III FS, Tecco PA, Gurvich DE, Grigulis K. 2007a. Functional diversity - at the crossroads between ecosystem functioning and environmental filters. *Terrestrial Ecosystems in a Changing World*. Berlin Heidelberg: Springer-Verlag, 81–91.
- Díaz S, Lavorel S, De Bello F, Quétier F, Grigulis K, Robson MT. 2007b. Incorporating plant functional diversity effects in ecosystem service assessments. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 104:20684–20689.
- Díaz S, Lavorel S, McIntyre S, Falczuk V, Casanoves F, Milchunas DG, Skarpe C, Rusch G, Sternberg M, Noy-Meir I, Landsberg J, Zhang W, Clark H, Campbell BD. 2007c. Plant trait responses to grazing - a global synthesis. *Global Change Biology* 13:313–341.
- Duru M, Calvière I, Tirilly V. 1995. Evolution de la digestibilité *in vitro* du dactyle et de la fétuque élevée au printemps. *Fourrages* 141:63–74.
- Duru M. 1997. Leaf and stem *in vitro* digestibility for grasses and dicotyledons of meadow plant communities in spring. *Journal of the Science of Food and Agriculture* 74:175–185.
- Duru M, Balent G, Gibon A, Magda D, Theau JP, Cruz P, Jouany C. 1998. Fonctionnement et dynamique des prairies permanentes. Exemple des Pyrénées centrales. *Fourrages* 153:97–113.
- Duru M, Feuillerac E, Ducrocq H. 1999. *In vitro* digestibility response of cocksfoot (*Dactylis glomerata* L.) to growth and defoliation: a simple model. *The Journal of Agricultural Science* 133:379–388.

- Duru M, Delprat V, Fabre C, Feuillerac E. 2000. Effect of nitrogen fertiliser supply and winter cutting on morphological composition and herbage digestibility of a *Dactylis glomerata* L sward in spring. *Journal of the Science of Food and Agriculture* 80:33–42.
- Duru M, Ducrocq H. 2002. A model of lamina digestibility of Orchardgrass as influenced by nitrogen and defoliation. *Crop Science* 42:214–223.
- Duru M. 2003. Effect of nitrogen fertiliser rates and defoliation regimes on the vertical structure and composition (crude protein content and digestibility) of a grass sward. *Journal of the Science of Food and Agriculture* 83:1469–1479.
- Duru M, Cruz P, Al Haj Khaled R, Ducourtieux C, Theau JP. 2008a. Relevance of plant functional types based on leaf dry matter content for assessing digestibility of native grass species and species-rich grassland communities in spring. *Agronomy Journal* 100:1622–1630.
- Duru M, Cruz P, Theau JP. 2008b. Un modèle générique de digestibilité des graminées des prairies semées et permanentes pour raisonner les pratiques agricoles. *Fourrages* 193:79–102.
- Duru M, Cruz P, Theau JP. 2010. Évaluer la souplesse d'utilisation des prairies permanentes de la végétation et la phénologie des espèces. *Fourrages* 201:3–10.
- Evans PS. 1971. Root growth of *Lolium perenne* L. *Journal of Agricultural Research* 14:552–562.
- FAO. 2011. Statistical Database. <http://faostat3.fao.org/home/E>
- Fisher B, Turner RK, Morling P. 2009. Defining and classifying ecosystem services for decision making. *Ecological Economics* 68:643–653.
- Fortunel C, Garnier E, Joffre R, Kazakou E, Quested H, Grigulis K. 2009. Leaf traits capture the effects of land use changes and climate on litter decomposability of grasslands across Europe. *Ecology* 90:598–611.
- Freschet GT, Aerts R, Cornelissen JHC. 2012. A plant economics spectrum of litter decomposability. *Functional Ecology* 26:56–65.
- Freschet GT, Cornwell WK, Wardle DA, Elumeeva TG, Liu W, Jackson BG, Onipchenko VG, Soudzilovskaia NA, Tao J, Cornelissen JHC. 2013. Linking litter decomposition of above- and below-ground organs to plant-soil feedbacks worldwide. *Journal of Ecology* 101:943–952.
- Garcia F, Carrere P, Soussana JF, Baumont R. 2003. How do severity and frequency of grazing affect sward characteristics and the choices of sheep during the grazing season? *Grass and Forage Science* 58:138–150.
- Gardarin A, Garnier E, Carrère P, Cruz P, Andueza D, Bonis A, Colace MP, Dumont B, Duru M, Farruggia A, Gaucherand S, Grigulis K, Kernéis É, Lavorel S, Louault F, Loucougaray G, Mesléard F, Yavercovski N, Kazakou E. 2014. Plant trait-digestibility relationships across management and climate gradients in permanent grasslands. *Journal of Applied Ecology* 51:1207–1217.
- Garnier E, Cortez J, Billès G, Navas ML, Roumet C, Debussche M, Laurent G, Blanchard A, Aubry D, Bellmann A, Neill C, Toussaint JP. 2004. Plant functional markers capture ecosystem properties during secondary succession. *Ecology* 85:2630–2637.

- Garnier E, Lavorel S, Ansquer P, Castro H, Cruz P, Doležal J, Eriksson O, Fortunel C, Freitas H, Golodets C, Grigulis K, Jouany C, Kazakou E, Kigel J, Kleyer M, Lehsten V, Lepš J, Meier T, Pakeman R, Papadimitriou M, Papanastasis VP, Quested H, Quétier F, Robson M, Roumet C, Rusch G, Skarpe C, Sternberg M, Theau JP, Thébault A, Vile D, Zarovali MP. 2007. Assessing the effects of land-use change on plant traits, communities and ecosystem functioning in grasslands: a standardized methodology and lessons from an application to 11 European sites. *Annals of botany* 99:967–985.
- Garnier E, Navas ML. 2012. A trait-based approach to comparative functional plant ecology: concepts, methods and applications for agroecology. A review. *Agronomy for Sustainable Development* 32:365–399.
- Garnier E, Navas ML. 2013. Traits et écologie comparative des plantes. In: *Diversité fonctionnelle des plantes: traits des organismes, structure des communautés, propriétés des écosystèmes*. Bruxelles: De Boeck, 14–26.
- Garnier E, Navas ML, Grigulis K. 2016. *Plant functional diversity. Organism traits, community structure, and ecosystem properties*. Oxford: Oxford University Press.
- Gaucherand S. 2005. Effets des pratiques pastorales sur la biodiversité et sa dynamique dans les pelouses des alpages des Alpes du Nord. Apport des traits fonctionnels des plantes. *Thèse*.
- Gibson DJ. 2009. *Grasses & grassland ecology*. New York: Oxford University Press.
- Golodets C, Sternberg M, Kigel J. 2009. A community-level test of the leaf-height-seed ecology strategy scheme in relation to grazing conditions. *Journal of Vegetation Science* 20:392–402.
- Grime JP, Anderson JM. 1986. Environmental controls over organism activity. In: *Forest ecosystems in Alaskan taiga: a synthesis of structure and function*. Berlin: Springer, 89–95.
- Grime JP, Hodgson JG, Hunt R. 1988. *Comparative plant ecology, a functional approach to common British species (second edition)*. Colvend, Scotland: Castlepoint Press.
- Grime PJ, Cornelissen JHC, Thompson K, Hodgson JG. 1996. Evidence of a causal connection between anti-herbivore defence and the decomposition rate of leaves. *Oikos* 77:489–494.
- Grime JP. 1998. Benefits of plant diversity to ecosystems: immediate, filter and founder effects. *Journal of Ecology* 86:902–910.
- Groot JCJ, Neuteboom JH. 1997. Composition and digestibility during ageing of italian ryegrass leaves of consecutive insertion levels. *Journal of the Science of Food and Agriculture* 75:227–236.
- Hacker JB, Minson DJ. 1981. The digestibility of plant parts. *Herbage Abstract* 51:459–482.
- Harrison KA, Bardgett RD. 2003. How browsing by red deer impacts on litter decomposition in a native regenerating woodland in the Highlands of Scotland. *Biology and Fertility of Soils* 38:393–399.
- Hättenschwiler S, Vitousek PM. 2000. The role of polyphenols in terrestrial in ecosystem nutrient cycling. *Trends in Ecology & Evolution* 15:238–243.
- Heal O, Anderson J, Swift M. 1997. Plant litter quality and decomposition: an historical overview. In: *Driven by nature: plant litter quality and decomposition*. Wallingford, Oxfordshire, UK: CAB International, 3–30.
- Hodgkinson KC, Becking HGB. 1978. Effect of defoliation on root growth of some arid zone perennial plants. *Australian Journal of Agricultural Research* 29:31–42.

- Hoogendoorn CJ, Holmes CW, Chu ACP. 1992. Some effects of herbage composition, as influenced by previous grazing management, on milk production by cows grazing on ryegrass/white clover pastures. 2. Milk production in late spring/summer: effects of grazing intensity during the preceding spring per. *Grass and Forage Science* 47:316–325.
- Jackson BG, Peltzer DA, Wardle DA. 2013. Are functional traits and litter decomposability coordinated across leaves, twigs and wood? A test using temperate rainforest tree species. *Oikos* 122:1131–1142.
- Jung HJG, Allen MS. 1995. Characteristics of plant cell walls affecting intake and digestibility of forages by ruminants. *Journal of Animal Science* 73:2774–2790.
- Kahmen S, Poschlod P. 2004. Plant functional trait responses to grassland succession over 25 years. *Journal of Vegetation Science* 15:21–32.
- Kazakou E, Vile D, Shipley B, Gallet C, Garnier E. 2006. Co-variations in litter decomposition, leaf traits and plant growth in species from a Mediterranean old-field succession. *Functional Ecology* 20:21–30.
- Kazakou E, Violle C, Roumet C, Pintor C, Gimenez O, Garnier E. 2009. Litter quality and decomposability of species from a Mediterranean succession depend on leaf traits but not on nitrogen supply. *Annals of botany* 104:1151–1161.
- Knorr M, Frey D, Curtis PS. 2005. Nitrogen additions and litter decomposition: a meta-analysis. *Ecology* 86:3252–3257.
- Kristensen ES. 1988. Influence of defoliation regime on herbage production and characteristics of intake by dairy cows as affected by grazing intensity. *Grass and Forage Science* 43:239–251.
- Kurokawa H, Nakashizuka T. 2008. Leaf herbivory and decomposability in a Malaysian tropical rain forest. *Ecology* 89: 2645–2656.
- Kurokawa H, Peltzer DA, Wardle DA. 2010. Plant traits, leaf palatability and litter decomposability for co-occurring woody species differing in invasion status and nitrogen fixation ability. *Functional Ecology* 24:513–523.
- Kuusela E. 2004. Annual and seasonal changes in production and composition of grazed clover-grass mixtures in organic farming. *Agricultural and Food Science* 13:309–325.
- Lavorel S, Garnier E. 2002. Predicting changes in community composition and ecosystem functioning from plant traits: revisiting the Holy Grail. *Functional Ecology* 16:545–556.
- Lavorel S, Grigulis K. 2012. How fundamental plant functional trait relationships scale-up to trade-offs and synergies in ecosystem services. *Journal of Ecology* 100:128–140.
- Lemaire G, Hodgson J, Chabbi A. 2011. *Grassland productivity and ecosystem services*. Wallingford, Oxfordshire, UK: CAB International.
- Lloyd KM, Pollock ML, Mason NWH, Lee WG. 2010. Leaf trait – palatability relationships differ between ungulate species: evidence from cafeteria experiments using naïve tussock grasses. *New Zealand Ecological Society* 34:219–226.
- Loiseau P, De Montard FX, Ricou G. 1990. Grassland in upland areas: The Massif Central (France). In: *Managed grasslands: regional studies*. Amsterdam, Pays-Bas: Elsevier, 71–97.
- Louault F, Pillar VD, Aufrère J, Garnier E, Soussana JF. 2005. Plant traits and functional types in response to reduced disturbance in a semi-natural grassland. *Journal of Vegetation Science* 16:151–160.
- Mason NWH, Carswell FE, Richardson SJ, Burrows LE. 2011. Leaf palatability and decomposability increase during a 200-year-old post-cultural woody succession in New Zealand. *Journal of Vegetation Science* 22:6–17.

- Mawdsley JL, Bardgett RD. 1997. Continuous defoliation of perennial ryegrass (*Lolium perenne*) and white clover (*Trifolium repens*) and associated changes in the composition and activity of the microbial population of an upland grassland soil. *Biology and Fertility of Soils* 24:52–58.
- McNaughton SJ. 1988. Mineral nutrition and spatial concentrations of African ungulates. *Nature* 334:343–345.
- Melillo JM, Aber JD, Muratore JF. 1982. Nitrogen and lignin control of hardwood leaf litter decomposition dynamics. *Ecology* 63:621–626.
- Mertens DR. 2003. Challenges in measuring insoluble dietary fiber. *Journal of Animal Science* 81:3233–3249.
- Millennium Ecosystem Assessment. 2005. *Ecosystems and human well-being: general synthesis. A report of the millennium ecosystem assessment.*
- Myster RW. 2011. Above-ground vs. below-ground interactive effects of mammalian herbivory on tallgrass prairie plant and soil characteristics. *Journal of plant interactions* 6:283–290.
- Pakeman RJ, Quested HM. 2007. Sampling plant functional traits: what proportion of the species need to be measured? *Applied Vegetation Science* 10:91–96.
- Pakeman RJ, Eastwood A, Scobie A. 2011. Leaf dry matter content as a predictor of grassland litter decomposition: a test of the “mass ratio hypothesis.” *Plant and Soil* 342:49–57.
- Pastor J, Cohen Y. 1997. Herbivores, the functional diversity of plants species, and the cycling of nutrients in ecosystems. *Theoretical population biology* 51:165–179.
- Peeters A, Beaufoy G, Canals RM, De Vlieghe A, Huyghe C, Isselstein J, Jones G, Kessler W, Kirilov A, Mosquera-Losada MR, Nilsson-Linde N, Parente G, Peyraud JL, Pickert J, Plantureux S, Porqueddu C, Rataj D, Stypinski P, Tonn B, van den Pol – van Dasselaar A, Vintu V, Wilkins RJ. 2014. Grassland term definitions and classifications adapted to the diversity of European grassland-based systems. *Grassland Science in Europe* 19:743–750.
- Perez Corona ME, García-Ciudad A, García-Criado B, Vázquez-de-Aldana BR. 1995. Patterns of aboveground herbage production and nutritional quality structure on semiarid grasslands. *Communications in Soil Science and Plant Analysis* 26:1323–1341.
- Pérez Corona EM, Vázquez-de-Aldana BR, García-Criado B, García-Ciudad A. 1998. Variations in nutritional quality and biomass production of semiarid grasslands. *Journal of Rangeland Management* 51:570–576.
- Pérez-Harguindeguy N, Diaz S, Cornelissen JHC, Vendramini F, Cabido M, Castellanos A. 2000. Chemistry and toughness predict leaf litter decomposition rates over a wide spectrum of functional types and taxa in central Argentina. *Plant and Soil* 218:21–30.
- Plantureux S, Pottier E, Carrère P. 2012. La prairie permanente : nouveaux enjeux, nouvelles définitions ? *Fourrages* 211:181–193.
- Pontes L da S. 2006. Diversité fonctionnelle des graminées prairiales : conséquences pour la productivité et pour la valeur nutritive. *Thèse.*
- Pontes L da S, Soussana JF, Louault F, Andueza D, Carrère P. 2007. Leaf traits affect the above-ground productivity and quality of pasture grasses. *Functional Ecology* 21:844–853.
- Poorter H, Bergkotte M. 1992. Chemical composition of 24 wild species differing in relative growth rate. *Plant, Cell & Environment* 15:221–229.

- Quested H, Eriksson O, Fortunel C, Garnier E. 2007. Plant traits relate to whole-community litter quality and decomposition following land use change. *Functional Ecology* 21:1016–1026.
- Quétier F, Lavorel S, Thuiller W, Davies I. 2007. Plant-trait-based modeling assessment of ecosystem-service sensitivity to land-use change. *Ecological Applications* 17:2377–2386.
- Robson MT, Lavorel S, Clement JC, Le Roux X. 2007. Neglect of mowing and manuring leads to slower nitrogen cycling in subalpine grasslands. *Soil Biology and Biochemistry* 39:930–941.
- Rodrigues A, Andueza D, Picard F, Cecato U, Farruggia A, Baumont R. 2007. Valeur alimentaire et composition floristique des prairies permanentes : premiers résultats d'une étude conduite dans le Massif Central. *Rencontres autour des Recherches sur les Ruminants* 14:241–244.
- Rosenthal JP, Kotanen PM. 1994. Terrestrial plant tolerance to herbivory. *Trends in Ecology and Evolution* 9:145–148.
- Sala OE, Paruelo JM. 1997. Ecosystem services in grasslands. In: *Nature's services: societal dependence on natural ecosystems*. Washington: Island Press, 237–252.
- Santiago LS. 2007. Extending the leaf economics spectrum to decomposition: evidence from a tropical forest. *Ecology* 88:1126–1131.
- Schädler M, Jung G, Auge H, Brandl R. 2003. Palatability, decomposition and insect herbivory: patterns in a successional old-field plant community. *Oikos* 103:121–132.
- Seagle SW, McNaughton SJ, Ruess RW. 1992. Simulated effects of grazing on soil nitrogen and mineralization in contrasting Serengeti grasslands on JSTOR. *Ecology* 73:1105–1123.
- Semmartin M, Ghera CM. 2006. Intraspecific changes in plant morphology, associated with grazing, and effects on litter quality, carbon and nutrient dynamics during decomposition. *Austral Ecology* 31:99–105.
- Silva LVB, Vasconcelos HL. 2011. Plant palatability to leaf-cutter ants (*Atta laevigata*) and litter decomposability in a Neotropical woodland savanna. *Austral Ecology* 36:504–510.
- Skarpe C, Bergström R. 1986. Nutrient content and digestibility of forage plants in relation to plant phenology and rainfall in the Kalahari, Botswana. *Journal of arid environments* 11:147–164.
- Swift MJ, Heal OW, Anderson JM. 1979. *Decomposition in terrestrial ecosystems*. Berkeley: Blackwell.
- Tardif A, Shipley B. 2013. Using the biomass-ratio and idiosyncratic hypotheses to predict mixed-species litter decomposition. *Annals of botany* 111:135–141.
- Tardif A, Shipley B, Bloor JMG, Soussana JF. 2014. Can the biomass-ratio hypothesis predict mixed-species litter decomposition along a climatic gradient? *Annals of botany* 113:843–50.
- Trlica MJ, Rittenhouse LR. 1993. Grazing and plant performance. *Ecological Applications* 3:21–23.
- Valente ME, Borreani G, Peiretti PG, Tabacco E. 2000. Codified morphological stage for predicting digestibility of Italian ryegrass during the spring cycle. *Agronomy Journal* 92:967–973.
- Van Arendonk JJCM, Poorter H. 1994. The chemical composition and anatomical structure of leaves of grass species differing in relative growth rate. *Plant Cell and Environment* 17:963–970.

- Van Soest PJ. 1994. *Nutritional Ecology of the Ruminant*. Ithaca, NY: Cornell University Press.
- Vile D, Garnier E, Shipley B, Laurent G, Navas ML, Roumet C, Lavorel S, Díaz S, Hodgson JG, Lloret F, Midgley GF, Poorter H, Rutherford MC, Wilson PJ, Wright IJ. 2005. Specific leaf area and dry matter content estimate thickness in laminar leaves. *Annals of Botany* 96:1129–1136.
- Violle C, Navas ML, Vile D, Kazakou E, Fortunel C, Hummel I, Garnier E. 2007. Let the concept of trait be functional! *Oikos* 116:882–892.
- Wardle DA, Barker GM, Bonner KI, Nicholson KS. 1998. Can comparative approaches based on plant ecophysiological traits predict the nature of biotic interactions and individual plant species effects in ecosystems? *Journal of Ecology* 86:405–420.
- Wardle DA, Bonner KI, Barker GM. 2002. Linkages between plant litter decomposition, litter quality, and vegetation responses to herbivores. *Functional Ecology* 16:585–595.
- Wardle DA, Bardgett RD. 2004. Human-induced changes in large herbivorous mammal density: the consequences for decomposers. *Frontiers in Ecology and the Environment* 2:145–153.
- Wardle DA, Bardgett RD, Klironomos JN, Setälä H, van der Putten WH, Wall DH. 2004. Ecological linkages between aboveground and belowground biota. *Science* 304:1629–1633.
- Westoby M. 1999. The LHS strategy scheme in relation to grazing and fire. *Proceedings VIth International Rangeland Congress*. Townsville, Australia, vol. 2, 893–896.
- White TA, Barker DJ, Moore KJ. 2004. Vegetation diversity, growth, quality and decomposition in managed grasslands. *Agriculture, Ecosystems & Environment* 101:73–84.
- Wilson JR. 1994. Cell wall characteristics in relation to forage digestion by ruminants. *The Journal of Agricultural Science* 122:173–182.
- Wright IJ, Reich PB, Westoby M, Ackerly DD, Baruch Z, Bongers F, Cavender-Bares J, Chapin T, Cornelissen JHC, Diemer M, Flexas J, Garnier E, Groom PK, Gulias J, Hikosaka K, Lamont BB, Lee T, Lee W, Lusk C, Midgley JJ, Navas ML, Niinemets U, Oleksyn J, Osada N, Poorter H, Poot P, Prior L, Pyankov VI, Roumet C, Thomas SC, Tjoelker MG, Veneklaas EJ, Villar R. 2004. The worldwide leaf economics spectrum. *Nature* 428:821–827.
- Zhang D, Hui D, Luo Y, Zhou G. 2008. Rates of litter decomposition in terrestrial ecosystems: global patterns and controlling factors. *Journal of Plant Ecology* 1:85–93.

MATERIEL ET METHODES



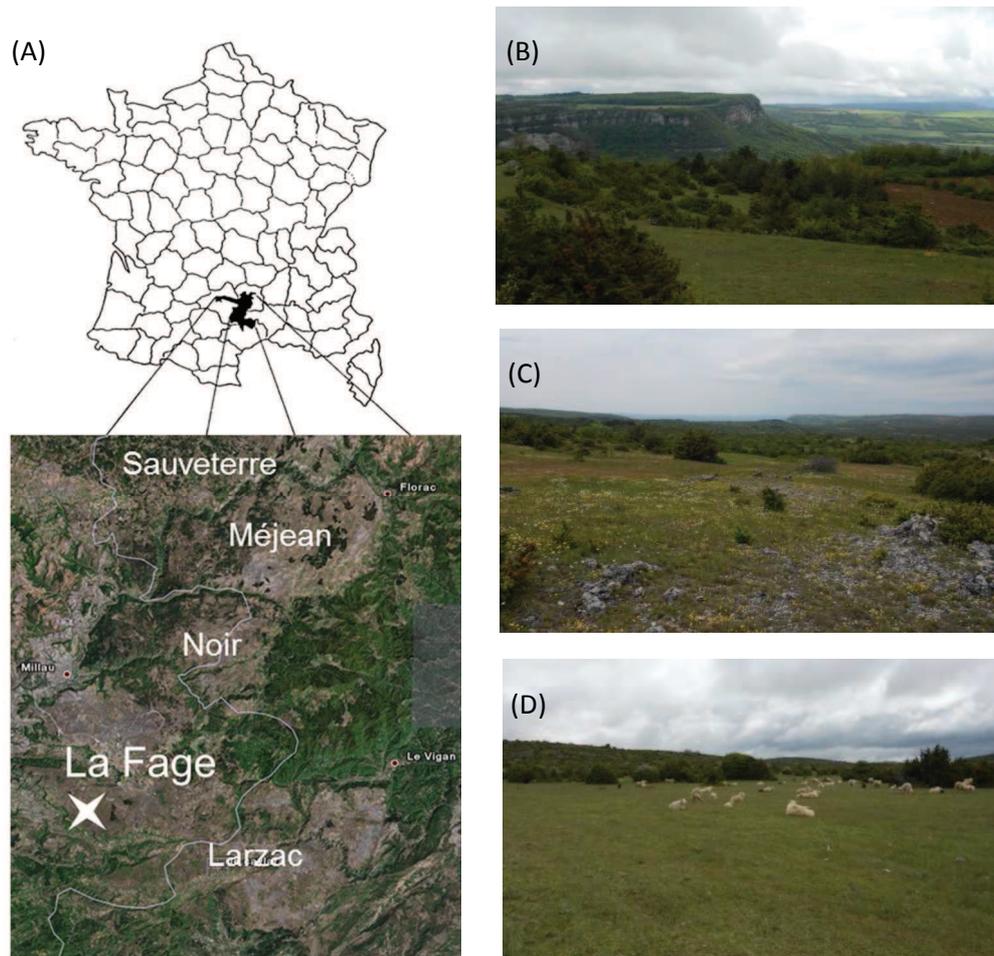


Figure 1. (A) Localisation géographique des Grands Causses et du domaine INRA La Fage (43°55'N, 3°05'E, 792 m d'altitude) (adaptée de Fayolle 2008) ; (B) Limite ouest du plateau au printemps 2013 ; (C) Zone du parcours non fertilisée ; et (D) fertilisée au printemps 2013.

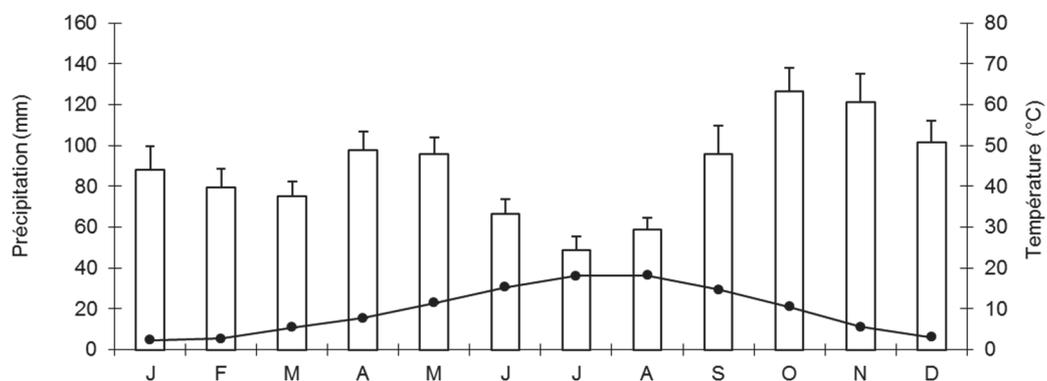


Figure 2. Diagramme ombrothermique des moyennes des précipitations et des températures mensuelles au cours de la période 1973-2014 de la station expérimentale du domaine INRA de La Fage. (Adaptée de Fayolle 2008).

1. SITE D'ETUDE

L'ensemble des travaux présentés ont été menés sur la zone de parcours du domaine expérimental INRA de La Fage (Causse du Larzac : 43°55'N, 3°05'E) (Fig. 1A), station de référence dans le domaine de l'innovation des modes d'élevage des ovins et de la valorisation des ressources fourragères locales (Molenat *et al.* 2005). Ce domaine comprend une zone de parcours de 280 hectares, pâturé par des brebis depuis plus de 35 ans (1972) (Molenat *et al.* 2005; Pérez-Ramos *et al.* 2012) (Fig. 1B, C, D). Ce troupeau de 300 têtes en plein air intégral effectue un pâturage rotatif au cours de l'année.

Le site d'étude est soumis à un climat méditerranéen subhumide, caractérisé par des hivers frais et humides, et des étés chauds et secs. Situé à 800 m d'altitude, une station météorologique collecte de façon journalière les données climatiques, permettant de calculer les normales de précipitations et températures : les précipitations moyennes annuelles sont de 1043 mm et la température moyenne annuelle est de 9,6°C (Fig. 2). La période de végétation dure environ huit mois, limitée par les faibles températures et la neige en hiver, puis par les fortes températures et la sécheresse en été. Le printemps et l'automne sont les périodes les plus favorables au développement de la végétation (Fig. 2).

Le sol du domaine présente une forte diversité en termes de composition pédologique. On trouve de nombreux sols dolomitiques, issus de la dégradation de la dolomie, et aussi des sols bruns sur calcaire, peu profond en présence d'un sous-sol très caillouteux. Ponctuellement, on trouve également des sols colluviaux profonds, notamment des dolines. Ces différents types de substrats sont responsables de fortes contraintes hydriques et minérales, ce qui affecte la composition floristique et la dynamique de la végétation.

2. DISPOSITIF EXPERIMENTAL

2.1. Répartition des plots choisis

Ce domaine, subdivisé en 18 parcs de plusieurs dizaines d'hectares, est soumis à trois pratiques de gestion agricole : (1) trois parcs sont fertilisés depuis 1978 pour deux d'entre eux (C1, C2) et depuis 1993 pour le troisième (C3) avec 65 kg.ha⁻¹ d'azote minéral tous les

Tableau 1. Récapitulatif des trois traitements étudiés, des parcelles associées et de la gestion pratiquée

| Traitement | Témoin (G-F-) | Natif (G+F-) | Fertile (G+F+) |
|---------------------|---------------|--------------|--------------------------|
| Parcelle | T | P6 ; P8 ; P9 | C1 ; C2 ; C3 |
| Pratique de gestion | Aucune | Pâturage | Fertilisation + Pâturage |

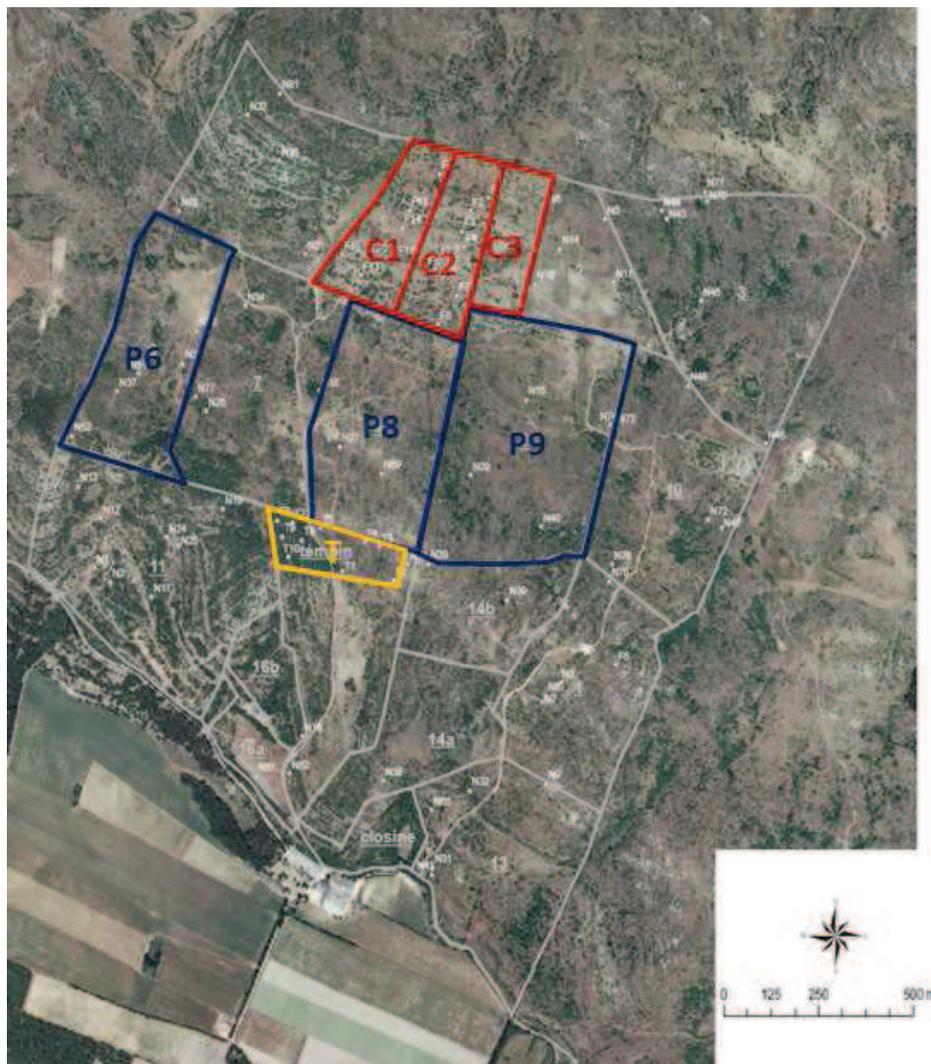


Figure 3. Plan du domaine INRA de La Fage à partir d'une photographie aérienne, et répartition spatiale des sept parcs considérés, représentant les trois types de pratiques de gestion. En rouge, les trois parcs du traitement fertile (C1, C2, C3), en bleu les trois parcs du traitement natif (P6, P8, P9), et en orange le parc du traitement témoin (T).

ans et $40 \text{ kg} \cdot \text{ha}^{-1}$ de phosphore tous les trois ans (arrêt de la fertilisation phosphatée depuis 2008), dans le but d'augmenter la production d'herbe et d'avancer le démarrage de la végétation. Ces parcs, correspondant au traitement dit 'fertile' (G+F+), sont également pâturés plus intensément ($0,61 \text{ kg} \cdot \text{kg}^{-1}$ représentant la proportion de biomasse annuelle produite qui est enlevée par la pâture) et précocement pour répondre aux besoins alimentaires des brebis et de leurs agneaux ; (2) les autres parcs du domaine sont pâturés moins intensément que le traitement G+F+ ($0,20 \text{ kg} \cdot \text{kg}^{-1}$) depuis 1972 mais non fertilisés. Ils constituent le traitement « natif » (G+F-) ; (3) depuis 1987, un parc est considéré comme abandonné car ni pâturé, ni fertilisé. Ce parc, est aussi appelé traitement « témoin » (G-F-). Parmi l'ensemble de ces parcs dont la surface varie entre 4,7 et 24,5 ha, nous nous sommes intéressés aux trois parcs du traitement G+F+ et au parc G-F-, et à trois parcs du traitement G+F- (Tableau 1 et Fig. 3). Les parcs du traitement G+F+ présentent une productivité moyenne annuelle de l'ordre de $524 \pm 41 \text{ g/m}^2$ alors que les parcs du traitement G+F- possèdent une faible productivité de $157 \pm 22 \text{ g/m}^2$ (pour la période de 1990–2004 ; Chollet *et al.* 2014).

Le choix du réseau de parcelles au sein du domaine provient d'une part de contraintes logistiques liées aux pratiques de gestion mises en place, et d'autre part de la connaissance approfondie de certaines d'entre elles par les études menées depuis plusieurs années sur des thématiques variées. Ce dispositif, qui manipule à la fois le niveau de ressources et de perturbations, permet de couvrir un fort gradient de situation au sein du site expérimental pour comprendre la réponse de ces prairies à des modifications de pratiques de gestion sur le long terme. Par ce suivi historique, des études diachroniques peuvent être menées, afin de reconstituer les variations temporelles de certaines propriétés, en lien avec les modifications de gestion connues.

Au sein de chaque traitement, des zones d'études d'environ 200 m^2 , appelées « plot », ont été définies. Ces plots ont été sélectionnés sur la base d'observations de la végétation à plusieurs périodes de l'année afin de couvrir différents types de cortèges floristiques, représentatifs de chaque traitement : soit trois plots par parc pour les traitements G+F+ et G+F-, et six plots pour le traitement G-F- (Fig. 4). Durant l'expérimentation, les plots du traitement G+F+ continuaient à être fertilisés et pâturés, et ceux du traitement G+F- à être uniquement pâturés. La caractérisation du sol et de la végétation de chacun de ces plots a eu lieu afin de déterminer les caractéristiques du gradient continu d'intensité de pâturage et de disponibilité en nutriments au travers des différents traitements, allant du traitement G-F-, en passant par le traitement G+F- et jusqu'au traitement G+F+.

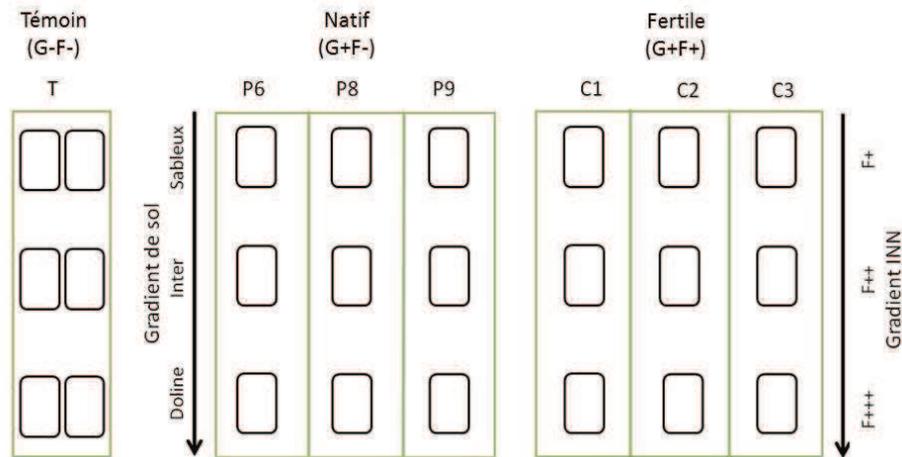


Figure 4. Schéma du dispositif expérimental. Chaque rectangle correspond à un plot.

Encadré 1. Indices de nutrition

L'indice de nutrition azoté (INN) donne une indication sur la limitation en azote pour la croissance d'un couvert végétal (Lemaire et Gastal 1997) et a été calculé à partir de l'équation suivante :

$$INN_{ech} (\%) = 100 \times \frac{N}{4.8 \times Biomasse^{-0.32}}$$

où N , la quantité d'azote des parties aériennes vivantes et $Biomasse$, la biomasse sèche ($t \cdot ha^{-1}$).

Lorsque les valeurs d'INN sont supérieures ou égales à 100%, l'azote est disponible pour la croissance des plantes alors qu'il est limitant lorsque le pourcentage est faible.

De la même manière que pour l'azote, un IN a été développé pour le phosphore. Il est basé sur la teneur en azote des parties aériennes vivantes (N) et la teneur en phosphore (P) d'un couvert de biomasse sèche (Duru 1997).

$$INP_{ech} (\%) = 100 \times \frac{P}{0.15 + 0.065 + N}$$

2.2. Caractérisation de la disponibilité en azote et en phosphore des plots

Un gradient de disponibilité en nutriments a été mis en évidence intra-traitement. Ce gradient avait été étudié au sein du traitement G+F- lors de précédentes thèses : d'un côté des sols sableux peu profonds et pauvres en ressources, et de l'autre des sols de doline profonds et riches en ressources. En revanche, ce type de gradient n'avait pas été mis en évidence au sein du traitement G+F+. Comme les sols rencontrés sont assez homogènes, nous nous sommes basés sur l'étude de la végétation en utilisant des indices de nutrition (IN) mesurés chaque année par l'INRA de Toulouse. Ces indices permettent de mesurer la limitation en nutriments de la végétation, en mesurant la biomasse et la teneur en éléments d'un couvert végétal (Encadré 1).

Des indices de nutrition azotée (INN) et phosphatée (INP) ont été calculés sur 21 plots (24 plots moins 3 plots du traitement G-F-) afin de mettre en évidence un gradient de fertilité couvrant l'ensemble des pratiques de gestion. Pour chaque plot, la végétation contenue dans des cages de 0,75 m² disposées à l'intérieur ou à proximité de chacun des plots a été collectée au pic de biomasse (printemps 2013). De retour au laboratoire, un tri du matériel végétal a été effectué afin de conserver uniquement la végétation verte de l'ensemble de la communauté. Ce matériel végétal a été broyé, puis les quantités d'N et P ont été déterminées avec la NIRS (spectrométrie dans le proche infrarouge) à partir des calibrations et appareils de mesure de l'INRA de Toulouse. Ces concentrations ont ensuite été utilisées afin de calculer les INN et INP de chaque plot à partir des équations présentées dans l'encadré 1.

Les résultats de ces analyses ont montré que les prairies pâturées et fertilisées (G+F+) possèdent une limitation en N et P supérieure à celle des prairies pâturées non fertilisées (G+F-) (Fig. 5). Un gradient de fertilité a été mis en évidence au sein des trois parcs fertilisés, permettant d'établir des groupements de plots. Ainsi, trois plots répartis entre les parcs C1, C2 et C3 du traitement G+F+ ont été rassemblés sous le terme « F+++ » lorsqu'ils possédaient les INN les plus élevés (63,2 à 70,4%), puis « F++ » pour les INN intermédiaires (54,6 à 60,5%) et enfin « F+ » pour les IN les plus bas (49,1 à 50,4%) (Fig. 5). Les valeurs d'IN du traitement G+F- étaient globalement inférieures à celles du G+F+, et ont montré une adéquation entre le gradient de fertilité et le gradient de sol précédemment mis en évidence par Pérez-Ramos *et al.* (2012) : trois plots répartis entre les parcs P6, P8 et P9 ont été regroupés sous le terme « Doline » pour les INN les plus élevés (40,8 à 79,8%), puis « Intermédiaire » pour les INN intermédiaires (17,1 à 34,4%) et enfin « Sableux » pour les plus faibles (17,4 à 18,0%) (Fig. 5). Seul le sol Doline présentait une végétation à niveau d'N

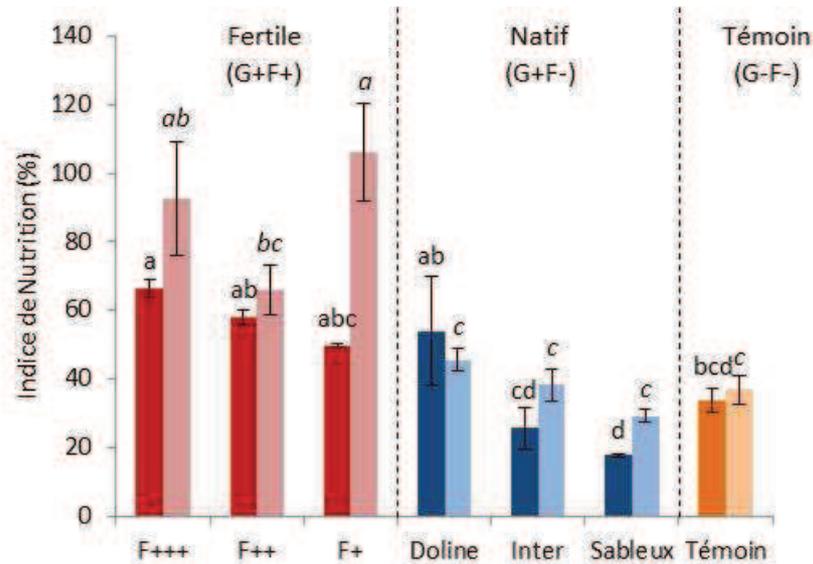


Figure 5. Indices de Nutrition Azoté (INN) et Phosphaté (INP) mesurés au sein de chaque plot et regroupés par niveau de fertilité. Les INN sont représentés en foncé et les INP en clair de la couleur correspondant à chaque traitement (rouge pour le traitement G+F+, bleu pour le traitement G+F- et orange pour le traitement G-F-). Les barres d'erreur correspondent aux erreurs standards.

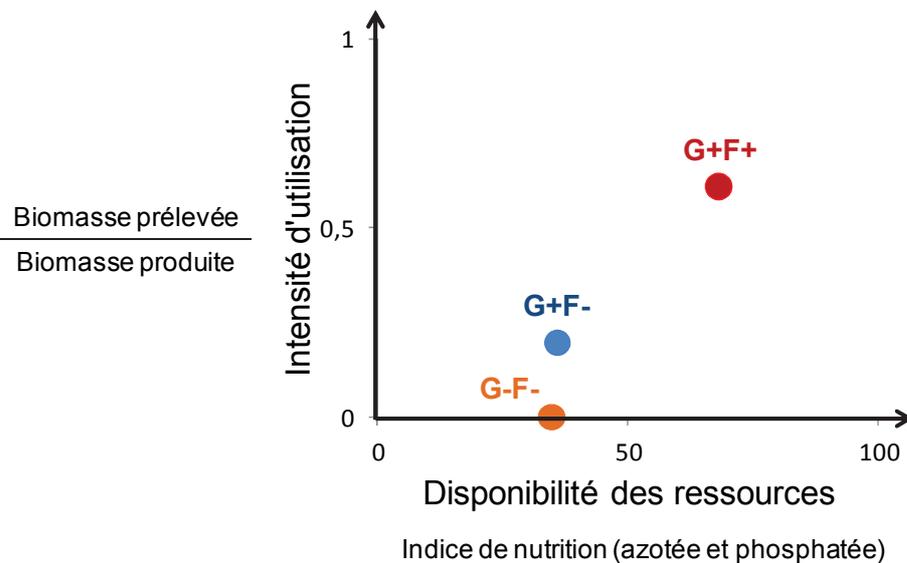


Figure 6. Positionnement des traitements fertile (G+F+), natif (G+F-) et témoin (G-F-) le long d'un gradient d'intensité d'utilisation, mesuré par le ratio entre la biomasse prélevée et produite de ces parcours, et d'un gradient de disponibilité en nutriments, mesuré par les indices de nutrition.

comparable au traitement G+F+. Le traitement témoin (G-F-) présentait des IN inférieurs à ceux du traitement G+F+, mais compris dans la gamme d'IN sur traitement G+F- (29,4 à 39,1%) (Fig. 5). Les mesures de disponibilité en nutriments par les indices de nutrition, combinées aux mesures d'intensité d'utilisation ont permis de distinguer les trois traitements étudiés (Fig. 6).

2.3. Caractérisation du sol

En plus de ces analyses de végétation, quatre carottages répartis à l'intérieur de chaque plot ont été effectués en février 2013 à l'aide d'une tarière de 5 cm de diamètre sur l'horizon de sol 0-10 cm. Ces échantillons ont été séchés à l'air libre, puis envoyés au laboratoire d'analyse des sols d'Arras (INRA) afin de caractériser la granulométrie, la teneur en C et N, le pH de l'eau, la teneur en calcaire et en phosphore, la capacité en échange cationique (CEC) et l'humidité. Ces analyses ont mis en évidence les faibles pH, teneur en CaCO₃ et les fortes teneurs en argile et CEC des sols du traitement G+F+, en comparaison avec les sols des traitements G+F- et G-F- (Tableau 2). Le traitement G+F+ est donc caractérisé par des sols très peu calcaires, à forte capacité de rétention d'eau, et dont l'acidité serait responsable d'une meilleure disponibilité en nutriments.

2.4. Espèces étudiées

A partir de relevés botaniques réalisés lors de précédentes études avec la méthode des points contact sur des lignes ou quadrats (Bernard-Verdier *et al.* 2012; Barkaoui *et al.* 2013; Chollet *et al.* 2014), 26 espèces ont été sélectionnées parmi les plus abondantes du domaine (Tableau 3). Elles représentent une large gamme de familles botaniques, de valeurs de traits et formes de croissance. Quelques espèces minoritaires présentes dans d'autres modalités ont également été intégrées pour permettre de tester la variabilité intra-spécifique sous l'effet de différentes pratiques de gestion.

En 2013, 16 espèces ont été étudiées en considérant uniquement les traitements G+F- et G+F+ (en blanc dans le Tableau 3). Parmi elles, six espèces étaient présentes uniquement dans le traitement G+F-, et six autres uniquement dans le traitement G+F+ et quatre réparties dans les deux traitements (*Bromopsis erecta*, *Pilosella officinarum*, *Potentilla tabernaemontani* et *Poterium sanguisorba*) (Tableau 3).

Tableau 2. Propriétés physico-chimiques dans les trois traitements (G-F-, G+F-, G+F+) : humidité, texture du sol (teneur gravimétrique en argile, limon, sable), teneur en C organique total, N total et matière organique (MO), pH de l'eau, teneur en carbonate de calcium (CaCO₃) et P (P₂O₅) et capacité d'échange cationique (CEC).

| Traitement | Plot | Humidité (g/100g) | Argile (g/kg) | Limon fin (g/kg) | Limon grossier (g/kg) | Sable fin (g/kg) | Sable grossier (g/kg) | C orga (g/kg) | N tot (g/kg) | MO (g/kg) | pH | CaCO ₃ (g/kg) | P (P ₂ O ₅) (g/kg) | CEC (cmol+/kg) |
|-------------------|------|----------------------|------------------|---------------------|--------------------------|---------------------|--------------------------|------------------|-----------------|--------------|------|-----------------------------|--|-------------------|
| Témoïn (G-F-) | 1 | 10,1 | 56,0 | 21,0 | 23,0 | 423 | 477 | 33,6 | 2,30 | 58,0 | 8,10 | 908 | 0,01 | 7,35 |
| | 2 | 33,2 | 377 | 248 | 90 | 212 | 73,0 | 55,1 | 4,20 | 95,0 | 8,00 | 343 | 0,01 | 24,1 |
| | 3 | 28,7 | 185 | 255 | 34 | 224 | 302 | 63,5 | 5,69 | 110 | 8,00 | 564 | 0,01 | 20,0 |
| Natif (G+F-) | 4 | 28,1 | 189 | 262 | 46 | 293 | 210 | 58,2 | 5,15 | 101 | 7,97 | 549 | 0,01 | 19,7 |
| | 5 | 18,2 | 119 | 65 | 29 | 117 | 670 | 55,4 | 3,51 | 95,9 | 8,01 | 683 | 0,011 | 14,3 |
| | 6 | 20 | 137 | 99 | 38 | 243 | 483 | 68,9 | 4,20 | 119 | 8,10 | 603 | 0,011 | 13,2 |
| | 7 | 53,6 | 162 | 389 | 119 | 211 | 119 | 93,5 | 8,86 | 162 | 7,96 | 338 | 0,017 | 31,6 |
| | 8 | 28,3 | 178 | 177 | 57 | 523 | 65 | 76,0 | 5,48 | 131 | 8,03 | 542 | 0,014 | 20,1 |
| | 9 | 37,6 | 190 | 316 | 125 | 303 | 66 | 87,5 | 7,43 | 151 | 7,89 | 333 | 0,019 | 25,9 |
| | 10 | 35,1 | 235 | 417 | 107 | 165 | 76 | 65,3 | 4,91 | 113 | 7,96 | 217 | 0,015 | 26,7 |
| | 11 | 37,7 | 248 | 452 | 142 | 80 | 78 | 67,2 | 5,76 | 116 | 7,66 | 124 | 0,017 | 28,3 |
| | 12 | 40,5 | 311 | 462 | 119 | 71 | 37 | 70,2 | 6,02 | 121 | 7,55 | 85 | 0,015 | 31,2 |
| | 13 | 36,7 | 536 | 333 | 70 | 33 | 28 | 54,4 | 4,76 | 94,1 | 7,22 | <1 | 0,028 | 27,7 |
| Fertile (G+F+) | 14 | 39,2 | 466 | 363 | 71 | 47 | 53 | 65,3 | 5,94 | 113 | 7,41 | 7 | 0,045 | 30,0 |
| | 15 | 39,7 | 350 | 444 | 125 | 44 | 37 | 68,9 | 6,35 | 119 | 7,46 | 17 | 0,05 | 32,9 |
| | 16 | 41,8 | 631 | 285 | 50 | 38 | 23 | 57,3 | 4,65 | 99,1 | 7,67 | 53 | 0,018 | 30,4 |
| | 17 | 32,3 | 445 | 315 | 64 | 64 | 112 | 60,3 | 4,22 | 104 | 7,84 | 37 | 0,037 | 23,5 |
| | 18 | 36,2 | 599 | 168 | 36 | 42 | 155 | 65,5 | 5,17 | 113 | 6,90 | 3 | 0,039 | 27,6 |
| | 19 | 41 | 382 | 455 | 108 | 37 | 18 | 66,0 | 6,40 | 114 | 7,44 | 14 | 0,111 | 34,3 |
| | 20 | 34,1 | 465 | 315 | 79 | 46 | 95 | 51,4 | 4,09 | 88,9 | 7,80 | 66 | 0,027 | 24,5 |
| | 21 | 38 | 517 | 297 | 56 | 45 | 85 | 62,2 | 5,75 | 108 | 7,25 | 4 | 0,035 | 31,9 |

En 2014, l'échantillonnage a été mené de façon à permettre un changement d'échelle (espèce à la communauté), ce qui a nécessité une augmentation du nombre d'espèce récoltées pour permettre une meilleure représentation de la communauté. De plus, afin de comparer les communautés entre les trois traitements, l'échantillonnage a été étendu au traitement G-F-. Lorsque les espèces étudiées en 2013 étaient présentes dans le traitement G-F-, elles ont alors été récoltées selon leur répartition, et 10 espèces ont été ajoutées à la liste initiale pour permettre une meilleure représentation de ces communautés (en gris dans le Tableau 3).

3. DIGESTIBILITE DES ESPECES

3.1. Echantillonnage selon les organes et le stade de développement des espèces

Afin de prendre en compte la variation temporelle de la digestibilité, les récoltes de la biomasse verte des 16 espèces ont eu lieu à deux dates de l'année sur la base du calendrier de pâturage et de la phénologie des plantes : une première récolte au début de la croissance végétative, soit mi-avril pour le traitement G+F+ (juste avant le premier passage des brebis) et fin avril pour le traitement G+F- (Fig. 7A) ; et une deuxième récolte au pic de biomasse, soit fin mai pour le traitement G+F+ et mi-juin pour le traitement G+F- (juste avant le second passage des brebis en G+F+ et le premier passage des brebis en G+F-) (Fig. 7B).

Les récoltes comprenaient entre 30 et 150 individus (l'objectif étant de réunir au moins 4 g de masse sèche par espèce et par organe, nécessaires à la suite des mesures). Les individus sélectionnés devaient être sans dommage apparent, et ils étaient immédiatement disposés dans du papier sopalin humidifié par de l'eau distillée dans un sachet plastique, et placés dans une glacière en attendant le retour au laboratoire où les sachets étaient alors conservés au froid à 4°C (au maximum sept jours). C haque échantillon a été trié de manière à séparer les feuilles (limbe et parfois gaine pour les poacées), tiges et parties reproductrices (fleurs et fruits) (Fig. 7C), puis séché à l'étuve à 60°C pendant 72 h. Ces récoltes ont représenté au total 469 échantillons de différents organes appartenant aux 16 espèces réparties sur les 18 plots à deux dates de l'année.

Tableau 3. Liste des espèces étudiées et localisation dans chaque traitement le long du gradient de fertilité. Les 16 espèces en blanc ont été échantillonnées en 2013 pour répondre à des questions à échelle de l'espèce et les espèces en gris ont été intégrées en 2014 pour répondre à des questions à l'échelle de la communauté.

| Espèce | Famille botanique | Forme de croissance | Témoïn (G-F-) | | | Natif (G+F-) | | | Fertile (G+F+) | | |
|--------------------------------------|-------------------|---------------------|---------------|---|---|--------------|---|---|----------------|-----|------|
| | | | S | I | D | S | I | D | F+ | F++ | F+++ |
| <i>Anthyllis vulneraria</i> | Fabacées | Rosette | x | | | x | x | x | | | |
| <i>Aphyllantes monspeliensis</i> | Asparagacées | Graminoïde | | | x | | | | | | |
| <i>Brachypodium pinnatum</i> | Poacées | Graminoïde | | | | | x | x | | | |
| <i>Bromopsis erecta</i> | Poacées | Graminoïde | x | x | | x | x | x | x | x | x |
| <i>Bromus hordeaceus</i> | Poacées | Graminoïde | | | | | | | | | x |
| <i>Bromus sterilis</i> | Poacées | Graminoïde | | | | | | | | | x |
| <i>Capsella bursa-pastoris</i> | Brassicacées | Rosette | | | | | | | x | | x |
| <i>Carex humilis</i> | Cypéracées | Graminoïde | x | | x | x | x | x | | | |
| <i>Coronilla minima</i> | Fabacées | Tige érigée | | | | | x | | | | |
| <i>Erodium cicutarium</i> | Géraniacées | Rosette | | | | | | | x | x | x |
| <i>Festuca christianii-bernardii</i> | Poacées | Graminoïde | x | x | | x | x | | | | |
| <i>Geranium molle</i> | Géraniacées | Tige érigée | | | | | | | x | x | x |
| <i>Helianthemum apenninum</i> | Cistacées | Tige érigée | | | | x | x | | | | |
| <i>Helianthemum canum</i> | Cistacées | Tige érigée | | | | x | x | | | | |
| <i>Hippocrepis comosa</i> | Fabacées | Tige érigée | | | x | | | | | | |
| <i>Lotus corniculatus</i> | Fabacées | Tige érigée | | | | | | | | | x |
| <i>Ononis striata</i> | Fabacées | Tige érigée | | | | | x | | | | |
| <i>Pilosella officinarum</i> | Astéracées | Rosette | | | | | x | x | | x | x |
| <i>Plantago lanceolata</i> | Plantaginacées | Rosette | | | | | | | x | x | x |
| <i>Poa bulbosa</i> | Poacées | Graminoïde | | | | | | | x | x | x |
| <i>Potentilla tabernaemontani</i> | Rosacées | Tige érigée | | | | x | x | x | x | x | |
| <i>Poterium sanguisorba</i> | Rosacées | Rosette | | | | x | x | x | | | x |
| <i>Stipa pennata</i> | Poacées | Graminoïde | x | | | x | x | | | | |
| <i>Trifolium repens</i> | Fabacées | Tige érigée | | | | | | | | | x |
| <i>Veronica arvensis</i> | Plantaginacées | Tige érigée | | | | | | | x | x | x |
| <i>Vulpia myuros</i> | Poacées | Graminoïde | | | | | | | | | x |

3.2. Estimation de la digestibilité et autres composantes de qualité du fourrage

Après le tri, les échantillons de végétation ont été broyés en utilisant un broyeur centrifuge ZM100 avec une grille d'1 mm. La digestibilité et les composantes de qualité du fourrage telles que la teneur en azote ou la teneur en fibres ont été estimées en utilisant la spectrométrie en proche infrarouge (Encadré 2) dans des cellules rondes équipées d'un verre en quartz (Fig. 8A). Les spectres de réflectance ont été collectés *via* un spectromètre FOSS Nirsystem 6500 (FOSS Nirsystems, Silver Spring, MD, USA) (Fig. 8B), représentant une gamme comprise entre 400 et 2500 nm. Ces mesures ont eu lieu en collaboration avec le CIRAD de Baillarguet qui possède les appareils de mesure et les calibrations nécessaires aux prédictions. Chaque échantillon a été passé deux fois au NIRS pour obtenir la moyenne des deux spectres, ou quatre fois si les sorties des deux premiers passages étaient différents. Avant chaque prédiction, il a été vérifié que la digestibilité de l'échantillon pouvait être prédite à partir des calibrations existantes au CIRAD. Lorsque qu'un échantillon était situé hors des gammes de calibration, des analyses de référence ont été menées. 24 échantillons représentatifs de notre base de données et mal prédits ont été analysés chimiquement, afin d'augmenter la gamme de calibration du CIRAD et donc améliorer leur prédiction.

Les calibrations ont été effectuées en utilisant des régressions partielles de moindres carrés avec WINISI software (Infrasoft International, Port Matilda, PA, USA). Ces spectres de sortie prédisent des proxys de la digestibilité de la matière sèche (g.kg^{-1}) mesurée par la méthode pepsine-cellulase de Aufrère *et al.* (2007), la teneur en azote (NC) mesurée par la méthode Kjeldahl (g.kg^{-1}), les composés structuraux des parois cellulaires comme les teneurs en lignine sulfurique (ADL ; %), en fibres insolubles au détergent acide (ADF ; %) et en fibres insolubles au détergent neutre (NDF ; %) mesurées par la méthode de détergente séquentielle de Van Soest avec un prétraitement amyolytique et protease (Van Soest *et al.* 1991).

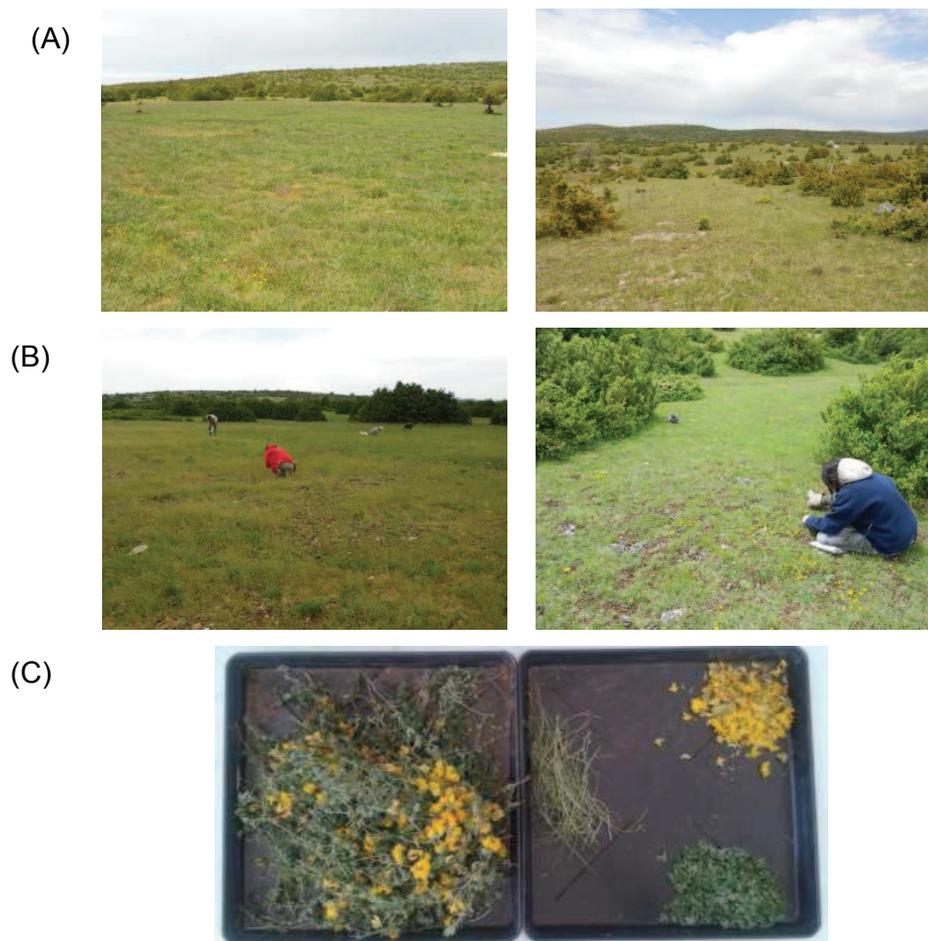


Figure 7. Etat de la végétation lors des récoltes du matériel vert (A) à la date 1 dans le traitement G+F+ et G+F- ; (B) à la date 2 dans le traitement G+F+ et G+F- ; (C) Séparation des différents organes lors du tri en laboratoire.

4. DECOMPOSABILITE DES LITIERES DES ESPECES

4.1. Echantillonnage des différents organes

La récolte de la litière des feuilles et des tiges appartenant aux 16 espèces a eu lieu entre juin et septembre 2013, en fonction de l'état de sénescence des organes de chaque espèce, dans les traitements G+F+ et G+F- (Fig. 9A). La litière de chaque espèce a été collectée selon leur répartition dans les différents plots (Tableau 3), directement sur la plante. Les feuilles et tiges mortes ou sénescentes étaient soigneusement nettoyées, stockées dans des pochettes en papier et mises à sécher à l'étuve à 40°C avant le début de l'expérimentation de décomposition.

Des échantillons composites ont été constitués pour un même organe et une même espèce de manière à former quatre réplicats selon les groupements effectués avec le gradient de fertilité s'appuyant sur les INN (soit trois groupes pour le traitement G+F- et trois groupes pour le traitement G+F+ ; cf. section 2.2). Entre 0,5 et 2 g d'échantillon de litière séchée ont été pesés exactement et mis dans des sacs de litière (litterbag) à maille de 2 mm avec quatre répétitions par regroupement (Northern Mesh, Oldham, UK).

4.2. Mesure de la décomposabilité des litières

L'expérience de décomposition a eu lieu dans des conditions contrôlées *via* l'utilisation de microcosmes. Ce sont des analogues des écosystèmes naturels qui permettent d'étudier la décomposition de la litière en contrôlant la température et l'humidité sous des conditions similaires de sols et de populations de décomposeur, permettant ainsi d'extrapoler la décomposition qui aurait lieu *in situ* (Taylor et Parkinson 1988). Ces microcosmes correspondant à des cylindres en PVC de 15 cm de diamètre sur 15 cm de hauteur, fermés en haut par un couvercle et en bas par un fond scellé percé d'un orifice obstrué par un bouchon (Fig. 9B). A environ 2 cm du fond, une grille divise l'intérieur en deux : un espace supérieur d'une capacité de 1,5 L sur lequel 1 kg de terre (identique pour tous les microcosmes) est placé et une chambre de drainage inférieure. Le sol était un mélange de 4:1 de sol minéral et d'un horizon organique de surface prélevé au terrain d'expérience du CEFÉ. Le sol a été arrosé pour atteindre 80% de sa capacité au champ. Puis afin de maintenir la teneur en eau constante, les microcosmes ont été pesés chaque semaine et la quantité d'eau manquante ajoutée pour remplacer celle évaporée.

Encadré 2. Méthodes de mesures de la digestibilité

La digestibilité correspond à la proportion de matière sèche, matière organique et nutriments absorbés durant le passage dans le tube digestif des herbivores (Allen *et al.* 2011). Il existe différentes méthodes pour la mesurer, et notamment les suivantes :

Méthode *in vivo*

C'est la méthode la plus directe qui est menée sur l'animal. Elle détermine la digestibilité apparente comme la différence entre la matière sèche ingérée et la matière sèche excrétée, sous l'hypothèse que la masse perdue a été digérée (Gibson 2009). Cette méthode est très coûteuse et nécessite un long dispositif expérimental (Andrés *et al.* 2005).

Méthode *in vitro*

Elle est basée sur le principe du lien entre digestibilité et teneur en constituants pariétaux et matières azotées, responsables de la teneur en parois indigestibles (Jarrige et Minson 1964; Baumont *et al.* 2007). C'est une méthode qui permet d'estimer la digestibilité en laboratoire, soit par voie biologique après récupération du contenu digestif des ruminants étudiés (Terry et Tilley 1964), soit par voie enzymatique après une attaque par la pepsine puis la cellulase, enzymes présentes dans le rumen des herbivores (Aufrère 1982). Cette dernière méthode a l'avantage d'être facile à mettre en œuvre (pas d'inoculum), répétable, reproductible mais aussi peu coûteuse, et applicable aux prairies permanentes (Aufrère *et al.* 2007).

Spectrométrie dans le proche infrarouge (NIRS)

Le principe de cette méthode repose sur le scan d'échantillons par un rayonnement dans la gamme du proche infrarouge, qui interagit avec les caractéristiques chimiques (les liaisons entre molécules organiques) et physiques (taille des particules) de l'échantillon (Stuth *et al.* 2003). L'intensité de l'absorption sélective de la lumière par les liaisons chimiques est proportionnelle à leur concentration (Boever *et al.* 1994) et les longueurs d'onde réémises fournissent un spectre (Stuth *et al.* 2003). Des équations de calibration mises en place entre les données de référence et celles du spectre permettent ensuite de retracer l'information chimique issue des spectres afin de quantifier les constituants de l'échantillon, et donc déterminer la digestibilité sans avoir à effectuer la méthode d'analyse de référence en laboratoire (Boever *et al.* 1994; Foley et Lawler 1998; Stuth *et al.* 2003). Cette méthode est applicable à la fois sur le tissu végétal ou sur les fécès (Stuth *et al.* 2003). Elle présente l'avantage d'être rapide, non destructive, sans utilisation d'agents chimiques ni polluants (Boever *et al.* 1994; Foley et Lawler 1998; Stuth *et al.* 2003), et peu coûteuse (Foley et Lawler 1998). Une relation très forte entre la digestibilité prédite par la NIRS et la digestibilité mesurée *in vivo* (Boever *et al.* 1994) ou *in vitro* (Andrés *et al.* 2005) a été mise en évidence. D'autres composantes de la qualité de l'herbage telles que la teneur en protéines, en fibres (NDF, ADF et ADL), en cellulose brute (Givens *et al.* 2000; Stuth *et al.* 2003; Gibson 2009) peuvent être prédits par la NIRS.

Chaque litterbag contenant soit de la litière de feuille, soit de la litière de tige pour les 16 espèces (Fig. 9C) a été déposé à la surface d'un microcosme (Fig. 9D). Après huit semaines (équivalent à 2 ans de décomposition *in situ*) d'incubation dans le noir à 22°C en moyenne, les litterbags ont été séchés à l'étuve pendant 48 h à 60°C. Puis ils ont été ouverts afin de récupérer le matériel restant (Fig. 9E). Les feuilles et tiges ont été soigneusement nettoyées et pesées afin de déterminer le pourcentage de perte de masse à partir de la différence entre la masse de litière initiale et finale.

5. TRAITS FONCTIONNELS

5.1. Traits morpho-anatomiques

Le rapport feuille/tige a été estimé à partir du matériel végétal récolté pour les mesures de digestibilité (soit sur l'ensemble d'individus variant entre 30 et 150 selon les espèces). Il correspond au rapport entre la masse sèche des feuilles sur la masse sèche des tiges collectées.

La teneur en matière sèche (DMC) des différents organes a été déterminée sur 12 individus par espèce, sans dommage apparent, répartis au sein de chaque niveau de fertilité. Ces individus ont été récoltés au même moment que l'échantillonnage effectué pour déterminer la digestibilité, soit à deux dates de l'année (cf. section 3.1). Ils étaient immédiatement placés dans un tube à essai avec de l'eau distillée dans une glacière. De retour au laboratoire, ces tubes ont été stockés à 4°C au minimum 6 h pour assurer leur réhydratation complète (cf. Garnier *et al.* 2001). La dernière feuille mature, la tige et les parties reproductrices de chaque individu ont été séparées, puis pesées afin d'obtenir leur masse fraîche. Ces échantillons ont été mis à l'étuve durant 72 h à 60°C afin d'obtenir leur masse sèche et calculer leur teneur en matière sèche (ratio entre la masse sèche et la masse fraîche).

5.2. Traits chimiques

La teneur en C et N de chacun des organes a été déterminée sur le matériel ayant servi aux mesures de DMC, soit sur 12 individus par espèce répartis au sein de chaque

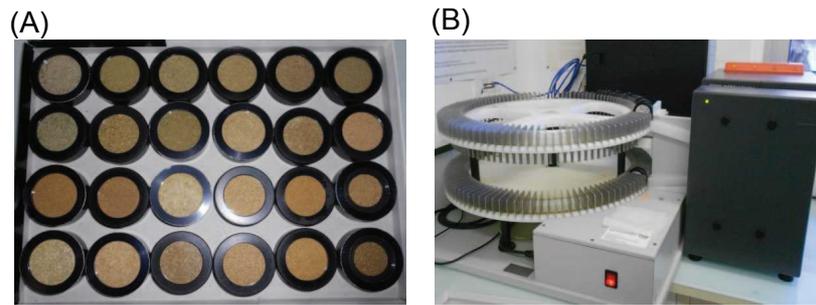


Figure 8. (A) Plateau de 24 cellules prêtes pour le passage au NIRS ; (B) Spectromètre dans le proche infrarouge en cours d'acquisition de données.

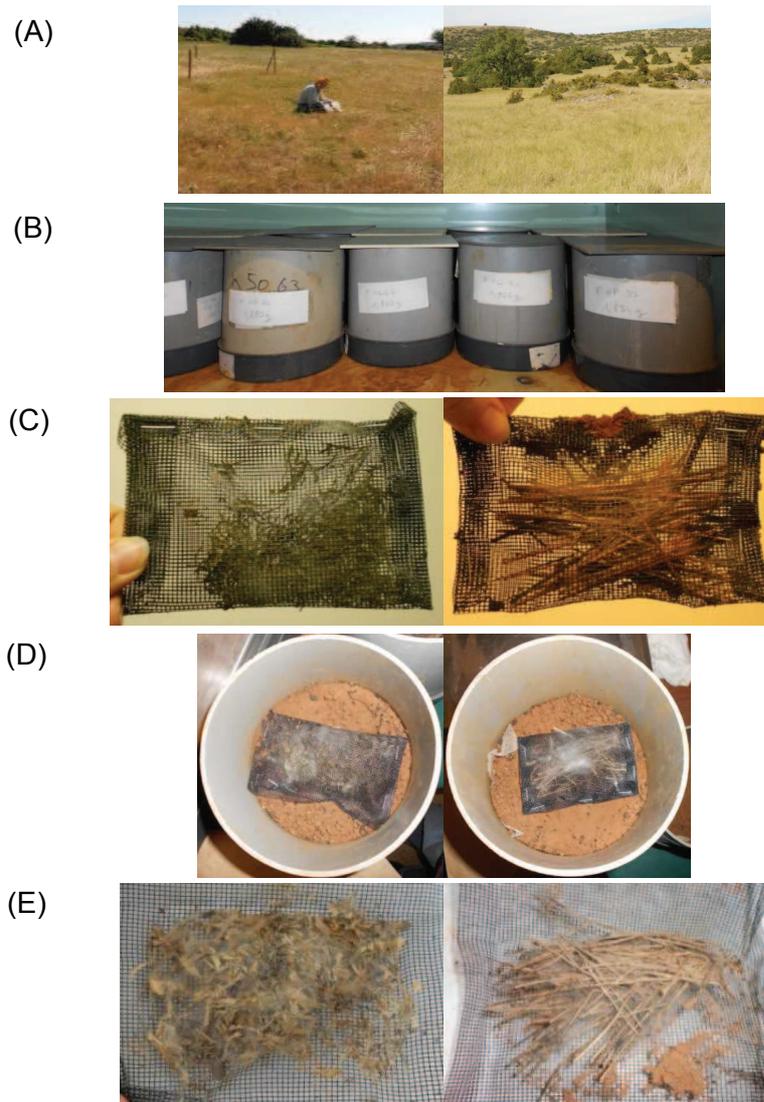


Figure 9. (A) Etat de la végétation lors des récoltes de la litière dans le traitement G+F+ et G+F- ; (B) Etagère de microcosmes ; (C) Litterbags contenant des feuilles ou des tiges ; (D) Litterbags contenant des feuilles ou des tiges à l'intérieur d'un microcosme après huit semaines d'incubation ; (E) Litterbags ouverts après huit semaines de décomposition.

niveau de fertilité. Des groupements ont été nécessaires pour obtenir une quantité de matériel suffisante pour les analyses. D'autres mesures des teneurs en C, N et P ont eu lieu sur l'ensemble des feuilles et tiges échantillonnées pour les prédictions à la NIRS de la qualité de l'herbage. La végétation récoltée comprend des feuilles ou tiges de différents âges. Ces mesures ont également été effectuées sur les feuilles et tiges de litière avant décomposition. Les teneurs en C et N ont été mesurées par chromatographie en phase gazeuse (analyseur élémentaire Flash EA1112 Series (NC Soil analyzer), Thermofilligan, Milan, Italie). Les différents composés présents dans chaque échantillon sont séparés en fonction de leur affinité spécifique après une combustion complète, permettant ainsi de déterminer la teneur en C et N par l'étude des deux pics indiqués sur le chromatogramme. Le P a été déterminé colorimétriquement avec un autoanalyseur (Grimshaw *et al.* 1989), dont la concentration dépend de l'intensité de coloration obtenue.

Afin de caractériser la défense des plantes au pâturage, la teneur en tannins condensés contenus dans le matériel vert et la litière a été mesurée à partir du matériel végétal ayant servi à la détermination de la qualité de l'herbage (passage NIRS) et à partir de la litière avant décomposition. Une quantité déterminée de chaque échantillon est mise en présence d'un solvant acétone/eau (70/30) et passée au vortex puis aux ultra-sons afin de récupérer le surnageant. Ce dernier est ensuite mis au contact d'une solution de butanol/HCl (95 mL de butanol pour 5 mL d'HCl) et d'un réactif ferrique à 2% ($\text{FeNH}_4(\text{SO}_4)$) pour déterminer son absorbance à 550 nm.

6. ECHELLE DE LA COMMUNAUTE

6.1. Relevés botaniques et échantillonnage de la biomasse verte

Des relevés botaniques associés à des récoltes du matériel végétal vert ont été menés à l'échelle des communautés au pic de biomasse (printemps 2014). Des quadrats de 0,75 m² (Fig. 10A, B) ont été positionnés sur les différents plots du domaine et dans les trois traitements (Fig. 4), soit 24 relevés. Ils ont été disposés sur l'emplacement même des cages ayant servi aux mesures des IN afin d'étudier une végétation non consommée par les brebis. Ces relevés, effectués avec la méthode de points contacts (81 points au total par quadrat), ont permis de déterminer les espèces représentant 80% de la biomasse contenue

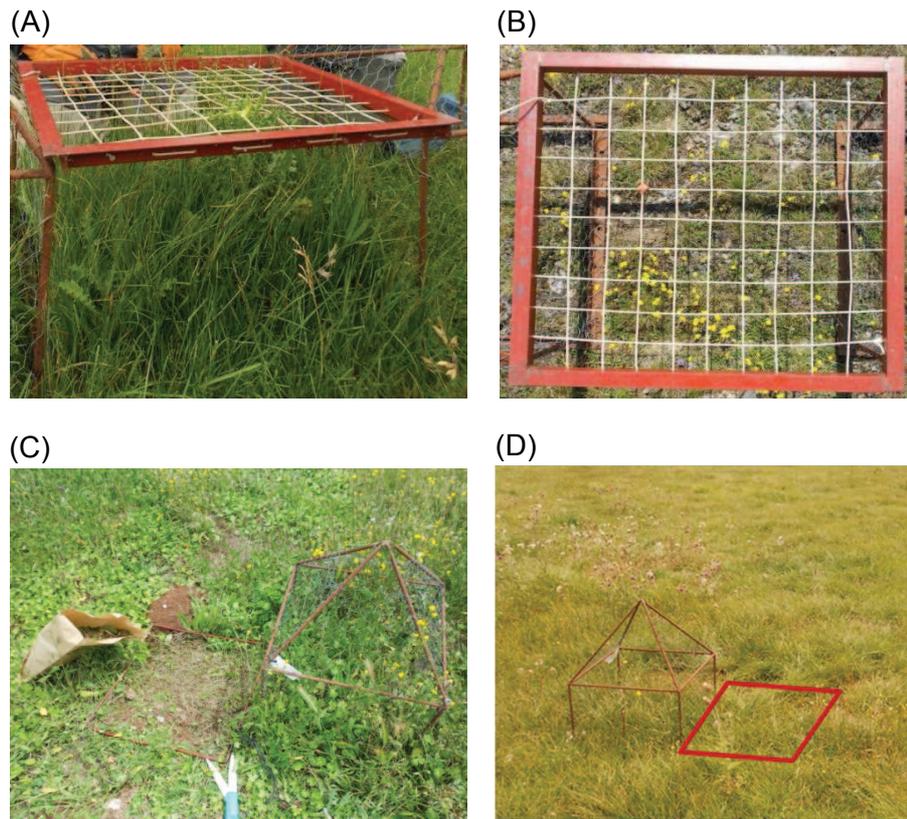


Figure 10. Quadrat pour les relevés botaniques au pic de biomasse (A) au sein du traitement fertile (G+F+) et (B) du natif (G+F-) ; (C) Récolte de la végétation sur la surface de relevé botanique pour les mesures de digestibilité (D) et à côté de cette surface pour les mesures de décomposabilité.

dans chaque quadrat. Une fois un relevé botanique terminé, la végétation contenue dans le quadrat était collectée à 2 cm du sol (Fig. 10C). La litière a été triée afin de ne conserver que la végétation verte. Puis chaque récolte a été séchée à l'étuve pendant 72 h à 60°C, et broyée afin d'estimer la qualité de l'herbage de chacune de ces communautés (digestibilité, teneur en fibres et en N).

6.2. Echantillonnage des litières

En août 2014, soit au pic de sénescence, des quadrats 0,75 m² ont été positionnés à côté des zones de collectes du matériel végétal vert (Fig. 4 et 10D). La totalité de la végétation, en majorité sous forme de litière pour les différents organes, a été collectée. De retour au laboratoire, le matériel végétal de ces 24 prélèvements a été trié afin de ne conserver que la litière de la communauté, tout organe confondu, puis mis à sécher à l'étuve. La litière de chaque communauté a ensuite été divisée en quatre sous-échantillons afin de former quatre répétitions, soit quatre litterbags par niveau de fertilité. A l'automne 2014, une expérimentation de décomposition des litières a été menée pour déterminer la décomposabilité de chacune de ces communautés, sous l'effet de différentes pratiques de gestion et de niveau de fertilité (cf. section 4.2).

6.3. Digestibilité et traits pondérés

Les moyennes pondérées sur les communautés (CWM) ont été utilisées pour calculer les valeurs moyennes de digestibilité de chaque communauté, à partir des différents organes (Garnier *et al.* 2004) :

$$CWM_{digestibilité_{organe}} = \sum_{i=1}^s p_i \times digesti_i$$

où s est le nombre d'espèces de la communauté, p_i est l'abondance relative de l'espèce i et $digesti_i$ correspond à la valeur de digestibilité de l'espèce i (mesurées en 2013 ou 2014 selon l'espèce (cf. Tableau 3)). Les valeurs de digestibilité de chaque espèce représentant une partie des 80% de la biomasse de la végétation contenue dans un quadrat ont été pondérées par l'abondance relative des espèces obtenue à partir des relevés botaniques.

Les CWM de la digestibilité ont également été calculés à l'échelle de la plante entière en utilisant le pourcentage des organes a pour les feuilles, b pour les tiges et c pour les

Tableau 4. Récapitulatif du matériel et méthode de la thèse pour les trois chapitres de la thèse.

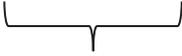
| Chapitre de la thèse | Echelle | Matériel | Organe | Propriété écosystémique | Traits et composantes de qualité |
|----------------------|------------|----------|---|-------------------------|----------------------------------|
| Chapitre 1 | Espèce | Vert | Feuille | Digestibilité | DMC |
| | | | Tige | | NDF |
| | | | Partie reproductrice | | NC |
| Chapitre 2 | Espèce | Vert | Feuille | Digestibilité | DMC |
| | | Litière | Tige | Décomposabilité | NDF |
| | | | | | NC, P |
| | | | | | Tannins |
| Chapitre 3 | Communauté | Vert | Feuille | Digestibilité | DMC |
| | | Litière | Tige | Décomposabilité | NDF |
| | | | Partie reproductrice (→Plante entière) | | NC |

parties reproductrices moyennée par pratique de gestion, selon l'équation suivante :

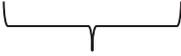
$$CWM_{digestibilité; plante\ entière} = \sum_{i=1}^S ((a_i \times digesti_i) + (b_i \times digesti_i) + (c_i \times digesti_i)) \times p_i$$



feuille



tige



partie reproductrice

Ces calculs ont aussi été effectués pour les traits fonctionnels : la digestibilité $digesti_i$ a été remplacée par les valeurs de traits $trait_i$ (NC, NDF et DMC) afin d'obtenir un CWM des traits au niveau de l'organe et de la plante entière.

7. RECAPITULATIF DU MATERIEL ET METHODES POUR LES CHAPITRES DE LA THESE

Un récapitulatif du matériel et méthodes pour les trois chapitres de la thèse est présenté dans le tableau 4. A chaque chapitre est associé le niveau d'organisation étudié, le matériel végétal récolté, l'organe considéré et les mesures des propriétés et traits effectuées.

REFERENCES

- Allen VG, Batello C, Berretta EJ, Hodgson J, Kothmann M, Li X, Mclvor J, Milne J, Morris C, Peeters A, Sanderson M. 2011. An international terminology for grazing lands and grazing animals. *Grass and Forage Science* 66:2–28.
- Andrés S, Giráldez JF, López S, Mantecón ÁR, Calleja A. 2005. Nutritive evaluation of herbage from permanent meadows by near-infrared reflectance spectroscopy: 1. Prediction of chemical composition and *in vitro* digestibility. *Journal of the Science of Food and Agriculture* 85:1564–1571.
- Aufrère J. 1982. Etude de la prévision de la digestibilité des fourrages par une méthode enzymatique. *Annales de Zootechnie* 31:111–130.
- Aufrère J, Baumont R, Delaby L, Peccatte JR, Andrieu J, Andrieu JP, Dulphy JP. 2007. Prévision de la digestibilité des fourrages par la méthode pepsine-cellulase. Le point sur les équations proposées. *INRA Productions Animales* 20:129–136.
- Barkaoui K, Bernard-Verdier M, Navas ML. 2013. Questioning the reliability of the point intercept method for assessing community functional structure in low-productive and highly diverse mediterranean grasslands. *Folia Geobotanica* 48:393–414.

- Baumont R, Dulphy JP, Sauvant D, Meschy F, Aufrère J, Peyraud J-L. 2007. Valeur alimentaire des fourrages et des matières premières : tables et prévision. *Alimentation des ruminants. Besoins des animaux et valeur des aliments*. Versailles: Edition Quae, 149–179.
- Bernard-Verdier M, Navas ML, Vellend M, Violle C, Fayolle A, Garnier E. 2012. Community assembly along a soil depth gradient: contrasting patterns of plant trait convergence and divergence in a Mediterranean rangeland. *Journal of Ecology* 100:1422–1433.
- Boever JL, Van Waes J, Cottyn BG, Boucque C V. 1994. The prediction of forage maize digestibility by near infrared reflection spectroscopy. *Netherlands Journal of Agricultural Science* 42:105–113.
- Chollet S, Rambal S, Fayolle A, Hubert D, Foulquié D, Garnier E. 2014. Combined effects of climate, resource availability, and plant traits on biomass produced in a Mediterranean rangeland. *Ecology* 95:737–748.
- Duru M. 1997. Leaf and stem *in vitro* digestibility for grasses and dicotyledons of meadow plant communities in spring. *Journal of the Science of Food and Agriculture* 74:175–185.
- Fayolle A. 2008. Structure des communautés de plantes herbacées sur les Grands Causses : stratégies fonctionnelles des espèces et interactions interspécifiques. *Thèse*.
- Foley WJ, Lawler I. 1998. Ecological applications of near infrared reflectance spectroscopy - a tool for rapid , cost-effective prediction of the composition of plant and animal tissues and aspects of animal performance. *Oecologia* 116:293–305.
- Garnier E, Cortez J, Billès G, Navas ML, Roumet C, Debussche M, Laurent G, Blanchard A, Aubry D, Bellmann A, Neill C, Toussaint JP. 2004. Plant functional markers capture ecosystem properties during secondary succession. *Ecology* 85:2630–2637.
- Garnier E, Shipley B, Roumet C, Laurent G. 2001. A standardized protocol for the determination of specific leaf area and leaf dry matter content. *Functional Ecology* 15:688–695.
- Gibson DJ. 2009. *Grasses & grassland ecology*. New York: Oxford University Press.
- Givens DI, Owen E, Axford RFE, Omed HM. 2000. *Forage evaluation in ruminant nutrition*. Wallingford, Oxfordshire: CAB International.
- Grimshaw HM, Allen SE, Parkinson JA. 1989. Nutrient elements. In: *Chemical Analysis of Ecological Materials*. Oxford: Halsted Press, 81–159.
- Jarrige R, Minson DJ. 1964. Digestibilité des constituants du ray-grass anglais et du dactyle S 37, plus spécialement des constituants glucidiques. *Annales de Zootechnie* 13:117–150.
- Lemaire G, Gastal F. 1997. N uptake and distribution in plant canopies. In: *Diagnosis of the Nitrogen Status in Crops*. Berlin, Heidelberg: Springer, 3–43.
- Molenat G, Foulquié D, Autran P, Bouix J, Hubert D, Jacquin M, Bocquier F, Bibe B. 2005. Pour un élevage ovin allaitant performant et durable sur parcours : un système expérimental sur le Causse du Larzac. *INRA Production Animale* 18:323–338.
- Pérez-Ramos IM, Roumet C, Cruz P, Blanchard A, Autran P, Garnier E. 2012. Evidence for a ‘plant community economics spectrum’ driven by nutrient and water limitations in a Mediterranean rangeland of southern France. *Journal of Ecology* 100:1315–1327.
- Stuth J, Jama A, Tolleson D. 2003. Direct and indirect means of predicting forage quality through near infrared reflectance spectroscopy. *Field Crops Research* 84:45–56.

- Taylor B, Parkinson D. 1988. A new microcosm approach to litter decomposition studies. *Canadian Journal of Botany* 66:1933–1939.
- Terry RA, Tilley JMA. 1964. The digestibility of the leaves and stems of perennial ryegrass, cocksfoot, timothy, tall fescue, lucerne and sainfoin, as measured by an *in vitro* procedure. *Grass and Forage Science* 19:363–373.
- Van Soest PJ, Robertson JB, Lewis BA. 1991. Methods for dietary fiber, neutral detergent fiber, and nonstarch polysaccharides in relation to animal nutrition. *Journal of Dairy Science* 74:3583–3597.

CHAPITRE 1

FACTEURS RESPONSABLES DES VARIATIONS DE DIGESTIBILITE DES ORGANES

Influence des pratiques de gestion et de la date de récolte
sur la qualité du fourrage de plantes de parcours :
importance de la teneur en matière sèche



Tableau A. Résumé des études testant les relations entre digestibilité et traits fonctionnels à l'échelle de l'espèce et des communautés. Le type d'espèce, l'organe concerné par la mesure de digestibilité et le nombre d'études menées sont notés. Le nombre moyen d'espèces étudiées dans chaque article est associé au nombre total d'espèces différentes étudiées et sa gamme pour l'ensemble des articles. Les traits liés à la digestibilité sont notés avec un chiffre qui correspond à la référence bibliographique. Des parenthèses autour de ce chiffre sont utilisées lorsque la relation dépend de certaines conditions (type d'organe, pratique de gestion, date de récolte).

| Study level | Species type | Organ level of digestibility measurement | Number of studies | Mean of species number | Number of species identity | Range of species number | Relationships between digestibility and traits |
|-------------|--------------|--|-------------------|------------------------|----------------------------|-------------------------|--|
| Species | Grass | Leaf | 3 | 3.6 | 16 | 1-14 | Appearance rate ¹ LDMC ² SLA ² LLS ² Sheath length ^{17, 18} Leaf growth duration ¹⁸ |
| | | Different organs | 4 | 1.75 | 6 | 1-4 | Maturity ⁽³⁾ Blade and stem width ⁽³⁾ Blade and stem length ⁽³⁾ Tiller number ⁽³⁾ Organ proportion ⁴ Phenylalanine Ammonia Lyase ¹⁶ |
| | | Whole plant | 6 | 8 | 30 | 1-16 | Maturity ³ Blade and stem width ³ Blade and stem length ³ Blade and stem thickness ³ Tiller number ³ SLA ^{5, 6} LDMC ^{6, 8, 14} LNC ⁽⁶⁾ Leaf tensile strength ⁷ |
| | Forb | Leaf | 1 | 1 | 1 | 1 | Condensed tannins ¹⁵ Protein-binding capacity of CT ¹⁵ |
| | | Whole plant | 1 | 5 | 5 | 5 | LDMC ⁸ |
| | Tree | | 0 | | | | |

Introduction

La valeur nutritionnelle des prairies permanentes riches en espèces pour les herbivores est relativement peu connue. Les pratiques de gestion peuvent induire des effets contrastés sur la qualité du fourrage d'où l'importance de mieux comprendre les sources de variations et d'identifier des prédicteurs. Les objectifs de ce chapitre étaient de (i) tester les sources de variation de plusieurs composantes de la qualité du fourrage mesurées à l'échelle de l'organe ; (ii) tester si la teneur en matière sèche est un bon prédicteur de la qualité du fourrage.

16 espèces de prairies permanentes Méditerranéenne soumises à deux pratiques de gestion (fertilisation et pâturage intensif vs. pâturage modéré uniquement) ont été étudiées. Plusieurs composantes de la valeur nutritionnelle du fourrage ainsi que la teneur en matière sèche ont été estimées sur les différents organes, à deux périodes de l'année.

Résultats marquants

Plusieurs facteurs semblent influencer la qualité du fourrage : les formes de croissance, la date de récolte, l'organe et les pratiques de gestion. La teneur en fibres est le principal déterminant de la digestibilité. La teneur en matière sèche des organes est fortement reliée à la teneur en fibres, et serait donc un trait puissant et facilement mesurable pour estimer la digestibilité.

Cf. Tableau A. Analyse bibliographique des relations entre digestibilité et traits, préalable à la construction de l'article qui suit.

| Study level | Species type | Organ level of digestibility measurement | Number of studies | Mean of species number | Number of species identity | Range of species number | Relationships between digestibility and traits |
|-------------|-----------------------|--|-------------------|------------------------|----------------------------|-------------------------|--|
| Community | Grass and forbs | Dominant species | 5 | | | | LDMC ^{8, 9, (10)} LA ⁸ or SLA ⁹ LNC ^{9, 11} or LPC ⁹ Hrepro ⁹ or Hveg ¹¹ Flowering date ^{8, 9} Leaf/stem ratio ⁸ and lamina proportion ⁽¹⁰⁾ Therophyte proportion ⁹ P, K, Ca, Fe, Cu, Zn ¹² |
| | PFT or GVT on grasses | Different organs or whole plant | 1 | | | | LDMC ¹⁴ Hveg ¹³ Organ proportion ^{13, 14} |

¹Groot JCJ, Neuteboom JH. 1997. Composition and digestibility during ageing of italian ryegrass leaves of consecutive insertion levels. *Journal of the Science of Food and Agriculture* 75:227–236.

²Al Haj Khaled R, Duru M, Decruyenaere V, Jouany C, Cruz P. 2006. Using leaf traits to rank native grasses according to their nutritive value. *Rangeland Ecological Management* 59:648–654.

³Lentz EM. 1990. *Morphological trait effects on digestibility of Orchardgrass*. Iowa State University. Retrospective Theses and Dissertations. Paper 9151. (→ for reproductive tiller)

⁴Cherney DJ, Mertens DR, Moore JE. 1990. Intake and digestibility by wethers as influenced by forage morphology at three levels of forage offering. *Journal of Animal Science* 68:4387–4399.

⁵Duru M, Cruz P, Magda D. 2004. Using plant traits to compare sward structure and composition of grass species across environmental gradients. *Applied Vegetation Science* 7:11–18.

⁶Pontes L da S, Soussana JF, Louault F, Andueza D, Carrère P. 2007. Leaf traits affect the above-ground productivity and quality of pasture grasses. *Functional Ecology* 21:844–853. (→ relationship with LNC depended on cutting frequency).

⁷Beni de Sousa F, Sleper DA, Belyea RL, Matches AG. 1982. Leaf tensile strength, 'in vitro' digestibility and fiber component relationships in tall fescue. *Pesquisa Agropecuária Brasileira* 17:1497–1504.

⁸Louault F, Pillar VD, Aufrère J, Garnier E, Soussana JF. 2005. Plant traits and functional types in response to reduced disturbance in a semi-natural grassland. *Journal of Vegetation Science* 16:151–160.

⁹Gardarin A, Garnier E, Carrère P, Cruz P, Andueza D, Bonis A, Colace MP, Dumont B, Duru M, Farruggia A, Gaucherand S, Grigulis K, Kernéis É, Lavorel S, Louault F, Loucougaray G, Mesléard F, Yaverovski N, Kazakou E. 2014. Plant trait-digestibility relationships across management and climate gradients in permanent grasslands. *Journal of Applied Ecology* 51:1207–1217.

¹⁰Andueza D, Cruz P, Farruggia A, Baumont R, Picard F, Michalet-Doreau B. 2010. Nutritive value of two meadows and relationships with some vegetation traits. *Grass and Forage Science* 65:325–334. (→ relationship depended on period of measurements).

¹¹Lavorel S, Grigulis K. 2012. How fundamental plant functional trait relationships scale-up to trade-offs and synergies in ecosystem services. *Journal of Ecology* 100:128–140.

¹²Pérez Corona EM, Vázquez-de-Aldana BR, García-Criado B, García-Ciudad A. 1998. Variations in nutritional quality and biomass production of semiarid grasslands. *Journal of Rangeland Management* 51:570–576.

¹³Ansquer P, Duru M, Theau JP, Cruz P. 2009. Functional traits as indicators of fodder provision over a short time scale in species-rich grasslands. *Annals of Botany* 103:117–126.

¹⁴Duru M, Cruz P, Al Haj Khaled R, Ducourtieux C, Theau JP. 2008. Relevance of plant functional types based on leaf dry matter content for assessing digestibility of native grass species and species-rich grassland communities in spring. *Agronomy Journal* 100:1622–1630.

¹⁵Andersson MS, Lascano CE, Schultze-Kraft R, Peters M. 2006. Forage quality and tannin concentration and composition of a collection of the tropical shrub legume *Flemingia macrophylla*. *Journal of the Science of Food and Agriculture* 86:1023–1031.

¹⁶Bidlack JE, Vaughan JE, Dewald CL. 1999. Forage quality of 10 Eastern gamagrass [*Tripsacum dactyloides* (L.) L.] genotypes. *Journal of Range Management* 52:661–665.

¹⁷Duru M, Feuillerac E, Ducrocq H. 1999. In vitro digestibility response of cocksfoot (*Dactylis glomerata* L.) to growth and defoliation: a simple model. *The Journal of Agricultural Science* 133:379–388.

¹⁸Duru M, Ducrocq H. 2002. A model of lamina digestibility of Orchardgrass as influenced by nitrogen and defoliation. *Crop Science* 42:214–223.

**Influence of management regime and harvest date
on the forage quality of rangelands plants:
the importance of dry matter content**

Iris Bumb^{1,*}, Eric Garnier², Denis Bastianelli³, Jean Richarte¹, Laurent Bonnal³ and Elena Kazakou¹

**Accepted with minor revisions in *Annals of Botany Plants*:
version 3 in revision**

¹Montpellier Supagro, Centre d'Ecologie Fonctionnelle et Evolutive (UMR CEFE), CNRS - Université de Montpellier - Université Paul-Valéry Montpellier - EPHE, campus CNRS, 1919 route de Mende, 34293 Montpellier cedex 5, France

²Centre d'Ecologie Fonctionnelle et Evolutive (UMR 5175), CNRS - Université de Montpellier - Université Paul-Valéry Montpellier - EPHE, campus CNRS, 1919 route de Mende, 34293 Montpellier cedex 5, France

³CIRAD, UMR SELMET, Baillarguet, 34398 Montpellier cedex 5, France

*Corresponding author

ABSTRACT

In spite of their recognised ecological value, relatively little is known about the nutritional value of species-rich rangelands for herbivores. We investigated the sources of variation in dry matter digestibility [DMD], neutral detergent fibre content [NDF] and nitrogen content [NC] in plants from species-rich Mediterranean rangelands of southern France, and tested whether dry matter content [DMC] was a good predictor of different plant parts forage quality. 16 plant species with contrasting growth forms (rosette, tussock, extensive and stemmed-herb) were studied, representative of two management regimes imposed in these rangelands: fertilisation and intensive grazing vs. non-fertilisation and moderate grazing. Among the 16 species, four species were found in both treatments, allowing us to assess the intraspecific variability in forage quality and DMC. The components of nutritional value (DMD, NDF, NC) as well as the DMC of leaves, stems and reproductive plant parts, were assessed at the beginning of the growing season and at peak standing biomass. Growth form affected all components of nutritional value and DMC: rosettes growth forms had higher DMD and NC than tussocks; the reverse was found for NDF and DMC. As the season progressed, DMD and NC of the different plant parts decreased while NDF and DMC increased for all species. DMC was negatively related to DMD and NC and positively to NDF, regardless of the source of variation (species, harvest date, management regime or plant part). Path analysis indicated that NDF was the main determinant of DMD. Better assessment of forage quality in species-rich systems requires consideration of their growth form composition. DMC of all plant parts, which is closely related to NDF, emerged as a good predictor and easily measured trait to estimate DMD in these species-rich systems.

KEYWORDS: Dry matter digestibility; dry matter content; fertilisation; fibre content; grazing; nutritional value of forage; growth form; nitrogen content

INTRODUCTION

Rangelands provide a range of ecosystem goods and services including fodder provision, soil stability, carbon sequestration and maintenance of species diversity, as well as water and climate regulation (De Bello *et al.* 2010; Yahdjian *et al.* 2015). The provision of fodder, which is key to herbivore diet (cf. Lemaire *et al.* 2011), depends on such factors as the amount and seasonality of biomass production, forage quality and management flexibility (Duru *et al.* 2010; Duru *et al.* 2014a). Differences in management regimes pertaining to defoliation or fertilizer supply affect vegetation structure and function, leading to differences in these various components of fodder provision (Garnier and Navas 2012).

In spite of their widely recognised ecological value, little is known about the nutritional value of species-rich rangelands for herbivores (Duru *et al.* 2008a). A better understanding requires improved knowledge of the nutritional value of the large number of species in these systems. Dry matter digestibility (DMD), which provides a synthetic measure of the amount of energy in plant constituents available for herbivores, especially ruminants, is a key component of this nutritional value (Bruinenberg *et al.* 2002).

Whole plant digestibility depends on several factors: (i) species, in particular its taxonomic affiliation (Pontes *et al.* 2007; Carrère *et al.* 2010) and growth form; (ii) plant developmental stage (Buxton 1996; Bruinenberg *et al.* 2002); (iii) management regimes, in particular fertilisation (Duru *et al.* 2000; Pontes *et al.* 2007), and grazing intensity (Bardgett and Wardle 2003; Garcia *et al.* 2003). Fibre content (hemicellulose, cellulose and lignin) and nitrogen content (NC) have been shown to have significant effects on digestibility (e.g. Jung and Allen 1995; Karn *et al.* 2006). To date, only a few studies have assessed the relative importance of management regime and/or developmental stage on whole-plant or different plant parts digestibility of a wide range of species beyond grasses (Duru 1997; Calvière and Duru 1999; Pontes *et al.* 2007; Carrère *et al.* 2010).

The aim of the present study is to analyse the relative importance of species growth forms, plant development stages and management regimes on digestibility, fibre content and nitrogen content through a trait-based approach to plant functioning. The use of plant traits, which enables us to assess the interactions between organisms and their environment simultaneously on a large number of species, has been advocated as a relevant means to address pending questions in species-rich eco- and agro-systems (reviewed in Garnier and Navas 2012; Duru *et al.* 2014a). Differences in digestibility induced by one or several of the above mentioned factors have been associated with a number of functional traits (Violle *et al.*

2007), either at the species (Al Haj Khaled *et al.* 2006; Pontes *et al.* 2007) or community level (Andueza *et al.* 2010; Gardarin *et al.* 2014). Among the traits tested in these previous studies, Leaf Dry Matter Content (LDMC: the ratio of leaf dry mass to water saturated fresh mass) was the most consistent and best predictor of digestibility and was positively related to fibre content (Al Haj Khaled *et al.* 2006) and negatively correlated with digestibility at both species (Louault *et al.* 2005; Al Haj Khaled *et al.* 2006; Pontes *et al.* 2007) and community levels (Duru *et al.* 2008a; Andueza *et al.* 2010; Gardarin *et al.* 2014). Previous studies have suggested that the LDMC of dominant species was a pivotal trait for grouping species into functional types to improve the assessment of digestibility in species-rich rangelands (Ansquer *et al.* 2004; Al Haj Khaled *et al.* 2006; Duru *et al.* 2008a).

So far, trait-digestibility relationships have mostly been established for grass species, which represent only a fraction of the species present in species-rich rangelands. Only one study has considered more than one forb species (Louault *et al.* 2005). Further, since digestibility (DMD) and dry matter content (DMC) differ among plant parts, relationships between these two variables should be considered separately for each of them. We therefore addressed the following question: Does DMC adequately capture differences in digestibility and components of forage quality among plant species differing in growth forms, developmental stages, across different management regimes and plant parts, in a range of species from species-rich rangelands?

Our first objective was to test the influence of different factors on dry matter digestibility (DMD) and components of forage quality in different plant parts. We hypothesised that fertilisation and intense grazing would favour species with high NC and/or low DMC (reviewed in Garnier *et al.* 2016) and low fibre content and thus high DMD. We predicted that these effects would be comparable within species but would vary according to growth form, species and developmental stage. Our second objective was to determine the influence of DMC on DMD and other components of forage quality. We hypothesised that DMC would co-vary with DMD and that this relationship would be maintained for each plant part. We also assessed the relative influence of the above-mentioned factors on DMD. Our study included 16 species chosen as representative of those found in a Mediterranean rangeland in southern France, and spanning a range of growth forms.

Table 1. List of species studied, with abbreviation, location in each treatment, taxonomic group, life cycle and growth form (Pérez-Harguindeguy *et al.* 2013). G+F-: non-fertilised and moderately grazed treatment; G+F+: fertilised and intensely grazed treatment.

| Species | Abbrev. | Treatment | Taxonomic group | Life cycle | Growth form |
|-----------------------------------|---------|-----------|-----------------|------------------|----------------------------|
| <i>Anthyllis vulneraria</i> | Av | G+F- | Fabaceae | Perennial/Annual | Rosette |
| <i>Brachypodium pinnatum</i> | Bp | G+F- | Poaceae | Perennial | Tussock |
| <i>Carex humilis</i> | Ch | G+F- | Cyperaceae | Perennial | Tussock |
| <i>Helianthemum apenninum</i> | Ha | G+F- | Cistaceae | Perennial | Extensive and stemmed-herb |
| <i>Helianthemum canum</i> | Hc | G+F- | Cistaceae | Perennial | Extensive and stemmed-herb |
| <i>Stipa pennata</i> | Sp | G+F- | Poaceae | Perennial | Tussock |
| <i>Capsella bursa-pastoris</i> | Cb | G+F+ | Brassicaceae | Annual | Rosette |
| <i>Erodium cicutarium</i> | Ec | G+F+ | Geraniaceae | Annual | Rosette |
| <i>Geranium molle</i> | Gm | G+F+ | Geraniaceae | Annual | Extensive and stemmed-herb |
| <i>Plantago lanceolata</i> | Pl | G+F+ | Plantaginaceae | Perennial | Rosette |
| <i>Poa bulbosa</i> | Pb | G+F+ | Poaceae | Perennial | Tussock |
| <i>Veronica arvensis</i> | Va | G+F+ | Plantaginaceae | Annual | Extensive and stemmed-herb |
| <i>Bromopsis erecta</i> | Be | G+F- G+F+ | Poaceae | Perennial | Tussock |
| <i>Pilosella officinarum</i> | Po | G+F- G+F+ | Asteraceae | Perennial | Rosette |
| <i>Potentilla tabernaemontani</i> | Pt | G+F- G+F+ | Rosaceae | Perennial | Extensive and stemmed-herb |
| <i>Poterium sanguisorba</i> | Ps | G+F- G+F+ | Rosaceae | Perennial | Rosette |

METHODS

Study site and experimental design

The study was conducted using abundant plant species found in dry calcareous rangelands in southern France located on a limestone plateau (Larzac Causse) at the La Fage research station of INRA (French National Institute for Agricultural Research) (43°55'N, 3°05'E, 790 m above sea level). The climate of the plateau is sub-humid with a Mediterranean influence, with cool wet winters and warm dry summers. Annual mean precipitation of 1070 mm occurs mainly during spring and autumn, and mean monthly temperatures vary from 1°C in January to 19°C in August (data from 1973-2013: data from the on-site meteorological station). Vegetation is dominated by perennial herbaceous species (the most abundant herbaceous species is *Bromopsis erecta*), along with loosely scattered shrubs and trees (*Buxus sempervirens* and *Juniperus oxycedrus* are two of the most abundant shrubs and tree species) (Bernard 1996; Bernard-Verdier *et al.* 2012; Barkaoui *et al.* 2013; Chollet *et al.* 2014). Since 1972, the station's 280 ha of rangelands have been grazed by a sheep herd (Romane breed) raised outdoors year-round for meat production.

The experimental station is divided into paddocks that vary from 4.7-24.5 ha which are subjected to two different management regimes. We selected six of these paddocks (three per management regime), which were close to one another and comparable in terms of soil composition and topography. The first management regime consisted of fertilisation and grazing ("G+F+" treatment hereafter) of 0.61 kg.kg⁻¹ (proportion of total annual biomass produced that is removed by grazing; with intense grazing in spring). In this first treatment, mineral nitrogen (65 kg.ha⁻¹ year) and phosphorus (40 kg.ha⁻¹ every three years) have been added since 1978. The second management regime applied since 1972 consisted of a moderate grazing starting in early May of 0.20 kg.kg⁻¹, without fertilisation ("G+F-" treatment hereafter). Within each of the six selected paddocks, three plots (plot area comprised between 200 and 500 m² to account for differences in species density), were set for the present study making 9 plots for each treatment.

Species studied and sampling

Based on botanical surveys of the paddocks (Bernard-Verdier *et al.* 2012; Barkaoui *et al.* 2013; Chollet *et al.* 2014), we selected 16 plant species representing three growth forms (Table 1), among those most abundant of the two treatments: six species were present only in G+F-, six species were present only in the G+F+ and four were present in both treatments

(*Bromopsis erecta*, *Pilosella officinarum*, *Potentilla tabernaemontani* and *Poterium sanguisorba*) (Table 1).

In spring 2013, biomass was harvested at two times chosen on the basis of the grazing calendar and plant phenology, which was delayed in the G+F- treatment (Chollet *et al.* 2014): the first harvest occurred at the beginning of vegetative growth (mid-April for G+F+ and end-of-April to early-May for G+F-) when sheep grazed for the first time, and the second occurred at the peak biomass (end-of-May for G+F+ and mid-June for G+F-).

Two batches of plant samples were collected: 1) for forage quality measurements, 30-150 individuals without apparent damage were collected for each species in each plot, so that enough biomass per species was available to conduct the analyses. The samples were placed into plastic bags with moist tissues (with deionised water). Individuals of each species per plot were lumped together and kept in a cooling-box until return to the laboratory. Each sample was then sorted into leaves (lamina and sheath), stems and reproductive parts (flowers and fruits), and dried at 60°C for 72 h. Samples were ground using a ZM100 centrifugal mill through a 1 mm screen; 2) for DMC measurements, the above-ground parts of at least 12 individuals per species were collected in each plot. After harvesting they were immediately placed in a test tube with water and placed in a cool box. The tubes were then stored at 4°C for at least 6 h to insure full rehydration of the samples (cf. Garnier *et al.* 2001).

Digestibility and components of forage quality measurements

DMD and components of forage quality (NC and NDF) were assessed from the first batch, which included 469 plant part samples of the 16 species collected from the 18 plots from the two management regimes and the two harvest dates.

Dried and ground samples of the different plant parts of each species from each plot were analysed using near-infrared reflectance spectroscopy. Reflectance spectra were collected from duplicate samples presented in ring cells equipped with quartz glass using a FOSS Nirsystem 6500 spectrometer (FOSS Nirsystems, Silver Spring, MD, USA) operating at 400-2500 nm.

Near infrared reflectance spectroscopy (NIRS) is a non-destructive and highly precise physical method based on selective absorption of near infrared electromagnetic waves by organic molecules (Birth and Hecht 1987). NIRS has proved useful to relate the spectra of samples to their laboratory biochemical values in a number of digestibility studies (e.g. Aufrère *et al.* 1996; Stuth *et al.* 2003; Andrés *et al.* 2005). In the present study, dried and

ground samples of different plant parts of each species from each plot were analysed using near-infrared reflectance spectroscopy. Reflectance spectra were collected from duplicate samples presented in ring cells equipped with quartz glass using a FOSS Nirsystem 6500 spectrometer (FOSS Nirsystems, Silver Spring, MD, USA) operating at 400-2500 nm so as to produce an average spectrum with 870-1013 data points. Existing calibrations at CIRAD (French International Centre of Agricultural Research for Development) between the spectral properties and the measured digestibility were updated and adapted to our samples with reference analyses of 24 samples representative of our dataset. Calibration was performed using modified partial least square regression with WINISI software (version 4, Infrasoft International, Port Matilda, PA, USA). Statistical parameters of the calibration models for forage quality measurements are presented in File 1 [See supporting information]. As measured and predicted digestibility were strongly correlated [See supporting information], the NIRS method was used to predict digestibility from spectral data.

Chemical parameters known to be related to the nutritional value of samples were also measured on samples used for calibrations: *in vitro* DMD (g.kg^{-1}) was measured by the pepsin-cellulase method of Aufrère *et al.* (2007); total NC (g.kg^{-1}) was measured by the Kjeldahl method; fibre content (Neutral Detergent Fibre, NDF %) was measured by the Van Soest sequential detergent method with an amylase and protease pre-treatment (Van Soest *et al.* 1991).

Dry matter content measurements

DMC was measured from the second batch of samples. After rehydration, plant parts were sorted as follows: the youngest mature leaf was cut at the petiole insertion for dicotyledons and at the lamina for monocotyledons (including the sheath for Poaceae); the entire stem of one individual was included (or sometimes a portion); and the reproductive parts were a mix of flowers, fruits and peduncle. DMC was assessed for each of these plant parts for the 12 individuals per species collected in each plot, according to the protocol described in Garnier *et al.* (2001). Each plant part was gently blotted dry before weighing to obtain its water-saturated fresh mass, dried for 72 h at 60°C and weighed to measure dry mass. DMC was calculated as the ratio between the dry mass of the plant part and its water-saturated fresh mass.

Data analysis

Statistical analyses were performed using R software (R Development Core Team 2010). Linear models were used to test the influence of management regime, harvest date, growth form, and species (nested within growth form) and their interactions with DMD, components of forage quality and DMC. These analyses were performed for each plant part (leaf, stem and reproductive part) of the studied species. The model selection, based on Anova, used manual backward elimination and stepwise regression with the 'lm' function. The normality of the distribution of residuals was verified for each model. The same procedure was applied to the four species in both treatments to test the influence of management regime, harvest date, and species and their interactions for each plant part.

Principal Component Analysis (PCA) was performed for each plant part at the time of peak biomass (harvest date 2) using the 'lme4' package to evaluate differences in DMD, the other components of forage quality and the DMC between species growth forms. The projection of the points on axis 1 was recovered to test differences in DMD, other forage components quality and DMC between growth forms using one-way Anova, followed by a Tukey test to determine differences between plant parts at the time of peak biomass.

In order to assess the relative importance of harvest date, species and management regimes, and their interactions on leaf DMD, components of forage quality and DMC at the intraspecific level, a variance decomposition analysis was performed for the four species present in both treatments (see Table 1) (Xu 2003).

Pearson and Spearman correlations were calculated for each plant part of the 16 species on DMD, components of forage quality and DMC averaged per species, management regime and harvest date to test relationships between forage quality and DMC. Intercepts and slopes were tested using Ancova to compare the influences of developmental stage and plant parts.

Path analysis was used to understand direct and indirect causal relationships among variables (management regime, harvest date, DMD, components of forage quality and DMC) *via* a combination of linear models forming a correlation network (Shipley 2000). This method, based on Structural Equation Modelling, can be used to quantify the relative importance of management regime and harvest date on DMD, components of forage quality and DMC for each plant part and to identify which was the best combination of trait or components of forage quality could be used to predict variation in DMD. DMD, NC, NDF and DMC were scaled with the 'scale' function from 'base' package (Becker *et al.* 1988), and the 'species' effect was added as a random factor in the models tested. Several initial global

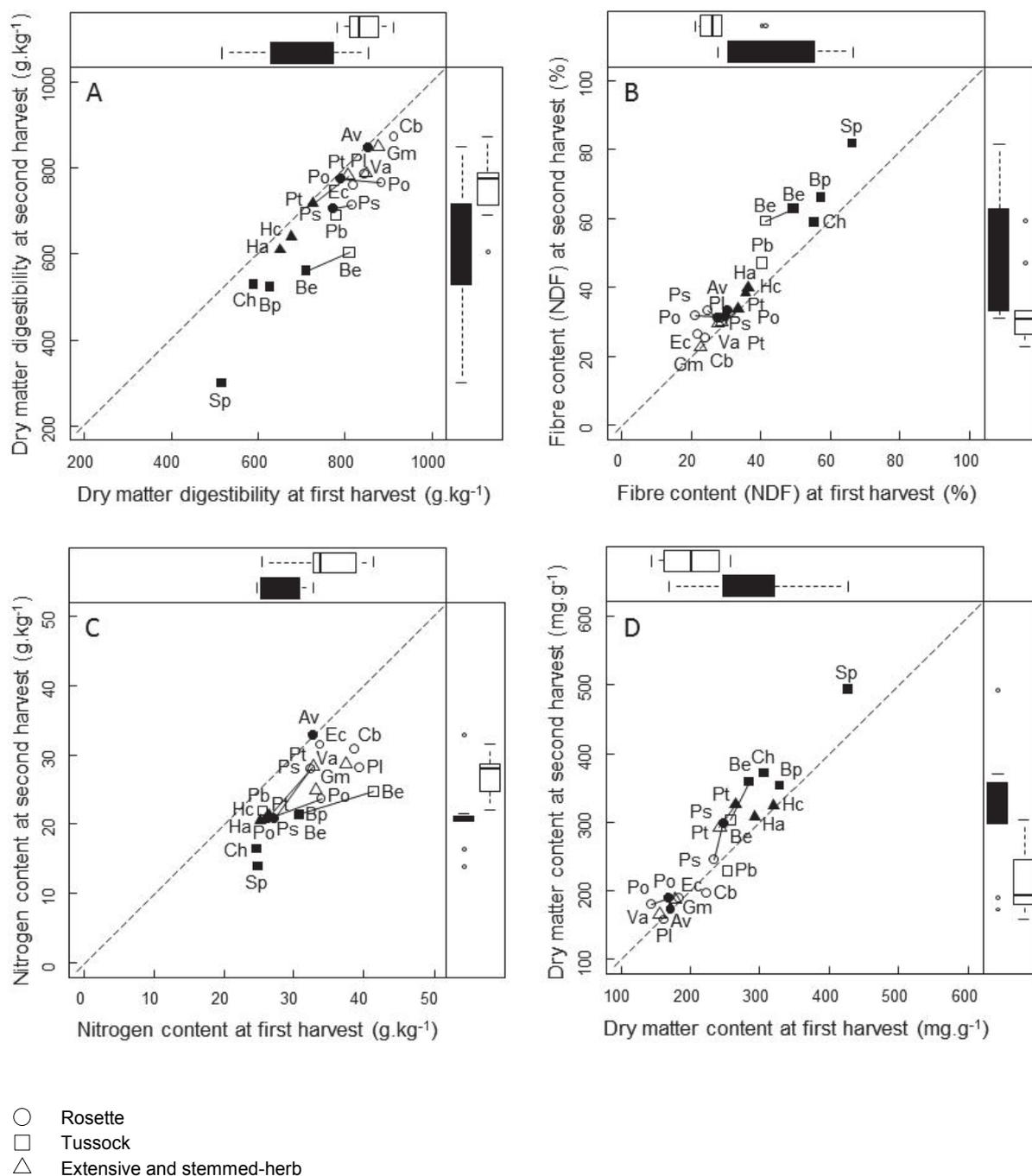


Figure 1. Influence of management regimes (grazed and fertilised (G+F+) and grazed and non-fertilised (G+F-) treatments) and harvest dates on leaves: (A) dry matter digestibility (DMD), (B) fibre content (NDF), (C) nitrogen content (NC) and (D) dry matter content (DMC). Boxes and whisker plots at the top of the plots show the distribution of values at date 1 (the open circles represent outliers); Boxes and whisker plots at the right of the plots show the distribution of values at date 2 (the open circles represent outliers). Solid symbols and whisker plots represent the G+F- treatment, while open symbols and whisker plots represent the G+F+ treatment. Solid lines connect values for the four species found in both treatments. Species abbreviations are provided in Table 1.

conceptual models were developed following our hypothesis of causal relationships among variables, involving variations in direct and indirect effects between variables. The overall fits of the path models (including relationships between the variables fertilisation, grazing, DMD, NC, NDF and DMC) were tested with a generalised d-sep test (Shipley 2009) using the 'ggm' package in R. A Fisher's C test of the overall models were performed between each initial overall model proposed (expected covariance structure) and the data measured (observed covariance structure) in order to select the best model. A chi-squared distribution and a non-significant P value of fit indicated that the initial model structure and the data did not differ significantly and that the model suitably represented the data. The significance of regression path coefficients associated with each arrow was also tested. The estimates of each linear model were used to indicate the relative strength and influence of each of the relationships in the model. By convention, standardised regression path coefficients (i.e. estimate) > 0.8 are considered to have large influence, those equal to 0.5 moderate influence, and those < 0.2 little influence (see Shipley (2009) [for more details on the method]). Indirect effects of factors on DMD were calculated by multiplying all coefficients encountered on the paths linking variables and by summing them if there were multiple paths (Shipley 2000).

RESULTS

Interspecific variation in forage quality and dry matter content

Our data showed large variation in DMD of leaves between harvest dates (means per species ranged 408-892 g.kg⁻¹ for the 16 studied species and 408-735 g.kg⁻¹ for the four Poaceae species) and for stems (means per species ranged 339-839 g.kg⁻¹ for the 16 studied species for the harvest date 2).

At the beginning of growth (harvest date 1), leaves were on average 10.4% more digestible and 25.6% richer in nitrogen than at the peak biomass (harvest date 2) (Fig. 1A, C and Table 2). *Stipa pennata* had the largest decrease in leaf DMD between the two dates (-53.2%), while *Anthyllis vulneraria* had the smallest decrease (-0.77%) (Fig. 1A). Leaf NDF and DMC were higher at the peak biomass (+14.7% and +9.7%, respectively) (Fig. 1B, D and Table 2). Stems and reproductive plant parts followed the same pattern as leaves between harvest dates (Table 2). In general, the decrease in DMD between harvests was more pronounced for species with the lowest DMD values (mostly true for leaves for which all data were available at both harvest dates).

Table 2. Influence of harvest date, growth form, species, and management regime and their interactions on digestibility, other components of herbage quality (nitrogen and fibre content) and dry matter content. Plant parts (leaf, stem and reproductive parts) were analysed at the interspecific level. Only factors or interactions with indicators of significance (including “ns”) were selected in the model. Numbers represent the F value from Anova. Degrees of freedom are in brackets ($df_{\text{factor}}/df_{\text{residual}}$).

| | Dry Matter Digestibility (DMD) | | | Nitrogen Content (NC) | | | Fibre Content (NDF) | | | Dry Matter Content (DMC) | | |
|-------------------------------------|--------------------------------|--------------------|----------------------------|-----------------------|--------------------|----------------------------|---------------------|--------------------|----------------------------|--------------------------|---------------------|----------------------------|
| | Leaf (n=229) | Stem (n=131) | Repro. parts (n=137) | Leaf (n=229) | Stem (n=131) | Repro. parts (n=137) | Leaf (n=229) | Stem (n=131) | Repro. parts (n=137) | Leaf (n=229) | Stem (n=144) | Repro. parts (n=137) |
| Harvest date | 489*** (1/169) | 395*** (1/84) | 299*** (1/80) | 620*** (1/137) | 311*** (1/76) | 619*** (1/50) | 443*** (1/172) | 816*** (1/84) | 530*** (1/71) | 190*** (1/175) | 23.0*** (1/111) | 19.0*** (1/104) |
| Growth form | 780*** (2/169) | 496*** (2/84) | 270*** (2/80) | 52.9*** (2/137) | 39.0*** (2/76) | 110*** (2/50) | 3543*** (2/172) | 1558*** (2/84) | 1097*** (2/71) | 904*** (2/175) | 90.3*** (2/111) | 125*** (2/104) |
| Species | 71.6*** (2/104) | 61.2*** (11/84) | 66.2*** (11/80) | 29.5*** (13/137) | 14.1*** (11/76) | 68.6*** (11/50) | 71.3*** (13/172) | 62.8*** (11/84) | 81.0*** (11/71) | 110*** (13/175) | 34.5*** (13/111) | 11.9*** (13/104) |
| Management regime | 1386*** (1/169) | 981*** (1/84) | 269*** (1/80) | 525*** (1/137) | 186*** (1/76) | 570*** (1/50) | 1644*** (1/172) | 572*** (1/84) | 49.4*** (1/71) | 1831*** (1/175) | 224*** (1/111) | 80.9*** (1/104) |
| Harvest date × Management regime | 3.4 (1/169) | 16.5*** (1/84) | | 7.50** (1/137) | 26.8*** (1/76) | ns (1/50) | ns (1/172) | ns (1/84) | ns (1/71) | 59.4*** (1/175) | | 6.16* (1/104) |
| Harvest date × Growth form | 83.3*** (2/169) | 18.4*** (1/84) | 8.7*** (2/80) | 23.3*** (2/137) | 10.2** (2/76) | 4.31* (2/50) | 110*** (2/172) | 18.2*** (1/84) | 23.0*** (2/71) | 11.7*** (2/175) | ns (1/111) | 7.97*** (2/104) |
| Harvest date × Species | 8.3*** (13/169) | 10.2*** (3/84) | | 7.67*** (13/137) | 2.33 (3/76) | 3.21* (4/50) | 11.8*** (13/172) | 10.7*** (3/84) | 8.49*** (4/71) | 8.70*** (13/175) | 6.67*** (4/111) | 5.23** (3/104) |
| Management regime × Growth form | 2.8 (2/169) | 23.5*** (2/84) | ns (2/80) | ns (2/137) | | 3.01 (2/50) | 3.72 (2/172) | | ns (2/71) | | | |

Notes: ns, not significant; *P < 0.05; **P < 0.01; ***P < 0.001; marginally significant results (0.05 < P < 0.1) are shown in italics.

Across all the species, leaves, had the highest DMD and NC and stems the lowest ($3.17 < F_{2,52} < 22.4$, $P \leq 0.05$). Reproductive plant parts had a DMD values between those of leaves and stems (means per plant parts at the harvest date 2: leaves=69.0 g.kg⁻¹, reproductive parts=65.2 g.kg⁻¹, stems=58.0 g.kg⁻¹) and an NC equivalent to that of leaves (means per plant parts at the harvest date 2: leaves=24.1 mg.g⁻¹, reproductive parts=22.5 mg.g⁻¹, stems=14.0 mg.g⁻¹). No difference was detected between plant parts in NDF ($F_{2,52}=1.61^{ns}$, $P > 0.05$) or DMC ($F_{2,55}=1.31^{ns}$, $P > 0.05$) (Fig. 1).

Fertilisation increased leaf DMD and NC in all species (+19.8% and +24.1% increase, respectively) (Fig. 1A, C and Table 2). Conversely, NDF and DMC of leaves in the G+F+ treatment were lower than those in the G+F- treatment (-37.1% and -35.8%, respectively) (Fig. 1B, D and Table 2).

Forage quality and DMC varied according to species growth form (Table 2; $P \leq 0.05$). These variations were identified in the PCA, where the first axis accounted for 86.4% for leaves; 79.5% for stems, and 79.7% for reproductive parts (Fig. 2). Axis 1 was determined by DMD and NC opposed to NDF and DMC. Loading of species on axis 1 varied significantly among growth forms at the biomass peak. All plant parts of tussock species had lower DMD and higher NDF than rosette and extensive and stemmed-herbs species at both harvest dates (Fig. 2; Tukey test). Plant species differing growth forms responded differently to harvest date (Table 2). Tussocks had a higher decrease in DMD during plant growth (-22.9%) than rosettes (-7.34%) and extensive and stemmed-herbs (-4.60%). Tussock species with high NDF and DMC, such as *S. pennata*, had the highest decrease in DMD between harvest dates while DMD of species with low NDF and high NC, such as *A. vulneraria*, did not vary between harvest dates.

Intraspecific variations in forage quality and dry matter content

For the four species grown in both fertilised and non-fertilised treatments, we observed a decrease in DMD and NC (Fig. 1A, C) and an increase in NDF and DMC between harvest dates (Fig. 1B, D). Fertilisation consistently induced an increase in DMD and NC (Fig. 1A, C) and a decrease in NDF and DMC (Fig. 1B, D). The relative influence of species, harvest date and fertilisation on forage quality and DMC varied (Fig. 3). Considering leaf DMD, 27.1% of the variance was attributed to plant species, 37.0% to species developmental stage and 15.3% to the management regime (Fig. 3). For leaf NDF and DMC, more than 60% of the variance was attributed to species (71.8% and 61.7%, respectively).

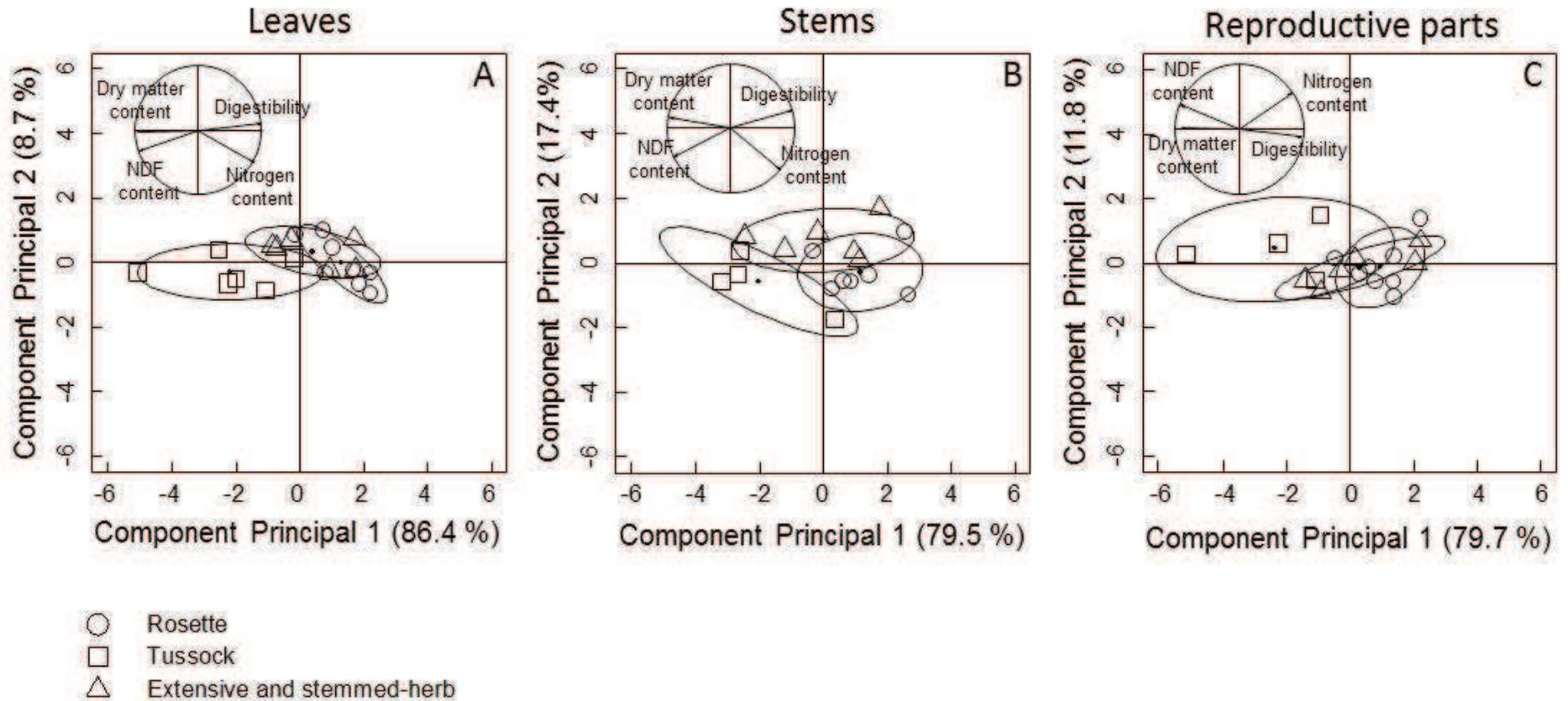


Figure 2. Principal component analysis between forage quality (dry matter digestibility (DMD), fibre content (NDF), and nitrogen content (NC)) and dry matter content (DMC) measured at the biomass peak (harvest date 2) for (A) leaves, (B) stems and (C) reproductive parts. Ellipses were drawn at a 0.70 confidence level around the points for each growth form.

For leaf NC, little variance was attributed to species (2.40%), while most of the variance was attributed to developmental stage (51.5%) (Fig. 3).

Relationships between dry matter content and forage quality

Results showed clear links between forage quality and DMC (Fig. 2 and File 2 [See supporting information]). Leaf DMC was negatively related to DMD (Fig. 4A) and NC (Fig. 4G) and positively related to leaf NDF (Fig. 4D). The same patterns were found for stems (Fig. 4B, E, H) and reproductive plant parts (Fig. 4C, F, I). Slopes of relationships between DMC and DMD or components of forage quality considering each plant part separately were similar for both harvest dates (Table 3). Intercepts of species' developmental stages differed for DMD and NC for each plant part (Table 3), for which the intercept at harvest date 1 was higher than that at harvest date 2 (Table 3 and Fig. 4). Intercepts of the relationships between dry matter content and NDF were similar for leaves and reproductive plant parts (Table 3). Slopes of the relationships between DMD and DMC on the one hand, and DMD and components of forage quality on the other hand, were similar for the different plant parts (Table 3). Intercepts for leaves were higher than those for the other plant parts (Table 3 and Fig. 4).

Relative influence of factors affecting dry matter digestibility

Harvest date negatively affected leaf NC and positively affected leaf NDF and DMC across all 16 plant species (Fig. 5A; $X^2=11.04$, $df=8$, $P=0.20$). Conversely, management regime induced an increase in leaf NC and a decrease in leaf NDF and DMC. An increase in NDF can induce an increase in DMC and a decrease in NC. Leaf DMD was influenced more by NDF than NC, and was not affected by DMC (path coefficient not significant) when considering the effect of NDF. For stems, management regime and harvest date affected only NDF and NC in the same direction as that for leaves. Variations in stem DMC were caused only by variations in NDF. DMD was principally influenced by NDF and slightly influenced by NC and DMC (Fig. 5B; $X^2=17.96$, $df=12$, $P=0.12$). The model retained for reproductive plant parts was similar to those for leaves and stems, except that NDF was not influenced by management regime (path coefficient not significant), and DMC influenced NC (Fig. 5C; $X^2=9.93$, $df=6$, $P=0.13$).

The indirect influence of harvest date was equivalent to management regime on leaf (path coefficients were -0.61 and +0.48, respectively) and on stem DMD (path coefficients were -0.78 and +0.97, respectively). For reproductive parts, harvest date seemed to

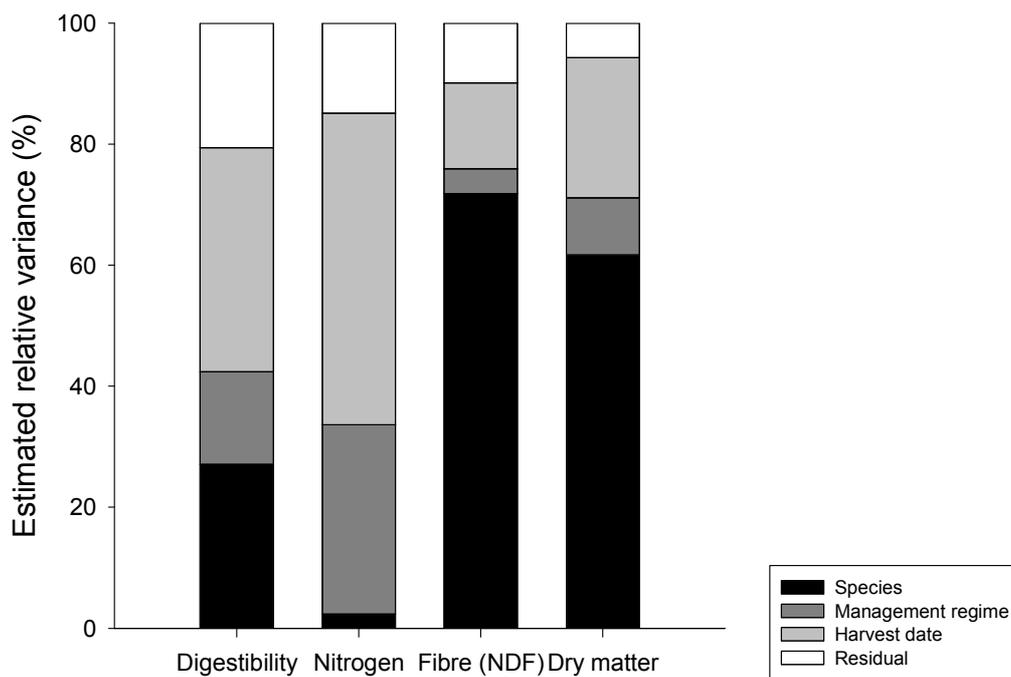


Figure 3. Estimated variance decomposition among species, management regime and developmental stage for forage quality (dry matter digestibility (DMD), fibre content (NDF), and nitrogen content (NC)) and dry matter content (DMC) of leaves.

influence more DMD than management regime (path coefficients were -0.86 and +0.21, respectively).

DISCUSSION

An initial objective of this study was to test the influence of plant species, harvest dates and management regimes on the forage quality of different plant parts. While most previous studies have considered mainly grass species (but see Cruz *et al.* 2002; Ammar *et al.* 2004), ours is amongst the first to have been conducted on a wide diversity of species belonging to different botanical families and growth forms. The trait-based approach followed here has allowed us (1) to assess some aspects of the functional response of this wide range of species to changes in the environmental conditions induced by the different management regimes, and (2) to relate this functional response to changes in forage digestibility, a key property of animal diet.

Source of variation in plant digestibility

The range of values found here for leaf DMD (408-892 g.kg⁻¹) was larger than those obtained in previous studies, which ranged from 700-845 g.kg⁻¹ for leaves of 14 grasses (Al Haj Khaled *et al.* 2006) and from 546-759 g.kg⁻¹ for leaves of four functional types established for Poaceae (Duru *et al.* 2008a). The same trend occurred for stem DMD of these four functional types which varied from 421-699 g.kg⁻¹ (Duru *et al.* 2008a). Leaves generally had higher digestibility than stems and reproductive plant parts, which agrees with previous studies conducted on grass species only (Bidlack *et al.* 1999; Arzani *et al.* 2004; Karn *et al.* 2006; Duru *et al.* 2008b; Beecher *et al.* 2013) or both grass and dicotyledonous species (Duru 1997).

Forage quality varied significantly according to species growth form: grass species, composed mainly of tussocks, had the lowest DMD for each plant part. This was especially the case for *S. pennata*, the least consumed species (field observations), which also had the highest NDF and DMC and the lowest NC. Conversely, in agreement with Duru (1997), dicotyledonous species, composed of rosettes and extensive and stemmed-herbs, had the highest DMD. DMD variations across growth forms are explained by differences in NDF and DMC. Tussocks had higher NDF and DMC than rosettes and extensive and stemmed-herbs, as also found in previous studies (Cruz *et al.* 2002 for DMC; Buxton and Redfearn 1997 for NDF).

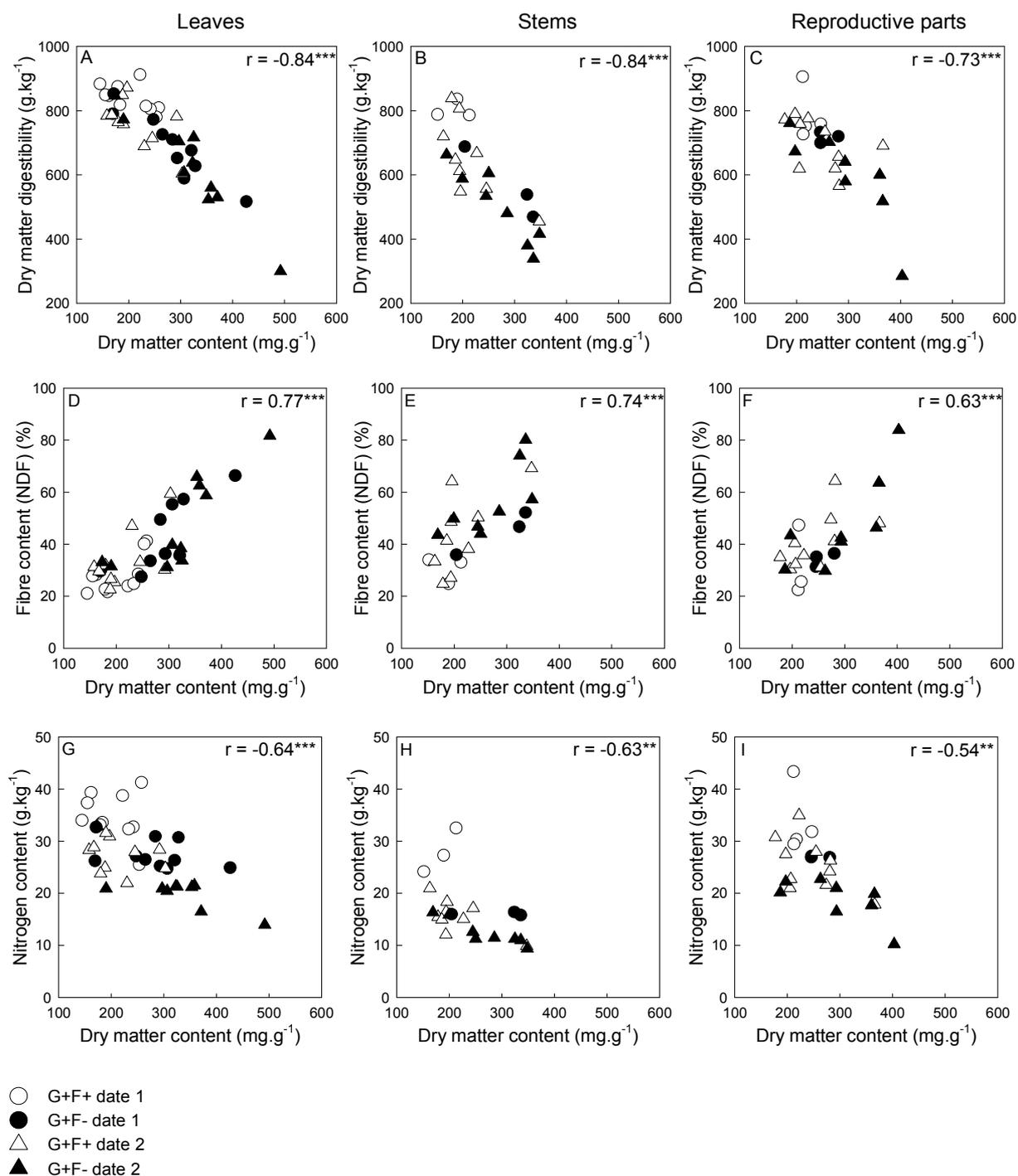


Figure 4. Relationships between forage quality and dry matter content of species plant parts: dry matter digestibility (DMD) and dry matter content (DMC) for (A) leaves, (B) stems and (C) reproductive parts; fibre content (NDF) and dry matter content (DMC) for (D) leaves, (E) stems and (F) reproductive plant parts; and nitrogen content (NC) and dry matter content (DMC) for (G) leaves, (H) stems and (I) reproductive plant parts. The *r* values are Pearson or Spearman correlation coefficients for all data. See File 3 for correlation results at each harvest date [See Supporting Information].

Notes: ns, not significant; **P* < 0.05; ***P* < 0.01; ****P* < 0.001

In agreement with our hypothesis, forage quality was significantly influenced by harvest dates. DMD and NC decreased while NDF increased with developmental stage for all species studied. These results agree with previous studies conducted at the species (Karn *et al.* 2006; Carrère *et al.* 2010; Asaadi and Yazdi 2011; Atis *et al.* 2012) and community levels (Pérez Corona *et al.* 1998; Bruinenberg *et al.* 2002; Garcia *et al.* 2003; Michaud *et al.* 2012). However, in most previous studies, these changes in forage quality were assessed at the whole-plant (or whole community) level (Carrère *et al.* 2010; Asaadi and Yazdi 2011) and were associated with changes in the proportion of different plant parts during development (Buxton 1996; Bruinenberg *et al.* 2002). Here we analysed the temporal changes in the quality of three plant parts – leaves, stems and reproductive parts – separately, and showed that digestibility decreased with time in all three. In leaves, this results from (1) the ageing process of individual leaves during which the contents of nitrogen and water-soluble carbohydrate decrease while that of fibre increases (Terry and Tilley 1964; Karn *et al.* 2006), (2) increase in the amount of indigestible cell walls per unit area with the level of insertion of the leaf on the shoot, at least in grasses (Groot and Neuteboom 1997). Similarly, in stems, there is an increase in cell-wall concentration and a decrease in soluble cells during development (Buxton 1996), making basal segments more digestible than upper segments (Pritchard *et al.* 1963). At the whole plant and community levels, the decrease in digestibility with time therefore results from a combination of an increase in the stem/leaf ratio of the shoot and a decrease in the digestibility of the different plant parts. Our study showed that in leaves, the decrease in digestibility was less pronounced for dicots than for grasses, which is in agreement with the finding that leaf cell-wall concentration varies less with time in legumes than in grasses (Jung and Allen 1995).

In the rangelands studied, the high abundance of tussocks (Bernard-Verdier *et al.* 2012; Barkaoui *et al.* 2013; Chollet *et al.* 2014) provide the amount of dry mass that sheep require, while rosette and extensive and stemmed-herbs produce forage of higher quality over a longer period during spring. As shown in the study by Mládek *et al.* (2013), we assume that sheep recognise an 'average forage value': sheep maximise forage quality when forage is abundant and offers a choice of highly nutritious species, whereas when quality decreases, they maximise intake. Hassoun *et al.* (2007) found that in certain rangelands dry matter intake in fertilised and intensely grazed treatments is higher than that in non-fertilised and moderately grazed treatments.

Table 3. Harvest date and plant parts influence on the slopes and intercepts of the relationships between dry matter content (DMC) and components of forage quality (dry matter digestibility (DMD), nitrogen content (NC) and fibre content (NDF)) presented in Fig. 4. Numbers represent the F value from Ancova. Degrees of freedom are in brackets ($df_{\text{factor}}/df_{\text{residual}}$).

| Relationship with the Dry Matter Content (DMC) | | Harvest date | | Plant parts | |
|--|--------------------|---------------------------|---------------------------|---------------------------|----------------|
| | | Slope | Intercept | Slope | Intercept |
| Dry Matter Digestibility (DMD) | Leaf | 0.17 ^{ns} (1/36) | 5.62* (1/36) | 1.55 ^{ns} (2/82) | 29.7*** (2/82) |
| | Stem | 0.00 ^{ns} (1/19) | 7.89* (1/19) | | |
| | Reproductive parts | 0.00 ^{ns} (1/21) | 3.10 (1/21) | | |
| Nitrogen Content (NC) | Leaf | 0.04 ^{ns} (1/36) | 22.8*** (1/36) | 0.58 ^{ns} (2/82) | 44.1*** (2/82) |
| | Stem | 0.40 ^{ns} (1/19) | 23.1*** (1/19) | | |
| | Reproductive parts | 1.09 ^{ns} (1/21) | 9.67** (1/21) | | |
| Fibre Content (NDF) | Leaf | 0.00 ^{ns} (1/36) | 0.47 ^{ns} (1/36) | 0.11 ^{ns} (2/82) | 10.1*** (2/82) |
| | Stem | 0.91 ^{ns} (1/19) | 6.10* (1/19) | | |
| | Reproductive parts | 0.31 ^{ns} (1/21) | 1.75 ^{ns} (1/21) | | |

Notes: ns, not significant; *P < 0.05; **P < 0.01; ***P < 0.001; marginally significant results (0.05 < P < 0.1) are shown in italics.

Fertilisation combined with more intense grazing induced higher DMD. This increase is explained by an increase in NC (Pontes *et al.* 2007; Carrère *et al.* 2010) and a decrease in fibre content (Duru and Ducrocq 2002; Carrère *et al.* 2010) and DMC (Pontes *et al.* 2007). Wilson *et al.* (1999) reported that the lower digestibility of species that prefer low-nutrient habitats is the consequence of their chemical composition and tissue anatomy, which is due to their high proportion of non-veinal sclerenchyma cells (Van Arendonk and Poorter 1994). Duru and Ducrocq (2002) found that digestibility of the latest mature leaf and whole green lamina under severe defoliation was higher than that under low defoliation, and that the decrease in digestibility accelerated when combined with fertilisation. Our results showed that an interaction occurred between harvest date and management regime, and the digestibility of different plant parts in the G+F+ treatment remained higher than that in the G+F- treatment at both harvest dates.

Relationships between dry matter content and forage quality

DMC was strongly linked with DMD, NDF and NC, and slopes of these relationships were similar between harvest dates for every plant part. This finding indicates that variation in DMC induced a similar variation in DMD as a component of forage quality at both harvest dates. Intercepts generally differed between the two harvest dates. For a low DMC, DMD and NC were higher at the beginning of growth than at the biomass peak, while the opposite occurred for NDF. Comparison of slopes of the relationships between DMD and DMC on the one hand and between DMD and the other components of forage quality on the other hand revealed that traits variations (DMD and components of forage quality) caused an identical range of variations in DMD of different plant parts (similar slopes). This pattern was not found for their intercepts which differed. For a given DMC, leaves of the 16 species had higher DMD and NC than stems, while leaf NDF was the lowest, which validates our previous results for the range in DMD among plant parts. Measurement of the DMC of particular plant parts makes it possible to predict forage quality of each part at another harvest date and to predict the DMD of other plant parts.

Direct links were found between DMD, components of forage quality and DMC, especially between DMD and NDF. This relationship has been demonstrated in previous studies, but only as correlation and not in terms of causality. Previous studies found a negative correlation between DMD and DMC at the species level for Poaceae species (Al Haj Khaled *et al.* 2006; Pontes *et al.* 2007) and at the community level (Andueza *et al.* 2010; Gardarin *et al.* 2014). Our results confirm that DMC is a suitable indicator of DMD for leaves, stems and reproductive parts, even when variations in DMD are caused more by NDF and

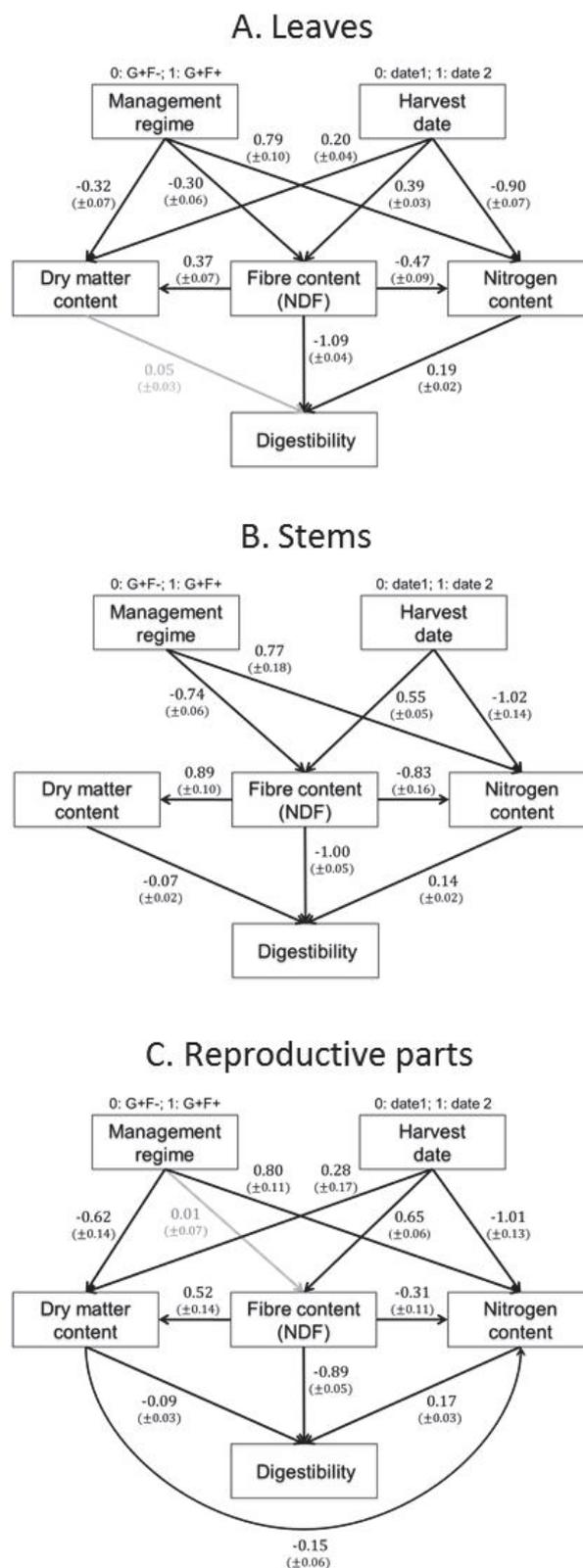


Figure 5. Structural equation models for (A) leaves, (B) stems and (C) reproductive parts. Path coefficients between variables are standardised partial regression coefficients. Intercepts are provided in brackets. Note that management regime and developmental stage are exogenous variables (no arrow point to them).

NC than by DMC. We assume that the influence of NDF on DMD was particularly due to cellulose (Beni de Sousa *et al.* 1982) and lignin (Beni de Sousa *et al.* 1982; Jung and Allen 1995). The variation in DMC was partly due to fibre content, which has high structural carbohydrate content and a low proportion of mesophyll (Garnier and Laurent 1994). The increase in fibre content was responsible for the increase in DMC and consequently the decrease in DMD. Duru *et al.* (2008b) demonstrated that DMD was higher in species with lower leaf DMC at the leafy stage; we confirmed that this also occurs at the reproductive stage.

Relative influence of species, developmental stage and management regime on digestibility variation

Our approach is original in its use of path analysis to understand the relative influence of each factor on DMD. Among the factors studied, species developmental stage and management regime seemed to equally influence DMD of leaves and stems. In previous studies, developmental stage was shown as the most important factor affecting cell wall concentration and composition (Jung 2012) and thus digestibility (Buxton 1996).

The relative influence of species, harvest date and management regime on components of forage quality, leaf DMC and DMD was also assessed at the intraspecific level using the four species found in the two treatments. Harvest date and fertilisation had the strongest effects on NC as demonstrated elsewhere (Kazakou *et al.* 2013), while species effects were strongest for NDF and DMC. As digestibility depends on a complex combination of NC, NDF, DMC (cf. Fig. 5), the relative effects of harvest date, management regimes and species on DMD were intermediate between the effects of these factors on NC on the one hand and NDF and DMC on the other hand. Although the influence of a number of factors on leaf digestibility have been assessed at the intraspecific level (e.g. Groot *et al.* 1999; Duru 2008; Nissinen *et al.* 2010), these have generally been done for each factor individually, making the comparison with our findings difficult. Only the study of Beni de Sousa *et al.* (1982) considered the relative importance of different fibre components on DMD and leaf tensile strength of a grass species at the whole-plant level. Cellulose and lignin concentration had the highest influence on DMD, in agreement with our study where NDF, which takes into account two fibre components, was assessed.

File 1.

| | | Number of samples | Mean | Standard deviation | Standard error (cross validation) | R ² (cross validation) |
|-------------------------|--|-------------------|------|--------------------|-----------------------------------|-----------------------------------|
| DMD, g.kg ⁻¹ | <i>In vitro</i> dry matter digestibility | 870 | 517 | 164 | 3.85 | 0.95 |
| NC, g.kg ⁻¹ | Total nitrogen | 1008 | 17.7 | 6.78 | 0.83 | 0.96 |
| NDF, %DM | Neutral detergent fibre | 1013 | 56.9 | 12.2 | 3.40 | 0.92 |

File 2.

| | DMD of leaf | | | DMD of stem | | | DMD of reproductive part | | |
|--------------------------|-----------------------|-----------------------|--------------|----------------------|-----------------------|-----------------|--------------------------|-----------------------|--------------|
| | Harvest date 1 (n=20) | Harvest date 2 (n=20) | Total (n=40) | Harvest date 1 (n=6) | Harvest date 2 (n=17) | Total (n=23) | Harvest date 1 (n=8) | Harvest date 2 (n=18) | Total (n=26) |
| Nitrogen content (NC) | 0.70*** | 0.79*** | 0.78*** | 0.80 | 0.54* | 0.61** | 0.81* | 0.67** | 0.76*** |
| Fibre content (NDF) | -0.82*** | -0.89*** | -0.86*** | -0.97*** | -0.94*** | -0.94*** | -0.60ns | -0.79*** | -0.79*** |
| Dry matter content (DMC) | -0.90*** | -0.91*** | -0.84*** | -0.89 | -0.85*** | -0.84*** | -0.46ns | -0.75*** | -0.73*** |

CONCLUSIONS

Better assessment of nutritional value of forage in species-rich systems requires knowledge of their growth form composition. Developmental stage is an essential factor that induces changes in forage quality, which is also influenced by management regimes. Functional traits and especially DMC of the different plant parts, which is closely related to fibre content, is a good and easily measured predictor of DMD in these species-rich systems dominated by herbaceous species. Future studies could extend these results to vegetation including a wider range of growth forms, as our results revealed the importance of maintaining a complex community structure in rangelands (different species, growth forms and development stages) in order to maintain their nutritive value in time. A large range of variation in the DMC of leaves has also been shown to improve the flexibility of production in permanent grasslands (Duru *et al.* 2014b). These various findings suggest that a high functional diversity for certain key traits might be required to enhance several aspects of forage production and quality.

SUPPORTING INFORMATION

The following **SUPPORTING INFORMATION** is available in the online version of this article:

File 1. Table. Statistical parameters of the NIRS calibration models for forage quality: dry matter digestibility, nitrogen content and fibre content (NDF).

File 2. Table. Correlations between dry matter digestibility (DMD) and other components of forage quality or traits of at the plant part level for each harvest date or both dates combined.

File 3. Table. Intraspecific responses of digestibility and functional traits to harvest date, species and management regimes, and their interactions at the plant part level.

SOURCES OF FUNDING

This work was funded by the EC2CO CASCADE (INSU CNRS) project. I.B. was supported by a doctoral fellowship from Montpellier Supagro and by a travel grant from ED

File 3.

| | Dry Matter Digestibility (DMD) | | | Nitrogen Content (NC) | | | Fibre Content (NDF) | | | Dry Matter Content (DMC) | | |
|-------------------------------------|-----------------------------------|----------------|--------------------------|--------------------------|----------------|--------------------------|------------------------|----------------|--------------------------|-----------------------------|----------------|--------------------------|
| | Leaf (n=89) | Stem (n=54) | Repro. part (n=57) | Leaf (n=89) | Stem (n=54) | Repro. part (n=57) | Leaf (n=89) | Stem (n=54) | Repro. part (n=57) | Leaf (n=89) | Stem (n=57) | Repro. part (n=57) |
| Harvest date | 255*** | 474*** | 193*** | 262*** | 39.2*** | 46.6*** | 249*** | 712*** | 357*** | 226*** | 26.0*** | 20.5*** |
| Species | 90.5*** | 183*** | 138*** | 7.66*** | 4.19* | 4.12* | 637*** | 470*** | 446*** | 205*** | 35.7*** | 26.4*** |
| Management regime | 35.7*** | 179*** | ns | 175*** | 84.8*** | 47.1*** | 13.7*** | 33.7*** | 93.6*** | 32.7*** | 69.7*** | 9.17** |
| Harvest date × Management regime | 39.6*** | ns | | 20.5*** | 7.86** | | 50.4*** | ns | 8.86** | 4.16* | | 6.05* |
| Harvest date × Species | 37.8*** | | | 13.3*** | | | 43.4*** | | | 5.31** | | |
| Management regime × Species | | 18.0*** | | | | | ns | 8.86*** | 3.22* | | 22.2*** | 2.88* |

SIBAGHE (Université Montpellier 2) to attend a course on path analysis in Sherbrook University given by B. Shipley.

CONTRIBUTIONS BY AUTHORS

I.B., E.K., E.G. and J.R. designed the experiment. I.B. and J.R. contributed to data collection. I.B., L.B. and J.R. performed laboratory analysis. I.B. and E.K. performed statistical analyses. All co-authors discussed and interpreted results prior to writing. I.B., E.K., E.G. and D.B. contributed to writing the manuscript.

CONFLICTS OF INTEREST

No conflicts of interest.

ACKNOWLEDGEMENTS

We thank B. Shipley for his training and advices in path analysis. We thank M. Del Rey Granado for her invaluable help in the field and laboratory, and the technical staff of the experimental station 'INRA La Fage' for access to facilities. We also thank P. Hassoun for helpful discussions and comments on the manuscript.

REFERENCES

- Al Haj Khaled R, Duru M, Decruyenaere V, Jouany C, Cruz P. 2006. Using leaf traits to rank native grasses according to their nutritive value. *Rangeland Ecological Management* 59:648–654.
- Ammar H, López S, González JS, Ranilla MJ. 2004. Chemical composition and *in vitro* digestibility of some Spanish browse plant species. *Journal of the Science of Food and Agriculture* 84:197–204.
- Andrés S, Giráldez JF, López S, Mantecón ÁR, Calleja A. 2005. Nutritive evaluation of herbage from permanent meadows by near-infrared reflectance spectroscopy: 1. Prediction of chemical composition and *in vitro* digestibility. *Journal of the Science of Food and Agriculture* 85:1564–1571.

- Andueza D, Cruz P, Farruggia A, Baumont R, Picard F, Michalet-Doreau B. 2010. Nutritive value of two meadows and relationships with some vegetation traits. *Grass and Forage Science* 65:325–334.
- Ansquer P, Theau JP, Cruz P, Viegas J, Al Haj Khaled R, Duru M. 2004. Caractérisation de la diversité fonctionnelle des prairies à flore complexe : vers la construction d'outils de gestion. *Fourrages* 179:353–368.
- Arzani H, Zohdi M, Fish E, Zahedi Amiri GH, Nikkhah A, Wester D. 2004. Phenological effects on forage quality of five grass species. *Journal of Range Management* 57:624–629.
- Asaadi AM, Yazdi AK. 2011. Phenological stage effects on forage quality of four forbs species. *Journal of Food, Agriculture and Environment* 9:380–384.
- Atis I, Konuskan O, Duru M, Gozubenli H, Yilmaz S. 2012. Effect of harvesting time on yield, composition and forage quality of some forage Sorghum cultivars. *International Journal of Agriculture & Biology* 14:879–886.
- Aufrère J, Graviou D, Demarquilly C, Perez JM, Andrieu J. 1996. Near infrared reflectance spectroscopy to predict energy value of compound feeds for swine and ruminants. *Animal Feed Science and Technology* 62:77–90.
- Aufrère J, Baumont R, Delaby L, Peccatte JR, Andrieu J, Andrieu JP, Dulphy JP. 2007. Prédiction de la digestibilité des fourrages par la méthode pepsine-cellulase. Le point sur les équations proposées. *INRA Productions Animales* 20:129–136.
- Bardgett RD, Wardle DA. 2003. Herbivore-mediated linkages between aboveground and belowground communities. *Ecology* 84:2258–2268.
- Barkaoui K, Bernard-Verdier M, Navas ML. 2013. Questioning the reliability of the point intercept method for assessing community functional structure in low-productive and highly diverse mediterranean grasslands. *Folia Geobotanica* 48:393–414.
- Becker RA, Chambers JM, Wilks AR. 1988. *The New S Language: a programming environment for data analysis and graphics*. Pacific Grove, CA: Wadsworth & Brooks/Cole Advanced Books & Software.
- Beecher M, Hennessy D, Boland TM, McEvoy M, O'Donovan M, Lewis E. 2013. The variation in morphology of perennial ryegrass cultivars throughout the grazing season and effects on organic matter digestibility. *Grass and Forage Science* 70:19–29.
- Beni de Sousa F, Sleper DA, Belyea RL, Matches AG. 1982. Leaf tensile strength, “*in vitro*” digestibility and fiber component relationships in tall fescue. *Pesquisa Agropecuária Brasileira* 17:1497–1504.
- Bernard C. 1996. *Flore des Causses hautes terres, gorges, vallées et vallons (Aveyron, Lozère, Hérault et Gard)*. Saint-Sulpice-de-Royan: Société Botanique du Centre-Ouest n°14.
- Bernard-Verdier M, Navas ML, Vellend M, Violle C, Fayolle A, Garnier E. 2012. Community assembly along a soil depth gradient: contrasting patterns of plant trait convergence and divergence in a Mediterranean rangeland. *Journal of Ecology* 100:1422–1433.
- Bidlack JE, Vaughan JE, Dewald CL. 1999. Forage quality of 10 Eastern gamagrass [*Tripsacum dactyloides* (L.) L.] genotypes. *Journal of Range Management* 52:661–665.
- Birth GS, Hecht HG. 1987. The physics of near infrared reflectance. In: *Near-Infrared technology in agricultural and food industry*. St Paul, MN: American Association of Cereal Chemists, 1–6.
- Bruinenberg MH, Valk H, Korevaar H, Struik PC. 2002. Factors affecting digestibility of temperate forages from seminatural grasslands: a review. *Grass and Forage Science* 57:292–301.

- Buxton DR. 1996. Quality-related characteristics of forages as influenced by plant environment and agronomic factors. *Animal Feed Science and Technology* 59:37–49.
- Buxton DR, Redfearn DD. 1997. Plant limitations to fiber digestion and utilization. *New developments in forage science contributing to enhanced fiber utilization by ruminants*.127:814–818.
- Calvière I, Duru M. 1999. The effect of N and P fertilizer application and botanical composition on the leaf/stem ratio patterns in spring in Pyrenean meadows. *Grass and Forage Science* 54:255–266.
- Carrère P, Pontes L da S, Andueza D, Louault F, Rosseel D, Taini E, Pons B, Toillon S, Soussana JF. 2010. Evolution de la valeur nutritive de graminées prairiales au cours de leur cycle de développement. *Fourrages* 201:27–35.
- Chollet S, Rambal S, Fayolle A, Hubert D, Foulquié D, Garnier E. 2014. Combined effects of climate, resource availability, and plant traits on biomass produced in a Mediterranean rangeland. *Ecology* 95:737–748.
- Cruz P, Duru M, Therond O, Theau JP, Ducourtieux C, Jouany C, Al Haj Khaled R, Ansquer P. 2002. Une nouvelle approche pour caractériser les prairies naturelles et leur valeur d'usage. *Fourrages* 172:335–354.
- De Bello F, Lavorel S, Díaz S, Harrington R, Cornelissen JHC, Bardgett RD, Berg MP, Cipriotti P, Feld CK, Hering D, Martins da Silva P, Potts SG, Sandin L, Sousa JP, Storkey J, Wardle DA, Harrison PA. 2010. Towards an assessment of multiple ecosystem processes and services *via* functional traits. *Biodiversity and Conservation* 19:2873–2893.
- Duru M. 1997. Leaf and stem *in vitro* digestibility for grasses and dicotyledons of meadow plant communities in spring. *Journal of the Science of Food and Agriculture* 74:175–185.
- Duru M, Delprat V, Fabre C, Feuillerac E. 2000. Effect of nitrogen fertiliser supply and winter cutting on morphological composition and herbage digestibility of a *Dactylis glomerata* L sward in spring. *Journal of the Science of Food and Agriculture* 80:33–42.
- Duru M, Ducrocq H. 2002. A model of lamina digestibility of Orchardgrass as influenced by nitrogen and defoliation. *Crop Science* 42:214–223.
- Duru M. 2008. Improvement of time-driven models of lamina cocksfoot digestibility by a process-based model to take account of plant N nutrition and defoliation. *Journal of Agronomy and Crop Science* 194:401–412.
- Duru M, Cruz P, Al Haj Khaled R, Ducourtieux C, Theau JP. 2008a. Relevance of plant functional types based on leaf dry matter content for assessing digestibility of native grass species and species-rich grassland communities in spring. *Agronomy Journal* 100:1622–1630.
- Duru M, Cruz P, Theau JP. 2008b. Un modèle générique de digestibilité des graminées des prairies semées et permanentes pour raisonner les pratiques agricoles. *Fourrages* 193:79–102.
- Duru M, Cruz P, Jouany C, Theau JP. 2010. Herb'type©: Un nouvel outil pour évaluer les services de production fournis par les prairies permanentes. *INRA Production Animale* 23:319–332.
- Duru M, Jouany C, Le Roux X, Navas ML, Cruz P. 2014b. From a conceptual framework to an operational approach for managing grassland functional diversity to obtain targeted ecosystem services: Case studies from French mountains. *Renewable Agriculture and Food Systems* 29:239–254.

- Duru M, Jouany C, Theau JP, Granger S, Cruz P. 2014a. A plant-functional-type approach tailored for stakeholders involved in field studies to predict forage services and plant biodiversity provided by grasslands. *Grass and Forage Science* 70:2–18.
- Garcia F, Carrere P, Soussana JF, Baumont R. 2003. How do severity and frequency of grazing affect sward characteristics and the choices of sheep during the grazing season? *Grass and Forage Science* 58:138–150.
- Gardarin A, Garnier E, Carrère P, Cruz P, Andueza D, Bonis A, Colace MP, Dumont B, Duru M, Farruggia A, Gaucherand S, Grigulis K, Kernéis É, Lavorel S, Louault F, Loucougaray G, Mesléard F, Yavercovski N, Kazakou E. 2014. Plant trait-digestibility relationships across management and climate gradients in permanent grasslands. *Journal of Applied Ecology* 51:1207–1217.
- Garnier E, Laurent G. 1994. Leaf anatomy, specific mass and water-content in congeneric annual and perennial grass species. *New Phytologist* 128:725–736.
- Garnier E, Shipley B, Roumet C, Laurent G. 2001. A standardized protocol for the determination of specific leaf area and leaf dry matter content. *Functional Ecology* 15:688–695.
- Garnier E, Navas ML. 2012. A trait-based approach to comparative functional plant ecology: concepts, methods and applications for agroecology. A review. *Agronomy for Sustainable Development* 32:365–399.
- Garnier E, Navas ML, Grigulis K. 2016. *Plant functional diversity. Organism traits, community structure, and ecosystem properties*. Oxford: Oxford University Press.
- Groot JCJ, Neuteboom JH. 1997. Composition and digestibility during ageing of Italian ryegrass leaves of consecutive insertion levels. *Journal of the Science of Food and Agriculture* 75:227–236.
- Groot JCJ, Neuteboom JH, Deinum B. 1999. Composition and digestibility during ageing of consecutive leaves on the main stem of Italian ryegrass plants, growing undisturbed or regrowing after cutting. *Journal of the Science of Food and Agriculture* 79:1691–1697.
- Hassoun P, Autran P, Foulquié D, Bouix J, Bocquier F. 2007. Valeur alimentaire des parcours de Causse steppique du Larzac par les ovins viande. *Rencontres autour des Recherches sur les Ruminants* 14:245.
- Jung HJG, Allen MS. 1995. Characteristics of plant cell walls affecting intake and digestibility of forages by ruminants. *Journal of Animal Science* 73:2774–2790.
- Jung HJG. 2012. *Forage digestibility: the intersection of cell wall lignification and plant tissue anatomy*. Department of Agronomy and Plant Genetics, Department of Animal Sciences, University of Minnesota, USA.
- Karn JF, Berdahl JD, Frank AB. 2006. Nutritive quality of four perennial grasses as affected by species, cultivar, maturity, and plant tissue. *Agronomy Journal* 98:1400–1409.
- Kazakou E, Violle C, Roumet C, Navas ML, Vile D, Kattge J, Garnier E. 2013. Are trait-based species rankings consistent across data sets and spatial scales? *Journal of Vegetation Science* 25:235–247.
- Lemaire G, Hodgson J, Chabbi A. 2011. *Grassland productivity and ecosystem services*. Wallingford, Oxfordshire: CAB International.
- Louault F, Pillar VD, Aufrère J, Garnier E, Soussana JF. 2005. Plant traits and functional types in response to reduced disturbance in a semi-natural grassland. *Journal of Vegetation Science* 16:151–160.
- Michaud A, Andueza D, Picard F, Plantureux S, Baumont R. 2012. Seasonal dynamics of biomass production and herbage quality of three grasslands with contrasting functional compositions. *Grass and Forage Science* 67:64–76.

- Mládek J, Mládková P, Hejčmanová P, Dvorský M, Pavlů V, De Bello F, Duchoslav M, Hejčman M, Pakeman RJ. 2013. Plant trait assembly affects superiority of grazer's foraging strategies in species-rich grasslands. *PLoS ONE* 8:e69800.
- Nissinen O, Kalliainen P, Jauhiainen L. 2010. Development of yield and nutritive value of timothy in primary growth and regrowth in northern growing conditions. *Agricultural and Food Science* 19:252–268.
- Pérez Corona EM, Vázquez-de-Aldana BR, García-Criado B, García-Ciudad A. 1998. Variations in nutritional quality and biomass production of semiarid grasslands. *Journal of Rangeland Management* 51:570–576.
- Pérez-Harguindeguy N, Díaz S, Garnier E, Lavorel S, Poorter H, Jaureguiberry P, Cornwell WK, Craine JM, Gurvich DE, Urcelay C, Veneklaas EJ, Reich PB, Poorter L, Wright IJ, Ray P, Enrico L, Pausas JG, de Vos AC, Buchmann N, Funes G, Quétier F, Hodgson JG, Thompson K, Morgan HD, ter Steege H, van der Heijden MGA, Sack L, Blonder B, Poschlod P, Vaieretti MV, Conti G, Staver AC, Aquino S, Cornelissen JHC. 2013. New handbook for standardised measurement of plant functional traits worldwide. *Australian Journal of Botany* 61:167–234.
- Pontes L da S, Soussana JF, Louault F, Andueza D, Carrère P. 2007. Leaf traits affect the above-ground productivity and quality of pasture grasses. *Functional Ecology* 21:844–853.
- Pritchard GI, Folkins LP, Pigden WJ. 1963. The *in vitro* digestibility of whole grasses and their parts at progressive stages of maturity. *Canadian Journal of Plant Science* 43:79–87.
- R Development Core Team. 2010. R: A language and environment for statistical computing.
- Shipley B. 2000. *Cause and correlation in biology. A user's guide to path analysis, structural equations and causal inference*. Cambridge: Cambridge University Press.
- Shipley B. 2009. Confirmatory path analysis in a generalized multilevel context. *Ecology* 90:363–368.
- Stuth J, Jama A, Tolleson D. 2003. Direct and indirect means of predicting forage quality through near infrared reflectance spectroscopy. *Field Crops Research* 84:45–56.
- Terry RA, Tilley JMA. 1964. The digestibility of the leaves and stems of perennial ryegrass, cocksfoot, timothy, tall fescue, lucerne and sainfoin, as measured by an *in vitro* procedure. *Grass and Forage Science* 19:363–373.
- Van Arendonk JJCM, Poorter H. 1994. The chemical composition and anatomical structure of leaves of grass species differing in relative growth rate. *Plant Cell and Environment* 17:963–970.
- Van Soest PJ, Robertson JB, Lewis BA. 1991. Methods for dietary fiber, neutral detergent fiber, and nonstarch polysaccharides in relation to animal nutrition. *Journal of Dairy Science* 74:3583–3597.
- Violle C, Navas ML, Vile D, Kazakou E, Fortunel C, Hummel I, Garnier E. 2007. Let the concept of trait be functional! *Oikos* 116:882–892.
- Wilson PJ, Thompson K, Hodgson JG. 1999. Specific leaf area and dry leaf matter content as alternative predictors of plant strategies. *The New phytologist* 143:155–162.
- Xu R. 2003. Measuring explained variation in linear mixed effects models. *Statistics in Medicine* 22:3527–3541.
- Yahdjian L, Sala OE, Havstad KM. 2015. Rangeland ecosystem services: shifting focus from supply to reconciling supply and demand. *Frontiers in Ecology and the Environment* 13:44–51.

CHAPITRE 2

RELATION ENTRE DIGESTIBILITE ET DECOMPOSABILITE A L'ECHELLE DE L'ESPECE

Expliquer les relations digestibilité-décomposabilité
pour des espèces de prairies permanentes Méditerranéennes :
quels traits ont la plus grande importance ?



Introduction

L'intensité de pâturage et le niveau de ressources sont les principaux facteurs contrôlant la réponse des plantes aux pratiques de gestion. Les plantes mettent en place des stratégies afin de se maintenir dans ces milieux, selon un compromis entre croissance et défense, qui se traduisent par des changements de qualité du fourrage et en conséquence de sa litière. Cependant, peu d'études ont exploré les liens entre digestibilité du fourrage par les herbivores et décomposabilité de la litière. Les objectifs de ce chapitre étaient de (i) tester les liens entre digestibilité de la matière sèche et décomposabilité ; (ii) déterminer les traits reliés à chacune de ces propriétés ; (iii) identifier un ou plusieurs traits prédicteurs de variations de digestibilité et décomposabilité.

16 espèces de prairies permanentes Méditerranéenne soumises à deux pratiques de gestion (fertilisation et pâturage intensif vs. pâturage modéré uniquement) ont été étudiées. La digestibilité ainsi que plusieurs traits fonctionnels ont été déterminés sur matériel vert, et la décomposabilité sur la litière, au pic de biomasse.

Résultats marquants

Nous avons démontré qu'il existe une relation positive entre la digestibilité de la matière sèche et la décomposabilité de la litière qui se maintient dans les feuilles et les tiges, au travers de différentes pratiques de gestion. Cette relation est déterminée par certains traits, en particulier la teneur en fibres mesurée sur le matériel vert, qui prédit à la fois la digestibilité du fourrage et la décomposabilité des litières. La teneur en matière sèche des organes étant fortement reliée à la teneur en fibres, ce trait affecte à la fois les herbivores et les micro-organismes à travers l'effet post-mortem.

**Explaining the digestibility-decomposability relationships
in species from Mediterranean rangelands:
which traits matter most?**

Iris Bumb¹, Eric Garnier², Sylvain Coq², Johanne Nahmani², Maria Del Rey Granada²
and Elena Kazakou¹

Article en préparation

¹Montpellier Supagro, Centre d'Ecologie Fonctionnelle et Evolutive (UMR CEFE), CNRS - Université de Montpellier - Université Paul-Valéry Montpellier - EPHE, campus CNRS, 1919 route de Mende, 34293 Montpellier cedex 5, France

²Centre d'Ecologie Fonctionnelle et Evolutive (UMR 5175), CNRS - Université de Montpellier - Université Paul-Valéry Montpellier - EPHE, campus CNRS, 1919 route de Mende, 34293 Montpellier cedex 5, France

ABSTRACT

Herbivory and soil fertility are the principal factors controlling plant responses to the management regime and affecting vegetation composition and structure. Few comparative studies explored the influence of forage quality for herbivores on the decomposability of the corresponding litter through the 'afterlife' effects hypothesis, considering different plant organs. We investigated the dry matter digestibility-decomposability linkage in plants from a species-rich rangeland, and which traits were good predictors of this relationship at organ level. We studied 16 species with contrasting growth forms in a Mediterranean rangeland in southern France grazed by sheep and subject to two management regimes: fertilization and intensive grazing vs. non-fertilization and moderate grazing. The dry matter digestibility and decomposability of leaves and stems were estimated at peak standing biomass, as well as functional traits measured both on green and litter plants such as fibre content (NDF), dry matter content (DMC), N, P and tannin contents. Dry matter digestibility was significantly positively related to decomposability, both properties being influenced in the same direction by management regime, organ and growth forms. This relationship was consistent when each management regime or organ was considered separately. Dry matter digestibility of leaves and stems was mostly and negatively explained by green NDF and positively by green N content (NC). Decomposability was more predicted by traits measured on green rather than litter plants, and was negatively related to NDF for leaves and stems and positively to N and P contents for leaves only. These two degradation processes were governed by similar traits, in particular NDF, affecting both herbivores and micro-organisms through the 'afterlife' effect.

KEYWORDS: 'afterlife' effect; dry matter digestibility; decomposability; fertilization; grazing; green and litter traits; organ;

INTRODUCTION

Local vegetation structure and functioning result from the sorting and filtering of plants by biotic and abiotic factors (Keddy 1992). In managed ecosystems such as permanent grasslands, grazing by domestic herbivores and availability of soil resource are the principal factors controlling plant responses to the management regime (Duru *et al.* 2005; Garnier and Navas 2012).

Herbivory and soil fertility affect vegetation composition and structure in an interactive way. Increasing soil nutrient availability results in plants with high nutrient concentration and low defense investment, allowing them to face herbivory with a tolerance strategy (Trlica and Rittenhouse 1993; Briske 1996; Boege and Marquis 2005). In contrast, plants growing in nutrient poor habitats are characterized by an efficient ability to conserve resources, driven in particular by a long potential lifespan and a high investment in protection against herbivores (Coley *et al.* 1985; Chapin *et al.* 1990; Boege and Marquis 2005). These opposed strategies against herbivory along soil fertility gradients correspond to a trade-off between growth and defense (Herms and Mattson 1992). This trade-off has direct impacts on plant consumption by herbivores, less protected and rapidly growing plants being expected to be more heavily grazed by herbivores (Coley *et al.* 1985), but also has important 'afterlife' effects (Grime and Anderson 1986), because it induces interspecific variation in litter quality and decomposability (Cornelissen 1996; Hobbie 1996; Cornelissen and Thompson 1997; Wardle *et al.* 1998; Aerts *et al.* 1999; Pérez-Harguindeguy *et al.* 2000; Queded *et al.* 2003; Cornelissen *et al.* 2004). These authors suggested that plant investment in leaves heavily defended against herbivores will result in litters with a low decomposition rate due to the presence of highly recalcitrant components (Grime *et al.* 1996). Several litter traits have been explored as drivers of litter decomposition, such as litter nitrogen content (Pérez-Harguindeguy *et al.* 2000; Cornwell *et al.* 2008), lignin content (Meentemeyer 1978), physical toughness (Pérez-Harguindeguy *et al.* 2000), polyphenol content (Coq *et al.* 2010). Other studies also directly linked plant litter decomposability to the traits of green leaves such as nitrogen content (Cornwell *et al.* 2008; Bakker *et al.* 2011) or leaf dry matter content (LDMC) (Kazakou *et al.* 2006; Cortez *et al.* 2007; Queded *et al.* 2007; Bakker *et al.* 2011), leaf thickness (Kazakou *et al.* 2009; Bakker *et al.* 2011), leaf tensile strength (Pérez-Harguindeguy *et al.* 2000; Kazakou *et al.* 2009). Most studies aiming at linking plant or litter traits to litter decomposability focused on leaves or whole plants, and very few studies compared plant organ decomposability (but see Birouste *et al.* 2012; Freschet *et al.* 2012, 2013). In addition, few studies used both green and litter traits to compare their potential to

predict litter decomposability (Fortunel *et al.* 2009; Kazakou *et al.* 2009; Bakker *et al.* 2011) and verify their 'afterlife' effects.

Digestibility provides a measure of the plant nutritive value (Bruinenberg *et al.* 2002), especially for ruminants, and can be considered as a measurement of degradability of green plant material by ruminant herbivores. Whole plant digestibility varied across species for grasslands, depending in particular on its taxonomic affiliation and growth form (Pontes *et al.* 2007; Carrère *et al.* 2010). Digestibility is strongly dependent on plant traits, and is in particular reduced for plants with long leaf lifespan (LLS) (Al Haj Khaled *et al.* 2006), high physical toughness (Onoda *et al.* 2011; Moles *et al.* 2013), high LDMC (Louault *et al.* 2005; Al Haj Khaled *et al.* 2006; Pontes *et al.* 2007; Ansquer *et al.* 2009; Andueza *et al.* 2010; Gardarin *et al.* 2014), and low nutrient concentrations such as nitrogen content (Bidlack *et al.* 1999; Ammar *et al.* 2004; Karn *et al.* 2006; Lavorel and Grigulis 2012; Gardarin *et al.* 2014) and P content at community level (Gardarin *et al.* 2014). These traits can therefore be used to predict the herbage quality for ruminants (Bruinenberg *et al.* 2002), for herbaceous species from permanent temperate grasslands. Links between plant tissue digestibility and plant traits were established for leaves or shoots (Louault *et al.* 2005; Al Haj Khaled *et al.* 2006; Pontes *et al.* 2007) and have recently been extended to the stems (Bumb *et al. accepted*). The few studies comparing organ digestibility were conducted on grass species (Bidlack *et al.* 1999; Arzani *et al.* 2004; Karn *et al.* 2006; Duru *et al.* 2008; Beecher *et al.* 2013), except Duru (1997) that focused on both grass and dicotyledonous species.

A few comparative studies explored the link between plant quality for herbivores and the decomposability of the corresponding litter. Using the palatability of whole plant or isolated leaf to invertebrate herbivores (slugs, snails, mollusks and insects) as an index of the herbivory process, most of them showed a positive relationship between palatability and decomposability. To our knowledge, only Cornelissen *et al.* (2004) explored the links between the digestibility for ruminant herbivores of green material and the decomposability of the corresponding litter *via* the functional traits. Using 32 subarctic species, dominated by forbs and woody species, they found a positive relationship between both processes indicating that the less digestible leaves were transformed into low-quality litter. However, their study only focused on leaves, and did not explicitly considered the soil resources as a potential factor affecting the observed relationship.

In the present study, we explored the links between dry matter digestibility and decomposability of the corresponding litter in 16 dominant plant species from Mediterranean rangelands characteristics of different management regimes, corresponding to intense

grazing in fertilized plots and lower grazing in plots without fertilization. Plant and litter traits measured on leaves and stems were used as explanatory factors to link both processes. We hypothesized that:

- (i) There is a link between dry matter digestibility and decomposability, both across and within management regimes, and for all studied organ types, corresponding to the 'afterlife' effects hypothesis.
- (ii) Dry matter digestibility is related to functional traits measured on green organs, and decomposability to functional traits measured on both green and litter organs. According to the 'afterlife' effects hypothesis, we expected that green traits are good predictors for both dry matter digestibility and litter decomposability.
- (iii) Structural compounds being largely unchanged during the senescence, fibres should better explain the variation in dry matter digestibility and decomposability than nutritive compounds.

MATERIEL AND METHODS

Study site, experimental design and plant species

The study was conducted on species from dry calcareous rangelands in southern France located on a limestone plateau (Larzac Causse) at the La Fage research station of INRA (French National Institute for Agricultural Research) (43°55'N, 3°05'E, 790 m above sea level). The climate of the plateau is sub-humid with a Mediterranean influence, with cool wet winters and warm dry summers. Annual mean precipitation of 1070 mm occurs mainly during spring and autumn, and mean monthly temperatures vary from 1°C in January to 19°C in August (data from 1973-2006). The vegetation is dominated by perennial herbaceous species (*Bromopsis erecta*), along with loosely scattered shrubs and trees (*Buxus sempervirens* and *Juniperus oxycedrus*) (Bernard 1996). For the past 35 years, these rangelands have been grazed by sheep herds (Romane breed) raised outdoors year-round for meat production.

The experimental station is divided into paddocks that vary between 4.7 and 24.5 ha. We chose six of them, which have experienced two different management regimes since 1978. The first consists of moderate grazing ("G+F-" hereafter) of 0.20 kg.kg⁻¹ (proportion of total annual biomass produced that is removed by grazing) and no fertilisation. The second consists of intensive grazing ("G+F+" hereafter) of 0.61 kg.kg⁻¹ (due to increased spring grazing) and fertilisation. In the G+F+ treatment, mineral nitrogen (65 kg.ha⁻¹ year) and

Table 1. List of species studied, with occurrence in each treatment, taxonomic group, life cycle and growth form (according to Pérez-Harguindeguy *et al.* 2013). G+F-: non-fertilized and moderately grazed treatment; G+F+: fertilized and intensely grazed treatment.

| Species | Treatment | Taxonomic group | Life cycle | Growth form |
|-----------------------------------|-----------|-----------------|------------------|----------------------------|
| <i>Anthyllis vulneraria</i> | G+F- | Fabaceae | Perennial/Annual | Rosette |
| <i>Brachypodium pinnatum</i> | G+F- | Poaceae | Perennial | Tussock |
| <i>Carex humilis</i> | G+F- | Cyperaceae | Perennial | Tussock |
| <i>Helianthemum apenninum</i> | G+F- | Cistaceae | Perennial | Extensive and stemmed-herb |
| <i>Helianthemum canum</i> | G+F- | Cistaceae | Perennial | Extensive and stemmed-herb |
| <i>Stipa pennata</i> | G+F- | Poaceae | Perennial | Tussock |
| <i>Capsella bursa-pastoris</i> | G+F+ | Brassicaceae | Annual | Rosette |
| <i>Erodium cicutarium</i> | G+F+ | Geraniaceae | Annual | Rosette |
| <i>Geranium molle</i> | G+F+ | Geraniaceae | Annual | Extensive and stemmed-herb |
| <i>Plantago lanceolata</i> | G+F+ | Plantaginaceae | Perennial | Rosette |
| <i>Poa bulbosa</i> | G+F+ | Poaceae | Perennial | Tussock |
| <i>Veronica arvensis</i> | G+F+ | Plantaginaceae | Annual | Extensive and stemmed-herb |
| <i>Bromopsis erecta</i> | G+F- G+F+ | Poaceae | Perennial | Tussock |
| <i>Pilosella officinarum</i> | G+F- G+F+ | Asteraceae | Perennial | Rosette |
| <i>Potentilla tabernaemontani</i> | G+F- G+F+ | Rosaceae | Perennial | Extensive and stemmed-herb |
| <i>Poterium sanguisorba</i> | G+F- G+F+ | Rosaceae | Perennial | Rosette |

phosphorus ($40 \text{ kg}\cdot\text{ha}^{-1}$ every three years) have been added since 1978, and until 2005 concerning the phosphorus. Three plots per paddock, which covered 200-500 m^2 , were chosen for the present study and considered as replicates.

Based on previous botanical surveys conducted in the paddocks (Bernard-Verdier *et al.* 2012; Barkaoui *et al.* 2013; Chollet *et al.* 2014), we selected 16 species among the most abundant ones: six species were present only in G+F-, six species were present only in the G+F+ and four were present in both treatments (*Bromopsis erecta*, *Pilosella officinarum*, *Potentilla tabernaemontani* and *Poterium sanguisorba*) (Table 1).

Sampling for dry matter digestibility of green organs and litter decomposability

In spring 2013, green biomass was harvested at the peak of biomass (end-of-May for G+F+ and mid-June for G+F-). 30-150 healthy individuals per species in each plot were placed into plastic bags with moist tissues (with deionised water) and kept in a cooling-box until it was processed in the laboratory. Each sample was then sorted into leaves (lamina and sheath) and stems, and dried at 60°C for 72 h. Samples were ground using a ZM100 centrifugal mill through a 1 mm screen.

Leaf and stem litter were collected at the season of maximum senescence for each species (summer and autumn 2013). Dead or senescing leaves and stems were collected directly from the standing-plant, carefully cleaned, dried at 60°C for 72 h and stored in the laboratory.

Dry matter digestibility

Dry matter digestibility was measured on dried and ground samples of green organs using near-infrared reflectance spectroscopy in ring cells equipped with quartz glass. Reflectance spectra were collected from duplicate samples using a FOSS Nirsystem 6500 spectrometer (FOSS Nirsystems, Silver Spring, MD, USA) operating at 400-2500 nm. Calibrations previously available were updated and adapted to our samples with reference analyses of 24 samples representative of our dataset. Calibration was performed using modified partial least square regression using the WINISI software (Infrasoft International, Port Matilda, PA, USA) (for more details see Bumb *et al. accepted*). Dry matter digestibility ($\text{g}\cdot\text{kg}^{-1}$) was estimated *via in vitro* measurements by the pepsin-cellulase method of Aufrère *et al.* (2007).

Litter decomposability

Leaf and stem litters were incubated in microcosms in the laboratory, under controlled temperature and humidity conditions, to measure the potential decomposability of the litter directly related to differences in litter quality. The microcosm type used for this experiment was described by Taylor and Parkinson (1988). Each microcosm chamber, 15 cm high, was made of a 15 cm diameter polyvinylchloride pipe, fitted with a lid and a sealed bottom. The lid could be opened to allow gas exchange and the plug at the bottom could be removed to drain excess water. A grid, 2 cm above the bottom, divided the chamber into two unequal parts: a usable space of 1.5 L capacity and a drainage compartment of 300 mL. One kilogram of standard soil was placed on the grid. The soil was a 3:1 mixture of mineral soil and surface organic horizon taken from the CEFE experimental garden in Montpellier. For each of the 16 species, four repetitions of litter samples (between 0.40 and 2.10 ±0.01 g each) per management regime were sealed in a nylon litter bag of 1 mm mesh (Northern Mesh, Oldham, UK). Each litter sample was weighed to get an initial mass. The soil was subsequently moistened up to 80% of field capacity. The microcosms were kept in the dark at 24°C throughout the experiment and watered once a week to maintain constant soil moisture during the incubation period. After eight weeks, litter bags were taken out of the microcosms, soil particles were carefully removed from the litter bags and the litter samples dried for 48 h at 60°C and weighed.

Traits of green and litter organs: sampling and measurements

Trait measurements on green leaves and stems were conducted on at least 12 individuals per species in each plot during spring 2013, on the youngest fully expanded, well-lit leaves at their peak period of growth. After harvesting, at the same time than those for green biomass used to digestibility measurements, they were immediately placed in a test tube filled with water and placed in a cool box. The tubes were then stored at 4°C for at least 6 h to insure full rehydration of the samples (cf. Garnier *et al.* 2001). After rehydration, plant parts were processed as follows: the youngest mature leaf was cut at the level of petiole insertion for dicotyledons and at the ligule level for monocotyledons; the sheath was associated with lamina for Poaceae; for larger and highly branched species, only a representative fragment of the individual was sampled.

Green leaf and stem dry matter content (DMC) was assessed for each of these organs. Each organ was gently blotted dry before weighing to obtain its water-saturated fresh mass. It was then dried for 72 h at 60°C and weighed to measure dry mass. DMC was calculated as the ratio between the water-saturated fresh mass of the organ and its dry mass.

Chemical analyses were conducted on green and litter material for both leaves and stems (phosphorus and tannins were not measured on green stems due to insufficient material). For green leaves and stems, nitrogen content (NC) and fibre content (Neutral Detergent Fibre, NDF %) were estimated by NIRS method on the same material used for digestibility measurement. Calibrations were based on NC (g.kg^{-1}) measured by the Kjeldahl method and fibre content (Neutral Detergent Fibre, NDF %) measured by the Van Soest sequential detergent method with an amylolytic and protease pre-treatment (Van Soest *et al.* 1991). The NC of litter leaves and stems was determined with an elemental analyser (model EA 1108; Carlo Erba Instruments, Milan, Italy) while their NDF was also predicted by NIRS. Phosphorus contents were measured colorimetrically with an autoanalyser (Evolution II; Alliance instruments, Frépillon, France), using the molybdenum blue method following digestion by sulphuric acid (Grimshaw *et al.* 1989) on green leaves and stems and litter leaves. Condensed tannins were measured according to the acid butanol method (Waterman and Mole 1994).

Data analysis

Statistical analyses were performed with R software (R Development Core Team 2010). Linear models were used to test the influence of management regime, growth form, species (nested in growth form) and their interactions with dry matter digestibility and decomposability. This was performed for each organ (leaf and stem) of the studied species. The model selection, based on Anova, used manual backward elimination and stepwise regression with the 'lm' function. The normality of the distribution of residues was verified for each model. When growth form effect was detected, Tukey tests were used to discriminate them.

Pearson and Spearman correlations were calculated on data averaged per species, organ and management regime to test relationships between dry matter digestibility, decomposability and some functional traits. Digestibility was tested in relation to green traits only while for decomposability relationship green with litter traits were established to capture the 'afterlife effect' and predict decomposability from green traits. Correlations were also tested for each organ and management regime in order to compare the strength of the relationship in each management regime and organ. Intercepts and slopes were tested with Ancova to compare the influences of management regime and organ. In order to test the species ranking between a same functional trait measured on green and litter material, Spearman correlations were calculated for total data averaged per species, organ and management regime.

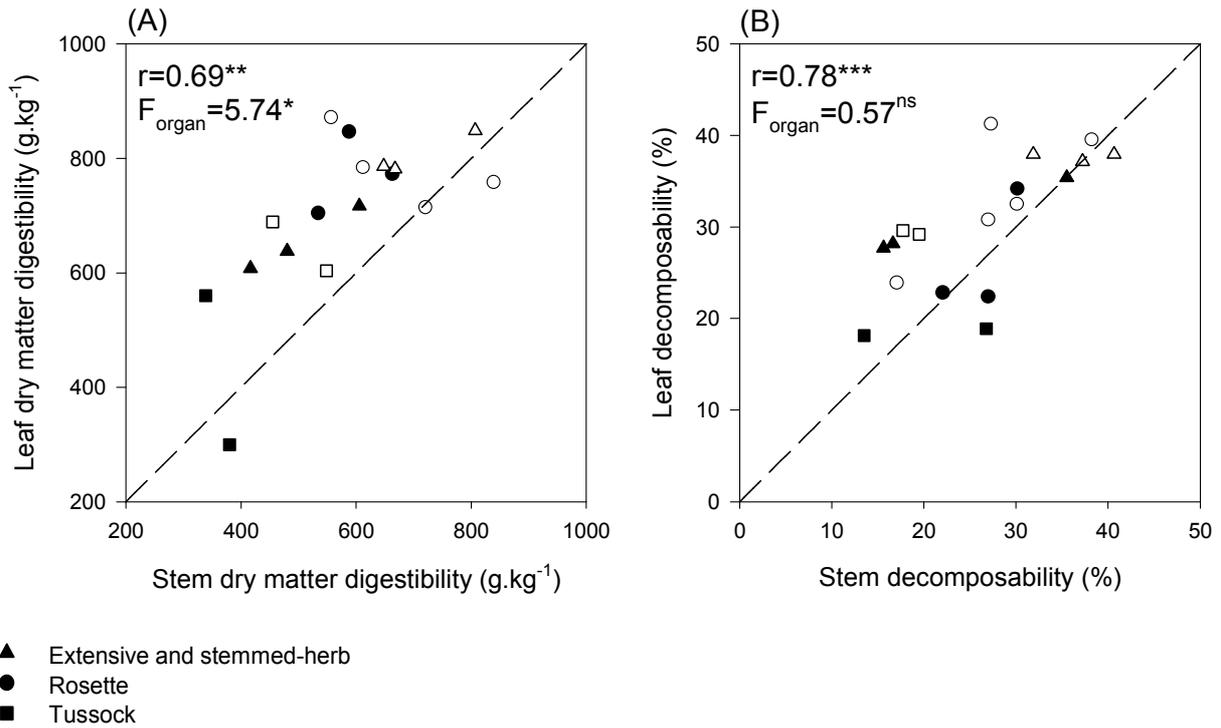


Figure 1. Relationship between leaves and stems for (A) dry matter digestibility and (B) decomposability. The r values are Spearman correlation coefficients and F value correspond to Anova test. Open symbols represent the G+F+ treatment and closed symbols represent the G+F- treatment.

Notes: ns, not significant; * $P < 0.05$; ** $P < 0.01$; *** $P < 0.001$

Table 2. Influence of management regime, growth form, species on dry matter digestibility and decomposability of leaves and stems. Values correspond to F statistics from Anova.

| | Dry Matter Digestibility | | Decomposability | |
|-------------------|--------------------------|-------------|-----------------|-------------|
| | Leaf (n=115) | Stem (n=97) | Leaf (n=18) | Stem (n=18) |
| Management regime | 650*** | 551*** | 191*** | 65.2*** |
| Species | 59.0*** | 49.2*** | 10.2*** | 35.1*** |
| Growth form | 690*** | 466*** | 88.6*** | 148*** |

Notes: *** $P < 0.001$

Principal Component Analyses (PCA) were performed for each organ using the 'lme4' package to determine the relationships among traits across species, considering separately leaves and stems in the one hand and green and litter traits on the other hand. The projection of the points on axis 1 was recovered to test correlations with dry matter digestibility for green traits and decomposability for green and litter traits, then to test differences between growth forms using one-way Anova, followed by a Tukey test.

Multiple regressions were used to test the relative importance of functional traits to predict dry matter digestibility and decomposability (explained variables). Only green traits were used to predict digestibility while green and litter traits were considered in separate models to predict decomposability. A stepwise approach to select the best model was used and based on the corrected Akaike Information Criterion (package glmulti, function glmulti). The variance inflation factor (VIF) was tested (package car, function vif) in order to avoid collinearity between variables. Variables presenting a VIF < 5 were considered in the model (Kutner *et al.* 2004). The partial eta-squared was calculated (package heplots, function etasq) to provide a measure of the relative importance of each variable representing the proportion of the total variability attributable to a given factor. After selection of variables, we checked and confirmed the homoscedasticity and normality of the residuals of each best model.

RESULTS

Variations in dry matter digestibility and decomposability

Dry matter digestibility was higher for leaves than stems (Fig. 1A) while decomposability was not significantly different between organs (Fig. 1B). Management regimes influenced dry matter digestibility and decomposability of each organ (Table 2): species in the G+F+ treatment presented higher dry matter digestibility and decomposability than those in the G+F- treatment for leaves and stems (+20.3% and +26.0% respectively for dry matter digestibility; +38.8% and +20.2% respectively for decomposability). Species identity and growth forms influenced dry matter digestibility (Table 2 and Fig. 1A) and decomposability (Table 2 and Fig. 1B). Rosette plants like *Capsella bursa-pastoris* and *Erodium cicutarium* showed higher dry matter digestibility (Fig. 1A) and decomposability (Fig. 1B) than tussock plants like *Stipa pennata*, *Bromopsis erecta* and *Carex humilis*. Extensive and stemmed-herbs like *Potentilla tabernaemontani* presented dry matter digestibility and decomposability similar to rosette plants or intermediate between rosette and tussock plants

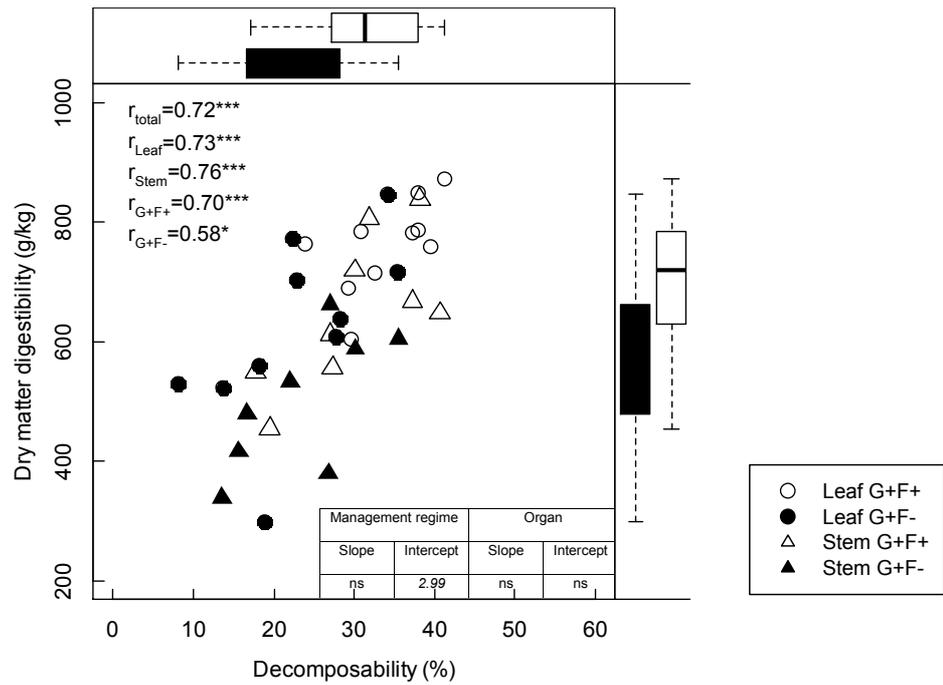


Figure 2. Relationship between dry matter digestibility and decomposability. Boxes and whisker plots at the top of the plot show the distribution of values for decomposability; Boxes and whisker plots at the right of the plot show the distribution of values for digestibility. Solid symbols and whisker plots represent the G+F- treatment, while open symbols and whisker plots represent the G+F+ treatment. The r values are Pearson or Spearman correlation coefficients for all data (r_{total}), both organ (r_{leaf} or r_{stem}) and both management regime (r_{G+F+} or r_{G+F-}). The influence of management regimes and organs on slopes and intercepts of the relationships are presented in the table.

Notes: ns, not significant; * $P < 0.05$; ** $P < 0.01$; *** $P < 0.001$

(Fig. 1). The effects of organs, management regimes and growth forms were higher for dry matter digestibility than for decomposability (Fig. 1).

Relationships between digestibility and decomposability

Dry matter digestibility was positively related to decomposability when all data from the 16 plant species were considered in the analysis (Fig. 2). This relationship was also consistent within each management regime or organ (Fig. 2). Dry matter digestibility-decomposability relationships typically showed similar slopes when the two management regimes were analyzed separately (Fig. 2), with slight shifts in elevations (intercepts): the intercept of the relationship in the G+F+ treatment were marginally higher than in G+F- treatment (Fig. 2). Similarly, patterns of common slope and intercept were also found when stems and leaves were analyzed separately (Fig. 2).

Relationships between dry matter digestibility, decomposability and functional traits

Bivariate relationships between green traits and dry matter digestibility (Fig. 3A), and between both green and litter traits and decomposability showed negative correlations with green and litter NDF (Fig. 3A, B, C) and with green DMC (Fig. 3D, E), and a positive correlation with green and litter N (Fig. 3F, G, H). A positive correlation with green and litter P content was found for the decomposability only (Fig. 3J, K). Most of the relationships between traits and dry matter digestibility or decomposability presented in the Fig. 3 were consistent in each organ (Appendix 1). Tannin content was not related to dry matter digestibility ($r=0.30^{ns}$) and decomposability ($r_{green}=0.37^{ns}$; $r_{litter}=0.26^{ns}$). Relationships between decomposability and traits from green material showed a positive correlation with NC only for leaves (Appendix 1). Relationships presented in the Fig. 3 were consistent in each management regime (Appendix 1), except for the link between decomposability and DMC in the G+F+ treatment and litter NC in the G+F- treatment (Appendix 1). Consistent rankings between green and litter organs were found for functional traits measured on leaves and stems (Appendix 2).

Axis 1 of PCA on green leaves accounted for 52.4% of the variation and was determined by DMC and NDF opposed to NC (Appendix 3). Axis 1 of PCA for green stems accounted for 75.6% and was determined by similar traits than for the PCA on green leaves (Appendix 3). Dry matter digestibility was negatively related to this axis 1 for both leaves (Fig. 4A) and stems (Fig. 4B). Decomposability was also highly negatively correlated with this first PCA axis for both leaves (Fig. 4C) and stems (Fig. 4D). Concerning PCA for litter leaves, the

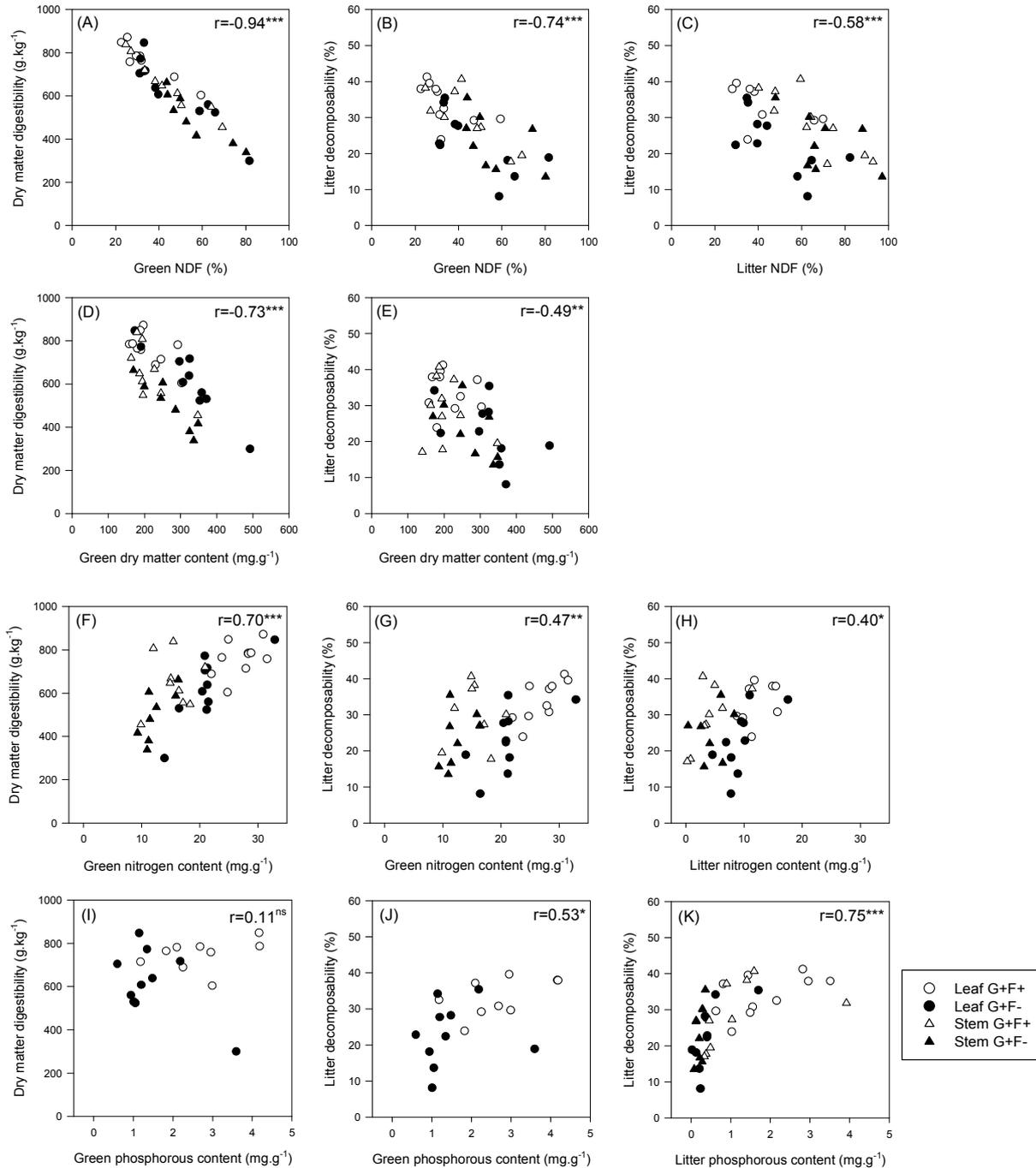


Figure 3. Relationships between dry matter digestibility and (A) green NDF, (D) green DMC, (F) green N content and (I) green P content; between decomposability and (B) green NDF, (E) green DMC, (G) green N content and (J) green P content; between decomposability and (C) litter NDF, (H) litter N content and (K) litter P content. The r values are Pearson or Spearman correlation coefficients for all data.

Notes: ns, not significant; *P < 0.05; **P < 0.01; ***P < 0.001

axis 1 accounted 53.2% of variation and was determined in addition to NDF and N content by P content (Appendix 3) mostly by NDF and N content for litter stems of which the axis 1 of PCA accounted 52.6% of the variation (Appendix 3). Decomposability was negatively related to this axis 1 for both leaves (Fig. 4E) and stems (Fig. 4F).

Loading of species on axis 1 varied significantly among species growth forms. Tussock plants had higher NDF, DMC and lower NC than rosette plants and extensive and stemmed-herbs for green leaves ($F=11.4^{***}$; Fig. 4A, C and Appendix 3) and also lower P content than rosette plants and extensive and stemmed-herbs for litter leaves ($F=15.9^{***}$; Fig. 4E and Appendix 3) while extensive and stemmed-herbs were intermediate for green stems ($F=5.66^*$; Fig. 4B, D and Appendix 3). Tussock and rosette plants presented mostly higher NDF and lower NC than extensive and stemmed-herbs for litter stems ($F=10.1^{**}$; Fig. 4F and Appendix 3).

Relative influence of functional traits on dry matter digestibility and decomposability

The regression model showed that dry matter digestibility of leaves was mostly and negatively explained by green NDF, then positively by NC. P and tannins contents contributed to the variance explanation, but were non-significant (Table 3). Green NDF was also the most important variable explaining the dry matter digestibility of stems, while green NC on additional variance (Table 3).

The regression model based on litter traits showed that NDF, N, P and tannin contents were the four most important variables explaining decomposability of leaves, but none was significant (Table 3). When only green traits were considered to explain decomposability of leaves, P content presented a relative importance higher than NDF, N and tannin contents (Table 3). Decomposability of stems was more explained by NDF in the both regression model considering litter traits or green traits (Table 3). Additional variance was explained by litter tannin, N and P contents in one case, and by green N content in the second case, but these variables were non-significant in regression models (Table 3).

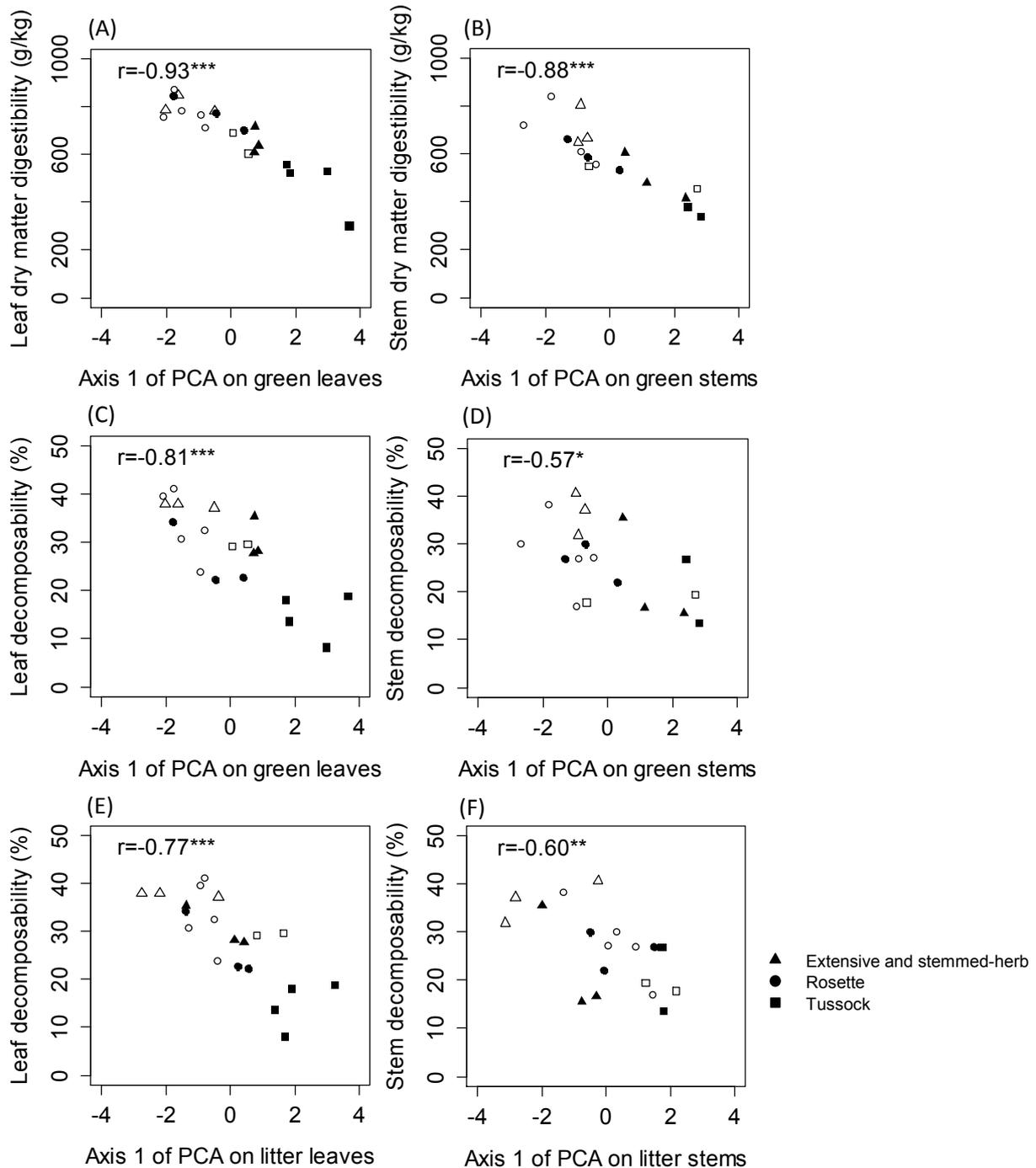


Figure 4. Relationships between the axis 1 of PCA combining functional traits of green plant (see Appendix 3) and (A) leaf dry matter digestibility, (B) stem dry matter digestibility, (C) leaf decomposability, (D) stem decomposability, and between the axis 1 of PCA combining litter functional traits (see Appendix 3) and (E) leaf decomposability and (F) stem decomposability. Open symbols correspond to the G+F+ treatment and close symbols to the G+F- treatment. The r values are Pearson correlation coefficients for all data.

Notes: *P < 0.05; **P < 0.01; ***P < 0.001

DISCUSSION

Links between digestibility and decomposability across species, organs and management regimes

The first objective was to test the relationship between dry matter digestibility and decomposability across different species and organs in species from permanent grasslands characterized by different management regimes. Our results supported the 'afterlife' effects hypothesis (Grime and Anderson 1986) which postulate that highly defended leaves have low digestibility (Cornelissen *et al.* 2004; Fürstenberg-Hägg *et al.* 2013) and produced more recalcitrant litter causing low decomposition rate (Melillo *et al.* 1982; Grime *et al.* 1996; Cornelissen *et al.* 1999, 2004; Hättenschwiler and Vitousek 2000). This hypothesis has been tested only in two previous studies in the context of vertebrate herbivores (White *et al.* 2004; Cornelissen *et al.* 2004) which considered only leaves. We tested this hypothesis by considering other plant organs like stems and by also considering two management regimes. We found that a given change in dry matter digestibility induced a comparable change of decomposability for species across management regimes and organs.

In comparison with the study of Cornelissen *et al.* (2004) considering 32 subarctic plant species, our study carried only on 16 species from permanent grasslands showed an equivalent range of variation ($\approx 350\text{-}800\text{ g.kg}^{-1}$ vs. $300\text{-}872\text{ g.kg}^{-1}$ for leaf digestibility; $\approx 20\text{-}80\%$ *in situ* vs. $8.13\text{-}41.3\%$ in microcosm for leaf litter mass loss). Whole plant digestibility and litter decomposability varied across species for grasslands, depending in particular on their taxonomic affiliation and growth form (Pontes *et al.* 2007; Carrère *et al.* 2010 for digestibility; Cornelissen *et al.* 2004; Kazakou *et al.* 2009 for decomposability). Cornelissen *et al.* (2004) showed that even if this relationship was confirmed with a broad species number from a subarctic region, this was not found within different plant types. Our results were in agreement with previous studies showing that dicotyledonous species, composed mainly by rosettes and extensive and stemmed-herbs, presented higher digestibility or palatability (Grime *et al.* 1996; Duru 1997; Díaz *et al.* 2001; Cingolani *et al.* 2005), and higher decomposability than monocotyledonous species, composed by tussocks (Cornelissen *et al.* 1999, 2004; Pérez-Harguindeguy *et al.* 2000; Pálková and Lepš 2008; Cornwell *et al.* 2008) in our study site.

The association between grazing and fertilization in the G+F+ treatment was responsible for a modification in the species composition over time at the La Fage experiment station (Chollet *et al.* 2014), resulting to species with higher dry matter

Table 3. Effects of functional traits on dry matter digestibility and decomposability for leaves and stems. *t* values from multiple linear regression models are presented, associated with their relative importance in dry matter digestibility or decomposability variation (%). The R² adjusted result from best model after traits selection. Management regime is coded '0' for the G+F- treatment and '1' for the G+F+ treatment.

| | | Dry matter digestibility | | | | Decomposability | | | |
|--------------|-------------------------|--------------------------|---------------------|----------|---------------------|---------------------|---------------------|---------------------|---------------------|
| | | Leaf | | Stem | | Leaf | | Stem | |
| | | Effect | Relative importance | Effect | Relative importance | Effect | Relative importance | Effect | Relative importance |
| Green trait | N | 2.65* | 30.0 | 2.00 | 20.3 | 2.35* | 25.4 | 0.28 ^{ns} | 1.16 |
| | NDF | -7.00*** | 69.7 | -9.74*** | 79.7 | -2.78* | 31.9 | -3.53** | 98.8 |
| | P | -0.18 ^{ns} | 0.22 | | | 3.42** | 40.9 | | |
| | Tannins | 0.14 ^{ns} | 0.13 | | | -0.54 ^{ns} | 1.82 | | |
| | Adjusted R ² | 0.89 | | 0.90 | | 0.76 | | 0.47 | |
| Litter trait | N | | | | | 1.32 ^{ns} | 27.8 | 0.59 ^{ns} | 7.17 |
| | NDF | | | | | -0.54 ^{ns} | 5.21 | -1.83 | 54.8 |
| | P | | | | | 1.69 ^{ns} | 42.1 | 0.39 ^{ns} | 3.20 |
| | Tannins | | | | | 1.24 ^{ns} | 24.8 | -1.39 ^{ns} | 34.8 |
| | Adjusted R ² | | | | | 0.52 | | 0.33 | |

Notes: ns, not significant; *P < 0.05; **P < 0.01; ***P < 0.001

digestibility and decomposability than species in the G+F- treatment. In addition to changes in chemical composition such as an increase in nitrogen content (Pontes *et al.* 2007; Carrère *et al.* 2010) and a decrease in fibre content of plants (Duru and Ducrocq 2002; Carrère *et al.* 2010), we hypothesized that more intensive management practices hastened plant development in relation to faster plant growth. Therefore, the decrease in herbage quality (Duru *et al.* 2000) would be induced by an increase in stem production, richer in structural compounds (Calvière and Duru 1999; Duru *et al.* 2000; Duru 2003). Our results showed that dry matter digestibility of leaves was 1.2 times higher than that of stems, in agreement with previous studies (Duru 1997; Bidlack *et al.* 1999; Arzani *et al.* 2004; Karn *et al.* 2006; Duru *et al.* 2008; Beecher *et al.* 2013). We found the same range of decomposability between leaves and stems (8.13-41.3% and 13.5-35.2% respectively), without significant difference between them. However, we expected higher decomposability of leaves than stems (Semmartin and Ghera 2006; Freschet *et al.* 2012, 2013). Freschet *et al.* (2013) showed that leaf litter decomposed 1.5 times quicker than fine stem litter of grasslands species due to differences in structural and chemical composition of organs: leaves are rich in nitrogen and soluble components easily degradable while stems contained more fibre and structural tissue in order to maintain the plant erected (Poorter and Bergkotte 1992; Calvière and Duru 1999; Duru *et al.* 2000; Duru 2003). The comparable decomposability of leaves and stems could be explained by the similar P content from litter in both organs. We can suppose that the P content in leaves from green material was higher than those of stems (not measured), and thus P resorption would be higher in leaves than stems.

Functional traits related to dry matter digestibility or decomposability

The second objective of this study was to determine which functional traits explained variations in dry matter digestibility or decomposability, and the relative importance of these traits on the two processes. The NDF was the trait the most related to the dry matter digestibility of leaves and stems, in association with NC. The major importance of NDF in digestibility variation was previously found in leaves, stems and reproductive parts for the 16 species studied, collected at two harvest dates (Bumb *et al. accepted*). No relationship was found between dry matter digestibility and P content while a positive correlation was expected (Gardarin *et al.* 2014). This result can be explained by the method used to measure the digestibility: the *in vitro* enzymatic method is based on pepsin-cellulase, enzymes related to the N and C cycles respectively. We hypothesize that *in vivo* digestibility, integrating the rumen juice and thus the microbial flora of the ruminants producing enzymes for P degradation, would be linked to the P content.

Relationships between decomposability and traits revealed that green and litter traits can be used to explain variation in decomposability. NDF, N and P contents measured on the two types of material had an explanatory power in decomposability, allowing to validate the 'afterlife' effects hypothesis on traits. However, structural compounds seemed to be more conserved across the senescing process than nutrient compounds, as showed by the strength of the link between NDF and decomposability considering green and litter leaves and stems. Conversely, traits related to the chemical composition such as the N and P contents did not affect significantly the decomposability. The few studies comparing the prediction of a similar trait measured on both green and litter material considered only chemical traits like C, N and P contents (Kazakou *et al.* 2009; Kurokawa *et al.* 2010; Bakker *et al.* 2011). One of them found that a combination of traits measured on litter (C/P, lignin and total phenolics) had an explanatory power of decomposition slightly higher than other measured on green material (C/P and total phenolics) (Kurokawa *et al.* 2010) while the two other found that traits from green plant better predict the decomposability than litter traits (leaf NC for Bakker *et al.* (2011) and leaf DMC for Kazakou *et al.* (2009)). However, it was tested for the first time in our knowledge to structural compounds. The NDF from green material was more related to decomposability than those measured on litter material. We supposed that green NDF was a better indicator of the suite of correlated traits to decomposability than litter NDF, in particular for the stems richer in fibre than leaves, as proposed by Bakker *et al.* (2011) concerning the leaf NC. Among the traits selected in our study, green P content could play an important role on the control of decomposition, as suggested by Jackson *et al.* (2013) on wood litter. This trait measured on green leaves was previously positively correlated to decomposability (Cornelissen and Thompson 1997; Kazakou *et al.* 2009). The lower P availability in environment than N availability could explain the control of decomposition by this limiting element (Aerts and Caluwe 1997).

Functional traits explaining the linkage between dry matter digestibility and decomposability

The third objective of this study was to determine which functional traits explained better the positive relationship between dry matter digestibility of green material and decomposability of litter for leaves and stems. Among the traits measured, NC and NDF had strong explanatory power on dry matter digestibility and decomposability. High NC represents high nutritional quality and has been shown to influence digestibility (Al Haj Khaled *et al.* 2006; Karn *et al.* 2006; Pontes *et al.* 2007; Lavorel and Grigulis 2012) and decomposability (Pérez-Harguindeguy *et al.* 2000; Bakker *et al.* 2011; Dias *et al.* 2013). Conversely, NDF (i.e. hemicellulose, cellulose and lignin) can be considered as an anti-

herbivore defense (Coley 1988) and has been shown to affect negatively the digestibility (Al Haj Khaled *et al.* 2006) and decomposability (Cobo *et al.* 2002; Wardle *et al.* 2002; White *et al.* 2004). These results were in agreement with the consistent ranking found between green material and litter for leaf NC and leaf and stem NDF, and also showed by other studies (Cornelissen *et al.* 2004; Freschet *et al.* 2010). Because digestibility and decomposability can be considered as two degradation processes, a same trait measured on green leaves can explain a similar effect in favor or against invertebrate and vertebrate herbivores (Bryant *et al.* 1991) and microbial decomposer (Grime *et al.* 1996; Wardle *et al.* 1998). But traits of green leaves showed a stronger relationship with dry matter digestibility than decomposability, which can be explained by the fact that digestibility is assessed on green material, while decomposability is measured on litter, pointing to an “imperfect” afterlife effect. Resorption can occur across the senescence and induce the loss of nutritive elements in the litter (Aerts 1996). Litter material used for decomposition experiment would be poorer in N and P than green material, responsible in lower relationships.

Based on previous studies showing that LDMC was strongly related to digestibility (Al Haj Khaled *et al.* 2006; Pontes *et al.* 2007; Ansquer *et al.* 2009; Gardarin *et al.* 2014) and decomposability (Cornelissen *et al.* 2004; Kazakou *et al.* 2006), we expected that DMC explain for the first time the relationship between dry matter digestibility and decomposability, considering both leaves and stems. Simple correlations with this trait confirmed that more the DMC is high, more the mesophyll proportion compared to sclerenchyma proportion is low (Garnier and Laurent 1994), inducing a low digestibility and decomposability for each organ. However, this trait was excluded from the regression model due to the collinearity with several other traits. Leaf DMC was the only trait explaining the digestibility variation (Gardarin *et al.* 2014) or combined with litter C content and seed mass to explain leaf palatability (Pálková and Lepš 2008). In fact, dry matter digestibility was caused by NDF more than DMC (Bumb *et al.* *accepted*). Lloyd *et al.* (2010) suggested that the relationships between palatability for sheep and functional traits could not be extending to other ungulate species. Leaf DMC was the only trait explaining the decomposability variation in leaf mixtures (Pakeman *et al.* 2011) or for decomposability at community level (Quested *et al.* 2007; Fortunel *et al.* 2009), but was not tested at species level and on other organs than leaves. We showed that DMC was a useful trait easy to measure in order to estimate the dry matter digestibility and decomposability of plant organs.

We proposed to use the axis 1 of PCA combining functional traits to link dry matter digestibility and decomposability. The correlations between each property with the axis were strong for both organs. This axis represented the tradeoff between resource acquisition vs. conservation that opposed high N and P contents linked to exploitative species

to high NDF and DMC linked to conservative species. Environment poor in nutrients, here the G+F- treatment, were characterized by species with low growth rate and low quality due to more defense mechanisms to overcome herbivory (Herms and Mattson 1992) that contribute to low litter quality slowing down microbial decomposition and thus nutrient mineralization (Hobbie 1992). Conversely, environments rich in nutrients, here the G+F+ treatment, were characterized by species with high growth rate and high quality able to compensatory growth after grazing (Herms and Mattson 1992) that contribute to high litter quality increasing microbial decomposition and thus nutrient mineralization (Hobbie 1992). Dominant species in the G+F+ treatment owned the characteristics of exploitative species, i.e. high NC (Lavorel and Grigulis 2012), highly degradable by herbivores (Duru and Ducrocq 2002; Pontes *et al.* 2007; Carrère *et al.* 2010) and soil micro-organisms (Bardgett *et al.* 1998; Bardgett and Wardle 2003), and less fibrous (NDF) (Lavorel and Grigulis 2012), responsible of their high quality making them more palatable (Lavorel and Grigulis 2012) and digestible by herbivores, and more decomposable by micro-organisms. Contrary, dominant species in the G+F- treatment had high complex C compounds concentration, low nutrient concentration (N and P contents) (Wright *et al.* 2004; Lavorel and Grigulis 2012) in order to increase their life span and to allocate more resources to defense making them less palatable (Lavorel and Grigulis 2012), digestible and decomposable. This important investment in C compounds with high LDMC (Pontes *et al.* 2007), high tannins, terpene, lignin and fibre contents (De Bello *et al.* 2010) and high thickness (Grime *et al.* 1996; Cornelissen *et al.* 1999; De Bello *et al.* 2010) decreased highly palatability (Coley 1988), and thus digestibility. The positive relationship between dry matter digestibility and decomposability, mediated by these functional traits lead to the low decomposability of conservative species dominating in the G+F- treatment opposed to the high decomposability of species dominating in the G+F+ treatment. Thus, plant traits mediated the response to grazing and fertilization on the digestibility and in consequence on the decomposability.

CONCLUSION

Our results provide evidence that the positive relationship between dry matter digestibility and decomposability is related to the 'afterlife' effect hypothesis. Green traits can be used to predict both dry matter digestibility and decomposability due to the persistence of fibre and nutrient plant composition from green material to litter. Thus, these two degradations processes were governed by similar functional traits, in particular fibre

Appendix 1. Correlations between dry matter digestibility and decomposability with functional traits (dry matter content, nitrogen and phosphorous contents, NDF and tannin content) measured on green and litter material. The *r* values are Pearson or Spearman correlation coefficients for each management regime (G+F+ or G+F- treatments) and each organ (leaf or stem).

| | | Dry matter digestibility | | | | Decomposability | | | |
|--------------------|--------|--------------------------|----------|----------|----------|-----------------|---------|----------|----------|
| | | G+F+ | G+F- | Leaf | Stem | G+F+ | G+F- | Leaf | Stem |
| Dry matter content | Green | -0.53* | -0.69** | -0.91*** | -0.85*** | ns | -0.52* | -0.62** | -0.47* |
| N content | Green | 0.54* | 0.69** | 0.79*** | 0.54* | <i>0.41</i> | ns | 0.78*** | ns |
| | Litter | | | | | 0.52* | ns | 0.67** | 0.46* |
| P content | Green | ns | ns | ns | | ns | ns | 0.53* | |
| | Litter | | | | | 0.66** | 0.56* | 0.84*** | 0.63** |
| NDF content | Green | -0.96*** | -0.93*** | -0.89*** | -0.94*** | -0.74*** | -0.62** | -0.75*** | -0.73*** |
| | Litter | | | | | -0.74*** | -0.49* | -0.55* | -0.72*** |
| Tannin content | Green | ns | ns | ns | | ns | ns | ns | |
| | Litter | | | | | 0.48* | ns | ns | ns |

Notes: ns, not significant; * $P < 0.05$; ** $P < 0.01$; *** $P < 0.001$; marginally significant results ($0.05 < P < 0.1$) are shown in italics.

content, affecting both herbivores and micro-organisms. Green NDF presented the best explanatory power, but the DMC strongly related to NDF and easier to measure could be used to predict the dry matter digestibility and decomposability variations. In order to better understand the importance of structural compounds, other traits related to defense strategy could be integrated, such as the resistance to fracture, strongly correlated to litter decomposition and playing an important role in interactions between plants and herbivores (Onoda *et al.* 2011). Measurements of palatability by sheep could bring perspectives to the role of functional traits on the 'afterlife' effect between different forage quality measurements and decomposability.

SUPPORTING INFORMATION

Appendix 1. Correlations between dry matter digestibility and decomposability with functional traits measured on green and litter material.

Appendix 2. Spearman ranking coefficients between green and litter traits measured on leaves and stems.

Appendix 3. Principal component analysis between functional traits measured on leaves and stems from green and litter material.

REFERENCES

- Aerts R. 1996. Nutrient resorption from senescing leaves of perennials: are there general patterns? *Journal of Ecology* 84:597–608.
- Aerts R, De Caluwe H. 1997. Nutritional and plant-mediated controls on leaf litter decomposition of *Carex* species. *Ecology* 78:244–260.
- Aerts R, Verhoeven JTA, Whigham DF. 1999. Plant-mediated controls on nutrient cycling in temperate fens and bogs. *Ecology* 80:2170–2181.
- Al Haj Khaled R, Duru M, Decruyenaere V, Jouany C, Cruz P. 2006. Using leaf traits to rank native grasses according to their nutritive value. *Rangeland Ecological Management* 59:648–654.
- Ammar H, López S, González JS, Ranilla MJ. 2004. Chemical composition and *in vitro* digestibility of some Spanish browse plant species. *Journal of the Science of Food and Agriculture* 84:197–204.
- Andueza D, Cruz P, Farruggia A, Baumont R, Picard F, Michalet-Doreau B. 2010. Nutritive value of two meadows and relationships with some vegetation traits. *Grass and Forage Science* 65:325–334.

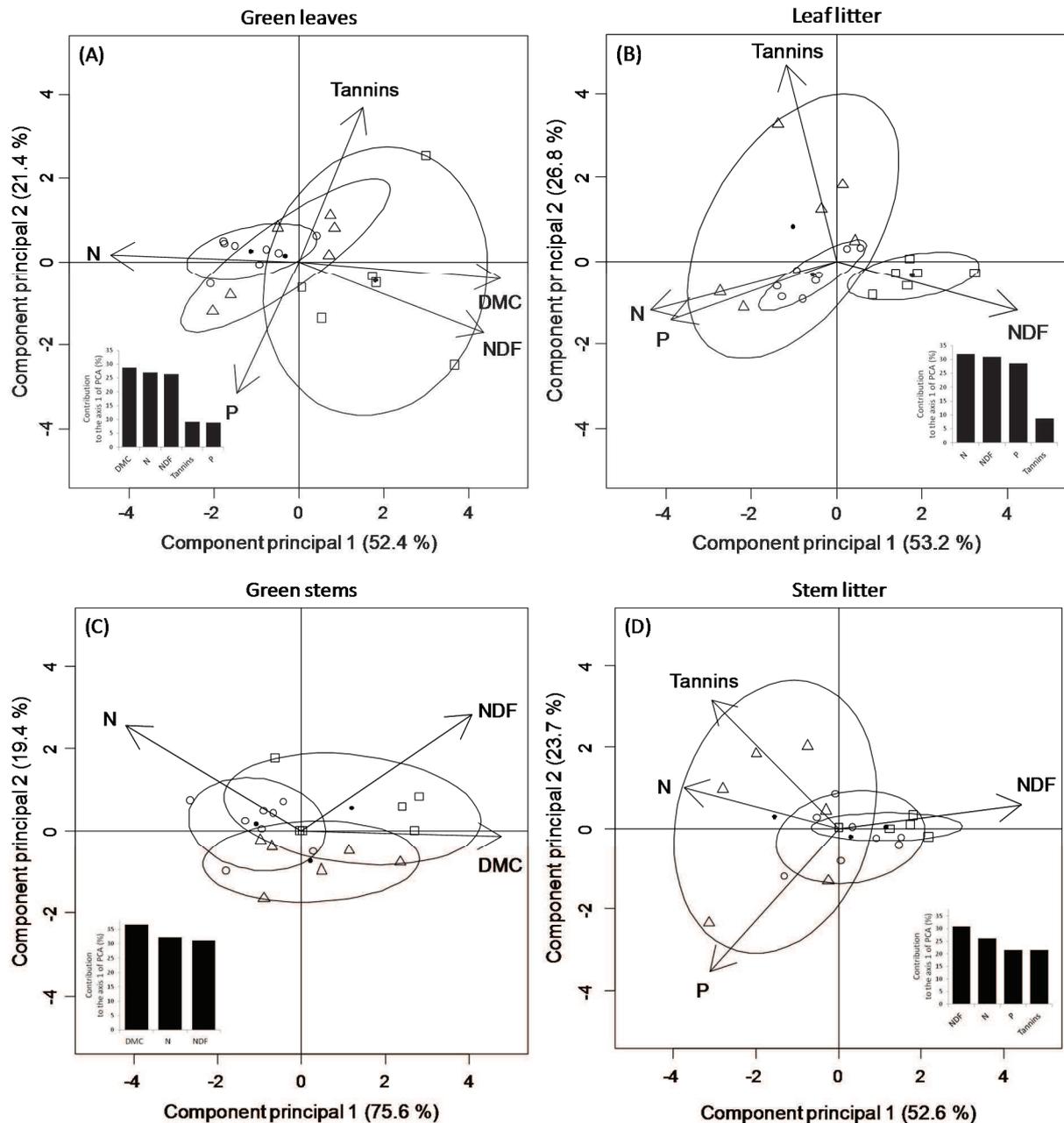
Appendix 2. Spearman ranking coefficients between green and litter traits (for nitrogen and phosphorous contents, NDF and tannin content) measured on leaves and stems. Empty cell indicates that correlation was not tested due to absence of measurements on green or litter plant material.

| | Leaf | | Stem | |
|----------------|---------|----|---------|----|
| | r | n | r | n |
| N content | 0.78*** | 18 | ns | 15 |
| P content | 0.54* | 19 | | |
| NDF content | 0.81*** | 18 | 0.79*** | 17 |
| Tannin content | 0.70*** | 19 | | |

Notes: ns, not significant; *P < 0.05; **P < 0.01; ***P < 0.001

- Ansquer P, Duru M, Theau JP, Cruz P. 2009. Functional traits as indicators of fodder provision over a short time scale in species-rich grasslands. *Annals of Botany* 103:117–126.
- Arzani H, Zohdi M, Fish E, Zahedi Amiri GH, Nikkhah A, Wester D. 2004. Phenological effects on forage quality of five grass species. *Journal of Range Management* 57:624–629.
- Aufrère J, Baumont R, Delaby L, Peccatte JR, Andrieu J, Andrieu JP, Dulphy JP. 2007. Prédiction de la digestibilité des fourrages par la méthode pepsine-cellulase. Le point sur les équations proposées. *INRA Productions Animales* 20:129–136.
- Bakker MA, Carreño-Rocabado G, Poorter L. 2011. Leaf economics traits predict litter decomposition of tropical plants and differ among land use types. *Functional Ecology* 25:473–483.
- Bardgett RD, Wardle DA, Yeates GW. 1998. Linking Above-Ground and below-ground interactions: how plant responses to foliar herbivory influence soil organisms. *Soil Biology and Biochemistry* 30:1867–1878.
- Bardgett RD, Wardle DA. 2003. Herbivore-mediated linkages between aboveground and belowground communities. *Ecology* 84:2258–2268.
- Barkaoui K, Bernard-Verdier M, Navas ML. 2013. Questioning the reliability of the point intercept method for assessing community functional structure in low-productive and highly diverse mediterranean grasslands. *Folia Geobotanica* 48:393–414.
- Beecher M, Hennessy D, Boland TM, McEvoy M, O'Donovan M, Lewis E. 2013. The variation in morphology of perennial ryegrass cultivars throughout the grazing season and effects on organic matter digestibility. *Grass and Forage Science* 70:19–29.
- Bernard C. 1996. *Flore des Causses hautes terres, gorges, vallées et vallons (Aveyron, Lozère, Hérault et Gard)*. Saint-Sulpice-de-Royan: Société Botanique du Centre-Ouest n°14.
- Bernard-Verdier M, Navas ML, Vellend M, Violle C, Fayolle A, Garnier E. 2012. Community assembly along a soil depth gradient: contrasting patterns of plant trait convergence and divergence in a Mediterranean rangeland. *Journal of Ecology* 100:1422–1433.
- Bidlack JE, Vaughan JE, Dewald CL. 1999. Forage quality of 10 Eastern gamagrass [*Tripsacum dactyloides* (L.) L.] genotypes. *Journal of Range Management* 52:661–665.
- Birouste M, Kazakou E, Blanchard A, Roumet C. 2012. Plant traits and decomposition: are the relationships for roots comparable to those for leaves? *Annals of botany* 109:463–472.
- Boege K, Marquis RJ. 2005. Facing herbivory as you grow up: the ontogeny of resistance in plants. *Trends in Ecology & Evolution* 20:441–448.
- Briske DD. 1996. Strategies of plant survival in grazed systems: a functional interpretation. In: *The Ecology and Management of Grazing Systems*. Texas: CAB International, 37–67.
- Bruinenberg MH, Valk H, Korevaar H, Struik PC. 2002. Factors affecting digestibility of temperate forages from seminatural grasslands: a review. *Grass and Forage Science* 57:292–301.
- Bryant JP, Provenza FD, Pastor J, Reichard PB, Clausen TP, du Toit JT. 1991. Interactions between woody plants and browsing mammals mediated by secondary metabolites. *Annual Review of Ecological Systems* 22:431–446.
- Bumb I, Garnier E, Bastianelli D, Richarte J, Bonnal L, Kazakou E. Influence of management regime and harvest date on the herbage quality of species from Mediterranean rangelands: the importance of dry matter content. *Annals of Botany Plants, accepted*.

Appendix 3. Principal component analysis between functional traits (NDF and dry matter, nitrogen, phosphorous and tannin contents) measured (A) on green leaves, (B) leaf litter; (C) green stems and (D) stem litter. Ellipses were drawn at a 0.70 confidence level around the points for each growth form. The histogram represents trait loadings (%) on the first axis of PCA.



- Calvière I, Duru M. 1999. The effect of N and P fertilizer application and botanical composition on the leaf/stem ratio patterns in spring in Pyrenean meadows. *Grass and Forage Science* 54:255–266.
- Carrère P, Pontes L da S, Andueza D, Louault F, Rosseel D, Taini E, Pons B, Toillon S, Soussana JF. 2010. Evolution de la valeur nutritive de graminées prairiales au cours de leur cycle de développement. *Fourrages* 201:27–35.
- Chapin SF, Schulze ED, Mooney HA. 1990. The ecology and economics of storage in plants. *Annual Review of Ecological Systems* 21:423–447.
- Chollet S, Rambal S, Fayolle A, Hubert D, Foulquié D, Garnier E. 2014. Combined effects of climate, resource availability, and plant traits on biomass produced in a Mediterranean rangeland. *Ecology* 95:737–748.
- Cingolani AM, Posse G, Collantes MB. 2005. Plant functional traits, herbivore selectivity and response to sheep grazing in Patagonian steppe grasslands. *Journal of Applied Ecology* 42:50–59.
- Cobo JG, Barrios E, Kass DCL, Thomas RJ. 2002. Decomposition and nutrient release by green manures in a tropical hillside agroecosystem. *Plant and Soil* 240:331–342.
- Coley PD, Bryant JP, Chapin SF. 1985. Resource availability and plant antiherbivore defense. *Science* 230:895–899.
- Coley PD. 1988. Effects of plant growth rate and leaf lifetime on the amount and type of anti-herbivore defense. *Oecologia* 74:531–536.
- Coq S, Souquet JM, Meudec E, Cheynier V, Hättenschwiler S. 2010. Interspecific variation in leaf litter tannins drives decomposition in a tropical rain forest of French Guiana. *Ecology* 91:2080–2091.
- Cornelissen JHC. 1996. An experimental comparison of leaf decomposition rates in a wide range of temperate plant species and types. *Journal of Ecology* 84:573–582.
- Cornelissen JHC, Thompson K. 1997. Functional leaf attributes predict litter decomposition rate in herbaceous plants. *New Phytologist* 135:109–114.
- Cornelissen JHC, Pérez-Harguindeguy N, Díaz S, Grime PJ, Marzano B, Cabido M, Vendramini F, Cerabolini B. 1999. Leaf structure and defence control litter decomposition rate across species and life forms in regional floras on two continents. *New Phytologist* 143:191–200.
- Cornelissen JHC, Quested HM, Gwynn-Jones D, Van Logtestijn RSP, De Beus MAH, Kondratchuk A, Callaghan TV, Aerts R. 2004. Leaf digestibility and litter decomposability are related in a wide range of subarctic plant species and types. *Functional Ecology* 18:779–786.
- Cornwell WK, Cornelissen JHC, Amatangelo K, Dorrepaal E, Eviner VT, Godoy O, Hobbie SE, Hoorens B, Kurokawa H, Pérez-Harguindeguy N, Quested HM, Santiago LS, Wardle DA, Wright IJ, Aerts R, Allison SD, van Bodegom P, Brovkin V, Chatain A, Callaghan TV, Díaz S, Garnier E, Gurvich DE, Kazakou E, Klein JA, Read J, Reich PB, Soudzilovskaia NA, Vaieretti MV, Westoby M. 2008. Plant species traits are the predominant control on litter decomposition rates within biomes worldwide. *Ecology letters* 11:1065–1071.
- Cortez J, Garnier E, Pérez-Harguindeguy N, Debussche M, Gillon D. 2007. Plant traits, litter quality and decomposition in a Mediterranean old-field succession. *Plant and Soil* 296:19–34.

- De Bello F, Lavorel S, Díaz S, Harrington R, Cornelissen JHC, Bardgett RD, Berg MP, Cipriotti P, Feld CK, Hering D, Martins da Silva P, Potts SG, Sandin L, Sousa JP, Storkey J, Wardle DA, Harrison PA. 2010. Towards an assessment of multiple ecosystem processes and services *via* functional traits. *Biodiversity and Conservation* 19:2873–2893.
- Dias T, Oakley S, Alarcón-Gutiérrez E, Ziarelli F, Trindade H, Martins-Loução MA, Sheppard L, Ostle N, Cruz C. 2013. N-driven changes in a plant community affect leaf-litter traits and may delay organic matter decomposition in a Mediterranean maquis. *Soil Biology and Biochemistry* 58:163–171.
- Díaz S, Noy-Meir I, Cabido M. 2001. Can grazing response of herbaceous plants be predicted from simple vegetative traits? *Journal of Applied Ecology* 38:497–508.
- Duru M. 1997. Leaf and stem *in vitro* digestibility for grasses and dicotyledons of meadow plant communities in spring. *Journal of the Science of Food and Agriculture* 74:175–185.
- Duru M, Delprat V, Fabre C, Feuillerac E. 2000. Effect of nitrogen fertiliser supply and winter cutting on morphological composition and herbage digestibility of a *Dactylis glomerata* L sward in spring. *Journal of the Science of Food and Agriculture* 80:33–42.
- Duru M, Ducrocq H. 2002. A model of lamina digestibility of Orchardgrass as influenced by nitrogen and defoliation. *Crop Science* 42:214–223.
- Duru M. 2003. Effect of nitrogen fertiliser rates and defoliation regimes on the vertical structure and composition (crude protein content and digestibility) of a grass sward. *Journal of the Science of Food and Agriculture* 83:1469–1479.
- Duru M, Tallowin J, Cruz P. 2005. Functional diversity in low-input grassland farming systems: characterisation, effect and management. *Agronomy Research* 3:125–138.
- Duru M, Cruz P, Theau JP. 2008. Un modèle générique de digestibilité des graminées des prairies semées et permanentes pour raisonner les pratiques agricoles. *Fourrages* 193:79–102.
- Fortunel C, Garnier E, Joffre R, Kazakou E, Quested H, Grigulis K. 2009. Leaf traits capture the effects of land use changes and climate on litter decomposability of grasslands across Europe. *Ecology* 90:598–611.
- Freschet GT, Cornelissen JHC, van Logtestijn RSP, Aerts R. 2010. Evidence of the 'plant economics spectrum' in a subarctic flora. *Journal of Ecology* 98:362–373.
- Freschet GT, Aerts R, Cornelissen JHC. 2012. A plant economics spectrum of litter decomposability. *Functional Ecology* 26:56–65.
- Freschet GT, Cornwell WK, Wardle DA, Elumeeva TG, Liu W, Jackson BG, Onipchenko VG, Soudzilovskaia NA, Tao J, Cornelissen JHC. 2013. Linking litter decomposition of above- and below-ground organs to plant-soil feedbacks worldwide. *Journal of Ecology* 101:943–952.
- Fürstenberg-Hägg J, Zagrobelny M, Bak S. 2013. Plant defense against insect herbivores. *International Journal of Molecular Science* 14:10242–10297.
- Gardarin A, Garnier E, Carrère P, Cruz P, Andueza D, Bonis A, Colace MP, Dumont B, Duru M, Farruggia A, Gaucherand S, Grigulis K, Kernéis É, Lavorel S, Louault F, Loucougaray G, Mesléard F, Yavercovski N, Kazakou E. 2014. Plant trait-digestibility relationships across management and climate gradients in permanent grasslands. *Journal of Applied Ecology* 51:1207–1217.
- Garnier E, Laurent G. 1994. Leaf anatomy, specific mass and water-content in congeneric annual and perennial grass species. *New Phytologist* 128:725–736.

- Garnier E, Shipley B, Roumet C, Laurent G. 2001. A standardized protocol for the determination of specific leaf area and leaf dry matter content. *Functional Ecology* 15:688–695.
- Garnier E, Navas ML. 2012. A trait-based approach to comparative functional plant ecology: concepts, methods and applications for agroecology. A review. *Agronomy for Sustainable Development* 32:365–399.
- Grime JP, Anderson JM. 1986. Environmental controls over organism activity. In: *Forest ecosystems in Alaskan taiga: a synthesis of structure and function*. Berlin: Springer, 89–95.
- Grime PJ, Cornelissen JHC, Thompson K, Hodgson JG. 1996. Evidence of a causal connection between anti-herbivore defence and the decomposition rate of leaves. *Oikos* 77:489–494.
- Grimshaw HM, Allen SE, Parkinson JA. 1989. Nutrient elements. In: *Chemical Analysis of Ecological Materials*. Oxford: Halsted Press, 81–159.
- Hättenschwiler S, Vitousek PM. 2000. The role of polyphenols in terrestrial ecosystem nutrient cycling. *Trends in Ecology & Evolution* 15:238–243.
- Herms DA, Mattson WJ. 1992. The dilemma of plants: to grow or defend. *The Quarterly Review of Biology* 67:283–335.
- Hobbie SE. 1992. Effects of plant species on nutrient cycling. *Trends in Ecology & Evolution* 7:336–339.
- Hobbie SE. 1996. Temperature and plant species control over litter decomposition in Alaskan tundra. *Ecological Monographs* 66:503–522.
- Jackson BG, Peltzer DA, Wardle DA. 2013. Are functional traits and litter decomposability coordinated across leaves, twigs and wood? A test using temperate rainforest tree species. *Oikos* 122:1131–1142.
- Karn JF, Berdahl JD, Frank AB. 2006. Nutritive quality of four perennial grasses as affected by species, cultivar, maturity, and plant tissue. *Agronomy Journal* 98:1400–1409.
- Kazakou E, Vile D, Shipley B, Gallet C, Garnier E. 2006. Co-variations in litter decomposition, leaf traits and plant growth in species from a Mediterranean old-field succession. *Functional Ecology* 20:21–30.
- Kazakou E, Violle C, Roumet C, Pintor C, Gimenez O, Garnier E. 2009. Litter quality and decomposability of species from a Mediterranean succession depend on leaf traits but not on nitrogen supply. *Annals of botany* 104:1151–1161.
- Keddy PA. 1992. A pragmatic approach to functional ecology. *Functional Ecology* 6:621–626.
- Kurokawa H, Peltzer DA, Wardle DA. 2010. Plant traits, leaf palatability and litter decomposability for co-occurring woody species differing in invasion status and nitrogen fixation ability. *Functional Ecology* 24:513–523.
- Kutner M, Nachtsheim C, Neter J. 2004. *Applied Linear Regression Models*. New York: McGraw-Hill/Irwin series.
- Lavorel S, Grigulis K. 2012. How fundamental plant functional trait relationships scale-up to trade-offs and synergies in ecosystem services. *Journal of Ecology* 100:128–140.
- Lloyd KM, Pollock ML, Mason NWH, Lee WG. 2010. Leaf trait – palatability relationships differ between ungulate species: evidence from cafeteria experiments using naïve tussock grasses. *New Zealand Ecological Society* 34:219–226.
- Louault F, Pillar VD, Aufrère J, Garnier E, Soussana JF. 2005. Plant traits and functional types in response to reduced disturbance in a semi-natural grassland. *Journal of Vegetation Science* 16:151–160.

- Meentemeyer V. 1978. Macroclimate and lignin control of litter decomposition rates. *Ecology* 59:465–472.
- Melillo JM, Aber JD, Muratore JF. 1982. Nitrogen and lignin control of hardwood leaf litter decomposition dynamics. *Ecology* 63:621–626.
- Moles AT, Peco B, Wallis IR, Foley WJ, Poore AGB, Seabloom EW, Vesik PA, Bisigato AJ, Cella-Pizarro L, Clark CJ, Cohen PS, Cornwell WK, Edwards W, Ejrnæs R, Gonzales-Ojeda T, Graae BJ, Hay G, Lumbwe FC, Magaña-Rodríguez B, Moore BD, Peri PL, Poulsen JR, Stegen JC, Veldtman R, von Zeipel H, Andrew NR, Boulter SL, Borer ET, Cornelissen JHC, Farji-Brener AG, Degabriel JL, Jurado E, Kyhn LA, Low B, Mulder CPH, Reardon-Smith K, Rodríguez-Velázquez J, De Fortier A, Zheng Z, Blendinger PG, Enquist BJ, Facelli JM, Knight T, Majer JD, Martínez-Ramos M, McQuillan P, Hui FKC. 2013. Correlations between physical and chemical defences in plants: tradeoffs, syndromes, or just many different ways to skin a herbivorous cat? *New Phytologist* 198:252–263.
- Onoda Y, Westoby M, Adler PB, Choong AMF, Clissold FJ, Cornelissen JHC, Díaz S, Dominy NJ, Elgart A, Enrico L, Fine PVA, Howard JJ, Jalili A, Kitajima K, Kurokawa H, McArthur C, Lucas PW, Markesteijn L, Pérez-Harguindeguy N, Poorter L, Richards L, Santiago LS, Sosinski EE, Van Bael SA, Warton DI, Wright IJ, Wright SJ, Yamashita N. 2011. Global patterns of leaf mechanical properties. *Ecology letters* 14:301–312.
- Pakeman RJ, Eastwood A, Scobie A. 2011. Leaf dry matter content as a predictor of grassland litter decomposition: a test of the 'mass ratio hypothesis'. *Plant and Soil* 342:49–57.
- Pálková K, Lepš J. 2008. Positive relationship between plant palatability and litter decomposition in meadow plants. *Community Ecology* 9:17–27.
- Pérez-Harguindeguy N, Diaz S, Cornelissen JHC, Vendramini F, Cabido M, Castellanos A. 2000. Chemistry and toughness predict leaf litter decomposition rates over a wide spectrum of functional types and taxa in central Argentina. *Plant and Soil* 218:21–30.
- Pérez-Harguindeguy N, Díaz S, Garnier E, Lavorel S, Poorter H, Jaureguiberry P, Cornwell WK, Craine JM, Gurvich DE, Urcelay C, Veneklaas EJ, Reich PB, Poorter L, Wright IJ, Ray P, Enrico L, Pausas JG, de Vos AC, Buchmann N, Funes G, Quétier F, Hodgson JG, Thompson K, Morgan HD, ter Steege H, van der Heijden MGA, Sack L, Blonder B, Poschlod P, Vaieretti MV, Conti G, Staver AC, Aquino S, Cornelissen JHC. 2013. New handbook for standardised measurement of plant functional traits worldwide. *Australian Journal of Botany* 61:167–234.
- Pontes L da S, Soussana JF, Louault F, Andueza D, Carrère P. 2007. Leaf traits affect the above-ground productivity and quality of pasture grasses. *Functional Ecology* 21:844–853.
- Poorter H, Bergkotte M. 1992. Chemical composition of 24 wild species differing in relative growth rate. *Plant, Cell & Environment* 15:221–229.
- Quested HM, Press MC, Callaghan TV. 2003. Litter of the hemiparasite *Bartsia alpina* enhances plant growth: evidence for a functional role in nutrient cycling. *Oecologia* 135:606–614.
- Quested H, Eriksson O, Fortunel C, Garnier E. 2007. Plant traits relate to whole-community litter quality and decomposition following land use change. *Functional Ecology* 21:1016–1026.
- R Development Core Team. 2010. R: A language and environment for statistical computing.

- Semmartin M, Ghera CM. 2006. Intraspecific changes in plant morphology, associated with grazing, and effects on litter quality, carbon and nutrient dynamics during decomposition. *Austral Ecology* 31:99–105.
- Taylor B, Parkinson D. 1988. A new microcosm approach to litter decomposition studies. *Canadian Journal of Botany* 66:1933–1939.
- Trlica MJ, Rittenhouse LR. 1993. Grazing and Plant Performance. *Ecological Applications* 3:21–23.
- Van Soest PJ, Robertson JB, Lewis BA. 1991. Methods for dietary fiber, neutral detergent fiber, and nonstarch polysaccharides in relation to animal nutrition. *Journal of Dairy Science* 74:3583–3597.
- Wardle DA, Barker GM, Bonner KI, Nicholson KS. 1998. Can comparative approaches based on plant ecophysiological traits predict the nature of biotic interactions and individual plant species effects in ecosystems? *Journal of Ecology* 86:405–420.
- Wardle DA, Bonner KI, Barker GM. 2002. Linkages between plant litter decomposition, litter quality, and vegetation responses to herbivores. *Functional Ecology* 16:585–595.
- Waterman PG, Mole S. 1994. *Analysis of Phenolic Plant Metabolites*. Oxford, UK: Wiley-Blackwell.
- White TA, Barker DJ, Moore KJ. 2004. Vegetation diversity, growth, quality and decomposition in managed grasslands. *Agriculture, Ecosystems & Environment* 101:73–84.
- Wright IJ, Reich PB, Westoby M, Ackerly DD, Baruch Z, Bongers F, Cavender-Bares J, Chapin T, Cornelissen JHC, Diemer M, Flexas J, Garnier E, Groom PK, Gulias J, Hikosaka K, Lamont BB, Lee T, Lee W, Lusk C, Midgley JJ, Navas ML, Niinemets U, Oleksyn J, Osada N, Poorter H, Poot P, Prior L, Pyankov VI, Roumet C, Thomas SC, Tjoelker MG, Veneklaas EJ, Villar R. 2004. The worldwide leaf economics spectrum. *Nature* 428:821–827.

CHAPITRE 3

RELATION ENTRE DIGESTIBILITE ET DECOMPOSABILITE : PASSAGE DE L'ECHELLE DE L'ESPECE A LA COMMUNAUTE



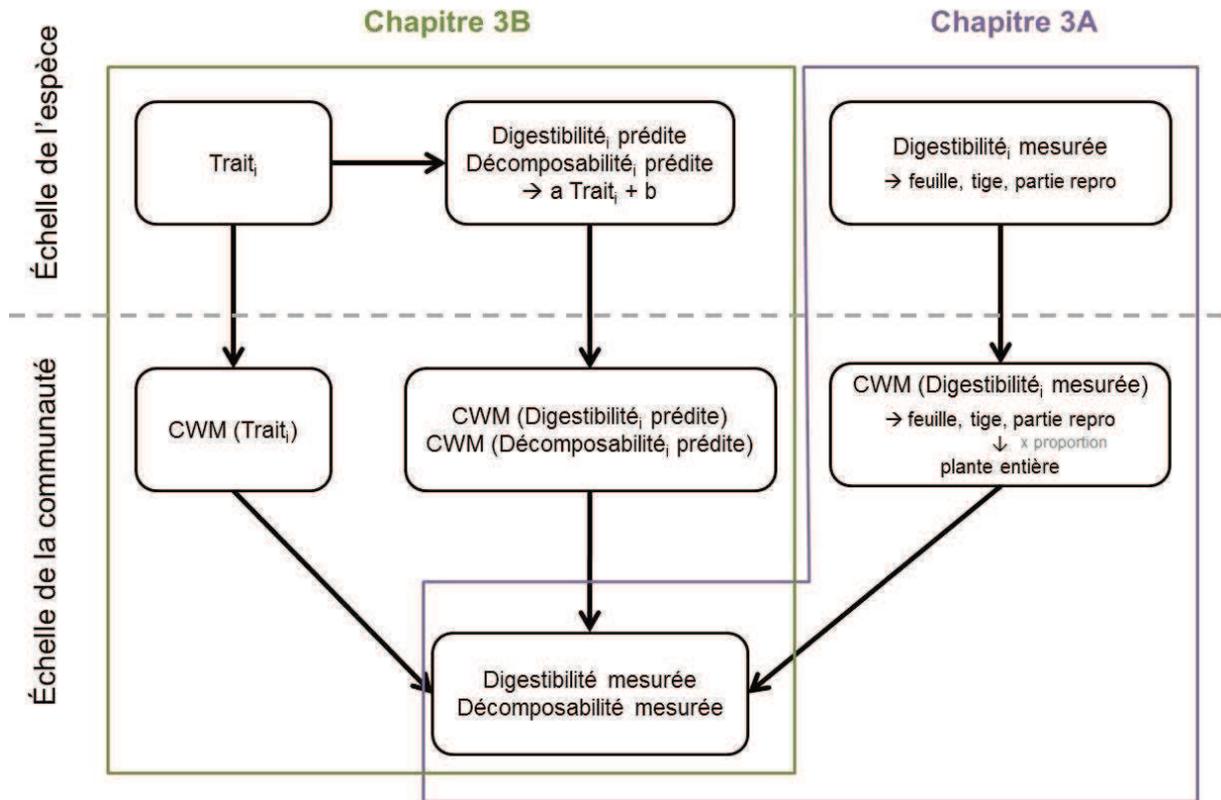


Figure A. Schéma des relations testées pour établir le changement d'échelle de l'espèce vers la communauté constituant le chapitre 3 de la thèse. Une partie des relations testées, centrée sur l'étude de la digestibilité, correspond au chapitre 3A (en violet). Une autre partie sur les relations entre digestibilité, décomposabilité et traits correspond au chapitre 3B (en vert).

Introduction

La composition fonctionnelle des communautés qui est déterminée par les caractéristiques des espèces dominantes, sous l'hypothèse de dominance, explique la digestibilité et la décomposabilité des prairies permanentes. Les caractéristiques d'une plante se transmettent à sa litière, ce qui entraîne une forte relation entre la digestibilité et la décomposabilité des espèces. Cependant, la relation entre ces deux processus de dégradation n'a pas été mise en évidence à l'échelle des communautés. Aussi, lorsque ces propriétés sont mesurées à l'échelle des communautés, elles sont généralement reliées à des traits foliaires alors qu'il est essentiel de considérer l'ensemble des organes constituant la plante entière et donc la communauté pour établir ce changement d'échelle. Les objectifs de ce chapitre étaient de (i) vérifier l'hypothèse de contribution spécifique sur la digestibilité basée sur des calculs de moyennes pondérées sur la communauté (CWM) à l'échelle de l'organe et de la plante entière (chapitre 3A ; Fig. A) ; (ii) tester l'hypothèse « d'effet post-mortem » sur la relation digestibilité-décomposabilité à l'échelle des communautés sous l'effet de plusieurs pratiques de gestion (chapitre 3B ; Fig. A) ; (iii) établir les traits expliquant le mieux la relation digestibilité-décomposabilité des communautés (chapitre 3B ; Fig. A).

24 communautés végétales de prairies permanentes méditerranéennes soumises à trois pratiques de gestion (fertilisation et pâturage intensif, pâturage modéré uniquement, ou abandon) ont été étudiées. La digestibilité, ainsi que plusieurs traits fonctionnels ont été déterminés sur du matériel vert au pic de biomasse, et la décomposabilité sur la litière au pic de sénescence.

Résultats marquants

Dans le chapitre 3A, l'hypothèse de dominance a été validée pour la digestibilité, avec une prédiction basée sur la CWM plante entière meilleure que celles provenant des organes séparément, même si elle a une tendance à la surestimation.

Dans le chapitre 3B, une relation positive entre digestibilité et décomposabilité a été mise en évidence entre les communautés, et fortement influencée par les pratiques de gestion qui ont modifié leur structure fonctionnelle. Plusieurs traits estimés au niveau de la communauté ont été reliés à chacune de ces propriétés : la teneur en matière sèche (DMC), la teneur en fibres (NDF) et la teneur en azote (NC) seraient de bons prédicteurs de cette relation établie sur la communauté.

CHAPITRE 3A

Prédiction de la digestibilité : revisite des moyennes pondérées sur les communautés en utilisant la proportion des organes

Iris Bumb¹, Cyrille Violle², Eric Garnier², et Elena Kazakou¹

Article en préparation

¹Montpellier Supagro, Centre d'Ecologie Fonctionnelle et Evolutive (UMR CEFE), CNRS - Université de Montpellier - Université Paul-Valéry Montpellier - EPHE, campus CNRS, 1919 route de Mende, 34293 Montpellier cedex 5, France

²Centre d'Ecologie Fonctionnelle et Evolutive (UMR 5175), CNRS - Université de Montpellier - Université Paul-Valéry Montpellier - EPHE, campus CNRS, 1919 route de Mende, 34293 Montpellier cedex 5, France

RESUME

La digestibilité de la végétation est particulièrement importante pour comprendre l'effet des pratiques de gestion sur l'approvisionnement et la qualité des fourrages pour les herbivores. Elle est reliée à la composition fonctionnelle de ces communautés, en particulier par les caractéristiques des espèces dominantes. Cependant, les études qui relient la digestibilité des communautés avec des moyennes des traits pondérés des communautés utilisent généralement des mesures basées uniquement sur les traits foliaires alors qu'il est essentiel de considérer l'ensemble des organes constituant la plante entière et donc la communauté. Les objectifs de cette étude étaient de vérifier l'hypothèse de contribution spécifique sur la digestibilité, puis de proposer un calcul de moyenne pondérée sur la communauté (CWM) plante entière intégrant la proportion des organes et de le comparer aux CWM par organe. La digestibilité de la matière sèche de 24 communautés de prairies permanentes riches en espèces soumises à un gradient de pratiques de gestion (pâturage et fertilisation jusqu'à abandon) a été déterminée au pic de biomasse. La digestibilité ainsi que la teneur en matière sèche (DMC), la teneur en fibres (NDF) et la teneur en azote (NC) ont été mesurées sur 26 espèces parmi les plus abondantes. Ces valeurs ont ensuite été pondérées par l'abondance de chacune des espèces afin d'obtenir une prédiction par CWM de la digestibilité et des traits. Le calcul du CWM a été effectué par organe, mais il a également été revisité plante entière en intégrant la proportion des organes de chaque espèce. La comparaison des digestibilités de ces communautés mesurées et prédites a révélé une surestimation de la prédiction lors du calcul plante entière, feuille et partie reproductrice mais une sous-estimation lors du calcul tige. Toutefois, la digestibilité mesurée sur ces communautés était mieux prédite par le CWM digestibilité plante entière que ceux considérant chaque organe séparément. La prise en compte de la digestibilité et des traits mesurés sur l'ensemble des organes ainsi que de leur proportion semble essentielle afin d'améliorer les estimations de certaines propriétés écosystémiques telles que la digestibilité.

MOTS CLEFS : prairie permanente ; teneur en azote ; digestibilité de la matière sèche ; moyenne pondérée sur la communauté (CWM) ; pratiques de gestion ; proportion des organes ; teneur en fibres ; traits fonctionnels

INTRODUCTION

La structure et le fonctionnement des prairies permanentes sont affectés par les pratiques de gestion telles que la défoliation par le pâturage domestique ou la fertilisation (Garnier et Navas 2012), induisant des différences dans les propriétés et les services fournis par ces écosystèmes (Lemaire *et al.* 2011). La digestibilité de la végétation, une propriété écosystémique liée à sa valeur nutritive (Bruinenberg *et al.* 2002), est particulièrement importante pour comprendre l'effet de ces pratiques de gestion sur l'approvisionnement et la qualité des fourrages pour les herbivores (Garnier et Navas 2012).

Il a été montré que les propriétés écosystémiques sont plus affectées par la composition fonctionnelle que par la composition en espèces des communautés végétales (i.e. Díaz *et al.* 2007a). La composition fonctionnelle est caractérisée par la valeur, l'étendue et l'abondance relative des traits fonctionnels des espèces présentes dans une communauté (Garnier et Navas 2013). Elle permet de prédire le fonctionnement des écosystèmes *via* l'utilisation des traits fonctionnels (Lavorel et Garnier 2002; Vile *et al.* 2006; Ansquer *et al.* 2009; Schumacher et Roscher 2009). Il existe deux hypothèses permettant d'appréhender la composition fonctionnelle : l'hypothèse de « dominance » (Grime 1998) et l'hypothèse de « complémentarité fonctionnelle » (Díaz *et al.* 2007a). Selon la première, l'effet des traits fonctionnels est lié à l'abondance relative des espèces au sein des communautés, ainsi les traits des espèces dominantes ont plus d'influence sur le fonctionnement des écosystèmes (Grime 1998) et déterminent certaines propriétés écosystémiques. Pour quantifier cet effet, un indice a été proposé par Garnier *et al.* (2004) afin de calculer la moyenne des traits pondérée sur la communauté (CWM). Selon la seconde hypothèse, la gamme de variation des valeurs de traits entre espèces au sein d'une même communauté reflète différents patrons d'utilisation des ressources (Petchey et Gaston 2006). L'indice de variance pondérée sur la communauté (CWV) est une façon de quantifier cette dissimilarité de valeurs de traits autour de la CWM.

De nombreuses études se sont intéressées aux effets de la composition fonctionnelle sur des propriétés écosystémiques comme la productivité (i.e. Craine *et al.* 2002; Garnier *et al.* 2007; Mokany *et al.* 2008; Schumacher et Roscher 2009) ou la vitesse de décomposition (i.e. Garnier *et al.* 2004; Queded *et al.* 2007; Fortunel *et al.* 2009), en revanche ses effets sur la digestibilité ont été moins étudiés à l'échelle des communautés (Andueza *et al.* 2010; Lavorel et Grigulis 2012). L'hypothèse de dominance semble généralement davantage vérifiée que l'hypothèse de diversité fonctionnelle (synthèse dans Garnier *et al.* 2016). Cependant, l'importance de ces hypothèses varie selon les écosystèmes considérés, les

propriétés écosystémiques étudiées ou encore les conditions expérimentales. Il semble donc difficile de conclure à l'importance relative de l'une d'entre elles (Garnier *et al.* 2016). Leur combinaison pourrait parfois expliquer le plus efficacement les variations de propriétés écosystémiques (Díaz *et al.* 2007a; Grigulis *et al.* 2013).

Toutefois, il semble essentiel d'associer les facteurs abiotiques et certains traits pour comprendre les variations des propriétés écosystémiques (Díaz *et al.* 2007b) comme il a été mis en évidence sur la digestibilité (Gardarin *et al.* 2014). Plus précisément, il a été montré que la fertilisation (Ansquer *et al.* 2009; Gardarin *et al.* 2014) et le pâturage (Mládek *et al.* 2011; Gardarin *et al.* 2014) ont des effets variables sur la digestibilité des communautés, et que certains traits tels que la teneur en matière sèche des feuilles et la teneur en azote contrôlent la digestibilité (Cruz *et al.* 2002; Pontes *et al.* 2007; Ansquer *et al.* 2009). Cependant, ces études qui relient la digestibilité des communautés avec des traits utilisent généralement des CWM calculées uniquement à partir des traits foliaires (Louault *et al.* 2005; Ansquer *et al.* 2009; Andueza *et al.* 2010; Lavorel et Grigulis 2012; Gardarin *et al.* 2014). Pourtant, quelques études menées sur les variations de digestibilité à l'échelle de la plante entière (Carrère *et al.* 2010; Asaadi et Yazdi 2011) ont mis en évidence un effet lié aux changements de proportion des organes durant le développement de la plante (Buxton 1996; Bruinenberg *et al.* 2002), causé par des différences de composition chimique et structurelle (Beni de Sousa *et al.* 1982; Jung et Allen 1995; Bumb *et al.* *accepted*). Il semble donc essentiel de considérer l'ensemble des organes qui constituent la plante afin de tester la relation avec la digestibilité de la communauté. A notre connaissance, aucune étude n'a utilisé d'indice prenant en compte à la fois la proportion des organes et la valeur de leur digestibilité ou de leur trait. Etant donné que la proportion des organes implique un changement de digestibilité au niveau de la plante entière, notre hypothèse est qu'intégrer cette proportion à l'indice de CWM devrait mieux prédire la digestibilité mesurée sur la communauté que les indices calculés seulement à l'échelle de l'organe. Valider ce type de relation entre digestibilité mesurée et prédite par un CWM de digestibilité plante entière devrait permettre dans un second temps d'étendre cette relation aux traits et de tester le lien entre digestibilité mesurée et prédite par un CWM de trait.

Les objectifs de cette étude étaient :

- (i) de vérifier l'hypothèse de contribution spécifique sur la digestibilité. Nous faisons l'hypothèse que la digestibilité mesurée sur les communautés est prédite par la digestibilité estimée par CWM en raison du poids plus fort des espèces dominantes sur les propriétés écosystémiques ;

- (ii) de proposer un calcul de CWM plante entière intégrant d'une part la proportion des organes et d'autre part les traits des organes, et par la suite de le comparer aux prédictions de la digestibilité des communautés obtenues avec l'organe seul. Nous faisons l'hypothèse que les CWM plante entière fournissent une meilleure prédiction de la digestibilité mesurée sur la communauté que les CWM organe. Cette hypothèse serait vérifiée en particulier dans le cas des communautés dont les espèces les plus abondantes possèdent une forte proportion en tiges ;
- (iii) de comprendre quels facteurs expliquent la différence entre la digestibilité mesurée et prédite à l'échelle de la plante entière. La déviation entre digestibilité mesurée et digestibilité prédite serait expliquée par la composition spécifique ou fonctionnelle de chaque communauté. Nous avons testé si certains CWM ou CWV de traits tels que la proportion en tiges, ou encore la teneur en fibres, seraient liés avec cette déviation.

MATERIEL ET METHODES

Site d'étude, dispositif expérimental

L'étude a été menée sur 24 communautés caractéristiques de prairies permanentes sèches calcaires, dans le sud de la France et localisées sur un plateau calcaire (le Causse du Larzac), à la station expérimentale INRA de La Fage (43°55 'N, 3°05 'E, 790 m du dessus du niveau de la mer). Le climat du plateau est subhumide, avec une influence méditerranéenne, caractérisé par des hivers humides et des étés chauds et secs. Les précipitations annuelles de 1070 mm ont lieu principalement durant le printemps et l'automne, et la moyenne mensuelle des températures varie de 1°C en janvier à 19°C en août (données de 1973-2006). La végétation est dominée par des espèces herbacées pérennes (*Bromopsis erecta*), avec des buissons et arbres dispersés (*Buxus sempervirens* et *Juniperus oxycedrus*) (Bernard 1996). Depuis plus de 35 ans, les 280 ha de parcours sont pâturés par des brebis (race Romane) en plein air intégral qui sont élevées pour la production de viande.

La station expérimentale est divisée en parcs qui varient entre 4,7 et 24,5 ha. Nous avons choisi sept d'entre eux qui ont été expérimentés en trois différentes pratiques de gestion depuis 1978. Le premier consiste en un pâturage intensif (nommé "G+F+", en raison d'une augmentation de pression de pâturage au printemps) de 0,61 kg.kg⁻¹ (proportion de biomasse totale annuelle produite et supprimée par le pâturage) et de la fertilisation. Dans le traitement G+F+, de l'azote minéral (65 kg.ha⁻¹ par an) et du phosphore (40 kg.ha⁻¹ tous les trois ans) ont été ajoutés depuis 1978. Le second traitement consiste en un pâturage modéré

Tableau 1. Composition des 24 communautés étudiées réparties dans les trois traitements (G+F+ pour pâturé et fertilisé ; G+F- pour uniquement pâturé ; G-F- pour abandonné) : nombre total d'espèces recensées dans les relevés botaniques, nombre d'espèces mesurées, proportion de monocotylédones, dicotylédones, graminées, légumineuses et formes de croissance (graminoïde, rosette ou autre) (%).

| Commu. | Traitement | Nb. esp. tot. | Nb. esp. mesurée | Proportion (%) | | | | | | |
|--------|------------|---------------|------------------|----------------|--------|--------------------|--------|---------------------|---------|-------|
| | | | | Classification | | Groupe taxonomique | | Forme de croissance | | |
| | | | | Monocot. | Dicot. | Poacées | Legum. | Gramin. | Rosette | Autre |
| 1 | G+F+ | 9 | 6 | 86,4 | 13,6 | 86,4 | 6,00 | 86,4 | 3,69 | 9,91 |
| 2 | G+F+ | 12 | 6 | 84,9 | 15,1 | 84,9 | 0,73 | 84,9 | 11,6 | 3,51 |
| 3 | G+F+ | 17 | 8 | 72,5 | 27,5 | 72,5 | 3,17 | 72,5 | 6,00 | 21,5 |
| 4 | G+F+ | 18 | 7 | 68,5 | 31,5 | 68,5 | 19,2 | 68,5 | 2,20 | 29,3 |
| 5 | G+F+ | 12 | 5 | 89,6 | 10,4 | 89,6 | 0,82 | 89,6 | 3,68 | 6,75 |
| 6 | G+F+ | 10 | 4 | 90,5 | 9,50 | 90,5 | 3,72 | 90,5 | 0,00 | 9,50 |
| 7 | G+F+ | 14 | 5 | 79,4 | 20,6 | 79,4 | 0,28 | 79,4 | 1,98 | 18,6 |
| 8 | G+F+ | 16 | 7 | 85,9 | 14,1 | 85,9 | 10,1 | 85,9 | 1,79 | 12,3 |
| 9 | G+F+ | 16 | 5 | 63,8 | 36,2 | 63,8 | 23,6 | 63,8 | 0,94 | 35,3 |
| 10 | G+F- | 11 | 6 | 71,3 | 28,7 | 71,3 | 0,27 | 71,3 | 12,5 | 16,3 |
| 11 | G+F- | 9 | 6 | 75,9 | 24,1 | 75,6 | 9,38 | 75,9 | 7,50 | 16,6 |
| 12 | G+F- | 10 | 5 | 42,1 | 57,9 | 42,1 | 1,87 | 42,1 | 0,00 | 57,9 |
| 13 | G+F- | 11 | 6 | 80,2 | 19,8 | 79,3 | 1,75 | 80,2 | 11,7 | 8,16 |
| 14 | G+F- | 13 | 8 | 44,4 | 55,6 | 44,0 | 38,2 | 44,4 | 3,27 | 52,4 |
| 15 | G+F- | 9 | 4 | 57,2 | 42,8 | 56,7 | 0,52 | 57,2 | 0,00 | 42,8 |
| 16 | G+F- | 20 | 7 | 73,2 | 26,8 | 51,6 | 14,8 | 73,2 | 9,29 | 17,5 |
| 17 | G+F- | 19 | 9 | 70,8 | 29,2 | 67,3 | 14,8 | 70,8 | 0,35 | 28,9 |
| 18 | G+F- | 11 | 8 | 90,0 | 10,0 | 75,2 | 4,29 | 90,0 | 2,38 | 7,62 |
| 19 | G-F- | 8 | 4 | 67,2 | 32,8 | 67,2 | 32,0 | 67,2 | 0,00 | 32,8 |
| 20 | G-F- | 12 | 4 | 61,0 | 39,0 | 61,0 | 35,5 | 61,0 | 0,29 | 38,7 |
| 21 | G-F- | 14 | 4 | 84,5 | 15,5 | 84,1 | 8,16 | 84,5 | 8,98 | 6,53 |
| 22 | G-F- | 8 | 5 | 86,7 | 13,3 | 86,7 | 7,08 | 86,7 | 7,08 | 6,23 |
| 23 | G-F- | 10 | 4 | 85,5 | 14,5 | 85,5 | 4,95 | 85,5 | 4,95 | 9,54 |
| 24 | G-F- | 9 | 3 | 84,2 | 15,8 | 84,2 | 0,00 | 84,2 | 0,00 | 15,8 |

(nommé “G+F-“) de 0,20 kg.kg⁻¹ et sans fertilisation. Le troisième traitement consiste à l’abandon, i.e. absence de pâturage et fertilisation depuis 1987 (nommé “G-F-“).

Trois communautés par parc d’une surface de 0,75 m² ont été sélectionnées dans les traitements G+F+ et G+F- (soit neuf communautés dans chacun d’eux) et six communautés dans le seul parc représentant le traitement G-F-. Au total, 24 communautés ont donc été étudiées.

Estimation de l’abondance des espèces et récolte de la biomasse des communautés

Durant le printemps 2014, l’abondance des espèces a été estimée en utilisant la méthode des quadrats en point contact au pic de biomasse (fin mai pour le traitement G+F+ et début juin pour les traitements G+F- et G-F-) dans chacune des 24 communautés étudiées (Tableau 1). Pour chaque communauté, un relevé botanique de 0,75 m² a été effectué, avec 81 points contact par quadrat, dans le but de déterminer les espèces représentant 80% de la biomasse de chaque quadrat et la proportion des différentes formes de croissance et groupes botaniques (Tableau 1). Puis, le matériel vert contenu dans chaque quadrat a été échantillonné à 2 cm du sol. La litière était exclue des échantillons pour garder uniquement la végétation verte. Les 24 échantillons étaient séchés à l’étuve durant 72 h à 60°C, puis broyés avec un broyeur centrifuge ZM100 avec une grille de 1 mm.

Sur la base de nos propres relevés botaniques et ceux effectués précédemment dans les mêmes parcs (Bernard-Verdier *et al.* 2012; Barkaoui *et al.* 2013; Chollet *et al.* 2014), nous avons sélectionné 26 espèces parmi les plus abondantes (Tableau 2), représentant une large gamme de famille botaniques, formes de croissance et valeurs de traits. Parmi elles, 16 espèces ont été échantillonnées au pic de biomasse en 2013 et 10 autres espèces en 2014 (fin mai pour le traitement G+F+ et mi-juin pour les traitements G+F- et G-F-), selon leur répartition dans chaque traitement. Les temps thermiques correspondant à chacune des dates de récolte ont été identifiés pour les années 2013 et 2014. Les individus collectés, sans dommage apparent, ont été glissés dans du sopalin humidifié (avec de l’eau distillée), placés dans des sacs plastiques, puis conservés dans une glacière jusqu’au retour au laboratoire. Chaque échantillon était trié afin de séparer les feuilles (limbe et gaine), tiges et parties reproductrices (fleurs et fruits), et séchés à 60°C durant 72 h. Les échantillons étaient broyés avec un broyeur centrifuge ZM100 avec une grille de 1 mm.

Tableau 2. Répartition des 26 espèces étudiées au sein de chaque traitement, associée à leur forme de croissance. Les espèces en blanc ont été collectées en 2013 et celles en gris en 2014. G-F- ni pâturé ni fertilisé, G+F- uniquement pâturé, G+F+ pâturé et fertilisé.

| Espèce | Forme de croissance | G-F- | G+F- | G+F+ |
|--------------------------------------|---------------------|------|------|------|
| <i>Anthyllis vulneraria</i> | Rosette | x | x | |
| <i>Aphyllantes monspeliensis</i> | Graminoïde | x | | |
| <i>Brachypodium pinnatum</i> | Graminoïde | | x | |
| <i>Bromopsis erecta</i> | Graminoïde | x | x | x |
| <i>Bromus hordeaceus</i> | Graminoïde | | | x |
| <i>Bromus sterilis</i> | Graminoïde | | | x |
| <i>Capsella bursa-pastoris</i> | Rosette | | | x |
| <i>Carex humilis</i> | Graminoïde | x | x | |
| <i>Coronilla minima</i> | Autre | | x | |
| <i>Erodium cicutarium</i> | Rosette | | | x |
| <i>Festuca christianii-bernardii</i> | Graminoïde | x | x | |
| <i>Geranium molle</i> | Autre | | | x |
| <i>Helianthemum apenninum</i> | Autre | | x | |
| <i>Helianthemum canum</i> | Autre | | x | |
| <i>Hippocrepis comosa</i> | Autre | x | | |
| <i>Lotus corniculatus</i> | Autre | | | x |
| <i>Ononis striata</i> | Autre | | x | |
| <i>Pilosella officinarum</i> | Rosette | | x | x |
| <i>Plantago lanceolata</i> | Rosette | | | x |
| <i>Poa bulbosa</i> | Graminoïde | | | x |
| <i>Potentilla tabernaemontani</i> | Autre | | x | x |
| <i>Poterium sanguisorba</i> | Rosette | | x | x |
| <i>Stipa pennata</i> | Graminoïde | x | x | |
| <i>Trifolium repens</i> | Autre | | | x |
| <i>Veronica arvensis</i> | Autre | | | x |
| <i>Vulpia myuros</i> | Graminoïde | | | x |

Mesures de la digestibilité de la matière sèche à l'échelle des communautés et des organes

La digestibilité de la matière sèche a été déterminée à l'échelle de la communauté à partir des récoltes de végétation provenant des quadrats, et à l'échelle de l'espèce à partir de la végétation récoltée sur chacune de 26 espèces en 2013 et 2014. Concernant l'échelle de l'espèce, un tri a ensuite été mené pour séparer les feuilles, les tiges et les parties reproductrices de chacune des 26 espèces. Une fois séchés et broyés, les échantillons récoltés à l'échelle de la communauté et de l'espèce (organes séparés) ont été analysés en utilisant la spectroscopie en proche infrarouge (NIRS). Les spectres de réflectance ont été collectés à partir d'échantillons dupliqués en utilisant un spectromètre FOSS Nirsystem 6500 (FOSS Nirsystems, Silver Spring, MD, USA) opérant entre 400 et 2500 nm. Les calibrations précédemment disponibles ont été révisées et adaptées à nos échantillons suite à des analyses de référence sur 24 échantillons représentatifs de notre jeu de données. Les calibrations ont été établies en utilisant des régressions partielles des moindres carrés avec le logiciel WINISI (Infrasoft International, Port Matilda, PA, USA) (pour plus de détails, voir Bumb *et al. accepted*). La digestibilité de la matière sèche (g.kg^{-1}) a été estimée *via* des mesures de digestibilité de la matière sèche *in vitro* avec la méthode de pepsine-cellulase d'Aufrère *et al.* (2007).

Traits des organes verts : échantillonnage et mesures

Des traits liés à la qualité du fourrage ont été déterminés à partir des échantillons ayant servi aux mesures de la digestibilité à l'échelle de la communauté et de l'organe. La teneur en azote (NC) et la teneur en fibres (fibres insolubles au détergent neutre, NDF %) ont été prédites par la NIRS. Ces prédictions sont issues de calibrations basées sur des analyses chimiques d'échantillons : l'analyse de Kjeldhal pour la teneur en azote total et la méthode détergente séquentielle de Van Soest avec un prétraitement amyolitique et protease (Van Soest *et al.* 1991) pour la teneur en fibres. Ces prédictions ont été faites pour chacune des 24 communautés, mais aussi pour les organes appartenant à chacune des 26 espèces étudiées.

Le pourcentage de chaque organe a été estimé pour les 26 espèces, sur les échantillons de feuilles, tiges et parties reproductrices obtenus après un tri suivi des pesées de masse sèche de chaque organe.

Les mesures de la teneur en matière sèche (DMC) sur les feuilles, tiges et parties reproductrices ont été menées sur au minimum 12 individus par espèce dans chaque

communauté durant les printemps 2013 ou 2014 selon les espèces considérées. Les récoltes d'individus pleinement développés ont été effectuées durant la période du pic de croissance. Après la récolte, les échantillons étaient immédiatement placés dans un tube à essai rempli d'eau distillée et conservés dans une glacière. Les tubes étaient stockés à 4°C durant 6 h minimum afin d'assurer une pleine réhydratation des échantillons (cf. Garnier *et al.* 2001). Après réhydratation, les différents organes étaient séparés comme suit: la dernière feuille mature était coupée à l'insertion du pétiole pour les dicotylédones et du limbe pour les monocotylédones; la tige de l'individu; et les parties reproductrices étaient constituées d'un mélange de fleurs, fruits et pédoncule. Chaque organe était séché délicatement avant pesée pour obtenir la masse fraîche à saturation maximale, puis mis à l'étuve durant 72 h à 60°C et pesé pour mesurer la masse sèche. La DMC a été calculée comme le ratio entre la masse sèche de l'organe et sa masse fraîche à saturation.

Calcul des moyennes pondérées sur la communauté de la digestibilité et des traits

Nous avons utilisé les moyennes pondérées sur les communautés (CWM) pour calculer les valeurs moyennes de digestibilité $digestibilité_{i,organe}$, de s espèce dans chaque communauté, où la digestibilité de l'espèce i , $digesti_i$ provenant de moyennes par espèce et par pratique de gestion (mesurées en 2013 ou 2014 selon l'espèce ; cf. Tableau 2), est pondérée par son abondance relative p_i (Garnier *et al.* 2004) :

$$CWM_{digestibilité_{i,organe}} = \sum_{i=1}^s p_i \times digesti_i$$

Les espèces majoritaires recensées dans chaque quadrat ont été utilisées pour estimer la digestibilité de la matière sèche de chaque communauté (les espèces représentaient entre 66.5 et 98.1% de la biomasse selon les communautés).

Les CWM ont été calculées à l'échelle de la plante entière en utilisant le pourcentage des organes a pour les feuilles, b pour les tiges et c pour les parties reproductrices moyennée par pratique de gestion, selon l'équation suivante :

$$CWM_{digestibilité_{i,plante\ entière}} = \sum_{i=1}^s ((\underbrace{a_i \times digesti_i}_{\text{feuille}}) + (\underbrace{b_i \times digesti_i}_{\text{tige}}) + (\underbrace{c_i \times digesti_i}_{\text{partie reproductrice}})) \times p_i$$

Ces calculs ont également été effectués en utilisant les valeurs de traits en remplaçant $digesti_i$ par $trait_i$ pour la NC, la NDF et la DMC de chaque organe, et de la plante entière.

Analyse des données

Les analyses statistiques ont été effectuées avec le logiciel R (R Development Core Team 2010). Des Anova ont été utilisées pour tester l'influence des pratiques de gestion sur la digestibilité des communautés mesurée et estimée à l'échelle de la plante entière à partir des CWM et aussi sur les CWM de la proportion de chaque organe des 26 espèces. La normalité de distribution des résidus a été vérifiée pour chaque modèle. Quand un effet des pratiques de gestion était détecté, un test de Tukey a été utilisé pour les discriminer.

Des modèles linéaires ont été utilisés pour analyser les variations de digestibilité de la matière sèche mesurée à l'échelle des communautés par les prédictions de la digestibilité effectuées à l'échelle de la plante entière et de l'organe (Digestibilité mesurée sur la communauté ~ CWM digestibilité plante entière ou CWM digestibilité organe). Un modèle par prédiction a été établi, et les R^2 de chaque modèle ont été comparés afin de déterminer l'échelle de la plante expliquant le maximum de variance. Puis, des corrélations de Spearman ont permis de tester la persistance du rang entre les communautés pour chacune de ces relations. Ces modèles linéaires ont aussi été appliqués aux trois traits étudiés, et suivis d'un test de corrélation.

Les relations entre les CWM de digestibilité obtenues pour les feuilles, tiges et parties reproductrices ont été testées avec des corrélations de Spearman afin de détecter l'existence de covariation entre organes. Ces relations ont également été testées à l'échelle de l'espèce, suivies de test-t de Student appariés pour tester la différence entre la digestibilité des organes d'une même espèce.

La déviation entre la mesure effectuée à l'échelle de la communauté et sa prédiction par CWM plante entière a été calculée pour la digestibilité de la matière sèche, la NDF et la NC. La déviation obtenue entre la mesure et la prédiction pour la digestibilité de la matière sèche a été mise en relation par des tests de Spearman avec certaines caractéristiques des communautés (nombre d'espèce, proportion de formes de croissance ou groupes d'espèce) et les CWM des traits plante entière et par organe (DMC, NDF, NC), pour identifier les facteurs explicatifs de cette déviation. Afin de tester l'effet de la phénologie, la différence entre les temps thermiques associés aux mesures de digestibilité des communautés en 2014 et la CWM des temps thermiques associés aux mesures de digestibilité des espèces en 2013 et 2014 a été calculée, puis également mise en relation avec la déviation. La déviation de la digestibilité a également été reliée à la déviation obtenue entre mesure et prédiction par CWM plante entière de la NDF et de la NC.

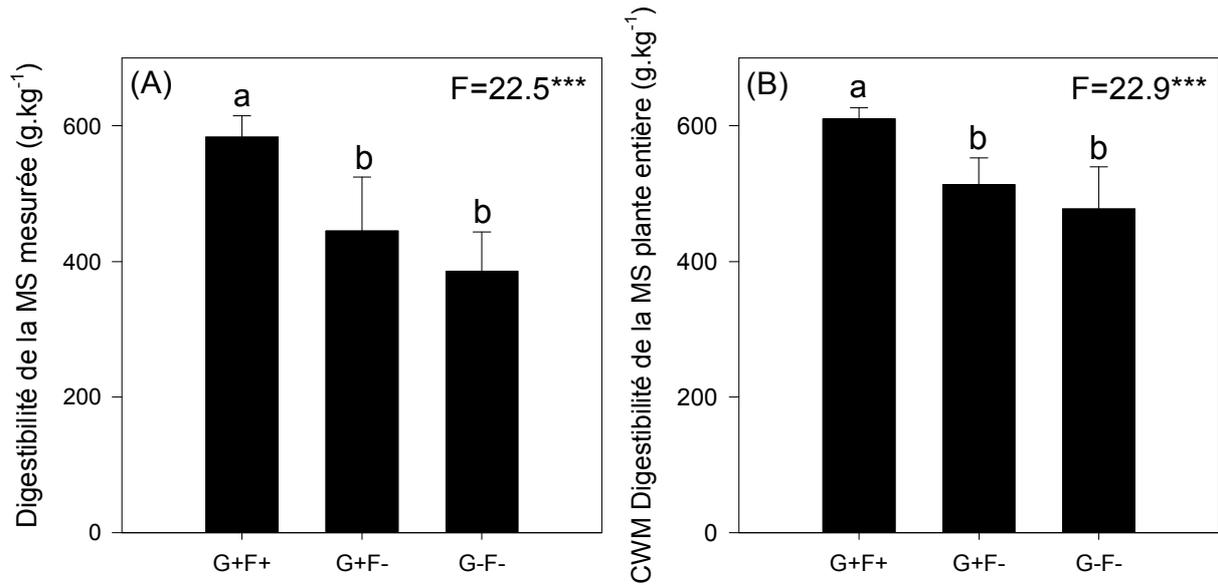


Figure 1. Variation entre les pratiques de gestion (A) de la digestibilité de la matière sèche moyenne mesurée sur la communauté et (B) de la digestibilité de la matière sèche plante entière moyenne calculée par CWM sur la communauté. Les valeurs F correspondent à la statistique des Anova de l'effet du traitement, et les lettres correspondent aux différences entre traitements après un test de Tukey.

Notes : ***P < 0.001

RESULTATS

Effet des pratiques de gestion sur les communautés végétales et leur digestibilité

La composition en espèces était variable entre les différents traitements : parmi les sept espèces les plus abondantes du traitement G-F-, cinq étaient communes avec le traitement G+F- et une pour le traitement G+F+. Quatre espèces étaient communes aux traitements G+F- et G+F+ (Tableau 2). En revanche, la proportion des organes est restée inchangée entre les traitements (Annexe 1), même si le traitement G+F+ tendait à présenter une proportion en tiges et parties reproductrices supérieure à celle du traitement G-F- avec, quant à elle, une proportion supérieure en feuilles.

Les pratiques de gestion ont affecté la digestibilité de la matière sèche des communautés : les communautés fertilisées et pâturées (traitement G+F+) présentaient une digestibilité de la matière sèche supérieure à celle des communautés uniquement pâturées (traitement G+F-) et abandonnées (traitement G-F-) (Fig. 1A). Des résultats comparables ont été trouvés lorsque la digestibilité des communautés a été estimée à partir du calcul de moyenne pondérée (Fig. 1B).

Relation entre digestibilité des communautés mesurée et prédite par CWM

Nous avons trouvé une relation significative entre la digestibilité mesurée des 24 communautés et la digestibilité prédite par les CWM estimées sur la plante entière (Fig. 2A). De plus, la hiérarchie des communautés a été conservée entre les deux mesures de digestibilité (Fig. 2A). Ce résultat a également été trouvé lorsque seulement les feuilles, les tiges ou les parties reproductrices ont été considérées dans le calcul de la digestibilité prédite par CWM (Fig. 2B, C, D). La comparaison des R^2 provenant des modèles linéaires a révélé que les CWM organe et plante entière étaient fortement reliés à la digestibilité de la matière sèche mesurée à l'échelle des communautés, bien que le CWM plante entière possède un pouvoir de prédiction légèrement supérieur (Fig. 2A) à ceux des CWM feuilles, tiges et parties reproductrices (Fig. 2B, C, D). Cependant, la comparaison des tests t de Student appariés révèle que les tiges fournissent une prédiction de la digestibilité moins déviante que les parties reproduction, feuille, et aussi la plante entière. De plus, la NDF et la NC mesurés sur les communautés ont également bien été prédites par la CWM plante entière ($R^2_{\text{NDF}}=0.68^{***}$; $R^2_{\text{N}}=0.83^{***}$; résultats non montrés).

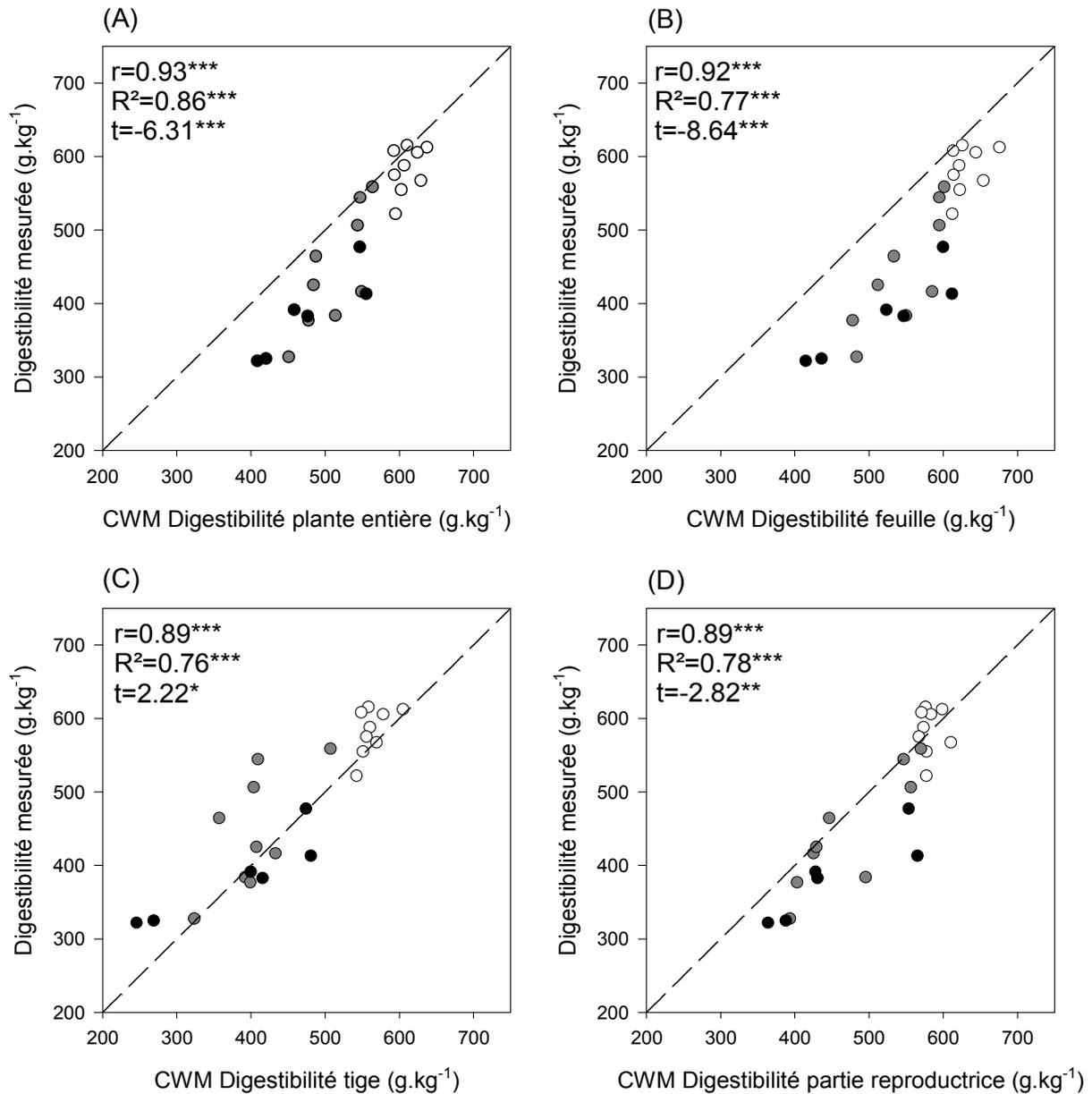


Figure 2. Relation entre la digestibilité de la MS mesurée à l'échelle de la communauté et (A) la CWM digestibilité plante entière, (B) CWM digestibilité feuille, (C) CWM digestibilité tige, (D) CWM digestibilité partie reproductrice. Les couleurs représentent les pratiques de gestion : blanc pour le traitement G+F+, gris pour le traitement G+F- et noir pour le traitement G-F-. Les valeurs r correspondent au coefficient de corrélation de Spearman. Les valeurs R² proviennent de modèle linéaire (Digestibilité mesurée ~ CWM Digestibilité organe). Les valeurs t correspondent aux t-test appariés.

Notes: ns, non significatif; *P < 0.05; **P < 0.01; ***P < 0.001

Les CWM des digestibilités prédites pour chacun des organes ont covarié entre eux ($r=0.95^{***}$ entre feuille et tige ; $r=0.96^{***}$ entre feuille et partie reproductrice ; $r=0.90^{***}$ entre tige et partie reproductrice). Cette tendance a également été mise en évidence à l'échelle de l'espèce (Fig. 3) : les espèces présentant les digestibilités des feuilles les plus élevées avaient également les plus fortes digestibilités des tiges et parties reproductrices. Les feuilles possédaient une digestibilité supérieure à celles des tiges (Fig. 3A) et des parties reproductrices (Fig. 3B).

La digestibilité mesurée sur les communautés était plus faible que celle calculée à partir des CWM à l'échelle de la plante entière (Fig. 2A), des feuilles (Fig. 2B) et des parties reproductrices (Fig. 2D) alors qu'elle a été supérieure à la CWM de la digestibilité des tiges (Fig. 2C). Les estimations de digestibilité obtenues par les CWM dans le traitement G+F+ semblaient plus proches des digestibilités mesurées par rapport aux estimations obtenues dans les traitements G+F- et G-F- (Fig. 2A, B, C, D).

Facteurs expliquant la déviation entre mesure et prédiction de la digestibilité

Comme montré dans la partie précédente, la digestibilité mesurée sur la communauté a été bien prédite par les CWM de la digestibilité plante entière, feuille, tige et partie reproductrice (Fig. 2A, B, C, D ; $R^2>0.76$). Cependant, la prédiction obtenue a été meilleure lorsque le calcul de la CWM était effectué en considérant la digestibilité de la plante entière (donc la proportion et la digestibilité chaque organe) (Fig. 2A) plutôt que la digestibilité d'un organe seul (Fig. 2B, C, D).

La déviation entre les mesures et prédictions de digestibilité a été corrélée négativement avec la proportion de rosette et certaines CWM de traits : plus la déviation était élevée, plus la DMC de chacun des organes et la teneur en fibres des tiges était forte, alors la NC des organes et de la plante entière diminuaient (Tableau 3). La déviation de la digestibilité a été reliée positivement à la déviation de la NDF et négativement à celle de la NC. Les CWV n'ont pas été reliés à la déviation (résultats non montrés).

DISCUSSION

L'hypothèse de contribution spécifique appliquée à la digestibilité

La digestibilité mesurée à l'échelle des communautés était bien prédite par le calcul des CWM, ce qui confirme l'hypothèse de dominance. De nombreuses études ont déjà mis

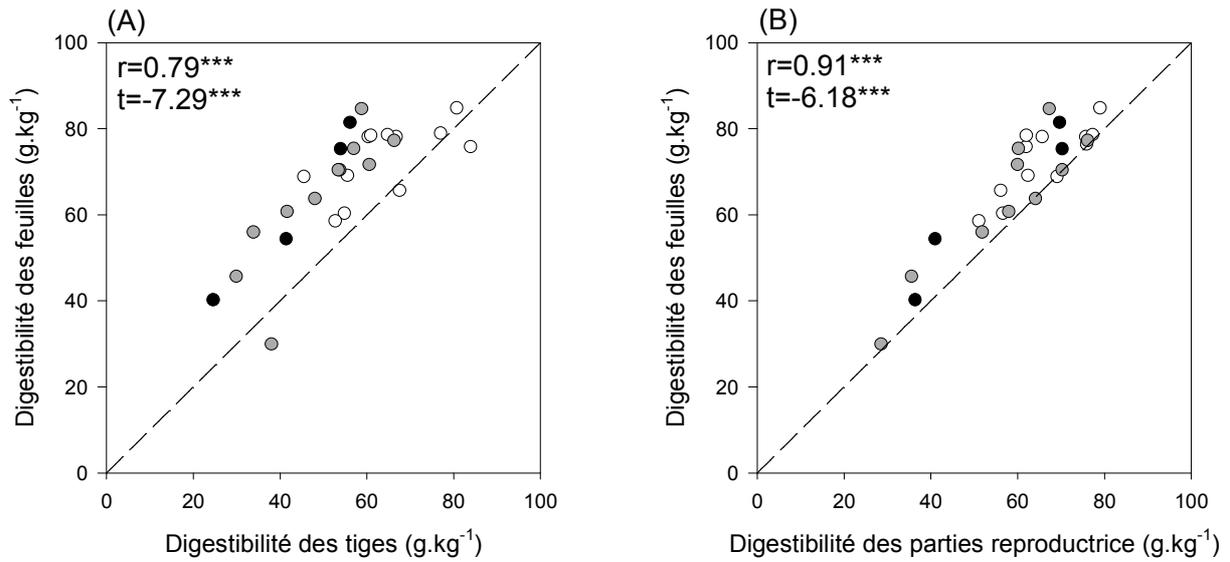


Figure 3. Relations entre la digestibilité des différents organes, mesurée à l'échelle de l'espèce. (A) digestibilité des feuilles en fonction des tiges, (B) digestibilité des feuilles en fonction des parties reproductrices. Les couleurs représentent les pratiques de gestion : blanc pour le traitement G+F+, gris pour le traitement G+F- et noir pour le traitement G-F-. Les valeurs r correspondent au coefficient de corrélation de Spearman. Les valeurs t correspondent aux tests-t appariés.

Notes: $^{***}P < 0.001$

en évidence l'importance de l'hypothèse de contribution spécifique par l'utilisation de traits des espèces dominantes pour expliquer des propriétés écosystémiques telles que la digestibilité (Ansquer *et al.* 2009; Andueza *et al.* 2010; Lavorel et Grigulis 2012; Gardarin *et al.* 2014), la productivité (Garnier *et al.* 2004; Vile *et al.* 2006), la décomposabilité (Cortez *et al.* 2007; Quested *et al.* 2007; Quétier *et al.* 2007; Fortunel *et al.* 2009; Pakeman *et al.* 2011; Tardif et Shipley 2013; Tardif *et al.* 2014). De plus, nous avons pu étendre l'hypothèse de contribution spécifique à d'autres composantes de qualité du fourrage puisque la NDF et la NC mesurés sur les communautés ont été bien prédites par la CWM plante entière.

Un gradient de digestibilité a pu être observé allant de digestibilités élevées dans les communautés du traitement G+F+ vers des digestibilités faibles dans les communautés du traitement G-F-. Selon l'hypothèse de contribution spécifique, cette variation serait liée à la dominance d'espèces à digestibilité élevée dans les communautés fertilisées et pâturées et à faible digestibilité dans les communautés abandonnées. Ceci peut être lié aux stratégies d'acquisition des nutriments caractérisant les espèces sélectionnées par les conditions du milieu : un compromis entre acquisition et conservation des nutriments appelé « spectre d'économie foliaire » a été mis en évidence au niveau des feuilles (Wright *et al.* 2004) et étendu à l'échelle de la plante (Freschet *et al.* 2010). Il oppose des espèces exploitatrices à croissance rapide dont les traits permettent de maximiser l'acquisition des ressources, et qui seraient dominantes au sein du traitement G+F+ ; et des espèces conservatrices à croissance lente ayant des traits qui favorisent la conservation des nutriments, qui seraient présentes en moins grand nombre dans le traitement G+F+. Les parcours des traitements G+F- et G-F- présentaient une composition floristique très proche, ce qui expliquerait la similarité de digestibilité entre ces deux traitements. Le pâturage aurait un impact moindre en comparaison de la fertilisation sur la composition spécifique et fonctionnelle des différentes communautés puisque cette pratique n'a pas discriminé les traitements G+F- et G-F-.

Intégration de l'organe au calcul de prédiction de la digestibilité des communautés

A notre connaissance, cette étude est la première à intégrer l'organe au calcul d'un indice de CWM. La digestibilité des communautés était mieux prédite par la CWM plante entière intégrant la proportion des organes plutôt que par les CWM considérant chaque organe séparément. En effet, la plupart des études utilisent des mesures de traits foliaires pour prédire la digestibilité des communautés (Louault *et al.* 2005; Pontes *et al.* 2007; Ansquer *et al.* 2009; Lavorel et Grigulis 2012; Gardarin *et al.* 2014), sans pour autant valider la relation entre la digestibilité des feuilles et la digestibilité des communautés. Afin

Tableau 3. Relation entre la déviation de la prédiction pour la CWM plante entière et la mesure de digestibilité à l'échelle de la communauté avec des caractéristiques moyennes des communautés, CWM de traits, et déviation de la prédiction pour la CWM plante entière et la mesure de NDF et NC. Les valeurs correspondent aux coefficients de corrélation de Spearman.

| Variables étudiées | <i>r</i> avec la déviation entre prédiction et mesure de digestibilité |
|--|--|
| Nombre d'espèce total | -0,39 |
| Ratio nombre d'espèce mesurée / total | ns |
| Proportion de graminées | ns |
| Proportion de dicotylédones | ns |
| Proportion de graminoïdes | ns |
| Proportion de rosettes | -0,53** |
| Proportion d'autres | ns |
| Proportion de feuille | 0,39 |
| Proportion de tige | ns |
| Proportion de partie reproductrice | ns |
| DMC feuille | 0,66*** |
| DMC tige | 0,64** |
| DMC partie reproductrice | 0,67*** |
| N feuille | -0,61** |
| N tige | -0,48* |
| N partie reproductrice | -0,54** |
| N plante entière | -0,63** |
| NDF feuille | ns |
| NDF tige | 0,48* |
| NDF partie reproductrice | ns |
| NDF plante entière | ns |
| Date de floraison | ns |
| Différence [temps thermique digestibilité mesurée – prédite] | ns |
| Déviaton NDF prédit - mesuré | -0,67*** |
| Déviaton N prédit – mesuré | 0,46* |

Notes : ns, non significatif; *P < 0,05; **P < 0,01; ***P < 0,001. Les valeurs en italiques correspondent à des relations marginalement significatives.

d'améliorer la prédiction de la digestibilité des communautés, il semble important de considérer la proportion des organes dans le calcul des CWM. En effet, les tiges possèdent des caractéristiques chimiques et structurelles différentes des feuilles (Beni de Sousa *et al.* 1982; Jung et Allen 1995), et représentent également une forte proportion de la biomasse des communautés. Cependant, obtenir la proportion des organes de chacune des espèces à une date donnée pour calculer des CWM plante entière est fastidieux, car nécessite un long travail de tri des différents organes. Etant donné que la digestibilité mesurée à l'échelle de la communauté a été également bien prédite par les CWM de chacun des organes, les feuilles pourraient rester une échelle de mesure fiable pour prédire la digestibilité des communautés.

Facteurs de variations entre mesure et prédiction de la digestibilité des communautés

La relation entre la digestibilité mesurée et prédite par CWM à l'échelle de la communauté a présenté une déviation : les CWM plante entière surestimaient la digestibilité des communautés, en particulier pour les communautés des traitements G+F- et G-F-. Les CWM digestibilité au niveau de la plante entière et de l'organe ont fourni des prédictions représentatives de la digestibilité mesurée sur les communautés. La déviation observée entre la mesure et la prédiction était significative, mais relativement faible : allant au maximum -24,4% pour les tiges, 34,3% pour la digestibilité plante entière, 36,8% pour les parties reproductrices et 48,1% pour les feuilles. Comme le calcul du CWM repose sur l'additivité entre les espèces, lorsque la CWM prédit correctement la digestibilité des communautés, et donc que la déviation est minimale, les espèces contribueraient toutes à poids égal à la digestibilité de la communauté. En revanche, lorsque la déviation est grande, il n'y a pas additivité entre les espèces, et d'autres paramètres entrent en jeu comme de possibles interactions entre les espèces.

Contrairement à nos attentes, la déviation entre mesure et prédiction de la digestibilité n'était pas plus importante dans les communautés les plus riches en espèces (traitement G+F+) en raison d'un plus grand nombre d'interactions pouvant potentiellement rendre les prédictions imprécises. Certaines études ont pourtant mis en évidence une convergence fonctionnelle au sein de communautés à forte richesse spécifique et donc une meilleure prédiction de la décomposition des litières par la méthode des CWM (Keith *et al.* 2008; Tardif et Shipley 2013). La surestimation de la digestibilité pourrait survenir d'effets antagonistes entre espèces au sein des communautés G+F- et G-F- puisque la digestibilité mesurée sur la communauté est inférieure à la somme pondérée de l'effet de chaque espèce seule. De précédentes études ont déjà mis en évidence des effets non additifs entre espèces,

notamment pour la décomposition (Gartner et Cardon 2004; Hättenschwiler et Gasser 2005).

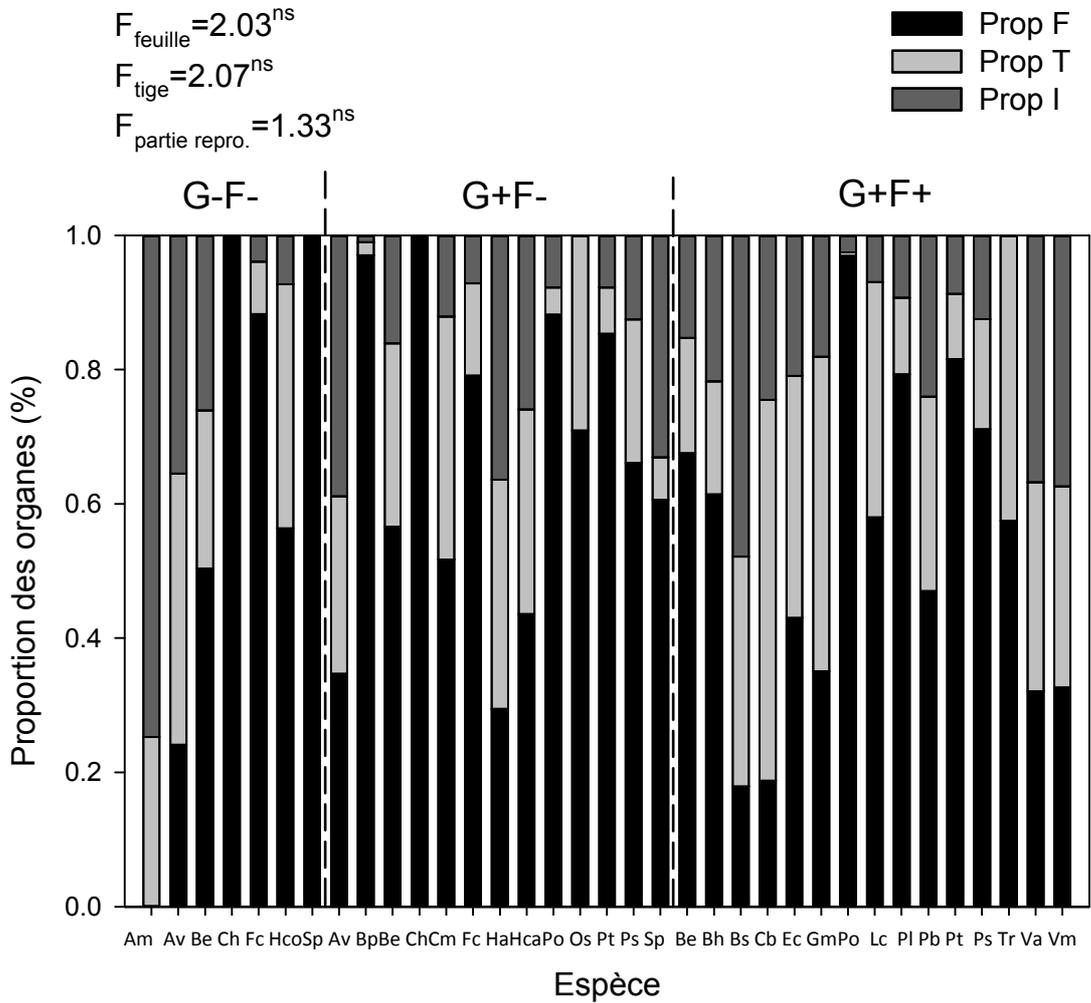
La surestimation de la digestibilité des communautés pourrait aussi être liée à la proportion des organes qui intervient dans le calcul de la CWM plante entière. La digestibilité des communautés étant surestimée par les CWM feuille et partie reproductrice mais sous-estimée par les CWM tige, on peut supposer que la proportion en tiges serait plus élevée dans les communautés mesurées que dans les communautés prédites. Étant donné que la composition chimique et structurelle varie entre organes, la digestibilité dépend fortement de la proportion tige/feuille des communautés (Duru *et al.* 2008). Comme montré dans de précédentes études, les tiges possédaient des teneurs en fibres supérieures (Poorter et Bergkotte 1992; Buxton 1996; Arzani *et al.* 2004; King *et al.* 2014) et des teneurs en azote inférieures à celles des feuilles et parties reproductrices (Buxton 1996). Comme la proportion en tige a été reliée à la teneur en fibres des communautés, la NDF peut être utilisée comme proxy du ratio tige/feuille. Dans cette étude, la déviation de digestibilité était élevée lorsque la déviation de la NDF était faible, ce qui semble suggérer que le pourcentage de tige diminuerait. Ainsi, les proportions en tiges utilisées dans les calculs de prédiction par CWM seraient inférieures aux proportions de tiges retrouvées dans les communautés *in situ*, en particulier pour les traitements G+F- et G-F-.

La déviation de digestibilité n'a pas été expliquée par des différences de date ou année entre les récoltes effectuées pour les communautés ou les espèces. On peut donc supposer que, malgré une récolte à une même date (cas du traitement G-F-), les individus ayant servis au calcul des CWM n'étaient pas représentatifs de l'état global de la communauté : ils possédaient une plus forte proportion de feuilles que les individus moyens des communautés.

CONCLUSION

La digestibilité des communautés a été reliée à l'hypothèse d'additivité des espèces. Les prédictions étaient meilleures lorsque le calcul était effectué plante entière et intégrait la proportion des organes. Il semble donc important de considérer à la fois la digestibilité de chaque organe en la pondérant par sa proportion pour améliorer les prédictions. C'est d'autant plus vrai que la digestibilité varie au cours du temps sous l'effet des variations de composition chimique et structurelle des organes et de leur proportion (Buxton 1996; Duru *et al.* 2000; Bruinenberg *et al.* 2002).

Annexe 1. Proportion des organes de chaque espèce selon les pratiques de gestion. Les statistiques F issues d’Anova correspondent à l’effet des pratiques de gestion sur les feuilles, les tiges et les parties reproductrices.



Cette étude a permis de valider la méthode du calcul de la CWM plante entière pour prédire la digestibilité des communautés. L'utilisation de cet indice devra être étendue à d'autres traits et propriétés écosystémiques telles que la décomposabilité, une autre mesure de la dégradation du matériel végétal associée à d'autres consommateurs. Toutefois, les résultats obtenus entre mesure et prédiction de la digestibilité basée sur les CWM feuilles étaient corrects. Étant donné le travail conséquent et fastidieux du tri pour séparer les différents organes, les mesures foliaires seraient suffisantes pour prédire efficacement les propriétés écosystémiques à l'échelle des communautés.

ANNEXE

Annexe 1. Proportion des organes de chaque espèce selon les pratiques de gestion.

REFERENCES

- Andueza D, Cruz P, Farruggia A, Baumont R, Picard F, Michalet-Doreau B. 2010. Nutritive value of two meadows and relationships with some vegetation traits. *Grass and Forage Science* 65:325–334.
- Ansquer P, Duru M, Theau JP, Cruz P. 2009. Functional traits as indicators of fodder provision over a short time scale in species-rich grasslands. *Annals of Botany* 103:117–126.
- Arzani H, Zohdi M, Fish E, Zahedi Amiri GH, Nikkhah A, Wester D. 2004. Phenological effects on forage quality of five grass species. *Journal of Range Management* 57:624–629.
- Asaadi AM, Yazdi AK. 2011. Phenological stage effects on forage quality of four forbs species. *Journal of Food, Agriculture and Environment* 9:380–384.
- Aufrère J, Baumont R, Delaby L, Peccatte JR, Andrieu J, Andrieu JP, Dulphy JP. 2007. Prédiction de la digestibilité des fourrages par la méthode pepsine-cellulase. Le point sur les équations proposées. *INRA Productions Animales* 20:129–136.
- Barkaoui K, Bernard-Verdier M, Navas ML. 2013. Questioning the reliability of the point intercept method for assessing community functional structure in low-productive and highly diverse mediterranean grasslands. *Folia Geobotanica* 48:393–414.
- Beni de Sousa F, Slexer DA, Belyea RL, Matches AG. 1982. Leaf tensile strength, 'in vitro' digestibility and fiber component relationships in tall fescue. *Pesquisa Agropecuária Brasileira* 17:1497–1504.
- Bernard C. 1996. *Flore des Causses hautes terres, gorges, vallées et vallons (Aveyron, Lozère, Hérault et Gard)*. Saint-Sulpice-de-Royan: Société Botanique du Centre-Ouest n°14.

- Bernard-Verdier M, Navas ML, Vellend M, Violle C, Fayolle A, Garnier E. 2012. Community assembly along a soil depth gradient: contrasting patterns of plant trait convergence and divergence in a Mediterranean rangeland. *Journal of Ecology* 100:1422–1433.
- Bruinenberg MH, Valk H, Korevaar H, Struik PC. 2002. Factors affecting digestibility of temperate forages from seminatural grasslands: a review. *Grass and Forage Science* 57:292–301.
- Bumb I, Garnier E, Bastianelli D, Richarte J, Bonnal L, Kazakou E. Influence of management regime and harvest date on the herbage quality of species from Mediterranean rangelands: the importance of dry matter content. *Annals of Botany Plants: accepted*.
- Buxton DR. 1996. Quality-related characteristics of forages as influenced by plant environment and agronomic factors. *Animal Feed Science and Technology* 59:37–49.
- Carrère P, Pontes L da S, Andueza D, Louault F, Rosseel D, Taini E, Pons B, Toillon S, Soussana JF. 2010. Evolution de la valeur nutritive de graminées prairiales au cours de leur cycle de développement. *Fourrages* 201:27–35.
- Chollet S, Rambal S, Fayolle A, Hubert D, Foulquié D, Garnier E. 2014. Combined effects of climate, resource availability, and plant traits on biomass produced in a Mediterranean rangeland. *Ecology* 95:737–748.
- Cortez J, Garnier E, Pérez-Harguindeguy N, Debussche M, Gillon D. 2007. Plant traits, litter quality and decomposition in a Mediterranean old-field succession. *Plant and Soil* 296:19–34.
- Craine JM, 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* 16:563–574.
- Cruz P, Duru M, Therond O, Theau JP, Ducourtieux C, Jouany C, Al Haj Khaled R, Ansquer P. 2002. Une nouvelle approche pour caractériser les prairies naturelles et leur valeur d'usage. *Fourrages* 172:335–354.
- Díaz S, Lavorel S, De Bello F, Quétier F, Grigulis K, Robson MT. 2007b. Incorporating plant functional diversity effects in ecosystem service assessments. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 104:20684–20689.
- Díaz S, Lavorel S, Chapin III FS, Tecco PA, Gurvich DE, Grigulis K. 2007a. Functional diversity - at the crossroads between ecosystem functioning and environmental filters. *Terrestrial Ecosystems in a Changing World*. Berlin Heidelberg: Springer-Verlag, 81–91.
- Duru M, Delprat V, Fabre C, Feuillerac E. 2000. Effect of nitrogen fertiliser supply and winter cutting on morphological composition and herbage digestibility of a *Dactylis glomerata* L sward in spring. *Journal of the Science of Food and Agriculture* 80:33–42.
- Duru M, Cruz P, Al Haj Khaled R, Ducourtieux C, Theau JP. 2008. Relevance of plant functional types based on leaf dry matter content for assessing digestibility of native grass species and species-rich grassland communities in spring. *Agronomy Journal* 100:1622–1630.
- Fortunel C, Garnier E, Joffre R, Kazakou E, Quested H, Grigulis K. 2009. Leaf traits capture the effects of land use changes and climate on litter decomposability of grasslands across Europe. *Ecology* 90:598–611.
- Freschet GT, Cornelissen JHC, van Logtestijn RSP, Aerts R. 2010. Evidence of the 'plant economics spectrum' in a subarctic flora. *Journal of Ecology* 98:362–373.

- Gardarin A, Garnier E, Carrère P, Cruz P, Andueza D, Bonis A, Colace MP, Dumont B, Duru M, Farruggia A, Gaucherand S, Grigulis K, Kernéis É, Lavorel S, Louault F, Loucougaray G, Mesléard F, Yavercovski N, Kazakou E. 2014. Plant trait-digestibility relationships across management and climate gradients in permanent grasslands. *Journal of Applied Ecology* 51:1207–1217.
- Garnier E, Shipley B, Roumet C, Laurent G. 2001. A standardized protocol for the determination of specific leaf area and leaf dry matter content. *Functional Ecology* 15:688–695.
- Garnier E, Cortez J, Billès G, Navas ML, Roumet C, Debussche M, Laurent G, Blanchard A, Aubry D, Bellmann A, Neill C, Toussaint JP. 2004. Plant functional markers capture ecosystem properties during secondary succession. *Ecology* 85:2630–2637.
- Garnier E, Lavorel S, Ansquer P, Castro H, Cruz P, Doležal J, Eriksson O, Fortunel C, Freitas H, Golodets C, Grigulis K, Jouany C, Kazakou E, Kigel J, Kleyer M, Lehsten V, Lepš J, Meier T, Pakeman R, Papadimitriou M, Papanastasis VP, Quested H, Quétier F, Robson M, Roumet C, Rusch G, Skarpe C, Sternberg M, Theau JP, Thébault A, Vile D, Zarovali MP. 2007. Assessing the effects of land-use change on plant traits, communities and ecosystem functioning in grasslands: a standardized methodology and lessons from an application to 11 European sites. *Annals of botany* 99:967–985.
- Garnier E, Navas ML. 2012. A trait-based approach to comparative functional plant ecology: concepts, methods and applications for agroecology. A review. *Agronomy for Sustainable Development* 32:365–399.
- Garnier E, Navas ML. 2013. Traits et écologie comparative des plantes. In: *Diversité fonctionnelle des plantes: traits des organismes, structure des communautés, propriétés des écosystèmes*. Bruxelles: De Boeck, 14–26.
- Garnier E, Navas ML, Grigulis K. 2016. *Plant functional diversity. Organism traits, community structure, and ecosystem properties*. Oxford, UK.
- Gartner TB, Cardon ZG. 2004. Decomposition dynamics in mixed-species leaf litter. *Oikos* 104:230–246.
- Grigulis K, Lavorel S, Krainer U, Legay N, Baxendale C, Dumont M, Kastl E, Arnoldi C, Bardgett RD, 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* 101:47–57.
- Grime JP. 1998. Benefits of plant diversity to ecosystems: immediate, filter and founder effects. *Journal of Ecology* 86:902–910.
- Hättenschwiler S, Gasser P. 2005. Soil animals alter plant litter diversity effects on decomposition. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 102:1519–1524.
- Jung HJG, Allen MS. 1995. Characteristics of plant cell walls affecting intake and digestibility of forages by ruminants. *Journal of Animal Science* 73:2774–2790.
- Keith AM, van der Wal R, Brooker RW, Osler GHR, Chapman SJ, Burslem DFRP, Elston DA. 2008. Increasing litter species richness reduces variability in a terrestrial decomposer system. *Ecology* 89:2657–2664.
- King C, Mceniry J, Richardson M, O’Kiely P. 2014. Characterization for industrial purposes of the fibre anatomy of perennial ryegrass and tall fescue stem and leaf at three stages in the primary growth. *Grass and Forage Science* 69:64–73.
- Lavorel S, Garnier E. 2002. Predicting changes in community composition and ecosystem functioning from plant traits: revisiting the Holy Grail. *Functional Ecology* 16:545–556.

- Lavorel S, Grigulis K. 2012. How fundamental plant functional trait relationships scale-up to trade-offs and synergies in ecosystem services. *Journal of Ecology* 100:128–140.
- Lemaire G, Hodgson J, Chabbi A. 2011. *Grassland productivity and ecosystem services*. Wallingford, Oxfordshire: CAB International.
- Louault F, Pillar VD, Aufrère J, Garnier E, Soussana JF. 2005. Plant traits and functional types in response to reduced disturbance in a semi-natural grassland. *Journal of Vegetation Science* 16:151–160.
- Mládek J, Hejcman M, Hejduk S, Duchoslav M, Pavlů V. 2011. Community seasonal development enables late defoliation without loss of forage quality in semi-natural grasslands. *Folia Geobotanica* 46:17–34.
- Mokany K, Ash J, Roxburgh S. 2008. Functional identity is more important than diversity in influencing ecosystem processes in a temperate native grassland. *Journal of Ecology* 96:884–893.
- Pakeman RJ, Eastwood A, Scobie A. 2011. Leaf dry matter content as a predictor of grassland litter decomposition: a test of the ‘mass ratio hypothesis’. *Plant and Soil* 342:49–57.
- Petchey OL, Gaston KJ. 2006. Functional diversity: back to basics and looking forward. *Ecology Letters* 9:741–758.
- Pontes L da S, Soussana JF, Louault F, Andueza D, Carrère P. 2007. Leaf traits affect the above-ground productivity and quality of pasture grasses. *Functional Ecology* 21:844–853.
- Poorter H, Bergkotte M. 1992. Chemical composition of 24 wild species differing in relative growth rate. *Plant, Cell & Environment* 15:221–229.
- Quested H, Eriksson O, Fortunel C, Garnier E. 2007. Plant traits relate to whole-community litter quality and decomposition following land use change. *Functional Ecology* 21:1016–1026.
- Quétier F, Lavorel S, Thuiller W, Davies I. 2007. Plant-trait-based modeling assessment of ecosystem-service sensitivity to land-use change. *Ecological Applications* 17:2377–2386.
- R Development Core Team. 2010. R: A language and environment for statistical computing.
- Schumacher J, Roscher C. 2009. Differential effects of functional traits on aboveground biomass in semi-natural grasslands. *Oikos* 118:1659–1668.
- Tardif A, Shipley B. 2013. Using the biomass-ratio and idiosyncratic hypotheses to predict mixed-species litter decomposition. *Annals of botany* 111:135–141.
- Tardif A, Shipley B, Bloor JMG, Soussana JF. 2014. Can the biomass-ratio hypothesis predict mixed-species litter decomposition along a climatic gradient? *Annals of botany* 113:843–850.
- Van Soest PJ, Robertson JB, Lewis BA. 1991. Methods for dietary fiber, neutral detergent fiber, and nonstarch polysaccharides in relation to animal nutrition. *Journal of Dairy Science* 74:3583–3597.
- Vile D, Shipley B, Garnier E. 2006. Ecosystem productivity can be predicted from potential relative growth rate and species abundance. *Ecology Letters* 9:1061–1067.
- Wright IJ, Reich PB, Westoby M, Ackerly DD, Baruch Z, Bongers F, Cavender-Bares J, Chapin T, Cornelissen JHC, Diemer M, Flexas J, Garnier E, Groom PK, Gulias J, Hikosaka K, Lamont BB, Lee T, Lee W, Lusk C, Midgley JJ, Navas ML, Niinemets U, Oleksyn J, Osada N, Poorter H, Poot P, Prior L, Pyankov VI, Roumet C, Thomas SC, Tjoelker MG, Veneklaas EJ, Villar R. 2004. The worldwide leaf economics spectrum. *Nature* 428:821–827.

CHAPITRE 3B

Links between forage digestibility, litter decomposability and traits from permanent grasslands communities with contrasted management practices

Iris Bumb¹, Eric Garnier², and Elena Kazakou¹

Article en préparation

¹Montpellier Supagro, Centre d'Ecologie Fonctionnelle et Evolutive (UMR CEFE), CNRS - Université de Montpellier - Université Paul-Valéry Montpellier - EPHE, campus CNRS, 1919 route de Mende, 34293 Montpellier cedex 5, France

²Centre d'Ecologie Fonctionnelle et Evolutive (UMR 5175), CNRS - Université de Montpellier - Université Paul-Valéry Montpellier - EPHE, campus CNRS, 1919 route de Mende, 34293 Montpellier cedex 5, France

ABSTRACT

Intensive grazing associated with fertilization in permanent grasslands can alter the functional composition and structure of plant communities, and thus some ecosystem properties as forage digestibility or litter decomposability. According to the 'afterlife' effect hypothesis, variations in functional traits of green plants should be found in litter, inducing a positive relationship between these two degradation processes measured at the species level. Scaling up from species to community level allows a better understanding of management regimes effects on community functional composition. The objectives of this study were to verify this hypothesis on digestibility and decomposability at the community level, and to relate these properties to their predicted values based on community weighted means (CWM) of traits. Digestibility and decomposability of 24 communities from species-rich rangelands under different management regimes (grazing and fertilization to abandonment) were determined at the vegetation biomass peak. Dry matter content (DMC), fibre content (NDF) and nitrogen content (NC) were measured on different organs from 26 dominant species in order to predict CWM of digestibility and decomposability at organ and whole plant level from relationships with these traits. Management regimes affected the dry matter digestibility and decomposability measured at the community level *via* changes in functional composition and structure of plant communities: rangelands intensively managed presented high digestibility and decomposability, associated to high CWM NC and low NDF and DMC in comparison to rangelands moderately managed or abandoned. The 'afterlife' effect hypothesis was verified at the community level, and traits measured on green material at whole plant and organ level can be used to predict both ecosystem properties from green and litter material. Among the studied traits, CWM DMC revealed a good predictor of digestibility and decomposability, and as a consequence of their positive relationship.

KEYWORDS: Community weighted mean (CWM); decomposability; dry matter digestibility; functional trait; management regime; rangeland

INTRODUCTION

Intensive grazing in permanent grasslands, associated with other management regimes like fertilization, can alter some ecosystem functions *via* changes in functional composition and structure of plant communities (Díaz and Cabido 2001). The selection by herbivores of plants with high leaf nutrient concentrations and low concentrations in structural or chemical defence compounds (e.g. Coley 1987; Lloyd *et al.* 2010; Mason *et al.* 2011) affect ecosystem properties such as forage digestibility (Andueza *et al.* 2010; Lavorel and Grigulis 2012) and litter decomposition (Wardle *et al.* 2004; Bardgett and Wardle 2010; Lavorel and Grigulis 2012). Forage quality can be measured by the digestibility of green plant material, providing a synthetic measurement of the amount of energy available for herbivores (Bruinenberg *et al.* 2002) while litter decomposition rate can be estimated by mass loss of litter plant material during decomposition.

Trait-based approaches have been proposed to identify some key traits that affect ecosystems processes (reviewed in Díaz and Cabido 2001; Chapin *et al.* 2002; Garnier *et al.* 2016). It has been demonstrated that foliar trait values leading to high palatability or digestibility, such as high nitrogen and low structural carbohydrate concentration, affect leaves decomposition rate (Grime *et al.* 1996; Cornelissen *et al.* 1999, 2004; Pérez-Harguindeguy *et al.* 2000; Wardle *et al.* 2002). Previous experimental studies have shown a positive relationship between species palatability and decomposability. Most of them have considered plant palatability for insects (Schädler *et al.* 2003) or molluscs (Grime *et al.* 1996; Cornelissen *et al.* 1999; Schädler *et al.* 2003; Kurokawa *et al.* 2010), while only two have established direct links between digestibility for large herbivores and litter decomposability (Cornelissen *et al.* 2004; Bumb *et al. in prep* (Chapter 2)). Other studies on large herbivores have assessed the link between the rate of herbivory, an index of animal preference, and litter decomposition (Wardle *et al.* 2002; Kurokawa and Nakashizuka 2008).

Digestibility and decomposability can be considered as two degradation processes, the first one in the digestive tracts of herbivores and the second one by soil macrofauna and microbial activity. According to the “afterlife effect” hypothesis (Grime and Anderson 1986), variations in functional traits of green plants can be related to high digestibility and then induce high litter decomposability (Pérez-Harguindeguy *et al.* 2000; Cornelissen *et al.* 2004; Quested *et al.* 2007). Such effects are therefore of prime importance to understand variations in terrestrial ecosystem fluxes (Swift *et al.* 1979; Coûteaux *et al.* 1995; Chapin *et al.* 2002). Morpho-anatomical traits such as leaf dry matter content were found to be negatively related to digestibility (Al Haj Khaled *et al.* 2006; Pontes *et al.* 2007; Gardarin *et al.* 2014) and litter

decomposition or decomposability both at species and community levels (Garnier *et al.* 2004; Kazakou *et al.* 2006; Cortez *et al.* 2007). Chemical traits, such as leaf nitrogen content were positively linked to digestibility (Al Haj Khaled *et al.* 2006; Pontes *et al.* 2007; Gardarin *et al.* 2014) and litter decomposability (Garnier *et al.* 2004; Quested *et al.* 2007; Fortunel *et al.* 2009).

Scaling up from species to community level allows a better understanding and prediction of management regimes effects on community's functional composition. Additionally, links between functional structure and community digestibility and decomposability could be established (Chapin *et al.* 2000; Lavorel and Garnier 2002; Quétier *et al.* 2007). According to the "mass ratio hypothesis" proposed by Grime (1998), ecosystem properties are determined to a large extent by dominant species trait values. This hypothesis has been tested for digestibility using the classification in different types of vegetation (Duru *et al.* 2008a; Ansquer *et al.* 2009), and more recently *via* the abundance of species that composed the community (Andueza *et al.* 2010; Lavorel and Grigulis 2012; Gardarin *et al.* 2014). It has also been tested for litter decomposition, both within sites (Cortez *et al.* 2007; Quested *et al.* 2007; Quétier *et al.* 2007) and also considering a range of management regimes across different sites (Fortunel *et al.* 2009).

The objectives of this study were to:

- (i) determine the effect of management regimes on the community's structure and composition and by consequence on community's digestibility and decomposability. We hypothesized that in intensively managed regimes, communities will be composed by highly digestible species which produce easily degradable leaves decomposing fast, whereas no fertilization and no grazing would result in low digestible communities producing litter with high amounts of non-labile compounds which will decompose slowly;
- (ii) verify the 'afterlife' effect hypothesis at the community level considering for the first time the relationship between digestibility and decomposability using functional traits. We hypothesized that a positive relationship would be found between the two degradation processes at the community level across a gradient of management regimes, and that both digestibility and decomposability would be related to the same traits;
- (iii) test the mass ratio hypothesis for measured community digestibility and decomposability and their predictions based on traits measured at species level *via* calculations of community weighted means. We expected that a combination of traits including the dry matter and fibre content would adequately predict dry matter digestibility and decomposability at the community level, in agreement with the mass ratio hypothesis.

Table 1. List of species studied, with abbreviation, taxonomic group, growth form (Pérez-Harguindeguy *et al.* 2013) and location in each management regime. G+F+: fertilized and intensely grazed treatment; G+F-: non-fertilized and moderately grazed treatment; G-F-: non-fertilized and un-grazed treatment. Shaded cells correspond to species harvested in 2014.

| Species | Taxonomic group | Growth form | G+F+ | G+F- | G-F- |
|--------------------------------------|-----------------|----------------------------|------|------|------|
| <i>Anthyllis vulneraria</i> | Fabaceae | Rosette | | x | x |
| <i>Aphyllantes monspeliensis</i> | Asparagaceae | Tussock | | | x |
| <i>Brachypodium pinnatum</i> | Poaceae | Tussock | | x | |
| <i>Bromopsis erecta</i> | Poaceae | Tussock | x | x | x |
| <i>Bromus hordeaceus</i> | Poaceae | Tussock | x | | |
| <i>Bromus sterilis</i> | Poaceae | Tussock | x | | |
| <i>Capsella bursa-pastoris</i> | Brassicaceae | Rosette | x | | |
| <i>Carex humilis</i> | Cyperaceae | Tussock | | x | x |
| <i>Coronilla minima</i> | Fabaceae | Extensive and stemmed herb | | x | |
| <i>Erodium cicutarium</i> | Geraniaceae | Rosette | x | | |
| <i>Festuca christianii-bernardii</i> | Poaceae | Tussock | | x | x |
| <i>Geranium molle</i> | Geraniaceae | Extensive and stemmed herb | x | | |
| <i>Helianthemum apenninum</i> | Cistaceae | Extensive and stemmed herb | | x | |
| <i>Helianthemum canum</i> | Cistaceae | Extensive and stemmed herb | | x | |
| <i>Hippocrepis comosa</i> | Fabaceae | Extensive and stemmed herb | | | x |
| <i>Lotus corniculatus</i> | Fabaceae | Extensive and stemmed herb | x | | |
| <i>Ononis striata</i> | Fabaceae | Extensive and stemmed herb | | x | |
| <i>Pilosella officinarum</i> | Asteraceae | Rosette | x | x | |
| <i>Plantago lanceolata</i> | Plantaginaceae | Rosette | x | | |
| <i>Poa bulbosa</i> | Poaceae | Tussock | x | | |
| <i>Potentilla tabernaemontani</i> | Rosaceae | Extensive and stemmed herb | x | x | |
| <i>Poterium sanguisorba</i> | Rosaceae | Rosette | x | x | |
| <i>Stipa pennata</i> | Poaceae | Tussock | | x | x |
| <i>Trifolium repens</i> | Fabaceae | Extensive and stemmed herb | x | | |
| <i>Veronica arvensis</i> | Plantaginaceae | Extensive and stemmed herb | x | | |
| <i>Vulpia myuros</i> | Poaceae | Tussock | x | | |

MATERIAL AND METHODS

Study site, experimental design and plant species

The study was conducted in dry calcareous rangelands of southern France located on a limestone plateau (Larzac Causse) at the INRA (French National Institute for Agricultural Research) La Fage research station (43°55'N, 3°05'E, 790 m above sea level). The climate of the plateau is sub-humid with a Mediterranean influence, with cool wet winters and warm dry summers. Annual mean precipitation of 1070 mm occurs mainly during spring and autumn, and mean monthly temperatures vary from 1°C in January to 19°C in August (data from 1973-2006). Vegetation is dominated by perennial herbaceous species (*Bromopsis erecta*), along with loosely scattered shrubs and trees (*Buxus sempervirens* and *Juniperus oxycedrus*) (Bernard 1996). For the past 35 years, the station's 280 ha of rangelands have been grazed by sheep herds (Romane breed) raised outdoors year-round for meat production.

The experimental station is divided into paddocks that vary between 4.7 and 24.5 ha. We chose seven of them, which have experienced three different management regimes since 1978. The first consists of intensive grazing ("G+F+" hereafter) of 0.61 kg.kg⁻¹ (due to increased spring grazing) and fertilisation. In the G+F+ treatment, mineral nitrogen (65 kg.ha⁻¹ year) and phosphorus (40 kg.ha⁻¹ every three years) have been added since 1978. The second consists of moderate grazing ("G+F-" hereafter) of 0.20 kg.kg⁻¹ (proportion of total annual biomass produced that is removed by grazing) and no fertilisation. The third consists of abandonment, without grazing and fertilization since 1987 ("G-F-" hereafter). Three plots per paddock in G+F+ and G+F- treatment and six plots in the only paddock representing the G-F- treatment, which covered 200-500 m², were chosen for the present study and considered as replicates (nine G+F+ plots, nine G+F- plots and six G-F- plots).

Based on botanical surveys of the paddocks (Bernard-Verdier *et al.* 2012; Barkaoui *et al.* 2013; Chollet *et al.* 2014), we selected 26 species among the most abundant ones (Table 1), representing a large range of botanical families, growth forms and trait values. 16 species were sampled at the peak of biomass in 2013, and 10 species were sampled in 2014.

Species abundance and sampling of green and litter biomass

During spring 2014, the abundance of species was estimated using the point quadrat method at the peak of biomass (end of May for the G+F+ treatment, early June for the G+F-

and mid-June for the G-F-). 24 botanical relevés of 0.75 m² were achieved, with 81 points per quadrat, in order to determine the species representing 80% of the biomass of each quadrat. Then, green plant material contained in each quadrat was sampled. The litter was excluded from the sample in order to have retained only green plant parts. The 24 samples were dried in the oven during 72 h at 60°C.

In spring 2013 and 2014, individuals of the 26 species were harvested at the time of peak vegetation biomass (end-of-May for G+F+ and mid-June for G+F- and G-F-), according to their distribution in the plots of each treatment. Between 30 and 150 healthy individuals per species in each plot were sampled and placed into plastic bags with moist tissues (with deionised water) and kept in a cooling-box until return to the laboratory. Each sample was then sorted into leaves (lamina and sheath), stems and reproductive parts (flowers and fruits), and dried at 60°C for 72 h. Samples were ground using a ZM100 centrifugal mill through a 1 mm screen.

In August 2014, at the season of maximum senescence for the community, vegetation present in 0.75 m² quadrat was collected. Quadrats were positioned close to the places where botanical relevés were conducted. Vegetation was then sorted in order to keep only the litter of the whole community present at that time (mixing litter of leaves, stems and reproductive parts) and dried in an oven during 72 h at 60°C.

Measurements of dry matter digestibility at community and organ level

Dry matter digestibility was determined (1) at the community level using the green vegetation sampled in the quadrats, and (2) at the species level on each of the 26 species collected either in 2013 or 2014, separately on leaves, stems, and reproductive parts. Dried and ground samples of green plants were analysed using near-infrared reflectance spectroscopy (NIRS) in ring cells equipped with quartz glass. Reflectance spectra were collected from duplicate samples using a FOSS Nirsystem 6500 spectrometer (FOSS Nirsystems, Silver Spring, MD, USA) operating at 400-2500 nm. Calibrations previously available were updated and adapted to our samples with reference analyses of 24 samples representative of our dataset. Calibration was performed using modified partial least square regression using the WINISI software (Infrasoft International, Port Matilda, PA, USA) (for more details see Bumb *et al. accepted*). DMD (g.kg⁻¹) was estimated *via* measurements of *in vitro* DMD by the pepsin-cellulase method of Aufrère *et al.* (2007) for the calibration.

Traits of green and litter organs: sampling and measurements

Measurements on green leaves, stems and reproductive parts were conducted on at least 12 individuals per species in each plot during spring 2013 or 2014, according to species considered, on the youngest fully expanded, well-lit leaves at their peak period of growth. After harvesting they were immediately placed in a test tube filled with water and placed in a cool box. The tubes were then stored at 4°C for at least 6 h to insure full rehydration of the samples (cf. Garnier *et al.* 2001). After rehydration, plant parts were sorted as follows: the youngest mature leaf was cut at the level of petiole insertion for dicotyledons and at the ligule level for monocotyledons; the sheath was associated with lamina for Poaceae; the entire stem of one individual was considered (or sometimes a portion); the reproductive parts comprised the flowers or seeds, depending on plant developmental stage.

Green leaf, stem and reproductive part dry matter content was assessed for each of these organs. Each organ was gently blotted dry before weighing to obtain its water-saturated fresh mass. It was then dried for 72 h at 60°C and weighed to measure dry mass. DMC was calculated as the ratio between the water-saturated fresh mass of the organ and its dry mass.

Nitrogen content (NC) and fibre content (Neutral Detergent Fibre, NDF %) of leaves, stems and reproductive parts from green material were measured using NIRS method. Calibrations were based on the Kjeldhal analysis for NC and Van Soest sequential detergent method with an amyolytic and protease pre-treatment (Van Soest *et al.* 1991) for NDF.

Litter decomposability measurements

The litter collected in each quadrat was divided into four sub-samples (i.e. four litterbags per plot) treated as replicates. During autumn 2014, the litter of each community was incubated in microcosms in the laboratory, under controlled temperature and humidity conditions. Microcosms, as simplified analogues of natural ecosystems, allow the study of litter decomposition by controlling temperature and humidity, with similar soil conditions and decomposer populations, while maintaining a sufficiently natural situation so that results of laboratory tests may be extrapolated to the field situation with confidence (Taylor and Parkinson 1988). The microcosm type used for this experiment was described by Taylor and Parkinson (1988). Each microcosm chamber, 15 cm high, was made of a 15 cm diameter polyvinylchloride pipe, fitted with a lid and a sealed bottom. The lid could be opened to allow gas exchange and the plug at the bottom could be removed to drain excess water. A grid,

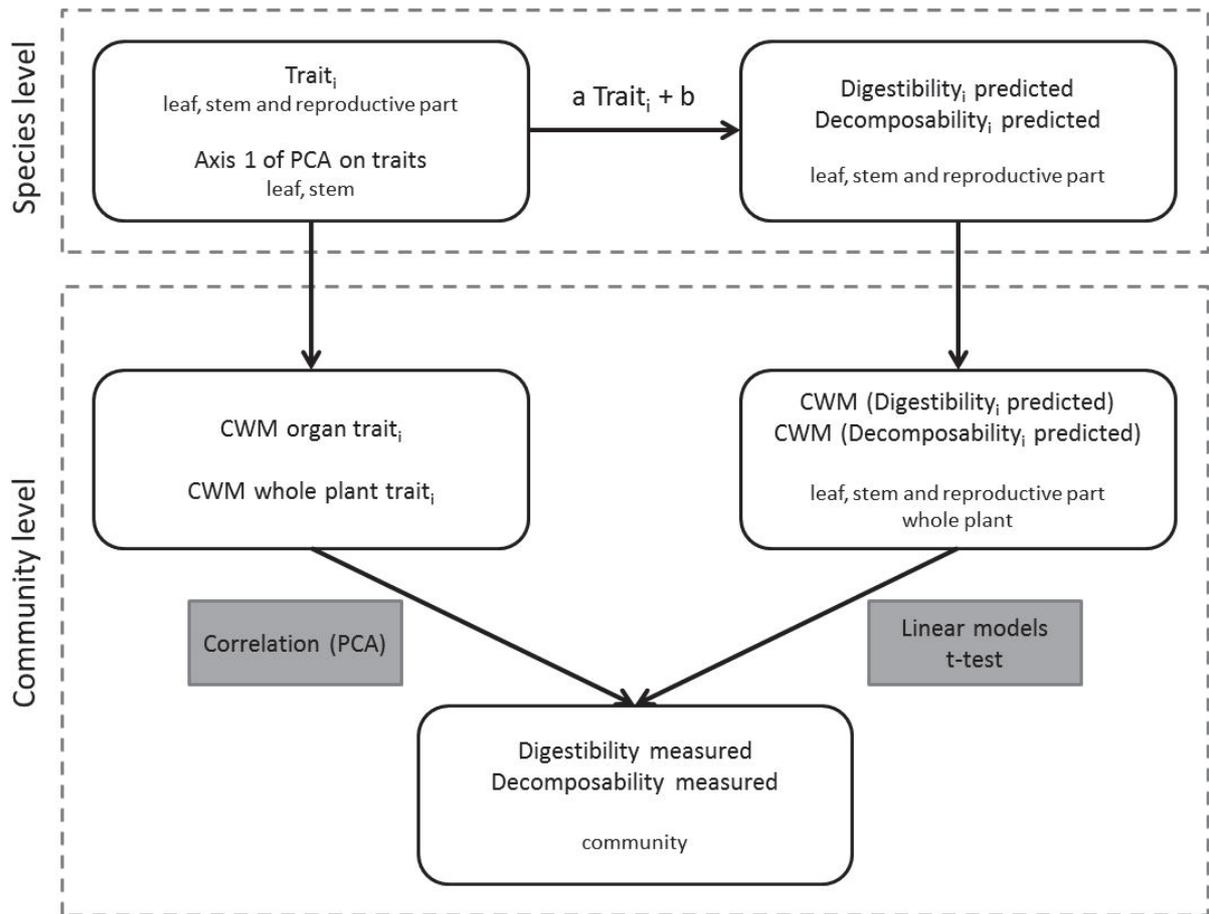


Figure 1. Scaling-up from species to community level in order to predict the dry matter digestibility and decomposability by functional traits. Traits measured at species level were used in two ways: (i) to calculate community weighted means (CWM) of traits and correlate them to digestibility and decomposability measured at the community level; (ii) to predict digestibility and decomposability of species (from equation coefficients of the relationship established in Bumb *et al. in prep* (Chapter 2) in order to predict them at the community level, and then the prediction with the measurements.

2 cm above the bottom, divided the chamber into two unequal parts: a usable space of 1.5 L capacity and a drainage compartment of 300 mL. One kilogram of soil, of known water-holding capacity, was placed on the grid. The soil was a 3:1 mixture of mineral soil and surface organic horizon taken from CEFE at Montpellier. The four subsamples of each litter community (between 0.40 and 2.10 g ± 0.01 g) per management regime were sealed in a nylon litter bag of 1 mm mesh (Northern Mesh, Oldham, UK). Each litter sample was weighed in order to have the exact initial mass. The soil was subsequently moistened up to 80% of field capacity. The microcosms were kept in the dark at an average temperature of 24°C throughout the experiment and watered once a week to maintain constant soil moisture during the eight weeks of incubation. After eight weeks, the litter bags were taken out of the microcosms. Soil particles were carefully removed from the litter bags and the litter samples were weighed after drying for 48 h at 60°C to determine the percentage of litter mass loss.

Calculation of the trait and digestibility community weighted means

We used the community weighted means (CWM) to calculate the mean of trait values $trait_i$, of the s species in each community, where the species i , weighted by its relative abundance (Garnier *et al.* 2004) (Fig. 1):

$$CWM_{organ\ trait_i} = \sum_{i=1}^s p_i \times trait_i$$

The 26 species studied contributed to 66.5 to 98.1% of each quadrat biomass and were used for the calculation. The trait value averaged per management regime (measured during sampling 2013 or 2014) was weighted by the relative abundance of species in the quadrat. CWM was calculated at organ level, but also at whole plant level (Fig. 1) using the organ proportion of leaves a , stems b and reproductive parts c averaged per management regime following this equation:

$$CWM_{whole\ plant\ trait_i} = \sum_{i=1}^s ((a_i \times trait_i) + (b_i \times trait_i) + (c_i \times trait_i)) \times p_i$$

In order to predict the dry matter digestibility and decomposability of the 26 species studied, we used the equation coefficients of the relationships between dry matter digestibility or decomposability with DMC, NDF, N or axis 1 of PCA combining leaves and stems from the 16 species studied in Bumb *et al. in prep* (Chapter 2) (Table 2). Predictions of dry matter digestibility and decomposability of the 26 species based on DMC, NDF and N were effected at the whole plant and organ level (leaves, stems and reproductive parts)

Table 2. Coefficients of prediction equations at the species level, based on the relationship between the dry matter digestibility or decomposability with the DMC, NDF and NC of leaves and stems (cf. Bumb *et al. in prep*; Chapter 2). These equations are used to predict the dry matter digestibility and decomposability of whole plant, leaves, stems and reproductive parts; and with the axis 1 of the PCA on green leaf or green stem traits (cf. Bumb *et al. in prep*; Chapter 2) used to predict the dry matter digestibility or decomposability of leaves or stems respectively. The coefficients of the linear relationships correspond to the intercept for *a* and to the slope for *b*, associated with the R^2 adjusted of each model.

| Trait | Organ | Dry matter digestibility | | | Decomposability | | |
|-------|------------------|--------------------------|------|-------------------------|-----------------|------|-------------------------|
| | | a | b | R ² adjusted | a | b | R ² adjusted |
| DMC | leaves and stems | -1.38 | 992 | 0.53*** | -0.06 | 41.7 | 0.25*** |
| NDF | leaves and stems | -8.50 | 1020 | 0.87*** | -0.38 | 44.9 | 0.51*** |
| NC | leaves and stems | 15.6 | 335 | 0.47*** | 0.62 | 15.7 | 0.20** |
| PCA | leaves | -77.6 | 690 | 0.85*** | -4.43 | 28.5 | 0.64*** |
| | stems | -74.1 | 584 | 0.76*** | -2.97 | 26.3 | 0.29* |

(Fig. 1). When predictions were based on the axis 1 of PCA, only the leaves and stems were considered (cf. Bumb *et al. in prep*; Chapter 2) (Fig. 1).

We calculated the community weighted means (CWM) of dry matter digestibility values $digestibility_i$, or decomposability values $decomposability_i$ of the s species in each community, where the species i , weighted by its relative abundance as followed:

$$CWM_{digestibility\ predicted} = \sum_{i=1}^s p_i \times digestibility\ predicted_i$$

$$CWM_{decomposability\ predicted} = \sum_{i=1}^s p_i \times decomposability\ predicted_i$$

The dry matter digestibility or decomposability values predicted from traits at organ and whole plant level or PCA at organ level were weighted by the relative abundance of species in each quadrat biomass.

Data analysis

Statistical analyses were performed with R software (R Development Core Team 2010). Anova was used to test the influence of management regime on dry matter digestibility, decomposability, green functional traits (CWM of DMC, NDF, N, stem proportion), grass proportion and species number at the community level. The normality of the distribution of residues was verified for each model. When management regime effect was detected, Tukey tests were used to discriminate them.

Principal Component Analyses (PCA) were performed using the 'lme4' package to determine the relationships between dry matter digestibility, decomposability and functional traits (CWM DMC, NDF, N) across communities (Fig. 1). The projection of the points on axis 1 was recovered to test differences between growth forms using one-way Anova, followed by a Tukey test.

Linear models were performed to relate the dry matter digestibility and decomposability measured at the community level to their CWM predicted *via* the functional traits (DMC and NDF) (Fig. 1). Models were tested considering CWM of dry matter digestibility and decomposability at the whole plant level, and also considering each organ. The R^2 of each final model were compared in order to discriminate which level of the plant can be used to explain the maximum of variance. Differences between the measurement and the prediction among communities were tested using paired t-tests (Fig. 1).

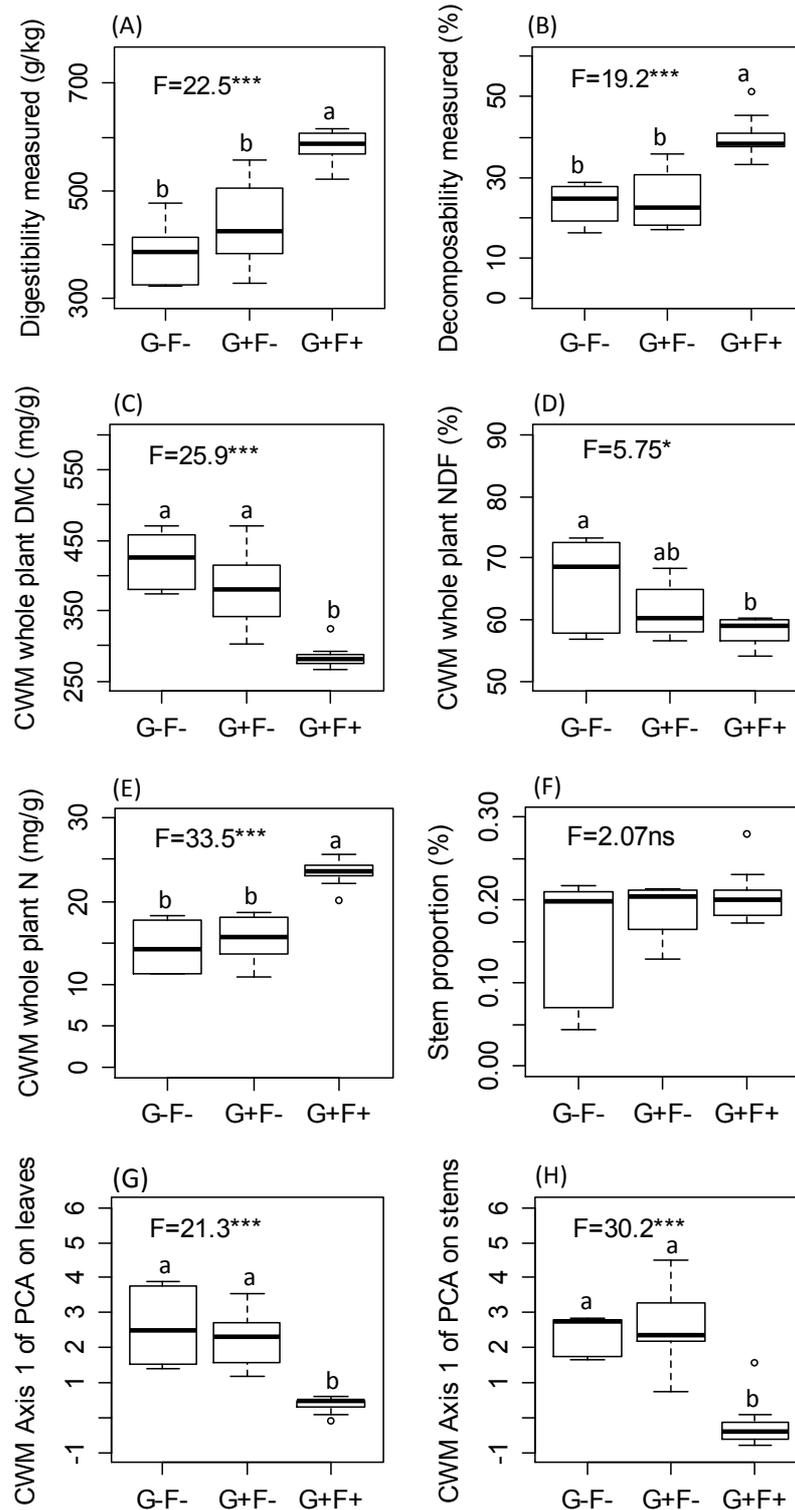


Figure 2. Effect of management regime on the (A) dry matter digestibility measured at the community level (%), (B) litter mass loss measured at the community level (%), (C) CWM dry matter content whole plant ($\text{mg}\cdot\text{g}^{-1}$), (D) CWM fibre content whole plant (%), (E) CWM nitrogen content whole plant ($\text{mg}\cdot\text{g}^{-1}$), (F) stem proportion (%), (G) CWM axis 1 of PCA on leaves (see Bumb *et al. in prep*; Chapter 2), (H) CWM axis 1 of PCA on stems (see Bumb *et al. in prep*; Chapter 2). F corresponds to Anova test and letters to Tukey test.

Notes: ns, not significant; *P < 0.05; **P < 0.01; ***P < 0.001

Spearman correlations were calculated to test relationships between dry matter digestibility and decomposability measured at the community level.

RESULTS

Community digestibility, decomposition and trait responses to management effects

Communities in the G+F+ treatment were dominated by grass species (89.2%), and especially by *Bromopsis erecta* representing a proportion of 69.9% (Appendix 1). The dominance by grasses was less pronounced in the G+F- (61.9%) and G-F- treatment (65.5%), where *B. erecta* co-dominated (23.9% and 36.5% respectively) with *Festuca christiani-bernardii* (32.6% and 24.2% respectively) (Appendix 1). The grass species were more abundant in the G+F+ treatment than in the G+F- treatment, where G-F- treatment presented intermediate grass proportion ($F=5.57^*$) while no difference was found concerning monocotyledonous ($F=2.57^{ns}$), dicotyledonous ($F=2.57^{ns}$) and leguminous species ($F=0.67^{ns}$). We found slight, but non-significant differences ($F=2.01^{ns}$) in species richness among treatments: $13.8 \pm$, $12.6 \pm$ and $10.2 \pm$ species in the G+F+, G+F- and G-F- treatments, respectively. No significant differences in growth form proportions were found among treatments: the three communities presented the same proportion in tussocks ($80.2\% \pm$, $67.2\% \pm$ and $78.2\% \pm$ in the G+F+, G+F- and G-F- treatments, respectively; $F=2.57^{ns}$), rosettes ($3.54\% \pm$, $5.21\% \pm$ and $3.55\% \pm$ in the G+F+, G+F- and G-F- treatments, respectively; $F=0.43^{ns}$) and extensive and stemmed-herbs ($16.3\% \pm$, $27.6\% \pm$ and $18.3\% \pm$ in the G+F+, G+F- and G-F- treatments, respectively; $F=1.38^{ns}$).

Our data showed a large variation in dry matter digestibility (322-615 mg.g⁻¹) and decomposability (16.2-45.5%) across the studied 24 communities (Fig. 2). This variation is associated to changes in species composition across the different management regimes (Appendix 1). Management practices influenced both dry the matter digestibility (Fig. 2A) and decomposability (Fig. 2B) measured at the community level: communities in the G+F+ treatment presented higher dry matter digestibility and decomposability than in the G+F- and G-F- treatments, in which these were not significantly different.

Management regime influenced also the functional structure of the communities: CWM dry matter content was lower while CWM nitrogen content was higher in the G+F+ treatment than in the G+F- or G-F- treatments, calculated both at the whole plant (Fig. 2C, E) and organ levels (data not shown). CWM NDF at whole plant level varied across management regimes: communities in the G+F- treatment presented lower NDF values than

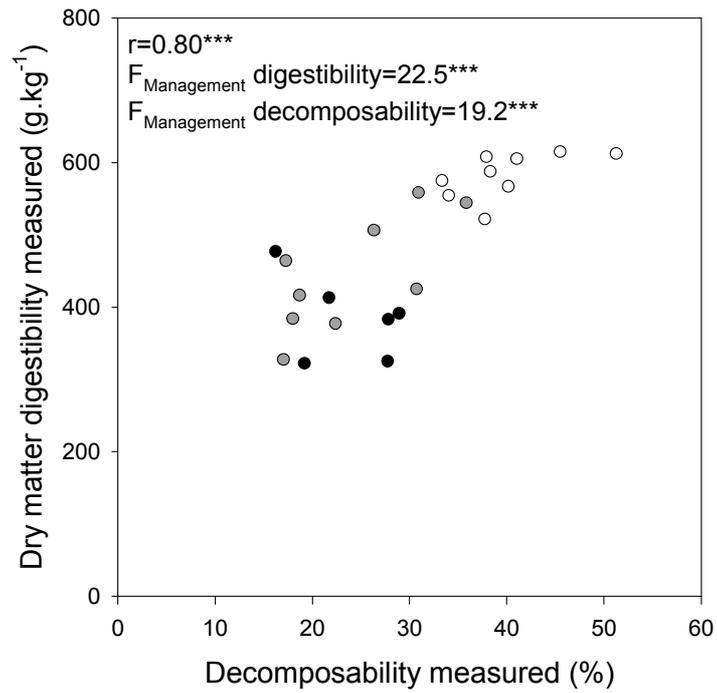


Figure 3. Relationship between dry matter digestibility and litter decomposability measured at community level. Colors represent management regime: open symbols for the G+F+, shaded symbols for the G+F- and closed symbols for the G-F- treatment. The r value is Spearman correlation coefficients. The F statistics correspond to the effect of management regimes on the dry matter digestibility and decomposability.

Notes: ***P < 0.001

those in the G+F+ and G-F- treatments (Fig. 2D). The CWM stem proportion was equivalent between the communities from the three management regimes (Fig. 2F). In general, communities in the G+F+ treatment were characterized by species presenting higher DMC and NDF and lower NC (low CWM Axis 1 of PCA for leaves and stems; cf. Bumb *et al. in prep*; Chapter 2) while communities in the G+F- and G-F- treatments presenting species with opposite traits (Fig. 2G, H).

Links between the dry matter digestibility and decomposability with functional traits

A strong positive correlation was found between dry matter digestibility and decomposability measured at the community level across a gradient of management practices (Fig. 3). Axis 1 of PCA from community level accounted for 83.3% of the variation and was determined by digestibility, decomposability and all the functional traits (Fig. 4). Dry matter digestibility, decomposability and NC were negatively related to axis 1 while NDF and DMC were positively related (Fig. 4). Dry matter digestibility and decomposability were negatively correlated (Fig. 3 and 4) and related to similar functional traits (Fig. 5): a negative correlation with the DMC and NDF and a positive correlation with NC (Appendix 2). Loading of communities on axis 1 varied significantly among management regimes ($F=28.3^{***}$; Fig. 3): high digestibility and decomposability of communities in the G+F+ treatment were associated with high NC and low NDF and DMC.

Relationships between measured and predicted values of dry matter digestibility and decomposability based on species relationships

The comparison of the R^2 from linear models revealed that dry matter digestibility measured at community level was strongly related ($R^2 \geq 0.84$) to the CWM digestibility predicted from DMC of whole plant (Table 3) and leaves (Fig. 5A and Table 3), from NC of whole plant (Table 3) and leaves (Fig. 5E and Table 3) and from the CWM from the axis 1 of PCA on leaves measured at the species level (cf. Bumb *et al. in prep*; Chapter 2) (Fig. 5G and Table 3). Decomposability measured at the community level was highly related ($R^2 \geq 0.51$) to CWM decomposability predicted from DMC of whole plant (Table 3), leaves (Fig. 5B and Table 3) and stems (Table 3), from NC of whole plant (Table 3) and leaves (Fig. 5F and Table 3) and from the CWM from the axis 1 of PCA on leaves (Table 3 and Fig. 5H) and stems (Table 3) measured at the species level (cf. Bumb *et al. in prep*; Chapter 2). The whole plant and organ NDF presented the lowest predictions of the both ecosystem properties, in particular for decomposability (Table 3). Predictions of dry matter digestibility based on CWM were higher than those of decomposability (Table 3).

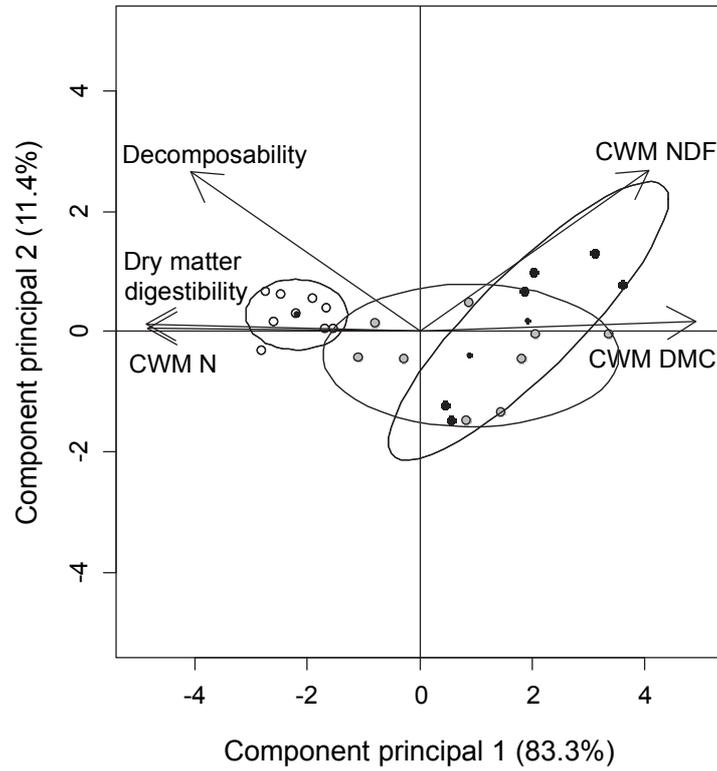


Figure 4. Principal component analysis conducted on community-level data, between dry matter digestibility, decomposability and functional traits (CWM of NDF, DMC and N). Ellipses were drawn at a 0.70 confidence level around the points for each management regime. Colours represent management regimes: open symbols for the G+F+, shaded symbols for the G+F- and full symbols for the G-F- treatment.

Our results showed a deviation between the measured and the predicted dry matter digestibility and decomposability (significant t-test) (Table 3): predicted digestibility presented higher values than measured, in particular for the G+F- and G-F- treatments (Fig. 5C, E, G). Predicted decomposability was lower than measured, in particular for the G+F+ treatment (Fig. 5B, D, H). However, no significant differences were found between measured digestibility and predicted by CWM leaf DMC (Fig. 5A) as well as between measured decomposability and predicted by leaf NC (Fig. 5F).

DISCUSSION

Effect of management practices on the digestibility and decomposability

In agreement with our hypothesis, communities in the G+F+ treatment presented higher dry matter digestibility and decomposability than those in the G+F- and G-F- treatments. Management practices effects could be explained by communities' specific composition but also by communities' functional composition. Species number did not differ between management regimes, but the G+F+ treatment, dominated by *B. erecta*, presented a higher amount of grasses than the other communities, whereas the G+F- and G-F- treatments were co-dominated by *B. erecta* and *F. christiani-bernardii*. This last species had lower dry matter digestibility (means of 428 g.kg⁻¹ in the G+F- and 391 g.kg⁻¹ in the G-F- treatment, data not shown) than those of *B. erecta* (see Bumb *et al. accepted*), and would participate to communities dry matter digestibility reduction in the G+F- and G-F- treatment. In addition, the intraspecific variability of *B. erecta* digestibility could explain this difference between the three management regimes: dry matter digestibility in the G+F+ treatment was significantly higher than those in the G+F- and G-F- treatment (mean of 591 g.kg⁻¹ in the G+F+, 492 g.kg⁻¹ in the G+F- and 469 g.kg⁻¹). *B. erecta* dominance in the three treatments could induce higher dry matter digestibility and by consequence higher decomposability in the G+F+ treatment than in other management practices. In addition, no difference in stem proportion was found while we expected an effect of organ proportion on dry matter digestibility and decomposability variations between communities. More precisely, we expected that the G+F+ treatment would present low stem proportion, an organ less digestible than leaves for grass species (Bidlack *et al.* 1999; Arzani *et al.* 2004; Karn *et al.* 2006; Duru *et al.* 2008b; Beecher *et al.* 2013), and thus high dry matter digestibility and decomposability at the community level.

Differences between dry matter digestibility and decomposability can be related to the community functional composition changes under contrasted management regimes. The

Table 3. Relationships between the dry matter digestibility or decomposability measured at the community level and their estimations for whole plant, leaves, stems and reproductive parts based on the dry matter content (DMC), fibre content (NDF), nitrogen content (NC) and the axis 1 of the PCA at the species level. R^2 provide from linear model. t correspond to the value of Student t-test for paired samples.

| | | Digestibility | | Decomposability | |
|-----------------------------------|----------------------------|---------------|----------|-----------------|---------|
| | | measured | | measured | |
| | | R^2 | t | R^2 | t |
| Property predicted via the DMC | CWM whole plant | 0.88*** | -2.54* | 0.54*** | 5.53*** |
| | CWM for leaves | 0.89*** | ns | 0.55*** | 5.70*** |
| | CWM for stems | 0.73*** | -5.64*** | 0.53*** | 4.39*** |
| | CWM for reproductive parts | 0.82*** | ns | 0.47*** | 6.64*** |
| Property predicted via the NDF | CWM whole plant | 0.56*** | ns | 0.15* | 4.59*** |
| | CWM for leaves | 0.49*** | -2.46* | 0.11 | 4.05*** |
| | CWM for stems | 0.58*** | 2.79* | 0.24* | 6.12*** |
| | CWM for reproductive parts | 0.36** | ns | 0.01 | 4.92*** |
| Property predicted via the NC | CWM whole plant | 0.84*** | -15.3*** | 0.55*** | 1.85 |
| | CWM for leaves | 0.86*** | -20.5*** | 0.53*** | ns |
| | CWM for stems | 0.62*** | -4.31*** | 0.34** | 3.60** |
| | CWM for reproductive parts | 0.77*** | -15.9*** | 0.41*** | ns |
| Property predicted via the PCA | CWM for leaves | 0.86*** | -10.9*** | 0.51*** | 6.10*** |
| | CWM for stems | 0.70*** | ns | 0.52*** | 5.59*** |

strength of the relationships with traits validates the importance of functional composition rather than species composition to explain the dry matter digestibility and decomposability variation under different management practices. This pattern was shown previously concerning other ecosystem properties such as primary productivity, litter accumulation or decomposition (reviewed in Garnier *et al.* 2016). By consequence, management regimes influenced communities dry matter digestibility and decomposability as previously shown for digestibility (Ansquer *et al.* 2009; Andueza *et al.* 2010; Gardarin *et al.* 2014) and decomposability (Cortez *et al.* 2007; Fortunel *et al.* 2009; Bakker *et al.* 2011). Fertilisation combined with more intense grazing in the G+F+ treatment induced high dry matter digestibility due to an increase in nitrogen content (Pontes *et al.* 2007; Carrère *et al.* 2010) and a decrease in fibre content (Duru and Ducrocq 2002; Carrère *et al.* 2010; Bumb *et al. accepted*) and DMC (Pontes *et al.* 2007). In a previous study, comparing multiple communities over a wide range of climates and management regimes, Gardarin *et al.* (2014) found that high levels of disturbance and low nutrient limitation were associated with communities with low leaf DMC and high leaf NC values, responsible for communities with high digestibility. Community digestibility responded both to fertilization and defoliation (Ansquer *et al.* 2009). Our results are in agreement with previous studies showing that communities under intensive management regimes presented lower decomposability and by consequence lower DMC while the contrary was found for less intensively and frequently managed communities (Fortunel *et al.* 2009). This result was also found when communities differing in the age since abandonment were studied (Cortez *et al.* 2007; Quested *et al.* 2007) where DMC of leaves increased whereas NC decreased across succession. However, communities dry matter digestibility and decomposability in the G+F- and G-F- treatments did not differ even if we hypothesized that G+F- treatment would be intermediate. This pattern can be explained by the similar nutrient availability of the G+F- and G-F- treatments while the G+F+ treatment presented higher nutrient availability (see Bumb *et al. accepted* for more details on the nitrogen and phosphorous nutrient index).

The mass ratio hypothesis to predict the dry matter digestibility and decomposability at the community level

In this study, we verified the 'afterlife effect' hypothesis of the relationship between dry matter digestibility and decomposability at the community level. To our knowledge, only White *et al.* (2004) had shown this positive relationship, integrating also the relationship between decomposability and vegetation diversity. This result was in agreement with previous studies testing the relationship between palatability and decomposability at species level (Grime *et al.* 1996; Cornelissen *et al.* 1999; Schädler *et al.* 2003; Kurokawa *et al.* 2010)

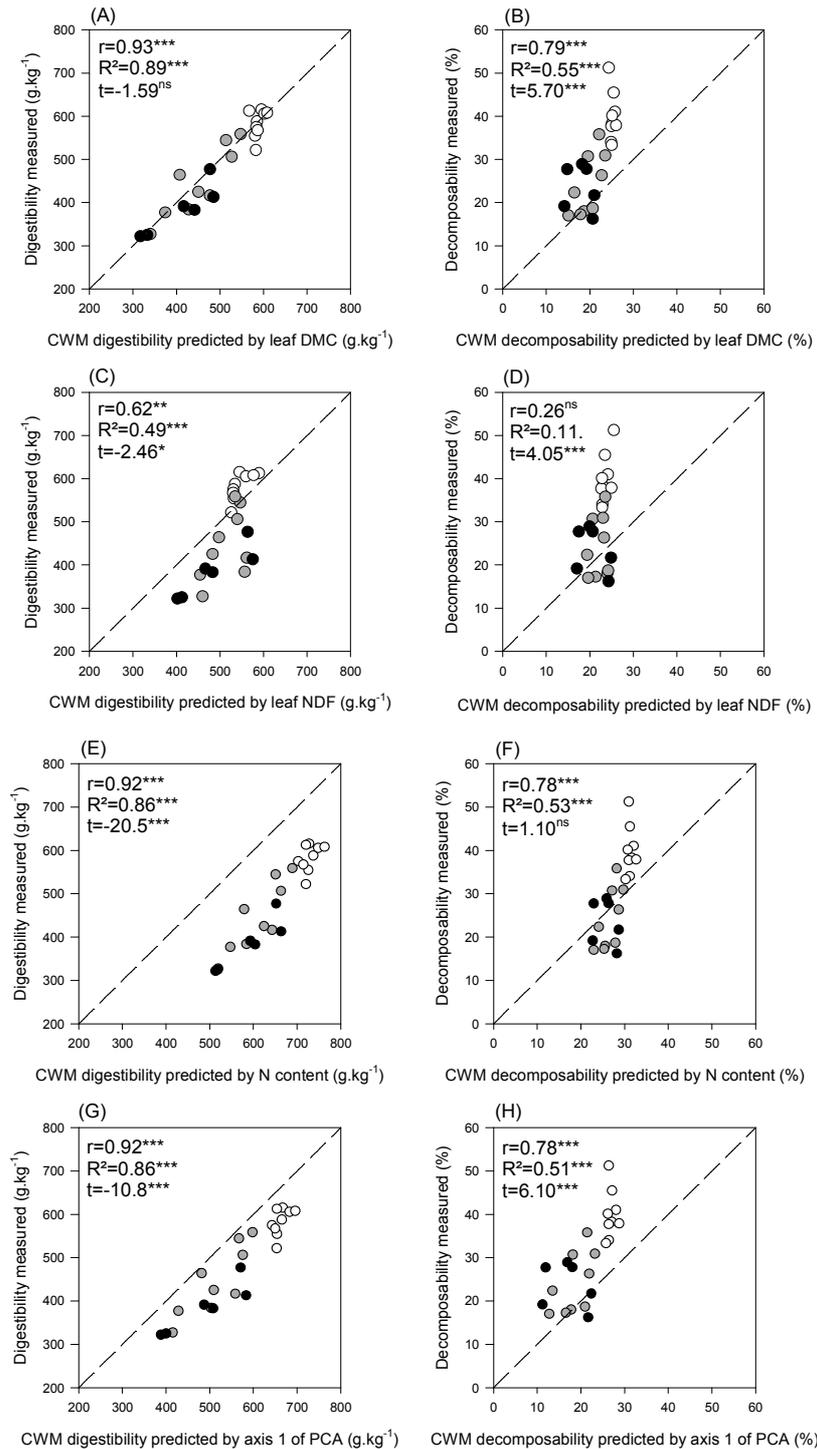


Figure 5. Relationship between the dry matter digestibility and decomposability measured at the community level and their predictions using CWM based on (A, B) leaf DMC, (C, D) leaf fibre content, (E, F) leaf nitrogen content and (G, H) the axis 1 of PCA on green leaves. The r value is Spearman correlation coefficients. R^2 gives the adjusted coefficient of determination of the model (measurement ~ prediction). The t value corresponds to the paired t-test.

Notes: ns, not significant; * $P < 0.05$; ** $P < 0.01$; *** $P < 0.001$

and only one study related digestibility and decomposability at the species level (Cornelissen *et al.* 2004). According to Hobbie (1992), environments poor in nutrients are dominated by species with low dry matter digestibility contributing to low decomposability of these communities. Thus, resource availability in interaction with management regimes determined the functional composition of the community, characterized by a range of plant traits values, related to conservative or exploitative plant strategies (Robson *et al.* 2007). The “theory of growth rate” predicts that species adapted to environments rich in resources would have low growth rate and high investment in defenses, thus low impacted by herbivores (Coley *et al.* 1985) and low digestibility.

Prediction of the community dry matter digestibility and decomposability from species trait

To our knowledge, this is the first study testing the ability of traits to predict the dry matter digestibility and decomposability, not only considering correlation between trait and ecosystem property. The role of each trait or combination of traits was tested in order to verify their potential in the prediction for dry matter digestibility and decomposability. We found that community measured dry matter digestibility and decomposability were related to their predictions from CWM based on traits. The potential to predict was higher for the CWM digestibility and decomposability based on whole plant and leaves DMC and NC while NDF presented the lowest potential to predict these properties. These relationships were in agreement with previous results on green leaves linking directly digestibility with CWM DMC (Andueza *et al.* 2010; Gardarin *et al.* 2014), CWM NC (Lavorel and Grigulis 2012) or between decomposability with CWM DMC (Garnier *et al.* 2004; Quested *et al.* 2007; Fortunel *et al.* 2009), CWM NC (Garnier *et al.* 2004). CWM from whole plant and leaves provided better prediction of community dry matter digestibility and decomposability than stem and reproductive parts. Bumb *et al.* (*in prep*; Chapter 3) found similar result when dry matter digestibility measured at the community level was related to CWM digestibility at whole plant and organ level, due to improvement of prediction by integration of organ proportion in the CWM calculation.

However, divergences between measurements and predictions of dry matter digestibility and decomposability were observed. This can be due to the initial equation of predictions presenting low R^2 adjusted (between 0.20 and 0.87 according to traits), and responsible in partial explanation of the variance of each ecosystem property. The estimation of dry matter digestibility and decomposability at species level was sometimes noisy and

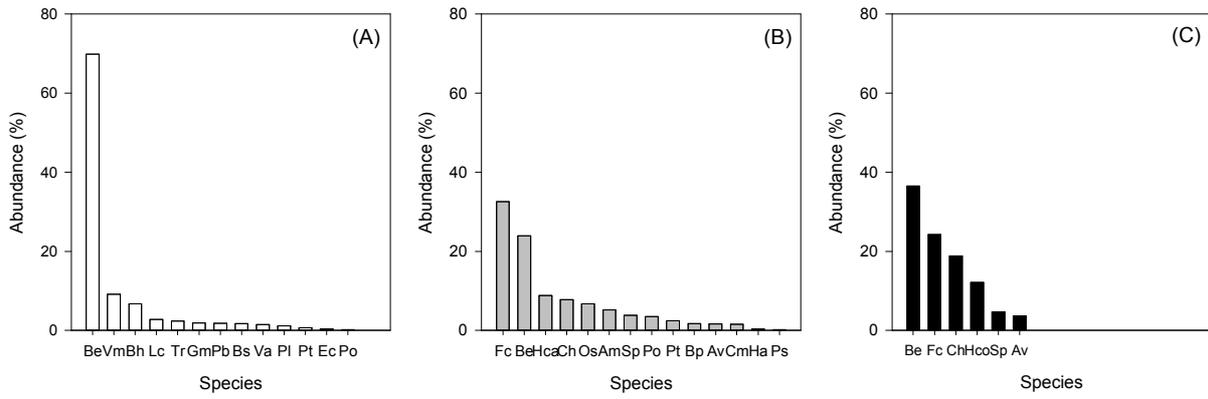
could induce error in the CWM calculation. (See chapter 3A for more explanation concerning the digestibility overestimated).

Relationships between measurement and prediction were less significant for decomposability than dry matter digestibility. Furthermore, the prediction of species decomposability was performed using equation from traits measured on green plant material. Despite the 'afterlife' effect, we can suppose that predictions from traits measured on litter plant material would provide better links between measured and predicted decomposability, as tested previously for litter nitrogen content at species (Cornelissen *et al.* 1999; Garnier *et al.* 2004; Cornwell *et al.* 2008) and community level (Vaieretti *et al.* 2013). But we were not able to verify this hypothesis because of the lack of NDF and N measurements on litter for the 10 additional species contributing to an important part of community biomass. Another possible explanation of the gaps between measured and predicted decomposability was linked to non-additive effects between species. The higher decomposability observed at the community level was found in previous studies conducted in grasslands (Bardgett and Shine 1999; Hector *et al.* 2000). Gartner and Cardon (2004) showed that the decomposition of a mixture of species was higher than expected from species alone, due to synergic interactions in the mixture. Furthermore, the species abundance in the CWM calculation of decomposability was based on botanical relevés from quadrat used to sample green vegetation for dry matter digestibility measurements. Quadrats for litter sampling being placed next to location of quadrat for green vegetation in order to avoid the plant re-growth, the litter sampled did not corresponding exactly to the composition of green vegetation. In addition, botanical relevés were conducted in May while litter was sampled in August. Species composition and organ proportion would vary across season, inducing a bias in the CWM calculation of decomposability. It would be better to conduct another botanical relevés corresponding to the litter vegetation sampled and decomposed.

CONCLUSION

Management regime affected dry matter digestibility and decomposability measured at the community level. According to our hypothesis, intensively managed treatment induced changes in the functional composition of communities: we found highly digestible species producing leaves and stems more decomposable than those found in the abandonment treatment resulting in communities with low digestible plants producing litter with high amounts of non-labile compounds which will decompose slowly. The 'afterlife' effect hypothesis was verified at the community level considering the relationship between

Appendix 1. Relative contribution of species in the (A) G+F+, (B) G+F- and (C) G-F- treatments. See Table 1 for the species correspondence.



digestibility and decomposability. These two ecosystem properties were positively correlated across a gradient of management regime, and were related to the same functional traits: DMC, NDF and NC. Among those traits, the dry matter content averaged at the community level (CWM) was found as a good predictor each of them and as a consequence of this relationship.

SUPPORTING INFORMATION

Appendix 1. Relative contribution of species in the G+F+, G+F- and G-F- treatment.

REFERENCES

- Al Haj Khaled R, Duru M, Decruyenaere V, Jouany C, Cruz P. 2006. Using leaf traits to rank native grasses according to their nutritive value. *Rangeland Ecological Management* 59:648–654.
- Andueza D, Cruz P, Farruggia A, Baumont R, Picard F, Michalet-Doreau B. 2010. Nutritive value of two meadows and relationships with some vegetation traits. *Grass and Forage Science* 65:325–334.
- Ansquer P, Duru M, Theau JP, Cruz P. 2009. Functional traits as indicators of fodder provision over a short time scale in species-rich grasslands. *Annals of Botany* 103:117–126.
- Arzani H, Zohdi M, Fish E, Zahedi Amiri GH, Nikkhah A, Wester D. 2004. Phenological effects on forage quality of five grass species. *Journal of Range Management* 57:624–629.
- Aufrère J, Baumont R, Delaby L, Peccatte JR, Andrieu J, Andrieu JP, Dulphy JP. 2007. Prédiction de la digestibilité des fourrages par la méthode pepsine-cellulase. Le point sur les équations proposées. *INRA Productions Animales* 20:129–136.
- Bakker MA, Carreño-Rocabado G, Poorter L. 2011. Leaf economics traits predict litter decomposition of tropical plants and differ among land use types. *Functional Ecology* 25:473–483.
- Bardgett RD, Shine A. 1999. Linkages between plant litter diversity, soil microbial biomass and ecosystem function in temperate grasslands. *Soil Biology and Biochemistry* 31:317–321.
- Bardgett RD, Wardle DA. 2010. *Aboveground – belowground linkages. Biotic interactions, ecosystem processes, and global change*. Oxford: Oxford University Press.
- Barkaoui K, Bernard-Verdier M, Navas ML. 2013. Questioning the reliability of the point intercept method for assessing community functional structure in low-productive and highly diverse mediterranean grasslands. *Folia Geobotanica* 48:393–414.
- Beecher M, Hennessy D, Boland TM, McEvoy M, O'Donovan M, Lewis E. 2013. The variation in morphology of perennial ryegrass cultivars throughout the grazing season and effects on organic matter digestibility. *Grass and Forage Science* 70:19–29.

- Bernard C. 1996. *Flore des Causses hautes terres, gorges, vallées et vallons (Aveyron, Lozère, Hérault et Gard)*. Saint-Sulpice-de-Royan: Société Botanique du Centre-Ouest n°14.
- Bernard-Verdier M, Navas ML, Vellend M, Violle C, Fayolle A, Garnier E. 2012. Community assembly along a soil depth gradient: contrasting patterns of plant trait convergence and divergence in a Mediterranean rangeland. *Journal of Ecology* 100:1422–1433.
- Bidlack JE, Vaughan JE, Dewald CL. 1999. Forage quality of 10 Eastern gamagrass [*Tripsacum dactyloides* (L.) L.] genotypes. *Journal of Range Management* 52:661–665.
- Bruinenberg MH, Valk H, Korevaar H, Struik PC. 2002. Factors affecting digestibility of temperate forages from seminatural grasslands: a review. *Grass and Forage Science* 57:292–301.
- Bumb I, Garnier E, Bastianelli D, Richarte J, Bonnal L, Kazakou E. Influence of management regime and harvest date on the herbage quality of species from Mediterranean rangelands: the importance of dry matter content. *Annals of Botany Plants, accepted*.
- Bumb I, Garnier E, Coq S, Nahmani J, Del Rey Granada M, Kazakou E. Explaining the digestibility-decomposability relationships in species from Mediterranean rangelands: which traits matter most? *in preparation*.
- Bumb I, Violle C, Garnier E, Kazakou E. Prédiction de la digestibilité: revisite des moyennes pondérées sur les communautés en utilisant la proportion des organes. *en préparation*.
- Carrère P, Pontes L da S, Andueza D, Louault F, Rosseel D, Taini E, Pons B, Toillon S, Soussana JF. 2010. Evolution de la valeur nutritive de graminées prairiales au cours de leur cycle de développement. *Fourrages* 201:27–35.
- Chapin FS, Zavaleta ES, Eviner VT, Naylor RL, Vitousek PM, Reynolds HL, Hooper DU, Lavorel S, Sala OE, Hobbie SE, Mack MC, Díaz S. 2000. Consequences of changing biodiversity. *Nature* 405:234–42.
- Chapin III FS, Matson PA, Mooney HA. 2002. *Principles of Terrestrial Ecosystem Ecology*. New York: Springer.
- Chollet S, Rambal S, Fayolle A, Hubert D, Foulquié D, Garnier E. 2014. Combined effects of climate, resource availability, and plant traits on biomass produced in a Mediterranean rangeland. *Ecology* 95:737–748.
- Coley PD, Bryant JP, Chapin SF. 1985. Resource availability and plant antiherbivore defense. *Science* 230:895–899.
- Coley PD. 1987. Interspecific variation in plant anti-herbivore properties: the role of habitat quality and rate of disturbance. *New Phytologist* 106:251–263.
- Cornelissen JHC, Pérez-Harguindeguy N, Diaz S, Grime PJ, Marzano B, Cabido M, Vendramini F, Cerabolini B. 1999. Leaf structure and defence control litter decomposition rate across species and life forms in regional floras on two continents. *New Phytologist* 143:191–200.
- Cornelissen JHC, Quested HM, Gwynn-Jones D, Van Logtestijn RSP, De Beus MAH, Kondratyuk A, Callaghan TV, Aerts R. 2004. Leaf digestibility and litter decomposability are related in a wide range of subarctic plant species and types. *Functional Ecology* 18:779–786.

- Cornwell WK, Cornelissen JHC, Amatangelo K, Dorrepaal E, Eviner VT, Godoy O, Hobbie SE, Hoorens B, Kurokawa H, Pérez-Harguindeguy N, Quested HM, Santiago LS, Wardle DA, Wright IJ, Aerts R, Allison SD, van Bodegom P, Brovkin V, Chatain A, Callaghan TV, Díaz S, Garnier E, Gurvich DE, Kazakou E, Klein JA, Read J, Reich PB, Soudzilovskaia NA, Vaieretti MV, Westoby M. 2008. Plant species traits are the predominant control on litter decomposition rates within biomes worldwide. *Ecology letters* 11:1065–1071.
- Cortez J, Garnier E, Pérez-Harguindeguy N, Debussche M, Gillon D. 2007. Plant traits, litter quality and decomposition in a Mediterranean old-field succession. *Plant and Soil* 296:19–34.
- Coûteaux MM, Bottner P, Berg B. 1995. Litter decomposition climate and litter quality. *Trends in Ecology & Evolution* 10:63–66.
- Díaz S, Cabido M. 2001. Vive la différence : plant functional diversity matters to ecosystem processes. *Trends in Ecology & Evolution* 16:646–655.
- Duru M, Ducrocq H. 2002. A model of lamina digestibility of Orchardgrass as influenced by nitrogen and defoliation. *Crop Science* 42:214–223.
- Duru M, Cruz P, Al Haj Khaled R, Ducourtieux C, Theau JP. 2008a. Relevance of plant functional types based on leaf dry matter content for assessing digestibility of native grass species and species-rich grassland communities in spring. *Agronomy Journal* 100:1622–1630.
- Duru M, Cruz P, Theau JP. 2008b. Un modèle générique de digestibilité des graminées des prairies semées et permanentes pour raisonner les pratiques agricoles. *Fourrages* 193:79–102.
- Fortunel C, Garnier E, Joffre R, Kazakou E, Quested H, Grigulis K. 2009. Leaf traits capture the effects of land use changes and climate on litter decomposability of grasslands across Europe. *Ecology* 90:598–611.
- Gardarin A, Garnier E, Carrère P, Cruz P, Andueza D, Bonis A, Colace MP, Dumont B, Duru M, Farruggia A, Gaucherand S, Grigulis K, Kernéis É, Lavorel S, Louault F, Loucougaray G, Mesléard F, Yavercovski N, Kazakou E. 2014. Plant trait-digestibility relationships across management and climate gradients in permanent grasslands. *Journal of Applied Ecology* 51:1207–1217.
- Garnier E, Shipley B, Roumet C, Laurent G. 2001. A standardized protocol for the determination of specific leaf area and leaf dry matter content. *Functional Ecology* 15:688–695.
- Garnier E, Cortez J, Billès G, Navas ML, Roumet C, Debussche M, Laurent G, Blanchard A, Aubry D, Bellmann A, Neill C, Toussaint JP. 2004. Plant functional markers capture ecosystem properties during secondary succession. *Ecology* 85:2630–2637.
- Garnier E, Navas ML, Grigulis K. 2016. *Plant functional diversity. Organism traits, community structure, and ecosystem properties*. Oxford: Oxford University Press.
- Gartner TB, Cardon ZG. 2004. Decomposition dynamics in mixed-species leaf litter. *Oikos* 104:230–246.
- Grime JP, Anderson JM. 1986. Environmental controls over organism activity. In: *Forest ecosystems in Alaskan taiga: a synthesis of structure and function*. Berlin: Springer, 89–95.
- Grime PJ, Cornelissen JHC, Thompson K, Hodgson JG. 1996. Evidence of a causal connection between anti-herbivore defence and the decomposition rate of leaves. *Oikos* 77:489–494.

- Grime JP. 1998. Benefits of plant diversity to ecosystems: immediate, filter and founder effects. *Journal of Ecology* 86:902–910.
- Hector A, Beale AJ, Minns A, Otway SJ, Lawton JH. 2000. Consequences of the reduction of plant diversity for litter decomposition: effects through litter quality and microenvironment. *Oikos* 90:357–371.
- Hobbie SE. 1992. Effects of plant species on nutrient cycling. *Trends in Ecology & Evolution* 7:336–339.
- Kazakou E, Vile D, Shipley B, Gallet C, Garnier E. 2006. Co-variations in litter decomposition, leaf traits and plant growth in species from a Mediterranean old-field succession. *Functional Ecology* 20:21–30.
- Kurokawa H, Nakashizuka T. 2008. Leaf herbivory and decomposability in a Malaysian tropical rain forest. *Ecology* 89:2645–2656.
- Kurokawa H, Peltzer DA, Wardle DA. 2010. Plant traits, leaf palatability and litter decomposability for co-occurring woody species differing in invasion status and nitrogen fixation ability. *Functional Ecology* 24:513–523.
- Lavorel S, Garnier E. 2002. Predicting changes in community composition and ecosystem functioning from plant traits: revisiting the Holy Grail. *Functional Ecology* 16:545–556.
- Lavorel S, Grigulis K. 2012. How fundamental plant functional trait relationships scale-up to trade-offs and synergies in ecosystem services. *Journal of Ecology* 100:128–140.
- Lloyd KM, Pollock ML, Mason NWH, Lee WG. 2010. Leaf trait – palatability relationships differ between ungulate species: evidence from cafeteria experiments using naïve tussock grasses. *New Zealand Ecological Society* 34:219–226.
- Mason NWH, Carswell FE, Richardson SJ, Burrows LE. 2011. Leaf palatability and decomposability increase during a 200-year-old post-cultural woody succession in New Zealand. *Journal of Vegetation Science* 22:6–17.
- Pérez-Harguindeguy N, Diaz S, Cornelissen JHC, Vendramini F, Cabido M, Castellanos A. 2000. Chemistry and toughness predict leaf litter decomposition rates over a wide spectrum of functional types and taxa in central Argentina. *Plant and Soil* 218:21–30.
- Pontes L da S, Soussana JF, Louault F, Andueza D, Carrère P. 2007. Leaf traits affect the above-ground productivity and quality of pasture grasses. *Functional Ecology* 21:844–853.
- Quested H, Eriksson O, Fortunel C, Garnier E. 2007. Plant traits relate to whole-community litter quality and decomposition following land use change. *Functional Ecology* 21:1016–1026.
- Quétier F, Lavorel S, Thuiller W, Davies I. 2007. Plant-trait-based modeling assessment of ecosystem-service sensitivity to land-use change. *Ecological Applications* 17:2377–2386.
- R Development Core Team. 2010. R: A language and environment for statistical computing.
- Robson MT, Lavorel S, Clement JC, Le Roux X. 2007. Neglect of mowing and manuring leads to slower nitrogen cycling in subalpine grasslands. *Soil Biology and Biochemistry* 39:930–941.
- Schädler M, Jung G, Auge H, Brandl R. 2003. Palatability , decomposition and insect herbivory: patterns in a successional old-field plant community. *Oikos* 103:121–132.
- Swift MJ, Heal OW, Anderson JM. 1979. *Decomposition in Terrestrial Ecosystems*. Berkeley: Blackwell.
- Taylor B, Parkinson D. 1988. A new microcosm approach to litter decomposition studies. *Canadian Journal of Botany* 66:1933–1939.

- Vaieretti MV, Cingolani AM, Pérez Harguindeguy N, Cabido M. 2013. Effects of differential grazing on decomposition rate and nitrogen availability in a productive mountain grassland. *Plant and Soil* 371:675–691.
- Van Soest PJ, Robertson JB, Lewis BA. 1991. Methods for dietary fiber, neutral detergent fiber, and nonstarch polysaccharides in relation to animal nutrition. *Journal of Dairy Science* 74:3583–3597.
- Wardle DA, Bardgett RD, Klironomos JN, Setälä H, van der Putten WH, Wall DH. 2004. Ecological linkages between aboveground and belowground biota. *Science* 304:1629–1633.
- White TA, Barker DJ, Moore KJ. 2004. Vegetation diversity, growth, quality and decomposition in managed grasslands. *Agriculture, Ecosystems & Environment* 101:73–84.

DISCUSSION



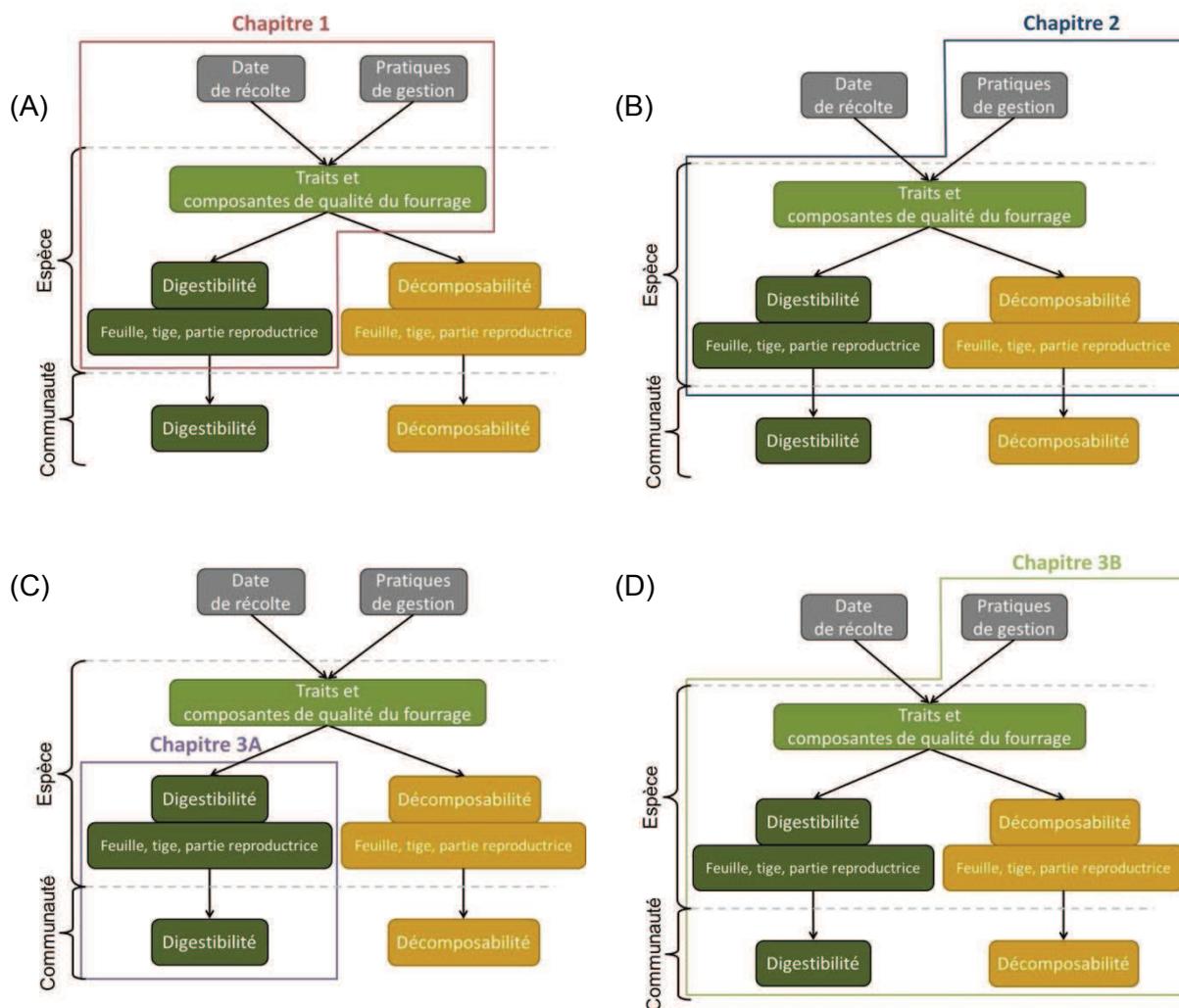


Figure 1. Schéma des principales relations étudiées dans les trois chapitres de la thèse, pour différents niveaux d'organisation. (A) chapitre 1 ; (B) chapitre 2 ; (C) chapitre 3A ; (D) chapitre 3B.

Les objectifs principaux de cette thèse étaient de comprendre l'influence des pratiques de gestion, d'une part sur la qualité du fourrage et la décomposition de la litière, et d'autre part sur la relation entre qualité et décomposition. Nous avons appliqué l'approche d'écologie fonctionnelle fondée sur l'utilisation de traits fonctionnels. Les hypothèses testées étaient que (1) la fertilisation et le pâturage affectent la digestibilité et la décomposabilité des espèces, et (2) en accord avec l'hypothèse de dominance, celles des communautés *via* leurs changements de composition spécifique et fonctionnelle des communautés ; (3) la digestibilité et la décomposabilité sont reliées positivement et peuvent être estimées par un même « marqueur fonctionnel » facile à mesurer non seulement au niveau de l'espèce mais aussi au niveau de la communauté.

Cette étude a permis d'estimer deux propriétés écosystémiques (digestibilité et décomposabilité) ainsi que plusieurs composantes de qualité fourragère et traits des plantes vertes et sénescents (teneur en fibres, en matière sèche et en azote) à deux niveaux d'organisation biologique : d'une part sur une large gamme d'espèces soumises à des pratiques de gestion contrastées (fertilisation et pâturage, pâturage seul ou abandon), et d'autre part à l'échelle des communautés de ces parcours. Les différents organes de la plante ont également été distingués pour ces estimations afin de considérer une échelle plus fine et de mieux comprendre les changements qui s'opèrent à l'échelle de la plante entière. Cette étude a permis d'améliorer la compréhension des mécanismes responsables des variations de la digestibilité du fourrage, en lien avec sa décomposabilité. Le pouvoir de prédiction de ces propriétés écosystémiques par plusieurs traits et composantes de qualité fourragère a également été testé avec des analyses des pistes afin d'aller au-delà des relations de corrélations habituellement étudiées. Dans ce qui suit, je discuterai les conclusions importantes de mes travaux.

1. REPONSE DE LA QUALITE DU FOURRAGE ET DE SA DECOMPOSITION AUX FACTEURS ENVIRONNEMENTAUX

L'effet des pratiques de gestion a été testé pour la digestibilité et la décomposabilité à l'échelle de l'organe (chapitre 1 et 2) (Fig. 1A, B), de l'espèce (chapitre 1 et 2) (Fig. 1A, B) et de la communauté (chapitre 3B) (Fig. 1D). L'importance relative de la date de récolte par rapport aux pratiques de gestion a été étudiée sur la digestibilité à l'échelle de l'organe et de l'espèce (chapitre 1) (Fig. 1A) (l'effet de la date de récolte ne pouvant être testé sur la décomposabilité car la litière a uniquement été récoltée au pic de sénescence de chacune des espèces).

1.1. Réponses de la végétation à la date de récolte et aux pratiques de gestion

Afin d'étudier l'effet de la date de récolte sur les variations de qualité du fourrage, un échantillonnage de la végétation a eu lieu à deux dates de l'année au cours du printemps, avant l'entrée des brebis dans les parcs (chapitre 1). En accord avec nos hypothèses et avec de précédentes études menées à l'échelle des espèces (Karn *et al.* 2006; Carrère *et al.* 2010; Asadi et Yazdi 2011; Atis *et al.* 2012) et des communautés (Pérez Corona *et al.* 1998; Bruinenberg *et al.* 2002; Garcia *et al.* 2003; Michaud *et al.* 2012), la qualité du fourrage a été fortement influencée par la date de récolte : la baisse de la digestibilité et de la teneur en azote a été associée à une augmentation de la teneur en fibres et en matière sèche au cours des stades de développement pour toutes les espèces étudiées. Nous avons confirmé que ces changements interviennent aussi au sein des différents organes. Ils seraient liés à deux processus : d'une part au vieillissement des tissus des organes (Terry et Tilley 1964; Buxton 1996; Karn *et al.* 2006), et d'autre part à l'apparition de nouvelles tiges et feuilles au cours de la croissance, augmentant ainsi la proportion de fibres dans l'ensemble des parties aériennes (Pritchard *et al.* 1963; Groot et Neuteboom 1997).

Il n'a pas été possible de dissocier les effets du pâturage et de la fertilisation dans le système étudié puisqu'il n'existe pas de traitement uniquement fertilisé, et que les pressions de pâturage sont différentes entre traitements. Par ailleurs, le traitement abandonné a seulement été intégré dans la partie portant sur les communautés (chapitre 3B), pour des raisons logistiques et par manque de temps lors de l'échantillonnage 2013 à l'échelle de l'espèce. Il ne nous a donc pas été possible de tester l'importance relative de chacune de ces pratiques de gestion. Néanmoins, nous avons montré que les compositions spécifiques et fonctionnelles des communautés des traitements G+F- et G-F- sont très proches, et différentes de celles du traitement G+F+. De plus, les mesures des indices de nutrition ont mis en évidence que ces deux types de parcours présentent une limitation en nutriments comparable et supérieure à celle du traitement fertilisé (chapitre 1). Ces résultats expliqueraient les différences importantes de digestibilité mesurée dans ces parcours (chapitre 3B). Pour parfaire cette partie du dispositif, il s'agirait de mettre en place un protocole expérimental présentant à la fois un gradient de pâturage et de fertilisation, afin de tester l'effet de chacun de manière indépendante.

L'effet de plusieurs pratiques de gestion sur les variations de la digestibilité (chapitre 1), mais aussi sur son lien avec la décomposabilité a été testé à l'échelle de l'espèce (chapitre 2) et de la communauté (chapitre 3B). Nos résultats ont montré que la

fertilisation augmente à la fois la digestibilité et la décomposabilité des feuilles et tiges des espèces dominantes du traitement G+F+ (chapitre 1 et 2) et donc de leur communauté (chapitre 3). D'autres traits et composantes de la qualité du fourrage ont répondu de façon similaire aux pratiques de gestion : les espèces du traitement G+F+ présentaient des teneurs en azote supérieures et des teneurs en fibres et en matière sèche inférieures à celles des espèces du traitement G+F- (chapitre 1 et 2). Les études déjà menées sur la réponse de la digestibilité à la gestion portaient sur une gamme d'espèces réduite (Duru 1997) et majoritairement sur des graminées (e.g. Pontes *et al.* 2007; Carrère *et al.* 2010). Nous avons étendu cette réponse à un plus large panel d'espèces à formes de croissance variées (graminoïde, rosette, tige érigée) correspondant à une gamme de valeurs de traits plus large. Nous avons également mis en évidence que de faibles valeurs de digestibilité et de décomposabilité chez les poacées pour chaque organe étaient associées à de fortes teneurs en fibres et en matière sèche et à de faibles teneurs en azote (chapitre 1 et 2), contrairement aux dicotylédones qui présentaient des digestibilités et décomposabilités plus élevées. Cette réponse liée aux stratégies d'acquisition des ressources des espèces de ces prairies a déjà été mise en évidence le long de gradients de fertilité (Wardle *et al.* 2004; Lavorel et Grigulis 2012). Ainsi, en accord avec le compromis acquisition/conservation des ressources, les espèces exploitatrices principalement retrouvées dans les milieux riches en nutriments, ici le parcours G+F+, ont présenté de fortes teneurs en azote et des faibles teneurs en matière sèche. A l'inverse, les espèces conservatrices des ressources dominantes dans les milieux pauvres en nutriments, ici le parcours G+F-, étaient caractérisées par de fortes teneurs en fibres et matière sèche (chapitre 2). Ces traits seraient à la base des variations de digestibilité et décomposabilité entre espèces provenant des deux traitements. Ce compromis, mis en évidence au niveau des feuilles (Wright *et al.* 2004) et étendu à l'échelle de la plante (Freschet *et al.* 2010), est ici généralisé à d'autres organes comme les tiges et les parties reproductrices (chapitre 2). Cette réponse serait également fortement liée à un autre compromis entre croissance/défense des plantes contre l'herbivorie (Herms et Mattson 1992) puisque les mécanismes de défense sont plus élevés dans le traitement modérément pâturé (G+F-). Des défenses plus élevées dans les parcours intensivement pâturés (G+F+) pouvaient pourtant être attendues. La fertilisation entraînerait une disponibilité en nutriments supérieure, et donc la dominance de plantes capables d'une croissance compensatoire après le pâturage (Herms et Mattson 1992). L'historique des pratiques de gestion est un élément essentiel qui reflète l'état et le fonctionnement des communautés végétales, par la sélection d'espèces selon certaines caractéristiques liées à leur port (Díaz *et al.* 2001) ou à leur composition chimique (Adler *et al.* 2004).

1.2. Importance relative de la date de récolte et des pratiques de gestion

Nous avons testé l'importance relative des pratiques de gestion par rapport à la date de récolte sur la digestibilité par une méthode originale : l'analyse des pistes (chapitre 1). Il nous semblait important de dissocier l'importance relative de ces facteurs étant donné leur forte influence respective connue sur la digestibilité. La méthode des analyses des pistes permet de comprendre les relations causales directes et indirectes entre les variables étudiées (pratiques de gestion, date de récolte, digestibilité, composantes de qualité fourragère et DMC) pour chaque organe. En revanche, l'effet du stade de développement n'a pas été considéré dans le chapitre 2 où les récoltes de digestibilité et décomposabilité ont été menées à une seule date : le pic de biomasse pour la digestibilité et le pic de sénescence pour la décomposabilité.

Les pratiques de gestion et la date de récolte ont influencé de façon similaire la digestibilité des différents organes, avec une importance équivalente pour la digestibilité des feuilles et des tiges. Nous pouvions attendre un effet supérieur de la date de récolte étant donné que plusieurs études ont mis en avant la prédominance de ce facteur sur les changements de digestibilité (Buxton 1996) suite aux modifications de composition chimique et structurelle s'opérant au cours du temps (Jung 2012). Les résultats obtenus dans notre étude ne nous ont donc pas permis de proposer une préconisation de changements de pratiques de gestion ou de date de mise au pâturage pour améliorer la digestibilité des différents organes, et donc de la plante entière.

L'effet de la date de récolte a interagi avec les pratiques de gestion (chapitre 1), confirmant ainsi l'hypothèse initiale selon laquelle les milieux fertilisés connaîtraient une baisse de digestibilité au cours du temps supérieure à celle rencontrée au sein de prairies non fertilisées. Toutefois, la digestibilité des organes, obtenue chez les espèces du traitement fertilisé et pâturé, était toujours supérieure à celle des espèces du traitement uniquement pâturé. Ces résultats sont contraires à ceux obtenus par Duru (1997) pour l'ensemble de la végétation en cas de récolte tardive. Nos récoltes ayant eu lieu juste avant l'entrée des brebis dans les parcs, on peut donc penser qu'elles étaient confrontées à un fourrage de qualité élevée (forte teneur en azote et faible teneur en fibres) dont le stade de développement n'est pas suffisamment avancé pour induire une qualité inférieure du fourrage des parcours fertilisés. Si les récoltes avaient eu lieu plus tardivement dans la saison, par exemple fin juin pour le traitement G+F+ et mi-juillet pour le traitement G+F-, nous pouvons supposer que la digestibilité des espèces provenant des deux parcours aurait

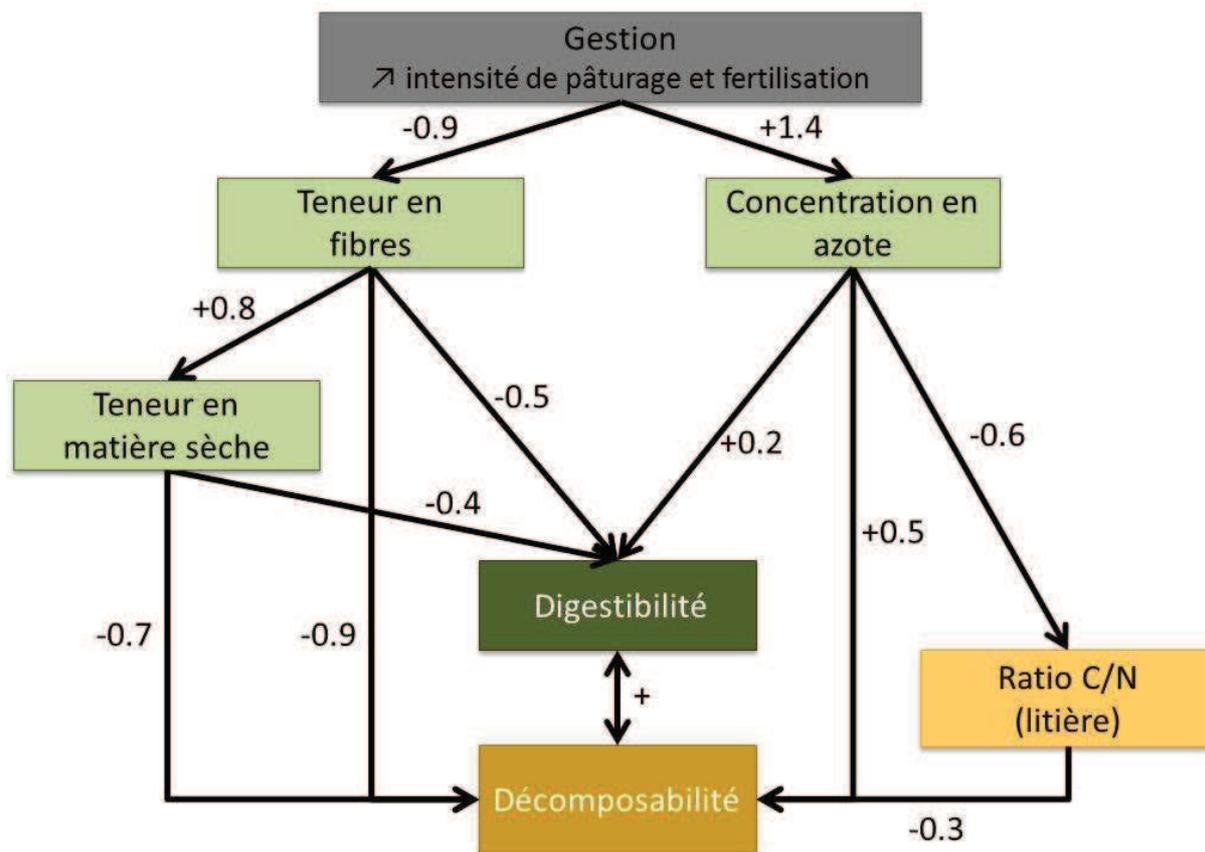


Figure 2. Modèle d'équations structurelles pour les feuilles représentant les relations entre les pratiques de gestion, les traits mesurés sur le matériel vert et la litière, la digestibilité et la décomposabilité. Les coefficients des pistes entre les variables sont des coefficients de régression partielle standardisés.

encore diminué, et que les espèces du traitement G+F+ auraient présenté une digestibilité égale ou inférieure à celles du traitement G+F-.

Le résultat du modèle des analyses des pistes a mis en évidence que les pratiques de gestion affectaient la digestibilité en passant par des modifications de certains traits pilotant la digestibilité (chapitre 1). A notre connaissance, seule l'étude de Beni de Sousa *et al.* (1982) avait testé des relations de causalité entre plusieurs composants des fibres et la digestibilité. Nous avons donc pu établir pour la première fois les relations de causalité entre des traits liés à la composition chimique (comprenant fibres, C, N, P, tannins) et morpho-anatomique (DMC) de la plante et la digestibilité pour chacun des organes (chapitre 1). La teneur en fibres a expliqué la plus grande part des variations de la digestibilité, suivie par la teneur en azote, ce qui nous a permis de dire que les variations de digestibilité seraient principalement dues à la composition structurale des organes. Nos résultats sont en accord avec de précédentes études ayant souligné l'importance des fibres comme la cellulose (Beni de Sousa *et al.* 1982) ou la lignine (Beni de Sousa *et al.* 1982; Jung et Allen 1995) dans la détermination de la digestibilité. Même si aucune analyse des pistes n'a été présentée dans le chapitre 2, des tendances similaires ont été trouvées à la fois pour la digestibilité et la décomposabilité : parmi l'ensemble des traits sélectionnés et mis en relation avec chacune des propriétés, c'est principalement la teneur en fibres qui détermine les variations de digestibilité pour les feuilles et les tiges (en association avec la teneur en azote dans une moindre mesure), et aussi de décomposabilité avec les teneurs en fibres provenant à la fois du matériel vert et de la litière (chapitre 2). Des analyses des pistes exploratoires pour relier ces deux propriétés mesurées sur les feuilles ont mis en évidence l'importance du compartiment structural sur les variations de digestibilité et de décomposabilité par rapport à la teneur en éléments minéraux (Fig. 2). La relation positive entre la digestibilité et la décomposabilité des feuilles serait principalement causée par la NDF et la DMC plutôt que la NC. Le ratio C/N, un trait de litière ajouté à ce modèle, participerait aux variations de décomposabilité, mais avec une importance moindre par rapport aux traits provenant du matériel vert (NDF, DMC et NC) (Fig. 2). Ce type de relation devrait toutefois être étendu à d'autres organes, et aussi intégrer un plus grand nombre de traits, en particulier liés à la défense.

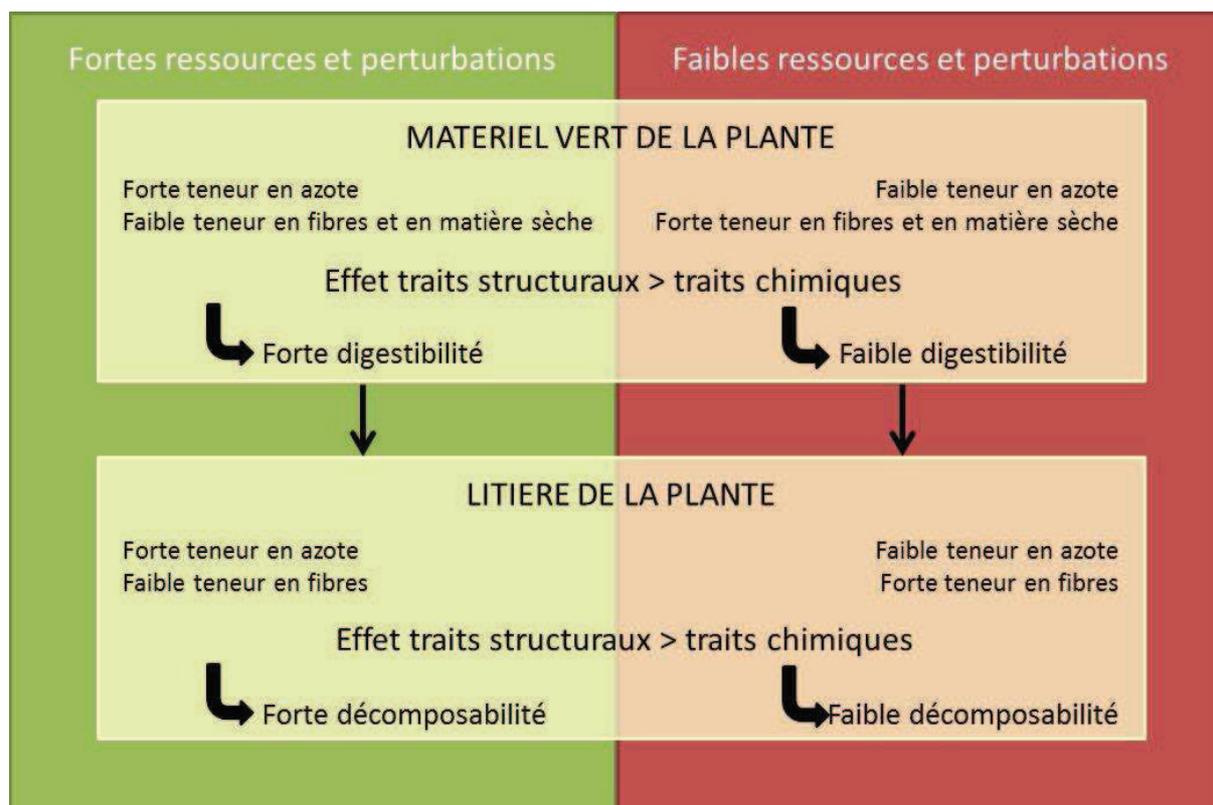


Figure 3. Traits des espèces dominantes et conséquence sur les propriétés des écosystèmes dans des milieux à forte disponibilité en ressources et perturbation (traitement G+F+) ou à faible disponibilité en ressources et perturbation (traitement G+F-). Adaptée de Wardle *et al.* 2004.

2. APPROCHE FONCTIONNELLE DE LA RELATION DIGESTIBILITE-DECOMPOSABILITE A DIFFERENTES ECHELLES

Sachant que les traits jouent un rôle essentiel sur les propriétés des écosystèmes, il s'agissait d'utiliser une approche fonctionnelle de la diversité pour mettre en évidence les relations retrouvées entre ces deux propriétés et vérifier leur validité à différents niveaux d'organisation biologique. Ces relations entre qualité du fourrage et décomposition de la litière ont été testées au niveau de l'organe et de l'espèce (chapitre 2) (Fig. 1B) et vérifiées à l'échelle de la communauté (chapitre 3) (Fig. 1D).

2.1. Relation entre digestibilité et décomposabilité par les traits : « effet post-mortem »

Notre hypothèse de départ reposait sur l'existence d'un lien entre digestibilité et décomposabilité fondée sur la persistance des caractéristiques du matériel vert dans la litière appelée « effet post-mortem » (Grime et Anderson 1986) (Fig. 3). Cette hypothèse a été confirmée à l'échelle de l'espèce pour la seconde fois après l'étude de Cornelissen *et al.* (2004) (chapitre 2) et pour la première fois à l'échelle de la communauté puisque White *et al.* (2004) n'avaient pas utilisé de traits pour relier ces deux propriétés (chapitre 3B). Les changements induits par les pratiques de gestion se transmettraient donc à la litière, et impacteraient en conséquence les propriétés des litières telles que leur décomposabilité. Certains traits mesurés sur le matériel vert seraient donc de bons prédicteurs de la décomposabilité des litières (Fig. 3). Plusieurs études ont combiné l'utilisation de traits provenant soit du matériel vert, soit de sa litière, mais sans en vérifier le pouvoir de prédiction pour la décomposition à l'échelle des espèces (Pérez-Harguindeguy *et al.* 2000; Kazakou *et al.* 2006; Cornwell *et al.* 2008) et des communautés (Cortez *et al.* 2007; Queded *et al.* 2007; Bakker *et al.* 2011). D'autres études ont testé l'hypothèse de l'effet post-mortem pour expliquer les variations de décomposition, par des mesures de traits provenant du matériel vert et sa litière (Kazakou *et al.* 2009; Kurokawa *et al.* 2010; Bakker *et al.* 2011). Ces études ont mis en évidence l'importance de traits mesurés sur le matériel vert comme la LDMC (Kazakou *et al.* 2009), la LNC (Bakker *et al.* 2011), le rapport C/P et la teneur en phénols totaux (Kurokawa *et al.* 2010). Nos résultats ont montré que des traits provenant à la fois du matériel vert et de la litière, et en particulier la teneur en fibres, avaient un fort pouvoir explicatif des variations de décomposabilité (chapitre 2). A notre connaissance, seuls Kurokawa *et al.* (2010) avaient mesuré à la fois un même trait lié à la composition

structurelle sur le matériel vert et sa litière pour tester leur relation avec la décomposabilité, en considérant uniquement les feuilles. Notre étude serait donc la première à avoir étendu cette relation en considérant différents organes provenant d'une large gamme d'espèces. Nous avons montré d'une part que les traits liés aux tissus structuraux comme la NDF étaient plus reliés à la décomposabilité que les traits liés aux éléments nutritifs comme la NC (Fig. 3), et d'autre part que ces traits provenant du matériel vert expliquaient mieux les variations de décomposabilité que ceux provenant de la litière. Ainsi, les fibres seraient mieux conservés au cours de la sénescence que les éléments nutritifs, pour lesquels le processus de résorption peut être très efficace (Aerts 1996). En effet, l'N et le P contenus dans les feuilles matures peuvent être résorbés de moitié pendant la sénescence (Aerts 1996). Les litières utilisées pour les expériences de décomposition sont plus pauvres en nutriments que le matériel vert, alors que les teneurs en fibres sont maintenues au cours de la sénescence de la plante. Des fortes teneurs en fibres dans les plantes seraient responsables d'une litière plus récalcitrante et donc à faible vitesse de décomposition (Melillo *et al.* 1982; Grime *et al.* 1996; Cornelissen *et al.* 1999, 2004; Hättenschwiler et Vitousek 2000), comme retrouvé à l'échelle de l'espèce (chapitre 2) et de la communauté (chapitre 3B). Ces traits capables de persister au cours de la sénescence de la plante affectent ainsi à la fois les grands herbivores (par la digestibilité) et les micro-organismes (par la décomposabilité) (Fig. 3). Un plus fort investissement dans la défense contre les herbivores est retrouvé dans les différents organes des espèces du parcours non fertilisé et pâturé modérément (chapitre 2), et donc à l'échelle de la communauté par la décomposabilité inférieure du parcours G+F- (chapitre 3B).

Néanmoins, seule la DMC n'a pas été mesurée à la fois sur le matériel vert et sur sa litière. Il serait donc intéressant de mesurer également l'équivalent de ce trait sur la litière, à savoir la quantité d'eau que la litière est capable de retenir par unité de masse ($WHC (\%) = (masse\ litière\ réhydratée - masse\ litière\ sèche) / masse\ sèche\ de\ la\ litière \times 100$) (Naeth *et al.* 1991). En effet, la saturation en eau de la litière de feuille a été montrée comme le second prédicteur de la décomposition, après la concentration en magnésium : en contrôlant le microclimat pour les décomposeurs, elle détermine l'acquisition et la rétention en eau de la litière (Makkonen *et al.* 2012). Cela permettrait de comparer le pouvoir de prédiction de ce trait provenant du matériel vert ou de la litière, comme établi pour la teneur en fibres et la teneur en azote.

2.2. La préférence alimentaire : une autre estimation de la qualité du fourrage à relier à la décomposabilité

Des mesures de préférence alimentaire par les brebis pourraient apporter des perspectives sur le rôle des traits persistants au cours de la sénescence pour approfondir la compréhension du lien entre qualité du fourrage et vitesse de décomposition. Aucune mesure de palatabilité pour les brebis n'a été effectuée jusqu'ici sur notre site d'étude, mais nos observations de terrain (estimations visuelles après la sortie des brebis des parcs) semblent concorder avec les mesures de digestibilité à l'échelle des espèces : *S. pennata* dont la digestibilité était la plus faible a présenté aussi les taux de consommation les plus faibles, à l'inverse d'espèces comme *Plantago lanceolata* dont la digestibilité était élevée. Cependant, *B. erecta*, malgré sa faible digestibilité, semblait être fortement consommée, en particulier l'extrémité des feuilles. Sachant que les brebis se nourrissent d'une certaine quantité de matière sèche fournie en majeure partie par les espèces graminoides dominantes de ces prairies (Bernard-Verdier *et al.* 2012; Barkaoui *et al.* 2013; Chollet *et al.* 2014), nous supposons que les brebis reconnaissent une « valeur moyenne du fourrage » : elles maximiseraient la qualité quand le fourrage est abondant et qu'un choix entre espèces à forte qualité est offert alors qu'elles maximiseraient la quantité prélevée lorsque le choix a lieu dans des prairies riches en espèces de faible qualité (Mládek *et al.* 2013). Dans le cas de nos parcours, la gestion du pâturage rotatif conduit à une végétation rase à la sortie des brebis des parcs. Dans un premier temps, les brebis sélectionneraient les plantes en fonction de leurs préférences. Ce choix n'est pas toujours observable car lorsque la durée de séjour des brebis dans les parcs est prolongée, elles consommeraient alors les espèces initialement évitées.

Les effets liés à la sélection alimentaire des brebis se répercutent au niveau des communautés : Hassoun *et al.* (2007) ont montré que les parcours fertilisés et pâturés intensivement sur le domaine de La Fage (site d'étude de cette thèse) présentaient des prélèvements supérieurs aux parcours non fertilisés et modérément pâturés. Ces stratégies de comportement semblent complexes et pourraient être étudiées plus en détail, d'autant qu'elles sont déjà utilisées par les techniciens du domaine dans la gestion du troupeau sur les parcours. En effet, *S. pennata* et *Brachypodium pinnatum*, espèces connues pour ne pas être consommées par les brebis ou uniquement en dernier recours, sont utilisées comme espèces indicatrices de l'état de consommation du parc, ce qui permet de décider du moment où la rotation de pâturage doit avoir lieu. En revanche, d'autres espèces présentent des digestibilités élevées comme *Capsella bursa-pastoris*, *Erodium cicutarium* ou *Geranium molle*, mais ne sont pas consommées en raison d'une stratégie d'évitement au pâturage

(e.g. rosette pour *C. bursa-pastoris*) ou peut-être liées à l'existence d'autres molécules non prises en compte par la mesure de digestibilité. En effet, des dosages exploratoires à la première date de récolte sur les espèces du parcours G+F+ ont révélé de fortes concentrations en polyphénols chez *E. cicutarium* et *G. molle*. Ce composé de défense chimique devrait être mesuré à d'autres dates sachant que l'allocation de la ressource varie selon l'ontogénie de la plante (Boege et Marquis 2005), mais aussi sur les espèces dominantes des autres parcours pour tirer des conclusions plus fiables à partir de ces données.

2.3. La teneur en matière sèche : un trait synthétique de la relation digestibilité-décomposabilité

De nombreuses études utilisent cette approche fonctionnelle fondée sur la notion de traits afin d'identifier un ou plusieurs traits permettant d'expliquer et/ou prédire une ou des propriétés écosystémiques. Dans notre cas, il s'agissait d'identifier un trait facile, rapide et peu coûteux à mesurer, qui soit lié à une fonction de la plante, possédant une faible variabilité interspécifique et qui puisse expliquer des propriétés écosystémiques. Comme supposé, la teneur en matière sèche a été montrée comme le trait le plus pertinent pour expliquer le fonctionnement de la plante et des communautés végétales : les variations de digestibilité et décomposabilité ont été reliées à celles de la DMC à la fois à l'échelle de l'espèce (chapitre 1 et 2) et de la communauté (chapitre 3B). Ce trait avait déjà été établi comme important à l'échelle de l'espèce pour la digestibilité de poacées uniquement (Al Haj Khaled *et al.* 2006; Pontes *et al.* 2007) ou pour la décomposabilité (Cornelissen *et al.* 2004; Kazakou *et al.* 2006), mais les études n'avaient mesuré ce trait que sur les feuilles. Nos résultats confirment le pouvoir prédictif de la DMC de plusieurs organes sur la digestibilité de ces mêmes organes, dans des systèmes riches en espèces dominés par des herbacées, et soumis à des pratiques de gestion contrastées.

La capacité de prédiction du DMC pour la digestibilité a également été testée à plusieurs dates de l'année (chapitre 1). La pente des relations étant similaires entre dates de récolte et pour chacun des organes, une mesure de DMC a permis de prédire la qualité du fourrage à une autre date et la qualité des autres organes (chapitre 1). Selon les protocoles de mesure de traits standardisés, la mesure de ce trait s'effectue uniquement au pic de biomasse pour permettre des comparaisons, et elle n'est pas effectuée à plusieurs dates de l'année. Dans la présente étude, les variations de DMC au cours du temps ont donc pu être reliées aux variations de digestibilité.

Cependant, les variations de digestibilité ne sont pas directement causées par la DMC mais par la combinaison des teneurs en fibres et en azote pour chacun des organes (chapitre 1). Les mêmes conclusions ont été trouvées lorsque la décomposabilité était intégrée à l'étude puisque la DMC était exclue des modèles, du fait de la colinéarité avec d'autres traits (chapitre 2). Ceci a confirmé les résultats obtenus dans le chapitre 1 selon lesquels les variations de DMC provenaient des teneurs en fibres, et n'étaient donc pas directement responsables des variations de digestibilité. De futures études pourront étendre ces résultats à d'autres types de végétation intégrant une large gamme de formes de croissance.

La LDMC avait déjà été considérée comme un marqueur puissant au niveau des communautés, permettant donc d'opérer un changement d'échelle pour la digestibilité (Andueza *et al.* 2010; Gardarin *et al.* 2014) et pour la décomposabilité (Quested *et al.* 2007; Fortunel *et al.* 2009). Nos résultats confirment donc que les communautés à LDMC élevée présentent une faible digestibilité, comme mis en évidence par Gardarin *et al.* (2014) sur un ensemble de sites répartis à travers la France, et comprenant le site d'étude de La Fage. Dans cette étude, les différences entre sites étaient représentées par des variations d'intercepte, et expliquées par le climat (Gardarin *et al.* 2014). Ce trait pourrait donc être utilisé comme un outil de gestion des prairies permanentes, comme proposé par Duru *et al.* (2010), grâce à sa capacité à prédire la digestibilité des communautés en utilisant uniquement les espèces dominantes. Les mesures de DMC foliaire ont déjà été montrées efficaces pour évaluer d'autres composantes de la valeur d'usage de prairies permanentes, notamment la flexibilité de production (Duru *et al.* 2014), ce qui pourrait être aussi le cas pour la digestibilité. En effet, la sélection de ce trait a déjà été faite dans le cas des prairies permanentes avec des classifications de la végétation fondées sur leurs valeurs de LDMC (Duru *et al.* 2004). L'indication de digestibilité donnée par sa mesure pourrait donc permettre d'adapter les pratiques de gestion en vue d'améliorer la fourniture d'un fourrage de qualité aux brebis, ou encore d'augmenter la vitesse du cycle des nutriments, qui participe en retour à des conditions de fertilité optimales au maintien d'espèces à qualité élevée. Ces relations devraient être étendues à une grande diversité d'élevage proposant d'autres pratiques de gestion et conditions environnementales, et dont les attentes en matière de services varient également. En effet, des cartographies de digestibilité ont été proposées à échelle régionale, à partir d'équations de prédiction fondées sur des mesures de LDMC et de variables climatiques (Violle *et al.* 2015). La relation entre LDMC et décomposabilité mise en évidence dans cette étude permettrait d'étendre ce changement d'échelle à la décomposabilité. Ainsi, des cartographies combinant ces deux processus de dégradation de la matière pourraient être obtenues afin de représenter plus généralement le cycle des nutriments.

Toutefois, certains traits non mesurés pour cette étude nous semblent essentiels à considérer, notamment des traits nous permettant de compléter la caractérisation du syndrome de défense. Digestibilité et décomposabilité pourraient être pilotées par la présence de métabolites secondaires liés à une défense induite tels que les composés phénoliques (Hättenschwiler et Vitousek 2000; Hättenschwiler et Gasser 2005; Coq *et al.* 2010) ou bien à la présence de tissus structuraux assurant la défense constitutive (Onoda *et al.* 2011). Les polyphénols totaux ont été dosés pour quelques espèces du traitement G+F+ à la date 1 de récolte de façon préliminaire. Il s'agirait d'étendre leur analyse aux autres espèces végétales du parcours, et aux deux dates de l'année. De plus, l'importance des traits liés à composition structurelle ayant été mise en évidence dans plusieurs chapitres de cette thèse, nous proposons d'approfondir les recherches dans cette direction. En effet, les traits de résistance matérielle à la fracture ont déjà été reliés à la digestibilité (Beni de Sousa *et al.* 1982) mais aussi à la palatabilité et à la décomposabilité (Pérez-Harguindeguy *et al.* 2000), et pourraient donc être utilisés afin d'approfondir la compréhension de ces mécanismes de défense des feuilles et des tiges provenant de la récolte de matériel vert et de litière. Ces mesures ont déjà été initiées afin de compléter le jeu de données d'une thèse actuellement en cours au sein de l'équipe ECOPAR du CEFÉ.

3. CHANGEMENT D'ECHELLE : CAPACITE DE PREDIRE A PARTIR DE L'ESPECE LE FONCTIONNEMENT DE LA COMMUNAUTE ?

Etant donné la mise en évidence de l'importance de l'organe dans les variations de digestibilité et décomposabilité, le calcul d'un indice de CWM intégrant leur proportion a été proposé et testé sur la digestibilité pour effectuer ce changement d'échelle (chapitre 3A) (Fig. 1C). La digestibilité et la décomposabilité ont été mesurées directement sur les communautés, mais aussi prédites à partir des CWM, il s'agissait donc de vérifier la validité de l'hypothèse de dominance appliquée à ces propriétés (chapitre 3B) (Fig. 1D).

3.1. Importance de l'organe ou de la plante entière

Ce travail de thèse a montré que l'effet de l'organe était d'une importance capitale pour expliquer les variations de digestibilité observées au cours du temps à l'échelle de l'espèce (chapitre 1). L'objectif de cette partie était de revisiter le calcul d'un indice permettant le

passage des mesures effectuées sur l'espèce vers la communauté, afin de déterminer si la prédiction de la digestibilité des parcours était améliorée par l'intégration de la proportion des organes à ce calcul (chapitre 3A). Nous avons choisi un indice calculant la digestibilité moyenne des communautés (CWM) puisqu'il a déjà été validé dans une précédente étude menée sur une large gamme de prairies permanentes (Gardarin *et al.* 2014). A notre connaissance, la présente étude était la première à proposer un indice CWM plante entière fondé sur la prise en compte de la proportion des organes dans les changements de digestibilité. Notre hypothèse était que la CWM calculée au niveau de la plante entière prédit mieux la digestibilité des communautés que la CWM calculée pour chacun des organes. L'indice CWM plante entière a été validé dans le cas de la digestibilité car il a présenté un pouvoir prédictif satisfaisant des mesures effectuées directement sur les communautés. Les variations de digestibilité observées entre les différentes communautés seraient en partie liées à la composition botanique des communautés, mais aussi à leur stade de développement. Ainsi, la proportion des différents organes retrouvés pour chaque espèce (chapitre 3A) combinée à leurs caractéristiques structurelles et chimiques (chapitre 1; Beni de Sousa *et al.* 1982; Jung et Allen 1995) seraient des facteurs déterminants de la digestibilité des communautés. Cette validation entre mesure et prédiction pourrait être effectuée sur d'autres propriétés écosystémiques, notamment sur la décomposabilité des litières. Nous avons pu étendre la validation de cette hypothèse à d'autres composantes de qualité du fourrage (NDF et teneur en N) (chapitre 3A).

Dans le chapitre 3A, la prédiction de la digestibilité des communautés a été évaluée à partir de la relation entre digestibilité mesurée et CWM digestibilité. C'est la première fois que cette relation est vérifiée pour cette propriété puisque la plupart des études relient la digestibilité mesurée à des CWM de traits. L'extension à l'utilisation des traits a été menée dans le chapitre 3B pour prédire la digestibilité et la décomposabilité, et des résultats similaires ont été obtenus : les CWM plante entière et feuille de la digestibilité et décomposabilité ont présenté un pouvoir prédictif supérieur à celles des tiges et parties reproductrices. En effet, la plupart des études s'intéressent uniquement aux relations de corrélations entre une propriété écosystémique et un trait moyen de la communauté. Dans le chapitre 3B, nous avons vérifié la capacité de prédiction de la digestibilité et de la décomposabilité par plusieurs traits, en comparant les prédictions établies et les mesures directement effectuées sur les communautés. Toutefois, ces deux chapitres ont mis en évidence que les prédictions basées uniquement sur l'organe étaient aussi très bonnes, ce qui nous incite à penser que les calculs de CWM peuvent continuer à s'effectuer au niveau de la feuille pour plus de simplicité, étant donné le travail chronophage pour obtenir la proportion des organes nécessaire au calcul de la CWM plante entière. Nous pourrions

proposer que les récoltes soient effectuées à l'échelle de la plante entière, pour éviter le tri et donc la distinction des différents organes. Cependant, il nous semble préférable de poursuivre ces mesures à l'échelle de la feuille puisque certains traits sont uniquement mesurés sur cet organe (SLA, résistance à l'étirement, etc.). Cela permettrait de ne pas ajouter à la récolte foliaire une récolte de la plante entière.

Les relations entre mesures et prédictions des propriétés écosystémiques présentent toutefois des déviations : les CWM plante entière surestimaient la digestibilité mesurée sur les communautés, en particulier pour les parcours G+F- et G-F- (chapitre 3A). Des résultats similaires ont été retrouvés dans le chapitre 3B lorsque la digestibilité et la décomposabilité étaient estimées par les CWM. Plusieurs hypothèses ont été émises pour expliquer cette déviation : (i) l'existence d'interactions entre les espèces, dans notre cas des effets antagonistes, qui se produiraient au sein des communautés G+F- et G-F-. Ce type d'effets non additifs entre espèces a déjà été mis en évidence dans plusieurs études, notamment concernant la décomposition de litières en mélange (Gartner et Cardon 2004; Hättenschwiler et Gasser 2005) ; (ii) la proportion en tiges des communautés mesurées serait supérieure à celle utilisée pour prédire la digestibilité. L'échantillonnage d'individus pour le calcul des CWM serait non représentatif de l'état global de la communauté, e.g. récolte d'une plus grande quantité d'individus au stade de feuille alors que les individus possédant des tiges sont plus nombreux dans les parcours. Le calcul des CWM plante entière qui intègre la proportion des organes serait donc biaisé ; (iii) les différences de stades de maturité des plantes composant la communauté. En général, la digestibilité des communautés est inférieure à celle des espèces du fait des différents stades de maturité qui entraînent une plus grande variation dans la digestibilité mesurée (Bruinenberg *et al.* 2002).

De plus, les capacités de prédiction à partir des traits se sont avérées meilleures pour la digestibilité que pour la décomposabilité des communautés (chapitre 3B). Les prédictions de la décomposabilité s'appuyant sur l'utilisation de traits issus du matériel vert, il serait donc essentiel de tester si les traits de litière améliorent la prédiction. Les données sont actuellement en cours d'acquisition par un thésard de l'équipe ECOPAR du CEFÉ afin de vérifier cette dernière hypothèse. D'autre part, les relevés botaniques ont été effectués au moment de la récolte du matériel végétal pour les mesures de digestibilité, ils correspondent donc exactement à la digestibilité des communautés rencontrées, et peuvent être utilisés avec fiabilité pour le calcul de la CWM digestibilité. Comme la composition botanique de la végétation a pu évoluer au cours du temps, la proportion en espèces utilisée pour le calcul de la CWM décomposabilité ne correspondrait plus à la celle rencontrée, ce qui induirait une prédiction moins fiable de la décomposabilité des communautés. Il serait préférable que des relevés botaniques soient effectués sur la litière au moment de son prélèvement, afin

d'utiliser cette proportion pour le calcul du CWM décomposabilité et de comparer cette nouvelle CWM. Cependant, l'identification des espèces à ce stade de sénescence n'est pas toujours possible.

3.2. Importance de l'hypothèse de complémentarité fonctionnelle

Un changement d'échelle s'appuyant sur l'hypothèse de dominance a été effectué pour étudier les relations entre propriétés écosystémiques et traits des communautés (chapitre 3B). Comparée à l'hypothèse de complémentarité fonctionnelle, cette hypothèse est davantage vérifiée (synthèse dans Garnier *et al.* 2016) : la digestibilité de communauté a été reliée à des CWM de traits (Ansquer *et al.* 2009; Andueza *et al.* 2010; Lavorel et Grigulis 2012; Gardarin *et al.* 2014), tout comme la décomposabilité (Cortez *et al.* 2007; Queded *et al.* 2007; Quétier *et al.* 2007; Fortunel *et al.* 2009; Pakeman *et al.* 2011; Tardif et Shipley 2013; Tardif *et al.* 2014). Cependant, ces études ont considéré ces propriétés de manière indépendante alors que dans cette thèse nous les avons considérées de façon conjointe.

Notre hypothèse initiale était que ces deux propriétés seraient correctement estimées par l'abondance des espèces dominantes des parcours (Díaz et Cabido 2001; Lavorel et Garnier 2002), et donc que digestibilité et décomposabilité reposeraient uniquement sur un effet additif des espèces, sans interaction entre elles (Garnier *et al.* 2004). Toutefois, les espèces se trouvent en mélange à la fois dans le rumen des herbivores, mais aussi sur le sol sous forme de litière. Ceci engendre de potentielles interactions différentes pour la digestibilité et la décomposabilité, et l'apparition d'effets synergiques ou antagonistes qui affectent les propriétés écosystémiques. Ces interactions sont prises en compte dans l'hypothèse de complémentarité fonctionnelle (Díaz *et al.* 2007a), qui a déjà été montrée comme complémentaire à l'hypothèse de dominance (Díaz *et al.* 2007a; Grigulis *et al.* 2013). Afin d'améliorer les prédictions de la digestibilité et décomposabilité, il faudrait tester l'importance de l'hypothèse de complémentarité en utilisant un indice de diversité fonctionnelle. Plusieurs études ont montré que les effets de la structure fonctionnelle étaient plus liées à l'hypothèse de dominance que de complémentarité pour la décomposition des litières (Mokany *et al.* 2008) alors que d'autres ont mis en évidence des effets très variables de la complémentarité fonctionnelle, parfois positifs (Mouillot *et al.* 2011), négatifs (Laliberté et Tylianakis 2012) ou non significatifs (Díaz *et al.* 2007b). Cependant, aucune étude n'a testé son effet seul sur la digestibilité du fourrage, ni associé à l'hypothèse de dominance. Dans notre cas, le mélange de litière est très complexe puisqu'il comprend un grand nombre d'espèces de la communauté, il était donc plus difficile de détecter l'effet d'une espèce en

particulier. Une suite à cette étude pourrait établir des calculs d'indices CWV, dont l'importance relative par rapport aux CWM serait à déterminer pour la décomposabilité, et aussi la digestibilité.

4. VERS UNE ANALYSE DYNAMIQUE DES CHANGEMENTS DE QUALITE DU FOURRAGE

Dans le chapitre 1 de la thèse, l'effet de la date de récolte a été testé sur la digestibilité à deux dates de l'année. Cependant, il serait nécessaire d'obtenir une meilleure représentation et compréhension de la dynamique de qualité du fourrage au cours du temps par un suivi plus rigoureux au sein d'une même année. Ce type d'approche a été mené sur le site d'étude par une équipe de recherche de l'INRA qui a effectué des relevés de végétation suivis de mesures de digestibilité tout au long de l'année, et ceci durant huit ans. Il a été montré que la dynamique de la digestibilité varie entre les pratiques de gestion considérées (cf. Annexe de la thèse). Ces variations seraient liées à la composition spécifique et fonctionnelle des communautés végétales qui a changé après mise en place de la fertilisation il y a 35 ans, sous l'effet des conditions édaphiques et de fertilité, responsables de la dominance d'espèces à digestibilité élevée dans le parcours G+F+ comparé au parcours G+F-.

Un autre facteur temporel à prendre en compte serait les variations interannuelles de la digestibilité. Peu d'études ont étudié la dynamique interannuelle de la digestibilité (Vázquez-de-Aldana *et al.* 2000, 2008), et un suivi diachronique pourrait prendre en compte d'autres facteurs régissant ses variations, dont le climat. Une étude diachronique a déjà été menée sur la production de biomasse des parcours G+F+ et G+F- du site d'étude (Chollet *et al.* 2014). En considérant uniquement les données de digestibilité de nos prairies permanentes provenant des mois de mai et juin (pic de biomasse) pour les huit années de suivi, nous avons mis en évidence un effet de la structure fonctionnelle des communautés supérieur à celui du climat (cf. Annexe de la thèse). Ces résultats sont en adéquation avec ceux concernant la production de biomasse : les prairies fertilisées et pâturées étaient plus reliées à la présence d'espèces à forte SLA, LNC et faible LDMC, comparativement aux prairies pâturées et non fertilisées. De plus, Chollet *et al.* (2014) ont mis en évidence une augmentation des valeurs de ces traits au cours du temps, et donc une augmentation des espèces à stratégies d'acquisition des ressources suite à la mise en place de la fertilisation. Nos résultats ont montré que la digestibilité du parcours G+F+ était supérieure à celle du

parcours G+F-, mais stable au cours du temps. Nous pouvions nous attendre à observer une augmentation de la digestibilité au cours du temps suite à la mise en place de la fertilisation, étant donné l'effet positif de ce facteur sur la digestibilité (chapitre 1). La période d'étude serait trop tardive par rapport au début de la fertilisation pour témoigner de la hausse de digestibilité qui se serait produite en parallèle de la productivité. La structure des communautés serait donc stable depuis plusieurs années. Il est donc particulièrement important de considérer les changements de digestibilité entre années, et de pouvoir les relier à des variations de traits.

Nos résultats permettraient d'extrapoler la dynamique intra-annuelle de la digestibilité à d'autres années : les courbes de la digestibilité (rapportée en valeur absolue) provenant des huit années de suivi se superposent (cf. Article en annexe de la thèse). Le rôle du climat serait donc négligeable car il affecterait uniquement la valeur de la digestibilité, sans modifier sa gamme de variation.

5. DIGESTIBILITE ET DECOMPOSABILITE : DES ESTIMATIONS FIABLES DE LA DIGESTION DU FOURRAGE ET DE SA DECOMPOSITION ?

5.1. La prédiction NIRS : une mesure de la digestibilité potentielle du fourrage

Dans cette thèse, la méthode utilisée pour estimer la digestibilité et les différentes composantes de la qualité du fourrage est fondée sur des prédictions issues de mesures en spectrométrie dans le proche infrarouge (NIRS). C'est une analyse directe du tissu qui informe de la qualité du fourrage par l'estimation de la digestibilité (Stuth *et al.* 2003), mais aussi d'autres composants tels que la teneur en protéines, la teneur en fibres (NDF, ADF, ADL), en cellulose brute (Givens *et al.* 2000; Stuth *et al.* 2003). Bien que la digestibilité soit issue d'une prédiction, elle procure une estimation fiable pour conclure à des résultats représentatifs des mesures de la digestibilité *in vivo* (Boever *et al.* 1994; Aufrère *et al.* 1996; Andrés *et al.* 2005). Les prédictions NIRS obtenues dans notre étude à partir de calibrations issues de la méthode pepsine-cellulase pour la digestibilité étaient de très bonne qualité puisque les R^2 étaient de 0,95 pour la digestibilité, 0,96 pour la teneur en azote et 0,92 pour la teneur en fibres (NDF). Lorsque les prédictions de certains échantillons n'étaient pas satisfaisantes, des analyses *in vitro* ont été effectuées afin d'augmenter la gamme de calibration et donc de prédictions.

D'autres méthodes *in vivo* et *in vitro* provenant d'analyses chimiques ou enzymatiques existent pour évaluer la qualité des fourrages (Givens *et al.* 2000). Notre choix s'est porté sur l'utilisation de la NIRS par ses nombreux avantages en rapport avec le grand nombre d'échantillons à analyser (539 au total pour les deux années) : rapidité de la mesure, faible coût des analyses, conservation de l'échantillon (méthode non destructive) et absence d'agents chimiques et polluants (Boever *et al.* 1994; Foley et Lawler 1998; Stuth *et al.* 2003). En effet, les analyses *in vivo*, même si proches de la digestion réelle opérée par l'animal, sont particulièrement lourdes et longues à mettre en place et nécessitent d'expérimenter au contact de l'animal. Cette méthode ne peut donc pas être utilisée en routine en laboratoire (Givens *et al.* 2000). De plus, nous souhaitons connaître la qualité fourragère de plusieurs organes, il était donc impossible de proposer aux brebis de consommer uniquement l'un de ces organes dans des quantités suffisantes pour calculer la différence entre les entrées et les sorties de matière. D'autres méthodes de mesure *in vitro* de la digestibilité existent et proviennent de l'utilisation de fluide de rumen (Terry et Tilley 1964). Elles nécessitent aussi un contact avec l'animal afin d'effectuer les prélèvements, et il est ensuite difficile de maintenir l'activité des micro-organismes après leur prélèvement liée à leur altération hors du rumen (Givens *et al.* 2000). Une autre méthode *in vitro* facilite la détermination de la digestibilité. Elle s'appuie sur l'activité de deux enzymes produites en grande quantité par les micro-organismes, la pepsine et la cellulase (Aufrère *et al.* 2007). Mais ces analyses sont coûteuses et nécessitent un temps d'expérimentation plutôt long. Néanmoins, nous avons travaillé sur la digestibilité de la matière sèche uniquement, prédite à partir d'une digestion enzymatique *in vitro* par pepsine-cellulase. Comme ces deux enzymes jouent un rôle fort dans la dégradation de molécules azotées et carbonées, la digestibilité prédite n'a pu être reliée à la teneur en phosphore (chapitre 2), dont la digestion n'est pas prise en compte. Une prédiction basée sur une digestion par le jus de rumen intégrerait la flore microbienne complète du rumen et donc la production d'enzymes associées au cycle du P par exemple, avec les limites liées à cette méthode énoncées ci-dessus.

5.2. Lien entre deux dégradations potentielles

Afin d'évaluer l'effet de la qualité des litières sur leur décomposabilité, il est nécessaire d'exclure l'influence des facteurs abiotiques et biotiques. La vitesse de décomposition a donc été menée dans des conditions standards et contrôlées (température, teneur en eau, type de sol) en laboratoire, au sein de microcosmes. Nous avons ainsi pu obtenir une mesure potentielle de la décomposition des espèces et communauté par les micro-organismes détritvires, qui peut être mise en relation avec leur digestion potentielle par les ruminants.

Cette relation est uniquement fondée sur le potentiel de dégradation des différentes espèces ou communautés végétales. Ces vitesses de décomposition auraient pu également être déterminées par des prédictions NIRS, selon la méthode de Joffre *et al.* (1992). Il aurait fallu déterminer au préalable la prise en compte ou non de la vitesse de décomposition de nos espèces dans les gammes de calibrations établies.

Il serait intéressant de valider cette relation *in situ*, c'est-à-dire en prenant en compte l'ensemble des facteurs interagissant avec ces propriétés : le climat, la fertilité du sol, les organismes du sol associés, etc. Effectuer cette expérimentation en augmentant la maille des sacs de litière rendrait possible la pénétration de certains organismes appartenant à la macrofaune du sol, et qui participent aussi au travail de décomposition. Pour cela, nous proposons de tester ces relations à l'échelle des communautés afin de prendre également en compte les possibles interactions entre espèces. Pour être au plus proche des conditions réelles de dégradation, la digestibilité pourrait être mesurée avec la méthode *in vivo* et la litière mise à décomposer *in situ*. Comme une précédente étude a été menée sur la digestion *in vivo* du fourrage des parcours fertilisés et non fertilisés (Hassoun *et al.* 2007), ces résultats pourraient être mis en relation avec ceux d'une expérimentation de décomposition à mettre en place sur ces mêmes communautés, sous l'hypothèse que la composition spécifique et fonctionnelle est restée stable entre ces années. La digestibilité *in vivo* des parcours G+F+ plus élevée que celle des parcours G+F- serait associée à des vitesses de décomposition *in situ* également plus élevées.

6. CONCLUSIONS ET PERSPECTIVES

Cette thèse s'est intéressée aux relations entre deux processus de dégradation, la digestibilité du fourrage et la décomposabilité de sa litière, sur une large gamme d'espèces provenant de parcours à pratiques de gestion contrastées. Elle a permis d'améliorer la compréhension des mécanismes responsables des variations de la digestibilité, en proposant pour la première fois la détermination de l'importance relative des pratiques de gestion et de la date de récolte, mais aussi de plusieurs composantes de qualité du fourrage et traits, sur différents organes. Ce travail a également permis d'améliorer la compréhension des relations entre qualité du fourrage et de sa litière testées au sein de différents organes de la plante (feuille et tige), mais aussi à différents niveaux d'organisation (de l'espèce à la communauté).

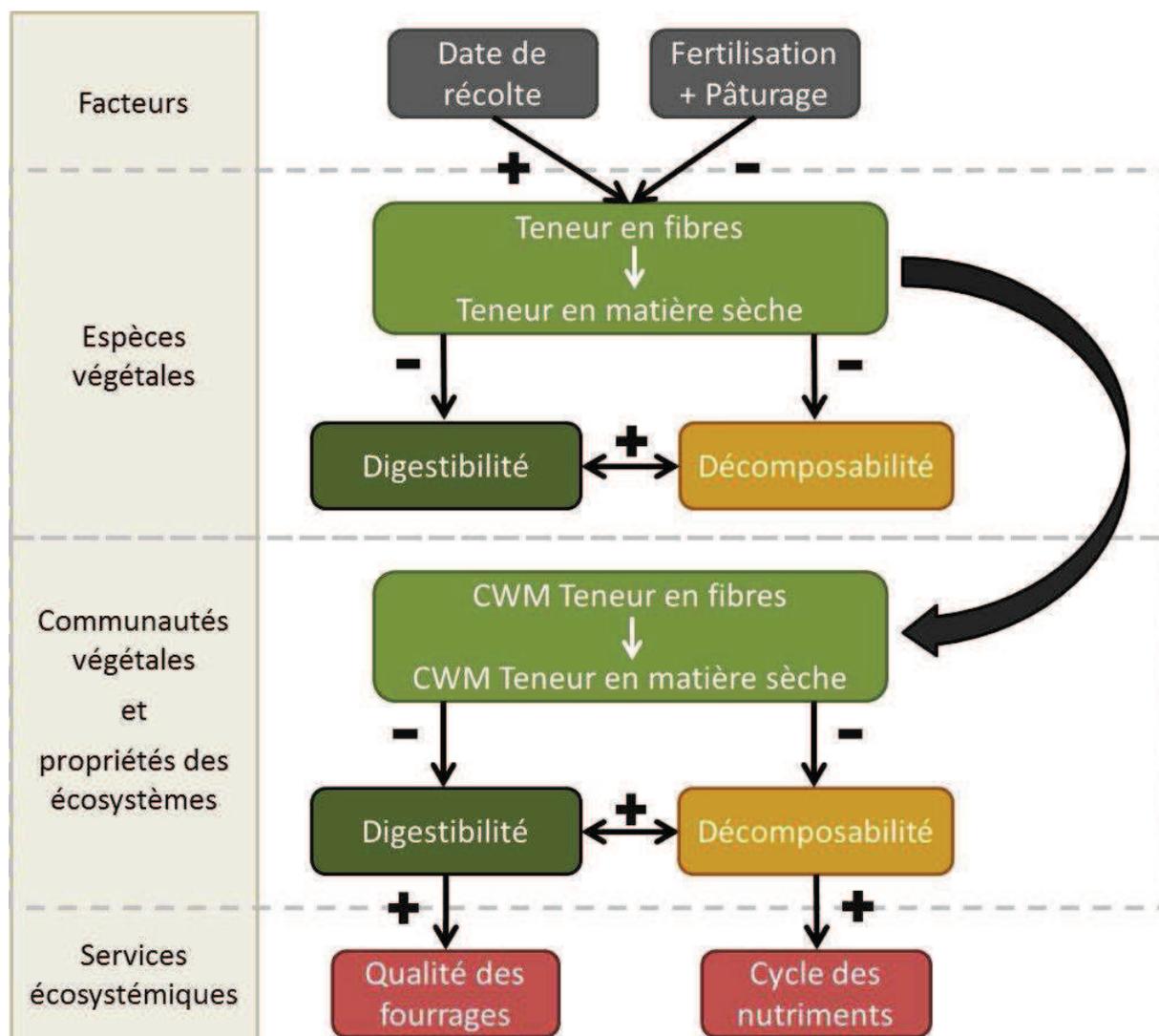


Figure 4. Récapitulatif des principaux résultats à travers les relations testées aux différentes échelles d'étude (à partir de la Fig. 5 de l'introduction).

La relation positive entre digestibilité et décomposabilité a été confirmée pour la seconde fois seulement à l'échelle de l'espèce, et pour la première fois à l'échelle des communautés par l'intermédiaire de traits fonctionnels (Fig. 4). Ainsi, les relations entre traits et propriétés des écosystèmes ont pu être étudiées au-delà de simples corrélations, par la détermination de leur pouvoir de prédiction. Nous avons montré que la teneur en fibres explique les changements de digestibilité et de décomposabilité des espèces dominantes de ces parcours, et en conséquence des communautés. Elle est fortement liée à la teneur en matière sèche des organes, qui est un bon prédicteur de la digestibilité et de la décomposabilité (Fig. 4). Comme les DMC foliaires permettent aussi bien que les DMC plante entière de prédire la digestibilité des communautés, la mesure de LDMC sur les espèces dominantes permettrait de transposer les relations observées au niveau des espèces à celui des communautés, et ainsi de prédire de façon fiable les propriétés des écosystèmes. De nombreuses études avaient été menées seulement au niveau spécifique afin d'établir des outils diagnostics de prairies riches en espèces. Nous avons franchi une étape supplémentaire en considérant les deux échelles et validant ainsi les relations trouvées au niveau des espèces à celui des communautés (Fig. 4). L'approche fonctionnelle de la diversité est donc pertinente pour étudier la réponse aux variations de niveau de fertilité et de pâturage de la qualité du fourrage et la décomposition des prairies permanentes riches en espèces.

Cette étude ouvre la voie à de futurs travaux intégrant d'autres traits afin de mieux caractériser la défense des plantes. Ils ont d'ailleurs été initiés avec la mesure de la résistance à la fracture des feuilles provenant du matériel vert, et prochainement de la litière. D'autres propriétés liées à la valeur d'usage des parcours devraient être déterminées afin de répondre au mieux aux services écosystémiques attendus par ces prairies (par exemple, maximisation de la quantité et de la qualité de la biomasse produite). Des comparaisons entre plusieurs mesures de qualité du fourrage (digestibilité, préférence alimentaire) sont engagées afin de tester si les espèces les plus digestibles sont également les plus attractives pour d'autres herbivores. En effet, dans les parcours, les plantes sont également soumises à d'autres organismes herbivores tels que les criquets pour le matériel vert, ou encore les détritivores comme la macrofaune du sol pour la litière. En poussant plus loin l'étude de la palatabilité des espèces, et sachant que la palatabilité d'une même espèce peut varier en fonction de l'organisme considéré, cette dernière pourrait être testée sur différents maillons des chaînes trophiques. Ce type d'approche multi-trophique a été engagé avec le projet CASCADE (EC2CO, financement CNRS-INSU) dans lequel s'inscrit ma thèse. L'hypothèse de ce projet repose sur l'idée que le continuum herbivore-plante-litière-organisme du sol permet de comprendre l'effet cascade de l'influence des herbivores sur la

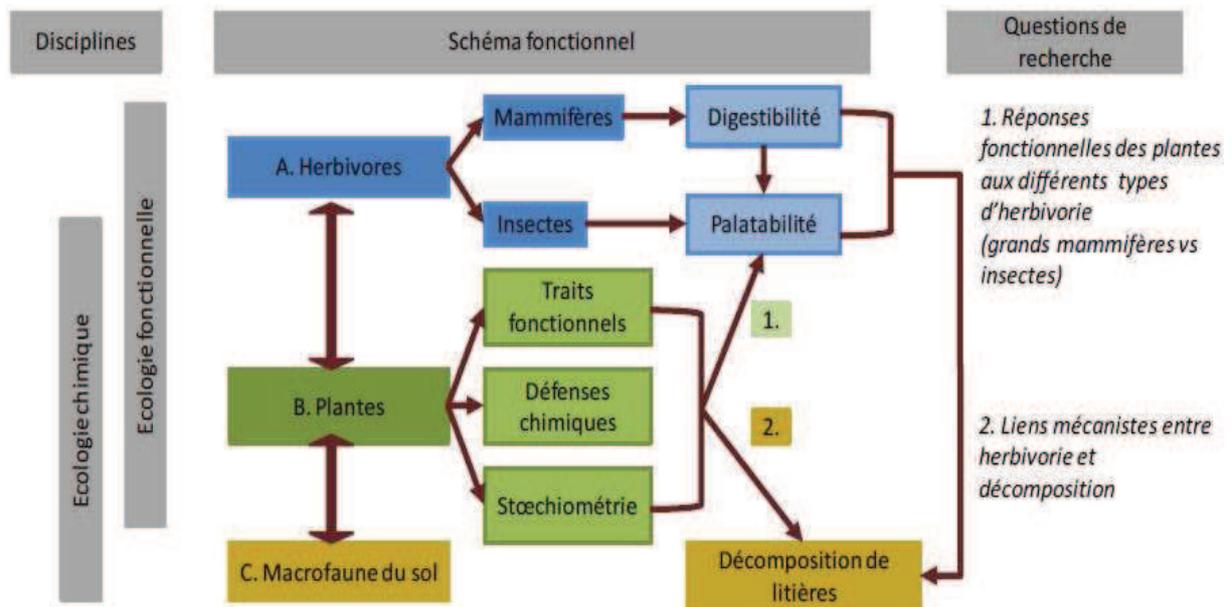


Figure 5. Représentation générale du schéma fonctionnel et des axes de travail du projet CASCADE. Issue du projet EC2CO.

dégradation de la matière organique par les détritivores (Fig. 5). La suite de ce travail consistera donc à comprendre les critères de sélection des consommateurs des plantes (brebis, criquet, diplopodes, micro-organismes), qui diffèrent entre ces différents groupes en lien avec des stœchiométries variées et donc des besoins différents. Des expérimentations en cafétéria ont été menées pour étudier les choix alimentaires de plusieurs espèces appartenant à la macrofaune du sol et comprendre leurs critères de sélection et l'impact des pratiques de gestion sur leurs préférences pour deux espèces végétales (*Bromopsis erecta* et *Potentilla tabernaemontani*). Les premiers résultats de cette expérimentation semblent révéler une attractivité de litières fortement dépendante de la présence des brebis : elle augmente les teneurs en nutriments des litières et l'attractivité de ces espèces pour la macrofaune du sol (Nahmani *et al. in prep.*). La famille botanique affecterait également les préférences alimentaires puisque les Poacées sont les espèces les moins consommées alors que les plus consommées par les décomposeurs présentent des teneurs en azote et phosphore élevées, associées à de fortes vitesses de décomposition. Ces résultats sont en adéquation avec nos mesures de digestibilité par les brebis et seraient à vérifier en ce qui concerne leur palatabilité. Une autre étude sera menée sur plusieurs espèces d'orthoptères, les principaux herbivores invertébrés rencontrés sur notre site d'étude, afin de comparer les résultats avec un autre type de consommateur de la même végétation. Les premiers résultats mettent en évidence des communautés d'orthoptères à biomasse et diversité élevée dans les parcours pâturés comparativement aux non pâturés, et dont la composition spécifique est très différente entre parcours. Le pâturage modifierait les communautés d'orthoptères, et en conséquence devrait affecter leurs choix alimentaires.

Ainsi, ces travaux ont permis d'extrapoler des résultats trouvés au niveau de l'espèce, à celui des communautés pour prédire la digestibilité et la décomposabilité, deux propriétés écosystémiques clefs des prairies permanentes. Ils mettent en perspective de nouvelles pistes de recherche afin d'améliorer la compréhension du fonctionnement de ces écosystèmes.

REFERENCES

- Adler PB, Milchunas DG, Lauenroth WK, Sala OE, Burke IC. 2004. Functional traits of graminoids in semi-arid steppes: a test of grazing histories. *Journal of Applied Ecology* 41:653–663.
- Aerts R. 1996. Nutrient resorption from senescing leaves of perennials: are there general patterns? *Journal of Ecology* 84:597–608.

- Al Haj Khaled R, Duru M, Decruyenaere V, Jouany C, Cruz P. 2006. Using leaf traits to rank native grasses according to their nutritive value. *Rangeland Ecological Management* 59:648–654.
- Andrés S, Giráldez JF, López S, Mantecón ÁR, Calleja A. 2005. Nutritive evaluation of herbage from permanent meadows by near-infrared reflectance spectroscopy: 1. Prediction of chemical composition and *in vitro* digestibility. *Journal of the Science of Food and Agriculture* 85:1564–1571.
- Andueza D, Cruz P, Farruggia A, Baumont R, Picard F, Michalet-Doreau B. 2010. Nutritive value of two meadows and relationships with some vegetation traits. *Grass and Forage Science* 65:325–334.
- Ansquer P, Duru M, Theau JP, Cruz P. 2009. Functional traits as indicators of fodder provision over a short time scale in species-rich grasslands. *Annals of Botany* 103:117–126.
- Asaadi AM, Yazdi AK. 2011. Phenological stage effects on forage quality of four forbs species. *Journal of Food, Agriculture and Environment* 9:380–384.
- Atis I, Konuskan O, Duru M, Gozubenli H, Yilmaz S. 2012. Effect of harvesting time on yield, composition and forage quality of some forage Sorghum cultivars. *International Journal of Agriculture & Biology* 14:879–886.
- Aufrère J, Graviou D, Demarquilly C, Perez JM, Andrieu J. 1996. Near infrared reflectance spectroscopy to predict energy value of compound feeds for swine and ruminants. *Animal Feed Science and Technology* 62:77–90.
- Aufrère J, Baumont R, Delaby L, Peccatte JR, Andrieu J, Andrieu JP, Dulphy JP. 2007. Prédiction de la digestibilité des fourrages par la méthode pepsine-cellulase. Le point sur les équations proposées. *INRA Productions Animales* 20:129–136.
- Bakker MA, Carreño-Rocabado G, Poorter L. 2011. Leaf economics traits predict litter decomposition of tropical plants and differ among land use types. *Functional Ecology* 25:473–483.
- Barkaoui K, Bernard-Verdier M, Navas ML. 2013. Questioning the reliability of the point intercept method for assessing community functional structure in low-productive and highly diverse mediterranean grasslands. *Folia Geobotanica* 48:393–414.
- Beni de Sousa F, Sleper DA, Belyea RL, Matches AG. 1982. Leaf tensile strength, “*in vitro*” digestibility and fiber component relationships in tall fescue. *Pesquisa Agropecuária Brasileira* 17:1497–1504.
- Bernard-Verdier M, Navas ML, Vellend M, Violle C, Fayolle A, Garnier E. 2012. Community assembly along a soil depth gradient: contrasting patterns of plant trait convergence and divergence in a Mediterranean rangeland. *Journal of Ecology* 100:1422–1433.
- Boege K, Marquis RJ. 2005. Facing herbivory as you grow up: the ontogeny of resistance in plants. *Trends in Ecology & Evolution* 20:441–448.
- Boever JL, Van Waes J, Cottyn BG, Boucque CV. 1994. The prediction of forage maize digestibility by near infrared reflection spectroscopy. *Netherlands Journal of Agricultural Science* 42:105–113.
- Bruinenberg MH, Valk H, Korevaar H, Struik PC. 2002. Factors affecting digestibility of temperate forages from seminatural grasslands: a review. *Grass and Forage Science* 57:292–301
- Buxton DR. 1996. Quality-related characteristics of forages as influenced by plant environment and agronomic factors. *Animal Feed Science and Technology* 59:37–49.

- Carrère P, Pontes L da S, Andueza D, Louault F, Rosseel D, Taini E, Pons B, Toillon S, Soussana JF. 2010. Evolution de la valeur nutritive de graminées prairiales au cours de leur cycle de développement. *Fourrages* 201:27–35.
- Chollet S, Rambal S, Fayolle A, Hubert D, Foulquié D, Garnier E. 2014. Combined effects of climate, resource availability, and plant traits on biomass produced in a Mediterranean rangeland. *Ecology* 95:737–748.
- Coq S, Souquet JM, Meudec E, Cheynier V, Hättenschwiler S. 2010. Interspecific variation in leaf litter tannins drives decomposition in a tropical rain forest of French Guiana. *Ecology* 91:2080–2091.
- Cornelissen JHC, Pérez-Harguindeguy N, Diaz S, Grime PJ, Marzano B, Cabido M, Vendramini F, Cerabolini B. 1999. Leaf structure and defence control litter decomposition rate across species and life forms in regional floras on two continents. *New Phytologist* 143:191–200.
- Cornelissen JHC, Quested HM, Gwynn-Jones D, Van Logtestijn RSP, De Beus MAH, Kondratchuk A, Callaghan TV, Aerts R. 2004. Leaf digestibility and litter decomposability are related in a wide range of subarctic plant species and types. *Functional Ecology* 18:779–786.
- Cornwell WK, Cornelissen JHC, Amatangelo K, Dorrepaal E, Eviner VT, Godoy O, Hobbie SE, Hoorens B, Kurokawa H, Pérez-Harguindeguy N, Quested HM, Santiago LS, Wardle DA, Wright IJ, Aerts R, Allison SD, van Bodegom P, Brovkin V, Chatain A, Callaghan TV, Díaz S, Garnier E, Gurvich DE, Kazakou E, Klein JA, Read J, Reich PB, Soudzilovskaia NA, Vaieretti MV, Westoby M. 2008. Plant species traits are the predominant control on litter decomposition rates within biomes worldwide. *Ecology Letters* 11:1065–1071.
- Cortez J, Garnier E, Pérez-Harguindeguy N, Debussche M, Gillon D. 2007. Plant traits, litter quality and decomposition in a Mediterranean old-field succession. *Plant and Soil* 296:19–34.
- Díaz S, Noy-Meir I, Cabido M. 2001. Can grazing response of herbaceous plants be predicted from simple vegetative traits? *Journal of Applied Ecology* 38:497–508.
- Díaz S, Cabido M. 2001. Vive la différence : plant functional diversity matters to ecosystem processes. *Trends in Ecology & Evolution* 16:646–655.
- Díaz S, Lavorel S, Chapin III FS, Tecco PA, Gurvich DE, Grigulis K. 2007a. Functional diversity - at the crossroads between ecosystem functioning and environmental filters. *Terrestrial Ecosystems in a Changing World*. Berlin Heidelberg: Springer-Verlag, 81–91.
- Díaz S, Lavorel S, De Bello F, Quétier F, Grigulis K, Robson MT. 2007b. Incorporating plant functional diversity effects in ecosystem service assessments. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 104:20684–20689.
- Duru M. 1997. Leaf and stem *in vitro* digestibility for grasses and dicotyledons of meadow plant communities in spring. *Journal of the Science of Food and Agriculture* 74:175–185.
- Duru M, Cruz P, Magda D. 2004. Using plant traits to compare sward structure and composition of grass species across environmental gradients. *Applied Vegetation Science* 7:11–18.
- Duru M, Cruz P, Jouany C, Theau JP. 2010. Herb'type: Un nouvel outil pour évaluer les services de production fournis par les prairies permanentes. *Productions Animales* 23:319–332.

- Duru M, Jouany C, Le Roux X, Navas ML, Cruz P. 2014. From a conceptual framework to an operational approach for managing grassland functional diversity to obtain targeted ecosystem services: Case studies from French mountains. *Renewable Agriculture and Food Systems* 29:239–254.
- Foley WJ, Lawler I. 1998. Ecological applications of near infrared reflectance spectroscopy - a tool for rapid , cost-effective prediction of the composition of plant and animal tissues and aspects of animal performance. *Oecologia* 116:293–305.
- Fortunel C, Garnier E, Joffre R, Kazakou E, Quested H, Grigulis K. 2009. Leaf traits capture the effects of land use changes and climate on litter decomposability of grasslands across Europe. *Ecology* 90:598–611.
- Freschet GT, Cornelissen JHC, van Logtestijn RSP, Aerts R. 2010. Evidence of the “plant economics spectrum” in a subarctic flora. *Journal of Ecology* 98:362–373.
- Garcia F, Carrere P, Soussana JF, Baumont R. 2003. How do severity and frequency of grazing affect sward characteristics and the choices of sheep during the grazing season? *Grass and Forage Science* 58:138–150.
- Gardarin A, Garnier E, Carrère P, Cruz P, Andueza D, Bonis A, Colace MP, Dumont B, Duru M, Farruggia A, Gaucherand S, Grigulis K, Kernéis É, Lavorel S, Louault F, Loucougaray G, Mesléard F, Yavercovski N, Kazakou E. 2014. Plant trait-digestibility relationships across management and climate gradients in permanent grasslands. *Journal of Applied Ecology* 51:1207–1217.
- Garnier E, Cortez J, Billès G, Navas ML, Roumet C, Debussche M, Laurent G, Blanchard A, Aubry D, Bellmann A, Neill C, Toussaint JP. 2004. Plant functional markers capture ecosystem properties during secondary succession. *Ecology* 85:2630–2637.
- Garnier E, Navas ML, Grigulis K. 2016. *Plant functional diversity. Organism traits, community structure, and ecosystem properties*. Oxford: Oxford University Press.
- Gartner TB, Cardon ZG. 2004. Decomposition dynamics in mixed-species leaf litter. *Oikos* 104:230–246.
- Givens DI, Owen E, Axford RFE, Omed HM. 2000. *Forage evaluation in ruminant nutrition*. Wallingford, UK: CAB International.
- Grigulis K, Lavorel S, Krainer U, Legay N, Baxendale C, Dumont M, Kastl E, Arnoldi C, Bardgett RD, 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* 101:47–57.
- Grime JP, Anderson JM. 1986. Environmental controls over organism activity. In: *Forest ecosystems in Alaskan taiga: a synthesis of structure and function*. Berlin: Springer, 89–95.
- Grime PJ, Cornelissen JHC, Thompson K, Hodgson JG. 1996. Evidence of a causal connection between anti-herbivore defence and the decomposition rate of leaves. *Oikos* 77:489–494.
- Groot JCJ, Neuteboom JH. 1997. Composition and digestibility during ageing of italian ryegrass leaves of consecutive insertion levels. *Journal of the Science of Food and Agriculture* 75:227–236.
- Hassoun P, Autran P, Foulquié D, Bouix J, Bocquier F. 2007. Valeur alimentaire des parcours de Causse steppique du Larzac par les ovins viande. *Rencontres autour des Recherches sur les Ruminants* 14:245.
- Hättenschwiler S, Vitousek PM. 2000. The role of polyphenols in terrestrial in ecosystem nutrient cycling. *Trends in Ecology & Evolution* 15:238–243.

- Hättenschwiler S, Gasser P. 2005. Soil animals alter plant litter diversity effects on decomposition. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 102:1519–1524.
- Herms DA, Mattson WJ. 1992. The dilemma of plants: to grow or defend. *The Quarterly Review of Biology* 67:283–335.
- Joffre R, Gillon D, Dardenne P, Agneessens R, Biston R. 1992. The use of near-infrared reflectance spectroscopy in litter decomposition studies. *Annales des Sciences Forestieres* 49:481–488.
- Jung HJG, Allen MS. 1995. Characteristics of plant cell walls affecting intake and digestibility of forages by ruminants. *Journal of Animal Science* 73:2774–2790.
- Jung H. 2012. Forage digestibility: the intersection of cell wall lignification and plant tissue anatomy. *Florida Ruminant Nutrition Symposia*:162–174.
- Karn JF, Berdahl JD, Frank AB. 2006. Nutritive quality of four perennial grasses as affected by species, cultivar, maturity, and plant tissue. *Agronomy Journal* 98:1400–1409.
- Kazakou E, Vile D, Shipley B, Gallet C, Garnier E. 2006. Co-variations in litter decomposition, leaf traits and plant growth in species from a Mediterranean old-field succession. *Functional Ecology* 20:21–30.
- Kazakou E, Violle C, Roumet C, Pintor C, Gimenez O, Garnier E. 2009. Litter quality and decomposability of species from a Mediterranean succession depend on leaf traits but not on nitrogen supply. *Annals of botany* 104:1151–1161.
- Kurokawa H, Peltzer DA, Wardle DA. 2010. Plant traits, leaf palatability and litter decomposability for co-occurring woody species differing in invasion status and nitrogen fixation ability. *Functional Ecology* 24:513–523.
- Laliberté E, Tylianakis JM. 2012. Cascading effects of long-term land-use changes on plant traits and ecosystem functioning. *Ecology* 93:145–155.
- Lavorel S, Garnier E. 2002. Predicting changes in community composition and ecosystem functioning from plant traits: revisiting the Holy Grail. *Functional Ecology* 16:545–556.
- Lavorel S, Grigulis K. 2012. How fundamental plant functional trait relationships scale-up to trade-offs and synergies in ecosystem services. *Journal of Ecology* 100:128–140.
- Makkonen M, Berg MP, Handa IT, Hättenschwiler S, van Ruijven J, van Bodegom PM, Aerts R. 2012. Highly consistent effects of plant litter identity and functional traits on decomposition across a latitudinal gradient. *Ecology Letters* 15:1033–1041.
- Melillo JM, Aber JD, Muratore JF. 1982. Nitrogen and lignin control of hardwood leaf litter decomposition dynamics. *Ecology* 63:621–626.
- Michaud A, Andueza D, Picard F, Plantureux S, Baumont R. 2012. Seasonal dynamics of biomass production and herbage quality of three grasslands with contrasting functional compositions. *Grass and Forage Science* 67:64–76.
- Mládek J, Mládková P, Hejcmanová P, Dvorský M, Pavlů V, De Bello F, Duchoslav M, Hejcman M, Pakeman RJ. 2013. Plant trait assembly affects superiority of grazer's foraging strategies in species-rich grasslands. *PLoS ONE* 8:e69800.
- Mokany K, Ash J, Roxburgh S. 2008. Functional identity is more important than diversity in influencing ecosystem processes in a temperate native grassland. *Journal of Ecology* 96:884–893.
- Mouillot D, Villéger S, Scherer-Lorenzen M, Mason NWH. 2011. Functional structure of biological communities predicts ecosystem multifunctionality. *PLoS ONE* 6:e17476.
- Naeth MA, Chanasyk DS, Rothwell RL, Bailey AW. 1991. Grazing impacts on soil water in mixed prairie and fescue grassland ecosystems of Alberta. *Canadian Journal of Soil Science* 71:313–325.

- Nahmani J¹, Coq S¹, Fromin N, Kazakou E, ¹=Co-first. The interactions between soil fauna and microorganisms in response to intra and interspecific variation in litter quality. *in preparation*.
- Onoda Y, Westoby M, Adler PB, Choong AMF, Clissold FJ, Cornelissen JHC, Díaz S, Dominy NJ, Elgart A, Enrico L, Fine PVA, Howard JJ, Jalili A, Kitajima K, Kurokawa H, McArthur C, Lucas PW, Markesteijn L, Pérez-Harguindeguy N, Poorter L, Richards L, Santiago LS, Sosinski EE, Van Bael SA, Warton DI, Wright IJ, Wright SJ, Yamashita N. 2011. Global patterns of leaf mechanical properties. *Ecology letters* 14:301–312.
- Pakeman RJ, Eastwood A, Scobie A. 2011. Leaf dry matter content as a predictor of grassland litter decomposition: a test of the “mass ratio hypothesis.” *Plant and Soil* 342:49–57.
- Pérez Corona EM, Vázquez-de-Aldana BR, García-Criado B, García-Ciudad A. 1998. Variations in nutritional quality and biomass production of semiarid grasslands. *Journal of Rangeland Management* 51:570–576.
- Pérez-Harguindeguy N, Diaz S, Cornelissen JHC, Vendramini F, Cabido M, Castellanos A. 2000. Chemistry and toughness predict leaf litter decomposition rates over a wide spectrum of functional types and taxa in central Argentina. *Plant and Soil* 218:21–30.
- Pontes L da S, Soussana JF, Louault F, Andueza D, Carrère P. 2007. Leaf traits affect the above-ground productivity and quality of pasture grasses. *Functional Ecology* 21:844–853.
- Pritchard GI, Folkins LP, Pigden WJ. 1963. The *in vitro* digestibility of whole grasses and their parts at progressive stages of maturity. *Canadian Journal of Plant Science* 43:79–87.
- Quested H, Eriksson O, Fortunel C, Garnier E. 2007. Plant traits relate to whole-community litter quality and decomposition following land use change. *Functional Ecology* 21:1016–1026.
- Quétier F, Lavorel S, Thuiller W, Davies I. 2007. Plant-trait-based modeling assessment of ecosystem-service sensitivity to land-use change. *Ecological Applications* 17:2377–2386.
- Stuth J, Jama A, Tolleson D. 2003. Direct and indirect means of predicting forage quality through near infrared reflectance spectroscopy. *Field Crops Research* 84:45–56.
- Tardif A, Shipley B. 2013. Using the biomass-ratio and idiosyncratic hypotheses to predict mixed-species litter decomposition. *Annals of botany* 111:135–141.
- Tardif A, Shipley B, Bloor JMG, Soussana JF. 2014. Can the biomass-ratio hypothesis predict mixed-species litter decomposition along a climatic gradient? *Annals of botany* 113:843–850.
- Terry RA, Tilley JMA. 1964. The digestibility of the leaves and stems of perennial ryegrass, cocksfoot, timothy, tall fescue, lucerne and sainfoin, as measured by an *in vitro* procedure. *Grass and Forage Science* 19:363–373.
- Vázquez-de-Aldana BR, García-Ciudad A, Pérez-Corona ME, García-Criado B. 2000. Nutritional quality of semi-arid grassland in western Spain over a 10-year period: Changes in chemical composition of grasses, legumes and forbs. *Grass and Forage Science* 55:209–220.
- Vázquez-de-Aldana BR, García-Ciudad A, García-Criado B. 2008. Interannual variations of aboveground biomass and nutritional quality of Mediterranean grasslands in Western Spain over a 20-year period. *Australian Journal of Agricultural Research* 59:769–779.

-
- Violle C, Choler P, Borgy B, Garnier E, Amiaud B, Debarros G, Diquelou S, Gachet S, Jolivet C, Kattge J, Lavorel S, Lemauviel-Lavenant S, Loranger J, Mikolajczak A, Munoz F, Olivier J, Viovy N. 2015. Vegetation ecology meets ecosystem science: permanent grasslands as a functional biogeography case study. *Science of The Total Environment* 534:43–51.
- Wardle DA, Bardgett RD, Klironomos JN, Setälä H, van der Putten WH, Wall DH. 2004. Ecological linkages between aboveground and belowground biota. *Science* 304:1629–1633.
- White TA, Barker DJ, Moore KJ. 2004. Vegetation diversity, growth, quality and decomposition in managed grasslands. *Agriculture, Ecosystems & Environment* 101:73–84.
- Wright IJ, Reich PB, Westoby M, Ackerly DD, Baruch Z, Bongers F, Cavender-Bares J, Chapin T, Cornelissen JHC, Diemer M, Flexas J, Garnier E, Groom PK, Gulias J, Hikosaka K, Lamont BB, Lee T, Lee W, Lusk C, Midgley JJ, Navas ML, Niinemets U, Oleksyn J, Osada N, Poorter H, Poot P, Prior L, Pyankov VI, Roumet C, Thomas SC, Tjoelker MG, Veneklaas EJ, Villar R. 2004. The worldwide leaf economics spectrum. *Nature* 428:821–827.

ANNEXE



Variations interannuelles de la qualité du fourrage

Cette partie du travail de thèse a fait l'objet d'une communication à un colloque national :

Bumb I, Garnier E, Hassoun P, Bastianelli D, Bonnal L, Kazakou E. 2014. Variation temporelle de la qualité du fourrage de parcours du Larzac sous l'impact de pratiques de gestion et du climat : lien avec les traits fonctionnels. *ECOVEG10, Lyon, France, 9-11 avril 2014.*

RESUME

Les prairies permanentes sont porteuses à la fois de services écologiques et agronomiques. Certains facteurs peuvent affecter la structure fonctionnelle de ces communautés et donc la fourniture de ces services. C'est le cas de facteurs environnementaux, mais aussi de facteurs sur lesquels l'agriculteur peut intervenir comme le type d'exploitation (fauche, pâturage) et la fertilisation. Nous proposons d'utiliser une approche fonctionnelle, fondée sur le concept de trait, afin de comprendre l'effet de pratiques de gestion sur la qualité du fourrage (digestibilité, teneur en fibres) de prairies permanentes du Larzac. Le site d'étude est soumis au pâturage ovin, associé ou non à de la fertilisation. Cette étude s'est appuyée sur un suivi de long terme : plusieurs fois par an et durant huit années (entre 1996 et 2003), des mesures de la qualité du fourrage ont été effectuées. L'abondance des espèces a été déterminée chaque année et les traits des espèces dominantes ont été mesurés en 2007. Ces données ont permis de calculer les traits moyens de ces communautés (CWM) et de reconstituer leurs changements au cours du temps. Nos résultats ont montré que (i) la qualité du fourrage était stable durant les huit années d'études ; (ii) les pratiques de gestion ont influencé la qualité du fourrage, mais aucun effet du climat n'a été détecté ; (iii) les différences de qualité du fourrage ont pu être reliées à la structure fonctionnelle des communautés, en particulier la teneur en azote et la teneur en matière sèche des feuilles.

MOTS CLEFS : digestibilité, fertilisation, pâturage, qualité du fourrage, trait fonctionnel, variation temporelle

INTRODUCTION

Les prairies de parcours sont porteuses de différents services tels que l’approvisionnement en fourrage, qui peut être estimé par la quantité et la qualité de la biomasse produite (Lemaire *et al.* 2011). Des facteurs abiotiques comme le climat, ou liés aux activités humaines comme les pratiques de gestion, jouent un rôle de filtre : ils sélectionnent les espèces capables de se maintenir dans des conditions données, et affectent en conséquence la composition fonctionnelle et les propriétés écosystémiques associées à ces services (Chapin *et al.* 2002). Peu d’études se sont intéressées aux variations interannuelles de la production de biomasse et de sa qualité, sous l’effet de plusieurs facteurs (Vázquez-de-Aldana *et al.* 2000, 2008; Chollet *et al.* 2014). Cette étude a pour objectif de mieux comprendre la réponse de la digestibilité du fourrage produit dans des parcours riches en espèces, pour lesquels on connaît mal les déterminants de la valeur nutritive (Duru *et al.* 2008).

Une approche fondée sur le concept de traits (*sensu* Violle *et al.* 2007) peut être utilisée pour évaluer l’effet de ces facteurs sur la composition des communautés végétales et la qualité du fourrage produit (Garnier et Navas 2012). L’hypothèse de dominance (Grime 1998) selon laquelle les traits des espèces dominantes influencent plus les propriétés écosystémiques a été vérifiée pour la digestibilité (Andueza *et al.* 2010; Lavorel et Grigulis 2012; Gardarin *et al.* 2014). Des relations entre la digestibilité et traits ont déjà été mises en évidence à l’échelle des communautés, notamment une relation négative avec la teneur en matière sèche (Ansquer *et al.* 2009; Andueza *et al.* 2010; Gardarin *et al.* 2014) et positive avec la teneur en azote (Lavorel et Grigulis 2012; Gardarin *et al.* 2014). Cependant, aucun suivi temporel entre mesure de qualité et de trait n’a pu être établi au cours du temps (mais voir Chollet *et al.* 2014 pour la production de biomasse).

Le premier objectif de cette étude était de comprendre la réponse des communautés végétales aux facteurs climatiques et de gestion, et dans un second temps d’expliquer les variations interannuelles de qualité du fourrage le climat ou l’approche fonctionnelle. Nous avons fait l’hypothèse que (i) les pratiques de gestion affecteraient la qualité du fourrage produit au cours du temps, et notamment que les parcours plus intensément gérés (fertilisé et pâturé) présenteraient une qualité supérieure ; (ii) les variations interannuelles de qualité fourragère seraient expliquées à la fois par des variables climatiques comme les températures ou les précipitations, et par certains traits comme la teneur en matière sèche et la teneur en azote. Une approche diachronique a été menée sur huit années, portant

sur la digestibilité et d'autres composantes de qualité fourragère de prairies permanentes riches en espèces, soumises à deux types de gestion.

MATERIEL ET METHODES

Site d'étude

Le site d'étude est localisé en Aveyron, sur le Causse du Larzac. Des parcours soumis à plusieurs pratiques de gestion ont été étudiés : l'un des parcours consiste en un pâturage intensif parcouru par des brebis au printemps associé à de la fertilisation depuis 1978 (nommé "G+F+") alors que le second consiste en un pâturage modéré et sans fertilisation (nommé "G+F-"). Nous nous sommes plus spécifiquement intéressés à la végétation provenant de deux parcs représentatifs du traitement G+F+ et deux parcs du traitement G+F-.

Données climatiques

Les données climatiques proviennent d'une station météorologique présente sur le site d'étude. Nous avons considéré les données de précipitations cumulées et de températures moyennes mensuelles pour les mois d'avril et mai, qui précèdent la date de récolte de la végétation (cf. Chollet *et al.* 2014), entre 1996 et 2003.

Relevés botaniques

Des relevés floristiques ont été réalisés régulièrement depuis 1978 par Daniel Hubert sur le domaine de la Fage selon la méthode du transect en points contacts : tous les 10 cm le long du transect, une tige verticale était positionnée et toutes les espèces en contact avec elle étaient notées. Dans le traitement G+F+, la composition spécifique a été évaluée chaque année en utilisant 15 transects permanents de 5 m (jusqu'en 2005) alors que dans le traitement pâturé, elle a été évaluée sur 11 transects permanents de 10 m (jusqu'en 2004).

Mesures de la qualité du fourrage

Afin de déterminer la qualité du fourrage, des surfaces de 1 m² ont été récoltées sur les différents parcs retenus. Les récoltes ont eu lieu à différentes dates au cours l'année entre

1996 et 2003. Le matériel récolté a ensuite été analysé chimiquement afin d'évaluer la qualité du fourrage : la digestibilité de la matière sèche a été estimée par la méthode *in vitro* pepsine cellulase (Aufrère *et al.* 2007), et la teneur en fibres par la méthode Van Soest (Van Soest *et al.* 1991) pour chaque parc. Ces récoltes ont eu lieu plusieurs fois par mois sur différents parcs entre avril et décembre pour le parcours G+F+ et entre mai et décembre pour le parcours G+F-. L'ensemble de ces données proviennent d'un travail en collaboration avec l'INRA et le CIRAD de Montpellier.

Mesures de traits et reconstitution temporelle

Certains traits des espèces les plus abondantes de chaque parcours ont été mesurées en 2007 selon des protocoles de mesures standardisés (Pérez-Harguindeguy *et al.* 2013) : la teneur en matière sèche des feuilles (LDMC) et la teneur en azote des feuilles (LNC).

Nous avons calculé les moyennes pondérées des communautés (CWM : Garnier *et al.* 2004) pour chaque type de parcours : la valeur de trait $trait_i$, de l'espèce i a été pondérée par son abondance relative p_i obtenue à partir des relevés botaniques.

$$CWM_{trait_i} = \sum_{i=1}^s p_i \times trait_i$$

Le calcul des CWM a été effectué huit fois afin d'obtenir une valeur pour chaque année entre 1996 et 2003 en faisant varier la proportion d'espèces rencontrées chaque année dans les parcours. Nous avons ainsi obtenu l'évolution des CWM entre 1996 à 2003, afin de les mettre en relation avec les valeurs de qualité de végétation mesurées pour la même année. Ce calcul est fait sous l'hypothèse que la valeur de trait d'une espèce reste constante au cours du temps.

Analyses statistiques

Afin de comparer la variation intra-annuelle de qualité du fourrage pour chaque année entre 1996 et 2003, les données de digestibilité ont été transformées en valeur absolue (%) par rapport à la valeur maximale mesurée pour chacune des années. Aucune analyse statistique n'a pour le moment été menée pour tester l'effet de l'année ou du mois sur les variations observées, mais des tendances générales ont été présentées.

La variation interannuelle de la digestibilité et de la teneur en fibres a été analysée en utilisant uniquement les mesures des mois de mai, provenant de deux parcs pour chaque parcours. Des modèles linéaires mixtes ont été utilisés pour expliquer cette variation de

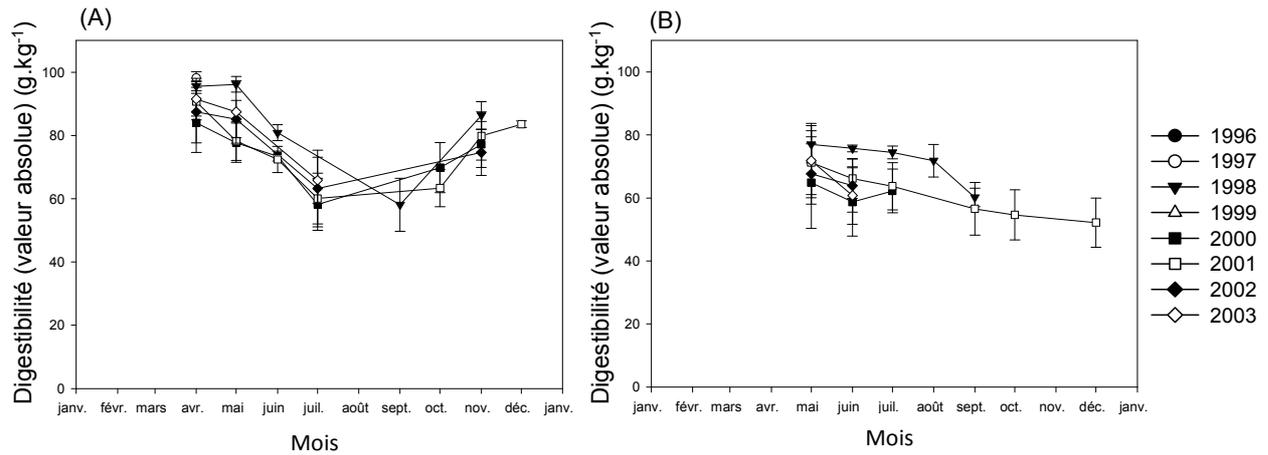


Figure 1. Variation intra-annuelle de la digestibilité mesurée chaque année entre 1996 et 2003 pour (A) le parcours G+F+ et (B) le parcours G+F-.

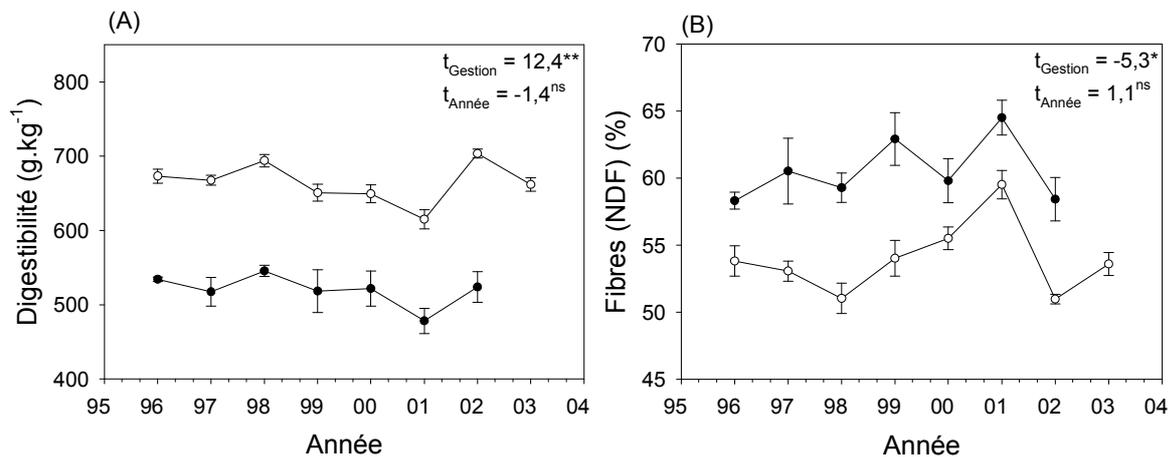


Figure 2. Variation interannuelle de la qualité du fourrage de communautés végétales pour (A) la digestibilité de la matière sèche et (B) la teneur en fibres (NDF) entre les années 1996 et 2003. Le traitement G+F+ est représenté en blanc et le traitement G+F- en noir. Les statistiques provenant de modèles linéaires mixtes à deux facteurs (gestion et année) sont notées sur la figure. Les barres d'erreurs correspondent aux erreurs standards.

qualité du fourrage. Les pratiques de gestion et l'année ont été définies comme effets fixes alors que le parc a été considéré comme un effet aléatoire. Si un effet de l'année était détecté, une corrélation entre la digestibilité et les années était testée pour déterminer la présence éventuelle d'un sens à cette variation (augmentation, diminution, stabilité).

Les effets de l'année et de la gestion n'ont pas pu être testés étant donné la faible quantité de relevés botaniques dans les deux parcours pour le calcul des CWM, et donc la faible quantité de répétitions. Des tendances ont tout de même été étudiées et mises en relation avec les variations de la qualité fourragère.

RESULTATS

Variation intra-annuelle de la qualité du fourrage

La qualité du matériel végétal varie au cours du temps de façon similaire pour chacune des années, de 1996 à 2003 (Fig. 1). Les communautés présentent une digestibilité élevée au début du printemps, à la fois pour les parcours G+F+ (Fig. 1A) et G+F- (Fig. 1B). La digestibilité diminue au cours de la saison pour atteindre une valeur minimale en été dans le parcours G+F+ (Fig. 1A), alors que cette baisse s'est poursuivie pour le parcours G+F- durant toute l'année pour atteindre une valeur minimale en hiver (Fig. 1B). En revanche, la digestibilité du parcours G+F+ montre une augmentation à l'automne, pour atteindre une valeur intermédiaire à celle des digestibilités mesurées au printemps et en été (Fig. 1A). Les tendances inverses sont constatées pour la teneur en fibres, qui présente, dans le parcours G+F+, les valeurs les plus basses au printemps et à l'automne et les plus hautes en été alors que la teneur en fibres du parcours G+F- augmente régulièrement au cours de l'année (résultats non présentés).

Variation interannuelle de la qualité du fourrage

Les parcelles fertilisées ont montré une digestibilité supérieure (Fig. 2A) et des teneurs en fibres plus faibles (Fig. 2B) que les prairies non fertilisées. La qualité du fourrage produit était donc supérieure dans les prairies fertilisées et pâturées. Une forte corrélation négative entre ces deux mesures de qualité a été trouvée ($r_{\text{spearman}} = -0.85^{***}$). En revanche, aucun effet significatif de l'année n'a été trouvé sur ces deux composantes de la qualité des fourrages (Fig. 2).

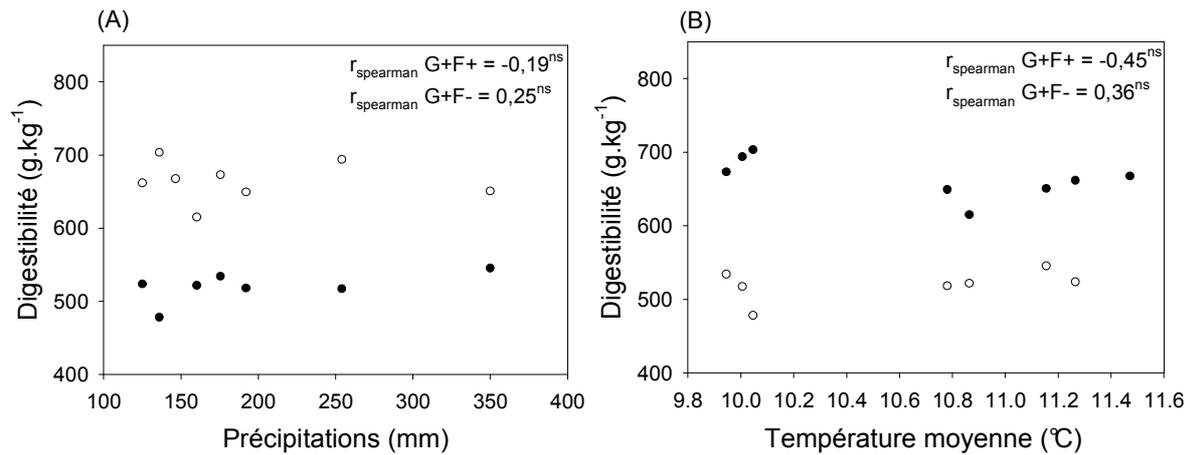


Figure 3. Relations entre la digestibilité de la matière sèche et des variables climatiques de 1996 à 2003 : (A) précipitations cumulées des mois de d'avril et mai, (B) températures moyennes pour les mois d'avril et mai. Les coefficients de corrélation provenant de tests de Spearman sont notés sur la figure.

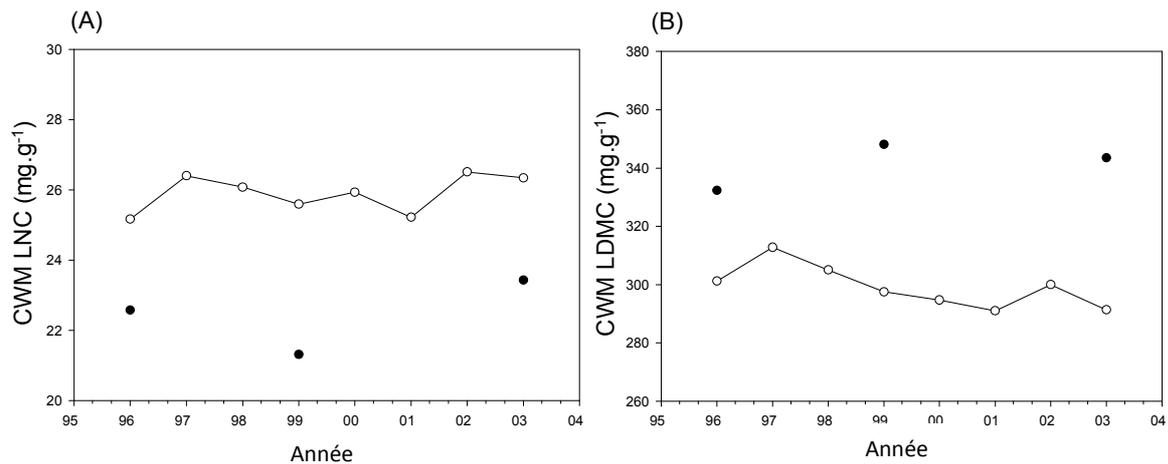


Figure 4. Variation interannuelle des moyennes pondérées sur la communauté (CWM) (A) de la teneur en azote de feuilles (LNC), et (B) de la teneur en matière sèche des feuilles (LDMC) entre les années 1996 et 2003.

Effet du climat sur la qualité du fourrage

Le climat n'a pas affecté la qualité de la végétation présente dans les deux types de gestion : la digestibilité de la matière sèche mesurée au pic de biomasse n'était reliée ni aux précipitations cumulées des mois d'avril et mai (Fig. 3A), ni aux températures moyennes d'avril et mai (Fig. 3B). Ces résultats ont également été trouvés pour la teneur en fibres (non représentés ici).

Lien entre qualité du fourrage et traits

En raison du faible nombre de CWM estimés au sein d'un même parcours (un par parc) et de l'absence de relevés botaniques répétés entre les années au sein du parcours G+F-, l'effet de la gestion et de l'année n'ont pu être testé. Nous avons tout de même observé des tendances à l'effet de ces deux facteurs. Les CWM LNC du parcours G+F+ sont supérieures à celles du parcours G+F- (Fig. 4A), et à l'inverse les CWM LDMC du parcours G+F+ sont inférieures à celles du parcours G+F- (Fig. 4B). Les CWM sont restées relativement stables au cours de la période étudiée (Fig. 4).

Pour les mêmes raisons et en l'absence d'une quantité suffisante de données, les relations entre qualité du fourrage et traits n'ont pas pu être testées. Nous avons tout de même dégagé des tendances similaires à l'effet des deux facteurs étudiés : un effet de la gestion et une absence d'effet de l'année à la fois pour les composantes de qualité du fourrage et les traits. Ceci suggère une relation entre la structure fonctionnelle et la qualité du fourrage dans les parcours étudiés.

DISCUSSION

Effet des pratiques de gestion sur la composition spécifique et fonctionnelle des communautés

En accord avec nos hypothèses, les pratiques de gestion ont affecté fortement la qualité du fourrage. Le pâturage associé à la fertilisation a induit un fourrage de qualité supérieure à celle de parcours uniquement pâturés. Cette réponse pourrait être liée aux changements de la composition fonctionnelle des communautés. La fertilisation serait responsable de la sélection d'espèces exploitatrices des ressources, caractérisées par des LNC élevées (Cruz *et al.* 2002; Lavorel et Garnier 2002). Les communautés présentent donc

de plus fortes teneurs en N, et de plus faibles teneurs en fibres, améliorant ainsi la qualité du fourrage produit (Lavorel et Grigulis 2012). Cet effet serait accentué par un pâturage plus intensif dans les parcours G+F+, les brebis sélectionneraient moins les espèces consommées, et ce sont les espèces exploitatrices qui auraient l'avantage pour recoloniser ces milieux (Westoby 1999). A l'inverse, les parcours non fertilisés seraient dominés par des espèces à stratégie de conservation des ressources, caractérisées par des LDMC plus élevées (Cruz *et al.* 2002; Lavorel et Garnier 2002), associées à de fortes teneurs en fibres telles que la cellulose, la lignine, qui sont des composants du fourrage moins digestibles (Coley 1988; Duru 2003). Le pâturage moins intensif dans ces parcours induirait un pâturage sélectif et donc une plus faible proportion d'espèces exploitatrices au profit d'espèces plus conservatrices.

Evolution temporelle de la qualité du fourrage

La qualité du fourrage a présenté une variation intra-annuelle différente entre les deux parcours à la fois pour la digestibilité et la teneur en fibres, dont les évolutions saisonnières semblent liées. Cette variation serait due à la phénologie des plantes (Valente *et al.* 1991; Jung et Allen 1995; Rodrigues *et al.* 2007) qui engendre des modifications dans la proportion des organes, et donc de digestibilité (Bruinenberg *et al.* 2002) : une digestibilité élevée pendant les stades végétatifs qui diminue passé un stade de maturité (Duru *et al.* 1995, 1998; Bruinenberg *et al.* 2002) avec l'augmentation de la proportion en tiges, plus riches en tissus structuraux faiblement digestibles (Duru *et al.* 2000). Cette baisse serait également expliquée par le vieillissement des tissus (Groot *et al.* 1999; Duru *et al.* 2008) qui engendre une diminution de la digestibilité du compartiment structural en particulier avec le processus de lignification (Duru et Ducrocq 2002) pour l'ensemble des organes. En été, la végétation serait présente majoritairement sous forme de litière avec l'effet de la sécheresse estivale, expliquant la digestibilité minimale rencontrée à cette saison de l'année. Puis, les précipitations automnales, associées à la fertilisation du parcours G+F+ fourniraient les ressources nécessaires à la reprise de croissance de la végétation et donc à la formation d'un tissu jeune plus digestible.

La qualité de la végétation est restée stable au cours du temps alors que nous nous attendions à une augmentation de la qualité dans les parcours G+F+. Le départ de la fertilisation ayant commencé en 1978, l'augmentation de la qualité est probablement intervenue durant les premières années qui ont suivi. Ceci aurait probablement pu être détecté si les données avaient été collectées à une période plus précoce, au moment où la composition spécifique des communautés a fortement varié. Les faibles variations observées

sur la période 1996 à 2003 correspondent donc apparemment à un palier pour la qualité du fourrage.

Les variations interannuelles du climat n'ont pas affecté la qualité du fourrage produit au cours des huit années étudiées. Ces variations ne sont cependant pas négligeables, puisque la gamme de précipitations s'étale de 150 à 350 mm, et des différences de températures de 1,5°C ont été observées. L'effet du climat serait donc plus faible que celui des pratiques de gestion, responsables des modifications de la structure fonctionnelle de ces communautés de parcours.

CONCLUSION

Les pratiques de gestion auraient donc un effet supérieur à celui du climat sur la qualité de la végétation, en affectant la composition fonctionnelle des communautés végétales, et notamment leur teneur en azote, qui est le trait le plus lié à la qualité du fourrage. Cependant, la réponse de la végétation aux modes de gestion a été étudiée à une seule date de l'année (pic de biomasse en mai), il serait donc important de comparer la réponse à d'autres saisons, d'autant plus que les deux types de parcours semblent présenter des variations intra-annuelles différentes.

REFERENCES

- Andueza D, Cruz P, Farruggia A, Baumont R, Picard F, Michalet-Doreau B. 2010. Nutritive value of two meadows and relationships with some vegetation traits. *Grass and Forage Science* 65:325–334.
- Ansquer P, Duru M, Theau JP, Cruz P. 2009. Functional traits as indicators of fodder provision over a short time scale in species-rich grasslands. *Annals of Botany* 103:117–126.
- Aufrère J, Baumont R, Delaby L, Peccatte JR, Andrieu J, Andrieu JP, Dulphy JP. 2007. Prédiction de la digestibilité des fourrages par la méthode pepsine-cellulase. Le point sur les équations proposées. *INRA Productions Animales* 20:129–136.
- Bruinenberg MH, Valk H, Korevaar H, Struik PC. 2002. Factors affecting digestibility of temperate forages from seminatural grasslands: a review. *Grass and Forage Science* 57:292–301.
- Chapin III FS, Matson PA, Mooney HA. 2002. *Principles of Terrestrial Ecosystem Ecology*. New York, New York, USA.
- Chollet S, Rambal S, Fayolle A, Hubert D, Foulquié D, Garnier E. 2014. Combined effects of climate, resource availability, and plant traits on biomass produced in a Mediterranean rangeland. *Ecology* 95:737–748.

- Coley PD. 1988. Effects of plant growth rate and leaf lifetime on the amount and type of anti-herbivore defense. *Oecologia* 74:531–536.
- Cruz P, Duru M, Therond O, Theau JP, Ducourtieux C, Jouany C, Al Haj Khaled R, Ansquer P. 2002. Une nouvelle approche pour caractériser les prairies naturelles et leur valeur d'usage. *Fourrages* 172:335–354.
- Duru M, Calvière I, Tirilly V. 1995. Evolution de la digestibilité *in vitro* du dactyle et de la fétuque élevée au printemps. *Fourrages* 141:63–74.
- Duru M, Balent G, Gibon A, Magda D, Theau JP, Cruz P, Jouany C. 1998. Fonctionnement et dynamique des prairies permanentes. Exemple des Pyrénées centrales. *Fourrages* 153:97–113.
- Duru M, Delprat V, Fabre C, Feuillerac E. 2000. Effect of nitrogen fertiliser supply and winter cutting on morphological composition and herbage digestibility of a *Dactylis glomerata* L sward in spring. *Journal of the Science of Food and Agriculture* 80:33–42.
- Duru M, Ducrocq H. 2002. A model of lamina digestibility of Orchardgrass as influenced by nitrogen and defoliation. *Crop Science* 42:214–223.
- Duru M. 2003. Effect of nitrogen fertiliser rates and defoliation regimes on the vertical structure and composition (crude protein content and digestibility) of a grass sward. *Journal of the Science of Food and Agriculture* 83:1469–1479.
- Duru M, Cruz P, Al Haj Khaled R, Ducourtieux C, Theau JP. 2008. Relevance of plant functional types based on leaf dry matter content for assessing digestibility of native grass species and species-rich grassland communities in spring. *Agronomy Journal* 100:1622–1630.
- Gardarin A, Garnier E, Carrère P, Cruz P, Andueza D, Bonis A, Colace MP, Dumont B, Duru M, Farruggia A, Gaucherand S, Grigulis K, Kernéis É, Lavorel S, Louault F, Loucougaray G, Mesléard F, Yavercovski N, Kazakou E. 2014. Plant trait-digestibility relationships across management and climate gradients in permanent grasslands. *Journal of Applied Ecology* 51:1207–1217.
- Garnier E, Cortez J, Billès G, Navas ML, Roumet C, Debussche M, Laurent G, Blanchard A, Aubry D, Bellmann A, Neill C, Toussaint JP. 2004. Plant functional markers capture ecosystem properties during secondary succession. *Ecology* 85:2630–2637.
- Garnier E, Navas ML. 2012. A trait-based approach to comparative functional plant ecology: concepts, methods and applications for agroecology. A review. *Agronomy for Sustainable Development* 32:365–399.
- Grime JP. 1998. Benefits of plant diversity to ecosystems: immediate, filter and founder effects. *Journal of Ecology* 86:902–910.
- Groot JCJ, Neuteboom JH, Deinum B. 1999. Composition and digestibility during ageing of consecutive leaves on the main stem of Italian ryegrass plants, growing undisturbed or regrowing after cutting. *Journal of the Science of Food and Agriculture* 79:1691–1697.
- Jung HJG, Allen MS. 1995. Characteristics of plant cell walls affecting intake and digestibility of forages by ruminants. *Journal of Animal Science* 73:2774–2790.
- Lavorel S, Garnier E. 2002. Predicting changes in community composition and ecosystem functioning from plant traits: revisiting the Holy Grail. *Functional Ecology* 16:545–556.
- Lavorel S, Grigulis K. 2012. How fundamental plant functional trait relationships scale-up to trade-offs and synergies in ecosystem services. *Journal of Ecology* 100:128–140.
- Lemaire G, Hodgson J, Chabbi A. 2011. *Grassland productivity and ecosystem services*. Wallingford, Oxfordshire: CAB International.

- Pérez-Harguindeguy N, Díaz S, Garnier E, Lavorel S, Poorter H, Jaureguiberry P, Cornwell WK, Craine JM, Gurvich DE, Urcelay C, Veneklaas EJ, Reich PB, Poorter L, Wright IJ, Ray P, Enrico L, Pausas JG, de Vos AC, Buchmann N, Funes G, Quétier F, Hodgson JG, Thompson K, Morgan HD, ter Steege H, van der Heijden MGA, Sack L, Blonder B, Poschlod P, Vaieretti MV, Conti G, Staver AC, Aquino S, Cornelissen JHC. 2013. New handbook for standardised measurement of plant functional traits worldwide. *Australian Journal of Botany* 61:167–234.
- Rodrigues A, Andueza D, Picard F, Cecato U, Farruggia A, Baumont R. 2007. Valeur alimentaire et composition floristique des prairies permanentes : premiers résultats d'une étude conduite dans le Massif Central. *Rencontres autour des Recherches sur les Ruminants* 14:241–244.
- Valente ME, Borreani G, Peiretti PG, Tabacco E. 1991. Codified morphological stage for predicting digestibility of Italian ryegrass during the spring cycle. *Agronomy Journal* 92:967–973.
- Van Soest PJ, Robertson JB, Lewis BA. 1991. Methods for dietary fiber, neutral detergent fiber, and nonstarch polysaccharides in relation to animal nutrition. *Journal of Dairy Science* 74:3583–3597.
- Vázquez-de-Aldana BR, García-Ciudad A, Pérez-Corona ME, García-Criado B. 2000. Nutritional quality of semi-arid grassland in western Spain over a 10-year period: changes in chemical composition of grasses, legumes and forbs. *Grass and Forage Science* 55:209–220.
- Vázquez-de-Aldana BR, García-Ciudad A, García-Criado B. 2008. Interannual variations of aboveground biomass and nutritional quality of Mediterranean grasslands in Western Spain over a 20-year period. *Australian Journal of Agricultural Research* 59:769–779.
- Violle C, Navas ML, Vile D, Kazakou E, Fortunel C, Hummel I, Garnier E. 2007. Let the concept of trait be functional! *Oikos* 116:882–892.
- Westoby M. 1999. The LHS strategy scheme in relation to grazing and fire. *Proceedings VIth International Rangeland Congress*. Townsville, Australia, vol. 2, 893–896.

Titre : Impact des pratiques de gestion sur la qualité du fourrage dans des parcours méditerranéens du sud de la France : liens avec la décomposition de la litière

Résumé :

Le but de cette thèse était de comprendre les liens entre deux processus de dégradation de la matière organique : la digestibilité du fourrage par les herbivores domestiques et la décomposabilité de la litière par la microfaune du sol. Nous avons fait les hypothèses suivantes : (i) les pratiques de gestion affectent la digestibilité et la décomposabilité des espèces, et (ii) en accord avec l'hypothèse de dominance, celles des communautés *via* des changements de leur structure fonctionnelle ; (iii) digestibilité et décomposabilité peuvent être estimées par un même « marqueur fonctionnel » facile à mesurer aux niveaux d'organisation de l'espèce et de la communauté. Ce travail a été réalisé dans des parcours du domaine expérimental de La Fage situés sur le Causse du Larzac (Aveyron). Nos résultats ont montré un effet des pratiques de gestion sur la digestibilité et la décomposabilité des différents organes (feuille, tige, partie reproductrice) : les espèces de parcours pâturés et fertilisés ont présenté une digestibilité et décomposabilité supérieures à celles des espèces de parcours uniquement pâturés. Des mesures effectuées à deux dates de récolte ont permis de mettre en évidence une baisse de digestibilité au cours du printemps dans les différents organes, principalement causée par une augmentation de leur teneur en fibres. Une relation positive entre digestibilité et décomposabilité a été montrée pour les feuilles et les tiges dans les deux types de parcours. Cette relation était fortement dépendante de la teneur en fibres des organes, qui peut être estimée de façon fiable par la teneur en matière sèche de ceux-ci : plus la teneur en fibres était élevée, plus la teneur en matière sèche était forte, induisant une faible digestibilité et une faible décomposabilité. Ces résultats ont également été démontrés à l'échelle des communautés pour la digestibilité et la décomposabilité, confirmant l'hypothèse de dominance : les propriétés des écosystèmes peuvent être prédites à partir de traits des espèces dominantes des différents parcours, et en particulier de leur teneur en matière sèche. La teneur en matière sèche est donc un marqueur puissant et facile à mesurer pour estimer la digestibilité et la décomposabilité de systèmes complexes. L'approche fonctionnelle de la diversité biologique basée sur les traits peut donc être utilisée comme un outil de diagnostic du fonctionnement des prairies permanentes afin d'adapter les pratiques de gestion selon les objectifs des éleveurs.

Mots clefs : communauté végétale, digestibilité, décomposabilité, écologie fonctionnelle, gestion, parcours, propriétés des écosystèmes, trait fonctionnel

Title: Impact of management practices on forage quality in Mediterranean rangelands of southern France: relationships with litter decomposability

Abstract:

The aim of this thesis was to understand links between two degradation processes of organic matter: the forage digestibility by domestic herbivores and the decomposability of litter by soil microfauna. We hypothesized that: (i) management regimes influenced species digestibility and decomposability, and (ii) in agreement with the dominance hypothesis, those of communities through changes in their functional structure; (iii) digestibility and decomposability can be estimated by the same "functional marker" both at the species and community levels. This study was conducted in rangelands from the La Fage research station located on the Larzac Causse (Aveyron). Our results showed an effect of management regimes on the digestibility and decomposability of different organs (leaf, stem, reproductive part): species from grazed and fertilized grasslands had higher digestibility and decomposability than those from grasslands solely grazed. Measurements conducted at two harvest dates showed a decrease of digestibility of the different organs during spring, mostly due to an increase in fibre content. A positive relationship between digestibility and decomposability was found for leaves and stems in both management regimes. This relationship was strongly dependent on organ fibre content, which could be safely estimated by the dry matter content of these different organs: the higher their content in structural tissues, the higher their dry matter content, and the lower their digestibility and decomposability. These results were also found at the community level for both properties, thereby validating the dominance hypothesis: the digestibility and decomposability of communities could be predicted from the traits of dominant species found in each management regime, in particular their dry matter content. Dry matter content therefore appears as a powerful and easy to measure marker to estimate the digestibility and decomposability of complex systems. The trait-based approach to plant functional diversity can be used as a diagnostic tool to assess rangeland functioning, so as to modulate management practices according to farmer's objectives.

Key words: plant community, digestibility, decomposability, functional ecology, rangeland, management regime, ecosystem properties, functional trait