



HAL
open science

Rôle de la variabilité environnementale dans la dynamique des prairies de moyenne montagne

Célia Pouget

► **To cite this version:**

Célia Pouget. Rôle de la variabilité environnementale dans la dynamique des prairies de moyenne montagne. Agronomie. Université Clermont Auvergne, 2021. Français. NNT : 2021UCFAC019 . tel-03564299

HAL Id: tel-03564299

<https://theses.hal.science/tel-03564299v1>

Submitted on 10 Feb 2022

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 l'obtention du grade de
DOCTEUR D'UNIVERSITÉ

Spécialité : Gestion de l'environnement

Présentée par **Célia Pouget**

Rôle de la variabilité environnementale dans la dynamique des prairies de moyenne montagne

Soutenue le 30 mars 2021, devant le jury composé de :

Jean-François CARRIAS Professeur, Université Clermont Auvergne, Clermont-Ferrand	Président du jury
Marie-Odile BANCAL Enseignant-Chercheur, AgroParisTech-ÉcoSys, Thiverval-Grignon	Rapporteur
François GILLET Professeur, Université de Besançon, Besançon	Rapporteur
Cendrine MONY Maître de Conférence, Université de Rennes 1, Rennes	Rapporteur
Franck JABOT ICPEF, INRAE-LISC, Clermont-Ferrand	Directeur de thèse (Membre invité)
Julien POTTIER Chargé de Recherche, INRAE-UREP, Clermont-Ferrand	Co-encadrant (Membre invité)

INRAE – Unité de Recherche sur l'Ecosystème prairial (UMR874), Clermont-Ferrand

RESUME

Les enjeux socio-économiques et environnementaux associés aux prairies permanentes incitent à conserver ou restaurer au mieux leur diversité floristique. Pour cela, il est important de mieux comprendre comment les communautés végétales se structurent. La variabilité environnementale joue un rôle primordial dans de multiples processus de maintien de la diversité, cependant les analyses à fines échelles restent trop rares. Cette variabilité environnementale peut être due à i) les pratiques agricoles et en particulier le régime d'exploitation de l'herbe et ii) les variations climatiques en particulier de précipitations. L'objectif général de la thèse est de déterminer les effets de la variabilité spatio-temporelle fine de l'environnement, induite par les pratiques de gestion et les variations climatiques, sur la dynamique des communautés prairiales et les processus via lesquels la variabilité environnementale agit sur le maintien de la biodiversité.

Les deux premiers chapitres reposent sur une étude observationnelle conduite sur le site SOERE-ACBB de Theix situé à 880 m d'altitude dans la Chaîne des Puys (Massif central, France, 45°43'23" N, 03°1'21" E). Trois traitements ont été suivis : des pâturages bovins à fort et faible chargement, et une fauche fertilisée. L'environnement est décrit à travers la disponibilité de trois ressources importantes pour la croissance des plantes que sont l'eau, la lumière et l'azote, auquel nous avons ajouté un suivi des conditions de température et de précipitation. Ce suivi a permis de i) calculer la variabilité spatio-temporelle de l'environnement et de la comparer entre traitements, ii) calculer le degré de synchronie des changements temporels des conditions environnementales au sein des parcelles, iii) comparer les effets des pratiques par rapport à ceux des conditions météorologiques sur la variabilité environnementale mesurée. Les conséquences de cette hétérogénéité sur la dynamique des communautés ont été analysées à travers ses effets sur les changements de composition taxonomique et fonctionnelle au sein des parcelles du printemps à l'automne. Ceci nous a permis d'appliquer un cadre nouvellement proposé d'analyse des données spatiotemporelles qui vise à évaluer l'importance relative d'effets filtres hétérogènes, de dérive écologique, de dispersion limitée et de ségrégation phénologique. Le dernier chapitre repose sur une expérimentation semi-contrôlée en pots. La croissance d'individus de quatre espèces de graminées prairiales (*Dactylis glomerata*, *Holcus lanatus*, *Poa trivialis* et *Trisetum flavescens*) a été suivie dans des pots en présence d'individus hétérospécifiques ou conspécifiques soumis à deux traitements croisés de variabilité temporelle d'apport en eau (variable ou peu variable) et de fertilisation (avec ou sans apport d'azote). Ces suivis individuels de croissance ont été réalisés grâce à une méthode d'estimation de la biomasse aérienne non-destructive basée sur des équations allométriques appliquée à un rythme hebdomadaire. Simultanément, des mesures horaires des conditions de température et de disponibilité en eau dans les pots ont été réalisées. Ces données ont permis de caractériser l'évolution temporelle de la diversité des pots (plurispécifiques), de la hiérarchie compétitive entre les individus et des différences de stress hydriques entre espèces dans les différents traitements.

Le premier chapitre a mis en évidence une hétérogénéité temporelle de la disponibilité des ressources plus forte dans les parcelles fauchées, et inversement une hétérogénéité spatiale plus forte dans les parcelles pâturées. Le deuxième chapitre a montré i) une diversité β spatiale et temporelle forte au sein des prairies étudiées, que ce soit en fauche ou en pâture, ii) le rôle dominant de la dispersion limitée dans les deux modalités de gestion, iii) le fort impact des événements de fauche qui conduisent à une réorganisation taxonomique et fonctionnelle des communautés par filtrage environnemental et iv) le rôle du pâturage dans le maintien de filtres environnementaux stables au cours du temps mais hétérogènes spatialement. Le troisième chapitre suggère que la variabilité temporelle de l'apport en eau permet une meilleure coexistence des espèces en réduisant les différences interspécifiques de croissance dans certains cas.

Ces résultats démontrent l'intérêt d'étudier la dynamique des communautés végétales de prairies à des échelles spatio-temporelles fines pour mieux comprendre les processus écologiques en jeu dans leur dynamique.

Mots-clés : variabilité environnementale, biodiversité, coexistence, prairie, pratiques agricoles, fine échelle

ABSTRACT

The socio-economic and environmental issues associated with permanent grasslands provide an incentive to conserve or restore their floristic diversity. To do this, it is important to better understand how plant communities are structured. Environmental variability plays a key role in multiple processes of diversity maintenance, but fine-scale analyses are still too scarce. This environmental variability may be due to i) agricultural practices, and in particular grassland harvesting regime, and ii) climatic variations, particularly precipitation. The general objective of the thesis is to determine the effects of fine-scale spatio-temporal environmental variability induced by management practices and climatic variations, on the dynamics of grassland communities and the processes through which environmental variability affects biodiversity maintenance.

The first two chapters relied on an observational study conducted at the SOERE-ACBB site at Theix, located 880 m above sea level in the Chaîne des Puys (Massif central, France, 45°43'23 N, 03°1'21 E). Three treatments were followed: high- and low cattle grazing intensities and one fertilized mowing. The environment is described through the availability of three important resources: water, light and nitrogen, to which we added a monitoring of temperature and precipitation conditions. This monitoring made it possible to i) calculate the spatio-temporal variability of the environment and compare it between treatments, ii) calculate the degree of synchrony of the temporal changes in environmental conditions within the plots, iii) compare the effects of the agricultural practices with those of the weather conditions on environmental variability. The impact of this heterogeneity on community dynamics was quantified with changes in taxonomic and functional composition within the paddocks from spring to fall. This allowed us to apply a newly proposed framework for the analysis of spatiotemporal data to assess the relative importance of heterogeneous filtering, ecological drift, limited dispersion and phenological segregation. The final chapter is based on a semi-controlled experiment. Growth of individuals of four grass species (*Dactylis glomerata*, *Holcus lanatus*, *Poa trivialis* and *Trisetum flavescens*) was monitored in pots in the presence of heterospecific or conspecific individuals subjected to two cross-treatments of temporal variability of water supply (high or low variability) and fertilization (with or without nitrogen input). These individual growth monitoring were carried out using a non-destructive method of estimation of aerial biomass based on allometric equations applied at a weekly rate. At the same time, hourly measurements of temperature and water availability in the pots were carried out. These data allowed to characterize the temporal evolution of the diversity of pots (plurispecific), the competitive hierarchy between individuals and differences in water stress between the species in the different treatments.

The first chapter showed a greater temporal heterogeneity of resource availability in the mown plots, and conversely a greater spatial heterogeneity in the grazed ones. The second chapter showed i) a strong spatial and temporal β diversity within the studied grasslands, ii) the dominant role of dispersal limitation in mowing and grazing, iii) the high impact of mowing events leading to a taxonomic and functional reorganization of communities through environmental filtering and iv) the role of grazing in maintaining stable over time and spatially heterogeneous environmental filtering. The third chapter suggested that the temporal variability of water supply allows a better coexistence of species by reducing interspecific differences in growth in some cases.

These results demonstrate the value of studying grassland plant community dynamics at fine spatio-temporal scales to better understand the ecological processes involved in their dynamics.

Keywords: environmental variability, biodiversity, coexistence, grassland, agricultural practices, fine scale

REMERCIEMENTS

Au moment d'achever ces trois années et quelques de thèse, il est important de regarder le chemin parcouru. Ce travail n'aurait pas pu aboutir sans l'aide et le soutien de nombreuses personnes que je souhaite sincèrement remercier.

Je tiens d'abord à remercier Franck Jabot et Julien Pottier, mes encadrants de thèse, pour leur accompagnement, leur soutien, leurs conseils et leur sens de l'organisation mais aussi pour leur gentillesse et leur bienveillance.

Je remercie les membres de mes comités de thèse, Juliette Bloor, Apostolos-Manuel Koussoroplis et Marie-Lise Benot, pour leurs conseils avisés et pour m'avoir rassuré quant à la qualité des jeux de données produits au cours de la thèse.

Je remercie l'équipe liée au SOERE de Theix pour leur aide et leur bonne volonté. Je remercie Frédérique Louault d'avoir permis la conduite de la campagne de terrain sur ce site lors de ma deuxième année et pour avoir partagé les données de traits. Je la remercie ainsi que Pierre Poussard et Vincent Guillot pour avoir effectué des mesures de biomasses qui me seront utiles par la suite et pour leur compagnie sur le terrain lors de conditions météorologiques plus difficiles.

Je remercie Olivier Darsonville pour son aide relative aux équipements de terrain. Je remercie également David Colosse et Julien Vigignol pour leur aide dans l'installation de l'expérimentation et en particulier de la station météo.

Je remercie le travail de laboratoire de Sandrine Revaillet pour son aide sur la calibration des sondes d'humidité ainsi que Laurence Andanson pour les mesures d'azote et pour son aide sur le broyage à billes.

Je tiens à remercier les deux stagiaires qui m'ont épaulé pour leur motivation et leur curiosité. Je remercie Lysa Piveteau pour ces deux mois passés à faire des mesures près de 8 heures par semaine sous le tunnel de l'expérimentation. Je remercie Mélanie Colombier pour ces six mois dont la moitié était constitué de terrain dans des conditions variées : de la fin des gelées en mars jusqu'à la canicule en été.

Je remercie Sébastien Fontaine et Nicolas Gross pour les discussions scientifiques et pour leurs regards critiques sur mes travaux. Merci de m'avoir fait une petite place dans l'organisation scientifique du mardi matin, c'était toujours un plaisir de découvrir de nouvelles choses !

Pour les démarches administratives, je remercie chaleureusement Laurence Benedit pour sa gentillesse et son sens de l'écoute, ainsi qu'Annick Oudin-Bellocchi pour sa rapidité et son savoir-faire.

Pour l'ambiance quotidienne, je remercie l'ensemble de l'unité et notamment Catherine pour m'avoir accueillie dans l'unité, Raphaël Martin pour nos discussions cinématographiques (malgré ta tendance à faire de la rétention de DVD !) ainsi que Gianni, Gaël, Pascal, Robert, Katja, Alex et Nathalie qui n'ont pas encore été cités dans ces remerciements. Je remercie les membres non-permanents de l'unité (a.k.a la team précaire) pour les moments partagés au bureau mais surtout à l'extérieur : merci à Candice Thevenin (ton mot sur le tableau blanc m'a accompagné le reste de ma thèse #toujoursplus), Jean-Noël Galliot (je compte sur toi pour sauver le monde comme promis dans les sous-titres officiels de tes travaux), le groupe des Michou à savoir Dehia Hadj-Saadi et Céline Ottogali pour leur précieux soutien lors de cette dernière année.

Plus personnellement, je voudrais remercier chaleureusement les personnes qui m'ont soutenu durant ces dernières années. Merci aux copains « poitevin », Samuel, Mathilde et Thomas, pour leur bonne humeur, leurs goûts musicaux (non, je plaisante) et aux nombreuses soirées passées ensemble. Merci aux amies bretonnes, Constance et Anne-Hélène, pour leur soutien sans faille, leur honnêteté bienveillante et leur optimisme (et pour les photos même si je n'aime pas ça). Merci à Rémi pour les relectures d'articles, les sorties cinématographiques (et pour le Beerland aussi) et les discussions en tout genre (qui ont contribué à allonger ma pile de livres à lire). Merci à Cécilia pour son amitié infaillible, sa compréhension et pour tous les bons moments passés et à venir.

Enfin, merci à ma famille qui m'a soutenu sans trop comprendre ce que je faisais. Merci à mes parents qui m'ont permis de faire tant d'études. Merci à mon fraternel pour ton humour provocateur et pour me pousser à toujours faire mieux (je ne sais lequel de nous remportera la bataille d'ego). Mon frère, à la personne que tu es et celle que tu vas devenir, je te dédie cette thèse.

SOMMAIRE

Résumé.....	I
Abstract.....	III
Remerciements.....	IV
Sommaire.....	VI
Liste des tableaux.....	VIII
Liste des figures.....	IX
Liste des abréviations.....	XIV
I. Introduction générale.....	1
A. Hétérogénéité de l’environnement et coexistence des espèces.....	7
A.1. Spéciation.....	9
A.2. Dérive écologique.....	10
A.3. Dispersion.....	10
A.4. Sélection.....	13
B. Hétérogénéité de l’environnement et dynamique des communautés.....	13
B.1. Les sources d'hétérogénéité environnementale en prairies.....	14
B.2. Impacts de l’hétérogénéité environnementale sur la dynamique des communautés.....	16
B.3. Echelles d’analyses de l’hétérogénéité environnementale.....	16
C. Objectifs, méthodologie et organisation de la thèse.....	17
C.1. Questions ouvertes étudiées dans le cadre de la thèse.....	17
C.2. Une étude sur un site expérimental de suivi à long terme.....	18
C.3. Une expérimentation en pots.....	21
II. Chapitre 1: Effects of grassland management on fine scale environmental spatiotemporal variability.....	25
A. Introduction.....	26
B. Materials & Methods.....	27
B.1. Data collection.....	27
B.2. Statistical analyses.....	29
C. Results.....	32
C.1. Environmental spatio-temporal variability.....	32
C.2. Similarity of changes within paddocks.....	35
C.3. Drivers of environmental changes.....	37
D. Discussion.....	40
E. Acknowledgments.....	42
III. Chapitre 2: Fine scale grassland metacommunity dynamics: analyzing the role of disturbance-driven environmental variability.....	43
A. Introduction.....	45
B. Materials & Methods.....	47
B.1. Data collection.....	47
B.2. Statistical analyses.....	49
C. Results.....	53
D. Discussion.....	58
E. Funding information.....	62
F. Acknowledgements.....	62
G. Authors’ contribution.....	62
IV. Chapitre 3: Plant community trajectories at short time scale and the effect of within season environmental variability.....	63
A. Introduction.....	64

B. Materials & Methods	66
B.1. Experimental design.....	66
B.2. Measurements	67
B.3. Statistical analyses	68
C. Results.....	70
D. Discussion.....	79
E. Acknowledgements.....	80
V. Discussion générale	81
A. Synthèse des principaux résultats	82
A.1. Les processus influençant la dynamique des communautés en prairies	82
A.2. La mise en évidence d'un très grande variabilité intraspécifique des taux de croissance individuel en conditions contrôlées (chapitre 3).....	85
A.3. Importance de la β diversité spatiale et temporelle à fines échelles (chapitre 2).....	86
A.4. Effet des pratiques sur l'hétérogénéité environnementale et sur les processus à l'œuvre dans la dynamique des communautés	89
B. Originalités et limites des approches méthodologiques utilisées	89
B.1. Étudier l'hétérogénéité de l'environnement à fines échelles en prairies	90
B.2. Étudier les trajectoires de croissance des individus	94
C. Perspectives	96
C.1. Variabilité et effets moyens de l'environnement	96
C.2. Comment faire progresser l'inférence des mécanismes de la dynamique des communautés	97
C.3. Quelques implications pour la gestion de prairies	99
VI. Références.....	101
VII. Annexes.....	112
A. Annexe 1 : Matériel supplémentaire pour le chapitre 1	113
A.1. Mowing management.....	113
A.2. Temporal trajectories	113
A.3. Spatial dispersion	114
A.4. Vector field	119
A.5. Management vs weather	125
B. Annexe 2 : Matériel supplémentaire pour le chapitre 2.....	128
B.1. Determination of plot emplacement.....	128
B.2. Quantify nitrogen availability	128
B.3. Traits measurements	131
B.4. Environment variability	132
B.5. Functional β -diversity partitioning	134
B.6. Results for path analyses.....	135
B.7. Complementary results on the determinants of spatio-temporal variation of traits	137
C. Annexe 3 : Matériel supplémentaire pour le chapitre 3.....	141
C.1. Calibration of soil moisture sensor	141
C.2. Results of the calibration of allometric relationships	142
C.3. Meteorological conditions	142

LISTE DES TABLEAUX

Table I-1 : Synthèse des impacts de différentes cultures sur la biodiversité. -- : impact très négatif, - : impact négatif, 0 : effet neutre, + : impact positif, ++ : impact très positif, +++ : impact extrêmement positif. D'après Peeters 2009.....	6
Table II-1: Results for the selected models for the vectors norm, significant values are in bold.....	39
Table II-2: Results for the selected models for the vectors cosines, significant values are in bold. ...	39
Table III-1: Metrics of model fit of the path analyses for each block and each treatment: SRMR (Standardized root Mean Square Residual), RMSEA (Root Mean Square Error of Approximation) and CFI (Confirmatory Fit Index).	56
Table IV-1: Expected results for the four hypothesis.	66
Table IV-2: Difference in species' responses (measured by RGR) to SWC (slope and intercept) for each period and each nitrogen treatment. Non-significant difference are in grey, *: $p < 0.05$, **: $p < 0.01$, ***: $p < 0.001$	72
Table IV-3: Summary of results and corresponding hypotheses. For each period and each nitrogen treatment, the scenarios supported by the different tests are reported with the following numbering code: 1: temporal partitioning related to hydrological niches; 2: competition-stress tolerance trade-off leading to equalization of species growth rates; 3: exclusion slowing-down caused by an overall reduction of growth rates due to hydrological stress; 4: no effect of watering regime. The different tests are referred as "Equitability" for the effect of watering treatment on community equitability (Figure IV-4); "responses to SWC" for the different species' reponses to soil water content (SWC) variations (Table IV-2, Figure IV-5); "Hierarchy inversion" for the effect of watering treatment on the number of inversions in the competitive hierarchy measured as instantaneous RGR (Figure IV-6); "Cumulated stress" for the effect of watering treatment on the community biomass trajectories (Figure IV-8, Figure IV-9) and "Trade-off" for the test of the competition-stress tolerance trade-off (Figure IV-7).	79
Table VII-1: Details of mowing fertilization.	113
Table VII-2: Correlations between meteorological and management variables.....	125
Table VII-3: Results for the selected models for the difference in each environmental variable, significant values are in bold.	126
Table VII-4: Species number and total individuals per treatment and block used for SLA (Specific Leaf Area) measurements.	132
Table VII-5: Estimated coefficients and p-value (Benjamini-Hochberg correction, significant values are in bold) of the path analyses for each block and each treatment.	135
Table VII-6: Results of the calibration of allometric relationships.	142

LISTE DES FIGURES

- Figure I-1: a) Les prairies en Europe (données du projet Copernicus de l'European Environment Agency), b) Part des prairies temporaires et permanentes dans les pays européens (en % de la SAU) (Huyghe *et al.* 2015).....3
- Figure I-2: Les quatre processus qui peuvent faire changer le nombre d'espèces (S) dans une communauté. Chaque petit cercle est un organisme individuel, avec le type de remplissage indiquant les différentes espèces. D'après Vellend 2016.9
- Figure I-3: Quatre exemples dont la dispersion peut impacter la dynamique des métacommunautés : a) la dynamique de patch, b) le tri des espèces, c) l'effet de masse, d) le paradigme neutre. Les deux formes de plantes représentent deux espèces. Les flèches connectent les populations sources aux potentiels sites de colonisation, représentés par les différentes couleurs des carrés. Les flèches pleines indiquent une plus forte dispersion que les flèches pointillées et un mouvement unidirectionnel (flèche simple) ou bidirectionnel (flèche double). Le degré auquel une espèce est le compétiteur dominant dans un site est montré par la correspondance entre la couleur de la plante et du site. Adapté de Leibold *et al.* 2004..... 12
- Figure I-4 : Schéma du dispositif de terrain de Theix avec en violet les parcelles liées au gradient de fertilisation et en beige les parcelles liées au gradient de perturbation. Bo +/- : pâturage bovin à fort / faible chargement ; Ov +/- : pâturage ovin à fort / faible chargement. Les parcelles suivies dans cette thèse sont réparties dans trois blocs encadrés en rouge. 19
- Figure I-5: Les mesures biométriques considérées pour l'estimation non-destructive de la biomasse aérienne. A) Le volume apparent est difficile à estimer avec précision à cause de l'arrangement spatial des organes des espèces herbacées, en particulier les feuilles, dépend fortement de facteurs externes. B) Le volume minimum correspond au volume qu'un individu occupe quand tous les organes aériens sont regroupés le long de l'axe longitudinal de la plante. La hauteur, la circonférence basale et la circonférence à mi-hauteur sont utilisées pour estimer le volume minimum (tiré de Pottier & Jabot 2017).....22
- Figure I-6 : a) Schéma du dispositif expérimental avec emplacement des pots et des capteurs, b) photos de mise en place.....24
- Figure II-1: Sampling design with spatial location of plots distributed within paddocks managed either by grazing (high and low) or mowing.28
- Figure II-2: Illustration of convex Hull volumes to represent environmental variability. a) Plot-level Hull volume encompassing the environmental conditions experienced in a given plot at the 13 sampling dates. b) Date-level Hull volume encompassing the environmental conditions experienced in the 10 plots of a given paddock at a given date. C) Intersection of two date-level Hull volumes..... 30
- Figure II-3: Illustration of the use of triangular plots to assess the similarity between plot environmental trajectories. Plots 1 and 2 have similar environmental trajectories that will be captured by a cosine value of the angle between the two vectors close to 1. Plots 3 and 4 have opposite environmental trajectories leading to a cosine value close to -1. To illustrate the magnitude of temporal changes, plot 3 has a lower magnitude of environmental changes between the two dates than plot 4.31
- Figure II-4: a) Absolute hull volume by plot and grouped by paddock and b) Hull volumes by dates showing intersection between dates with one example of each treatment. Different letters represent statistical differences.....33

Figure II-5: Axis contribution to plot-level Hull volumes for the three treatments. Different letters represent statistical differences.....	33
Figure II-6: a) Absolute hull volume by date and grouped by paddock and b) Hull volumes by plot showing intersection between plots with one example of each treatment. Different letters represent statistical differences.....	34
Figure II-7: Axis contribution to the date-level Hull volume for the three treatments. Different letters represent statistical differences.....	35
Figure II-8: a) Cosine of vectors between two consecutive dates for each plot; b-d) cosine for two consecutive dates with or without a management event for each treatment.	36
Figure II-9: Percentage of variance explained by the management, the weather or both. Variance partitioning of a) the amplitude of temporal changes, b) the temporal synchrony.....	37
Figure III-1: Sampling design with a) spatial location of plots (local communities) distributed within paddocks (metacommunities) experiencing two different treatments (mowing or grazing). b) temporal frequency of records (dots) and managements events (shaded areas) during the growing season illustrated here with the dynamics of vegetation height (measured with a rising plate herbometer).....	48
Figure III-2: Path analysis of taxonomic/functional spatiotemporal turnover (β). Com. size stands for the average community size, Δ time for temporal distance, Δ space for spatial distance, Δ Env for environmental distance, Δ Rich for difference in species richness and Δ Manag for the occurrence of a management event between the two samples.	53
Figure III-3: Variability (coefficient of variation) for the three environmental variables (light availability, N availability and soil moisture) in time (panels a-c) and space (panels d-f).	54
Figure III-4: Taxonomic β -diversity partitioning (Rao index) within paddocks.	55
Figure III-5: Path analysis for taxonomic turnover (β tax) in a) mowing and b) grazing treatments. A plain (respectively dashed) arrow represents a positive (respectively negative) correlation. The width of the arrows represents the size effect. Com. size stands for the average community size, Δ time and Δ space for temporal and spatial distance; Δ Env, Δ Rich. and Δ Com. size for differences in local environmental conditions (soil moisture in blue, light in red and nitrogen in green), species richness and community size respectively, and Δ Manag for the occurrence of management events between sampling dates.	57
Figure III-6: Path analysis for functional turnover (β trait): SLA (panels a, b), height (panels c, d) and phenology (panels e, f) in mowing (panels a, c, e) and grazing (panels b, d, f) treatments. A plain (respectively dashed) arrow represents a positive (respectively negative) correlation. The width of the arrows represents the size effect. Com. size stands for the average community size, Δ time and Δ space for temporal and spatial distance; Δ Env, Δ Rich and Δ Com. size for differences in local environmental conditions (soil moisture in blue, light in red and nitrogen in green), species richness and community size respectively, and Δ Manag for the occurrence of management events between sampling dates.	58
Figure IV-1 : Experimental design.	67
Figure IV-2: Determination of temporal inversions of plant hierarchies (measured by the relative growth rate) between two species. A) Assumed species trajectories trough time with date of measurements; B) Ideal case of collected data showing a temporal inversion of plant RGR hierarchy.	69

Figure IV-3: SWC (Soil Water Content) (%) through time (DOY) for the two water treatments at two depth through time. Vertical lines represent cutting days. Colored areas represent CI95%. ...	70
Figure IV-4: Diversity (equitability index) through time (DOY) for each nitrogen treatment and between the two water regimes through time. Dashed line represents the maximum equitability for a 4-species mixture. Colored areas represent CI95%.	71
Figure IV-5: Species' responses (RGR – Relative Growth Rate) to SWC (Soil Water Content) for each period and each nitrogen treatment. Gray areas represent CI95%.	73
Figure IV-6: Average number of inversion of competitive hierarchy per pot for each period and each nitrogen treatment. Error bars represent standard errors.	74
Figure IV-7: Difference in total biomass between the frequent and unfrequent water regime in monospecific in function of the biomass at the end of period in frequent and plurispecific treatment by species for each period and each nitrogen treatment. Error bars represent standard errors.	75
Figure IV-8: Difference in total biomass between water regime (frequent – unfrequent) through time (DOY) for each period and each nitrogen treatment. Error bars represent standard errors.	76
Figure IV-9: Biomass difference between species through time (DOY) for each period and each nitrogen treatment.	78
Figure V-1: Path analysis de la β -diversité taxonomique dans a) la fauche et b) le pâturage. Une flèche pleine (respectivement pointillée) représente une corrélation positive (respectivement négative). L'épaisseur des flèches représente la taille de l'effet. Com. size représente la taille moyenne de la communauté, Δ time et Δ space représentent les distances temporelle et spatiale ; Δ Env, Δ Rich. et Δ Com. size représentent les différences des conditions environnementales locales (humidité du sol en bleu, la lumière en rouge et l'azote en vert), de la richesse spécifique et de la taille de la communauté respectivement, et Δ Manag l'occurrence des événements de gestions entre les dates d'échantillonnage.	83
Figure V-2 : Biomasse aérienne (moyenne \pm erreur standard) lors de la première coupe pour les pots monospécifiques dans le traitement fréquent avec azote. Les barres d'erreurs représentent la variabilité intraspécifique pour une position hiérarchique donnée.	85
Figure V-3 : Partitionnement (indice de Rao) de la β -diversité taxonomique au sein des parcelles. ...	87
Figure V-4 : Variabilité du CMW (Community Weighted Mean) de la SLA (Specific Leaf Area) pour les parcelles de fauche à l'échelle a) inter-annuelle (lignes des triangles, les barres d'erreur représentent l'erreur standard) (Louault <i>et al.</i> 2017) et b) intra-annuelle (chaque couleur représente un plot).	88
Figure V-5: Relation entre le NNI (Nitrogen Nutrition Index) et le NBI (Nitrogen Balance Index) à l'échelle du plot pour la fauche fertilisée (vert) et la fauche non fertilisée (noir).	92
Figure V-6 : Télédétection par drone à chacune des dates de mesures permettant, notamment, l'estimation de la hauteur d'herbe.	94
Figure V-7 : Les mesures biométriques considérées pour l'estimation non-destructive de la biomasse aérienne. A) Le volume apparent est difficile à estimer avec précision à cause de l'arrangement spatial des organes des espèces herbacées, en particulier les feuilles, dépend fortement de facteurs externes. B) Le volume minimum correspond au volume qu'un individu occupe quand tous les organes aériens sont regroupés le long de l'axe longitudinal de la plante. La hauteur, la circonférence basale et la circonférence à mi-hauteur sont utilisées pour estimer le volume	

minimum (tiré de Pottier & Jabot 2017). C) Précisions des relations allométriques établies pour les espèces de l'expérimentation.	95
Figure VII-1: Temporal trajectories of resource availability: NBI (Nitrogen Balance Index), SWC (Soil Water Content) and Tau (light penetration coefficient) for the three treatments: a) mowing, b) grazing low and c) grazing high. Dashed lines are the cutting events and shaded rectangles are the grazing periods. Error bar is standard error.	113
Figure VII-2: Spatial dispersion in triangular by date, each dot represents a plot in each paddock. Labels are the dates in DOY. L stands for light, M for moisture and N for nitrogen.	118
Figure VII-3: Vectors for each paddock, labels are the dates in DOY. Dates between which a management event occurred are in gray. L stands for light, M for moisture and N for nitrogen.	123
Figure VII-4: Norm and cosine of vectors between two consecutive dates for each plot. Dates between which a management event occurred are in red.	124
Figure VII-5: NBI (Nitrogen Balance Index) for the two mowing treatment: npk, with NPK fertilization, null, without fertilization. The difference is significant (lme, $p < 0.001$).....	129
Figure VII-6: Relation between the difference in NBI (Nitrogen Balance Index) between the fertilized (npk) and the unfertilized (null) treatments and the Sorensen index.....	130
Figure VII-7: Relation between the NNI (Nitrogen Nutrition Index) and the NBI (Nitrogen Balance Index) between the fertilized (green) and the unfertilized (black) treatments.	131
Figure VII-8: Proportion of species with trait data for each treatment and each block.....	132
Figure VII-9: A) Standard deviation and B) mean for the three environmental variables (light availability, N availability and soil moisture) in time (panels a-c) and space (panels d-f). ...	133
Figure VII-10: Functional β -diversity partitioning (Rao index) within paddocks: a) SLA, b) height, c) phenology.	134
Figure VII-11: Spatio-temporal changes in the community weighted mean of time of flowering (CWM_pheno) within the six monitored paddocks. Lines of different colors represent the plots within each paddock. In mowed paddocks vertical dashed lines represent cuttings, and gray areas in grazed paddocks represent periods of grazing.	137
Figure VII-12: Spatio-temporal changes in the community weighted mean of specific leaf area (CWM_SLA) within the six monitored paddocks. Lines of different colors represent the plots within each paddock. In mowed paddocks vertical dashed lines represent cuttings, and gray areas in grazed paddocks represent periods of grazing.	138
Figure VII-13: Spatio-temporal changes in the community weighted mean of plant height (CWM_height) within the six monitored paddocks. Lines of different colors represent the plots within each paddock. In mowed paddocks vertical dashed lines represent cuttings, and gray areas in grazed paddocks represent periods of grazing.	138
Figure VII-14: Environmental effects on community weighted mean of the time of flowering (CWM_pheno). Linear trends are estimated using Theil-Sen regression. Because of the large sample size only tests with P-values < 0.001 are reported.	139
Figure VII-15: Environmental effects on community weighted mean of height (CWM_height). Linear trends are estimated using Theil-Sen regression. Because of the large sample size only tests with P-values < 0.001 are reported.	140

Figure VII-16: Environmental effects on community weighted mean of specific leaf area (CWM_SLA). Linear trends are estimated using Theil-Sen regression. Because of the large sample size only tests with P-values <0.001 are reported. 140

Figure VII-17: Calibration of the soil moisture sensor with a Gompertz model ($R^2=0.996-0.997$). Each line represents one sensor. 142

Figure VII-18: a) Average air temperature by hour for each period, b) Rate of leaf extension in function of temperature for *Lolium perenne* (Peacock 1975). 143

LISTE DES ABRÉVIATIONS

CFI : Confirmatory Fit Index
CWM : Community Weighted Mean
DOY : Day Of Year
ETP : Evapotranspiration
GDD : Growing Degree-Day
MSR : Modified Simple Ratio
NBI : Nitrogen Balance Index
NNI : Nitrogen Nutrition Index
NRMSE : Normalized Root Mean Square
PAR : Photosynthetically Active Radiation
RMSEA : Root Mean Square Error of Approximation
RGR : Relative Growth Rate
SAU : Surface Agricole Utile
SLA : Specific Leaf Area
SRMR : Standardized Root Mean Square
SWC : Soil Water Content
UAV : Unmanned Aerial Vehicle

I. INTRODUCTION GENERALE

Cette partie présente le contexte général de la thèse, les notions et connaissances sur lesquelles mon travail s'est basé et dont résultent les objectifs de la thèse et les hypothèses testées.

L'écosystème prairial

Une prairie est généralement définie comme une formation végétale herbeuse où les Poacées (graminées) dominent (Mazoyer 2002). Il s'agit d'un stade transitoire d'une succession écologique théorique qui s'étend du sol nu au stade forestier. Le blocage de cette succession au stade prairial est sous l'influence de facteurs qui contraignent la colonisation par des ligneux. Ces facteurs peuvent être naturels comme les incendies, le froid, la sécheresse ou les herbivores sauvages, ou anthropiques comme l'exploitation de l'herbe pour l'élevage d'animaux domestiques. On distingue en Europe plusieurs types de prairies selon leur durée d'existence et leur composition : Les prairies temporaires, âgées de 0 à 5 ans, sont ensemencées en Poacées fourragères (ray-grass, fétuque, dactyle), en culture pure ou en mélange (avec des Poacées ou des Fabacées). Les prairies permanentes sont semées depuis plus de 5 ans (Peyraud *et al.* 2012) et font l'objet d'une recolonisation progressive par les espèces herbacées indigènes environnantes. C'est le type dominant en France et en Europe. Les prairies semi-naturelles et les parcours sont des étendues plus ou moins vastes, anciennes et composées seulement d'espèces indigènes. Les prairies mentionnées ci-dessus sont maintenues par et pour des activités agricoles. Au contraire, les prairies naturelles se maintiennent lorsque la colonisation par les ligneux est contrainte par des conditions abiotiques stressantes ou des régimes de perturbation (non anthropique) intenses. Elles sont donc composées d'espèces indigènes. En France ce type de prairie se trouve essentiellement à l'étage alpin.

À l'échelle européenne, les prairies permanentes et semi-naturelles (par abus de langage nous parlerons dorénavant de prairies permanentes), qui sont au cœur de cette thèse, couvrent 22 % des territoires (Figure I-1). En France, elles représentent 29 % de la surface agricole utile (SAU) avec de fortes disparités régionales. En Auvergne, par exemple, elles représentent 61 % de la SAU. Durant les 50 dernières années, la surface de prairies en Europe a baissé mais la part de la surface agricole utile (SAU) consacrée aux prairies est restée assez stable (Huyghe *et al.* 2015). En France, un fort recul des prairies permanentes, en particulier en zones peu productives, a été observé en même temps qu'une augmentation des surfaces de production de fourrages annuels et des prairies temporaires.

I. Introduction générale

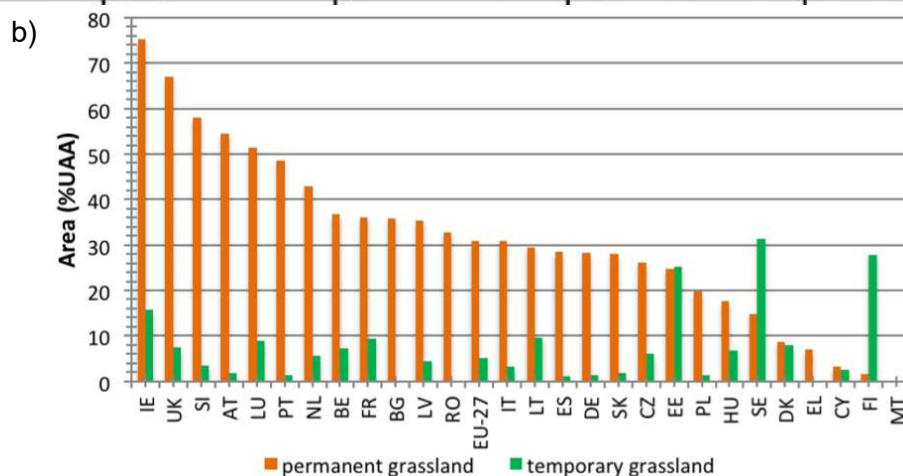
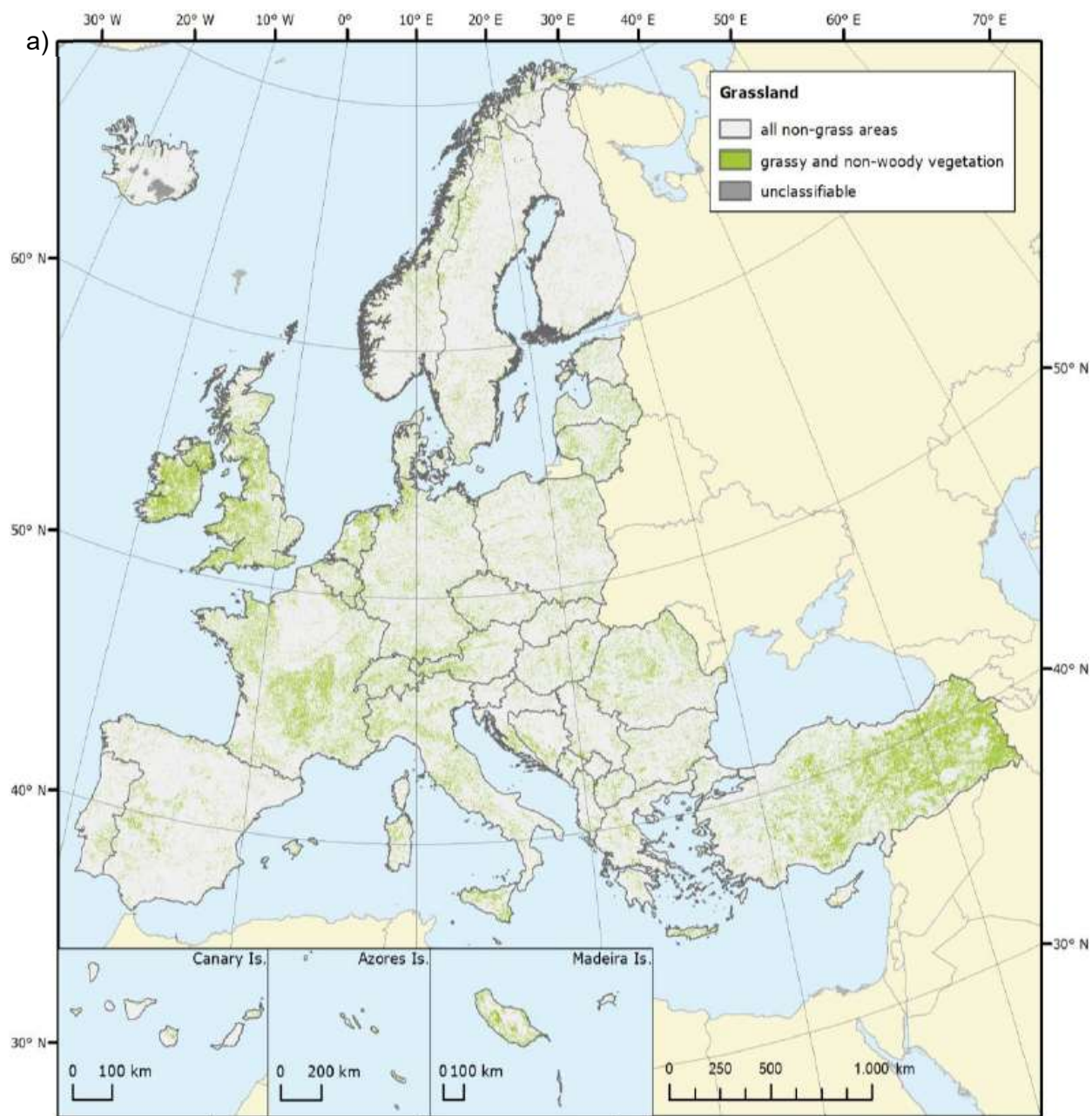


Figure I-1: a) Les prairies en Europe (données du projet Copernicus de l'European Environment Agency), b) Part des prairies temporaires et permanentes dans les pays européens (en % de la SAU) (Huyghe *et al.* 2015).

I. Introduction générale

Les prairies permanentes sont associées à des enjeux économiques, sociaux et environnementaux importants à travers les services écosystémiques qui leur sont associés (Millennium Ecosystem Assessment (Program) 2005). Un service écosystémique est un bénéfice que tire l'humain des écosystèmes. On distingue quatre catégories de services écosystémiques : i) les services d'approvisionnement qui sont des éléments concrets comme la nourriture ou les matériaux, ii) les services de régulation qui sont des éléments intangibles comme la régulation du climat ou la pollinisation, iii) les services socioculturels qui sont des éléments immatériels comme l'aspect esthétique ou récréatif des écosystèmes, iv) les services de soutien nécessaires à l'existence des autres services assurant le fonctionnement de la biosphère comme les cycles biogéochimiques. Ces services de soutien dépendent essentiellement de la préservation de la biodiversité des écosystèmes. Les services écosystémiques contribuent au bien-être humain en assurant notamment la sécurité (accès aux ressources, sécurité contre les catastrophes), les matériaux de base (nourriture, logement, moyens de subsistance), la santé (accès à un air et une eau propre) et les bonnes relations sociales. Dans le cadre particulier des prairies, la production herbagère soutient directement des exploitations agricoles (pas moins de 19500 en Auvergne, source AGRESTE) et l'ensemble des filières dans lesquelles elles s'insèrent, qu'elles soient liées aux produits laitiers ou à la viande. Les prairies permanentes sont également associées à des problèmes de conservation de la biodiversité (Habel *et al.* 2013), de stockage de carbone, de rétention des nutriments, et de pollution des eaux et de protection des sols (Peeters & Hopkins 2010; Peyraud *et al.* 2012). Concilier ces enjeux de production fourragère et environnementaux constitue une préoccupation majeure à laquelle l'agroécologie se propose de répondre en s'appuyant sur les régulations biologiques soutenues par la biodiversité (Norris 2008; Power 2010). Il convient pour cela d'adapter les pratiques agricoles au maintien de la diversité végétale des prairies, dans la mesure où les végétaux autotrophes sont à la base des chaînes trophiques et constituent des habitats pour les espèces animales.

Biodiversité, pratiques agricoles et changements globaux en prairie

Les prairies permanentes, et les structures associées (haies, bords de champ, fossés) supportent une forte biodiversité (Hervieu 2002; Díaz-Villa *et al.* 2003; Marini *et al.* 2007) floristique, mais également faunistique en fournissant des habitats (Isselstein *et al.* 2005; Pärtel *et al.* 2005; Hopkins & Holz 2006) et en favorisant la dispersion des individus (Damschen *et al.* 2006; Brudvig *et al.* 2009; Herrmann *et al.* 2016). Les prairies d'Europe contiennent une quarantaine espèces d'oiseaux et une quinzaine d'espèces de papillons, mais ces chiffres sont en déclin de 20 à 50 % à cause de la fragmentation et de

I. Introduction générale

la perte d'habitats (van den Pol-van Dasselaar *et al.* 2020). Comparé à d'autres types de cultures, les prairies ont un effet positif voire très positif sur la biodiversité (Table I-1). Dans des prairies peu anthropisées (fauche ou pâturage extensif), la diversité floristique est très élevée : jusqu'à 89 espèces au m², dépassant la richesse des forêts tropicales à cette échelle (Wilson *et al.* 2012). En France, le nombre moyen d'espèces en prairies permanentes est de 32 (Plantureux & Amiaud 2010). À l'échelle régionale, les prairies pourraient abriter 49 % de la flore vasculaire régionale (Mauchamp *et al.* 2013). La diversité floristique des prairies, qui est au cœur de cette thèse, est étroitement associée aux pratiques, aux conditions physico-chimiques de l'environnement et au contexte paysager et biogéographique dans lequel elles s'insèrent (Klimek *et al.* 2007; Gaujour *et al.* 2012).

La gestion des prairies par les pratiques agricoles relève i) d'une amélioration de la disponibilité des ressources du sol par la fertilisation et les amendements et ii) de l'application de régimes de perturbation par la fauche ou le pâturage. De nombreux travaux ont montré des liens entre les pratiques et la richesse floristique des prairies. Citons par exemple l'étude de Socher *et al.* (2013), qui montre un effet globalement négatif de la fertilisation sur la richesse des prairies allemandes, mais également des effets très variables d'une région à une autre de la fréquence de fauche. Cette contingence des effets des pratiques et en particulier des modes d'exploitations de l'herbe par le pâturage ou la fauche se retrouve également à une échelle beaucoup plus locale (Louault *et al.* 2017). La description de liens diversité-pratiques n'est donc pas suffisante pour élaborer des préconisations de gestion des prairies. Il convient de comprendre comment ces effets opèrent sur les mécanismes d'assemblage des espèces. Des travaux d'écologie des communautés appliqués aux prairies gérées suggèrent un effet des pratiques sur la diversité associé à une modification de l'hétérogénéité spatiale et temporelle des conditions de croissance des plantes (Seabloom *et al.* 2005; Questad & Foster 2008; Gazol *et al.* 2012; Bloor & Pottier 2014; Price *et al.* 2017). Ils seront détaillés dans la section suivante.

I. Introduction générale

Table I-1 : Synthèse des impacts de différentes cultures sur la biodiversité. -- : impact très négatif, - : impact négatif, 0 : effet neutre, + : impact positif, ++ : impact très positif, +++ : impact extrêmement positif. D'après Peeters 2009.

	Maïs ensilage	Betteraves fourragères	Fauche en prairie temporaire	Pâturage en prairie permanente	Prairie de fauche riche en espèces
Biodiversité cultivée	0	0	++	+	0 à +
Biodiversité fonctionnelle					
Flore	0	0	+	++	+++
Activité du sol	0 à +	0 à +	++	+++	+++
Insectes	- à 0	- à 0	0 à +	++	+++
Biodiversité patrimoniale					
Flore	-	-	- à 0	++	+++
Insectes	-- à -	-- à -	0 à +	+ à ++	+++
Oiseaux	- à 0	- à 0	0 à +	+ à ++	+++
Mammifères	- à 0	- à 0	+	++	++

Les conditions physico-chimiques intrinsèques des prairies, c'est-à-dire liées à leur climat et à la nature de leur sol ont naturellement un impact sur les conditions de croissance des plantes et donc l'assemblage des espèces (Brown *et al.* 2004; De Bello *et al.* 2005; Cornwell & Ackerly 2009; Conti *et al.* 2017; Saar *et al.* 2017). En particulier dans les milieux tempérés, la croissance est surtout limitée par les conditions climatiques : au début de la saison de croissance (fin de l'hiver – début du printemps), les basses températures limitent la pousse de l'herbe puis c'est le rayonnement disponible. En été, le manque d'eau et les températures élevées deviennent limitants alors qu'à l'automne ce sont le faible rayonnement et la diminution de la température qui limitent la croissance des plantes (Wingler & Hennessy 2016). Les espèces prairiales des zones tempérées sont adaptées à ces conditions climatiques via différentes stratégies écologiques (Volaire *et al.* 2009, 2014; Durand *et al.* 2015). Or les conditions climatiques changent (IPCC 2018), impactant la dynamique des espèces et de la biodiversité. À l'échelle du globe, le changement climatique induit une modification de la distribution spatiale des espèces, celles-ci se déplacent vers le nord ou en altitude où les températures sont plus fraîches (Parmesan & Yohe 2003). De plus, on observe des modifications phénologiques associées au changement climatique récent (Yukawa 2000; Kudo & Ida 2013). Les fortes températures peuvent également altérer la croissance des plantes et modifier leur stratégie de survie, par exemple en rentrant en dormance l'été. Cette stratégie a été développée chez les espèces méditerranéennes afin d'éviter les sécheresses (Volaire & Lelièvre 2001). Outre les modifications moyennes du climat et en particulier des températures, les modèles de changement climatique prévoient une plus grande variabilité intra-annuelle (IPCC 2018) notamment des précipitations. Cette variabilité climatique pourrait fortement

I. Introduction générale

impacter la production et la diversité des prairies (Swemmer *et al.* 2007; Zanardo *et al.* 2012) via des effets sur la réponse des espèces (Knapp *et al.* 2008), les interactions biotiques (Grant *et al.* 2014) ainsi que le fonctionnement des écosystèmes (Fay *et al.* 2008).

L'organisation des paysages agricoles limite également la diversité locale en contraignant la connectivité et la taille des habitats (Tschamntke *et al.* 2005, 2012). Avec les changements d'usage des terres observés, notamment le retournement des prairies permanentes comme évoqué plus haut, nous assistons à la fragmentation des habitats qui aboutit à l'accroissement du nombre de fragments (tâches) de surfaces plus petites, isolés les uns des autres par une matrice défavorable (Wilcove *et al.* 1986). Les espèces sont ainsi scindées en petites populations sensibles aux variations stochastiques (Fahrig 2003; Fischer & Lindenmayer 2007). L'isolement des populations provoque une réduction des flux de gènes entre populations, une augmentation de la dérive génétique et de la consanguinité conduisant ainsi à une augmentation de la probabilité d'extinctions locales dans la métapopulation (Young *et al.* 1996). Ces effets sont susceptibles d'aboutir, à terme, à une réduction de la biodiversité (Quinn & Harrison 1988).

Sous l'effet des pratiques et des changements globaux, l'environnement des prairies permanentes est soumis à différentes sources de variabilité spatio-temporelle. D'un côté, cette variabilité environnementale peut avoir des effets positifs sur les prairies en favorisant différentes espèces dans le temps ou dans l'espace (Tilman *et al.* 2006; Weigelt *et al.* 2010; Salguero-Gómez *et al.* 2015; Ehrlén *et al.* 2016; Louault *et al.* 2017). En effet, la variabilité environnementale favorise la réponse asynchrone des espèces à l'environnement (Yachi & Loreau 1999) qui à son tour favorise le maintien des espèces et la stabilité de la communauté (Isbell *et al.* 2009); ou bien la ségrégation spatiale qui permet le maintien des espèces à l'échelle régionale. D'un autre côté, la variabilité environnementale pourrait également avoir des effets négatifs (Knapp *et al.* 2002; Didiano *et al.* 2016) car elle peut conduire à l'accroissement d'un stress physiologique à l'échelle individuelle (Koussoroplis *et al.* 2017) et une limite à la dispersion des espèces (Tschamntke *et al.* 2012). Ceci soulève un manque de connaissance relatif au rôle de la variabilité environnementale dans la dynamique des communautés végétales, et ce, selon différentes sources de variabilité.

A. Hétérogénéité de l'environnement et coexistence des espèces

L'objectif général de cette thèse est d'étudier l'effet de l'hétérogénéité environnementale à fines échelles spatiales et temporelles sur la dynamique de communautés de plantes en prairies. La section ci-dessous présente tout d'abord les différents processus écologiques susceptibles d'influencer la

I. Introduction générale

dynamique des communautés de plantes, puis les causes de l'hétérogénéité de l'environnement et ses conséquences sur la dynamique des communautés.

Un des principes théoriques fondateurs de l'écologie est celui de l'exclusion compétitive (Volterra 1926; Gause 1934) : deux espèces (ou plus) ayant des exigences écologiques identiques (*i.e.* qui peuvent entrer en compétition) ne peuvent coexister indéfiniment, l'espèce la plus compétitive finissant à plus ou moins long terme par exclure l'autre. Tout un pan de l'écologie des communautés a dès lors essayé de comprendre comment une diversité d'espèces pouvait coexister. De multiples processus écologiques ont ainsi été décrits et testés. Selon Vellend (2016), ces différents processus peuvent être regroupés en quatre classes de processus, à savoir : la spéciation, la dérive écologique, la dispersion et la sélection (Figure I-2).

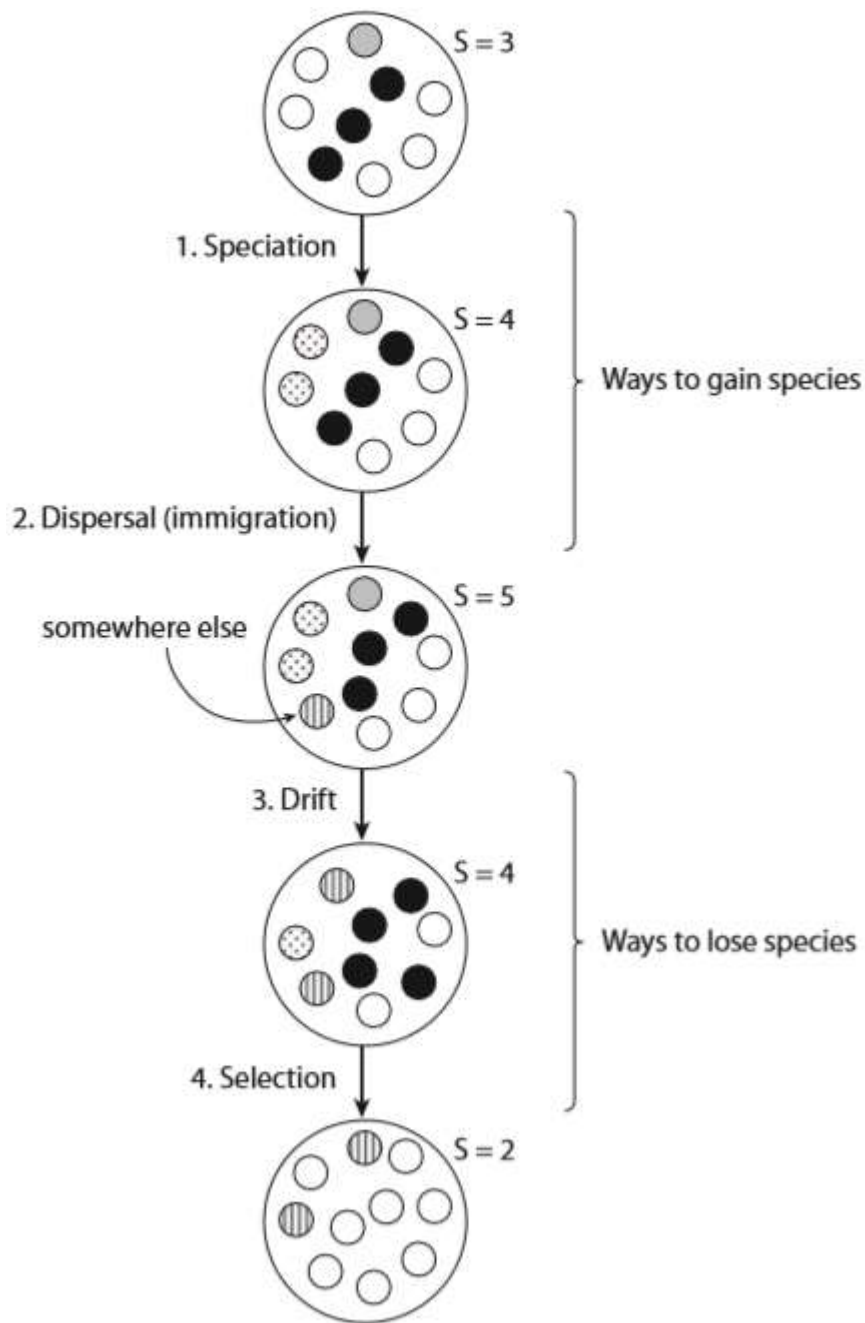


Figure I-2: Les quatre processus qui peuvent faire changer le nombre d'espèces (S) dans une communauté. Chaque petit cercle est un organisme individuel, avec le type de remplissage indiquant les différentes espèces. D'après Vellend 2016.

A.1. Spéciation

La spéciation est le terme désignant l'apparition de nouvelles espèces au cours du temps. On fait généralement l'hypothèse en écologie des communautés que ce processus influe peu sur la dynamique écologique de court à moyen terme, comme ce qui nous intéresse dans cette thèse. Néanmoins, de

I. Introduction générale

nombreuses études récentes invitent à reconsidérer cette hypothèse simplificatrice (e.g., Carroll *et al.* 2007).

A.2. Dérive écologique

La dérive écologique est le terme désignant les fluctuations d'abondance d'une espèce au cours du temps du fait du hasard. On parle également de stochasticité démographique pour désigner ce phénomène. Ce concept de dérive provient du champ de la génétique des populations. Les événements aléatoires correspondent alors à la transmission des différents allèles d'un gène entre générations successives. Par analogie, le terme de dérive écologique désigne la composante aléatoire de la démographie des différentes populations, qui n'est pas liée à des différences de valeurs adaptatives ou « fitness » entre individus (Hubbell 2001). L'effet de la dérive écologique est d'autant plus important que la taille des populations est petite (Lande *et al.* 2003). Par ailleurs, ce processus mène à l'exclusion progressive au cours du temps de toutes les espèces sauf une. La dérive écologique aura un impact d'autant plus fort dans la dynamique des communautés que les différences de fitness entre individus seront faibles. Ainsi, les compromis (ou trade-offs) qui atténuent les différences de fitness entre espèces, augmentent l'importance de la dérive écologique. Plus généralement, les mécanismes égalisateurs (sensu Chesson 2000) ont ce même effet.

L'importance de la dérive écologique a été très étudiée en forêt tropicale (Hubbell 2001). Dans ces forêts, le grand nombre d'espèces en coexistence induit des tailles de populations d'arbres très faibles localement, ce qui est propice à un effet fort de la dérive écologique. A contrario, dans les prairies semi-naturelles étudiées dans cette thèse, les tailles de population de la majorité des espèces en présence sont très élevées à l'échelle d'une parcelle agricole. De ce fait, l'importance du processus de dérive écologique en prairie ne va pas de soi. Néanmoins, plusieurs études démontrent une importance non négligeable de la dérive écologique dans des communautés de plantes herbacées (Martorell & Freckleton 2014; Lohier *et al.* 2016).

A.3. Dispersion

La dispersion désigne les processus de mobilité des organismes dans l'espace. Pour les plantes qui sont des organismes sessiles, cette dispersion a deux composantes : la production de graines et la reproduction végétative. Même si les graines peuvent parcourir de grandes distances et s'établir loin du parent (Howe & Miriti 2004), la probabilité d'établissement diminue fortement avec la distance (Zobel *et al.* 2010). Ainsi la dispersion, qu'elle soit par graines ou par propagation végétative, se fait la plupart du temps à de courtes distances et de manière hétérogène depuis le parent. Cette dispersion

I. Introduction générale

limitée peut être mise en évidence par l'ajout de graines qui augmente dans la majorité des cas la richesse spécifique de la communauté (Myers & Harms 2009). En cas de dispersion limitée, l'espèce présentant la meilleure fitness ne pourra pas atteindre tous les patchs locaux disponibles. Dans ce cas, les espèces avec une plus faible fitness pourront gagner certains sites par forfait (Hurt & Pacala 1995; Wright 2002). La dispersion par graines permet de connecter des communautés même très éloignées grâce à la capacité de dispersion à longue distance d'une faible proportion des graines (Nathan *et al.* 2008). L'effet de la dispersion dépend également de la structure spatiale des habitats (qualité et connectivité) : la connectivité des habitats favorise la diversité spécifique (Brudvig *et al.* 2009).

Comprendre l'impact de la dispersion sur la dynamique des communautés est l'objet de la théorie des métacommunautés (Leibold *et al.* 2004). Une métacommunauté est un ensemble de communautés liées par la dispersion (Leibold *et al.* 2004). La manière dont la dispersion peut influencer les dynamiques de métacommunautés a été illustrée par quatre exemples dans l'étude de Leibold *et al.* (2004) : la dynamique de patch, le tri des espèces, l'effet de masse et le paradigme neutre. Ces paradigmes sont détaillés pour deux espèces. i) *La dynamique de patch* (Figure I-3a) – Ce paradigme se base sur le trade-off compétition-colonisation : une espèce est le compétiteur supérieur tandis que l'autre est le colonisateur supérieur. Si un patch est libre et pourrait être occupé par l'une ou l'autre des espèces, il va d'abord être occupé par le colonisateur supérieur puis, plus tard, par le compétiteur supérieur qui va exclure l'autre espèce. Chez les plantes, un trade-off compétition-colonisation peut être causé par le trade-off entre la taille et le nombre de graines : les meilleurs disperseurs produisent majoritairement des petites graines tandis que les meilleurs compétiteurs produisent majoritairement des grandes graines (Geritz 1995). Des discussions existent cependant sur la nature réelle de ce trade-off lié à la taille de graines. Une hypothèse alternative est qu'il donnerait lieu à un trade-off entre colonisation et tolérance aux stress environnementaux (plutôt qu'un trade-off compétition-colonisation, Muller-Landau 2010). ii) *Le tri des espèces* (Figure I-3b) – Ce paradigme se base sur le tri des espèces en fonction de conditions environnementales hétérogènes dans l'espace. En cas de faible dispersion, les espèces sont séparées dans des niches spatiales et la dispersion n'est pas suffisante pour modifier leur distribution. iii) *L'effet de masse* (Figure I-3c) – Ce paradigme se base sur la dispersion des espèces. Chaque espèce occupe un patch dans lequel elle est le compétiteur supérieur, ces patchs contiennent les populations sources. Chaque espèce occupe également le patch dans lequel elle n'est pas le compétiteur supérieur et finirait donc par être exclue, ces patchs contiennent les populations puits. Les populations puits sont maintenues grâce à la dispersion et le fort taux de croissance intrinsèque de la population source. iv) *Le paradigme neutre* (Figure I-3d) – Ce paradigme neutre, basé sur la théorie neutre (Hubbell 2001), considère une équivalence entre les espèces. Toutes les espèces sont

I. Introduction générale

originellement présentes dans tous les patches, les espèces disparaîtront aléatoirement dans certains patches, si la dispersion inter-patches n'est pas suffisante pour assurer une recolonisation.

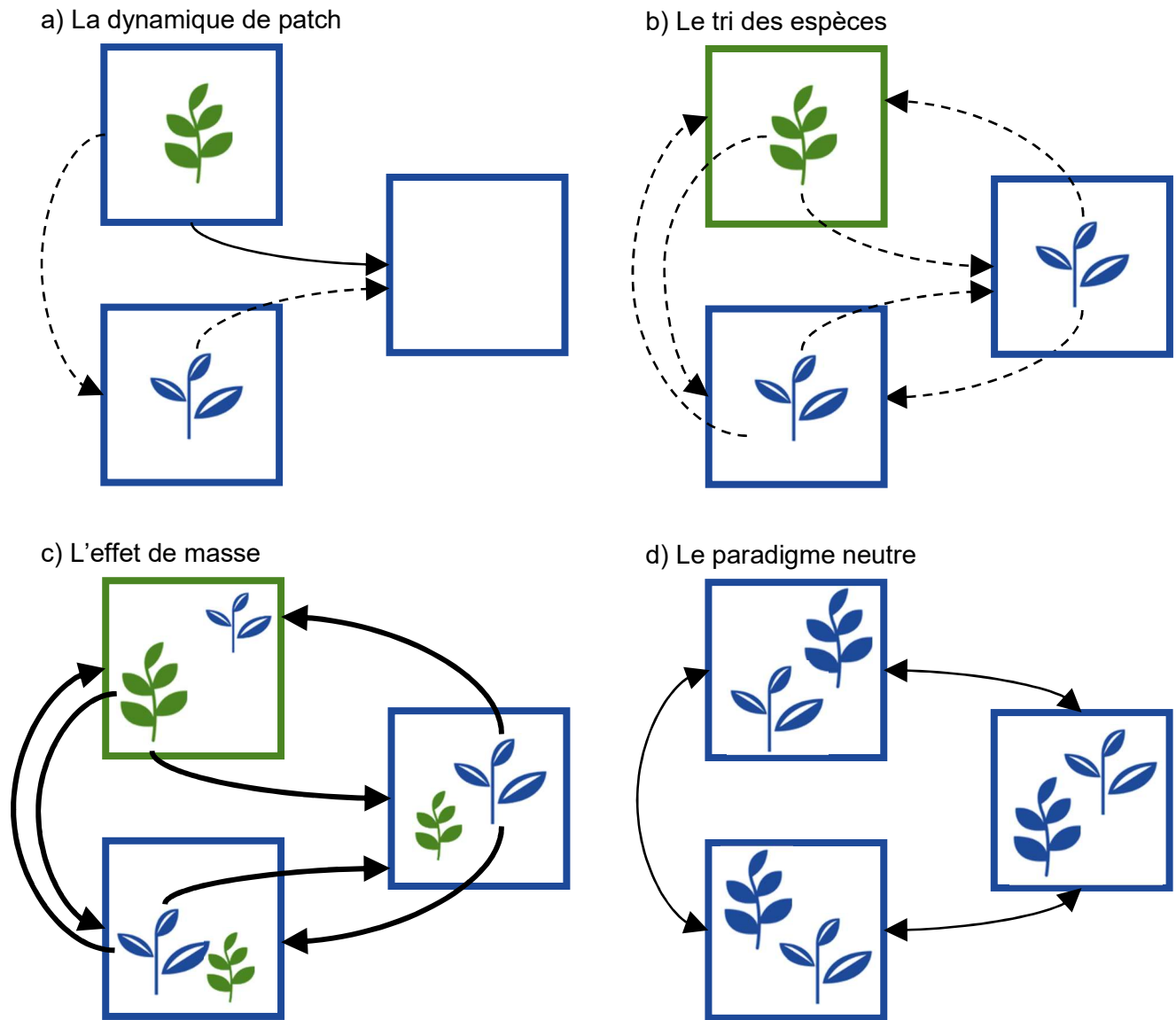


Figure I-3: Quatre exemples dont la dispersion peut impacter la dynamique des métacommunautés : a) la dynamique de patch, b) le tri des espèces, c) l'effet de masse, d) le paradigme neutre. Les deux formes de plantes représentent deux espèces. Les flèches connectent les populations sources aux potentiels sites de colonisation, représentés par les différentes couleurs des carrés. Les flèches pleines indiquent une plus forte dispersion que les flèches pointillées et un mouvement unidirectionnel (flèche simple) ou bidirectionnel (flèche double). Le degré auquel une espèce est le compétiteur dominant dans un site est montré par la correspondance entre la couleur de la plante et du site. Adapté de Leibold *et al.* 2004.

Au-delà de ces exemples, prendre en compte le couplage entre communautés via une dispersion limitée permet de comprendre différents phénomènes potentiellement importants dans la dynamique des communautés, comme la dépendance des patrons locaux au contexte régional dans lequel ils s'inscrivent (Ricklefs 1987) ou la contingence historique dans l'assemblage et la dynamique des

I. Introduction générale

communautés (Fukami & Nakajima 2011). Cela permet également d'avoir des attendus théoriques neutres, basés uniquement sur les processus de dérive et de dispersion limitée, pour tester de manière robuste l'influence de processus écologiques liés à la sélection.

A.4. Sélection

Les processus de sélection au sein des communautés font souvent référence au concept de niche écologique. Différentes définitions de ce concept ont été proposées dans la littérature. Hutchinson (1957) définit la niche écologique d'une espèce comme un volume à n dimensions dont chaque axe est un facteur écologique. Ce volume représente l'ensemble des conditions environnementales propices à la survie de cette espèce. En présence de compétiteurs, l'ensemble des conditions environnementales propices à la survie de cette espèce est modifié, on parle alors de niche réalisée. Chaque individu a des propriétés qui lui sont propres et qui déterminent sa niche écologique. Ces propriétés ne sont pas toujours facilement mesurables. Celles qui peuvent l'être sont appelées traits fonctionnels (Lavorel & Garnier 2002; Violle *et al.* 2007). Ces traits renseignent, de manière plus ou moins directe, sur les conditions environnementales permettant la survie de l'individu, mais aussi sur son utilisation des ressources pour sa survie (cf. la niche d'Elton dans un contexte d'écologie animale).

Dans un lieu donné et à un temps donné, seuls les individus dont la niche écologique est compatible avec les caractéristiques environnementales de ce lieu peuvent s'installer. On parle ainsi de filtrage environnemental pour désigner cette sélection des individus sur la base de leurs propriétés. Ce filtrage environnemental est un acteur majeur de la dynamique des communautés écologiques, et en particulier des communautés de plantes (Keddy 1992; Weiher & Keddy 1995). De manière complémentaire, un certain degré de coexistence locale peut être atteint si des individus ont des niches d'utilisation des ressources suffisamment distinctes, on parle alors de différenciation de niche (Abrams 1983; Wilson 2011). Ce mécanisme semble important en prairie pour expliquer le nombre d'espèces (Goldberg & Fleetwood 1987; Goldberg & Landa 1991; Götzenberger *et al.* 2012; Wilson & Stubbs 2012). Il est à noter que ce mécanisme est également valable à l'échelle des groupes fonctionnels (Hector 1999).

B. Hétérogénéité de l'environnement et dynamique des communautés

Les conditions environnementales ne sont pas constantes dans l'espace et dans le temps. Cette hétérogénéité spatiale et temporelle de l'environnement induit une variabilité du filtrage environnemental et a donc un impact sur la dynamique des communautés. Cette section détaille les

I. Introduction générale

différentes sources d'hétérogénéité de l'environnement et leur impact sur la dynamique des communautés.

B.1. Les sources d'hétérogénéité environnementale en prairies

On peut distinguer trois grandes sources d'hétérogénéité environnementale : i) les caractéristiques pédoclimatiques, ii) les perturbations dont celles liées à l'exploitation agricole des prairies, iii) le contexte biotique.

Les caractéristiques physiques du sol sont assez stables dans le temps et induisent principalement une variabilité spatiale de l'environnement. Les principales variables sont le type de sol et la densité apparente, qui modifient les disponibilités de ressources nécessaires à la croissance des plantes (eau, nutriments). Les conditions climatiques (température, ensoleillement, précipitations) induisent à la fois une hétérogénéité spatiale et une hétérogénéité temporelle. Ainsi, de nombreuses études ont montré, par différentes approches, une influence forte du pédoclimat sur la structure taxonomique ou fonctionnelle des communautés prairiales à différentes échelles spatiales (De Bello *et al.* 2005; Cornwell & Ackerly 2009; Scherrer & Körner 2011; Dubuis *et al.* 2013; Price *et al.* 2017).

Les perturbations naturelles en prairies peuvent avoir des origines multiples : incendies, inondations, phénomènes géomorphologiques, mais aussi action des herbivores sauvages. À ces perturbations d'origine naturelle s'ajoutent les perturbations d'origine anthropique – principalement agricole – comme la fauche, le labour et le pâturage. Les pratiques agricoles, comme la fauche et le pâturage, modifient la variabilité spatio-temporelle de l'environnement. Elles induisent des perturbations qui influencent fortement la diversité spécifique (Wilson 2011). En prairie, les modalités des pratiques que ce soit pour la fauche (fréquence de coupe, date de coupe et fertilisation) ou le pâturage (intensité, période et espèce) modifient fortement l'assemblage des espèces (Gaujour *et al.* 2012). La fréquence de coupe réduit la compétition pour la lumière et ouvre le couvert permettant une expression de la banque de graines du sol. La date de coupe peut influencer sur la dispersion en empêchant la reproduction sexuée (et contraint la reproduction végétative). La fertilisation, en particulier azotée, accélère l'exclusion compétitive. La fertilisation favorise la dominance compétitive d'espèces présentant la même stratégie de croissance (et nitrophiles), généralement plus compétitives pour certaines ressources que les autres (Price *et al.* 2014). L'intensité et la période de pâturage favorisent l'ouverture

I. Introduction générale

du couvert via des trouées permettant la création de niches de régénération. L'identité de l'espèce qui pâture peut influencer la persistance de certaines espèces de plantes si la défoliation est sélective.

L'effet du pâturage sur l'hétérogénéité spatiale est d'abord direct via l'herbivorie ce qui réduit la biomasse aérienne, le couvert végétal et la hauteur des plantes (Jacquemyn *et al.* 2003; Wei *et al.* 2011). L'effet du pâturage sur le pattern de végétation dépend du pattern de pâturage (Adler *et al.* 2001). En effet, le pâturage peut augmenter ou réduire l'hétérogénéité spatiale de la végétation. Si le pattern de pâturage n'est pas basé sur le pattern de végétation, soit le pattern de pâturage est plus prononcé que le pattern de végétation alors l'hétérogénéité spatiale augmente, soit il est moins prononcé et l'hétérogénéité spatiale diminue. Un pâturage non sélectif ou dont les zones de pâturage sont plus grandes que les patches de végétation diminue l'hétérogénéité. Si le pattern de pâturage est basé sur le pattern de végétation, soit le pâturage augmente les différences de type de végétation alors l'hétérogénéité spatiale augmente, soit il les diminue et l'hétérogénéité spatiale diminue. Le pattern de pâturage est basé sur le pattern de végétation dans le cas de feedback positif de la qualité du fourrage : les zones précédemment pâturées ont une meilleure qualité fourragère, induisant un nouveau pâturage ce qui augmente l'hétérogénéité. Il a été montré que le type de patch n'est pas spatialement aléatoire et que les patches précédemment pâturés le sont à nouveau (Dumont *et al.* 2012). De plus, le pâturage maintient les types de patches dans le temps (au moins quelques années) (Jacquemyn *et al.* 2003; Dumont *et al.* 2012). La présence des animaux, et leur préférence de pâturage, augmente l'hétérogénéité spatiale d'autres variables. Via leurs déjections, leur présence induit des patches avec une forte teneur en azote (Snow *et al.* 2017; Liu *et al.* 2018). Via leur piétinement, leur présence augmente la densité apparente du sol ce qui contribue à augmenter la disponibilité en eau (Wiesmeier *et al.* 2009; Lin *et al.* 2010; Zhao *et al.* 2010; Wrage *et al.* 2011). Contrairement à l'azote, la teneur en eau du sol dépend fortement des patches de pâturage (Ren *et al.* 2015). Comme les patches sont pâturés de nouveau, les patterns de hauteur de végétation (Hirata *et al.* 2011; Dumont *et al.* 2012) et de teneur en eau (Zhao *et al.* 2010) présentent une stabilité temporelle.

La coupe, et la fertilisation qui lui est souvent associée, ont une application homogène ce qui doit tendre à réduire l'hétérogénéité spatiale de l'environnement. Mais la coupe induit une forte variabilité temporelle de l'environnement via un changement brutal des stades de végétation, de biomasse et des ressources des plantes pendant la saison de croissance (Brum *et al.* 2009; Bachmann *et al.* 2018).

Enfin, le contexte biotique est également une source d'hétérogénéité environnementale. L'hypothèse Janzen-Connell (Janzen 1970; Connell 1978) se base sur la densité-dépendance négative : le parent

I. Introduction générale

rend son environnement proche hostile – compétition intraspécifique, parasites – ce qui favorise les autres espèces. Cette hypothèse est considérée importante (Wilson 2011) car, sous réserve d'une spécificité d'hôte, cette hostilité permet de réduire la compétition interspécifique. Une méta-analyse (Comita *et al.* 2014) montre que les densités dépendances et les distances-dépendances observées sont cohérents avec l'hypothèse Janzen-Connell. Par ailleurs, les recherches sur le « feedback plante-sol » se développent et tendent à conforter l'importance du contexte biotique sur la dynamique de communautés de plantes. Ce feedback inclut les effets des ennemis naturels, mais aussi ceux des symbiontes et des organismes décomposeurs du sol (van der Putten *et al.* 2016).

B.2. Impacts de l'hétérogénéité environnementale sur la dynamique des communautés

L'hétérogénéité environnementale, qu'elle soit spatiale ou temporelle, est susceptible d'influencer la dynamique des communautés, notamment en favorisant la coexistence des espèces comme le montre de nombreux modèles théoriques (Chesson & Warner 1981; Chesson 2000). En effet, la variabilité environnementale peut constituer un mécanisme égalisateur (au sens de Chesson 2000), c'est-à-dire diminuer les différences de fitness entre espèces qu'il y aurait dans un environnement constant. Cela est susceptible de se produire dès lors que les réponses des espèces aux variations de l'environnement sont distinctes et qu'il existe des trade-offs dans ces réponses aux variations de l'environnement. Pour qu'il y ait coexistence stable et donc que l'hétérogénéité environnementale conduise à un mécanisme stabilisateur (au sens de Chesson 2000), des conditions supplémentaires sont nécessaires. Pour la variabilité temporelle de l'environnement, Chesson (2000) décrit deux cas de figures qui mènent à une coexistence stable (la non-linéarité relative de la compétition et le storage effect). Pour la variabilité spatiale de l'environnement, Amarasekare (2003) identifie un troisième cas de figure menant à une coexistence stable (la covariance croissance-densité). La distinction entre effets stabilisants et égalisateurs de l'hétérogénéité environnementale reste cependant assez difficile à effectuer en pratique, car cela demande de caractériser simultanément les réponses des espèces (taux de croissance) aux variations de l'environnement, et les réponses des espèces à la compétition (intra- et interspécifique).

B.3. Echelles d'analyses de l'hétérogénéité environnementale

Les analyses temporelles des communautés végétales ont été principalement effectuées à des échelles de temps pluriannuelles (Tilman *et al.* 2006; Weigelt *et al.* 2010; Salguero-Gómez *et al.* 2015; Ehrlén *et al.* 2016; Louault *et al.* 2017). Elles ont mis en évidence le rôle des fluctuations environnementales à ces échelles de temps. Il a été montré que la variabilité des précipitations, à l'échelle interannuelle, augmente la diversité fonctionnelle des plantes (Gherardi & Sala 2015) mais diminue la production de biomasse (Walter *et al.* 2012). De plus, considérer la variabilité environnementale a permis d'obtenir

I. Introduction générale

de meilleures prédictions sur la démographie (Doak *et al.* 2005) et sur les facteurs qui structurent les populations de plantes (Ehrlén *et al.* 2016). Même si de grandes variations environnementales se produisent à des échelles pluriannuelles, des variations environnementales se produisent également à des échelles intra-saisonnières (Swemmer *et al.* 2007; Zanardo *et al.* 2012). Cependant peu d'études empiriques analysent leurs effets sur les communautés végétales (Schofield *et al.* 2018). Parmi elles, des suivis au cours de la saison de croissance ont montré que la hauteur de la canopée varie davantage au cours de la saison que le long d'un gradient de richesse spécifique (Bachmann *et al.* 2018) ; ou bien que la ressource limitante varie également au cours de la saison (Klaus *et al.* 2016). De précédentes études empiriques ont démontré l'effet positif de la variabilité temporelle de l'environnement sur la biodiversité à une échelle interannuelle (Adler *et al.* 2006; Angert *et al.* 2009). Dans ces études, la fitness (respectivement le pourcentage de recouvrement et la fécondité) est quantifiée une fois par an. Il reste donc à expliquer le maintien des espèces au cours de l'année. À l'heure actuelle, peu d'études ont démontré l'effet positif de la variabilité environnementale sur la biodiversité à des échelles intra-annuelles (Knapp *et al.* 2002; Gherardi & Sala 2015). Or, il a été montré théoriquement que la variabilité environnementale à fine échelle (infra-saisonnière) permet d'expliquer la coexistence (Lohier *et al.* 2016). Cependant, les mécanismes sous-jacents restent encore peu explorés à cette échelle. Il est prévu que le changement climatique affectera la variabilité temporelle de l'environnement. En particulier, la variabilité intra-annuelle des précipitations est fortement susceptible d'augmenter (Watterson 2005; Knapp *et al.* 2008) ce qui pourrait avoir des conséquences sur le fonctionnement des prairies (Schneider *et al.* 2014; Zeppel *et al.* 2014).

C. Objectifs, méthodologie et organisation de la thèse

C.1. Questions ouvertes étudiées dans le cadre de la thèse

Les enjeux socio-économiques et environnementaux associés aux prairies permanentes nous incitent à conserver ou restaurer au mieux leur diversité floristique, vue à la fois comme une composante importante de biodiversité totale et comme un soutien aux divers services écosystémiques rendus par les prairies. Pour cela, il convient de mieux comprendre comment les communautés végétales se structurent. Nous avons ici souligné le rôle primordial de la variabilité environnementale dans de multiples processus de maintien de la diversité. L'analyse de la littérature révèle cependant la nécessité de conduire des analyses combinant à la fois l'étude de la variabilité temporelle et de l'hétérogénéité spatiale des conditions environnementales, et ce, à fine échelle. En particulier, les analyses centrées sur les variations intra-annuelles de l'environnement sont encore trop rares. Enfin, nous avons identifié deux sources importantes de variabilité à ces échelles : les pratiques agricoles et

I. Introduction générale

en particulier le régime d'exploitation de l'herbe, qui constituent ainsi un levier de conservation/restauration de la biodiversité, et les variations climatiques en particulier de précipitations.

De ce constat émerge l'objectif central de cette thèse qui est de déterminer les effets de la variabilité spatio-temporelle fine, induite par les pratiques de gestion et les variations climatiques, sur la dynamique des communautés prairiales et les processus via lesquels la variabilité environnementale agit sur le maintien de la biodiversité.

La thèse est alors organisée en trois chapitres. Le premier chapitre a pour objectif de déterminer les sources de la variabilité environnementale au sein de parcelles de prairies permanentes fauchées ou pâturées au cours d'une saison de végétation. L'environnement est décrit à travers des indicateurs de la disponibilité de trois ressources importantes que sont l'eau, la lumière et l'azote. Le deuxième chapitre a pour objectif d'identifier les conséquences de ces variabilités observées sur les changements de composition taxonomique et fonctionnelle au sein de ces mêmes parcelles (composante spatiale) et au cours d'une saison de végétation (composante temporelle). Ces deux premiers chapitres contrastent des pratiques agricoles pour un même régime de variabilité climatique. Inversement, le dernier chapitre contraste deux régimes de variabilité des précipitations pour un même mode de gestion. L'objectif est ici d'identifier les mécanismes via lesquels la variabilité temporelle environnementale à fine échelle agit sur la dynamique des communautés.

C.2. Une étude sur un site expérimental de suivi à long terme

Les deux premiers chapitres de la thèse, centrés sur la variabilité environnementale et ses effets sur la dynamique des communautés dans différentes modalités de gestion des prairies, reposent sur une étude observationnelle conduite sur le site SOERE-ACBB de Theix (www.soere-acbb.com) situé à 880 m d'altitude dans la Chaîne des Puys (Massif central, France, 45°43'23" N, 03°1'21" E) (Figure I-4). Il s'agit d'un observatoire du fonctionnement écologique et des propriétés agronomiques des prairies selon différents modes de gestion. Le climat est semi-continentale avec une température moyenne de 8,7°C et une somme annuelle des précipitations de 770 mm. Le sol, de type brunisol, s'est développé sur un substrat granitique. Les modalités de gestion appliquées visent à reproduire deux gradients. Un gradient de chargement animal avec différents niveaux de chargement et différents types d'animaux (bovins vs ovins) contrastés avec des abandons. Un gradient de fertilisation sur des parcelles fauchées avec des restitutions minérales NPK, PK ou sans restitution. Ces gestions sont appliquées depuis 2005.

I. Introduction générale

Une étude de suivi de la végétation (Louault *et al.* 2017) suggère que la composition taxonomique et fonctionnelle s'est depuis lors largement différenciée entre les traitements.

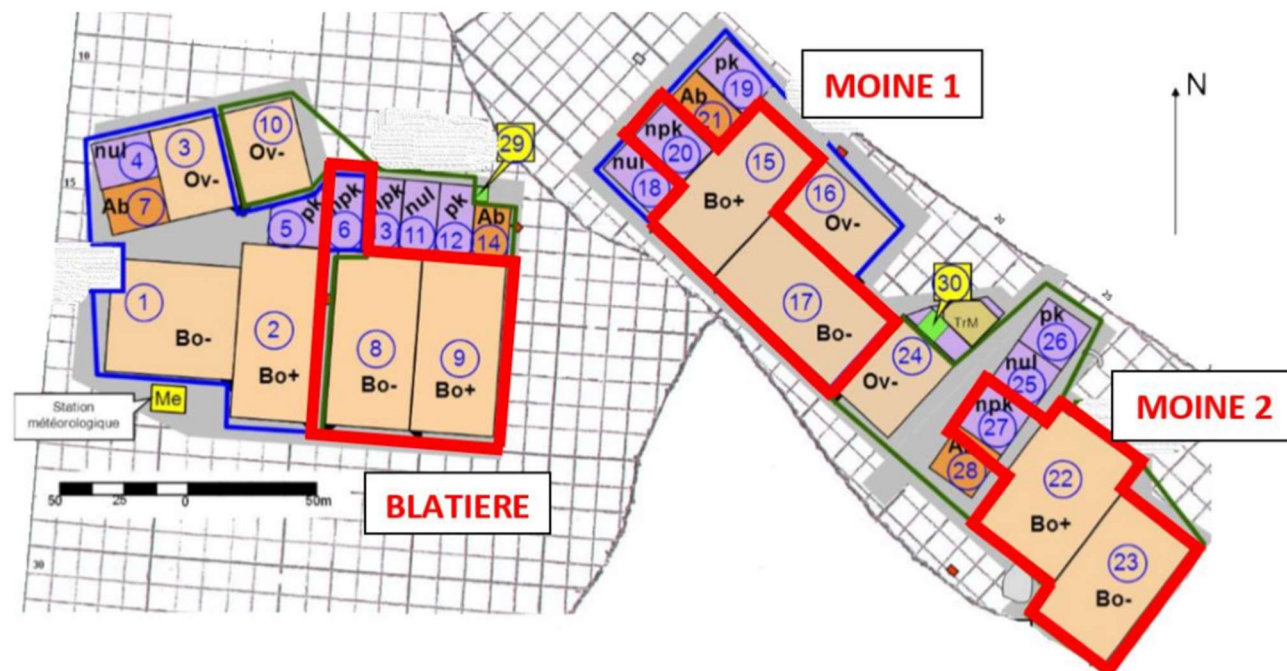


Figure I-4 : Schéma du dispositif de terrain de Theix avec en violet les parcelles liées au gradient de fertilisation et en beige les parcelles liées au gradient de perturbation. Bo +/- : pâturage bovin à fort / faible chargement ; Ov +/- : pâturage ovin à fort / faible chargement. Les parcelles suivies dans cette thèse sont réparties dans trois blocs encadrés en rouge.

Pour les besoins de cette thèse, nous nous sommes intéressés à trois traitements aux effets supposés contrastés sur la variabilité spatio-temporelle de l'environnement. Deux traitements de pâturage bovin à fort chargement (de l'ordre de 1,75 UGB/ha) et à faible chargement (de l'ordre de 0,75 UGB/ha) et un traitement de fauche fertilisé (264 kgN.ha^{-1} , 33 kgP.ha^{-1} and 189 kgK.ha^{-1}). L'effet de ces traitements sur l'hétérogénéité spatiale et temporelle des conditions environnementales a fait l'objet d'un suivi spatio-temporel à fine échelle, c'est-à-dire à l'échelle infra saisonnière et infra parcellaire. Nous avons alors considéré l'environnement à travers trois ressources (l'eau, la lumière et l'azote – voir Encart n°1) auquel nous avons rajouté un suivi des conditions de températures et de précipitations. Ce suivi a permis de i) calculer la variabilité spatio-temporelle de l'environnement et de la comparer entre traitements, ii) calculer le degré de synchronie des changements temporels des conditions environnementales au sein des parcelles, iii) comparer les effets des pratiques par rapport aux conditions météorologiques.

Nous avons alors testé l'hypothèse d'une plus grande variabilité spatiale des conditions environnementales dans les pâtures et une plus grande variabilité temporelle dans les fauches.

Encart n°1 : Mesures de la disponibilité des ressources environnementales

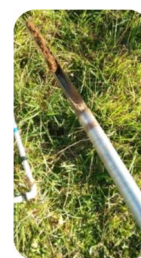
a) La lumière

La disponibilité de la lumière est estimée par l'interception lumineuse de la canopée grâce à un ceptomètre (ci-contre). Un capteur placé sur un piquet avec niveau au bord du plot permet d'obtenir le rayonnement au-dessus de la canopée. La tige de ceptomètre est placée à ras du sol et permet d'obtenir le rayonnement reçu au sol. La tige est composée de huit segments et permettrait de caractériser l'hétérogénéité du rayonnement à cette échelle. Le ratio du rayonnement au-dessus de la canopée et au ras du sol définit l'interception lumineuse (ou le taux d'extinction). Chaque plot comprend trois mesures d'interception lumineuse parallèles qui sont moyennées. La calibration doit être répétée régulièrement en plaçant la tige à côté du piquet (le rayonnement doit être le même).



b) L'eau

La disponibilité en eau est estimée par des micro-prélèvements de sols entre -20 et -5 cm grâce à une gouge (ci-contre), zone où se situent la majorité des racines. L'emplacement du prélèvement est proche du plot mais à l'extérieur pour ne pas perturber le suivi de végétation. L'emplacement du prélèvement est défini et différent à chaque date afin de ne pas échantillonner deux fois au même endroit. L'échantillon est stocké au frais et pesé dans les 48 heures, puis séché afin de calculer la teneur en eau du sol.



c) L'azote

La disponibilité en azote est estimée par le Nitrogen Balance Index (NBI) qui est un indice correspondant au ratio chlorophylle / flavonols reflétant l'assimilation en azote / carbone. Les teneurs en chlorophylle et flavonols sont estimées respectivement par transmittance et par fluorescence. Ces mesures sont effectuées sur les feuilles grâce à un chlorophylle-mètre (ci-contre). Dix feuilles sont prélevées à proximité du plot en respectant les abondances relatives spécifiques du plot. Ces feuilles sont mises à réhydrater au frais pendant 48 heures, puis trois mesures par feuille sont effectuées avec le chlorophylle-mètre.



I. Introduction générale

Les conséquences de cette hétérogénéité sur la dynamique des communautés ont été déterminées grâce à des relevés taxonomiques effectués aux mêmes emplacements que précédemment. Ils ont ainsi permis de quantifier des changements de diversité taxonomique et fonctionnelle (grâce à une campagne de mesures de traits préalable) au sein des parcelles associées à des changements environnementaux. Ceci nous a permis d'appliquer un cadre nouvellement proposé d'analyse des données spatiotemporelles (Jabot *et al.* 2020) afin d'évaluer l'importance relative d'effets liés à des filtres hétérogènes, de la dérive écologique, de la dispersion limitée et de la ségrégation phénologique. Nous avons alors testé i) si le filtrage environnemental avait un rôle prépondérant sur la dispersion limitée et la dérive écologique dans les deux traitements (fauche et pâturage), ii) si les dynamiques de communautés étaient davantage liées aux variations temporelles des conditions environnementales dans les prairies fauchées et davantage liées aux variations spatiales de l'environnement dans les prairies pâturées, iii) si la dispersion était davantage limitée en prairies pâturées qu'en prairies fauchées, et iv) si la dérive écologique était de magnitude similaire en pâtures et en fauches.

C.3. Une expérimentation en pots

Le dernier chapitre de cette thèse vise à identifier les mécanismes de maintien de la diversité des prairies associées à la variabilité des précipitations. Pour cela une expérimentation semi-contrôlée a été réalisée (Figure I-6). La croissance d'individus de quatre espèces de graminées prairiales a été suivie dans des pots en présence d'individus hétérospécifiques ou conspécifiques soumis à deux traitements croisés de variabilité temporelle d'apport en eau (variable ou peu variable) et de fertilisation (avec ou sans apport d'azote). Ces suivis individuels de croissance ont été réalisés grâce à une méthode d'estimation de la biomasse aérienne non-destructive basée sur des équations allométriques (Pottier & Jabot 2017) répétée à un rythme hebdomadaire. Cette méthode est basée sur

l'estimation du volume minimum (Figure I-5). Simultanément, des mesures horaires des conditions de température et de disponibilité en eau dans les pots ont été réalisées.

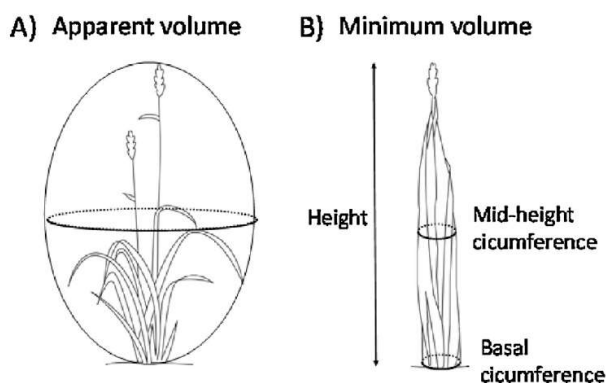
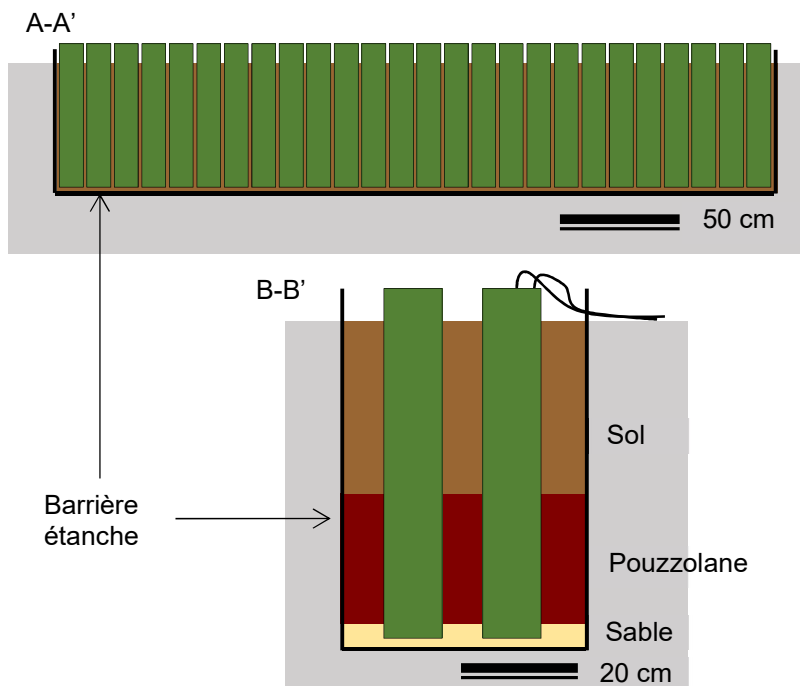
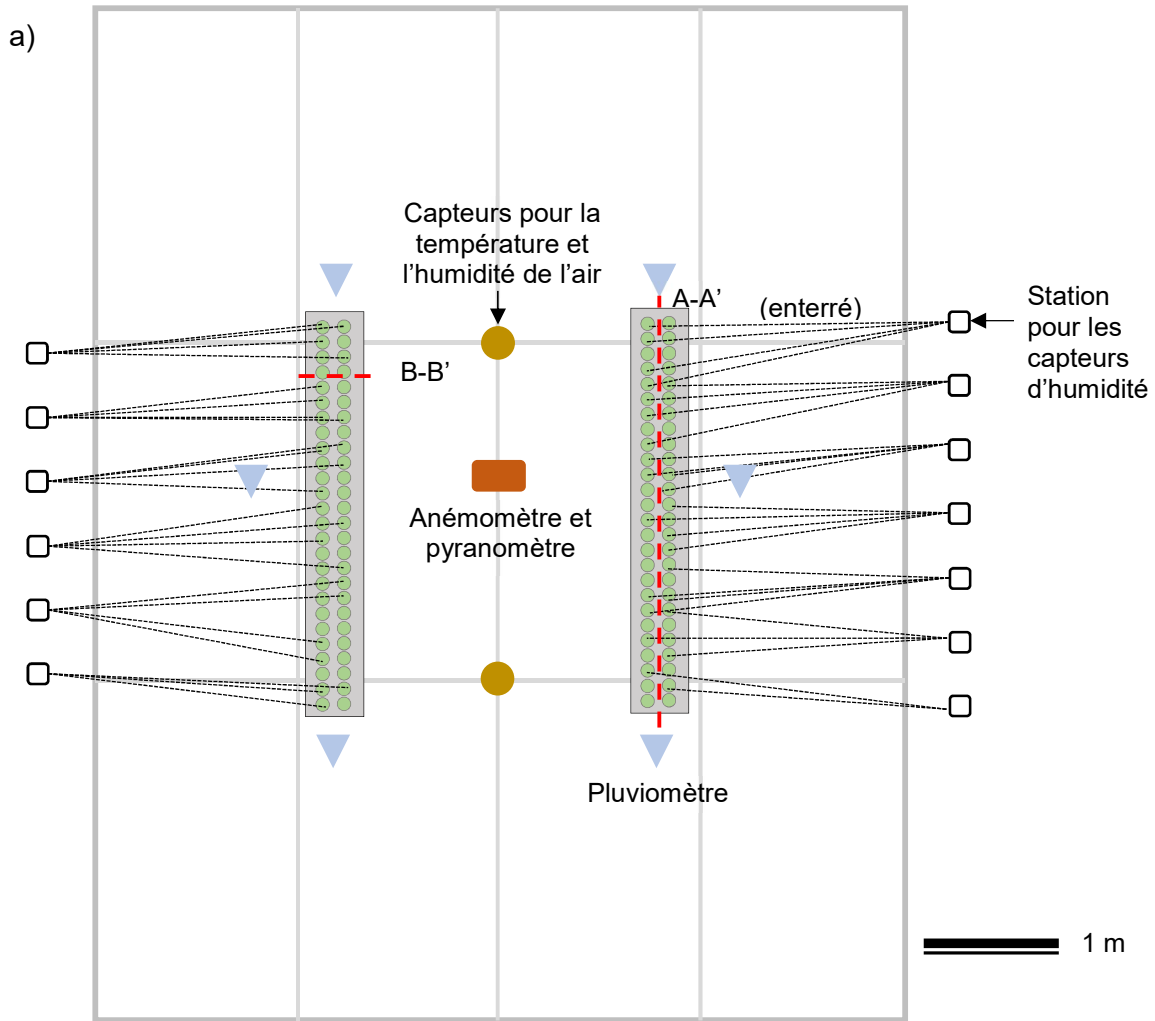


Figure I-5: Les mesures biométriques considérées pour l'estimation non-destructive de la biomasse aérienne. A) Le volume apparent est difficile à estimer avec précision à cause de l'arrangement spatial des organes des espèces herbacées, en particulier les feuilles, dépend fortement de facteurs externes. B) Le volume minimum correspond au volume qu'un individu occupe quand tous les organes aériens sont regroupés le long de l'axe longitudinal de la plante. La hauteur, la circonférence basale et la circonférence à mi-hauteur sont utilisées pour estimer le volume minimum (tiré de Pottier & Jabot 2017).

Ces données ont permis de caractériser l'évolution temporelle de la diversité des pots (plurispécifiques), de la hiérarchie compétitive entre les individus et des différences de stress hydriques dans les différents pots. Sur cette base il a été possible de tester 4 hypothèses alternatives :

- 1) Un effet positif de la variabilité temporelle de l'apport en eau sur le maintien de la diversité via un partitionnement temporel des niches hydrologiques des espèces.
- 2) Un effet positif dû à une égalisation de la croissance entre les espèces.
- 3) Un effet positif dû à un ralentissement de l'exclusion compétitive en raison de la réduction de la croissance de toutes les espèces.
- 4) Aucun effet de la variabilité temporelle de l'apport en eau sur le maintien de la diversité, cette absence d'effet pouvant s'expliquer par la résistance écophysiological des plantes à court terme, ou par une limitation de la croissance par un autre facteur que la disponibilité en eau.

I. Introduction générale



I. Introduction générale



Figure I-6 : a) Schéma du dispositif expérimental avec emplacement des pots et des capteurs, b) photos de mise en place.

II. CHAPTER 1: EFFECTS OF GRASSLAND MANAGEMENT ON FINE SCALE ENVIRONMENTAL SPATIOTEMPORAL VARIABILITY

L'impact des modalités de gestion sur la variabilité des conditions environnementales à l'échelle infraparcellaire et au cours d'une saison de croissance reste insuffisamment compris car i) les études passées se sont concentrées soit sur la dimension spatiale, soit la dimension temporelle de la variabilité mais rarement les deux, ii) elles ont été généralement conduites pour un facteur à la fois, alors que la limitation de la croissance est multifactorielle et iii) l'importance relative des pratiques et des sources naturelles de variabilité environnementale comme les conditions météorologiques n'a pas été évaluée. Fort de ce constat, l'objectif de ce chapitre a été d'étudier simultanément la variabilité spatiale et temporelle à fines échelles de trois ressources nécessaires à la croissance des plantes : la lumière, l'azote et l'eau.

Les données ont été récoltées dans le cadre d'un observatoire à long terme de prairies gérées dans le Massif central (45°43'23"N, 03°1'21"E). Nous avons suivi la dynamique spatiale des trois ressources mentionnées ci-dessus à fine échelle spatiale (étendue de 350 m² et grain de 0,25 m²) et temporelle (toutes les 2,5 semaines en moyenne) dans neuf parcelles gérées soit par fauche soit par pâturage (à deux intensités). Nous avons calculé les variabilités environnementales spatiales et temporelles en utilisant des volumes 3D convexes avec un axe par ressource environnementale suivie. Nous avons analysé les changements environnementaux entre des dates consécutives en termes de magnitude et de similitude entre les plots d'une même parcelle. Nous avons quantifié les effets des événements de gestion et des conditions météorologiques sur ces changements environnementaux.

Les parcelles de fauche abritaient une variabilité spatiale plus faible et une variabilité temporelle plus élevée des ressources environnementales que les parcelles pâturées. Nous avons constaté des changements environnementaux plus semblables dans les parcelles de fauche que celles pâturées. Enfin, les conditions météorologiques ont eu un effet plus marqué que les événements de gestion sur les changements environnementaux à court terme.

Notre étude met en évidence de fortes différences de variations spatiotemporelles de l'environnement entre les types de gestion des prairies. Ces différences semblent principalement attribuables aux trajectoires de la structure de la végétation pendant la saison de croissance qui sont propres à chaque type de gestion.

Mots-clés : Pâturage, fauche, synchronie spatiale, ressources végétales, prairies tempérées

A. Introduction

The spatio-temporal variability of environmental resources has important effects on grassland biodiversity and functioning (Rota *et al.* 2017; Saar *et al.* 2017). Such effects occur at a wide range of scales. Many studies have focused on spatial patterns at large extents, typically larger than grassland paddocks. Those studies have mostly reported positive effects of environmental heterogeneity on diversity (Tamme *et al.* 2010). At finer spatial extents, typically within grassland paddocks, positive effects of environmental heterogeneity generally occur on both taxonomic (Petermann *et al.* 2008) and functional diversity (Price *et al.* 2017; Stark *et al.* 2017; Scherrer *et al.* 2019) though not always (Tamme *et al.* 2010). Beyond effects on diversity, at such small scale environmental variability has been further shown to affect N and C cycles within grassland paddocks (Bloor & Pottier 2014; Bloor *et al.* 2020). Studies focusing on the effect of temporal environmental heterogeneity have shown decreased productivity (Knapp *et al.* 2002) and increased evenness of plant functional types (Gherardi & Sala 2015) when the variability of precipitation increases.

In temperate grasslands, management plays a major role on spatio-temporal changes of several environmental factors at fine scales, within grassland paddocks and during the course of the growing season. Grazing has a direct effect on light availability through herbage consumption, since it reduces vegetation aboveground biomass, vegetation cover and plant height (Jacquemyn *et al.* 2003; Wei *et al.* 2011). The effect of grazing on spatial vegetation patterns depends on animal foraging and it results on defoliation patchiness (Adler *et al.* 2001). Patch type (grazed vs ungrazed) is not randomly distributed spatially, because previously grazed patches are preferentially grazed (Dumont *et al.* 2012). As a consequence, grazing may maintain patch types during the course of the growing season and sometimes through consecutive years (Jacquemyn *et al.* 2003; Dumont *et al.* 2012). Because minimum, maximum and mean vegetation height decreases with grazing intensity, heavily grazed pastures show weaker spatial patterns (Lin *et al.* 2010). In addition to patchy defoliation, the presence of animals induces patches of high nitrogen availability through excreta (Hirata *et al.* 2011; Snow *et al.* 2017; Liu *et al.* 2018), leading to patchiness in this resource too (Wiesmeier *et al.* 2009; Ren *et al.* 2015). Grazing also induces a modification of soil bulk density through trampling that translates into local changes of soil water availability (Wiesmeier *et al.* 2009; Lin *et al.* 2010; Zhao *et al.* 2010; Wrage *et al.* 2011). Finally, spatial heterogeneities of soil water content and nitrogen tend to decrease with grazing intensity (Wiesmeier *et al.* 2009). The effect of grazing on the temporal variability of these environmental resources is less well documented. Few studies have evidenced a temporal stability of soil water content (Zhao *et al.* 2010) and vegetation height (Hirata *et al.* 2011; Dumont *et al.* 2012), and a temporal variability of nitrogen availability (Kariuki *et al.* 2010) in grazed conditions.

Only few studies have compared the spatial patterns of vegetation and soil properties between grazing and mowing conditions. For example, Bloor *et al.* (2020) have reported larger spatial heterogeneity of vegetation

height and green shoot material in grazing conditions compared to mowing ones. In contrast, mowing conditions induce strong temporal variability in vegetation patterns because of cutting events during the growing season (Brum *et al.* 2009; Bachmann *et al.* 2018), while grazing rather tends to maintain grasslands at vegetative stages and high level of nutrient availability (Dumont *et al.* 2012), thereby potentially reducing the temporal variability of environmental conditions.

The present study proposes to extend this available knowledge in three directions. First, we will study environmental variability jointly in space and time. This monitoring will be performed at fine spatial (within 350 m²) and temporal (every 2.5 weeks on average) scales in nine paddocks managed either by mowing or grazing (two intensities). This will enable us to understand whether temporal trajectories are synchronized across space, depending on management conditions. Second, we will study simultaneously three environmental variables (light, water and nitrogen) and compute convex 3D volumes with one axis per monitored environmental resource. This will enable us to assess the limitations of plant communities by multiple resources and their respective contributions to environmental changes. Third, we will assess the respective impacts of management events and meteorological conditions on the temporal trajectories of these resources.

B. Materials & Methods

B.1. Data collection

Data were collected in a long-term grassland experiment (<http://www.soere-acbb.com>), located in the Massif Central in France (45°43'23"N, 03°1'21"E, 880 m a.s.l.). The climate is semi-continental with mean annual temperature of 8.7°C and rainfall of 770 mm. The soil has developed from granitic rock substrate. We focused on mowing and grazing treatments applied since 2005. The grazing treatments consist in rotational cattle grazing in 2200 m² paddocks with a mean annual stocking density of ca 0.73 livestock units.ha⁻¹ for the low grazing treatment and 1.46 livestock units.ha⁻¹ for the high grazing treatment, without fertilization. The mowing treatment consists in three cuts per year in 350 m² paddocks with addition of mineral NPK fertilizer (264 kgN.ha⁻¹, 33 kgP.ha⁻¹ and 189 kgK.ha⁻¹). Each treatment is repeated in three different blocks according to a random block design so that we monitored a total of nine paddocks (3 treatments x 3 blocks). In order to assess fine-scale spatio-temporal variations of the environment, we monitored within-paddock plots over 13 dates during the 2019 growing season (Figure II-1). We distributed 10 plots (50 x 50 cm) within each paddock according to two objectives. First, we avoided any sampling bias due to varying size between the paddocks (Güler *et al.* 2016). Therefore, we distributed plots within areas of 350 m² which corresponds to the smallest paddock size. Second, we distributed plots (Figure II-1b) to best capture the spatial heterogeneity of vegetation structure. We assessed for each paddock the spatial autocorrelation pattern of a remotely-sensed vegetation

II. Chapter 1: Effects of grassland management on fine scale environmental spatiotemporal variability

index (the modified simple ratio: MSR) (Chen 1996) retrieved from 2018 UAV (unmanned aerial vehicle) images. We then used a space-filling algorithm to distribute the 10 plots in a way that their paired-distances exceed the range of the MSR spatial autocorrelation (Johnson *et al.* 1990). Doing so, we ensured not sampling twice the same vegetation patch and optimally assessed the spatial variability of vegetation structures. Accordingly, this sampling design results in a total of 1170 records corresponding to 10 plots per paddock x 3 treatments x 3 blocks x 13 dates.

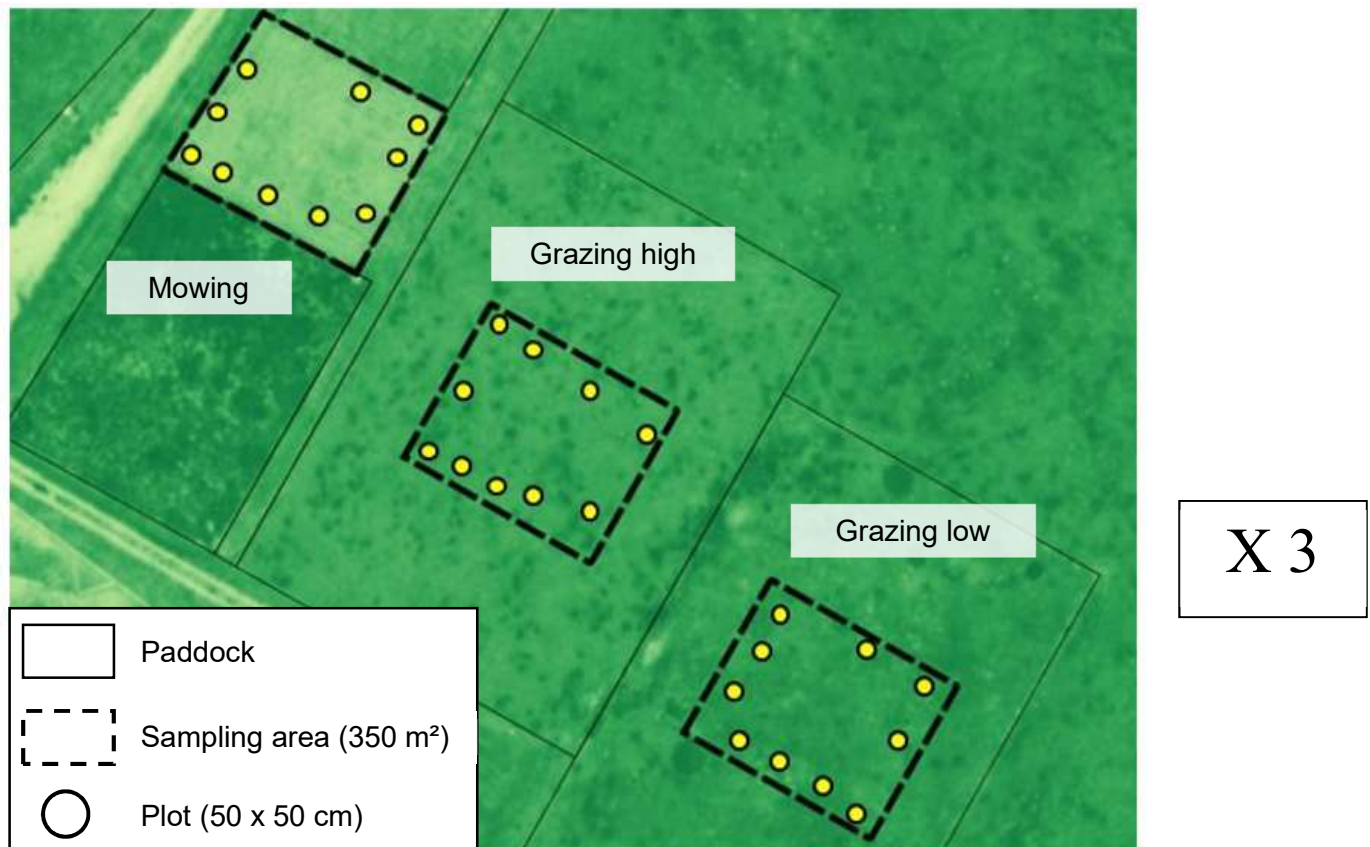


Figure II-1: Sampling design with spatial location of plots distributed within paddocks managed either by grazing (high and low) or mowing.

We monitored three variables indicative of potential limitation of plant growth for three resources: light, water and nitrogen. These variables are both key for plant growth and potentially heterogeneous spatially and temporally. Limitation by light was estimated using the AccuPAR ceptometer (model LP-80, version 5; Decagon Devices, Inc., Pullman, Wash.) which indicates the intensity of competition for light between co-occurring plants. We measured PAR (Photosynthetically Active Radiation) above and at the ground level to calculate the light penetration through the vegetation (τ). Three measures of light availability were made by plot/date and then averaged. Soil water limitation for plants was assessed with soil moisture measurements in the rhizosphere. To do so, we collected soil cores of 20 mm in diameter and 15 cm in depth, from -5 cm to -20 cm in depth where most of the roots are distributed. The soil cores were sampled right outside the 50 cm

x 50 cm plots to avoid any disturbance of the vegetation within plots. The sample were weighted fresh, dried up at 105 °C for 24 h and weighted dry. The soil moisture was calculated as:

$$\text{SWC (Soil Water Content)} = \frac{\text{fresh mass} - \text{dry mass}}{\text{dry mass}} * 100$$

Nitrogen limitation was assessed with a non-destructive method based on estimation of leaf pigment concentration chlorophyll, flavonols and anthocyanins with the chlorophyll-meter Dualex (Force-A Dualex® 4 Scientific, Houston, TX, USA). The relative proportion of each of these pigments allows computing the nitrogen status NBI (Nitrogen Balance Index). In order to monitor the NBI at the canopy level, we sampled ten representative individuals of the community right outside each plot. In the laboratory, the last fully expanded leaf was collected for each individual plant and rehydrated for 48h at 4°C in a test tube filled with water. Three measures per leaf were made. A preliminary analysis showed that mean NBI of ten randomly sampled plant individuals clearly discriminates plots subject to nitrogen limitation from plots that are not.

In order to quantify the effects of management event we further measured a percentage of decrease in vegetation height after each grazing periods with a herbometer (Grasshopper). Dung deposition was visually estimated for every date and plot. For the mowing treatments, we described cutting events as a binary variable.

A meteorological station recorded daily the minimal and maximal temperatures, the precipitations (P) and the evapotranspiration (Penman). The median GDD (growing degree-day), the sum of mean temperature (ΣT_{mean}) and the water balance (P-ETP) were calculated using these data.

B.2. Statistical analyses

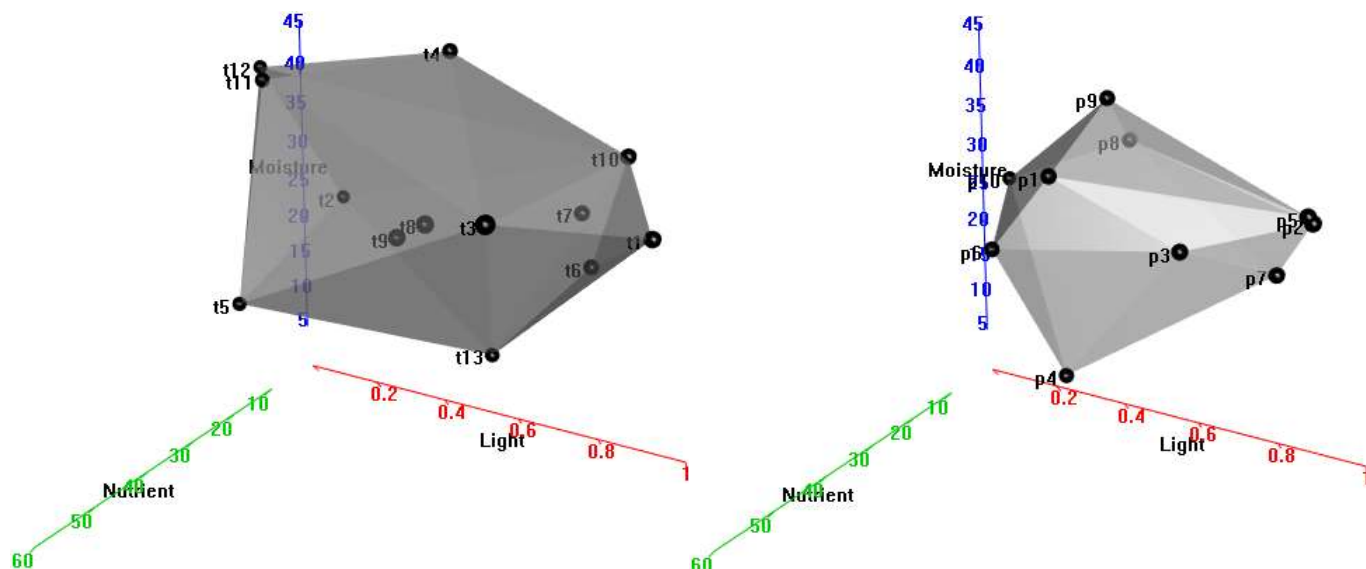
We compared the spatio-temporal variability of the environmental limitation between the treatments based on both one-dimensional and three-dimensional environmental spaces (since we considered three environmental variables). We assessed three-dimensional variability with convex hull volumes using the R function “convhulln” from the “geometry” package (Habel *et al.* 2019). To assess the temporal variability of environmental conditions at the plot scale, we computed the volume encompassing the environmental conditions experienced in this plot along the 13 sampled dates, hereafter called “plot-level Hull volume” (Figure II-2a). In this setting, the intersection between plot-level Hull volumes of two different plots represent their temporally-averaged similarity in environmental conditions. To assess the spatial variability of environmental conditions for each sampled date, we computed the volume encompassing the environmental conditions of the 10 plots at this date, hereafter called “date-level Hull volume” (Figure II-2b). In this setting, the intersection between consecutive date-level Hull volumes represent their spatially-averaged similarity in environmental conditions. In order to identify the importance of each variable in the spatiotemporal variability of the total environment, we calculated the axis contribution to the hull volumes by comparing the hull volume

II. Chapter 1: Effects of grassland management on fine scale environmental spatiotemporal variability

without each variable to the complete hull volume (see Blonder 2019 for method), using the “convhulln” from the “geometry” package to calculate the volumes. We used ANOVA and Tukey tests to compare respectively the absolute hull volumes and the axis contribution between treatments. We used Kruskal-Wallis and Mann-Whitney tests to compare the percentage of intersection of hull volumes between the three treatments.

a) Plot number 7 of parcel 20 (mowing)

b) Day of the year 105 of parcel 17 (grazing low)



c) Day of the year 105 & 119 of parcel 17 (grazing low)

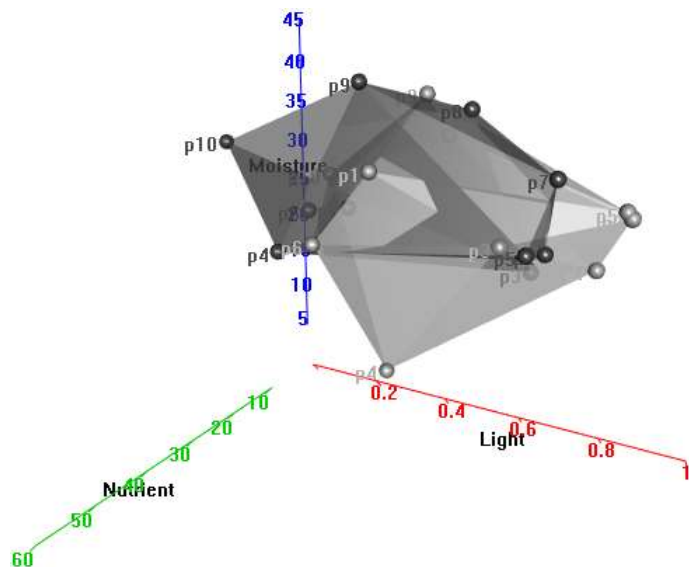
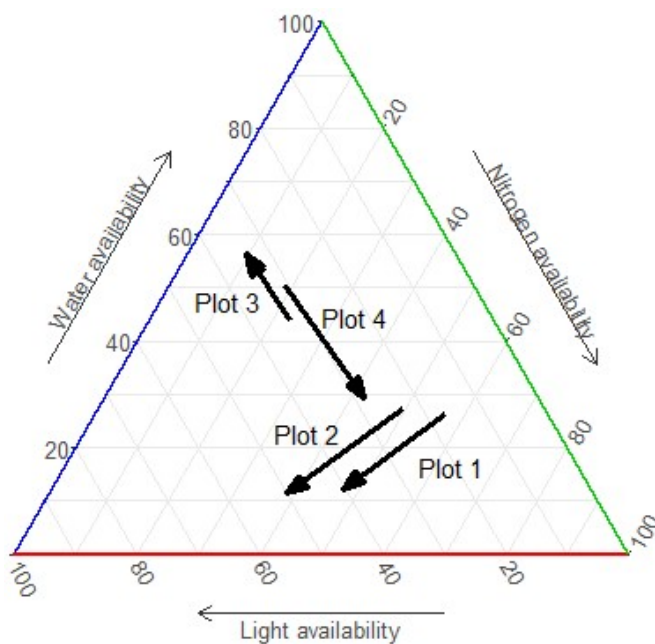


Figure II-2: Illustration of convex Hull volumes to represent environmental variability. a) Plot-level Hull volume encompassing the environmental conditions experienced in a given plot at the 13 sampling dates. b) Date-level Hull volume encompassing the environmental conditions experienced in the 10 plots of a given paddock at a given date. C) Intersection of two date-level Hull volumes.

We then assessed in more details the environmental changes between two consecutive dates in terms of magnitude of changes and similarity between different plots of the same paddocks. To do so, we projected the 3D environmental data on triangular plots where each axis represents a resource limitation (Figure II-3).

II. Chapter 1: Effects of grassland management on fine scale environmental spatiotemporal variability

Because the three variables had different scales, we rescaled them between 0 (maximal limitation observed) and 1 (no limitation) from the range between their minimal value and either their maximal value observed in the dataset (for nitrogen and light) or by the soil water content at field capacity (for water). In this projected plot, environmental changes between two consecutive dates were represented as vectors in the triangular plots. First we quantified the magnitude of changes with the norm of each vector. Second, for each pair of vectors corresponding to two distinct plots, we calculated the cosine of the angle between the two vectors. This measure represents the similarity in environmental changes between these two plots for the focal time interval. A cosine near 1 corresponds to environmental changes going in the same direction in the two plots (independently of their magnitude), whereas a cosine near -1 corresponds to opposite environmental changes. We used Kruskal-Wallis and Mann-Whitney tests to compare the cosine and its variation between treatments.



Pairs	Similarity	Magnitude
Plots 1-2	Similar ($\cos=1$)	Same
Plots 1-3	Dissimilar ($\cos=0$)	Different
Plots 3-4	Opposite ($\cos=-1$)	Different

Figure II-3: Illustration of the use of triangular plots to assess the similarity between plot environmental trajectories. Plots 1 and 2 have similar environmental trajectories that will be captured by a cosine value of the angle between the two vectors close to 1. Plots 3 and 4 have opposite environmental trajectories leading to a cosine value close to -1. To illustrate the magnitude of temporal changes, plot 3 has a lower magnitude of environmental changes between the two dates than plot 4.

We further explored the determinants of these short-term environmental changes. To do so, we built generalized linear models with the identity link function that are explaining i) the plot-level magnitude of environmental changes between consecutive dates (vector norm) and ii) the similarity between two plots in environmental changes (cosine between the two vectors). We considered several meteorological explanatory variables: the sum of mean temperature between the two dates, the climatic water balance (*i.e.* the difference between the sum of precipitation and the sum of potential evapotranspiration) between the two dates and the median GDD between the two dates as an indication of seasonal stage. We did not consider the sum of

precipitations between the two dates, since this variable was highly correlated with climatic water balance that was already included (Table VII-2). We further considered management explanatory variables: for mowing, we recorded the occurrence of cuts between the two dates (as a binary variable); for grazing, we recorded the percentage of decrease in vegetation height between the two dates and the occurrence of dung deposition between the two dates (as a binary variable). The glm models were selected using the AIC criterion and we applied the Bonferroni correction. We then used a variance partitioning approach to distinguish the effects of grassland management and weather using the “varpart” function from the “vegan” package (Oksanen *et al.* 2019).

C. Results

C.1. Environmental spatio-temporal variability

Temporal variability

We evidenced a larger temporal variability of the environment for the mowing treatment compared to grazing ones. Indeed, the plot-level Hull volumes were larger in the mowing treatment (Figure II-4a, $p < 0.001$) and the intersections between consecutive date-level Hull volumes lower (Figure II-4b, $p < 0.001$). No difference was found between the two grazing intensities with these two statistics ($p = 0.07$ and $p = 0.55$ respectively). The temporal variability of environmental conditions in the mowing treatment was mainly driven by variations in light availability (Figure II-5a), while the three environmental variables equally contributed to environmental temporal variability in grazing treatments (Figure II-5b, c).

Temporal variability

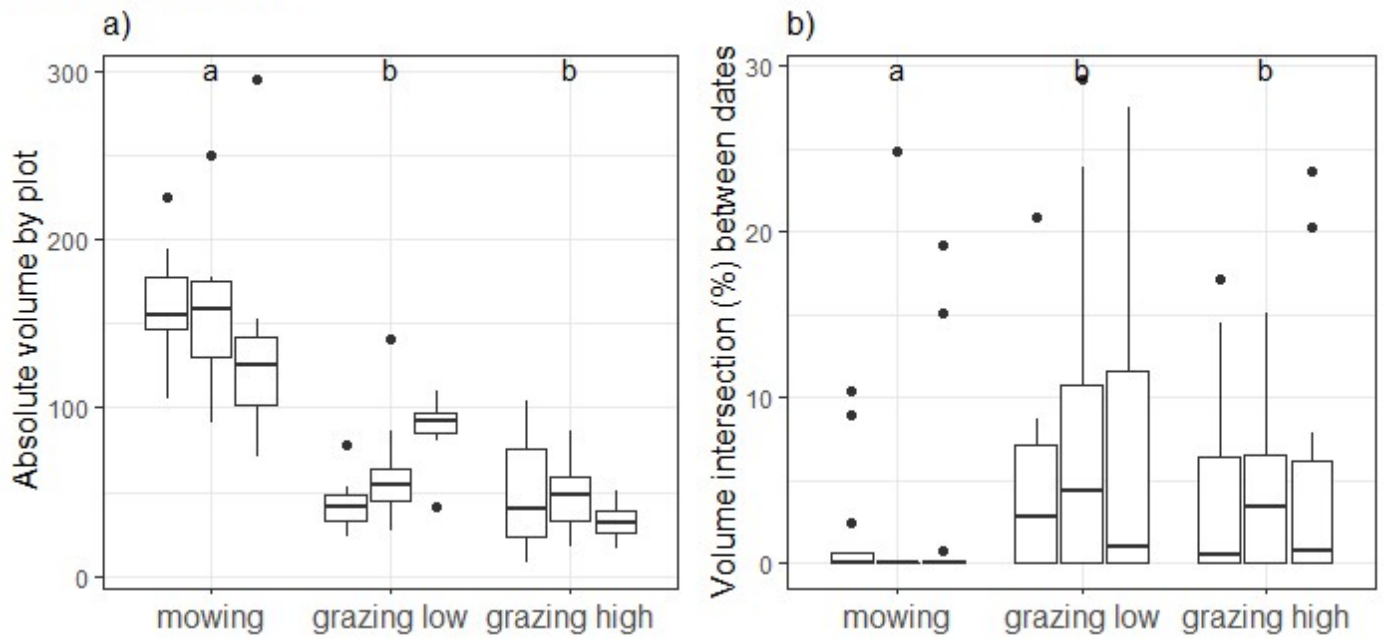


Figure II-4: a) Absolute hull volume by plot and grouped by paddock and b) Hull volumes by dates showing intersection between dates with one example of each treatment. Different letters represent statistical differences.

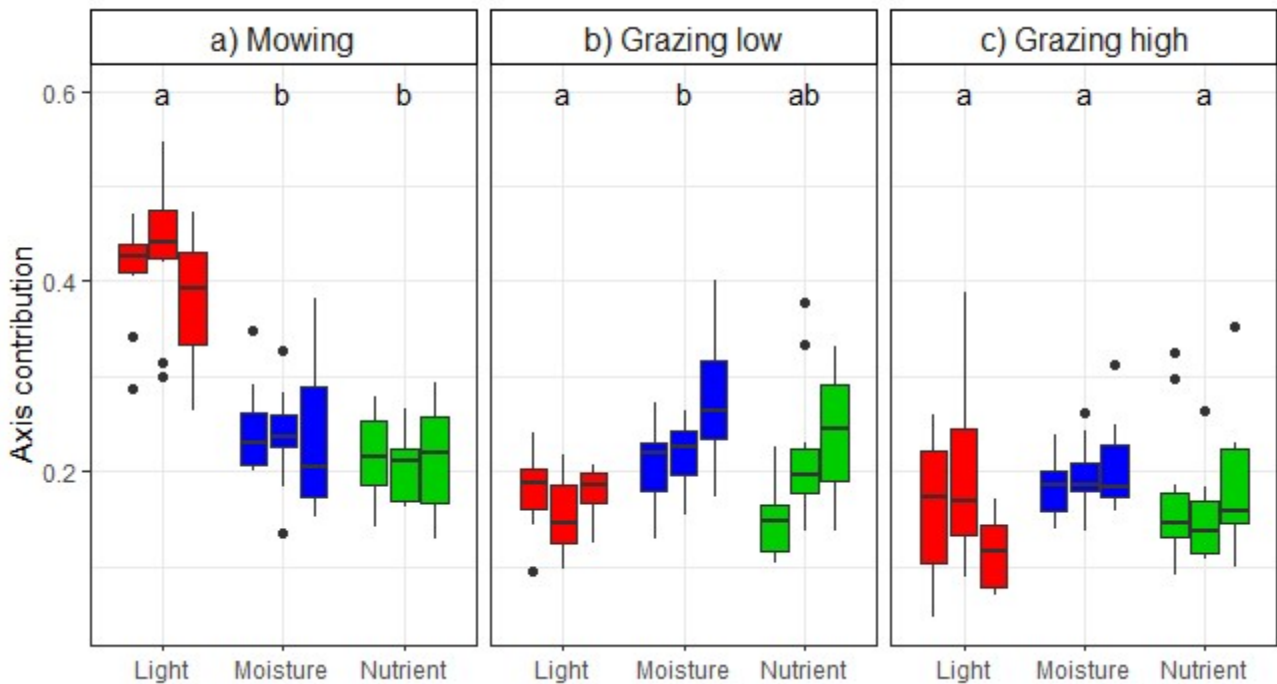


Figure II-5: Axis contribution to plot-level Hull volumes for the three treatments. Different letters represent statistical differences.

Spatial variability

We evidenced a larger spatial variability of the environment for the grazing treatments compared to the mowing one. Indeed, the date-level Hull volumes were larger in the grazing treatments (Figure II-6a, $p < 0.01$ and $p = 0.02$ for low and high grazing treatments respectively) and the intersections between plot-level Hull volumes lower (Figure II-6b, $p < 0.001$). No difference was found between the two grazing intensities with these two statistics ($p = 0.18$ and $p = 0.31$ respectively). The spatial variability of environmental conditions in the grazing treatments was mainly driven by variations in light availability (Figure II-7b,c), followed by nitrogen availability in the low intensity grazing treatment (Figure II-7b) while the three environmental variables equally contributed to environmental temporal variability in the mowing treatment (Figure II-7a).

Spatial variability

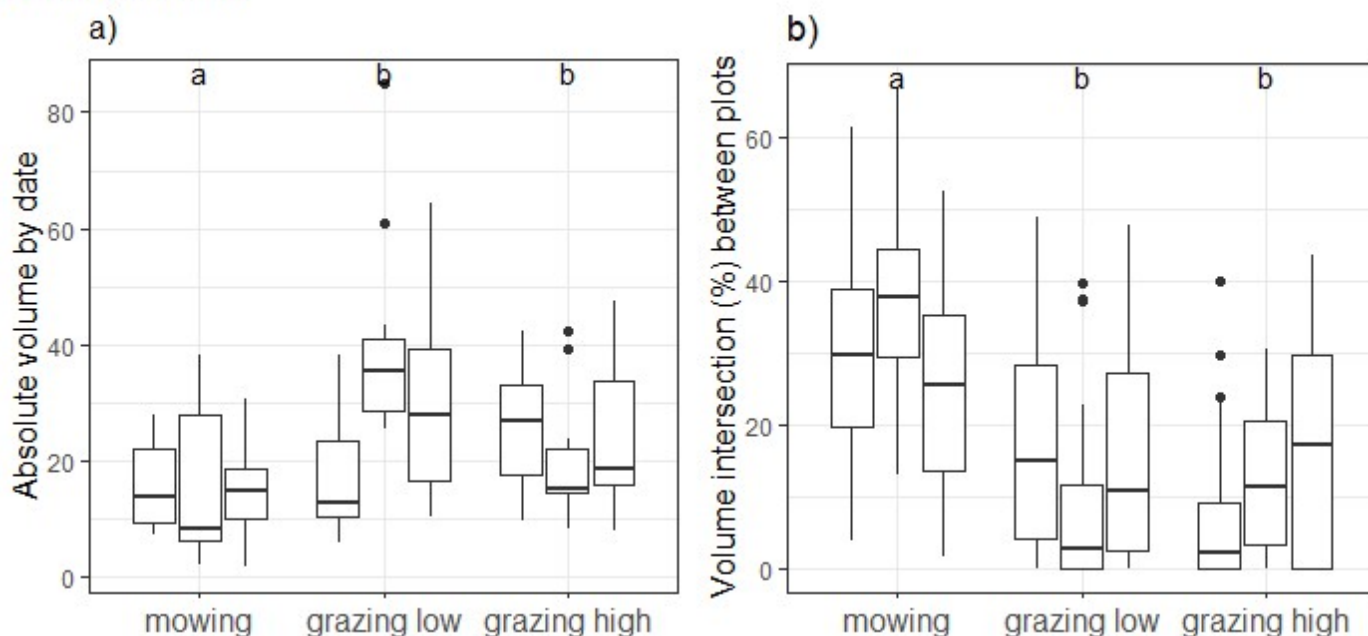


Figure II-6: a) Absolute hull volume by date and grouped by paddock and b) Hull volumes by plot showing intersection between plots with one example of each treatment. Different letters represent statistical differences.

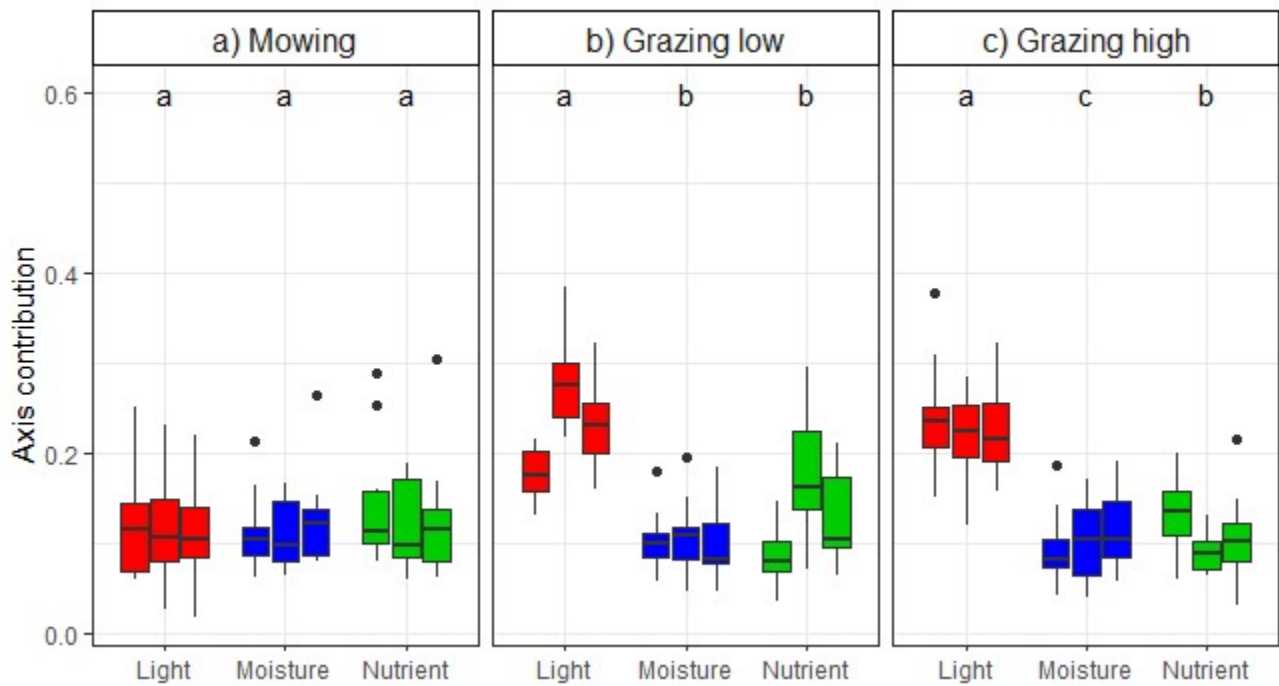


Figure II-7: Axis contribution to the date-level Hull volume for the three treatments. Different letters represent statistical differences.

C.2. Similarity of changes within paddocks

For each paddock, we analyzed vectors representing environmental changes of each plot between two consecutive dates. More specifically, we focused on the cosine of each pairs of vectors, which indicates whether environmental changes between two plots were similar (*i.e.* same direction leading to cosine close to 1), independent (*i.e.* orthogonal direction with cosine close to 0) or opposite (*i.e.* reverse direction with cosine close to -1). We found that the cosine were generally distributed between 0.5 and 1 in the mowing treatment (except for few dates) suggesting spatially similar changes along the environmental axes (Figure VII-4b) over the mowed paddocks. Conversely, in both grazing treatments the mean cosine was close to 0 and ranged between -1 and 1 suggesting that changes were overall independent between plots (Figure VII-4c, e). In general cosine were higher in mowing treatment compared to the grazed ones (Figure II-8a). Details are available in Supporting Information (Figure VII-3). Changes impacted by management event showed a higher cosine in mowing treatment (Figure II-8b), a lower one in low grazing treatment (Figure II-8c) and no difference in the high grazing treatment (Figure II-8d).

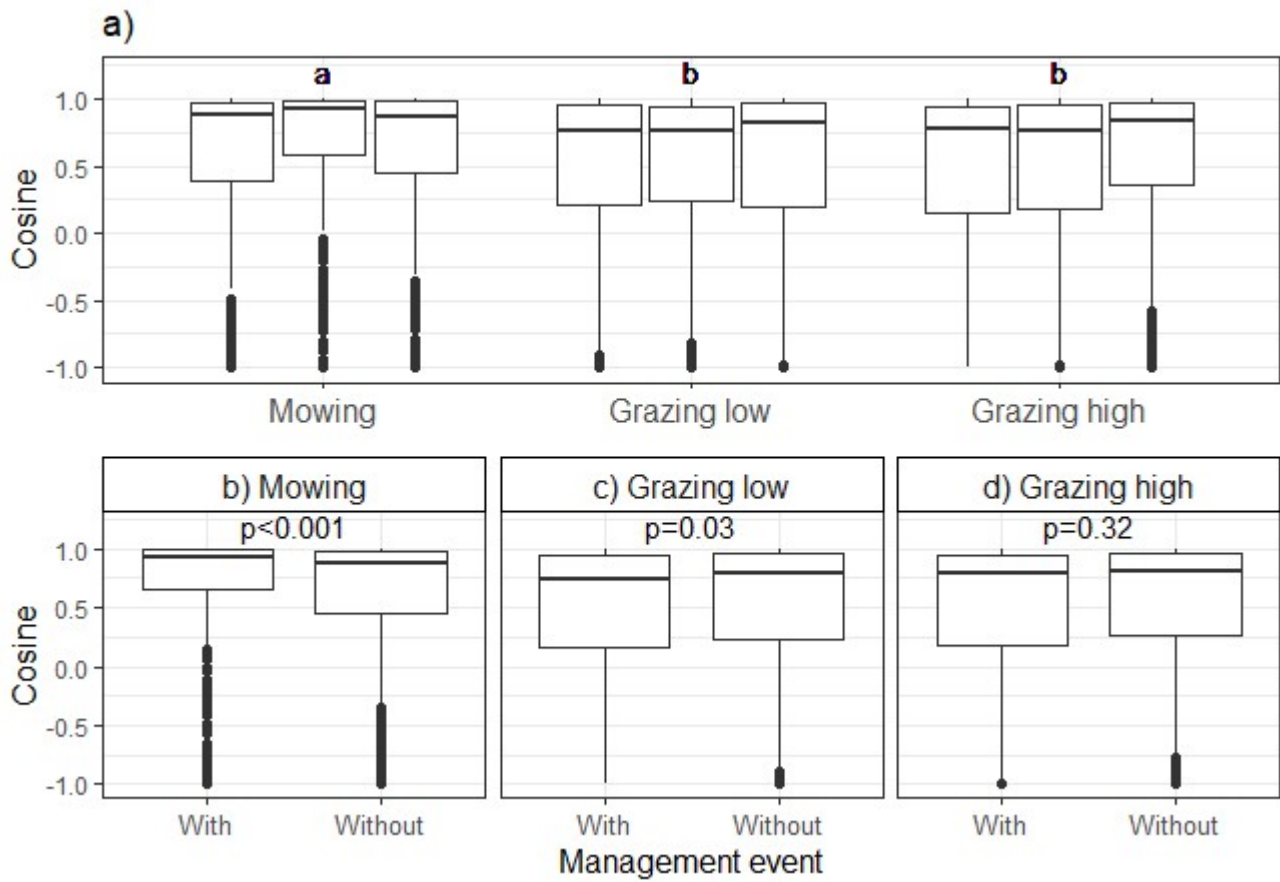


Figure II-8: a) Cosine of vectors between two consecutive dates for each plot; b-d) cosine for two consecutive dates with or without a management event for each treatment.

C.3. Drivers of environmental changes

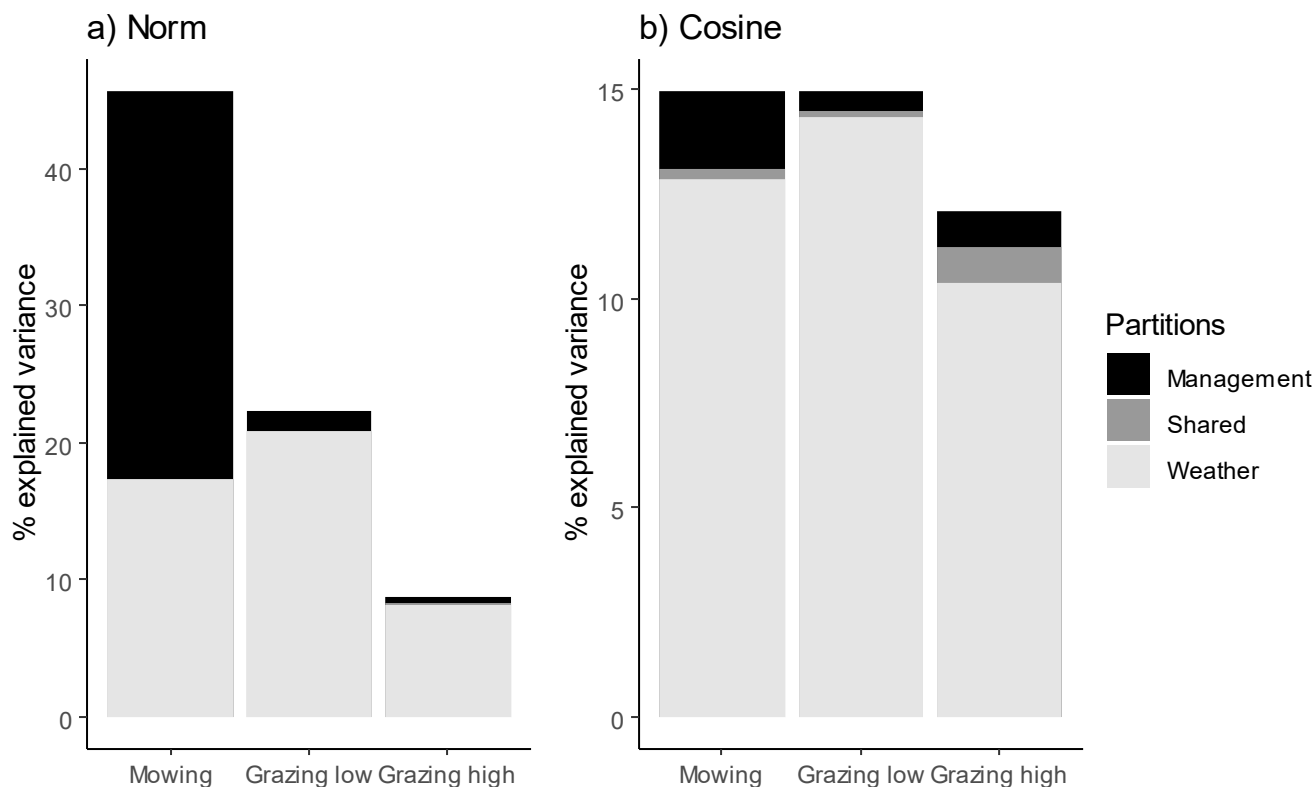


Figure II-9: Percentage of variance explained by the management, the weather or both. Variance partitioning of a) the amplitude of temporal changes, b) the temporal synchrony.

Based on a variation partitioning procedure, we showed that the amplitude of temporal changes (Figure II-9a) was mostly explained by management in the mowing treatment (relative part of 62%) whereas it was mostly explained by weather conditions in the grazing ones (relative parts concerning management of 6.5% and 5.9% for low and high stocking rate, respectively). The similarity of environmental changes between plots (Figure II-9b) was mostly explained by weather conditions for all treatments (relative part greater than 85%). Management events further accounted for 12.4% of the explained variance in the mowing treatment and 3.2% and 7.3% in the grazed ones.

We further showed that mowing events had a positive effect on both the magnitude and the between plot similarity of environmental changes (Table II-1a and 2a) whereas the percentage of herb used in grazing treatments had a negative effect on these statistics (Table II-1b and 2b). In all treatments, the sum of mean temperature had a positive effect on the magnitude and similarity of environmental changes. The interaction between temperature and median GDD was negative, indicating that the effect of temperature decreased along the season. The effect of water balance (P-ETP) was more variable across treatments. It was not significant in the mowing treatment regarding the magnitude of environmental changes and positive regarding the similarity of these changes. It was negative in the low intensity grazing treatment regarding both magnitude and

II. Chapter 1: Effects of grassland management on fine scale environmental spatiotemporal variability

similarity of changes, and it was not significant in the high intensity grazing treatment. The effect of seasonal stage (median GDD) was positive on the magnitude of environmental changes in the mowing and low intensity grazing treatments, but not significant in the high intensity grazing treatment. Its effect on between plot similarity was not significant in the mowing and low intensity grazing treatments and positive in the high intensity grazing treatment.

Table II-1: Results for the selected models for the vectors norm, significant values are in bold.

	a) Mowing R ² = 0.45				b) Grazing low R ² = 0.23				c) Grazing high R ² = 0.11			
	Estimate	Std. Error	t value	Pr(> t)	Estimate	Std. Error	t value	Pr(> t)	Estimate	Std. Error	t value	Pr(> t)
Mowing event	1.7E-01	1.4E-02	12.7	1.3E-30								
Dung deposition												
% herb use					-1.0E-01	3.2E-02	-3.3	1.2E-03	-5.2E-02	2.3E-02	-2.3	2.2E-02
Σ T _{mean}	8.7E-04	1.1E-04	7.6	2.5E-13	3.7E-04	8.4E-05	4.4	1.4E-05	3.1E-04	7.8E-05	4.0	6.8E-05
P-ETP	1.1E-03	4.9E-04	2.3	2.4E-02	-9.1E-04	3.2E-04	-2.9	4.5E-03	-1.3E-04	9.1E-05	-1.4	1.6E-01
GDD median	3.2E-05	1.2E-05	2.8	5.4E-03	3.0E-05	7.9E-06	3.7	2.1E-04	1.8E-05	7.2E-06	2.4	1.6E-02
P-ETP:GDD median	-7.5E-07	2.0E-07	-3.8	1.7E-04	2.0E-07	1.2E-07	1.6	1.1E-01				
Σ T _{mean} :GDD median	-4.0E-07	5.2E-08	-7.8	6.5E-14	-1.3E-07	3.7E-08	-3.6	3.5E-04	-1.1E-07	3.5E-08	-3.2	1.6E-03

Table II-2: Results for the selected models for the vectors cosines, significant values are in bold.

	a) Mowing R ² = 0.09				b) Grazing low R ² = 0.09				c) Grazing high R ² = 0.16			
	Estimate	Std. Error	t value	Pr(> t)	Estimate	Std. Error	t value	Pr(> t)	Estimate	Std. Error	t value	Pr(> t)
Mowing event	3.1E-01	4.1E-02	7.7	3.3E-14								
Dung deposition												
% herb use					-5.9E-01	2.0E-01	-2.9	3.8E-03	-5.8E-01	1.8E-01	-3.3	9.6E-04
Σ T _{mean}	2.0E-03	3.4E-04	5.7	1.1E-08	2.3E-03	3.8E-04	6.0	3.1E-09	4.7E-03	3.6E-04	13.1	2.5E-37
P-ETP	9.2E-03	1.5E-03	6.3	4.3E-10	-5.1E-03	1.5E-03	-3.4	7.4E-04	-3.6E-03	1.4E-03	-2.5	1.2E-02
GDD median	-7.6E-05	3.5E-05	-2.2	3.0E-02	8.8E-05	3.8E-05	2.3	2.0E-02	4.8E-04	3.6E-05	13.4	1.2E-38
P-ETP:GDD median	-4.1E-06	6.0E-07	-6.8	1.5E-11	1.5E-06	5.7E-07	2.6	8.5E-03	1.4E-06	5.4E-07	2.6	8.8E-03
Σ T _{mean} :GDD median	-5.5E-07	1.6E-07	-3.5	4.8E-04	-6.0E-07	1.7E-07	-3.5	4.2E-04	-2.0E-06	1.6E-07	-12.3	3.6E-33

D. Discussion

As expected, we first found that the intra-annual temporal variability of environment was higher in the mowing treatment whereas the intra-paddock spatial variability was higher in the grazing treatments. No or little difference was detected between the two grazing treatments (Figure II-4, Figure II-6). We then found that environmental changes between consecutive dates were most often similar between plots of mowed paddocks while they showed less similarity and greater variation in grazed ones except during the summer. We then finally found that the magnitude of short-term environmental changes were primary driven by management for mowing treatment and by differential meteorological effects during the growing season for the grazing ones. The similarity of short-term environmental changes were primary driven by differential meteorological effects during the growing season. Moreover, management events were still significant but far more important in the mowing treatment than in the grazing ones.

In general, our results are mostly consistent with previous studies. However, this results showed novelty on some points and confirm previous hypotheses. First, even if some studies (Kariuki *et al.* 2009, 2010; Wei *et al.* 2011) consider several resources in their analyses, variables were analyzed separately. By analyzing these resources simultaneously, the quantification of spatiotemporal variability could be improve and the relative contribution of each resource may be more informative when comparing multiple treatments, instead of separate analyses.

Then, combining temporal and spatial measurements at fine scale enabled to analyze the similarity of plots trajectories within paddocks and thereby to characterize the evolution of spatial pattern. In scarce studies of grassland management on temporal pattern, grazing is preferentially considered (Zhao *et al.* 2010; Fóti *et al.* 2018) compared to mowing (Gimona *et al.* 2006). Our results showed that short-term environmental changes were more similar between plots of mowed paddocks. But grazing treatments also showed spatial synchrony which drivers need to be explored. The effect of management events is seldom studied, even when possible (Bachmann *et al.* 2018). The lower synchrony observed in grazing treatments may be explained by the fact that previously grazed patches are preferentially grazed, Hirata *et al.* (2011) confirmed this assumption by showing a highly positive correlation between pre- and post-grazing herbage masses.

Finally, thanks to fine temporal resolution, the effect of management events on trajectories can be distinguished from the meteorological conditions. Even if meteorological conditions had the higher influence on the environmental changes in time, management should not be neglected. As expected, management had different effect according to the treatment: mowing events induce strong and similar changes over the paddocks. As hypothesis (Bachmann *et al.* 2018), mowing event tends to homogenize the environmental conditions in space: cuts have a direct and major effect on light availability. On the opposite, the percentage of herb used (*i.e.* which is simultaneous with a grazing period) weakens the amplitude of temporal changes and increases asynchrony. The lower similarity observed on grazing treatment tends to confirm that grazing period has an opposite effect to mowing event: previously grazed patches are preferentially grazed whereas previously ungrazed patches mostly stay ungrazed (Hirata *et al.* 2011) which explains the stability of vegetation pattern through the grazing pattern (Adler *et al.* 2001). Indeed, like we have shown patches have different trajectories, so they probably are not all subject to the same grazing pressure. However, analyzing single management events assume that between two management events, trajectories (mostly regrowth in mowing treatment) do not depend on management. In mowing treatment, trajectories within paddock seem to be similar after the cut, in particular between the first and second cuts (see Figure VII-2, mowing treatments and in particular DOY 154-175).

Concerning meteorological conditions, the positive effect of the sum of mean temperature represents the amount of energy received. The negative interaction of the effect of temperature with the median GDD represents the slow down after the biomass peak (phenology). This observation is consistent with previous study showing a trend toward more homogenous pattern in time in autumn (Fóti *et al.* 2018). Major changes occurred at the beginning of the season when temperature increases. Water balance had different effects depending on the treatment. For mowing, at the beginning of the season, water balance is favorable to growth (or least unfavorable) which induces strong temporal changes as the vegetation rapidly grows, but as the season progresses (e.g., in summer) water balance is more unfavorable so temporal changes are weak as the vegetation growth slows down. For the grazing treatments, temporal changes are more important with an unfavorable water balance. As said before, grazing tends to maintain herb at a similar height through time, thus limiting changes due to increase in evapotranspiration with rapid plant growth when the water balance is positive during the early season. However, as soon as the water balance shows strong deficit in summer, environmental changes become more important as a result of drought-induced vegetation senescence.

In conclusion, our study highlights that the spatio-temporal dynamic of environment within year and within paddock depends on management type (mowing or grazing), on management events (single event effect) and on meteorological conditions. The measurements of resources limitation enable more precise spatio-temporal environment variability characterization. To go further, same analyses should be performed with grazing from different animals (e.g., sheep, horses even mixed) and different types of mow (different fertilization, varying the number of cuts per year). This fine scale spatio-temporal approach, and our results, can be used to study biogeochemical fluxes and biodiversity in managed grasslands.

E. Acknowledgments

The authors acknowledge the support received from the Agence Nationale de la Recherche of the French government through the program “Investissements d’Avenir” (16-IDEX-0001 CAP20-25). The experiment is part of the SOERE-ACBB project (<http://www.soere-acbb.com>) which is a service of the French National Infrastructure AnaEE-France (<https://www.anaee-france.fr>) funded by ANR [ANR-11-INBS-0001] and Allenvi. This work has been funded by the INRAE division Forest, Grassland and Freshwater Ecology.

III. CHAPTER 2: FINE SCALE GRASSLAND METACOMMUNITY DYNAMICS: ANALYZING THE ROLE OF DISTURBANCE-DRIVEN ENVIRONMENTAL VARIABILITY

La dynamique des communautés végétales est sous l'influence de microvariations de l'environnement et de processus agissant à de fines échelles spatiotemporelles comme les interactions plante-plante, la dispersion locale et la phénologie. Cependant, la description et la compréhension des changements de la diversité au cours de l'année et sur de courtes distances sont toujours nécessaires. Nous avons utilisé le cadre conceptuel des métacommunautés pour zoomer spatialement et temporellement dans l'étude de la dynamique de communautés végétales soumises à différents régimes de perturbation.

Les données ont été récoltées dans le cadre d'un observatoire à long terme de prairies gérées dans le Massif central (45°43'23"N, 03°1'21"E). Nous avons suivi la dynamique spatiotemporelle à fine échelle des espèces végétales dans des plots de 0,25 m² (considérés comme des communautés locales) réparties dans six parcelles de prairies de 350 m² (considérées comme des métacommunautés) soumises à deux traitements (fauche ou pâturage). Nous avons simultanément suivi la dynamique spatio-temporelle de trois variables environnementales clés : la lumière, l'azote et l'eau, afin d'évaluer comment l'hétérogénéité environnementale influe sur la dynamique des métacommunautés. Nous avons ensuite inféré les processus sous-jacents des changements spatio-temporel de composition taxonomique et fonctionnelle grâce une analyse de pistes (path analysis).

Nous avons constaté que les prairies gérées sont dynamiques au cours d'une année, et spatialement hétérogènes au sein d'une parcelle, avec la diversité β spatiale et temporelle totalisant plus de la moitié de la diversité taxonomique totale (diversité γ) dans les deux traitements. Nous avons mis en évidence le rôle dominant de la limitation de la dispersion dans les deux traitements, mais aussi de processus dissemblables entre les traitements de fauche et de pâture. Dans les fauches, les coupes ont entraîné une modification soudaine des conditions lumineuses dans le couvert végétal, ce qui a entraîné une réorganisation à court terme de la structure taxonomique et fonctionnelle de la communauté. Dans les pâtures, nous avons constaté de faibles variations temporelles des communautés locales, mais de fortes variations spatiales résultant de conditions de filtrage spatialement hétérogènes et structurées par la lumière.

Nos travaux détectent des motifs de diversité spatiotemporelle à fine échelle qui sont semblables dans la fauche et le pâturage. Cependant, nos analyses révèlent que les deux régimes de gestion donnent lieu à des combinaisons différentes de processus de métacommunauté en fauches et en pâtures.

Mots-clés : Biodiversité, dispersion limitée, hétérogénéité environnementale, trait fonctionnel, gestion des prairies, dynamiques de métacommunauté, phénologie, turnover spatiotemporel

Article en révisions mineures dans Journal of Vegetation Science

Célia Pouget¹, Julien Pottier¹, Franck Jabot²

¹Université Clermont Auvergne, INRAE, VetAgro Sup, UMR Écosystème Prairial, 63000 Clermont-Ferrand, France

²Université Clermont Auvergne, INRAE, UR LISC, Centre de Clermont-Ferrand, F-63178 Aubière, France

Correspondance

Célia Pouget, Université Clermont Auvergne, INRAE, VetAgro Sup, UMR Écosystème Prairial, 63000 Clermont-Ferrand, France

Email: celia.pouget@inrae.fr

Abstract

Question. Plant community dynamics are under the influence of micro-variations of the environment and of processes acting at fine spatiotemporal scales like plant-plant interactions, local dispersal and phenology. However, descriptions and understanding of diversity changes both within year and over short distances are still required. We used a dynamic metacommunity framework to zoom spatially and temporally in the study of plant diversity under different disturbance regimes.

Location. Data were collected in a long-term grassland experiment located in the Massif central, France (45°43'23"N, 03°1'21"E, 880 m a.s.l.).

Methods. We monitored the fine-scale spatiotemporal dynamics of the plant species in small plots (*i.e.* local communities) distributed within six grassland paddocks (*i.e.* metacommunities) subject to two treatments (mown or grazed). We simultaneously monitored the spatiotemporal dynamics of three key environmental variables: light, nitrogen and water, to assess how environmental heterogeneity impacts metacommunity dynamics. We then inferred the metacommunity drivers of the spatiotemporal turnover of taxonomic and functional community composition within a path analysis framework.

Results. We found that managed grasslands are dynamic within a year, and spatially heterogeneous within a paddock, with spatial and temporal β diversities totalling more than half of the taxonomic diversity in both treatments. We evidenced the dominant role of dispersal limitation in both treatments, but also dissimilar processes between mowing and grazing treatments. In mown paddocks, mowing events led to sudden decreases of total vegetation cover resulting in short-term reorganization of both taxonomical and functional community structure. In grazed paddocks, we found weak temporal variations of the local communities but strong spatial variations resulting from spatially heterogeneous light-structured filtering conditions.

Conclusions. Our results depict fine-scale spatiotemporal diversity patterns that are similar under grazing and mowing management. However, our analyses further reveal that these two disturbance regimes give rise to different combinations of metacommunity processes.

Keywords

Biodiversity, dispersal limitation, environmental heterogeneity, functional trait, grassland management, metacommunity dynamics, phenology, spatiotemporal turnover.

A. Introduction

Grassland habitats can host very large plant species diversity at relatively small spatial scales. This has spurred much research on the putative drivers of species diversity maintenance (Barot & Gignoux 2004; Pontes *et al.* 2015). Macroecological studies have pointed out that the size of the regional species pool does positively influence plant local species richness aboveground (Kreft & Jetz 2007; Myers & Harms 2009) and in the seed bank (Jabot & Pottier 2017). For this regional context to play a role, dispersal processes at medium to large spatial distances are critical (Nathan *et al.* 2008). At local scales, studies have mainly investigated how environmental variability may promote species coexistence (Petermann *et al.* 2008; Questad & Foster 2008; Price *et al.* 2017; Stark *et al.* 2017; Scherrer *et al.* 2019). Pioneering vegetation studies analysed static vegetation patterns to assess the potential causes for their patchiness (Greig-Smith 1979). Descriptions of dynamic patterns provided first insights on between-year species replacement in space within grasslands (Watt 1947; van der Maarel & Sykes 1993). More recent investigations have inferred some key processes underlying spatio-temporal dynamics such as spatial partitioning of species distributions linked to heterogeneous environmental filtering (Seabloom *et al.* 2005; Questad & Foster 2008).

Environmental conditions are recognized to vary within grassland paddocks of few to thousands square-meters (Tamme *et al.* 2010). Growing empirical evidence suggests that spatial environmental heterogeneity within few meters positively affects functional trait variations and taxonomic turnover in herbaceous communities (Price *et al.* 2017; Stark *et al.* 2017; Scherrer *et al.* 2019). However, its impact on the total species richness seems to depend on the environmental driver considered (Gazol *et al.* 2012; Price *et al.* 2017) and the grain size of observations (Tamme *et al.* 2010). Accumulating evidence supports the role of hydrological niche segregation on diversity maintenance along soil moisture gradients of hundreds of meters (Silvertown *et al.* 2015), although its importance may be less clear-cut at smaller scales (Letten *et al.* 2015). In addition, species may coexist under short-term temporal (rather than spatial) segregation between early and late periods of the growing season, as a result of between species differences in resource-use strategies and phenology (Mládek *et al.* 2011; Doležal *et al.* 2019). To date, studies combining fine-scale spatial and short-term temporal analyses are lacking so that the relative influence of the different sources of environmental heterogeneity on grassland diversity still needs to be assessed.

Spatio-temporal variability of the environment and spatial processes are at the core of the metacommunity framework. In order to provide new insights on the role of within-season and within-paddock spatiotemporal variability on species maintenance, we thus propose to consider grassland paddocks as metacommunities. A metacommunity is defined as a set of local communities linked by dispersal of different species (Leibold *et al.* 2004). Regarding the particular case of grasslands, local communities can be considered as small areas of tens of square centimetres where plant-plant interactions operate and where abiotic conditions are considered to be homogeneous at a given time. The dynamics of grassland metacommunities are likely to be influenced by heterogeneous ecological filters in space and time among local communities as explained above. Yet, the importance of this filtering process should be balanced with the role of limited dispersal and ecological drift (*i.e.* random temporal changes in species abundances), which have been shown to foster a temporal increase in spatial patterning in grasslands (Seabloom *et al.* 2005). In addition, grassland management is recognized to affect the spatio-temporal variability of the environment (Adler *et al.* 2001; Hirata *et al.* 2011; Fóti *et al.* 2018) and ultimately species composition and turn-over (Bloor & Pottier 2014). However, the relative roles of the different processes underlying these effects are still not fully understood.

Mowing and grazing agricultural practices are likely to have different impacts on the spatio-temporal variability of abiotic conditions. In mown grasslands, cutting and associated fertilization practices are applied homogeneously within paddocks, potentially reducing the spatial heterogeneity of soil and vegetation properties. Mowing events further lead to sharp temporal changes of vegetation stages, biomass and plant resources during the growing season (Brum *et al.* 2009). In contrast, grazing generates spatial heterogeneity of vegetation structure and resource availability through patchy defoliation, animal returns and trampling (Snaydon 1991; Adler *et al.* 2001; Parsons & Dumont 2003; Patra *et al.* 2005; Kurz *et al.* 2006; Gillet *et al.* 2010). Grazing can also maintain grasslands in vegetative stages and increase nutrient availability (Dumont *et al.* 2012) which might reduce the temporal variability of environmental conditions.

The main aim of this study was to assess the respective roles of fine scale variations of environmental filtering in space and time, ecological drift and dispersal limitation on the dynamics of grassland diversity under contrasted disturbance regimes. To do so, we studied taxonomic and functional changes between local plant communities (plots) distributed within metacommunities (grassland paddocks), subject to mowing and grazing, during the course of a growing season. We

simultaneously monitored abiotic conditions in the sampled local communities through proxies of light, water and nitrogen availability. We finally inferred the combinations of metacommunity processes operating in the different grassland paddocks. We expected that the spatio-temporal diversity changes should be mostly driven by temporal variations of the environment in mown plots while it should be mostly driven by environmental spatial heterogeneity in grazed ones.

B. Materials & Methods

B.1. Data collection

Data were collected in a long-term grassland experiment (<http://www.soere-acbb.com>), located in the Massif central in France (45°43'23"N, 03°1'21"E, 880 m a.s.l.). The climate is semi-continental with mean annual temperature of 8.7°C and rainfall of 770 mm. The soil has developed from granitic rock substrate. We focused on mowing and grazing treatments applied since 2005. The grazing treatment consists of rotational cattle grazing in 2200 m² paddocks with a mean annual stocking density of ca 1.46 livestock units.ha⁻¹, without fertilization. The mowing treatment consists in three cuts per year in 350 m² paddocks with addition of mineral NPK fertilizer (264 kgN.ha⁻¹, 33 kgP.ha⁻¹ and 189 kgK.ha⁻¹). Each treatment is repeated in three different blocks according to a random block design so that we monitored a total of six paddocks (2 treatments x 3 blocks). In order to assess fine-scale spatio-temporal variations of the environment and species composition, we monitored within-paddock plots over 13 dates in 2019 during the growing season (Figure III-1a). We distributed 10 plots (50 x 50 cm) within each paddock in a way to avoid any sampling bias due to varying size between the paddocks and best capture the spatial heterogeneity of vegetation structure (VII.B.1 Determination of plot emplacement) (Güler *et al.* 2016). Accordingly, this sampling design results in a total of 780 records with 10 plots per paddock x 2 treatments x 3 blocks x 13 dates.

III. Chapter 2: Fine scale grassland metacommunity dynamics: analyzing the role of disturbance-driven environmental variability

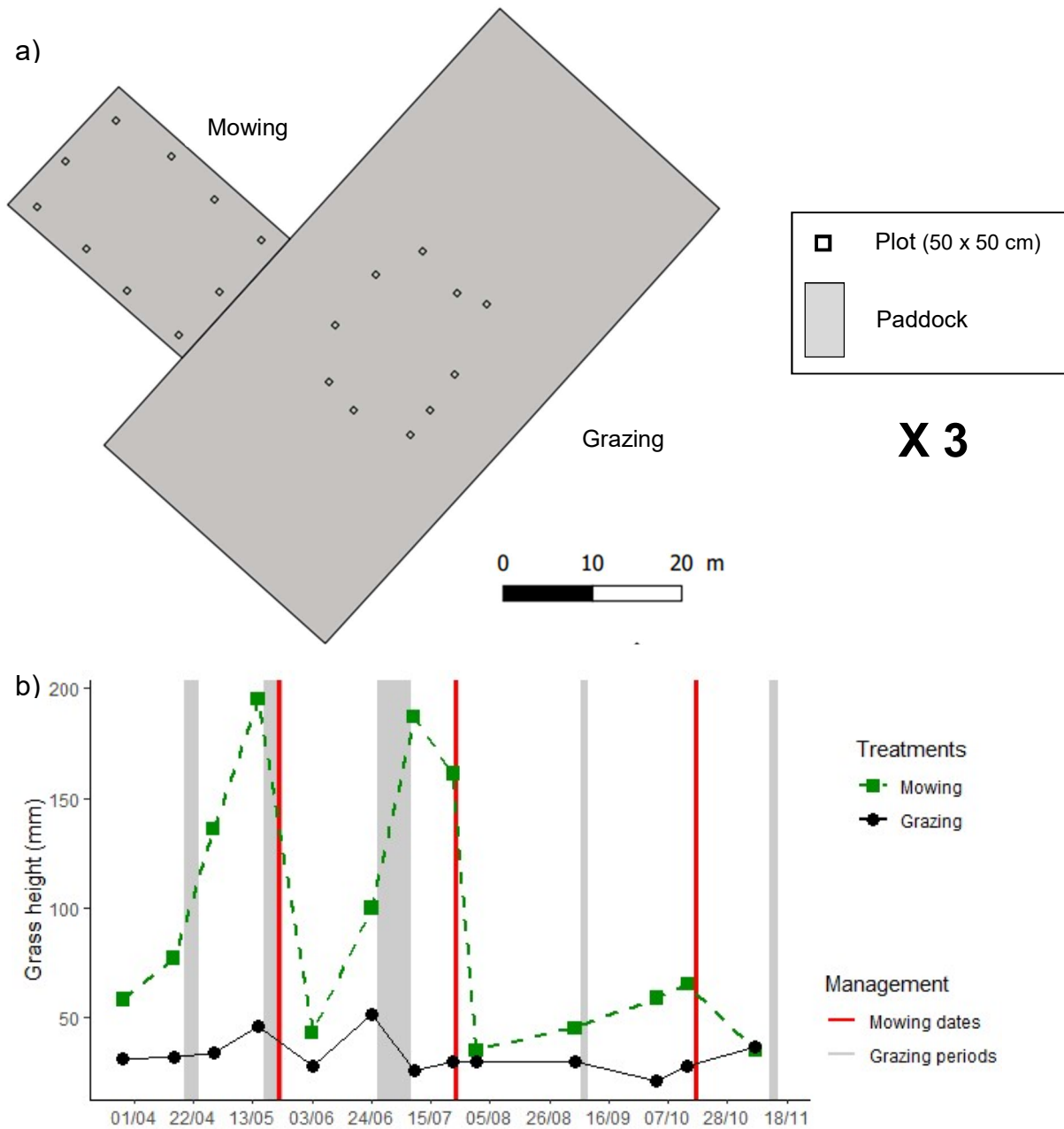


Figure III-1: Sampling design with a) spatial location of plots (local communities) distributed within paddocks (metacommunities) experiencing two different treatments (mowing or grazing). b) temporal frequency of records (dots) and managements events (shaded areas) during the growing season illustrated here with the dynamics of vegetation height (measured with a rising plate herbometer).

We monitored three environmental variables at the plot scale: light, water and nitrogen. These variables are both relevant for plant growth and potentially heterogeneous spatially and temporally. The light availability was estimated using the AccuPAR ceptometer (model LP-80, version 5; Decagon Devices, Inc., Pullman, Wash.) which measures PAR (Photosynthetically Active Radiation) above and below the canopy to calculate the light penetration through the vegetation (Tau). Three measures of Tau were made by plot/date and then averaged. Soil water availability was assessed with soil moisture

measurements. To do so, we collected soil cores of 20 mm in diameter and 15 cm in depth (from -5 cm to -20 cm) where most of the roots are distributed. The soil cores were sampled right outside the 50 cm x 50 cm plots to avoid any disturbance of the vegetation within plots. The samples were weighed fresh, dried up at 105 °C for 24 h and weighed dry. The soil moisture was calculated as:

$$\text{SWC (Soil Water Content)} = \frac{\text{fresh mass} - \text{dry mass}}{\text{dry mass}} * 100$$

Nitrogen availability was assessed with a rapid and cheap method based on estimation of leaf pigment concentration. Ten plant individuals were randomly sampled right outside each plot. This resulted in a representative sampling of species frequencies within the plots. In the laboratory, the last fully expanded leaf was collected for each individual plant and rehydrated for 48h at 4°C in a test tube filled with water. Three measures per leaf were made using the chlorophyll-meter Dualex (Force-A Dualex® 4 Scientific, Houston, TX, USA) to assess the nitrogen status NBI (Nitrogen Balance Index) calculated from the concentration of chlorophyll, flavonols and anthocyanins. A preliminary analysis showed that mean NBI of ten randomly sampled plant individuals clearly discriminates plots subject to nitrogen limitation from plots that are not (Figure VII-5).

We recorded for each plot and date the abundance of vascular plant species: abundances were estimated as visual cover estimates of each species on a percentage scale. The botanical survey was conducted by a single observer in order to reduce sampling bias. We further measured a set of plant traits related to their growth strategy and phenology. Specific leaf area (SLA), related to the plant ability to acquire and use resources, and canopy height were measured in 2017 for the most frequent species of each paddock (*i.e.* accounting at least 85% of the cumulated species relative frequencies) according to the protocol proposed by Garnier *et al.* (2001), see VII.B.3 Traits measurements for further details. We estimated species phenology from their time of flowering. To do so, we recorded within each of the 60 plots at each of the 13 dates of 2019 the phenological stages of the recorded species. Then, for each species, we fitted a Weibull distribution on the flowering presences over time and used the scale parameter as an estimate of the time of flowering (Taylor 2019).

B.2. Statistical analyses

We decomposed within-paddock environmental and community variations into their spatial and temporal components. For each environmental variable (light availability, soil moisture and N availability) and each paddock separately, we computed the spatial variation as the among-date-

average of the coefficient of variation over the 10 plots of the focal variable. We computed the temporal variation as the among-plot-average of the coefficient of variation over the 13 dates of the focal variable. Regarding community changes, we partitioned diversity into its α , β and γ components (Whittaker 1972) using the Rao quadratic entropy index (De Bello *et al.* 2010). Accordingly, the total diversity (γ) of a region is decomposed into the mean local diversity (α) of a set of sites within the region and the between site diversity (β) following an additive partitioning procedure $\gamma = \bar{\alpha} + \beta$. Here we adapted this procedure in order to discriminate between spatial and temporal community changes. Hence, the γ component was calculated as the total diversity considering all sampling dates and plots of each paddock as a single sampling unit. We then considered temporal and spatial β diversity separately. We applied the diversity partitioning procedure for community subsets where species composition changes are analysed among plots at each date (spatial β -diversity) or among dates for each plot (temporal β -diversity). We then averaged the 13 spatial β indexes and the 10 temporal β indexes to compute one estimate of spatial and temporal β -diversity per paddock respectively. The α component was then derived from the difference between the γ index and the sum of the spatial and temporal β -diversities: $\alpha = \gamma - (\text{spatial } \beta + \text{temporal } \beta)$. The Rao quadratic index allowed us to assess taxonomic and functional diversity with the same metric. However, this index is prone to biased estimations of β diversity. We thus used the Jost correction based on equivalent numbers as suggested by De Bello *et al.* (2010).

We then assessed the relative contribution of environmental filtering, ecological drift and dispersal limitation on the observed spatio-temporal changes of species and trait composition within paddocks. To do so we adapted the path analysis framework proposed by Jabot *et al.* (2020) to our case study (Figure III-2). This consists in building a causal hypothesis (the path model) to explain the spatio-temporal community turn-over (β) by a set of putative drivers. In this causal hypothesis, each path corresponds to a metacommunity process, so that the magnitude of each path informs on the magnitude of the associated metacommunity process in the studied metacommunity. This framework has been tested on both simulated and empirical metacommunities and has been shown to provide a robust quantification of metacommunity processes (Jabot *et al.* 2020). We detail below how each path corresponds to a specific process.

The path between environmental distance (ΔEnv) and β represents the process of environmental filtering, since environmental filtering will make two communities more dissimilar when environmental distance increases. The path between spatial distance (Δspace) and β represents the

process of dispersal limitation. Indeed, dispersal limitation induces an increase in community turnover with distance, so that our expectation is a positive path between Δspace and β . The third main process affecting community assembly is ecological drift that is the progressive loss of species in a closed community that is due to demographic stochasticity. This causes a progressive decrease in similarity as time goes by. This process is therefore encapsulated by the path between temporal distance (Δtime) and β . Furthermore, the magnitude of ecological drift decreases with community size (Lande *et al.* 2003) so that we have a second expectation related to ecological drift that is a negative path between “Com. size” and β (dashed line in Figure III-2). The paths from temporal distance (Δtime) and geographical distance (Δspace) to environmental distance (ΔEnv) encapsulate the spatial and temporal variations of the environmental conditions. They trigger an indirect way for Δtime and Δspace to impact β through ΔEnv . This means that Δtime can impact β directly due to ecological drift, or indirectly due to environmental filtering if environmental conditions change in time. Similarly, Δspace can impact β directly due to dispersal limitation, or indirectly due to environmental filtering if environmental conditions change in space. Finally, difference in community size between samples ($\Delta\text{Com. size}$) may positively affect difference in species richness (ΔRich) through a sampling effect.

We adapted this path model to our specific study system that is impacted by agricultural management. We therefore added a management binary variable (ΔManag) that encodes whether the two samples are separated or not by a mowing or grazing event. More precisely ΔManag is equal to 1 when a management event occurred between date 1 and 2 or between date 1 and 3, etc. and is equal to 0 when no management occurred. This variable may impact differences in environmental conditions (ΔEnv) since management events are likely to instantaneously alter grass height and thus light conditions. Management events are further likely to quickly alter water and nitrogen conditions by modifying evapotranspiration rates and plant nitrogen uptake linked to regrowth. These effects are encapsulated by the path from ΔManag to ΔEnv . Management is also likely to decrease community size thereby causing a difference in community size ($\Delta\text{Com. size}$) between the samples. This is encapsulated by the path from ΔManag to $\Delta\text{Com. size}$. Temporal distance between samples (Δtime) positively impacts the likelihood that a management event occurred between the samples (ΔManag). This is encapsulated by the path from Δtime to ΔManag . We added a path from temporal distance (Δtime) to community size difference ($\Delta\text{Com. size}$) since the communities studied are experiencing a series of transient growth dynamics that should translate in increased community sizes. We added a path from spatial distance (Δspace) to community size difference ($\Delta\text{Com. size}$) since there may be some small spatial gradients of environmental conditions promoting community sizes, despite the

apparently homogeneous conditions within each paddock. We also extended the initial analysis of taxonomic spatio-temporal turnover to functional turnovers, considering changes in phenology, SLA and canopy height. We therefore computed β as the Rao index of community dissimilarity (De Bello *et al.* 2010) to have comparable statistics for both taxonomic and functional analyses.

We fitted the path scheme (Figure III-2) for each paddock and each metacommunity descriptor separately using the code provided in Appendix S8¹. Following Jabot *et al.* (2020), we considered only linear relationships between variables since we were interested in assessing the presence of correlations between community dissimilarity and putative ecological drivers. For this aim, linear relationships are parsimonious. As our path analysis considers relationships between distance matrices it faces the problem of non-independence of the data. We therefore tested each path with a permutation procedure following Fourtune *et al.* (2018) and applied the Benjamini-Hochberg correction in order to adjust the significance criterion (of 5%) for multiple testing. Finally, we assessed the goodness-of-fit of each path using three complementary metrics, namely the Standardized Root Mean Square Residual (SRMR), the average Root Mean Square Error of Approximation (RMSEA) and the Confirmatory Fit Index (CFI) (Hu & Bentler 1999). We interpreted the values of these goodness-of-fit indices according to Schermelleh-Engel *et al.* (2003).

In a way to focus on treatment differences and to synthesize the results, we averaged the paths coefficient at the treatment level and reported in the figures only the paths that were significant for at least two of the three blocks per treatment. Full results for each block are reported in Table VII-5.

¹ Le code est mis à disposition en ligne.

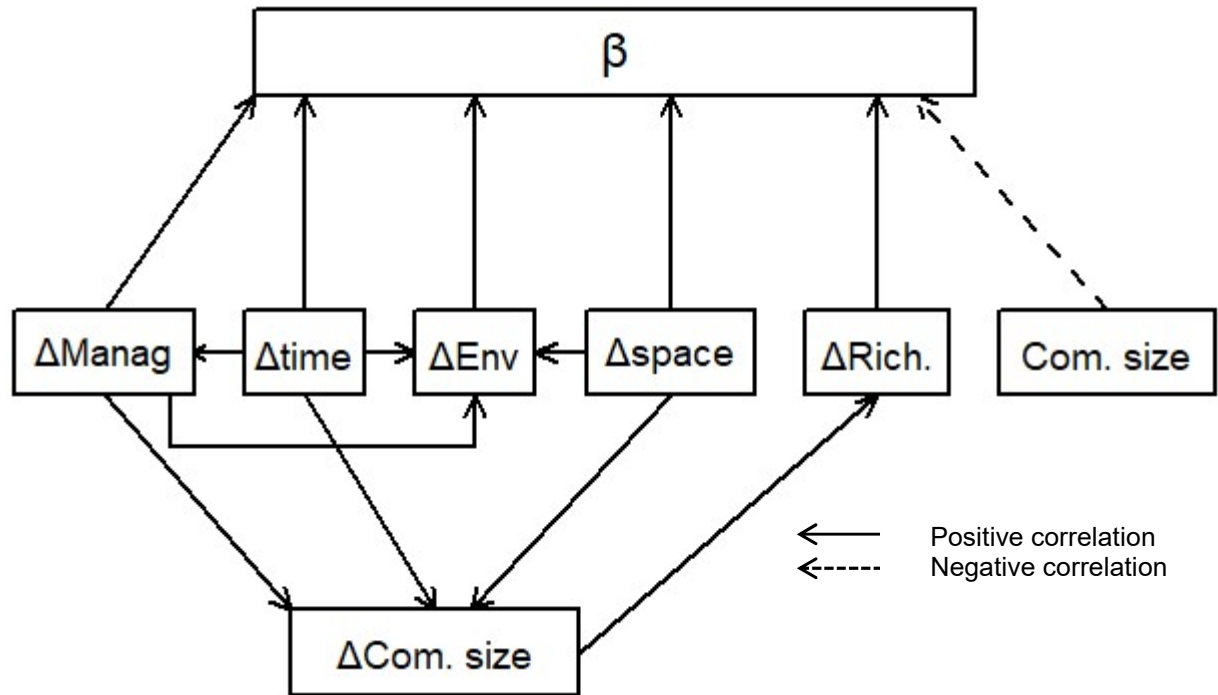


Figure III-2: Path analysis of taxonomic/functional spatiotemporal turnover (β). Com. size stands for the average community size, Δtime for temporal distance, Δspace for spatial distance, ΔEnv for environmental distance, $\Delta\text{Rich.}$ for difference in species richness and ΔManag for the occurrence of a management event between the two samples.

C. Results

In line with our expectations, we found that light availability, nitrogen availability and soil moisture had larger temporal coefficient of variation in the mowing treatment than in the grazing one (Figure III-3a-c). We did not find any significant difference of spatial coefficient of variation between the two treatments for any of the three variables (Figure III-3d-f). However, this result covers higher between

plot differences of light availability under grazing than mowing with a higher light availability on average in grazed paddocks than in mowed ones (Figure VII-9).

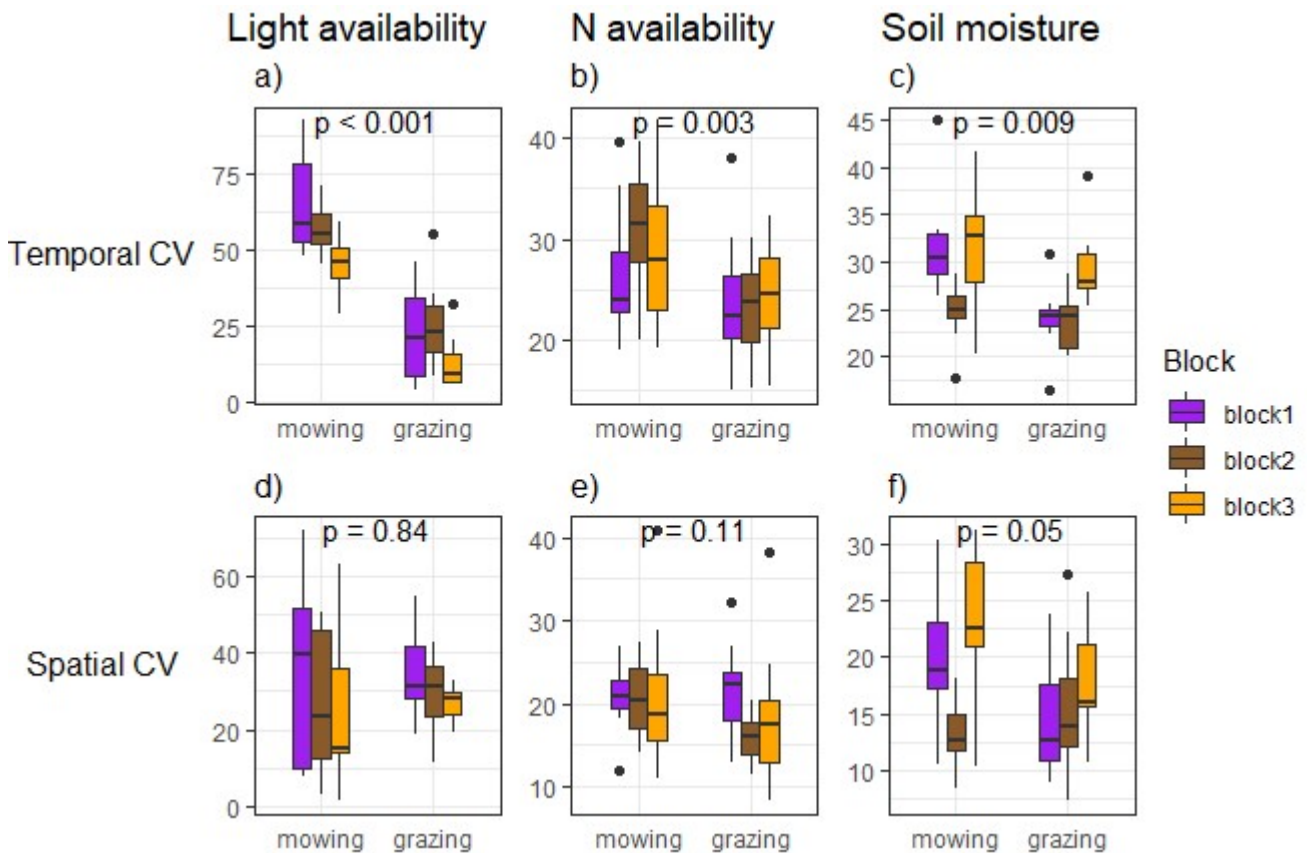


Figure III-3: Variability (coefficient of variation) for the three environmental variables (light availability, N availability and soil moisture) in time (panels a-c) and space (panels d-f).

The partitioning of within-paddock diversity (Figure III-4) revealed that α and temporal β diversity were higher in grazing than mowing treatments (α : 3.98 vs 2.81; t-test, $p=0.05$ and temporal β : 1.09 vs 0.72; t-test, $p=0.01$, respectively). The spatial β diversity did not significantly differ between the two treatments (t-test, $p=0.74$). However two of the three mown paddocks showed remarkably lower spatial β diversity than the grazed paddocks.

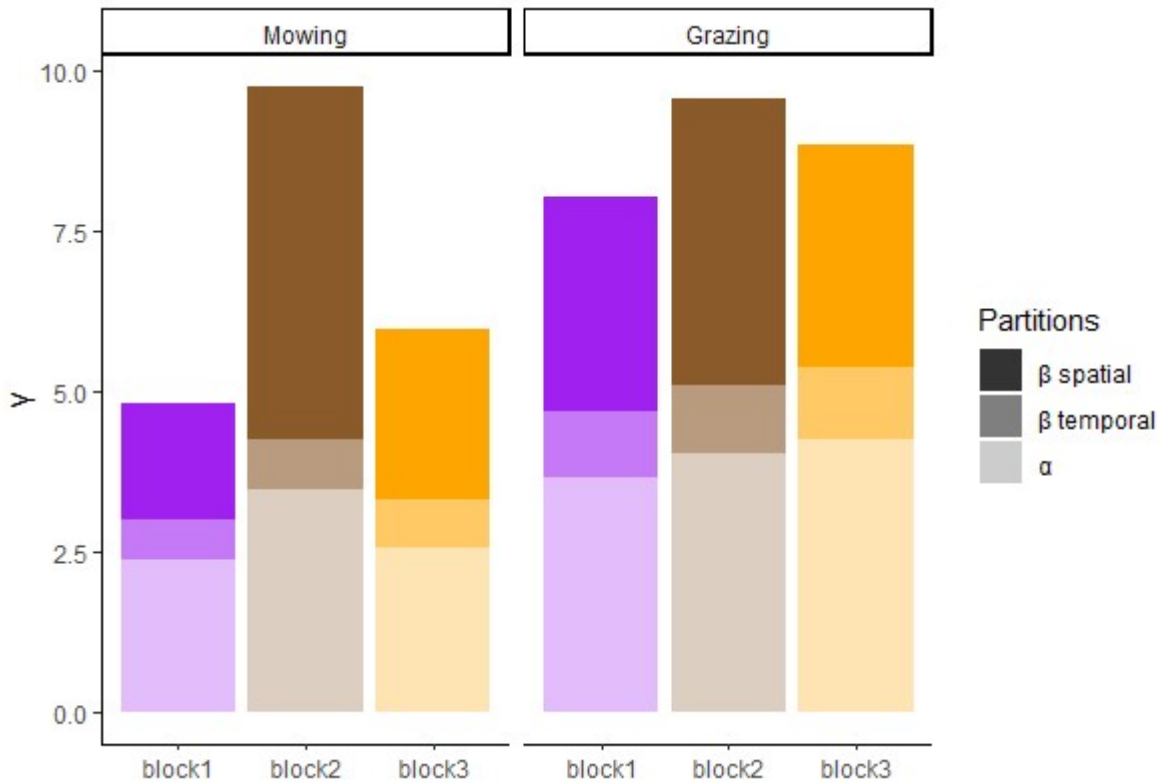


Figure III-4: Taxonomic β -diversity partitioning (Rao index) within paddocks.

Overall the fitted paths were consistent between paddocks of a same treatment (Table III-1, see details in Table VII-5). The goodness-of-fit of the path models were good (*i.e.* SRMR below 0.08, RMSEA below 0.1 and CFI above 0.9) for the grazing treatment with an average SRMR of 0.039, an average RMSEA of 0.057 and an average CFI of 0.934. Note that these metrics were averaged among paddocks of a same treatment and community descriptors (β tax, β SLA, β height and β pheno). Regarding the mowing treatments, the goodness-of-fit was overall lower and even poor according to some of the metrics with an average SRMR of 0.084, an average RMSEA of 0.141 and an average CFI of 0.744.

III. Chapter 2: Fine scale grassland metacommunity dynamics: analyzing the role of disturbance-driven environmental variability

Table III-1: Metrics of model fit of the path analyses for each block and each treatment: SRMR (Standardized root Mean Square Residual), RMSEA (Root Mean Square Error of Approximation) and CFI (Confirmatory Fit Index).

		Mowing			Grazing			
		Block 1	Block 2	Block 3	Block 1	Block 2	Block 3	
β taxonomic	SRMR	0.113	0.065	0.081	0.024	0.023	0.093	
	RMSEA	0.177	0.110	0.149	0.032	0.042	0.128	
	CFI	0.602	0.863	0.739	0.982	0.986	0.754	
SLA	SRMR	0.113	0.065	0.081	0.024	0.022	0.093	
	RMSEA	0.177	0.110	0.146	0.032	0.041	0.128	
	CFI	0.596	0.860	0.739	0.981	0.987	0.753	
β functional	Height	SRMR	0.113	0.065	0.081	0.026	0.021	0.061
		RMSEA	0.177	0.109	0.146	0.035	0.045	0.078
		CFI	0.588	0.863	0.738	0.975	0.988	0.895
Phenology	SRMR	0.110	0.068	0.058	0.024	0.006	0.054	
	RMSEA	0.180	0.113	0.093	0.033	0.015	0.079	
	CFI	0.600	0.835	0.904	0.983	0.999	0.921	

We evidenced in both treatments a predominant role of dispersal limitation on spatio-temporal taxonomic turnover (arrow from Δ space to β tax, Figure III-5). In mown paddocks, temporal variations in community size, mainly induced by mowing events (arrow from Δ Manag to Δ Com. size, Figure III-5a) and grass growth between mowing events (arrow from Δ time to Δ Com. size, Figure III-5a) led to variation in community richness (arrow from Δ Com. size to Δ Rich, Figure III-5a) and thus community turnover (arrow from Δ Rich to β tax, Figure III-5a). Also, community turnover was found to be larger in temporally distant samples (arrow from Δ time to β tax, Figure III-5a) and for smaller community sizes (dashed arrow from Com. size to β tax, Figure III-5a). In grazed paddocks, variations in light availability caused community turnover (red arrow from Δ Env to β tax, Figure III-5b) and these variations were mainly spatial (arrow from Δ space to Δ E, Figure III-5b). The other environmental variations due to spatio-temporal variability in nitrogen availability and grazing-induced variability in water availability did not translate into taxonomic turnover.

The analysis of within-paddock functional turnover complement the previous ones on taxonomic spatio-temporal dynamics. In mown paddocks, we found that the phenological turnover was impacted by i) temporal distance (arrow from Δ time to β pheno, Figure VII-6e), ii) mowing events both directly (arrow from Δ Manag to β pheno, Figure VII-6e, Figure VII-14) and indirectly through their impact on

III. Chapter 2: Fine scale grassland metacommunity dynamics: analyzing the role of disturbance-driven environmental variability

community size and richness, and iii) light and nitrogen variabilities but to a lesser extent (red and green arrows from ΔEnv to $\beta pheno$, Figure VII-6e). Still in mown paddocks, we found that smaller community sizes negatively influenced SLA and plant height turnovers (dashed arrows from Com. size to βSLA , Figure VII-6a and $\beta height$, Figure VII-6c). In both treatments SLA and plant height show strong spatial structuring (arrows from $\Delta space$ to βSLA , Figure VII-6a-b and $\beta height$, Figure VII-6c-d), indicating that dispersal limitation was not randomly distributed among functional syndromes. In grazed paddocks, we further evidenced that environmental filtering related to light conditions has mainly selected species according to their SLA and canopy height (Figure VII-6b, d). Finally, our results emphasize a strong phenological structuring in grazed paddocks (arrow from $\Delta time$ to $\beta pheno$, Figure VII-6f) that was weakly impacted by grazing events. This phenological turnover was even too tenuous to be apparent in the taxonomic analysis (Figure III-5b), compared to the spatial effects linked to dispersal limitation and light-related environmental filtering.

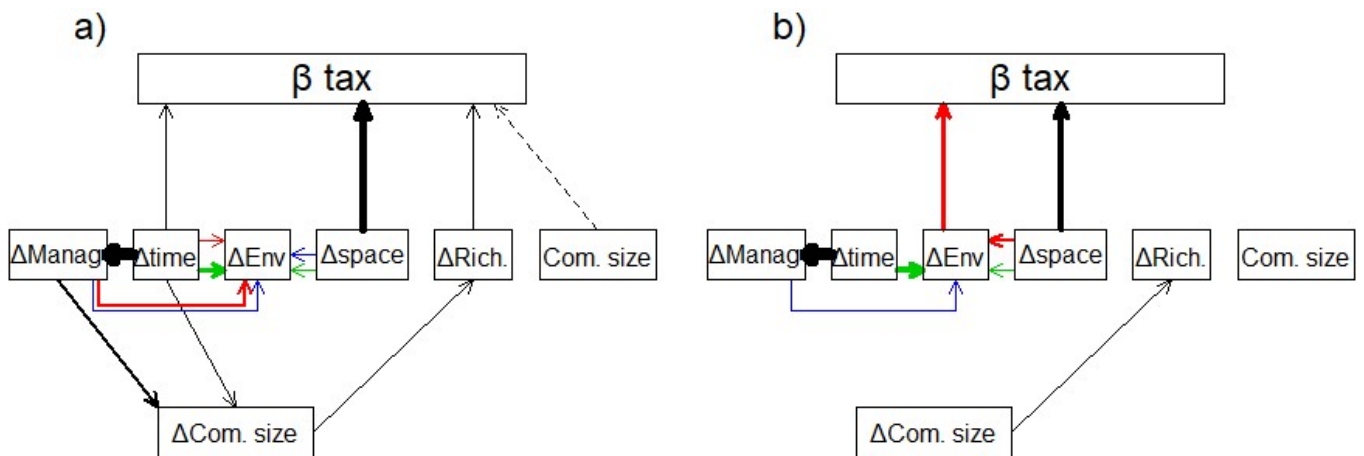


Figure III-5: Path analysis for taxonomic turnover (βtax) in a) mowing and b) grazing treatments. A plain (respectively dashed) arrow represents a positive (respectively negative) correlation. The width of the arrows represents the size effect. Com. size stands for the average community size, $\Delta time$ and $\Delta space$ for temporal and spatial distance; ΔEnv , $\Delta Rich.$ and $\Delta Com. size$ for differences in local environmental conditions (soil moisture in blue, light in red and nitrogen in green), species richness and community size respectively, and $\Delta Manag$ for the occurrence of management events between sampling dates.

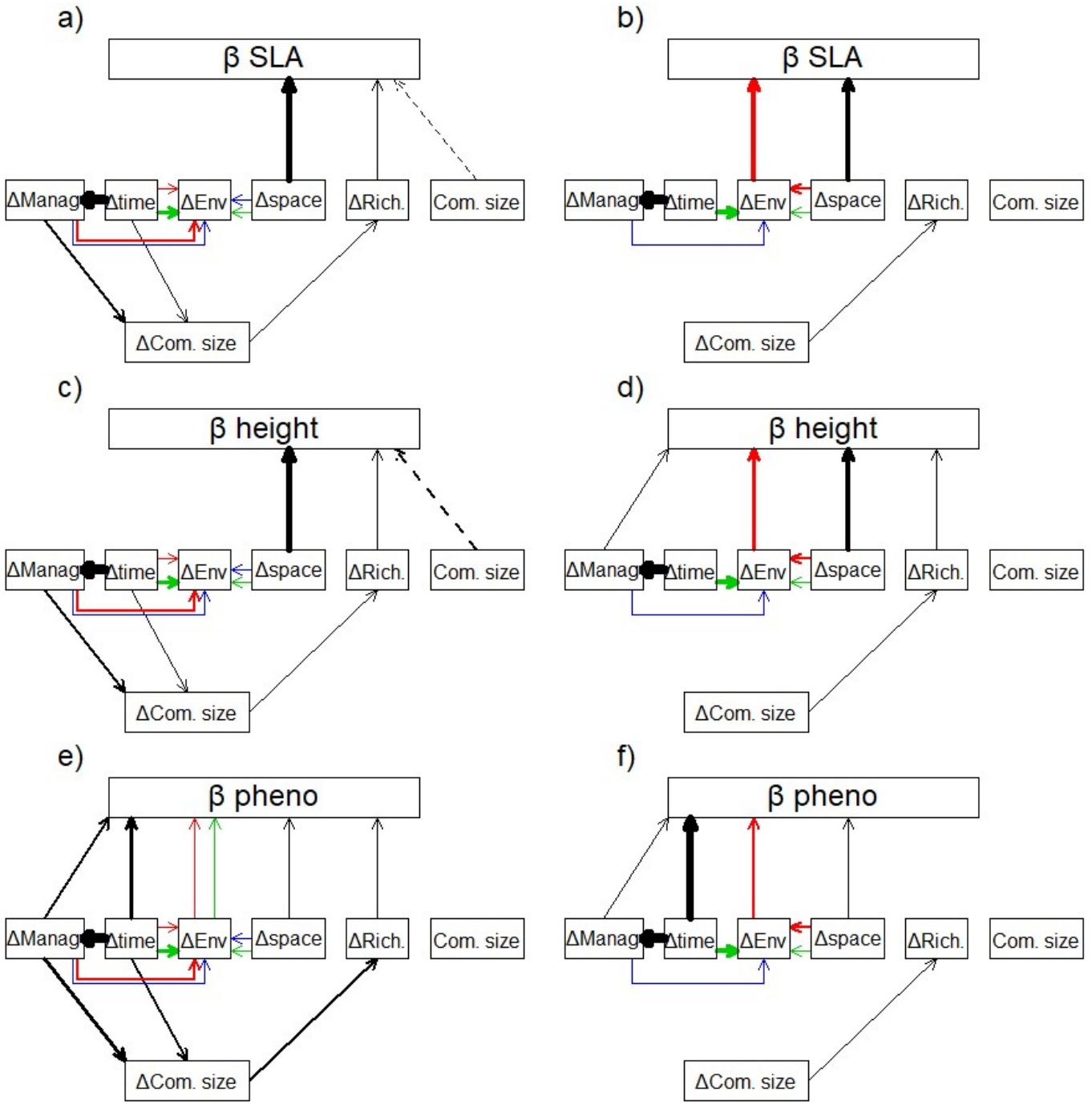


Figure III-6: Path analysis for functional turnover (β trait): SLA (panels a, b), height (panels c, d) and phenology (panels e, f) in mowing (panels a, c, e) and grazing (panels b, d, f) treatments. A plain (respectively dashed) arrow represents a positive (respectively negative) correlation. The width of the arrows represents the size effect. Com. size stands for the average community size, Δ time and Δ space for temporal and spatial distance; Δ Env, Δ Rich and Δ Com. size for differences in local environmental conditions (soil moisture in blue, light in red and nitrogen in green), species richness and community size respectively, and Δ Manag for the occurrence of management events between sampling dates.

D. Discussion

We found that managed grasslands are strongly spatially and temporally structured at fine scales, with within year temporal turnover and within paddock spatial turnover accounting for more than half

of the overall paddock diversity (Figure III-4). The spatial component of community turnover was furthermore larger than the temporal one. We revealed how two standard agricultural management options, namely grazing and mowing, impact fine scale metacommunity processes and how this subsequently translates into taxonomic and functional turnovers.

In line with our expectations, the mowing treatment showed temporally more variable environmental conditions for the three studied variables (light, nitrogen and water availabilities). The grazing treatment led to larger spatial differences of light conditions together with higher average light availability compared to the mowing treatment. We did not find any difference of spatial variability between the two treatments for the two other variables (Figure III-3). These results are consistent with the findings of other studies (Bakker *et al.* 2003; Hodapp *et al.* 2018). Interestingly, we did not find that these contrasted regimes of spatio-temporal environmental variability directly translated into differences of spatio-temporal diversity patterns. Indeed, grazed paddocks presented larger temporal β -diversity than mown ones, while the difference in spatial β -diversity was not significant between the two treatments (Figure III-4). In these long-term study paddocks, resident plant communities have progressively diverged functionally, depending on the agricultural managements (Louault *et al.* 2017). These contrasted species pools certainly contribute to blur the potential effect of short-term within year environmental variability on the spatiotemporal diversity patterns in these paddocks.

Based on the path analysis framework, we evidenced different drivers of spatiotemporal metacommunity dynamics in the two treatments. Grazed paddocks presented spatially structured light conditions that differentially filtered local plant communities (Figure III-5b), according to their SLA (Figure III-6b) and height traits (Figure III-6d). SLA and plant height are related to plant palatability (Grime *et al.* 1996; Cornelissen *et al.* 1999) suggesting that selective grazing has resulted in strong spatial β diversity through patchy modifications of environmental conditions where ungrazed patches with low light conditions shelter unpalatable tall species with low SLA (Figure VII-15Figure VII-16). This result is in line with many previous studies (Bloor & Pottier 2014). What is new here is to evidence that by maintaining this environmental heterogeneity during the year, grazing somehow prevents temporal changes of these plant communities, so that their phenological structuring (Figure III-6f) is of minor importance compared to light heterogeneity effects (Figure III-5b). In contrast, in mown paddocks, the main driver of taxonomic and functional dissimilarities was the sudden decreases in community size (total vegetation cover) following each mowing event that in turn reduced community richness. This was likely caused by both a sampling effect and the fact that mowing events

differentially impact species, notably in relation to their size (Jabot & Pottier 2012), regrowth capacity (Stowe *et al.* 2000) and phenology. Indeed, functional trait turnovers were impacted by cutting events either directly or indirectly through their impact on community size and richness. This indicates mowing events did not translate to a pure sampling effect, with larger communities harboring larger richness, but also through the filtering of functional syndromes by mowing events, especially the first one (Figure VII-14). Unexpectedly, the phenological turnover in mown paddocks was also related to light and nitrogen variabilities. However, this is probably a spurious correlation, since both light and nitrogen availabilities are temporally structured in these paddocks (red and green arrows from Δ time to Δ Env). Most importantly, even if that process was real, it is too tenuous to translate into an effect on taxonomic turnover (Figure III-5a). Still in mown paddocks, we found that community sizes negatively influenced functional turnovers related to SLA and plant height. This indicates that the effect of community size is not simply explained by a drift effect in these paddocks or that the magnitude of demographic stochasticity is correlated with these traits. Our analyses do not allow to go further in this interpretation.

Another novel result is that both management regimes were characterized by a strong dispersal limitation (Figure III-5b). This limitation produced some functional turnover in space for SLA and height traits indicating that this effect was not equally shared among the species. Dispersal limitation is known to be strong in grasslands, with most of the recruitment being vegetative rather than by seeds (Benson & Hartnett 2006). We here show that dispersal limitation had a magnitude of effect on community spatiotemporal dynamics that is comparable to the one of environmental filtering in grazed paddocks (Figure III-6f), and was the most influential driver of community dynamics in mown ones (Figure III-5a).

Numerous studies have reported important insights on the effect of management regimes on grassland community patterns (Collins *et al.* 1998; Bullock *et al.* 2001; Pakeman 2004; Díaz *et al.* 2007; Gerhold *et al.* 2013; Laliberté *et al.* 2013; Niu *et al.* 2014), but limited understanding of the underlying ecological processes. More recently, few studies have provided better ecological inferences by investigating, in different management regimes, within-year seasonal changes (Doležal *et al.* 2019), or within-paddock spatial heterogeneity (Tonn *et al.* 2019) sometimes with interannual dynamics (Hodapp *et al.* 2018). Our combined analysis of both fine-scale spatial and within-year temporal compositional changes allowed us to move toward a mechanistic explanation of these patterns. Complementary to these previous studies, our results could discriminate between endogenous drivers

(dispersal limitation and phenology) and exogenous drivers (environmental heterogeneity and biomass removal by management) of the spatiotemporal dynamics in community composition. Most importantly, we showed that contrasted managements induced different metacommunity dynamics, although these different dynamics led to close diversity patterns (McGill *et al.* 2007). We thus demonstrate the usefulness of process-based, in complement of pattern-based, analyses for understanding anthropogenic impacts on biodiversity, which could easily be extended to other kinds of disturbance regime (e.g., fire, pests or wild grazing).

We identified three limitations of our study that should be considered for further progresses. First, we assumed that there was no observation error in botanical records. Imperfect detection is common in vegetation studies (Archaux *et al.* 2006) and may spuriously inflate the role of demographic stochasticity in our analyses, by potentially inflating temporal and spatial turnovers. In our case, demographic stochasticity was not a major driver of grassland dynamics and turnovers were estimated with species abundances so that undetected rare species would have minor influence on the results. Second, our study is based on a relatively low sample size of three monitored paddocks for each of the two treatments. We evidenced a substantial variability of patterns and correlations among the different paddocks experiencing the same treatment. Despite this sizeable variability, we found qualitatively consistent results among repetitions and different between the two agricultural management treatments. Future studies need to confirm the generality of these results in other pedological and climatic contexts. Third, the relatively low goodness-of-fit of the path model may appear as weakening our conclusions. However, this problem is of minor importance, as we did not aimed at devising a forecasting model. Rather the path methodology was used to evidence the presence of ecologically meaningful correlations within a set of intertwined hypotheses regarding the drivers of community dynamics, which were supported with the robust procedure of Fourtune *et al.* (2018).

In conclusion, our study provides a detailed analysis of fine-scale spatio-temporal grassland diversity dynamics. It highlighted that these species-rich grasslands were dynamic within a year and strongly spatially heterogeneous, even in seemingly homogeneous mown paddocks. These results question the pertinence of widely used sampling designs based on annual or bi-annual species records at the paddock scale to infer processes underlying community dynamics. Indeed, such sampling schemes miss potentially important changes of interspecific interactions over short distances and along the course of the growing season (Fargione & Tilman 2005; Elzinga *et al.* 2007; Wolkovich & Cleland 2011; Conti *et al.* 2017; Price *et al.* 2017). We therefore argue that the robustness of ecological

inferences based on such data, marked by spatiotemporal under-sampling, should receive greater attention. A second line of progress would be to combine analyses of fine-scale spatiotemporal heterogeneity with direct measurements of local (within patch) plant interactions and microheterogeneities of the environment. As the role of heterogeneity is scale-dependant (Lundholm 2009; Tamme *et al.* 2010), a third line of inquiry would be to compare the importance of environmental variations and spatiotemporal processes at multiple scales, combining within and between year monitoring with nested spatial sampling of diversity and environmental factors. These multiple lines of inquiry would improve our understanding of the mechanisms behind observed community dynamics and their ongoing responses to global changes.

E. Funding information

The authors acknowledge the support received from the Agence Nationale de la Recherche of the French government through the program “Investissements d’Avenir” (16-IDEX-0001 CAP20-25). The experiment is part of the SOERE-ACBB project (<http://www.soere-acbb.com>) which is a service of the French National Infrastructure AnaEE-France (<https://www.anaee-france.fr>) funded by ANR [ANR-11-INBS-0001] and Allenvi. This work has been funded by the INRAE division Forest, Grassland and Freshwater Ecology.

F. Acknowledgements

The authors thank M. Colombier, I. Bosio, S. Revaillet and N. Gross for their assistance in collecting the data.

G. Authors’ contribution

C.P., J.P. and F.J. conceived the design of the study. C.P. and J.P. collected the data. C.P. analysed the data. C.P., J.P. and F.J. wrote the paper.

IV. CHAPTER 3: PLANT COMMUNITY TRAJECTORIES AT SHORT TIME SCALE AND THE EFFECT OF WITHIN SEASON ENVIRONMENTAL VARIABILITY

La variabilité temporelle de l'environnement est reconnue comme une cause majeure du maintien de la diversité, largement documentée à l'échelle interannuelle. Quelques études ont rapporté des effets de la variabilité environnementale de court terme (intra-annuelle), en particulier la variabilité de la disponibilité de l'eau, mais sur les caractéristiques des communautés mesurées à la fin de la saison, limitant notre compréhension des processus associés. Pour la première fois à notre connaissance, nous documentons ici l'effet de la variabilité environnementale sur la dynamique de la communauté végétale à court terme, grâce à une approche non destructive récemment développée du suivi de la croissance des plantes herbacées au niveau individuel. Cette approche nous permet d'analyser les trajectoires des communautés au cours de la saison et de tester les hypothèses suivantes : 1) la variabilité temporelle de l'approvisionnement en eau a un effet positif sur le maintien de la diversité dû à un partitionnement temporel des niches hydrologiques des différentes espèces ; 2) cette même variabilité a un effet positif dû à l'égalisation de la croissance entre les espèces en raison du compromis (trade-off) entre la tolérance au stress et la croissance rapide ; 3) elle a un effet positif lié à un ralentissement de l'exclusion compétitive en raison de la réduction de la croissance de toutes les espèces simultanément et 4) la variabilité des apports en eau n'a aucun effet dû au fait de la tolérance écophysologique des espèces à une courte durée de stress hydrique ou dû à la limitation de la croissance par d'autres sources de stress que le stress hydrique (notamment la température et la disponibilité en azote).

À cette fin, nous avons mis en place une expérience en pots dans laquelle nous avons manipulé la diversité des plantes de prairie (monocultures et mélanges de 4 espèces avec *Dactylis glomerata*, *Holcus lanatus*, *Poa trivialis* et *Trisetum flavescens*), la fertilité du sol (avec ou sans ajout d'azote) et l'arrosage (basse et haute fréquence d'ajout d'eau, avec la même quantité totale). Cette expérience s'est étalée sur trois périodes de croissance séparées par des fauches (printemps, été et automne 2018), avec un suivi bihebdomadaire de la croissance des plantes et un suivi horaire des variables environnementales (teneur en eau du sol et température).

Contrairement à nos attentes, les fluctuations environnementales à court terme n'ont pas provoqué d'inversions significatives des hiérarchies de croissance des plantes dans cette expérience. Elles favorisent néanmoins le maintien de la diversité des espèces pendant la première période de croissance dans le traitement le plus productif, en raison d'un effet égalisateur entre les espèces. Plus généralement, notre approche offre des perspectives prometteuses pour comprendre l'effet de la variabilité environnementale à court terme sur les communautés végétales.

Mots-clés : Variabilité environnementale, prairie, diversité, productivité, perturbation, hiérarchie compétitive asynchrone

A. Introduction

Diversity maintenance is a central question of ecology (Chesson 2000). Several studies have emphasized the importance of environmental variability on species maintenance, principally through analyses of spatial community turnover along environmental gradients (Wedin & Tilman 1993; Maestre *et al.* 2009; Boulangeat *et al.* 2014; Del Toro *et al.* 2018; D'Amen *et al.* 2018). The importance of temporal variability has been mainly investigated at large temporal scale (between successive years or larger) (Tilman *et al.* 2006; Weigelt *et al.* 2010; Salguero-Gómez *et al.* 2015; Ehrlén *et al.* 2016; Louault *et al.* 2017). Few studies have investigated within year temporal variability, with a strong focus on precipitation variability (Knapp *et al.* 2002), which is expected to increase with climate change (Swemmer *et al.* 2007; Zanardo *et al.* 2012). These studies have emphasized a positive effect of water supply variability on species diversity. However, they did not provide any mechanistic explanation of this observed effect and more experiments are required to test the generality of their findings.

Environmental variability may promote species diversity if co-occurring species respond differently to environmental modification (Chesson 2000; Loreau & de Mazancourt 2008). If species have different hydrological niches, temporal variability of water supply is expected to lead to asynchronous changes of growth between species and ultimately temporal inversions in the competitive hierarchy. Environmental variability may also translate into repeated periods of stress limiting species growth (Koussoroplis *et al.* 2017). We identify two possible mechanisms relating stress and diversity maintenance. First the time-cumulated stress may be of similar magnitude among the species, the total productivity decreases together with competitive effect/response of all the species so that competitive exclusion is slowed-down (Wilson 2007; Brooker & Kikvidze 2008). Second, the species do not experience the same level of stress, in particular when they are distributed along niche trade-off axes. In particular, the leaf economic spectrum presumes that fast-growing species are less tolerant to resource limitation (including water) (Reich 2014). The stronger growth reduction experienced by fast growing species compared to stress-tolerant ones leads to equalized species growths along the course of plant growing season.

The role of environmental heterogeneity is scale-dependent. It has been shown that spatial heterogeneity may have no effect on species diversity at very fine scale (Lundholm 2009; Tamme *et al.* 2010). We may also expect similar result regarding the temporal component of environmental variations. Plants are prone to ecophysiological resistance to abiotic stress, especially in response to water deficit (Volaire *et al.* 2014). In case hydric stress duration is too short, resistance mechanisms

IV. Chapter 3: Plant community trajectories at short time scale and the effect of within season environmental variability

may prevent from modifications of growth trajectories so that temporal variability may not induce any mechanisms of coexistence or reduction of competitive exclusion at all frequencies.

Growth limitation may not only be limited by water availability but by other resources, like nitrogen (Burns 1992), or external factors, like temperature (Yan & Hunt 1999). In this case, the variability of water availability would have no effect on plant growth or diversity maintenance either.

Competitive interactions and stresses operate at the plant individual level, also spatiotemporal variability at fine scale mostly has an effect at fine scale (Tamme *et al.* 2010). Investigating the processes listed above require thus the monitoring of plant individual growth. This requires non-destructive measurement of individual plant biomass, which have been developed only recently (Pottier & Jabot 2017).

Given the current knowledge, introduced above, on the role of temporal environmental variability on species coexistence we tested four hypotheses: 1) a positive effect of temporal variability of water supply on diversity maintenance promoted by a temporal partitioning of species hydrological niches; 2) a positive effect due to a growth equalization between species due to trade-off between stress tolerance and fast growing; 3) a slowing down of competitive exclusion due to the reduction of all species growth and 4) no effect associated to ecophysiological tolerance of the species to short duration of hydric stress or the fact that the growth of the studied species is not limited by water availability but by another stress (notably temperature and nitrogen availability).

To do so, we set-up an experiment where we monitored the growth of four species typical of temperate grasslands in four treatments (two fertilization treatments crossed with two water regimes treatments) for testing the role of short-term (within season) temporal variability of water supply on plant individual growth and its consequences on species diversity maintenance. Those four species were grown in community composed by four individuals, either conspecific or heterospecific.

We expect that the results of the experiment may change along the growing season and with fertilization, because the associated modifications may change the importance of water supply on growth limitation. We therefore tested these hypotheses in two fertilization conditions (low and high nitrogen availability) and in three consecutive periods of the 2018 growing season with different temperature constraints (spring, summer and autumn) separated by mowing events. To disentangle the four hypotheses, we conducted a set of analyses that are expected to provide different results for each hypothesis (Table IV-1).

IV. Chapter 3: Plant community trajectories at short time scale and the effect of within season environmental variability

Table IV-1: Expected results for the four hypothesis.

Hypotheses \ Expected results	1) Temporal partitioning	2) Equalizing (trade-off)	3) Exclusion slowing-down	4) No effect
Diversity maintenance: Equitability lower in the frequent treatment than in the unfrequent one.	✓	✓	✓	0
Between-species differences in growth response to water availability.	Different intercepts Different slopes	Same intercept Different slopes	Different intercepts Same slope	Slope not significantly different from zero
Inversions in growth hierarchy inversion : unfrequent > frequent	✓	0	0	0
Fast-growing vs stress tolerant trade-off	0	✓	0	0
Stress: frequent < unfrequent	0	✓	✓	0
Between species growth differences: unfrequent < frequent	0	✓	0	0

B. Materials & Methods

B.1. Experimental design

The aim of the experiment is to understand how environmental variability affects the maintenance of species diversity through time. We designed a fully factorial experiment in Clermont-Ferrand, France (45° 46' 30" N, 3° 08' 38" E, 337 meters a.s.l.) of two nitrogen addition treatments and two watering treatments, during three consecutive growth periods separated by mowing events. The two nitrogen addition treatments were no nitrogen addition or nitrogen addition at the start (96 u/ha) and after each mowing event (72 u/ha) (Louault *et al.* 2017). The watering treatments were twice watering a week (low temporal variability) or a watering every two weeks (high temporal variability), for the same total amount of water (898.1 mm calculated to compensate evapotranspiration at the experiment site). The experiment started at DOY 106, the mowing events took place at DOY 180, 236 and 306.

This pot experiment manipulates four grassland species either in monoculture or in 4-species mixtures. PVC pots of 61.8 cm high, 9.3 centimeters of internal diameter and whose bottom was drilled by four holes to enable the water to flow, were filled up with 9 cm (about 600 g) of pozzolan and with eutric cambisol sieved at 1 cm on the 52.8 cm remaining (about 4 400 g – for a bulk density of 1.2 g/cm³). This soil is composed of 23.8% clay, 25.7% silt and 50.5% sand (Louault *et al.* 2017). Each treatment (Figure IV-1) contained four monospecific cultures and 10 plurispecific cultures. For each pot, the four individuals were identified thanks to colored rings. The precipitations were totally intercepted thanks to a tunnel of 6*7.5 m, an electric fence to prevent herbivory surrounded it. Two

IV. Chapter 3: Plant community trajectories at short time scale and the effect of within season environmental variability

trenches of 40 cm wide, 60 cm deep and about 3 m long were dug and the pots were buried. We used draining material to avoid water accumulation.

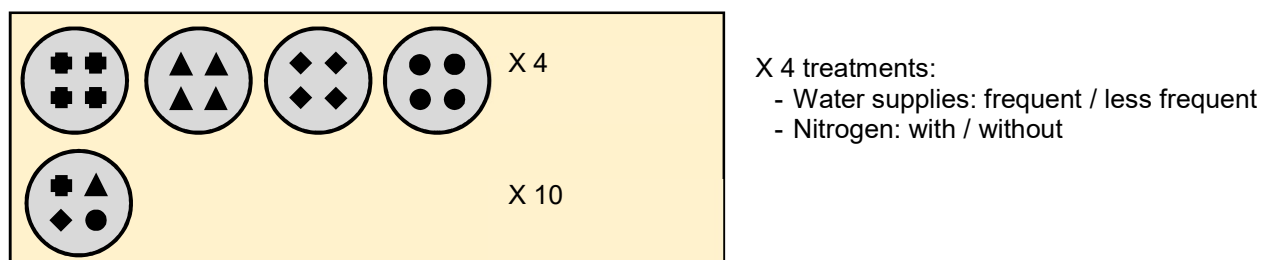


Figure IV-1 : Experimental design.

We selected four grass species with contrasted growth capacity and drought resistance (Figure IV-1). *Dactylis glomerata* and *Holcus lanatus* have a high growth capacity whereas *Poa trivialis* and *Trisetum flavescens* have a low growth capacity (see Table S2 in the Supplementary materials in Pontes *et al.* 2007). *Dactylis glomerata* and *Trisetum flavescens* have a high drought resistance (50-70% of survival after drought, Zwicke *et al.* 2015) whereas *Poa trivialis* (20% of survival, Zwicke *et al.* 2015) and *Holcus lanatus* (Fort *et al.* 2013) have a low drought resistance. The species were collected in different middle mountain grasslands to avoid sampling the same genotype. The tillers were transplanted and grown in a frost-free greenhouse for the winter. Two months before the beginning of the experiment, the individuals were moved into a non-frost-free greenhouse to favor the cold hardiness. Then a month before the beginning of the experiment, 416 tillers were transplanted into the 104 pots of the experiment so that they can develop their root system. The experiment began at DOY 106 with the cutting of all individuals and the beginning of the measurements.

B.2. Measurements

Key abiotic environmental conditions were monitored at an hourly time step (temperature, soil moisture and photosynthetic active radiation) (Davis Cup Anometer and VP-4 Sensor, Decagon). Soil moisture was obtained thanks to SM100 sensor (see VII.C.1 Calibration of soil moisture sensor) at 40 and 15 cm deep for approximately half of the pots.

The aboveground biomass of the plant individuals were estimated bi-weekly by the method developed by Pottier & Jabot (2017). This method uses biometric measurements to estimate the minimum volume of the individuals. A parallel experiment was set to link this minimum volume to the aboveground biomass (see VII.C.2 Results of the calibration of allometric relationships for the results).

B.3. Statistical analyses

Species diversity

To assess the effect of the four treatments on species diversity through time in the plurispecific pots, we computed the equitability of species biomasses H' at each time step. We used `gls` and `glm` to assess the effect of the treatments on equitability depending on the presence of temporal autocorrelation.

Species' responses and temporal inversions of plant hierarchies

To assess whether the different species responded differently to environmental variation, we computed the relative growth rate (RGR) of each individual at each time step in the monospecific pots combining both water regimes, using the following equation:

$$\text{RGR} = \frac{\ln B_2 - \ln B_1}{t_2 - t_1}$$

Where B_1 and B_2 are the dry biomasses, and t_1 and t_2 is the time (expressed in days).

We tested the interaction between species and soil water content on RGR in monospecific pots only and difference between species using ANCOVA.

The temporal inversion of plant hierarchies was defined as, for a given pair of species, a change of the ranking (measured by RGR) between two successive time steps (Figure IV-2). Temporal inversions were thus analysed in for mixture pots only. We used t-tests to compare the number of inversions between water regime treatments for each period and for each species pair.

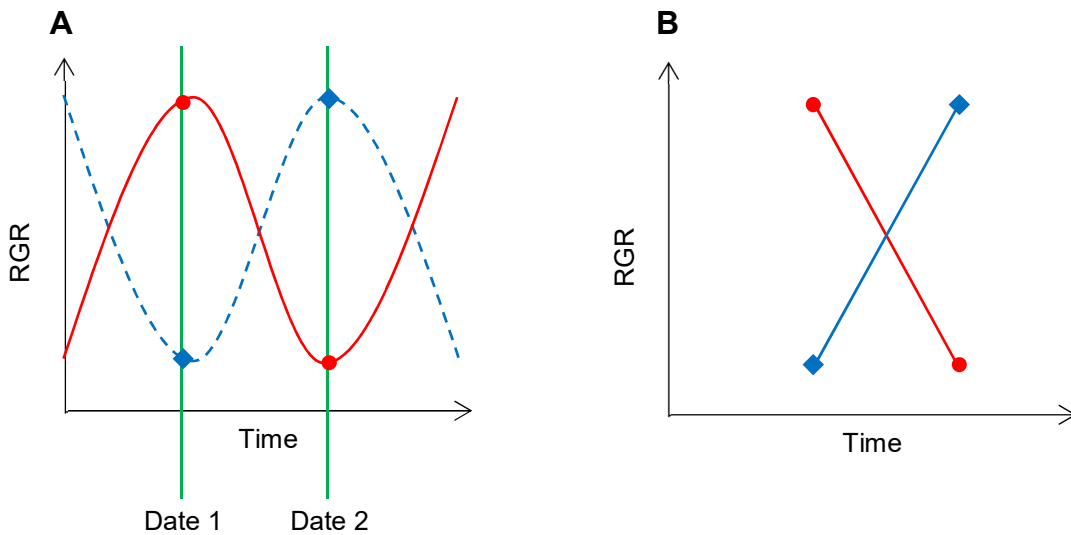


Figure IV-2: Determination of temporal inversions of plant hierarchies (measured by the relative growth rate) between two species. A) Assumed species trajectories through time with date of measurements; B) Ideal case of collected data showing a temporal inversion of plant RGR hierarchy.

Cumulated stress & trade-off

We defined the stress as the difference of aboveground biomass of all individuals in plurispecific pots between frequent and unfrequent water regime through time, the frequent regime was set as reference. We tested if the stress was different from 0 with lm models (for each period and each nitrogen treatment).

We tested whether the species differentiated along a trade-off between stress tolerance and fast growing. We used data at the end of each period, the stress was the biomass difference in monospecific plot and the growth capacity was the biomass in frequent and plurispecific pots. We tested the trade-off with linear regression.

Species equalization

We defined the species equalization as the difference of cumulated growth between each pair of species. The species equalization was calculated across time for each species and for each nitrogen treatment. We tested the species equalization through linear models with interaction between water regime and species pairs.

C. Results

We first checked whether the two contrasted water regimes (frequent and unfrequent) induced different temporal variability of soil water content. The amplitude of soil water content was higher for the less frequent water regime (Figure IV-3). We noticed that during the first period (DOY 106-180), the water supplies did not affect the soil water content at 40 cm depth until DOY 135-140, and much less than at 15 cm.

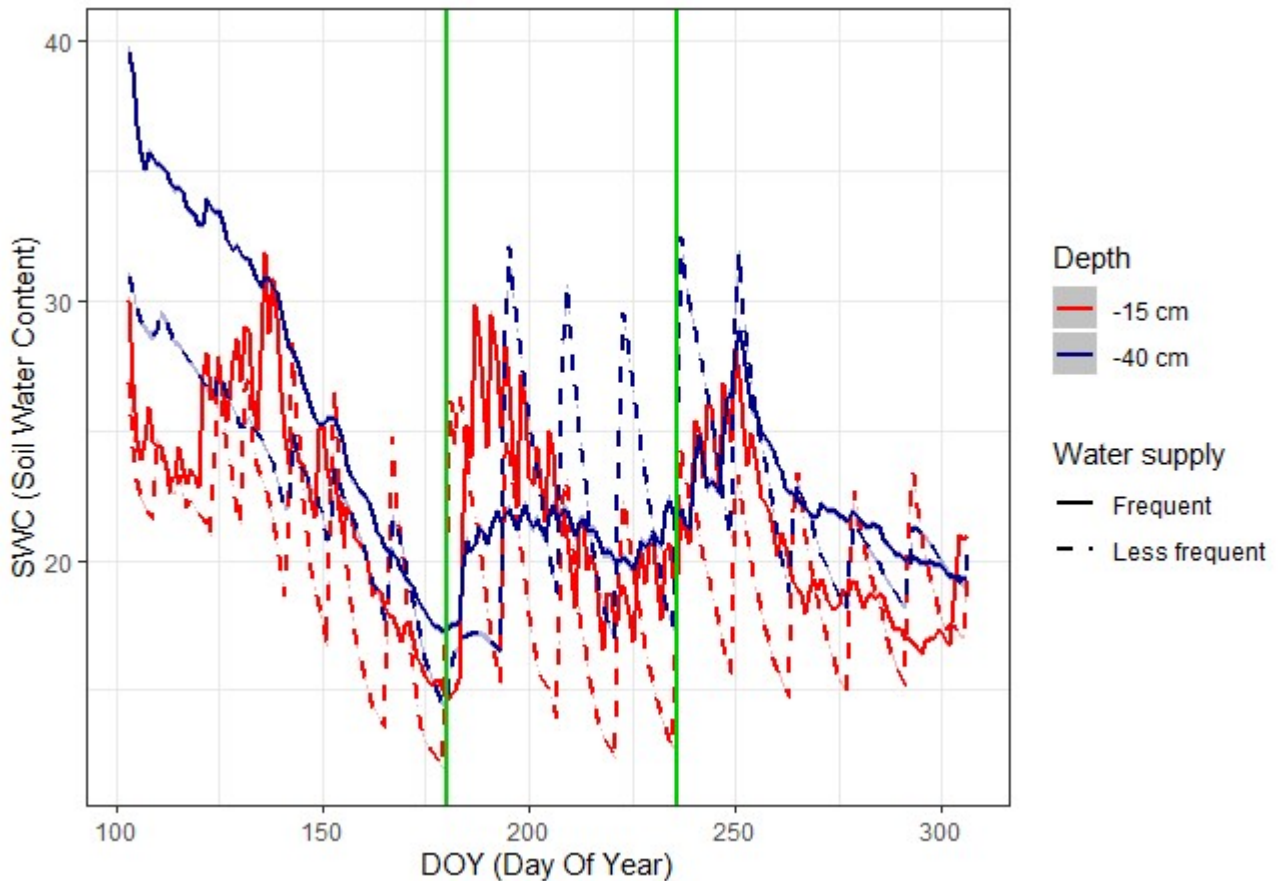


Figure IV-3: SWC (Soil Water Content) (%) through time (DOY) for the two water treatments at two depth through time. Vertical lines represent cutting days. Colored areas represent CI95%.

First, we tested if diversity maintenance was promoted by the temporal variability of soil water content. The diversity was lower for the nitrogen treatment, compared to the without nitrogen treatment, and decreased faster after the first cut (Figure IV-4). No difference was observed between the two water regimes for the without nitrogen treatment all along the experiment which supports the no effect hypothesis for these periods. For the nitrogen treatment, the equitability was higher in the unfrequent water regime before the first cut ($p < 0.0001$) which excludes the no effect hypothesis, at least for this first period.

IV. Chapter 3: Plant community trajectories at short time scale and the effect of within season environmental variability

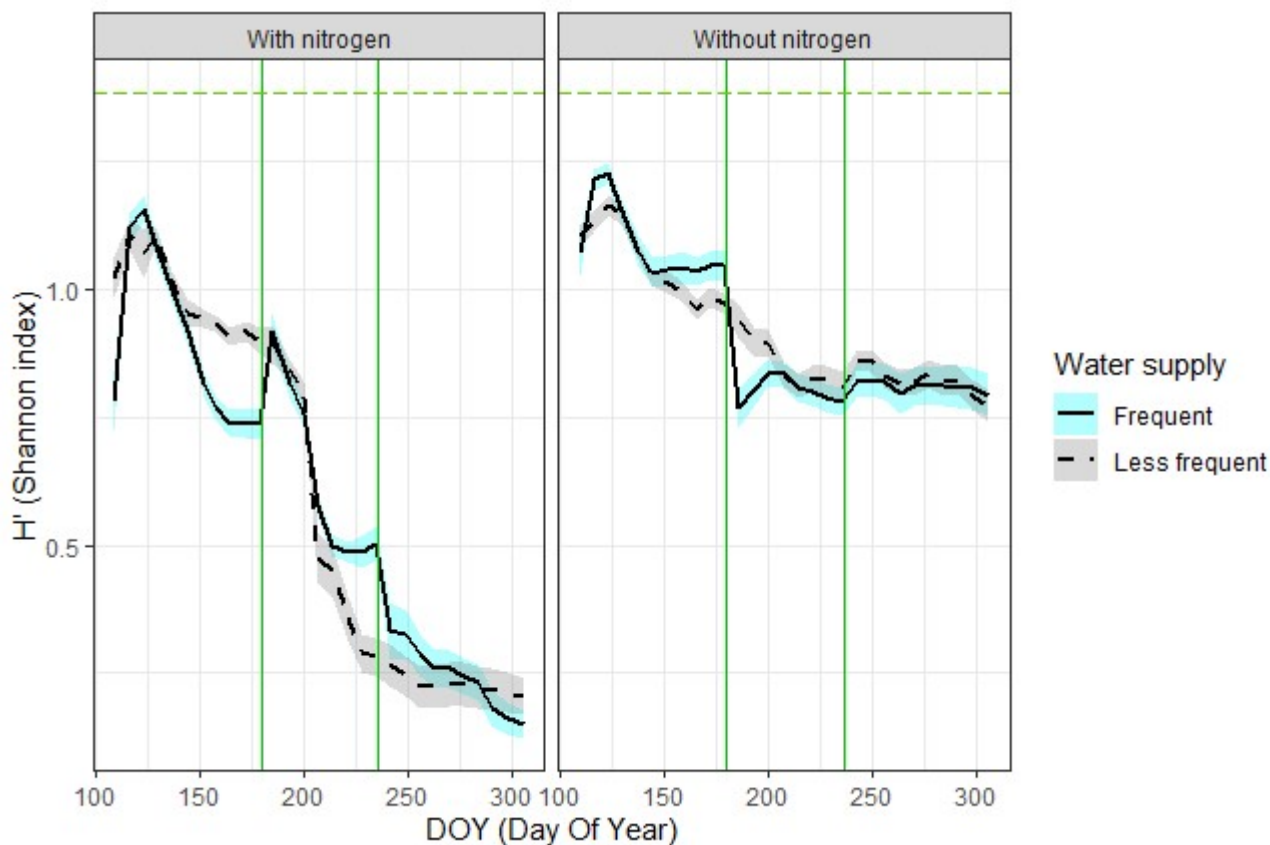


Figure IV-4: Diversity (equitability index) through time (DOY) for each nitrogen treatment and between the two water regimes through time. Dashed line represents the maximum equitability for a 4-species mixture. Colored areas represent CI95%.

Secondly, we tested if species show different responses to soil water content (Table IV-2). For the first period (Figure IV-5a), in the nitrogen treatment, there was no difference in intercept (except for *Trisetum flavescens*) but difference in slope. In the without nitrogen treatment, there was difference in both intercept and slope. For the second (Figure IV-5b) and third periods (Figure IV-5c), there was no difference in intercept nor slope.

IV. Chapter 3: Plant community trajectories at short time scale and the effect of within season environmental variability

Table IV-2: Difference in species' responses (measured by RGR) to SWC (slope and intercept) for each period and each nitrogen treatment. Non-significant difference are in grey, *: p<0.05, **: p<0.01, ***:p<0.001.

a) Period 1

Species	With nitrogen		Without nitrogen	
	Intercept	Slope	Intercept	Slope
Dg-HI	-0.004	-0.0005	-0.0003	-0.0015 ***
Dg-Pt	-0.002	0.0009 *	0.2310 ***	0.0008
Dg-Tf	0.023 ***	0.0027 ***	0.3411 ***	0.0014 ***
HI-Pt	0.002	0.0014 ***	0.2313 ***	0.0023 ***
HI-Tf	0.027 ***	0.0032 ***	0.3414 ***	0.0030 ***
Pt-Tf	0.025 **	0.0018 ***	0.1101	0.0006 *

b) Period 2

Species	With nitrogen		Without nitrogen	
	Intercept	Slope	Intercept	Slope
Dg-HI	-0.0068	0.0030 ***	-0.0062	0.0009
Dg-Pt	-0.0223 **	0.0026 ***	-0.0071	0.0007
Dg-Tf	0.0051	0.0034 ***	-0.0075	0.0005
HI-Pt	-0.0156	-0.0004	-0.0009	-0.0002
HI-Tf	0.0119	0.0004	-0.0013	-0.0004
Pt-Tf	0.0275 ***	0.0008	-0.0004	-0.0002

c) Period 3

Species	With nitrogen		Without nitrogen	
	Intercept	Slope	Intercept	Slope
Dg-HI	-0.0055	0.0055	-0.0103 *	-0.0005
Dg-Pt	-0.0174 *	-0.0005	0.0046	0.0005
Dg-Tf	-0.0071	0.0050	-0.0057	-0.0007
HI-Pt	-0.0120	-0.0060	0.0150 ***	0.0010 **
HI-Tf	-0.0016	-0.0005	0.0046	-0.0001
Pt-Tf	0.0104	0.0055	-0.010328 *	-0.0012 ***

IV. Chapter 3: Plant community trajectories at short time scale and the effect of within season environmental variability

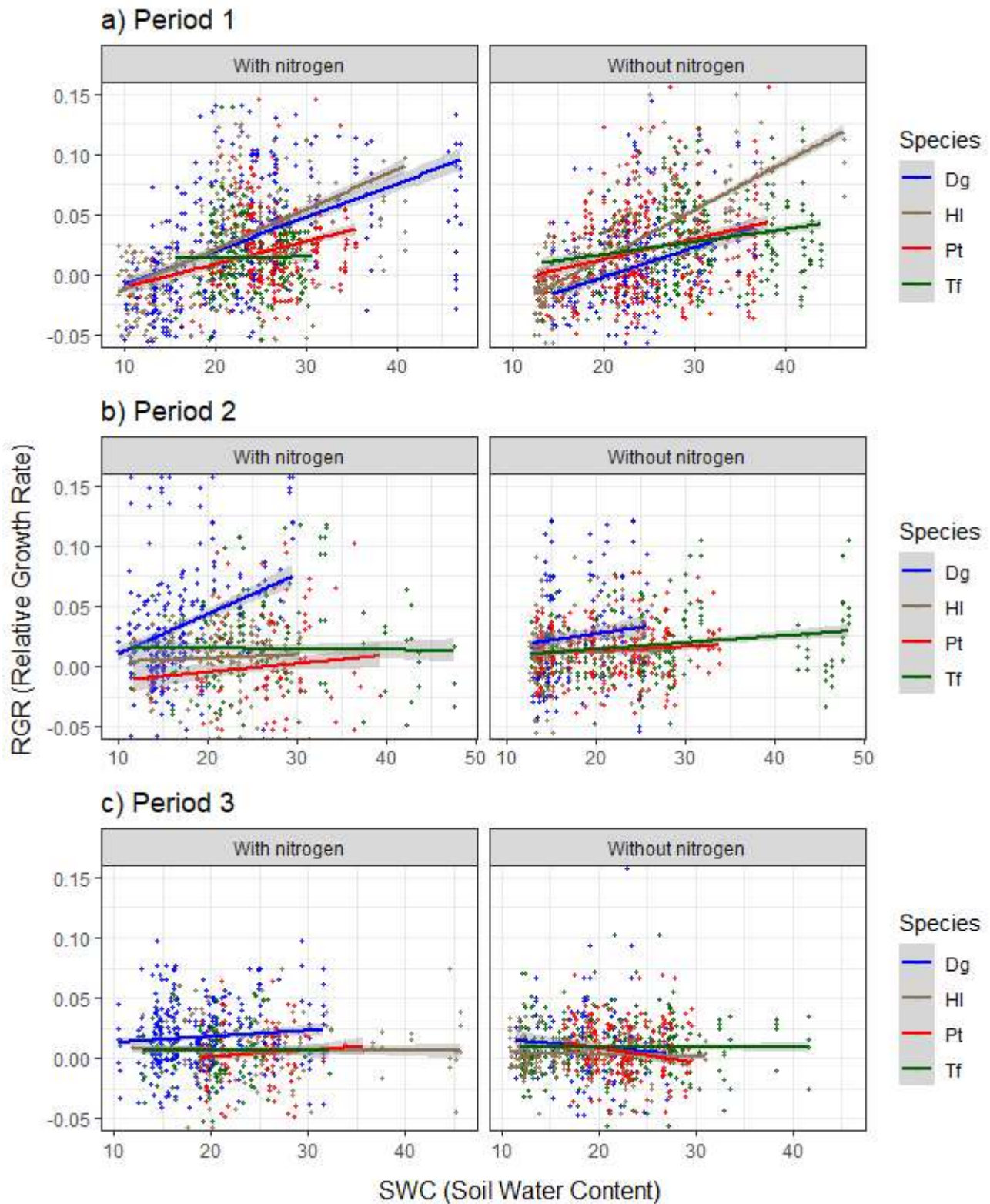


Figure IV-5: Species' responses (RGR – Relative Growth Rate) to SWC (Soil Water Content) for each period and each nitrogen treatment. Gray areas represent CI95%.

Thirdly, we tested if the difference in species' responses led to temporal inversion of competitive hierarchy. In accordance with previous results, we found no difference of inversion number between

IV. Chapter 3: Plant community trajectories at short time scale and the effect of within season environmental variability

frequent and unfrequent treatment at both pot level (Figure IV-6) or between species pairs (data not shown) and none of the three growing periods.

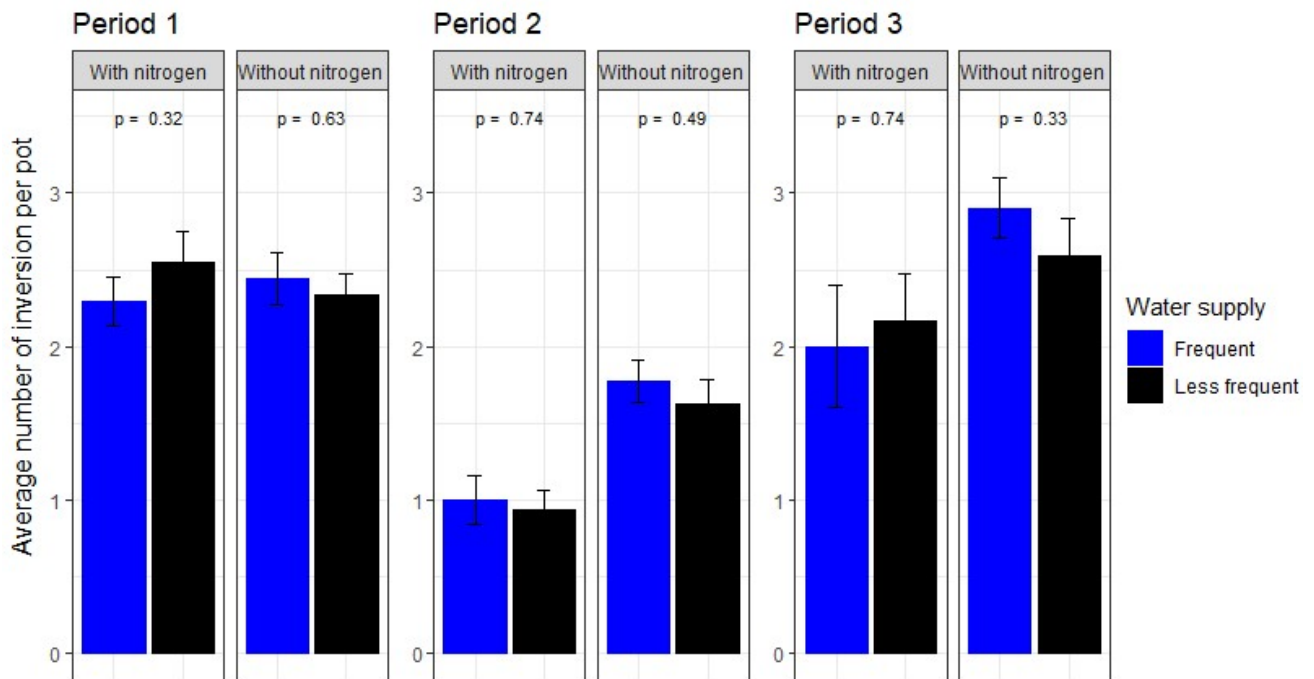


Figure IV-6: Average number of inversion of competitive hierarchy per pot for each period and each nitrogen treatment. Error bars represent standard errors.

Fourthly, we tested the trade-off between fast-growing and stress tolerance by the relation between 1) the biomass at the end of each period in the frequent and plurispecific pots and 2) the difference in total biomass between the frequent and unfrequent water regime in the monospecific pots (Figure IV-7). The relation was significant only for the with nitrogen treatment in the first period ($p=0.06$, $R^2=0.86$), in this case species with a high stress tolerance (stress negative) had a low biomass.

IV. Chapter 3: Plant community trajectories at short time scale and the effect of within season environmental variability

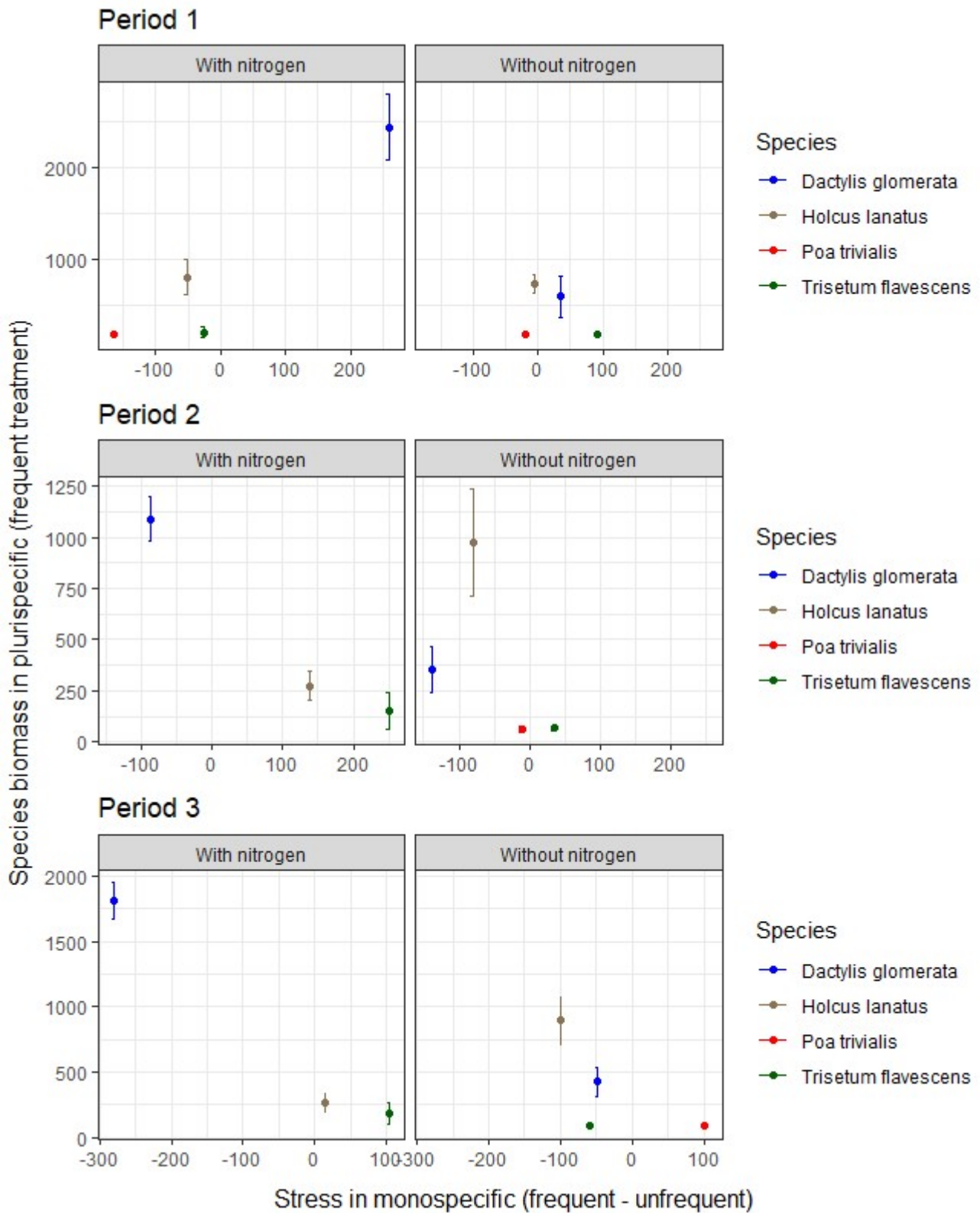


Figure IV-7: Difference in total biomass between the frequent and unfrequent water regime in monospecific in function of the biomass at the end of period in frequent and plurispecific treatment by species for each period and each nitrogen treatment. Error bars represent standard errors.

IV. Chapter 3: Plant community trajectories at short time scale and the effect of within season environmental variability

Then, we tested the difference of cumulated pot growth between frequent and unfrequent treatment through time (Figure IV-8). There was no difference in total biomass between the frequent and the unfrequent treatments for all periods without nitrogen. In treatments with nitrogen, for the first two periods, the biomass was higher in the frequent treatment ($p < 0.01$); the difference was at its highest at biomass peak.

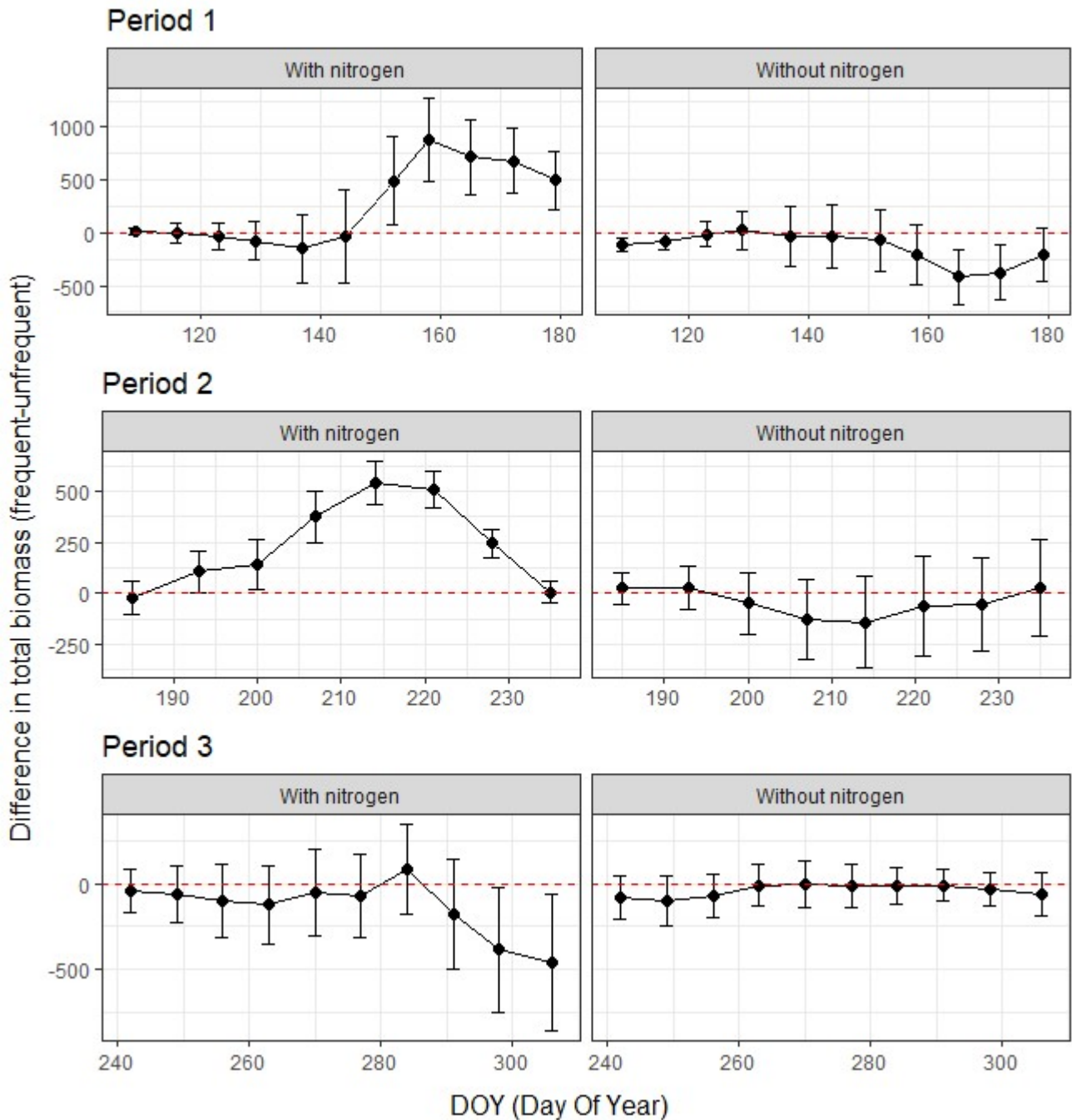


Figure IV-8: Difference in total biomass between water regime (frequent – unfrequent) through time (DOY) for each period and each nitrogen treatment. Error bars represent standard errors.

IV. Chapter 3: Plant community trajectories at short time scale and the effect of within season environmental variability

Finally, we tested difference of species growth through time (Figure IV-9). No difference were found between frequent and unfrequent regimes for periods 2 and 3 ($p > 0.05$). For the first period, in nitrogen treatment, we found difference between the water regime for all species pairs with *Dactylis glomerata* and the pair *Poa-Trisetum* ($p < 0.05$), these differences were lower in the unfrequent treatment, in others words the unfrequent treatment reduced the difference of growth between the species.

IV. Chapter 3: Plant community trajectories at short time scale and the effect of within season environmental variability

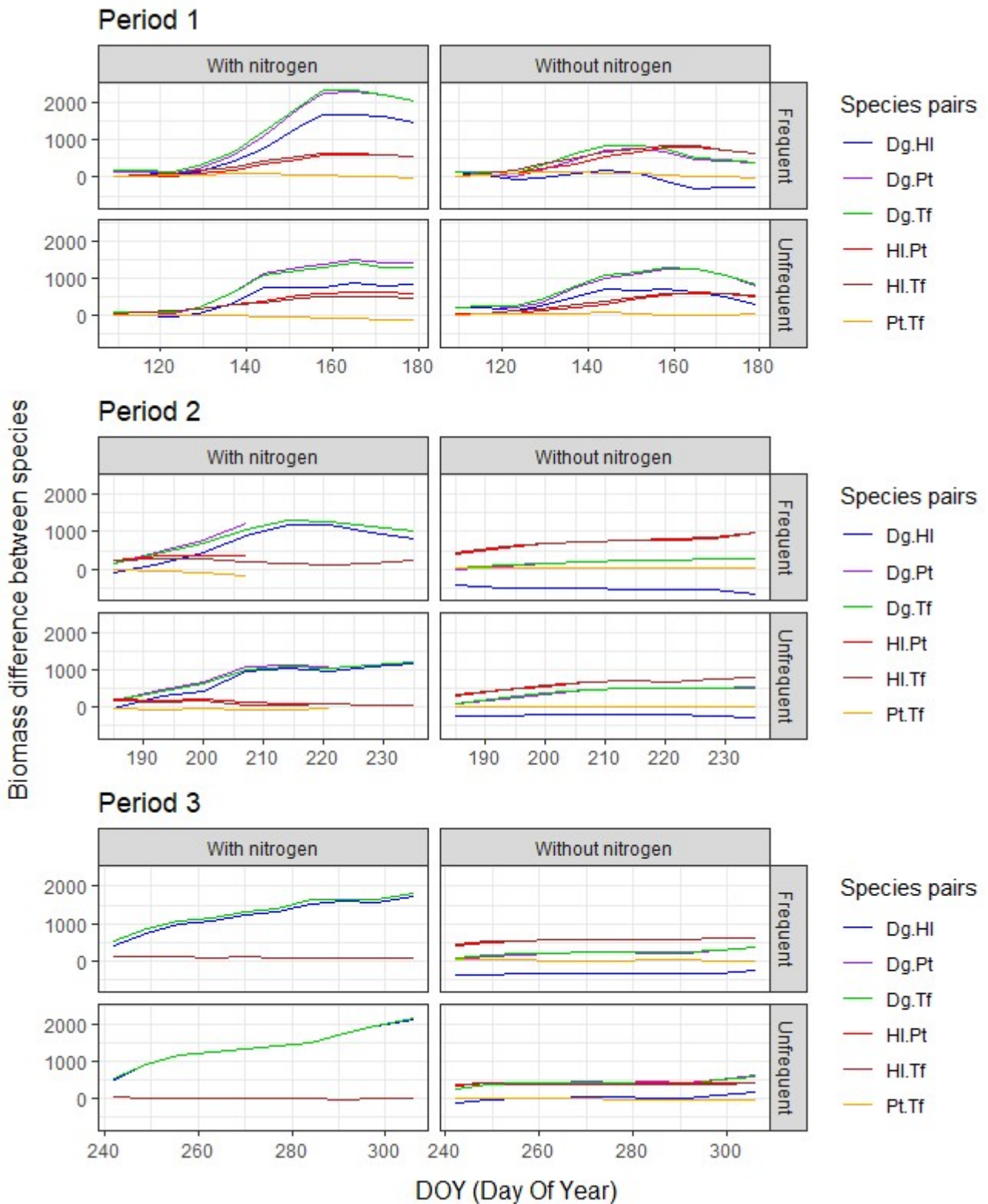


Figure IV-9: Biomass difference between species through time (DOY) for each period and each nitrogen treatment.

D. Discussion

The monitoring of individual biomass and environmental conditions in two cross-treatments of water regimes (high or low variability) and fertilization (with or without nitrogen addition) allowed to test several hypotheses related to diversity maintenance. The summary of the results are reported in Table IV-3.

Table IV-3: Summary of results and corresponding hypotheses. For each period and each nitrogen treatment, the scenarios supported by the different tests are reported with the following numbering code: 1: temporal partitioning related to hydrological niches; 2: competition-stress tolerance trade-off leading to equalization of species growth rates; 3: exclusion slowing-down caused by an overall reduction of growth rates due to hydrological stress; 4: no effect of watering regime. The different tests are referred as “Equitability” for the effect of watering treatment on community equitability (Figure IV-4); “responses to SWC” for the different species’ responses to soil water content (SWC) variations (Table IV-2, Figure IV-5); “Hierarchy inversion” for the effect of watering treatment on the number of inversions in the competitive hierarchy measured as instantaneous RGR (Figure IV-6); “Cumulated stress” for the effect of watering treatment on the community biomass trajectories (Figure IV-8, Figure IV-9) and “Trade-off” for the test of the competition-stress tolerance trade-off (Figure IV-7).

	Period 1		Period 2		Period 3
	With nitrogen	Without nitrogen	With nitrogen	Without nitrogen	
Equitability	1, 2, 3	4	4	4	4
Responses to SWC	2	1	4	4	4
Hierarchy inversion	4	4	4	4	4
Cumulated stress	2, 3	4	2, 3	4	4
Trade-off	2	1, 3, 4	1, 3, 4	1, 3, 4	1, 3, 4
Species equalization	2	4	4	4	4
Deduction	2) Trade-off	4) No effect	4) No effect	4) No effect	4) No effect

For the second and third periods, all results were in accordance with the no-effect hypothesis. For the first period and in the without nitrogen treatment, despite significant differences in species’ responses, others results were also in accordance with the no-effect hypothesis. For the nitrogen treatment during the first period, results were in accordance with the equalizing hypothesis due to a competition-stress tolerance trade-off (Table IV-3).

The major contribution of this study is related to the ability to test several hypotheses in detail thanks to fine scale environmental and plant monitoring.

In most cases examined there was no clear effect of the watering regime on community equitability. This may have several explanations. First, the temporal variations of water availability may be too rapid for an ecophysiological effect on plants to take place. Second, water may not have been in these cases the limiting resource for plant growth. Indeed, during the second period, plant growth may have

IV. Chapter 3: Plant community trajectories at short time scale and the effect of within season environmental variability

been limited by high temperatures who induces summer dormancy (Volaire & Norton 2006). Indeed, we observed higher temperatures during the second period (Figure VII-18a). During the third period, it may be light availability that limited plant growth. And during the first period in the treatment without nitrogen, it may be nitrogen availability that limited plant growth, especially since we washed off nutrients in the pots before the start of the experiment.

During the first period in the treatment with nitrogen, we detected a positive effect of the unfrequent water regime on community equitability (Figure IV-4). Our analyses support the interpretation that this effect may be due to a trade-off between the competitive ability of the plant (measured as relative growth rate) and its tolerance to water shortage (measured as the effect of the watering regime on plant growth). The effect of such a trade-off on species coexistence has received some theoretical (Haegeman *et al.* 2014) and empirical (Liancourt *et al.* 2005) supports.

An interesting perspective for this study would be to calibrate models of plant growth as a function of the monitored environmental variables to more finely assess the above hypotheses.

E. Acknowledgements

The authors acknowledge the support received from the Agence Nationale de la Recherche of the French government through the program “Investissements d’Avenir” (16-IDEX-0001 CAP20-25) and from the “Fédération des Recherches en Environnement” (FRE). The authors thank L. Piveteau for her assistance in collecting the data.

V. DISCUSSION GENERALE

Dans cette discussion générale, la première partie synthétise les principaux résultats obtenus, la seconde partie détaille les originalités et limites des approches méthodologiques utilisées, puis la troisième partie détaille quelques perspectives de ce travail doctoral.

A. Synthèse des principaux résultats

Dans cette partie, quatre principaux résultats du travail de thèse sont discutés, à savoir i) les enseignements des chapitres 2 et 3 sur les processus influençant la dynamique des communautés en prairie, ii) la mise en évidence de la très grande variabilité intraspécifique des taux de croissance des individus en conditions contrôlées (chapitre 3), iii) la grande β -diversité spatiale et temporelle aux échelles fines (intra-saisonniers et intra-parcellaires) étudiées (chapitre 2), et iv) la mise en évidence des effets des pratiques agricoles (fauche et pâturage) sur l'hétérogénéité environnementale (chapitre 1) et sur les processus à l'œuvre dans la dynamique des communautés prairiales (chapitre 2).

A.1. Les processus influençant la dynamique des communautés en prairies

Le suivi de la dynamique des communautés de plantes dans le site expérimental de Theix a permis de mettre en évidence l'influence relative de différents processus écologiques sur cette dynamique (chapitre 2). Nous avons ainsi montré i) le rôle prépondérant de la dispersion limitée à l'échelle de la parcelle, aussi bien en conditions de fauches qu'en conditions de pâturage, ii) le rôle additionnel fort des filtrages environnementaux, que ce soit en pâtures dans lesquelles agit un filtrage spatialement hétérogène qui est lié à la ressource lumineuse ; ou que ce soit en fauches dans lesquelles la perturbation induite par la fauche produit un turn-over temporel taxonomique et fonctionnel de la communauté, iii) un rôle plus ténu de la dérive écologique, que l'on ne détecte qu'en conditions de fauches (Figure V-1). C'est la valeur ajoutée principale de cette étude que d'avoir permis une quantification des importances relatives de ces trois processus sur la dynamique à fines échelles des communautés prairiales.

V. Discussion générale

Deux éléments pourraient expliquer ces résultats différents : i) les échelles de temps diffèrent entre ces deux études, nos travaux s'intéressant à une dynamique intra-saisonnière : la dérive écologique jouerait donc peu à des échelles de temps courtes et prendrait une importance croissante à des échelles de temps plus longues ; ii) notre analyse est assez conservative, en analysant les turn-overs spatiotemporels via l'indice de similarité de Rao qui est surtout influencé par les espèces abondantes, alors que la dérive écologique influence davantage les espèces peu abondantes (Jabot & Lohier 2016).

L'importance des filtrages environnementaux spatialement hétérogènes en conditions de pâturage est également cohérente avec les résultats de la littérature qui ont montré que le pâturage produit une structuration spatiale de la diversité floristique (Bloor & Pottier 2014). Notre étude montre que ces filtrages sont principalement liés à la ressource lumineuse, et non aux disponibilités de l'eau et de l'azote qui sont pourtant également structurées spatialement. L'importance du filtrage environnemental produit par la fauche est un résultat qui a été analysé de manière théorique (Jabot & Pottier 2012) mais qui reçoit ici une mise en évidence empirique.

Cette mise en évidence de filtrages environnementaux hétérogènes temporellement amène à se poser une question complémentaire : dans quelle mesure la variabilité temporelle de l'environnement peut-elle favoriser la coexistence d'espèces localement ? C'était l'objet de l'expérimentation conduite dans le chapitre 3, dans laquelle la disponibilité en eau du sol a été manipulée artificiellement. Cette expérience n'a pas été aussi concluante que nous l'espérons au départ. Elle a néanmoins permis de mettre en évidence un effet positif de la variabilité environnementale de court terme sur l'équitabilité des communautés expérimentales en fin de première période (printemps) et dans les pots fertilisés. Dans ce cas, la variabilité environnementale semble avoir joué un rôle « égalisateur » entre les espèces en diminuant leurs différences de taux de croissance. Dans les autres cas, la disponibilité en eau du sol ne semble pas avoir été l'élément limitant la croissance des plantes, ce qui explique l'absence d'effet de sa variabilité temporelle. Il est à noter que la disponibilité en eau du sol n'a pas non plus donné lieu à un filtrage environnemental détecté dans les parcelles étudiées au chapitre 2. Est-ce à dire que la variabilité temporelle intra-saisonnière de la teneur en eau du sol contribue peu à la coexistence locale en prairies ? Nos travaux ne permettent pas de véritablement conclure, dans la mesure où nous avons étudié une seule combinaison d'espèces en conditions contrôlées et n'avons suivi qu'une seule saison en conditions naturelles.

A.2. La mise en évidence d'un très grande variabilité intraspécifique des taux de croissance individuel en conditions contrôlées (chapitre 3)

Dans l'expérience du chapitre 3, les mesures à l'échelle individuelle ont permis de mettre en évidence une forte variabilité intraspécifique des taux de croissance. En effet, dans les pots monospécifiques qui étaient soumis à des conditions environnementales similaires (température, lumière, azote, teneur en eau du sol), la biomasse aérienne varie très significativement entre les individus (Figure V-2). La variabilité intraspécifique est plus forte, et comparable, pour les deux espèces les plus compétitrices (*i.e.* dactyle et houlque). Hormis pour le dactyle, la variabilité intraspécifique est plus forte pour l'individu en première position dans la hiérarchie. Ce résultat confirme la forte variabilité intraspécifique des taux de croissance de plantes de prairies récemment mise en évidence en conditions naturelles par Perronne *et al.* (2020). Dans l'étude de Perronne *et al.* (2020) en conditions naturelles, il n'était pas exclu que cette variabilité intraspécifique soit due à une variabilité des conditions environnementales à très fines échelles (les individus y étaient suivis au sein d'une micro-parcelle de 10 m*10 m). Dans nos travaux en revanche, les individus poussaient dans les mêmes pots.

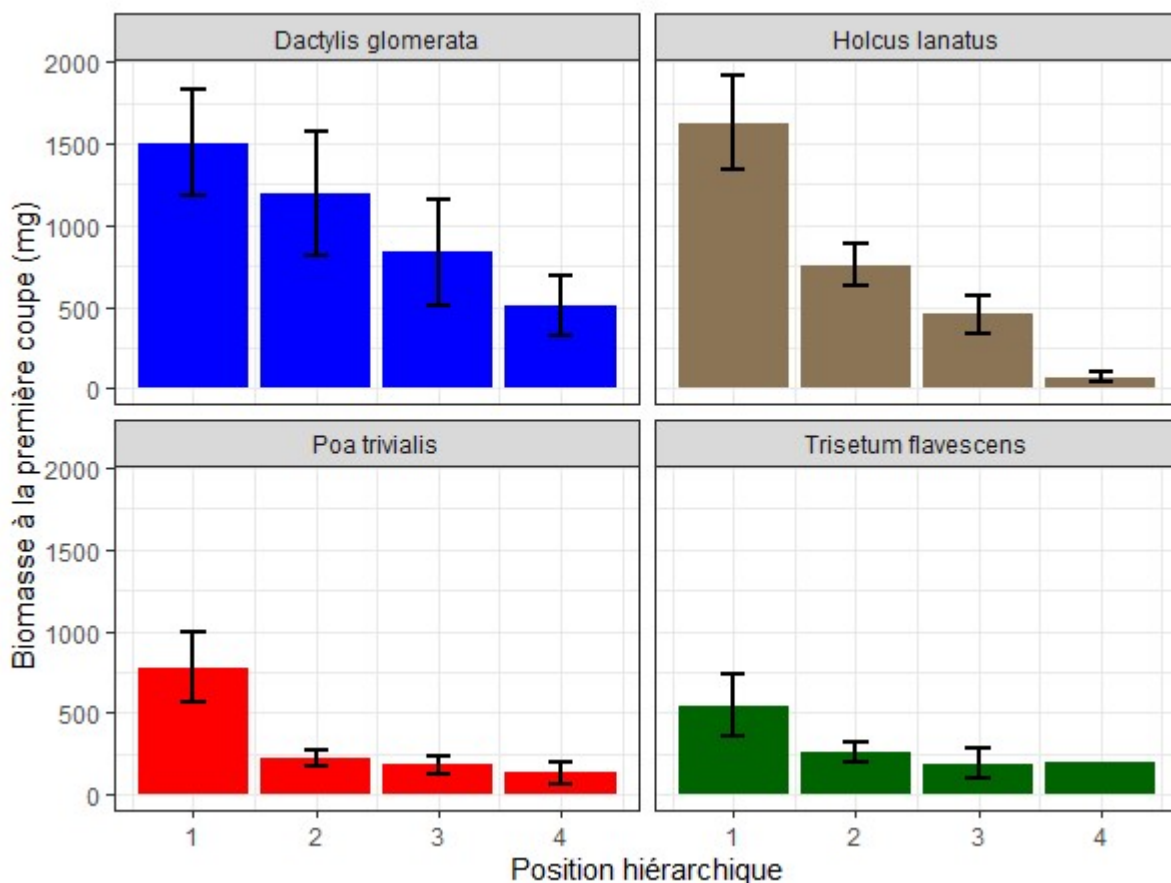


Figure V-2 : Biomasse aérienne (moyenne \pm erreur standard) lors de la première coupe pour les pots monospécifiques dans le traitement fréquent avec azote. Les barres d'erreurs représentent la variabilité intraspécifique pour une position hiérarchique donnée.

Cette forte variabilité intraspécifique peut avoir plusieurs explications. Une première explication possible est celle de la variabilité génétique entre individus. En effet, les individus utilisés pour cette expérimentation ont été échantillonnés sur deux sites différents (site expérimental de Theix et plateau de Gergovie), et la diversité génétique des individus dans chaque site n'a pas été contrôlée. Cette explication ne peut donc pas être exclue, même si chaque pot ne contenait que des individus prélevés sur un seul site. Un travail complémentaire pourrait analyser la différence de biomasse entre les deux populations dans les communautés monospécifiques afin de voir si une variabilité inter-sites est détectée. Une seconde explication possible est celle de la plasticité phénotypique à l'œuvre chez les plantes clonales (de Kroon & Knops 1990; de Kroon *et al.* 1994; Huber 1996). Ici, il pourrait s'agir d'une variabilité dans la taille de la talle de départ, malgré une coupe avant le début de l'expérimentation afin d'homogénéiser la hauteur des talles, et/ou dans l'âge (inconnu) de cette talle. En effet, l'influence des réserves des plantes sur leur croissance est bien reconnue (Gleason & Tilman 1994; Turnbull *et al.* 2008).

La variabilité intraspécifique des traits des plantes a une forte importance dans l'assemblage des communautés (Violle *et al.* 2012). En effet, les filtres environnementaux agissent sur les individus et non sur les espèces. Considérer la variabilité intraspécifique permet d'expliquer comment certaines espèces passent ces filtres (Jung *et al.* 2010). La gamme de variation de traits intraspécifique permet également d'expliquer le changement de traits moyen de la communauté (e.g., turnover fonctionnel temporel) sans modification de la composition de la communauté (Jung *et al.* 2014; Spasojevic *et al.* 2016). Nos résultats sont donc cohérents avec un grand nombre de travaux sur la variabilité intraspécifique des traits des organismes. Ils sont originaux dans la mesure où ils ne s'intéressent pas à une caractéristique morphologique ou physiologique des plantes comme la plupart des études sur les traits fonctionnels des plantes, mais à une caractéristique démographique : le taux de croissance. Peu d'études ont en effet analysé cette variabilité des taux de croissance chez les plantes herbacées (Perronne *et al.* 2020).

A.3. Importance de la β diversité spatiale et temporelle à fines échelles (chapitre 2)

Un autre résultat important de cette thèse est d'avoir fourni un partitionnement de variance de la diversité floristique des parcelles à l'échelle annuelle (chapitre 2), en distinguant la diversité α locale à l'échelle du plot, la β -diversité temporelle à l'échelle d'un plot au cours de la saison, et la β -diversité spatiale à l'échelle de la parcelle (entre les différents plots). Ce partitionnement de variance a montré que plus de la moitié de la diversité est due à la β diversité spatiale et temporelle (Figure V-3), aussi bien en parcelles de fauches qu'en parcelles de pâtures. Ce turnover temporel à l'échelle intra-annuelle

V. Discussion générale

implique que les suivis interannuels manquent vraisemblablement une part de diversité. Un tel suivi précédemment mené sur le même site (Louault *et al.* 2017) permet de comparer les deux échelles de suivi. À l'échelle interannuelle, le CWM (community weighted mean) de la SLA pour le traitement de fauche ne montre pas de tendance après le début des traitements (Figure V-4a) alors qu'à l'échelle intra-annuelle, il y a une variation qui ne semble pas liée aux coupes (Figure V-4b).

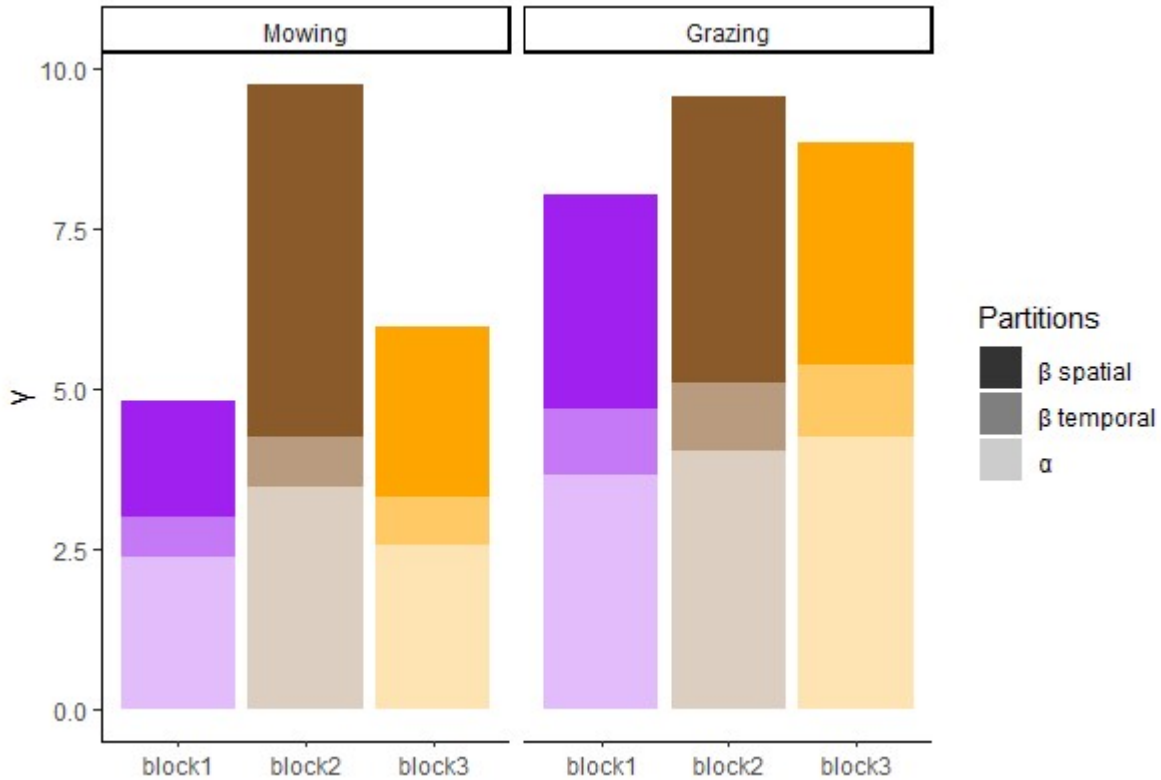


Figure V-3 : Partitionnement (indice de Rao) de la β -diversité taxonomique au sein des parcelles.

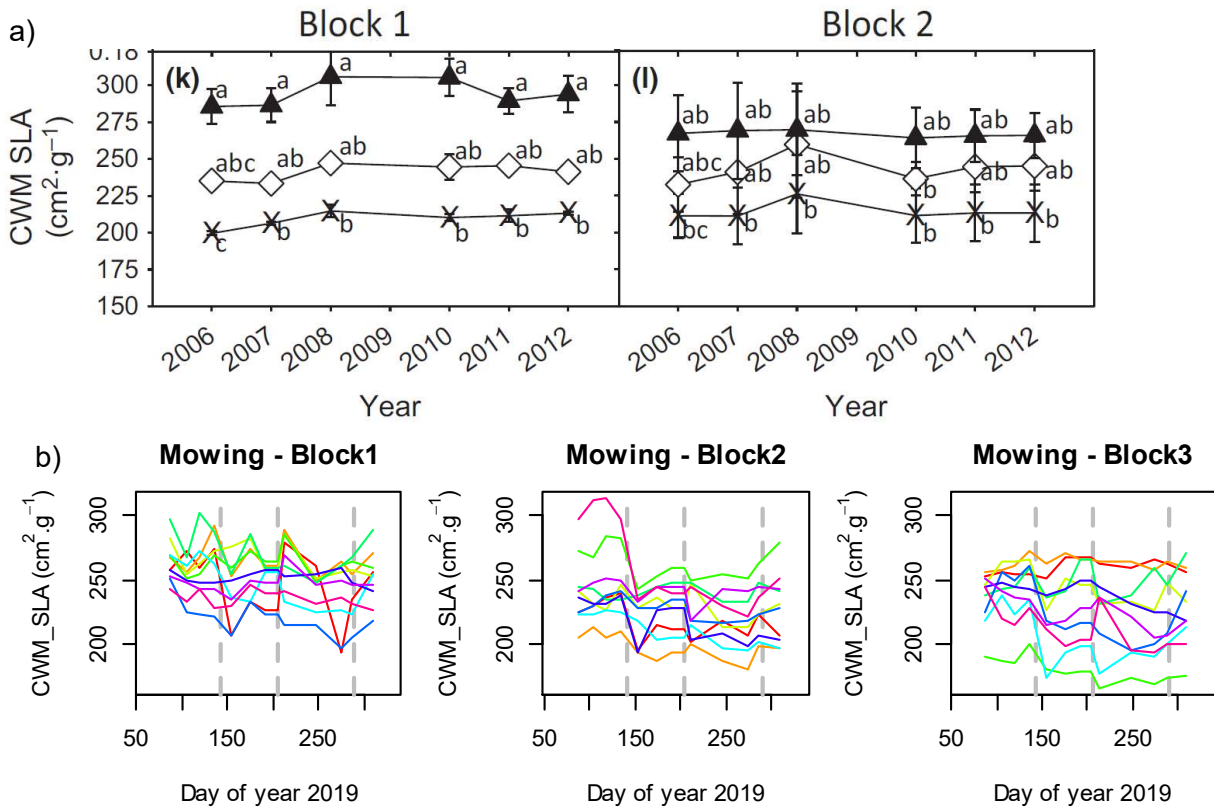


Figure V-4 : Variabilité du CMW (Community Weighted Mean) de la SLA (Specific Leaf Area) pour les parcelles de fauche à l'échelle a) inter-annuelle (lignes des triangles, les barres d'erreur représentent l'erreur standard) (Louault *et al.* 2017) et b) intra-annuelle (chaque couleur représente un plot).

Cette différence entre les deux méthodes de suivis n'est pas forcément problématique. L'intérêt d'un suivi interannuel est d'étudier les trajectoires à long terme et la réponse des prairies à des gradients de perturbations et de fertilité. L'accent est mis sur le suivi de différents types de gestion avec suffisamment de répliqués dans le but de généraliser les réponses. Dans le cas du suivi intra-annuel comme dans ce travail, l'intérêt est d'étudier les mécanismes d'assemblages dans le cas des prairies gérées. La plus grande résolution spatiale et temporelle sert à mieux caractériser les processus à l'œuvre.

Cependant, même si l'on s'intéresse à des trajectoires à long terme, la variabilité intra-annuelle ne doit pas être négligée. Sans forcément la mesurer, il pourrait être utile de repenser les protocoles de suivis à l'aune de nos résultats. En effet, nous montrons que la variabilité temporelle intra-annuelle est majoritairement due aux événements de gestion et à la phénologie des espèces. Ainsi, on pourrait imaginer d'effectuer la campagne de relevés interannuels à dates fixes (e.g., un certain nombre de jours après un événement de gestion) afin de diminuer l'effet de la gestion ou à un nombre de degrés-jours fixe afin de limiter les différences entre années due à la phénologie.

Par ailleurs, les protocoles actuels de suivis interannuels prévoient déjà un nombre important de réplicats intra-parcelles (environ 40 plots par parcelle et jusqu'à une centaine). Ces données sont la plupart du temps inexploitées alors qu'elles pourraient être analysées afin de mesurer la diversité β spatiale à l'échelle intra-parcellaire. Ainsi on pourrait comparer la part de cette diversité dans différents contextes.

A.4. Effet des pratiques sur l'hétérogénéité environnementale et sur les processus à l'œuvre dans la dynamique des communautés

L'effet des pratiques sur la variabilité spatio-temporelle de l'environnement dépend du mode de gestion. Les données de cette thèse permettent de détecter un fort effet de la fauche et un effet plus faible du pâturage sur la variabilité des conditions environnementales (chapitre 1). Il est important de noter que cette faible détection de l'effet du pâturage ne signifie pas une absence d'effet du pâturage, et ce pour deux raisons : i) nous avons analysé les effets des modes de gestion sur la *variabilité* des conditions environnementales, alors que l'effet du pâturage sur les conditions environnementales *moyennes* est lui bien réel (chapitre 1) ; ii) nous mettons en évidence que le pâturage semble « figer » la communauté au cours de la saison en maintenant une hétérogénéité spatiale entre zones broutées rases et zones peu broutées plus hautes. Cela signifie donc que le pâturage a un effet, qui n'est pas détectable par nos analyses des trajectoires de conditions environnementales (chapitre 1).

Par ailleurs, un résultat contre-intuitif est la forte variabilité spatiale observée en fauche (Figure III-3d-f) alors que l'effet de la coupe est homogène dans l'espace. L'hétérogénéité spatiale observée semble due à l'hétérogénéité intrinsèque de la parcelle (e.g., hétérogénéité des propriétés du sol).

Enfin, nous avons montré que les dynamiques de métacommunautés sont très différentes selon la gestion (fauche vs pâturage) (chapitre 2) alors que les patterns de diversité β spatio-temporels sont assez similaires (Figure V-3). Ces résultats sont une nouvelle illustration de l'adage « patterns do not imply processes » (McGill *et al.* 2007). Ainsi, les analyses basées sur les processus, en complément de celles basées sur les patterns, sont utiles pour comprendre les impacts anthropiques sur la biodiversité. Ce type d'analyses pourrait facilement être étendu à d'autres types de perturbations.

B. Originalités et limites des approches méthodologiques utilisées

Dans cette partie, les approches méthodologiques adoptées durant cette thèse sont discutées. Tout d'abord la quantification de l'hétérogénéité environnementale est abordée à travers le choix des paramètres à mesurer puis de l'échelle à laquelle les observer. Enfin, les avantages et limites de la méthode de mesure de la croissance individuelle des plantes sont présentés.

B.1. Étudier l'hétérogénéité de l'environnement à fines échelles en prairies

B.1.a. Définir et mesurer les facteurs environnementaux pertinents

L'hétérogénéité environnementale a été décrite pour des facteurs limitants la croissance des plantes. Si les efforts d'observation pour diverses variables et dans les dimensions spatiales et temporelles à la fois viennent combler un manque de connaissance, il faut reconnaître que tous les paramètres n'ont pas été décrit et donc traité de façon similaire. Dans les chapitres 1 et 2, nous avons porté notre attention sur trois ressources, l'eau, l'azote et la lumière, pour lesquelles un suivi spatio-temporel a été effectué. Ces données ont été complétées par des données de température et de précipitations issues d'une station météo pour contraster l'effet de la gestion et de la météorologie sur les changements observés (chapitre 1). Dans l'idéal, les mesures de températures auraient dû être spatialisées tant elles peuvent varier et former des micro-habitats thermiques très contrastés (Scherrer & Körner 2011). Dans le chapitre 3, l'accent a été donné à la variabilité temporelle, avec des suivis continus de l'eau du sol, de la température de l'air, tout en contrôlant la fréquence et la quantité d'eau apportée. Seule la disponibilité de l'azote n'a pas été suivie au cours du temps, nous limitant peut-être dans l'interprétation de nos résultats (cf. discussion chapitre 3). Nous pouvons également remarquer que d'autres ressources comme le phosphore auraient pu jouer un rôle dans les dynamiques observées dans les trois chapitres de la thèse. Au-delà de la complétude des suivis environnementaux, pointée ici, se pose plus prosaïquement le problème de la mesure de la disponibilité des ressources.

La disponibilité d'une ressource n'est pas seulement une propriété de l'habitat, extrinsèque aux plantes. Elle est aussi contrôlée par leur activité. Ce problème est de nature variable selon la ressource considérée.

Pour ce qui concerne l'eau, nous avons effectué des mesures de l'humidité volumique du sol, exprimée par rapport à la capacité au champ des sols et à leur point de flétrissement. Ces mesures ont été effectuées soit directement (chapitres 1 et 2) à une profondeur et à une fréquence d'environ 15 jours, soit indirectement à l'aide de capteurs (chapitre 3) en balayant quasiment tout le profil de sol (dans des pots) et à une fréquence horaire. Ces choix ont été dictés par des contraintes logistiques essentiellement. La seconde option présente l'avantage d'intégrer le manque apparent d'eau au court du temps de manière fine et là où sont situées toutes les racines. Elle présente cependant des inconvénients méthodologiques qui seront développés dans la section B.1.a.

Pour la lumière, la variable mesurée est la quantité de lumière reçue au sol par rapport à la lumière reçue au sommet de la canopée. Cette mesure est un proxy de la compétition pour la lumière au sein

de la communauté mais elle n'est pas complètement équivalente à l'intensité lumineuse disponible pour toutes les plantes. La compétition pour la lumière étant fortement asymétrique (Weiner & Thomas 1986; Weiner 1990; Lamb *et al.* 2009), cette mesure ne renseigne pas d'une limitation de la croissance équivalente pour tous les individus, de toutes les espèces. Nous pouvons noter également que cette mesure renseigne indirectement d'autres facteurs associés à une canopée plus haute, comme la présence de communautés d'insectes particulière ou des conditions microclimatiques (humidité de l'air et température). Ceci implique de ne pas restreindre les interprétations associées à cette variable aux strictes conséquences de la compétition pour la lumière.

Le problème de la mesure de la disponibilité de l'azote pose encore davantage de problèmes. En effet, la disponibilité de l'azote minéral (forme assimilable par les plantes) dépend de processus complexes influencés par des interactions plante-microbes en plus de la nature physico-chimique du sol (capacité de rétention des ions), de la disponibilité en eau et du stock de matière organique (Lehmann & Kleber 2015). Plutôt que de mesurer directement la disponibilité de l'azote, les agronomes ont alors proposé de quantifier les stress azoté des plantes grâce à l'indice de nutrition (NNI, Lemaire *et al.* 1997; Lemaire & Gastal 1997; Lemaire 2012). Cet indice se base sur la différence de concentration en N des feuilles entre une population d'intérêt et une population témoin qui a poussé dans un environnement non limitant (fortement fertilisé en N) à un stade de croissance donné. Cette mesure est donc à l'origine destructive. Nous l'avons approché pour les chapitres 1 et 2 à l'aide de mesures Dualex® réalisées sur des feuilles prises au hasard sur chaque site (ou communauté) à chaque date d'échantillonnage. Cet appareil estime un indicateur de stress azoté (le NBI) à partir de mesures de réflectance/transmittance associées à la concentration en chlorophylle, flavonols et anthocyanes des feuilles. Nous avons confirmé que le NBI est relié au NNI à l'échelle des communautés (Figure V-5, $\rho=0,73$). Seulement, pour pouvoir faire une utilisation de cette mesure en écologie, il convient d'intégrer les différences entre espèces pour, a minima, représenter une limitation moyenne. Nous avons montré l'efficacité de cet indice pour discriminer des couverts plurispécifiques fertilisés et non fertilisés des traitements de fauche du SOERE de Theix (Figure VII-5, page 129). Le poids des différences entre espèces doit cependant être mieux appréhendé pour évaluer plus finement la précision de cet indicateur dans les prairies diversifiées. Une autre limite à ces mesures du stress azoté, que ce soit avec le NNI ou le NBI, est qu'elles intègrent le stress azoté perçu par les plantes sur une période de temps qui n'est pas nécessairement en phase avec les fluctuations réelles du système. Des mesures complémentaires mais dispendieuses pourraient être envisagées comme l'utilisation de résines adsorbantes d'ions (Qian & Schoenau 2002) et l'utilisation de phytomètres (Dietrich *et al.* 2013). Ces méthodes ne sont cependant pas sans défaut non plus, tant sur le plan logistique que conceptuel.

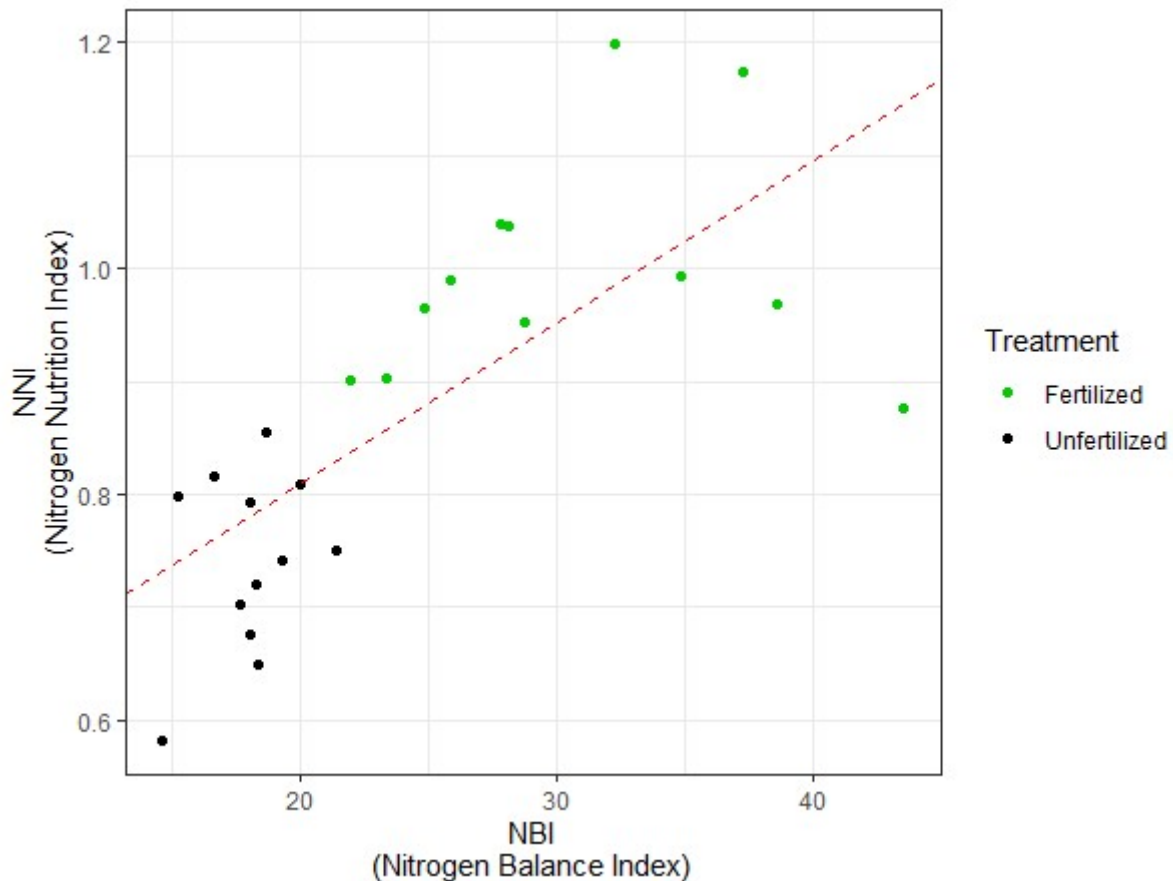


Figure V-5: Relation entre le NNI (Nitrogen Nutrition Index) et le NBI (Nitrogen Balance Index) à l'échelle du plot pour la fauche fertilisée (vert) et la fauche non fertilisée (noir).

B.1.b. Mesurer la variabilité environnementale

L'étude de l'hétérogénéité, qu'elle soit spatiale ou temporelle, nécessite de construire un plan d'échantillonnage capable de révéler l'échelle et l'amplitude de variation des paramètres d'intérêt (Dale & Fortin 2014). Il faut pour cela définir le bon grain, la bonne étendue et les bons intervalles entre les mesures. Ce qui indirectement conditionnera l'effort d'échantillonnage nécessaire.

Le choix de l'étendu était clair et défini par les objectifs initiaux de la thèse. Il s'agissait dans l'espace de caractériser des parcelles gérées et, dans le temps, des saisons de croissance.

Le grain spatial a été défini de sorte à représenter un environnement homogène au sein duquel s'effectuent les interactions plantes-plantes, c'est-à-dire des surfaces de quelques centimètres à quelques dizaines de centimètres carrés.

Le grain temporel et l'intervalle d'enregistrement des paramètres environnementaux pour l'expérimentation du chapitre 3 ont été décidé de sorte à représenter au mieux la réponse de la croissance des plantes à la variabilité en eau du sol et de température au court du temps. Nous avons,

V. Discussion générale

pour cela, utilisé des capteurs d'humidité du sol et de conditions atmosphériques classiques qui enregistrent l'information à un pas de temps horaire, agrégées ensuite pour analyser des données journalières. Cette échelle de mesure est alors tout à fait cohérente avec les objectifs de l'expérimentation. Cependant, les capteurs ne sont pas exempts d'erreurs de mesure (cf. VII.C.1 Calibration of soil moisture sensor). Ces erreurs limitent d'ailleurs leur utilisation dans le cadre d'analyses spatiales couplées à des analyses temporelles comme dans les chapitres 1 et 2. Une solution serait de multiplier les capteurs pour chaque site, mais ceci induirait une augmentation significative des coûts d'observation et engendrerait des perturbations du sol et de la végétation non souhaitables. Ainsi pour les chapitres 1 et 2 l'intervalle de temps a été choisi en fonction de contraintes logistiques incluant le calendrier de gestion du site, les coûts d'analyse et le temps de traitement des échantillons. Cela a abouti à un pas de temps de 15 jours approximativement. Ce pas de temps a été suffisant pour caractériser les changements associés aux événements de gestions, aux principaux épisodes climatiques au cours d'une saison de croissance et l'inférence du rôle de la phénologie dans la dynamique des communautés. À noter, malgré la réalisation ponctuelle des mesures sur une journée, que le grain temporel de certaines variables est incertain. Comme évoqué plus haut, pour l'azote la mesure d'un jour intègre potentiellement un stress passé sur une période plus longue, potentiellement de l'ordre de l'âge des organes sur lesquels les mesures ont été effectuées.

Le choix de l'intervalle spatial des mesures pour les chapitres 1 et 2 ne pouvait être défini a priori. Il a donc fait l'objet d'une étude préliminaire. Pour cela, nous avons analysé la variabilité spatiale de la réflectance de la végétation mesurée par un capteur multispectral porté par un drone en 2018. Grâce à la méthode de « space filling » (Johnson *et al.* 1990), nous avons pu décider à la fois le nombre minimum de points d'échantillonnage et leur espacement minimum pour caractériser au mieux l'hétérogénéité spatiale de la végétation. Le principe de cette méthode est alors d'éviter d'échantillonner les mêmes patches à plusieurs reprises (cf. VII.B.1 Determination of plot emplacement). Nous avons ainsi fait l'hypothèse forte que les réflectances observées, qui offrent une information quasi continue dans l'espace (résolution spatiale de 5 cm), renseignent le patron de variation des paramètres mesurées au cours de la saison 2019. Pour ce qui concerne l'extinction lumineuse, nous pouvons raisonnablement accepter cette hypothèse. En effet, pour ce même site de Theix, un modèle statistique relativement fiable d'estimation de la hauteur d'herbe (principal déterminant des mesures d'extinction lumineuse utilisées) par télédétection a pu être construit (projet CASDAR Herdect, Figure V-6).

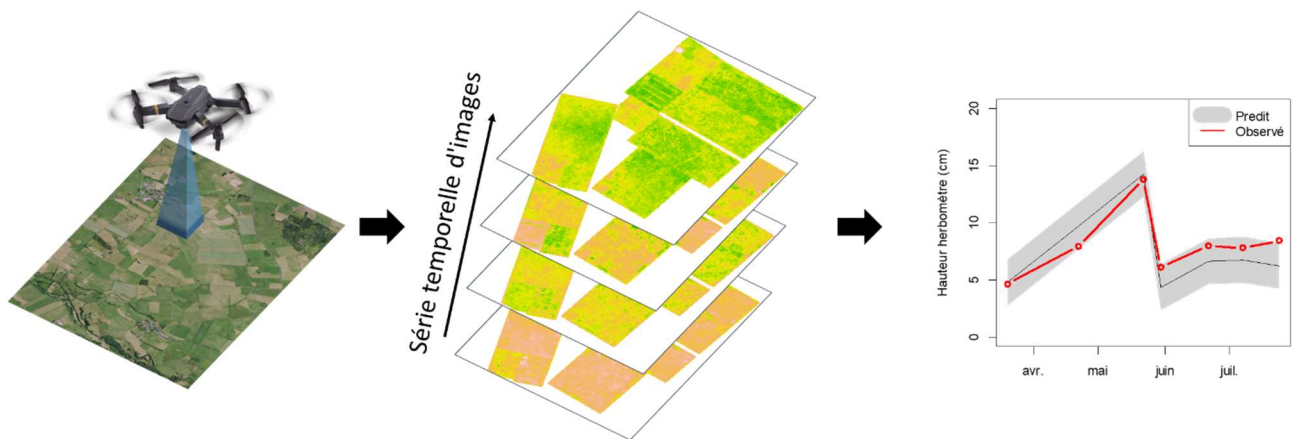


Figure V-6 : Télédétection par drone à chacune des dates de mesures permettant, notamment, l'estimation de la hauteur d'herbe.

Pour les ressources du sol la pertinence des réflectances est plus discutable, bien qu'elles influencent divers indices de végétation calculés à partir d'images aériennes ou satellitaires (Haboudane *et al.* 2002; Cheng *et al.* 2006). Les restitutions animales constituent une source importante d'hétérogénéité de la disponibilité en azote (Bloor & Pottier 2014) mais à des échelles le plus souvent plus fines que les patches ras et hauts liés au comportement alimentaire des animaux. Ainsi en pâture notre plan d'échantillonnage reste efficace, même si les images ne renseignent pas fidèlement la variabilité spatiale de la disponibilité en azote. Ceci pourrait être plus problématique si ces variations apparaissent à des échelles plus large, sous l'effet de gradients de pente ou de qualité du sol. Le choix des parcelles a été décidé de sorte à éviter ces gradients. Les choix méthodologiques étant par définition imparfaits, ils ont malgré tout permis d'inférer le rôle de l'hétérogénéité environnementale et de la dispersion limitée.

B.2. Étudier les trajectoires de croissance des individus

Une originalité de l'expérimentation du chapitre 3 est d'utiliser une méthode d'estimation de la biomasse aérienne de manière non destructive grâce à des mesures biométriques (Figure V-7, Pottier & Jabot 2017). Les mesures répétées sur un même individu permettent ainsi de caractériser sa croissance. Perronne *et al.* (2020) ont ainsi pu rapporter une forte variabilité interindividuelle de croissance dans des conditions environnementales homogènes pour quelques espèces caractéristiques des prairies tempérées. Grâce à cette approche, cette thèse est à notre connaissance la première à proposer un suivi de croissance individuel sur une saison de végétation complète pour des plantes herbacées. Ceci a permis d'estimer des réponses environnementales individuelles et des variations dans la hiérarchie compétitive d'individus de différentes espèces au cours de l'expérimentation. Ces

informations, obtenues à un tel niveau d'organisation du vivant, permettent de s'approcher du domaine d'échelle auquel les interactions plantes-plantes opèrent effectivement (Purves & Law 2002), ainsi que les mécanismes allométriques et écophysiologicals d'ajustement de la croissance aux changements environnementaux et donc de sélection (Maire *et al.* 2009). Outre le potentiel d'utilisation en conditions contrôlés, comme pour le chapitre 3 de cette thèse, ou in situ comme Perronne *et al.* (2020), cette méthode augure également de nouvelles perspectives pour la calibration de modèles individus-centrés (Taubert *et al.* 2012).

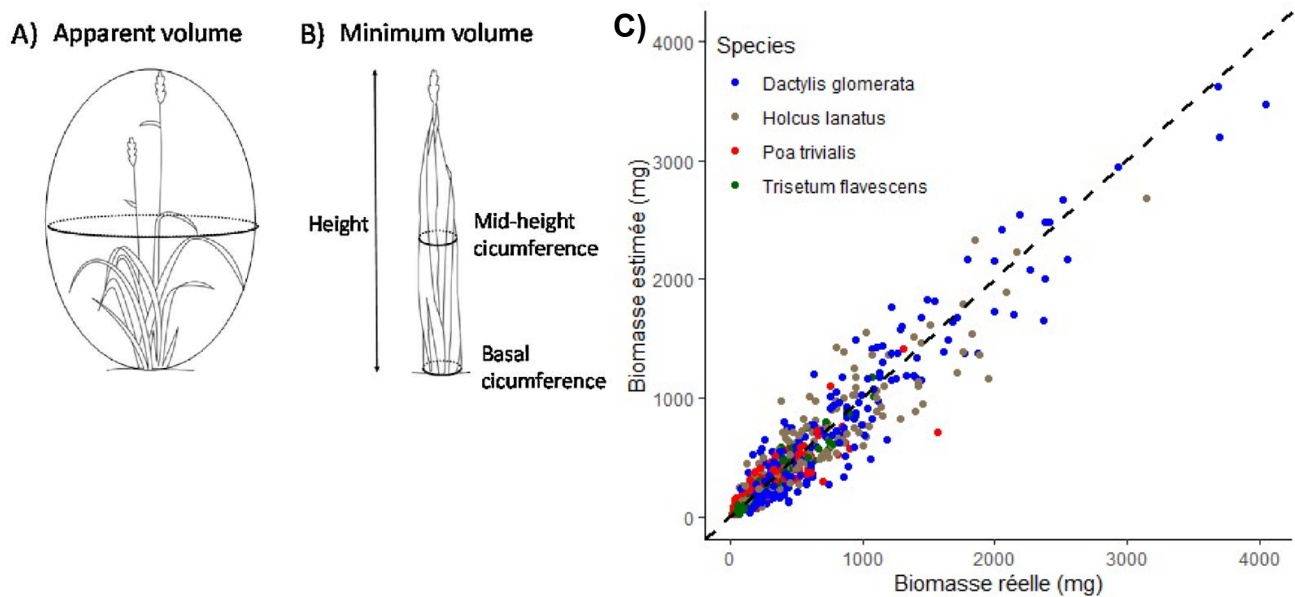


Figure V-7 : Les mesures biométriques considérées pour l'estimation non-destructive de la biomasse aérienne. A) Le volume apparent est difficile à estimer avec précision à cause de l'arrangement spatial des organes des espèces herbacées, en particulier les feuilles, dépend fortement de facteurs externes. B) Le volume minimum correspond au volume qu'un individu occupe quand tous les organes aériens sont regroupés le long de l'axe longitudinal de la plante. La hauteur, la circonférence basale et la circonférence à mi-hauteur sont utilisées pour estimer le volume minimum (tiré de Pottier & Jabot 2017). C) Précisions des relations allométriques établies pour les espèces de l'expérimentation.

Cette approche n'est cependant pas sans limite. Le premier est bien sûr la définition d'un individu, en particulier pour ce qui concerne les plantes clonales. Pottier & Jabot (2017) suggèrent d'appliquer plus rigoureusement cette méthode aux ramets ou à des collections de ramets adjacents, physiologiquement intégrés. Dans le cadre du chapitre 3, il s'agissait au début de l'expérience de talles uniques qui se sont progressivement multipliées au cours de la saison de croissance. Ce problème de définition de l'individu ne s'est donc pas posé dans le cas précis de cette thèse. Une seconde limite est le temps et la difficulté des mesures. Pottier & Jabot (2017) proposent de mesurer la circonférence des plantes à l'aide d'un cordon de sorte à s'affranchir des formes complexes souvent les plantes. Pour gagner du temps nous avons estimé ces circonférences à l'aide de deux mesures : le plus petit et le plus

grand diamètre, à l'aide d'un pied à coulisse. Ceci nous amène à une dernière limite, l'incertitude des estimations. Les équations allométriques étant relativement précises, une source importante d'erreur réside dans l'incertitude des mesures et en particulier des circonférences basales et à mi-hauteur. Nous avons noté une variabilité de croissance très forte au cours du temps pour un même individu. Nous ne sommes actuellement pas encore en mesure d'estimer la part de cette variabilité due à un bruit de mesure.

C. Perspectives

Dans cette dernière partie, quelques perspectives à cette thèse sont présentées. Tout d'abord, la nécessité de s'intéresser à la fois aux effets moyens de l'environnement et à sa variabilité est défendue. Puis quelques pistes d'amélioration pour l'inférence des processus écologiques sont présentées, avant de proposer quelques implications pour la gestion agricole des prairies.

C.1. Variabilité et effets moyens de l'environnement

L'étude de la réponse des communautés prairiales aux pratiques de gestion s'inscrit dans une longue tradition de l'écologie des communautés (Grime 1979; McIntyre *et al.* 1995; Bullock & Pakeman 1997; Bakker & Berendse 1999; Adler *et al.* 2001; Bullock *et al.* 2001; Pakeman 2004; De Bello *et al.* 2006; Díaz *et al.* 2007). Ces travaux ont essentiellement analysé les effets moyens de l'environnement (modulés par les pratiques) sur les propriétés des communautés (Dale 1999) et leur réponse au cours de temps plus ou moins longs et/ou à des changements de pratiques. Ils ont ainsi permis de mettre en évidence les facteurs d'influence de la diversité floristique des prairies gérées (synthétisés dans Gaujour *et al.* 2012), parfois d'inférer des changements de règles d'assemblages imposées par les pratiques (Pakeman *et al.* 2011; Niu *et al.* 2014), ou encore de tester les prédictions du modèle de l'équilibre dynamique dont les axes de productivité et de perturbations peuvent être facilement rattachés aux modalités de gestion des prairies (Laliberté *et al.* 2013; Loranger *et al.* 2016; Louault *et al.* 2017).

Le parti pris de cette thèse a été d'inférer les processus écologiques associés à la variabilité infra-parcellaire et intra-annuelle, dont plusieurs études ont montré l'importance (Tamme *et al.* 2010; Price *et al.* 2017; Stark *et al.* 2017; Scherrer *et al.* 2019) sans pour autant en proposer une explication claire. Les parties précédentes de cette discussion générale ont montré certains progrès, mais nous avons aussi évoqué des limites à l'interprétation des résultats associées au manque d'information sur les effets moyens des pratiques en particulier du pâturage. Cette thèse vient ainsi compléter le travail de Louault *et al.* (2017) qui, pour le même site observatoire de Theix, suggère des effets de filtre des valeurs

moyennes de traits différents selon les traitements. Notons cependant le besoin d'intégrer ces deux types d'effets dans un même cadre d'analyse. La question se pose en particulier de savoir s'ils interagissent et comment. Nous pouvons d'ores-et-déjà formuler l'hypothèse que les effets de la variabilité environnementale pourraient être contraints par les effets moyens, à la manière du pool d'espèces qui contraint la structure locale des communautés et les interactions biotiques (Lessard *et al.* 2012).

Par ailleurs, dans un contexte d'augmentation de la variabilité climatique associée à une augmentation moyenne des températures, il convient d'étudier l'importance relative des effets moyens et de l'hétérogénéité environnementale pour une meilleure compréhension de la résistance et de la résilience des prairies face aux changements climatiques.

C.2. Comment faire progresser l'inférence des mécanismes de la dynamique des communautés

Comme discuté dans la partie A, les inférences écologiques réalisées au cours de cette thèse sont imparfaites. Dans le chapitre 2, l'effet de la dispersion limitée reste mal compris. Nous n'avons pu tester s'il se manifeste sous l'effet d'un compromis entre la capacité de colonisation et la capacité de compétition des espèces, un mécanisme de coexistence insuffisamment étudié empiriquement, en particulier en prairie (Wilson 2011). Dans le chapitre 3, nous n'avons pas pu tester rigoureusement les mécanismes de coexistence dépendant des fluctuations environnementales (*i.e.* storage effect et non-linéarité relative de la compétition) (Chesson 2000), car nous n'avons pas pu séparer les réponses intrinsèques des individus de la compétition intraspécifique et interspécifique. Enfin, et malgré notre tentative du chapitre 1, nous n'avons pas testé de potentiels effets synergiques ou compensatoires entre plusieurs sources de variabilité environnementale sur la dynamique des communautés. Quelques pistes d'améliorations sont exposées ici.

C.2.a. Vers des approches de modélisation

Nous pouvons entrevoir deux pistes de progrès pour une meilleure compréhension des effets de la variabilité environnementale sur la dynamique des communautés prairiales par modélisation.

Dans un premier temps, les données collectées au cours de cette thèse (en particulier dans le chapitre 3) pourraient être remobilisées pour un exercice de sélection de modèles dynamiques basés sur différents mécanismes de coexistence. En effet, la confrontation de données empiriques aux sorties de modèles théoriques « simples » permettent i) d'évaluer la vraisemblance d'hypothèses alternatives de structuration des systèmes écologiques (van Oijen *et al.* 2013; Jabot & Lohier 2016) et ii) d'estimer

des paramètres démographiques ou d'interactions auxquels il est impossible d'avoir accès par la mesure biologique (Kraft *et al.* 2015). Des modèles mathématiques qui sous-tendent les hypothèses de coexistence dépendantes des fluctuations environnementales ont déjà été formalisés et étudiés, même pour le cas particulier les plantes pérennes (Kuang & Chesson 2008).

Dans un second temps, des simulations pourraient être conduites afin d'étudier l'effet de plusieurs sources de variabilité combinées, en lien avec différentes actions de la gestion des prairies et divers régimes climatiques par exemple. Il faudrait pour cela utiliser un simulateur spatialement explicite pertinent. La mise en évidence d'une forte dispersion limitée à cette échelle pourrait justifier de voir la parcelle comme une mosaïque de micro-habitats dont les dynamiques seraient indépendantes en première approximation. Ainsi, la modélisation de ces communautés s'apparenterait au déploiement de modèles aspatiaux avec un pas de temps fin sur une grille de pixels (e.g., Siehoff *et al.* 2011; Soussana *et al.* 2012; Moulin *et al.* 2021). Si nécessaire, un tel modèle pourrait être explicitement spatialisé par l'ajout de la dispersion. Dans le cadre des prairies permanentes, dominées par des graminées pérennes, cette spatialisation devrait s'inspirer des modèles de propagation clonale en priorité (Herben & Suzuki 2002; Lafarge *et al.* 2005; Benot *et al.* 2013; Bittebiere & Mony 2015). Cependant, l'analyse d'un tel modèle risque d'être rapidement soumise aux problèmes associés à la multiplication du nombre de paramètres (interactions entre paramètres, analyse de sensibilité difficile à mener, forte demande en données pour la calibration, etc.).

C.2.b. Vers de nouveaux design expérimentaux

Plusieurs approches expérimentales permettraient, en complément des approches de modélisation, de faire progresser les résultats de cette thèse.

Une première classe d'expérimentation contrôlée consisterait à manipuler et croiser différentes sources de variabilité spatiale et temporelle à des échelles comparables aux phénomènes étudiés au cours de cette thèse. Rappelons que nous avons seulement observé la variabilité de plusieurs facteurs environnementaux dans les chapitres 1 et 2, et manipulé un seul facteur (la disponibilité en eau) dans sa dimension temporelle dans le chapitre 3. Ce nouveau type d'expérimentation permettrait de comparer les effets indépendants de ces différentes sources de variabilité sur les communautés et de tester leurs potentielles interactions. Des expériences passées ont ainsi permis de mieux comprendre l'effet moyen de différentes actions du pâturage que sont la défoliation, le piétinement et le dépôt de fèces (Kohler *et al.* 2004), et parfois l'effet de leur hétérogénéité spatiale (Xi *et al.* 2015). Il s'agirait ici de s'inspirer de ces expérimentations auxquelles des suivis spatiotemporels fins des communautés seraient appliqués.

Une seconde classe d'expérimentation viserait à étudier les formes endogènes de la variabilité spatiotemporelle de la végétation (phénologie et dispersion limitée). Il s'agirait plus précisément de contrôler les cortèges d'espèces, d'analyser leur réponse aux variabilités environnementales et de relier certains paramètres de la dynamique spatio-temporelle (croissance, dispersion dans le temps et l'espace, co-occurrence, etc.) aux traits fonctionnels en lien avec la stratégie d'utilisation des ressources par les plantes, leur phénologie et leur capacité de dispersion. Ce type d'expérimentation permettrait de tester si les dynamiques de patch impulsées par des perturbations externes dépendent de la présence ou non d'un compromis de compétition-colonisation au sein des espèces (Wilson 2011). Ce type d'expérimentation sur la structure du cortège d'espèces permettrait également de s'affranchir du rôle possible des effets prioritaires (priority effects). Ces effets agissent lorsque la dynamique des communautés (ou au moins l'identité des espèces présentes) dépend de l'ordre d'arrivée des espèces (Song *et al.* 2020).

C.3. Quelques implications pour la gestion de prairies

Les résultats de cette thèse nous permettent de discuter quelques implications pour la gestion de la diversité des prairies (pourvoyeuses de divers services environnementaux) par les pratiques agricoles. Il convient cependant de rester prudent car ces résultats doivent être approfondis.

Une part importante de la diversité des prairies provient d'un turnover spatial et temporel de la composition floristique, déterminé en partie par des variations environnementales. Ainsi, un des moyens de gestion de la diversité pourrait être de « piloter » cette variabilité des conditions de croissance. Ce mode d'action des pratiques agricoles sur la diversité des prairies n'est que peu considéré dans les choix de gestion jusque-là, si ce n'est à l'échelle du paysage (Gaujour *et al.* 2012). Au sein des parcelles, l'effet du pâturage sur l'hétérogénéité spatiale de la végétation est certes reconnu (Olf & Ritchie 1998; Dumont *et al.* 2012). Pour ce qui concerne la dimension temporelle, on sait également que le régime de fauche (fréquence et dates) impacte la structure des communautés (Barbaro *et al.* 2004). Cependant, ces effets ne sont pas explicitement reliés à des conséquences sur la variabilité des conditions environnementales. Une stratégie efficace de « pilotage » de cette variabilité spatiotemporelle devrait alors intégrer les interactions entre les effets des pratiques, l'hétérogénéité intrinsèque du milieu (mésotopographie et qualité du sol en particulier), les variabilités climatiques actuelles et futures et les propriétés des espèces (écophysiologiques, capacité de dispersion, phénologie).

Les résultats de cette thèse soulignent également l'importance de processus endogènes (dispersion limitée et phénologie) dans la manifestation des changements spatiotemporels de composition

V. Discussion générale

taxonomiques et fonctionnels à fine échelle (chapitre 2). En fauche, par exemple, elle détermine sur notre site d'étude un turnover spatial des espèces presque aussi important qu'en pâture. Dans un contexte où les pratiques de sur-semis et re-semis tendent à devenir plus fréquentes, notamment par nécessité de restaurer des prairies dégradées (Boillot *et al.* 2020; Kohler *et al.* 2020; Yachi *et al.* 2020), le choix des mélanges d'espèces pourrait intégrer des informations non seulement sur leur préférence écologique et leur qualité fourragère, mais aussi leur phénologie et leur capacité de régénération (incluant leurs aptitudes à la dispersion), de sorte à optimiser leur partitionnement spatiale et temporelle. Dans une perspective de variabilité temporelle croissante du climat à venir, il s'agirait de constituer des mélanges avec diverses stratégies de réponse aux stress environnementaux, incluant par exemple la capacité de dormance estivale (Volaire & Norton 2006). Il serait ainsi possible de favoriser le turnover temporel des espèces au sein d'une saison de végétation et ainsi atténuer les effets de la variabilité climatique de court terme sur la production d'herbe.

VI. REFERENCES

- Abrams, P. (1983). The theory of limiting similarity. *Annu Rev Ecol Syst*, 14, 359–376.
- Adler, P., Raff, D. & Lauenroth, W. (2001). The effect of grazing on the spatial heterogeneity of vegetation. *Oecologia*, 128, 465–479.
- Adler, P.B., HilleRisLambers, J., Kyriakidis, P.C., Guan, Q. & Levine, J.M. (2006). Climate variability has a stabilizing effect on the coexistence of prairie grasses. *PNAS*, 103, 12793–12798.
- Amarasekare, P. (2003). Competitive coexistence in spatially structured environments: a synthesis: Spatial coexistence mechanisms. *Eco Lett*, 6, 1109–1122.
- Angert, A.L., Huxman, T.E., Chesson, P. & Venable, D.L. (2009). Functional tradeoffs determine species coexistence via the storage effect. *PNAS*, 106, 11641–11645.
- Archaux, F., Gosselin, F., Bergès, L. & Chevalier, R. (2006). Effects of sampling time, species richness and observer on the exhaustiveness of plant censuses. *JVS*, 17, 299–306.
- Bachmann, D., Roscher, C. & Buchmann, N. (2018). How do leaf trait values change spatially and temporally with light availability in a grassland diversity experiment? *Oikos*, 127, 935–948.
- Bakker, C., Blair, J.M. & Knapp, A.K. (2003). Does resource availability, resource heterogeneity or species turnover mediate changes in plant species richness in grazed grasslands? *Oecologia*, 137, 385–391.
- Bakker, J.P. & Berendse, F. (1999). Constraints in the restoration of ecological diversity in grassland and heathland communities. *Trends Ecol Evol*, 14, 63–68.
- Barbaro, L., Dutoit, T., Anthelme, F. & Corcket, E. (2004). Respective influence of habitat conditions and management regimes on prealpine calcareous grasslands. *J Environ Manage*, 72, 261–275.
- Barot, S. & Gignoux, J. (2004). Mechanisms promoting plant coexistence: can all the proposed processes be reconciled? *Oikos*, 106, 185–192.
- Benot, M.-L., Bittebiere, A.-K., Ernoult, A., Clément, B. & Mony, C. (2013). Fine-scale spatial patterns in grassland communities depend on species clonal dispersal ability and interactions with neighbours. *J Ecol*, 101, 626–636.
- Benson, E.J. & Hartnett, D.C. (2006). The Role of Seed and Vegetative Reproduction in Plant Recruitment and Demography in Tallgrass Prairie. *Plant Ecol*, 187, 163–178.
- Bittebiere, A.-K. & Mony, C. (2015). Plant traits respond to the competitive neighbourhood at different spatial and temporal scales. *Ann Bot*, 115, 117–126.
- Blonder, B. (2019). *hypervolume: High Dimensional Geometry and Set Operations Using Kernel Density Estimation, Support Vector Machines, and Convex Hulls. R package version 2.0.12.*
- Bloor, J.M.G. & Pottier, J. (2014). Grazing and Spatial Heterogeneity: Implications for Grassland Structure and Function. In: *Grasslands Biodiversity and Conservation in a Changing World*. pp. 135–162.
- Bloor, J.M.G., Tardif, A. & Pottier, J. (2020). Spatial Heterogeneity of Vegetation Structure, Plant N Pools and Soil N Content in Relation to Grassland Management. *Agronomy*, 10, 716.
- Boillot, M., Tommasino, J., Campagne, J.L., Chazal, A., Pouvreau, M. & Carrère, P. (2020). Récolter des semences pour restaurer une flore prairiale naturelle dans les territoires herbagers de moyenne montagne. *Fourrages*, 1–10.
- Boulangéat, I., Geroges, D. & Thuiller, W. (2014). FATE-HD: a spatially and temporally explicit integrated model for predicting vegetation structure and diversity at regional scale. *Glob Change Biol*, 20, 2368–2378.
- Brooker, R.W. & Kikvidze, Z. (2008). Importance: an overlooked concept in plant interaction research. *J Ecol*, 96, 703–708.
- Brown, J.H., Gillooly, J.F., Allen, A.P., Savage, V.M. & West, G.B. (2004). Toward a metabolic theory of ecology. *Ecology*, 85, 1771–1789.
- Brudvig, L.A., Damschen, E.I., Tewksbury, J.J., Haddad, N.M. & Levey, D.J. (2009). Landscape connectivity promotes plant biodiversity spillover into non-target habitats. *PNAS*, 106, 9328–9332.
- Brum, O.B., López, S., García, R., Andrés, S. & Calleja, A. (2009). Influence of harvest season, cutting frequency and nitrogen fertilization of mountain meadows on yield, floristic composition and protein content of herbage. *Rev Bras Zootecn*, 38, 596–604.
- Bullock, J.M., Franklin, J., Stevenson, M.J., Silvertown, J., Coulson, S.J., Gregory, S.J., *et al.* (2001). A plant trait analysis of responses to grazing in a long-term experiment. *J Appl Ecol*, 38, 253–267.

VI. Références

- Bullock, J.M. & Pakeman, R.J. (1997). Grazing of lowland heath in England: Management methods and their effects on healthland vegetation. *Biol Conserv*, 79, 1–13.
- Burns, I.G. (1992). Influence of plant nutrient concentration on growth rate: Use of a nutrient interruption technique to determine critical concentrations of N, P and K in young plants. *Plant Soil*, 142, 221–233.
- Carroll, S.P., Hendry, A.P., Reznick, D.N. & Fox, C.W. (2007). Evolution on ecological time-scales. *Funct Ecol*, 21, 387–393.
- Chen, J.M. (1996). Evaluation of Vegetation Indices and a Modified Simple Ratio for Boreal Applications. *Can J Remote Sens*, 22, 229–242.
- Cheng, Y.-B., Zarco-Tejada, P.J., Riaño, D., Rueda, C.A. & Ustin, S.L. (2006). Estimating vegetation water content with hyperspectral data for different canopy scenarios: Relationships between AVIRIS and MODIS indexes. *Remote Sens Environ*, 105, 354–366.
- Chesson, P. (2000). Mechanisms of Maintenance of Species Diversity. *Annu Rev Ecol Syst*, 31, 343–366.
- Chesson, P.L. & Warner, R.R. (1981). Environmental Variability Promotes Coexistence in Lottery Competitive Systems. *Am Nat*, 117, 923–943.
- Collins, S.L., Knapp, A.K., Briggs, J.M., Blair, J.M. & Steinauer, E.M. (1998). Modulation of Diversity by Grazing and Mowing in Native Tallgrass Prairie. *Science*, 280, 745–747.
- Comita, L.S., Queenborough, S.A., Murphy, S.J., Eck, J.L., Xu, K., Krishnadas, M., *et al.* (2014). Testing predictions of the Janzen–Connell hypothesis: a meta-analysis of experimental evidence for distance- and density-dependent seed and seedling survival. *J Ecol*, 102, 845–856.
- Connell, J.H. (1978). Diversity in tropical rain forests and coral reefs. *Science*, 199, 1302–1310.
- Conti, L., de Bello, F., Lepš, J., Acosta, A.T.R. & Carboni, M. (2017). Environmental gradients and micro-heterogeneity shape fine-scale plant community assembly on coastal dunes. *JVS*, 28, 762–773.
- Cornelissen, J.H.C., Perez-Harguindeguy, N., Diaz, S., Grime, J.P., Marzano, B., Cabido, M., *et al.* (1999). Leaf structure and defence control litter decomposition rate across species and life forms in regional floras on two continents. *New Phytol*, 143, 191–200.
- Cornwell, W.K. & Ackerly, D.D. (2009). Community assembly and shifts in plant trait distributions across an environmental gradient in coastal California. *Ecol Monogr*, 79, 109–126.
- Dale, M.R.T. (1999). *Spatial Pattern Analysis in Plant Ecology*. Cambridge University Press.
- Dale, M.R.T. & Fortin, M.-J. (2014). *Spatial Analysis: A Guide For Ecologists*. Cambridge University Press.
- D’Amen, M., Mod, H.K., Gotelli, N.J. & Guisan, A. (2018). Disentangling biotic interactions, environmental filters, and dispersal limitation as drivers of species co-occurrence. *Ecography*, 41, 1233–1244.
- Damschen, E.I., Haddad, N.M., Orrock, J.L., Tewksbury, J.J. & Levey, D.J. (2006). Corridors Increase Plant Species Richness at Large Scales. *Science*, 313, 1284–1286.
- De Bello, F., Lavergne, S., Meynard, C.N., Lepš, J. & Thuiller, W. (2010). The partitioning of diversity: showing Theseus a way out of the labyrinth: Theseus and the partitioning of diversity. *JVS*, 21, 992–1000.
- De Bello, F., Lepš, J. & Sebastià, M.-T. (2005). Predictive value of plant traits to grazing along a climatic gradient in the Mediterranean: Predictive value of plant traits. *J Appl Ecol*, 42, 824–833.
- De Bello, F., Lepš, J. & Sebastià, M.-T. (2006). Variations in species and functional plant diversity along climatic and grazing gradients. *Ecography*, 29, 801–810.
- Del Toro, I., Ribbons, R.R., Hayward, J. & Andersen, A.N. (2018). Are stacked species distribution models accurate at predicting multiple levels of diversity along a rainfall gradient? *Austral Ecol*.
- Díaz, S., Lavorel, S., McIntyre, S., Falczuk, V., Casanoves, F., Milchunas, D.G., *et al.* (2007). Plant trait responses to grazing – a global synthesis. *Glob Change Biol*, 13, 313–341.
- Díaz-Villa, M.D., Marañón, T., Arroyo, J. & Garrido, B. (2003). Soil seed bank and floristic diversity in a forest-grassland mosaic in southern Spain. *JVS*, 14, 701.
- Didiano, T.J., Johnson, M.T.J. & Duval, T.P. (2016). Disentangling the Effects of Precipitation Amount and Frequency on the Performance of 14 Grassland Species. *PLoS One*, 11, e0162310.
- Dietrich, A.L., Nilsson, C. & Jansson, R. (2013). Phytometers are underutilised for evaluating ecological restoration. *Basic Appl Ecol*, 14, 369–377.
- Doak, D.F., Gross, K. & Morris, W.F. (2005). Understanding and predicting the effects of sparse data on demographic analyses. *Ecology*, 86, 1154–1163.
- Doležal, J., Lanta, V., Mudrák, O. & Lepš, J. (2019). Seasonality promotes grassland diversity: Interactions with mowing, fertilization and removal of dominant species. *J Ecol*, 107, 203–215.

VI. Références

- Dubuis, A., Rossier, L., Pottier, J., Pellissier, L., Vittoz, P. & Guisan, A. (2013). Predicting current and future spatial community patterns of plant functional traits. *Ecography*, 36, 1158–1168.
- Dumont, B., Rossignol, N., Loucougaray, G., Carrère, P., Chadoeuf, J., Fleurance, G., *et al.* (2012). When does grazing generate stable vegetation patterns in temperate pastures? *Agr Ecosyst Environ*, 153, 50–56.
- Durand, J.-L., Enjalbert, J., Hazard, L., Huard, F., Litrico, I., Picon-Cochard, C., *et al.* (2015). Adaptation génétique et intensification écologique: le double défi de l'adaptation des prairies semées au changement climatique. Presented at the Colloque présentant les méthodes et résultats du projet Climagie (métaprogramme ACCAF), p. 223.
- Ehrlén, J., Morris, W.F., von Euler, T. & Dahlgren, J.P. (2016). Advancing environmentally explicit structured population models of plants. *J Ecol*, 104, 292–305.
- Elzinga, J.A., Atlan, A., Biere, A., Gigord, L., Weis, A.E. & Bernasconi, G. (2007). Time after time: flowering phenology and biotic interactions. *Trends Ecol Evol*, 22, 432–439.
- Fahrig, L. (2003). Effects of Habitat Fragmentation on Biodiversity. *Annu Rev Ecol Evol S*, 34, 487–515.
- Fargione, J. & Tilman, D. (2005). Niche differences in phenology and rooting depth promote coexistence with a dominant C4 bunchgrass. *Oecologia*, 143, 598–606.
- Fay, P.A., Kaufman, D.M., Nippert, J.B., Carlisle, J.D. & Harper, C.W. (2008). Changes in grassland ecosystem function due to extreme rainfall events: implications for responses to climate change. *Glob Change Biol*, 14, 1600–1608.
- Fischer, J. & Lindenmayer, D.B. (2007). Landscape modification and habitat fragmentation: a synthesis. *Global Ecol Biogeogr*, 16, 265–280.
- Fort, F., Jouany, C. & Cruz, P. (2013). Root and leaf functional trait relations in Poaceae species: implications of differing resource-acquisition strategies. *J Plant Ecol*, 6, 211–219.
- Fóti, S., Balogh, J., Papp, M., Koncz, P., Hidy, D., Csintalan, Z., *et al.* (2018). Temporal Variability of CO₂ and N₂O Flux Spatial Patterns at a Mowed and a Grazed Grassland. *Ecosystems*, 21, 112–124.
- Fourture, L., Prunier, J.G., Paz-Vinas, I., Loot, G., Veyssière, C. & Blanchet, S. (2018). Inferring Causalities in Landscape Genetics: An Extension of Wright's Causal Modeling to Distance Matrices. *Am Nat*, 191, 491–508.
- Fukami, T. & Nakajima, M. (2011). Community assembly: alternative stable states or alternative transient states?: Alternative transient states. *Eco Lett*, 14, 973–984.
- Garnier, E., Shipley, B., Roumet, C. & Laurent, G. (2001). A standardized protocol for the determination of specific leaf area and leaf dry matter content. *Funct Ecol*, 15, 688–695.
- Gaujour, E., Amiaud, B., Mignolet, C. & Plantureux, S. (2012). Factors and processes affecting plant biodiversity in permanent grasslands. A review. *Agron Sustain Dev*, 32, 133–160.
- Gause, G.F. (1934). Experimental analysis of Vito Volterra's mathematical theory of the struggle for existence. *Science*, 79, 16–17.
- Gazol, A., Tamme, R., Takkis, K., Kasari, L., Saar, L., Helm, A., *et al.* (2012). Landscape- and small-scale determinants of grassland species diversity: direct and indirect influences. *Ecography*, 35, 944–951.
- Gede-Wibawa, J. (1992). Approche par enquête et expérimentation de l'effet de l'état structural du sol sur la nutrition azotée et l'élaboration du rendement de l'orge de brasserie. Thèse de doctorat. INA Paris-Grignon.
- Gerhold, P., Price, J.N., Püssa, K., Kalamees, R., Aher, K., Kaasik, A., *et al.* (2013). Functional and phylogenetic community assembly linked to changes in species diversity in a long-term resource manipulation experiment. *JVS*, 24, 843–852.
- Geritz, S.A.H. (1995). Evolutionarily Stable Seed Polymorphism and Small-Scale Spatial Variation in Seedling Density. *Am Nat*, 146, 685–707.
- Gherardi, L.A. & Sala, O.E. (2015). Enhanced interannual precipitation variability increases plant functional diversity that in turn ameliorates negative impact on productivity. *Eco Lett*, 18, 1293–1300.
- Gillet, F., Kohler, F., Vandenberghe, C. & Buttler, A. (2010). Effect of dung deposition on small-scale patch structure and seasonal vegetation dynamics in mountain pastures. *Agr Ecosyst Environ*, 135, 34–41.
- Gimona, A., Birnie, R.V. & Sibbald, A.R. (2006). Scaling up of a mechanistic dynamic model in a GIS environment to model temperate grassland production at the regional scale. *Grass Forage Sci*, 61, 315–331.
- Gleeson, S.K. & Tilman, D. (1994). Plant Allocation, Growth Rate and Successional Status. *Funct Ecol*, 8, 543.
- Goldberg, D.E. & Fleetwood, L. (1987). Competitive Effect and Response in Four Annual Plants. *J Ecol*, 75, 1131.

VI. Références

- Goldberg, D.E. & Landa, K. (1991). Competitive Effect and Response: Hierarchies and Correlated Traits in the Early Stages of Competition. *J Ecol*, 79, 1013.
- Götzenberger, L., de Bello, F., Bråthen, K.A., Davison, J., Dubuis, A., Guisan, A., *et al.* (2012). Ecological assembly rules in plant communities—approaches, patterns and prospects. *Biol Rev*, 87, 111–127.
- Grant, K., Kreyling, J., Heilmeier, H., Beierkuhnlein, C. & Jentsch, A. (2014). Extreme weather events and plant–plant interactions: shifts between competition and facilitation among grassland species in the face of drought and heavy rainfall. *Ecol Res*, 29, 991–1001.
- Greig-Smith, P. (1979). Pattern in Vegetation. *J Ecol*, 67, 755.
- Grime, J.P. (1979). *Plant strategies and vegetation processes*. Reprint. Wiley, Chichester.
- Grime, J.P., Cornelissen, J. (Hans) H.C., Thompson, K. & Hodgson, J.G. (1996). Evidence of a Causal Connection between Anti-Herbivore Defence and the Decomposition Rate of Leaves. *Oikos*, 77, 489–494.
- Güler, B., Jentsch, A., Apostolova, I., Bartha, S., Bloor, J.M.G., Campetella, G., *et al.* (2016). How plot shape and spatial arrangement affect plant species richness counts: implications for sampling design and rarefaction analyses. *JVS*, 27, 692–703.
- Habel, J.C., Dengler, J., Janišová, M., Török, P., Wellstein, C. & Wiezik, M. (2013). European grassland ecosystems: threatened hotspots of biodiversity. *Biodivers Conserv*, 22, 2131–2138.
- Habel, K., Grasman, R., Gramacy, R.B., Mozharovskiy, P. & Sterratt, D.C. (2019). *geometry: Mesh Generation and Surface Tessellation*.
- Haboudane, D., Miller, J.R., Tremblay, N., Zarco-Tejada, P.J. & Dextraze, L. (2002). Integrated narrow-band vegetation indices for prediction of crop chlorophyll content for application to precision agriculture. *Remote Sens Environ*, 81, 416–426.
- Haegeman, B., Sari, T. & Etienne, R.S. (2014). Predicting coexistence of plants subject to a tolerance-competition trade-off. *J Math Biol*, 68, 1815–1847.
- Hector, A. (1999). Plant Diversity and Productivity Experiments in European Grasslands. *Science*, 286, 1123–1127.
- Herben, T. & Suzuki, J.-I. (2002). A simulation study of the effects of architectural constraints and resource translocation on population structure and competition in clonal plants. In: *Ecology and Evolutionary Biology of Clonal Plants* (eds. Stuefer, J.F., Erschbamer, B., Huber, H. & Suzuki, J.-I.). Springer Netherlands, Dordrecht, pp. 181–201.
- Herrmann, J.D., Carlo, T.A., Brudvig, L.A., Damschen, E.I., Haddad, N.M., Levey, D.J., *et al.* (2016). Connectivity from a different perspective: comparing seed dispersal kernels in connected vs. unfragmented landscapes. *Ecology*, 97, 1274–1282.
- Hervieu, B. (2002). Multifunctionality: a conceptual framework for a new organisation of research and development on grasslands and livestock systems. *Grassland Sci Eur*, 7, 1–2.
- Hirata, M., Ogura, S. & Furuse, M. (2011). Fine-scale spatial distribution of herbage mass, herbage consumption and fecal deposition by cattle in a pasture under intensive rotational grazing. *Ecol Res*, 26, 289–299.
- Hodapp, D., Borer, E.T., Harpole, W.S., Lind, E.M., Seabloom, E.W., Adler, P.B., *et al.* (2018). Spatial heterogeneity in species composition constrains plant community responses to herbivory and fertilisation. *Eco Lett*, 21, 1364–1371.
- Hopkins, A. & Holz, B. (2006). Grassland for agriculture and nature conservation: production, quality and multi-functionality. *Agr Res*, 4, 3–20.
- Howe, H.F. & Miriti, M.N. (2004). When Seed Dispersal Matters. *BioScience*, 54, 651.
- Hu, L. & Bentler, P.M. (1999). Cutoff criteria for fit indexes in covariance structure analysis: Conventional criteria versus new alternatives. *Struct Equ Modeling*, 6, 1–55.
- Hubbell, S.P. (2001). *The Unified Neutral Theory of Biodiversity and Biogeography (MPB-32)*. Princeton University Press.
- Huber, H. (1996). Plasticity of Internodes and Petioles in Prostrate and Erect *Potentilla* Species. *Funct Ecol*, 10, 401.
- Hurt, G.C. & Pacala, S.W. (1995). The consequences of recruitment limitation: reconciling chance, history and competitive differences between plants. *J Theor Biol*, 176, 1–12.
- Hutchinson, G. (1957). Concluding remarks: Cold Spring Harbor Symposia on Quantitative Biology. *Cold Spring Harbor Symposia on Quantitative Biology: Yale University New Haven*, 66–77.
- Huyghe, C., Peeters, A. & De Vliegher, A. (2015). La prairie en France et en Europe. Presented at the Colloque présentant les méthodes et résultats du projet Climagie (méta-programme ACCAF), p. 223.

VI. Références

- IPCC. (2018). *IPCC, 2018: Global Warming of 1.5°C. An IPCC Special Report on the impacts of global warming of 1.5°C above pre-industrial levels and related global greenhouse gas emission pathways, in the context of strengthening the global response to the threat of climate change, sustainable development, and efforts to eradicate poverty*. Masson-Delmotte, V., P. Zhai, H.-O. Pörtner, D. Roberts, J. Skea, P.R. Shukla, A. Pirani, W. Moufouma-Okia, C. Péan, R. Pidcock, S. Connors, J.B.R. Matthews, Y. Chen, X. Zhou, M.I. Gomis, E. Lonnoy, T. Maycock, M. Tignor, and T. Waterfield (eds.).
- Isbell, F.I., Polley, H.W. & Wilsey, B.J. (2009). Biodiversity, productivity and the temporal stability of productivity: patterns and processes. *Eco Lett*, 12, 443–451.
- Isselstein, J., Jeangros, B. & Pavlu, V. (2005). Agronomic aspects of biodiversity targeted management of temperate grasslands in Europe—a review. *Agr Res*, 3, 139–151.
- Jabot, F., Laroche, F., Massol, F., Arthaud, F., Crabot, J., Dubart, M., *et al.* (2020). Assessing metacommunity processes through signatures in spatiotemporal turnover of community composition. *Eco Lett*.
- Jabot, F. & Lohier, T. (2016). Non-random correlation of species dynamics in tropical tree communities. *Oikos*, 125, 1733–1742.
- Jabot, F. & Pottier, J. (2012). A general modelling framework for resource-ratio and CSR theories of plant community dynamics. *J Ecol*, 100, 1296–1302.
- Jabot, F. & Pottier, J. (2017). Macroecology of seed banks: The role of biogeography, environmental stochasticity and sampling. *Global Ecol Biogeogr*, 26, 1247–1257.
- Jacquemyn, H., Brys, R. & Hermy, M. (2003). Short-term effects of different management regimes on the response of calcareous grassland vegetation to increased nitrogen. *Biol Conserv*, 111, 137–147.
- Janzen, D.H. (1970). Herbivores and the Number of Tree Species in Tropical Forests. *Am Nat*, 104, 501–528.
- Johnson, M.E., Moore, L.M. & Ylvisaker, D. (1990). Minimax and maximin distance designs. *J Stat Plan Infer*, 26, 131–148.
- Jung, V., Albert, C.H., Violle, C., Kunstler, G., Loucougaray, G. & Spiegelberger, T. (2014). Intraspecific trait variability mediates the response of subalpine grassland communities to extreme drought events. *J Ecol*, 102, 45–53.
- Jung, V., Violle, C., Mondy, C., Hoffmann, L. & Muller, S. (2010). Intraspecific variability and trait-based community assembly: Intraspecific variability and community assembly. *Journal of Ecology*, 98, 1134–1140.
- Kariuki, S.K., Schroder, J.L., Zhang, H., Hanks, T., McGrath, J.M. & Payton, M.E. (2010). Temporal Variability of Soil Property Dynamics in a Grazed Pasture. *Commun Soil Sci Plan*, 41, 2744–2754.
- Kariuki, S.K., Zhang, H., Schroder, J.L., Hanks, T., Payton, M. & Morris, T. (2009). Spatial Variability and Soil Sampling in a Grazed Pasture. *Commun Soil Sci Plan*, 40, 1674–1687.
- Keddy, P.A. (1992). Assembly and response rules: two goals for predictive community ecology. *JVS*, 3, 157–164.
- Klaus, V.H., Boch, S., Boeddinghaus, R.S., Hölzel, N., Kandeler, E., Marhan, S., *et al.* (2016). Temporal and small-scale spatial variation in grassland productivity, biomass quality, and nutrient limitation. *Plant Ecol*, 217, 843–856.
- Klimek, S., Richter gen. Kemmermann, A., Hofmann, M. & Isselstein, J. (2007). Plant species richness and composition in managed grasslands: The relative importance of field management and environmental factors. *Biol Conserv*, 134, 559–570.
- Knapp, A.K., Beier, C., Briske, D.D., Classen, A.T., Luo, Y., Reichstein, M., *et al.* (2008). Consequences of More Extreme Precipitation Regimes for Terrestrial Ecosystems. *BioScience*, 58, 811–821.
- Knapp, A.K., Philip, A.F., John, M.B., Scott, L.C., Melinda, D.S., Jonathan, D.C., *et al.* (2002). Rainfall Variability, Carbon Cycling, and Plant Species Diversity in a Mesic Grassland. *Science*, 298, 2202–2205.
- Kohler, C., Morvan-Bertrand, A., Lemauiel-Lavenant, S., Gallard, Y. & Cliquet, J.B. (2020). Comparaison de l'impact de deux méthodes de rénovation d'une prairie du domaine expérimental INRAE du Pin-au-Haras sur la productivité et l'évolution des stocks de Carbone du sol: le resemis et le sursemis. *Fourrages*, 31–37.
- Kohler, F., Gillet, F., Gobat, J. -M. & Buttler, A. (2004). Seasonal vegetation changes in mountain pastures due to simulated effects of cattle grazing. *JVS*, 15, 143–150.
- Koussoroplis, A.-M., Pincebourde, S. & Wacker, A. (2017). Understanding and predicting physiological performance of organisms in fluctuating and multifactorial environments. *Ecol Monogr*, 87, 178–197.

VI. Références

- Kraft, N.J.B., Godoy, O. & Levine, J.M. (2015). Plant functional traits and the multidimensional nature of species coexistence. *PNAS*, 112, 797–802.
- Kreft, H. & Jetz, W. (2007). Global patterns and determinants of vascular plant diversity. *PNAS*, 104, 5925–5930.
- de Kroon, H. & Knops, J. (1990). Habitat Exploration through Morphological Plasticity in Two Chalk Grassland Perennials. *Oikos*, 59, 39.
- de Kroon, H., Stuefer, J.F., Dong, M. & During, H.J. (1994). On plastic and non-plastic variation in clonal plant morphology and its ecological significance. *Folia Geobot*, 29, 123–138.
- Kuang, J.J. & Chesson, P. (2008). Predation-Competition Interactions for Seasonally Recruiting Species. *Am Nat*, 171, E119–E133.
- Kudo, G. & Ida, T.Y. (2013). Early onset of spring increases the phenological mismatch between plants and pollinators. *Ecology*, 94, 2311–2320.
- Kurz, I., O'Reilly, C.D. & Tunney, H. (2006). Impact of cattle on soil physical properties and nutrient concentrations in overland flow from pasture in Ireland. *Agr Ecosyst Environ*, 113, 378–390.
- Lafarge, M., Mazel, C. & Hill, D.R.C. (2005). A modelling of the tillering capable of reproducing the fine-scale horizontal heterogeneity of a pure grass sward and its dynamics. *Ecol Model*, 183, 125–141.
- Laliberté, E., Lambers, H., Norton, D.A., Tylianakis, J.M. & Huston, M.A. (2013). A long-term experimental test of the dynamic equilibrium model of species diversity. *Oecologia*, 171, 439–448.
- Lamb, E.G., Kembel, S.W. & Cahill, J.F. (2009). Shoot, but not root, competition reduces community diversity in experimental mesocosms. *J Ecol*, 97, 155–163.
- Lande, R., Engen, P. of B.S., Engen, S., Sæther, B.-E. & Saether, P. of P.E.B.-E. (2003). *Stochastic Population Dynamics in Ecology and Conservation*. Oxford University Press.
- Lavorel, S. & Garnier, E. (2002). Predicting changes in community composition and ecosystem functioning from plant traits: revisiting the Holy Grail: *Plant response and effect groups*. *Funct Ecol*, 16, 545–556.
- Lehmann, J. & Kleber, M. (2015). The contentious nature of soil organic matter. *Nature*, 528, 60–68.
- Leibold, M.A., Holyoak, M., Mouquet, N., Amarasekare, P., Chase, J.M., Hoopes, M.F., *et al.* (2004). The metacommunity concept: a framework for multi-scale community ecology: The metacommunity concept. *Eco Lett*, 7, 601–613.
- Lemaire, G. (2012). *Diagnosis of the Nitrogen Status in Crops*. Springer Science & Business Media.
- Lemaire, G. & Denoix, A. (1987). Croissance estivale en matière sèche de peuplements de fétuque élevée (*Festuca arundinacea* Schreb.) et de dactyle (*Dactylis glomerata* L.) dans l'Ouest de la France. II. Interaction entre les niveaux d'alimentation hydrique et de nutrition azotée. *Agronomie*, 7, 381–389.
- Lemaire, G. & Gastal, F. (1997). N Uptake and Distribution in Plant Canopies. In: *Diagnosis of the Nitrogen Status in Crops* (ed. Lemaire, G.). Springer Berlin Heidelberg, Berlin, Heidelberg, pp. 3–43.
- Lemaire, G., Plénet, D. & Grindlay, D. (1997). Leaf N Content as an Indicator of Crop N Nutrition Status. In: *Diagnosis of the Nitrogen Status in Crops* (ed. Lemaire, G.). Springer Berlin Heidelberg, Berlin, Heidelberg, pp. 189–199.
- Lessard, J.-P., Belmaker, J., Myers, J.A., Chase, J.M. & Rahbek, C. (2012). Inferring local ecological processes amid species pool influences. *Trends Ecol Evol*, 27, 600–607.
- Letten, A.D., Keith, D.A., Tozer, M.G. & Hui, F.K.C. (2015). Fine-scale hydrological niche differentiation through the lens of multi-species co-occurrence models. *J Ecol*, 103, 1264–1275.
- Liancourt, P., Callaway, R.M. & Michalet, R. (2005). Stress tolerance and competitive-response ability determine the outcome of biotic interactions. *Ecology*, 86, 1611–1618.
- Lin, Y., Hong, M., Han, G., Zhao, M., Bai, Y. & Chang, S.X. (2010). Grazing intensity affected spatial patterns of vegetation and soil fertility in a desert steppe. *Agr Ecosyst Environ*, 138, 282–292.
- Liu, C., Wang, L., Song, X., Chang, Q., Frank, D.A., Wang, D., *et al.* (2018). Towards a mechanistic understanding of the effect that different species of large grazers have on grassland soil N availability. *J Ecol*, 106, 357–366.
- Lohier, T., Jabot, F., Weigelt, A., Schmid, B. & Deffuant, G. (2016). Predicting stochastic community dynamics in grasslands under the assumption of competitive symmetry. *J Theor Biol*, 399, 53–61.
- Loranger, J., Violle, C., Shipley, B., Lavorel, S., Bonis, A., Cruz, P., *et al.* (2016). Recasting the dynamic equilibrium model through a functional lens: the interplay of trait-based community assembly and climate. *J Ecol*, 104, 781–791.
- Loreau, M. & de Mazancourt, C. (2008). Species Synchrony and Its Drivers: Neutral and Nonneutral Community Dynamics in Fluctuating Environments. *Am Nat*, 172, E48–E66.

VI. Références

- Louault, F., Pottier, J., Note, P., Vile, D., Soussana, J.-F. & Carrère, P. (2017). Complex plant community responses to modifications of disturbance and nutrient availability in productive permanent grasslands. *JVS*, 28, 538–549.
- Lundholm, J.T. (2009). Plant species diversity and environmental heterogeneity: spatial scale and competing hypotheses. *JVS*, 20, 377–391.
- van der Maarel, E. & Sykes, M.T. (1993). Small-scale plant species turnover in a limestone grassland: the carousel model and some comments on the niche concept. *JVS*, 4, 179–188.
- Maestre, F.T., Callaway, R.M., Valladares, F. & Lortie, C.J. (2009). Refining the stress-gradient hypothesis for competition and facilitation in plant communities. *J Ecol*, 97, 199–205.
- Maire, V., Gross, N., da Silveira Pontes, L., Picon-Cochard, C. & Soussana, J.-F. (2009). Trade-off between root nitrogen acquisition and shoot nitrogen utilization across 13 co-occurring pasture grass species. *Funct Ecol*, 23, 668–679.
- Marini, L., Scotton, M., Klimek, S., Isselstein, J. & Pecile, A. (2007). Effects of local factors on plant species richness and composition of Alpine meadows. *Agr Ecosyst Environ*, 119, 281–288.
- Martorell, C. & Freckleton, R.P. (2014). Testing the roles of competition, facilitation and stochasticity on community structure in a species-rich assemblage. *J Ecol*, 102, 74–85.
- Mauchamp, L., Gillet, F., Mouly, A. & Badot, P.-M. (2013). *Les prairies: biodiversité et services écosystémiques*. Presses Universitaires de Franche-Comté, Besançon.
- Mazoyer, M. (Ed.). (2002). *Larousse agricole*. 4. éd. Larousse, Paris.
- McGill, B.J., Etienne, R.S., Gray, J.S., Alonso, D., Anderson, M.J., Benecha, H.K., *et al.* (2007). Species abundance distributions: moving beyond single prediction theories to integration within an ecological framework. *Ecol Lett*, 10, 995–1015.
- McIntyre, S., Lavorel, S. & Tremont, R.M. (1995). Plant Life-History Attributes: Their Relationship to Disturbance Response in Herbaceous Vegetation. *J Ecol*, 83, 31.
- Meynard, J.-M. (1985). Les besoins en azote du blé d'hiver jusqu'au début de la montaison. *Agronomie*, 5, 579–589.
- Millennium Ecosystem Assessment (Program) (Ed.). (2005). *Ecosystems and human well-being: wetlands and water synthesis: a report of the Millennium Ecosystem Assessment*. World Resources Institute, Washington, DC.
- Mládek, J., Hejman, M., Hejduk, S., Duchoslav, M. & Pavlů, V. (2011). Community Seasonal Development Enables Late Defoliation Without Loss of Forage Quality in Semi-natural Grasslands. *Folia Geobot*, 46, 17–34.
- Moulin, T., Perasso, A., Calanca, P. & Gillet, F. (2021). DynaGraM: A process-based model to simulate multi-species plant community dynamics in managed grasslands. *Ecol Model*, 439, 109345.
- Muller-Landau, H.C. (2010). The tolerance-fecundity trade-off and the maintenance of diversity in seed size. *PNAS*, 107, 4242–4247.
- Myers, J.A. & Harms, K.E. (2009). Seed arrival, ecological filters, and plant species richness: a meta-analysis. *Ecol Lett*, 12, 1250–1260.
- Nathan, R., Schurr, F.M., Spiegel, O., Steinitz, O., Trakhtenbrot, A. & Tsoar, A. (2008). Mechanisms of long-distance seed dispersal. *Trends Ecol Evol*, 23, 638–647.
- Niu, K., Choler, P., de Bello, F., Mirotchnick, N., Du, G. & Sun, S. (2014). Fertilization decreases species diversity but increases functional diversity: A three-year experiment in a Tibetan alpine meadow. *Agr Ecosyst Environ*, 182, 106–112.
- Norris, K. (2008). Agriculture and biodiversity conservation: opportunity knocks: Agriculture and biodiversity. *Conserv Lett*, 1, 2–11.
- van Oijen, M., Reyer, C., Bohn, F.J., Cameron, D.R., Deckmyn, G., Flechsig, M., *et al.* (2013). Bayesian calibration, comparison and averaging of six forest models, using data from Scots pine stands across Europe. *Forest Ecol Manag*, 289, 255–268.
- Oksanen, J., Blanchet, G.F., Friendly, M., Kindt, R., Legendre, P., McGlinn, D., *et al.* (2019). *vegan: Community Ecology Package*. R package version 2.5-6. R. .
- Olf, H. & Ritchie, M.E. (1998). Effects of herbivores on grassland plant diversity. *Trends Ecol Evol*, 13, 261–265.
- Pakeman, R.J. (2004). Consistency of plant species and trait responses to grazing along a productivity gradient: a multi-site analysis. *J Ecol*, 92, 893–905.

VI. Références

- Pakeman, R.J., Lennon, J.J. & Brooker, R.W. (2011). Trait assembly in plant assemblages and its modulation by productivity and disturbance. *Oecologia*, 167, 209–218.
- Parmesan, C. & Yohe, G. (2003). A globally coherent fingerprint of climate change impacts across natural systems. *Nature*, 421, 37–42.
- Parsons, A.J. & Dumont, B. (2003). Spatial heterogeneity and grazing processes. *Anim Res*, 52, 161–179.
- Pärtel, M., Bruun, H.H. & Sammul, M. (2005). Biodiversity in temperate European grasslands: origin and conservation. *Grassland Sci Eur*, 10, 14.
- Patra, C.R., Das, B.M. & Shin, E.C. (2005). Ultimate Bearing Capacity of Eccentrically Loaded Strip Foundation on Sand Reinforced with Geogrids. Presented at the Symposium on Tsunami Reconstruction with Geosynthetics.
- Peacock, J.M. (1975). Temperature and Leaf Growth in *Lolium perenne*. II. The Site of Temperature Perception. *J Appl Ecol*, 12, 115.
- Peeters, A. (2009). Importance, evolution, environmental impact and future challenges of grasslands and grassland-based systems in Europe. *Grassl Sci*, 55, 113–125.
- Peeters, A. & Hopkins, A. (2010). Climate change mitigation in European grasslands. *Grassland Sci Eur*, 15, 72–74.
- Perronne, R., Jabot, F. & Pottier, J. (2020). Inter- and intraspecific variability of plant individual growth and its role on species ranking in grasslands. *J Plant Ecol*, 13, 378–386.
- Petermann, J.S., Fergus, A.J.F., Turnbull, L.A. & Schmid, B. (2008). Janzen-Connell effects are widespread and strong enough to maintain diversity in grasslands. *Ecology*, 89, 2399–2406.
- Peyraud, J.L., Peeters, A. & De Vliegher, A. (2012). Place et atouts des prairies permanentes en France et en Europe. In: *Actes des Journées AFPP*. Presented at the Prairies Permanentes: de nouveaux atouts pour demain, pp. 3–4.
- Plantureux, S. & Amiaud, B. (2010). e-FLORA-sys, a website tool to evaluate the agronomical and environmental value of grasslands. Presented at the Grassland in a changing world. Proceedings of the 23rd General Meeting of the European Grassland Federation.
- van den Pol-van Dasselaar, A., Bastiaansen-Aantjes, L. & Bogue, F. (2020). *Grassland use in Europe*. éditions Quae.
- Pontes, L.D.S., Maire, V., Schellberg, J. & Louault, F. (2015). Grass strategies and grassland community responses to environmental drivers: a review. *Agron Sustain Dev*, 35, 1297–1318.
- Pontes, L.D.S., Soussana, J.-F., Louault, F., Andueza, D. & Carrère, P. (2007). Leaf traits affect the above-ground productivity and quality of pasture grasses. *Funct Ecol*, 21, 844–853.
- Pottier, J. & Jabot, F. (2017). Non-destructive biomass estimation of herbaceous plant individuals: A transferable method between contrasted environments. *Ecol Indic*, 72, 769–776.
- Power, A.G. (2010). Ecosystem services and agriculture: tradeoffs and synergies. *Philos T R Soc B*, 365, 2959–2971.
- Price, J., Tamme, R., Gazol, A., de Bello, F., Takkis, K., Uria-Diez, J., *et al.* (2017). Within-community environmental variability drives trait variability in species-rich grasslands. *JVS*, 28, 303–312.
- Price, J.N., Gazol, A., Tamme, R., Hiiesalu, I. & Pärtel, M. (2014). The functional assembly of experimental grasslands in relation to fertility and resource heterogeneity. *Funct Ecol*, 28, 509–519.
- Purves, D.W. & Law, R. (2002). Fine-scale spatial structure in a grassland community: quantifying the plant's-eye view. *J Ecol*, 90, 121–129.
- van der Putten, W.H., Bradford, M.A., Pernilla Brinkman, E., Voorde, T.F.J. & Veen, G.F. (2016). Where, when and how plant–soil feedback matters in a changing world. *Funct Ecol*, 30, 1109–1121.
- Qian, P. & Schoenau, J.J. (2002). Practical applications of ion exchange resins in agricultural and environmental soil research. *Can J Soil Sci*, 82, 9–21.
- Questad, E.J. & Foster, B.L. (2008). Coexistence through spatio-temporal heterogeneity and species sorting in grassland plant communities. *Eco Lett*, 11, 717–726.
- Quinn, J.F. & Harrison, S.P. (1988). Effects of habitat fragmentation and isolation on species richness: evidence from biogeographic patterns. *Oecologia*, 75, 132–140.
- Reich, P.B. (2014). The world-wide ‘fast-slow’ plant economics spectrum: a traits manifesto. *J Ecol*, 102, 275–301.
- Ren, H., Han, G., Ohm, M., Schönbach, P., Gierus, M. & Taube, F. (2015). Do sheep grazing patterns affect ecosystem functioning in steppe grassland ecosystems in Inner Mongolia? *Agr Ecosyst Environ*, 213, 1–10.

VI. Références

- Ricklefs, R.E. (1987). Community Diversity: Relative Roles of Local and Regional Processes. *Science*, 235, 167–171.
- Rota, C., Manzano, P., Carmona, C.P., Malo, J.E. & Peco, B. (2017). Plant community assembly in Mediterranean grasslands: understanding the interplay between grazing and spatio-temporal water availability. *JVS*, 28, 149–159.
- Saar, L., de Bello, F., Pärtel, M. & Helm, A. (2017). Trait assembly in grasslands depends on habitat history and spatial scale. *Oecologia*, 184, 1–12.
- Salguero-Gómez, R., Jones, O.R., Archer, C.R., Buckley, Y.M., Che-Castaldo, J., Caswell, H., *et al.* (2015). The COMPADRE Plant Matrix Database: an open online repository for plant demography. *J Ecol*, 103, 202–218.
- Schermelleh-Engel, K., Moosbrugger, H. & Müller, H. (2003). Evaluating the fit of structural equation models: Tests of significance and descriptive goodness-of-fit measures. *MPR online*, 8, 23/74.
- Scherrer, D. & Körner, C. (2011). Topographically controlled thermal-habitat differentiation buffers alpine plant diversity against climate warming: Topographical control of thermal-habitat differentiation buffers alpine plant diversity. *J Biogeogr*, 38, 406–416.
- Scherrer, D., Mod, H.K., Pottier, J., Litsios-Dubuis, A., Pellissier, L., Vittoz, P., *et al.* (2019). Disentangling the processes driving plant assemblages in mountain grasslands across spatial scales and environmental gradients. *J Ecol*, 107, 265–278.
- Schneider, A.C., Lee, T.D., Kreiser, M.A. & Nelson, G.T. (2014). Comparative and Interactive Effects of Reduced Precipitation Frequency and Volume on the Growth and Function of Two Perennial Grassland Species. *Int J Plant Sci*, 175, 702–712.
- Schofield, E.J., Rowntree, J.K., Paterson, E. & Brooker, R.W. (2018). Temporal Dynamism of Resource Capture: A Missing Factor in Ecology? *Trends Ecol Evol*, 33, 277–286.
- Seabloom, E.W., Bjørnstad, O.N., Bolker, B.M. & Reichman, O.J. (2005). Spatial signature of environmental heterogeneity, dispersal, and competition in successional grasslands. *Ecol Monogr*, 75, 199–214.
- Siehoff, S., Lennartz, G., Heilburg, I.C., Roß-Nickoll, M., Ratte, H.T. & Preuss, T.G. (2011). Process-based modeling of grassland dynamics built on ecological indicator values for land use. *Ecol Model*, 222, 3854–3868.
- Silvertown, J., Araya, Y. & Gowing, D. (2015). Hydrological niches in terrestrial plant communities: a review. *J Ecol*, 103, 93–108.
- Snaydon, R.W. (1991). Replacement or Additive Designs for Competition Studies? *J Appl Ecol*, 28, 930.
- Snow, V.O., Cichota, R., McAuliffe, R.J., Hutchings, N.J. & Vejlin, J. (2017). Increasing the spatial scale of process-based agricultural systems models by representing heterogeneity: The case of urine patches in grazed pastures. *Environ Modell Softw*, 90, 89–106.
- Socher, S.A., Prati, D., Boch, S., Müller, J., Baumbach, H., Gockel, S., *et al.* (2013). Interacting effects of fertilization, mowing and grazing on plant species diversity of 1500 grasslands in Germany differ between regions. *Basic Appl Ecol*, 14, 126–136.
- Song, C., Rohr, R.P., Vasseur, D. & Saavedra, S. (2020). Disentangling the effects of external perturbations on coexistence and priority effects. *J Ecol*, 108, 1677–1689.
- Soussana, J.-F., Maire, V., Gross, N., Bachelet, B., Pagès, L., Martin, R., *et al.* (2012). Gemini: A grassland model simulating the role of plant traits for community dynamics and ecosystem functioning. Parameterization and evaluation. *Ecol Model*, 231, 134–145.
- Spasojevic, M.J., Turner, B.L. & Myers, J.A. (2016). When does intraspecific trait variation contribute to functional beta-diversity? *J Ecol*, 104, 487–496.
- Stark, J., Lehman, R., Crawford, L., Enquist, B.J. & Blonder, B. (2017). Does environmental heterogeneity drive functional trait variation? A test in montane and alpine meadows. *Oikos*, 126, 1650–1659.
- Stowe, K.A., Marquis, R.J., Hochwender, C.G. & Simms, E.L. (2000). The evolutionary ecology of tolerance to consumer damage. *Annu Rev Ecol Syst*, 31, 565–595.
- Swemmer, A.M., Knapp, A.K. & Snyman, H.A. (2007). Intra-seasonal precipitation patterns and above-ground productivity in three perennial grasslands. *J Ecol*, 95, 780–788.
- Tamme, R., Hiiesalu, I., Laanisto, L., Szava-Kovats, R. & Pärtel, M. (2010). Environmental heterogeneity, species diversity and co-existence at different spatial scales. *JVS*.
- Taubert, F., Frank, K. & Huth, A. (2012). A review of grassland models in the biofuel context. *Ecol Model*, 245, 84–93.

VI. Références

- Taylor, S.D. (2019). Estimating flowering transition dates from status-based phenological observations: a test of methods. *PeerJ*, 7, e7720.
- Tilman, D., Reich, P.B. & Knops, J.M.H. (2006). Biodiversity and ecosystem stability in a decade-long grassland experiment. *Nature*, 441, 629–632.
- Tonn, B., Densing, E.M., Gabler, J. & Isselstein, J. (2019). Grazing-induced patchiness, not grazing intensity, drives plant diversity in European low-input pastures. *J Appl Ecol*, 56, 1624–1636.
- Tscharntke, T., Klein, A.M., Kruess, A., Steffan-Dewenter, I. & Thies, C. (2005). Landscape perspectives on agricultural intensification and biodiversity – ecosystem service management. *Ecol Lett*, 8, 857–874.
- Tscharntke, T., Tylianakis, J.M., Rand, T.A., Didham, R.K., Fahrig, L., Batáry, P., *et al.* (2012). Landscape moderation of biodiversity patterns and processes - eight hypotheses. *Biol Rev*, 87, 661–685.
- Turnbull, L.A., Paul-Victor, C., Schmid, B. & Purves, D.W. (2008). Growth rates, seed size, and physiology : do small-seeded species really grow faster. *Ecology*, 89, 1352–1363.
- Vellend, M. (2016). *The Theory of Ecological Communities*. Monographs in population biology. Princeton University Press, Princeton.
- Violle, C., Enquist, B.J., McGill, B.J., Jiang, L., Albert, C.H., Hulshof, C., *et al.* (2012). The return of the variance: intraspecific variability in community ecology. *Trends Ecol Evol*, 27, 244–252.
- Violle, C., Navas, M.-L., Vile, D., Kazakou, E., Fortunel, C., Hummel, I., *et al.* (2007). Let the concept of trait be functional! *Oikos*, 116, 882–892.
- Volaire, F., Barkaoui, K. & Norton, M. (2014). Designing resilient and sustainable grasslands for a drier future: Adaptive strategies, functional traits and biotic interactions. *Eur J Agron*, 52, 81–89.
- Volaire, F. & Lelièvre, F. (2001). Drought survival in *Dactylis glomerata* and *Festuca arundinacea* under similar rooting conditions in tubes. *Plant Soil*, 229, 225–234.
- Volaire, F. & Norton, M. (2006). Summer Dormancy in Perennial Temperate Grasses. *Ann Bot*, 98, 927–933.
- Volaire, F., Norton, M.R. & Lelièvre, F. (2009). Summer Drought Survival Strategies and Sustainability of Perennial Temperate Forage Grasses in Mediterranean Areas. *Crop Sci*, 49, 2386.
- Volterra, V. (1926). Fluctuations in the Abundance of a Species considered Mathematically. *Nature*, 118, 558–560.
- Walter, J., Grant, K., Beierkuhnlein, C., Kreyling, J., Weber, M. & Jentsch, A. (2012). Increased rainfall variability reduces biomass and forage quality of temperate grassland largely independent of mowing frequency. *Agr Ecosyst Environ*, 148, 1–10.
- Watt, A.S. (1947). Pattern and Process in the Plant Community. *J Ecol*, 35, 1.
- Watterson, I.G. (2005). Simulated changes due to global warming in the variability of precipitation, and their interpretation using a gamma-distributed stochastic model. *Adv Water Resour*, 28, 1368–1381.
- Wedin, D. & Tilman, D. (1993). Competition Among Grasses Along a Nitrogen Gradient: Initial Conditions and Mechanisms of Competition. *Ecol Monogr*, 63, 199–229.
- Wei, L., Hai-Zhou, H., Zhi-Nan, Z. & Gao-Lin, W. (2011). Effects of grazing on the soil properties and C and N storage in relation to biomass allocation in an alpine meadow. *J Soil Sci Plant Nut*, 11, 27–39.
- Weigelt, A., Marquard, E., Temperton, V.M., Roscher, C., Scherber, C., Mwangi, P.N., *et al.* (2010). The Jena Experiment: six years of data from a grassland biodiversity experiment. *Ecology*, 91, 930–931.
- Weiher, E. & Keddy, P.A. (1995). Assembly Rules, Null Models, and Trait Dispersion: New Questions from Old Patterns. *Oikos*, 74, 159.
- Weiner, J. (1990). Asymmetric competition in plant populations. *Trends Ecol Evol*, 5, 360–364.
- Weiner, J. & Thomas, S.C. (1986). Size Variability and Competition in Plant Monocultures. *Oikos*, 47, 211.
- Whittaker, R.H. (1972). Evolution and measurement of species diversity. *Taxon*, 21, 213–251.
- Wiesmeier, M., Steffens, M., Kölbl, A. & Kögel-Knabner, I. (2009). Degradation and small-scale spatial homogenization of topsoils in intensively-grazed steppes of Northern China. *Soil Till Res*, 104, 299–310.
- Wilcove, D.S., McLellan, C.H. & Dobson, A.P. (1986). Habitat fragmentation in the temperate zone. In: *Conservation biology*. pp. 237–256.
- Wilson, J.B. (2011). The twelve theories of co-existence in plant communities: the doubtful, the important and the unexplored: The twelve theories of co-existence in plant communities. *JVS*, 22, 184–195.
- Wilson, J.B., Peet, R.K., Dengler, J. & Pärtel, M. (2012). Plant species richness: the world records. *JVS*, 23, 796–802.
- Wilson, J.B. & Stubbs, W.J. (2012). Evidence for assembly rules: limiting similarity within a saltmarsh: Limiting similarity within a saltmarsh. *J Ecol*, 100, 210–221.

VI. Références

- Wilson, M.V. (2007). Measuring the components of competition along productivity gradients. *J Ecol*, 95, 301–308.
- Wingler, A. & Hennessy, D. (2016). Limitation of Grassland Productivity by Low Temperature and Seasonality of Growth. *Front Plant Sci*, 7.
- Wolkovich, E.M. & Cleland, E.E. (2011). The phenology of plant invasions: a community ecology perspective. *Front Ecol Environ*, 9, 287–294.
- Wrage, N., Strodthoff, J., Cuchillo, H.M., Isselstein, J. & Kayser, M. (2011). Phytodiversity of temperate permanent grasslands: ecosystem services for agriculture and livestock management for diversity conservation. *Biodivers Conserv*, 20, 3317–3339.
- Wright, J.S. (2002). Plant diversity in tropical forests: a review of mechanisms of species coexistence. *Oecologia*, 130, 1–14.
- Xi, N., Carrère, P. & Bloor, J.M.G. (2015). Plant community responses to precipitation and spatial pattern of nitrogen supply in an experimental grassland ecosystem. *Oecologia*, 178, 329–338.
- Yachi, A., Amara, M., Feddel, M., Bentahar, D., Bouhouchine, M. & Belkacemi, A. (2020). Influence de deux techniques culturales sur la croissance et le développement du Bersim (*Trifolium Alexandrinum*) en Algérie. *Fourrages*, 63–69.
- Yachi, S. & Loreau, M. (1999). Biodiversity and ecosystem productivity in a fluctuating environment: The insurance hypothesis. *PNAS*, 96, 1463–1468.
- Yan, W. & Hunt, L.A. (1999). An Equation for Modelling the Temperature Response of Plants using only the Cardinal Temperatures. *Ann Bot*, 84, 607–614.
- Young, A., Boyle, T. & Brown, T. (1996). The population genetic consequences of habitat fragmentation for plants. *Trends Ecol Evol*, 11, 413–418.
- Yukawa, J. (2000). Synchronization of gallers with host plant phenology. *Popul Ecol*, 42, 105–113.
- Zanardo, S., Harman, C.J., Troch, P.A., Rao, P.S.C. & Sivapalan, M. (2012). Intra-annual rainfall variability control on interannual variability of catchment water balance: A stochastic analysis. *Water Resour Res*, 48.
- Zeppel, M.J.B., Wilks, J.V. & Lewis, J.D. (2014). Impacts of extreme precipitation and seasonal changes in precipitation on plants. *Biogeosciences*, 11, 3083–3093.
- Zhao, Y., Peth, S., Wang, X.Y., Lin, H. & Horn, R. (2010). Controls of surface soil moisture spatial patterns and their temporal stability in a semi-arid steppe. *Hydrol Process*, 24, 2507–2519.
- Zobel, M., Moora, M. & Herben, T. (2010). Clonal mobility and its implications for spatio-temporal patterns of plant communities: what do we need to know next? *Oikos*, 119, 802–806.
- Zwicke, M., Picon-Cochard, C., Morvan-Bertrand, A., Prud'homme, M.-P. & Volaire, F. (2015). What functional strategies drive drought survival and recovery of perennial species from upland grassland? *Ann Bot*, 116, 1001–1015.

VII. ANNEXES

A. Annexe 1 : Matériel supplémentaire pour le chapitre 1

A.1. Mowing management

Table VII-1: Details of mowing fertilization.

	N units	P ₂ O ₅ units	K ₂ O units
Amendment 1	96	40	133
Amendment 2	72	20	67
Amendment 3	72	0	0
Total	240	60	200

A.2. Temporal trajectories

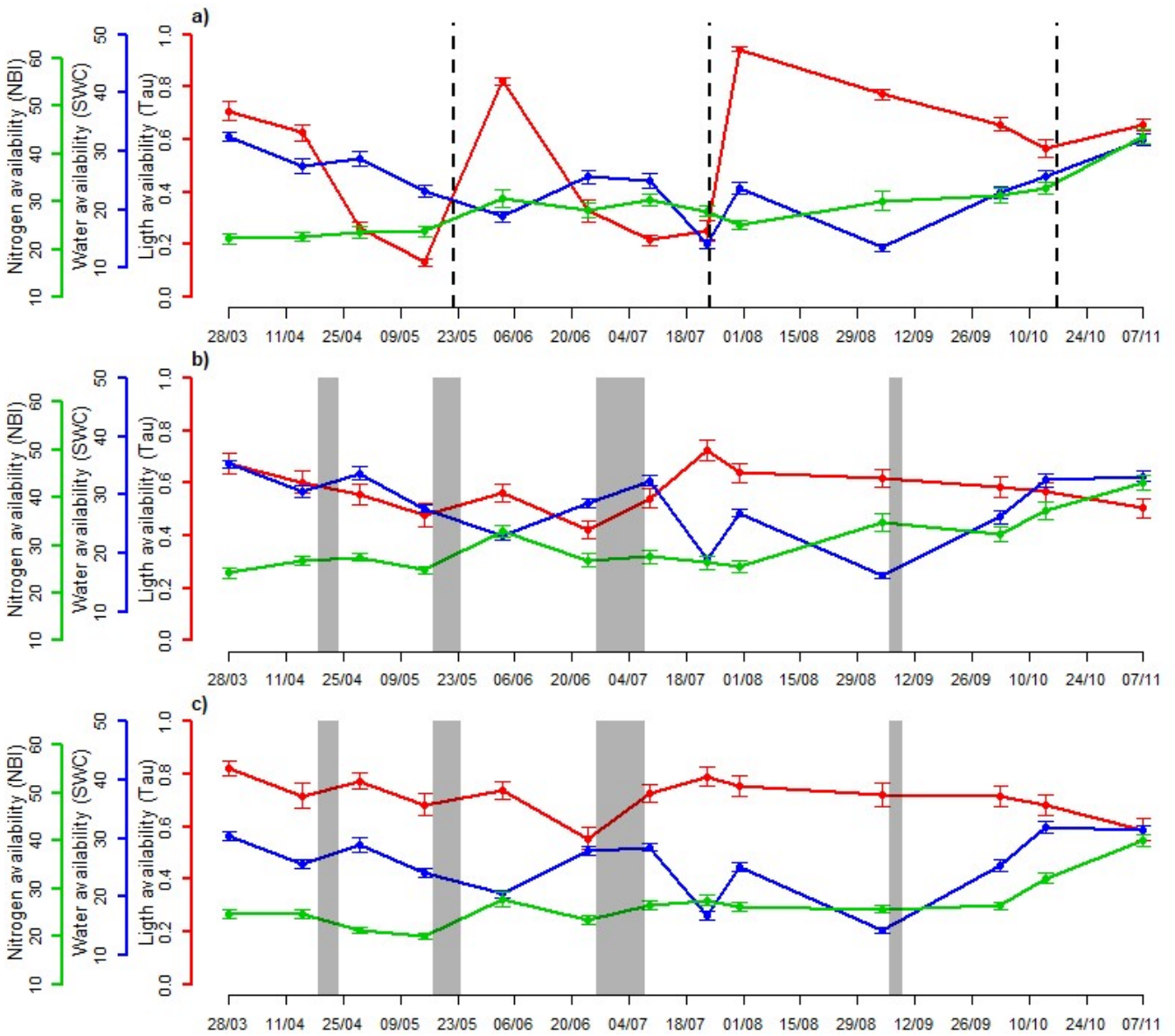
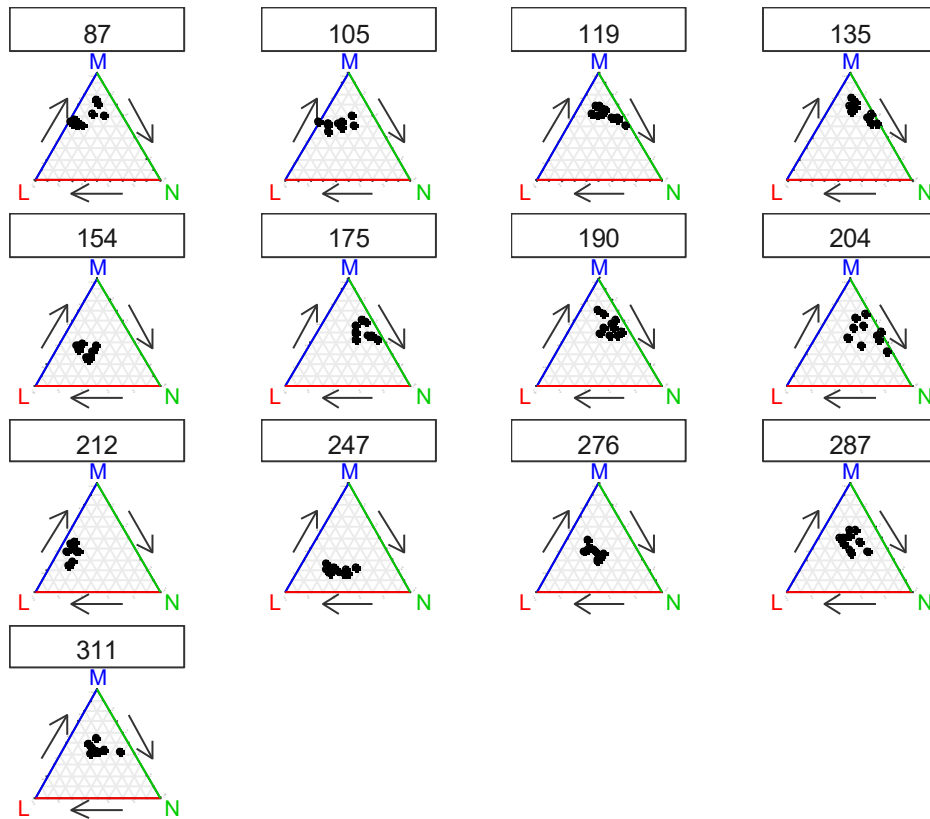


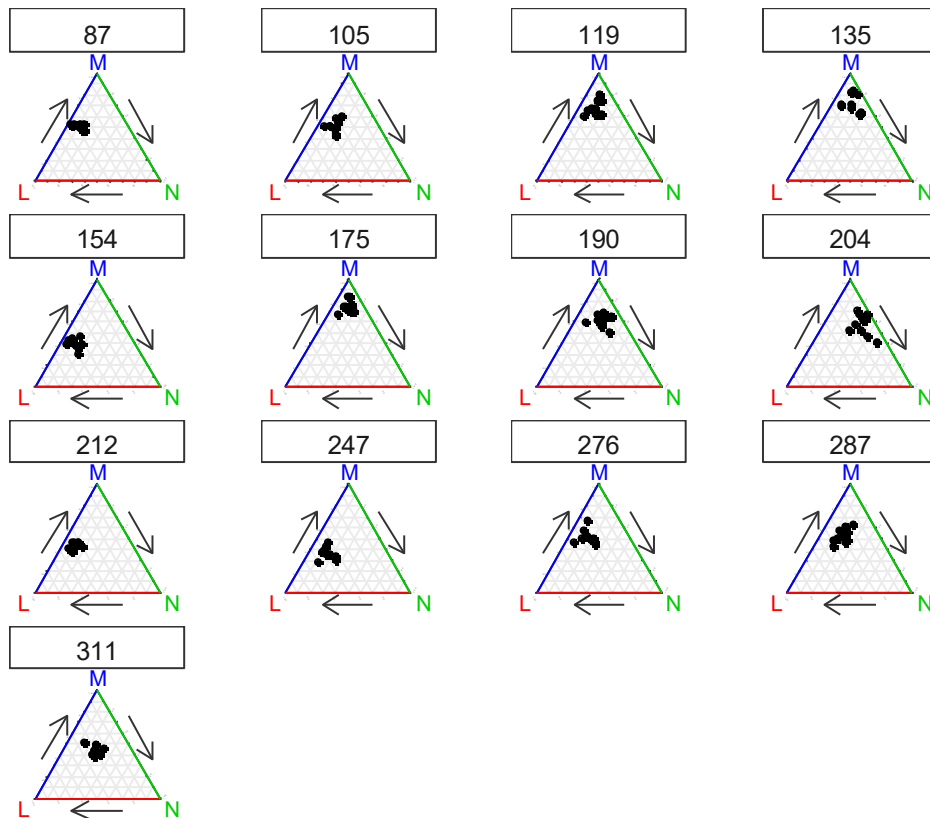
Figure VII-1: Temporal trajectories of resource availability: NBI (Nitrogen Balance Index), SWC (Soil Water Content) and Tau (light penetration coefficient) for the three treatments: a) mowing, b) grazing low and c) grazing high. Dashed lines are the cutting events and shaded rectangles are the grazing periods. Error bar is standard error.

A.3. Spatial dispersion

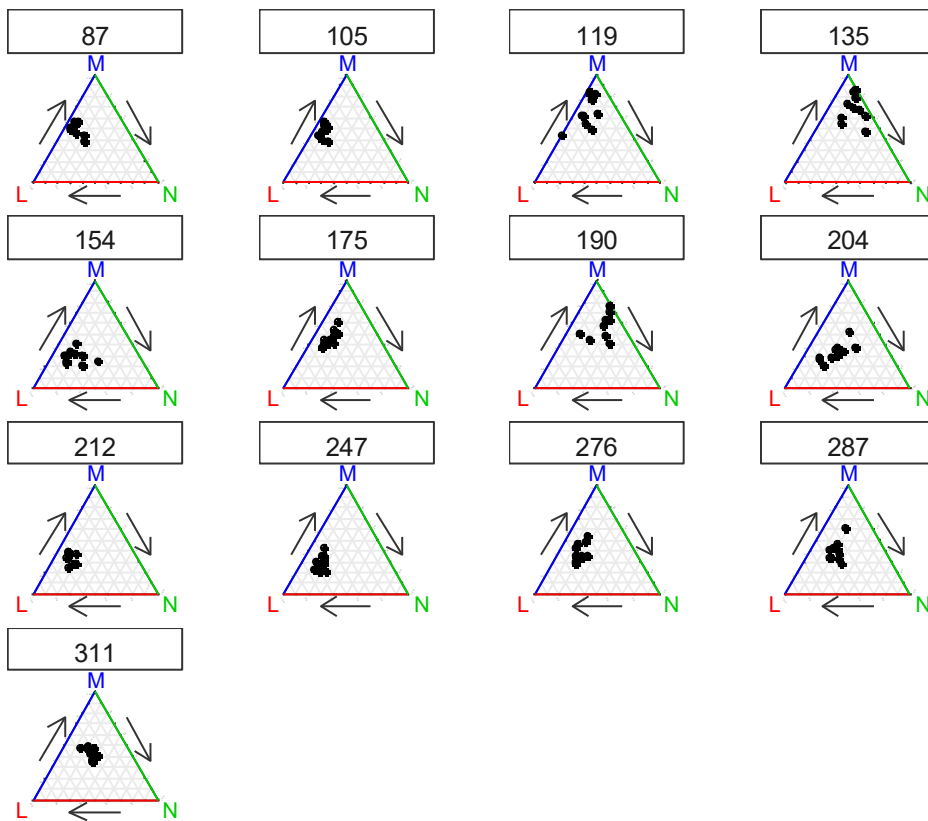
Mowing - Block 1



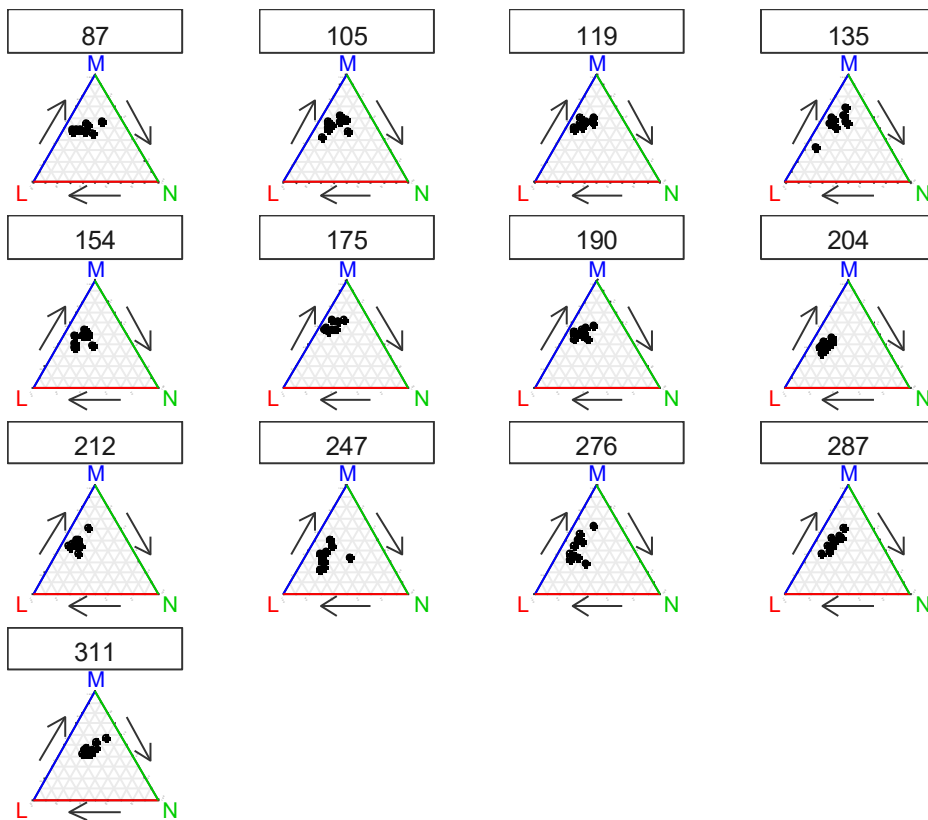
Mowing - Block 2



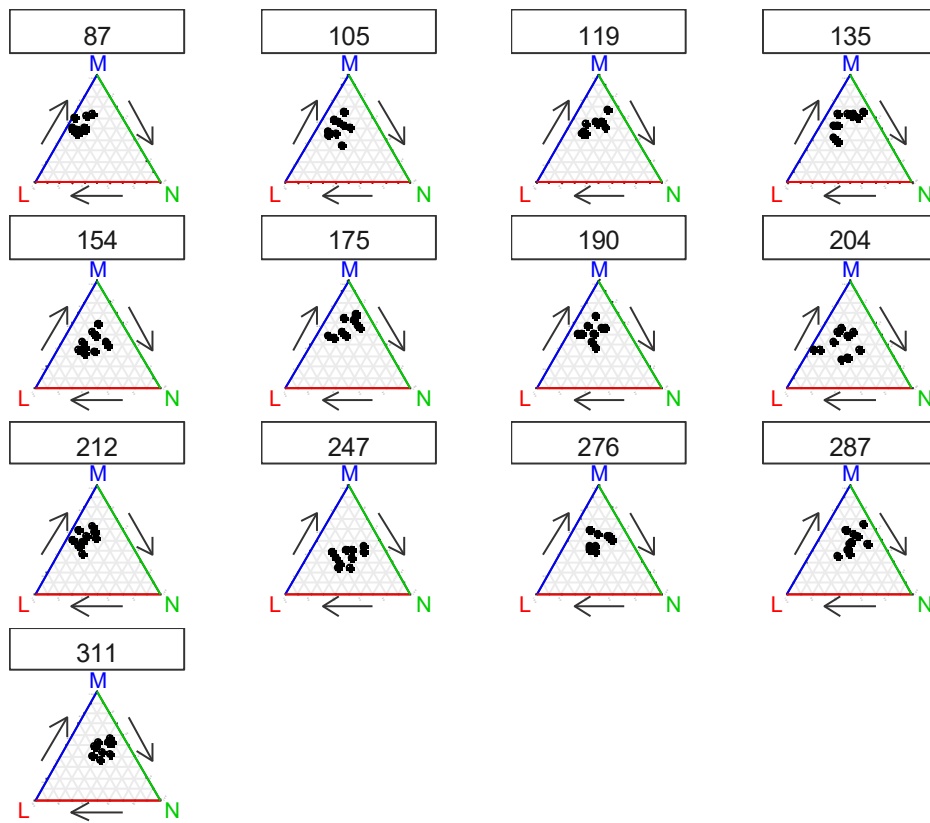
Mowing - Block 3



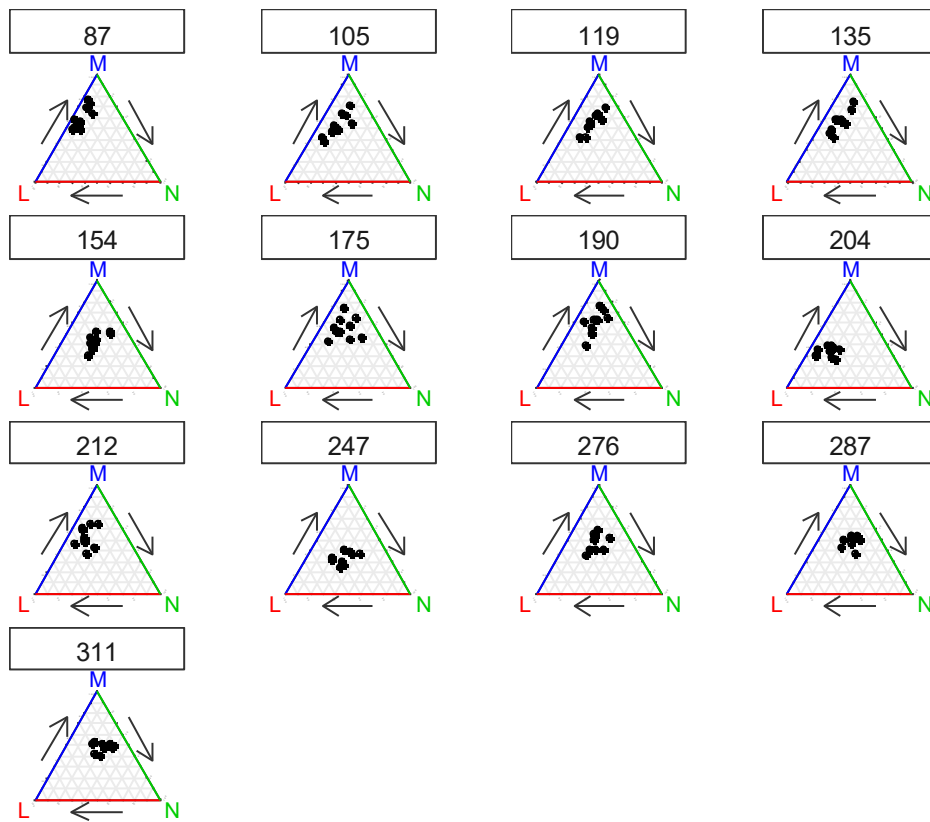
Grazing low - Block 1



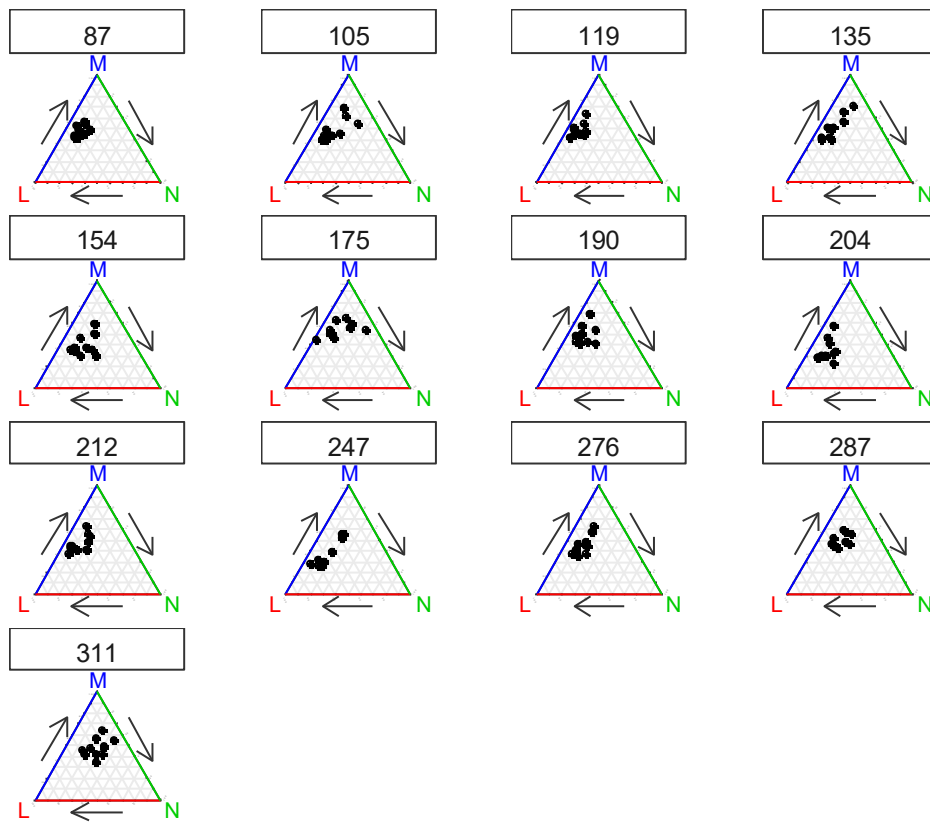
Grazing low - Block 2



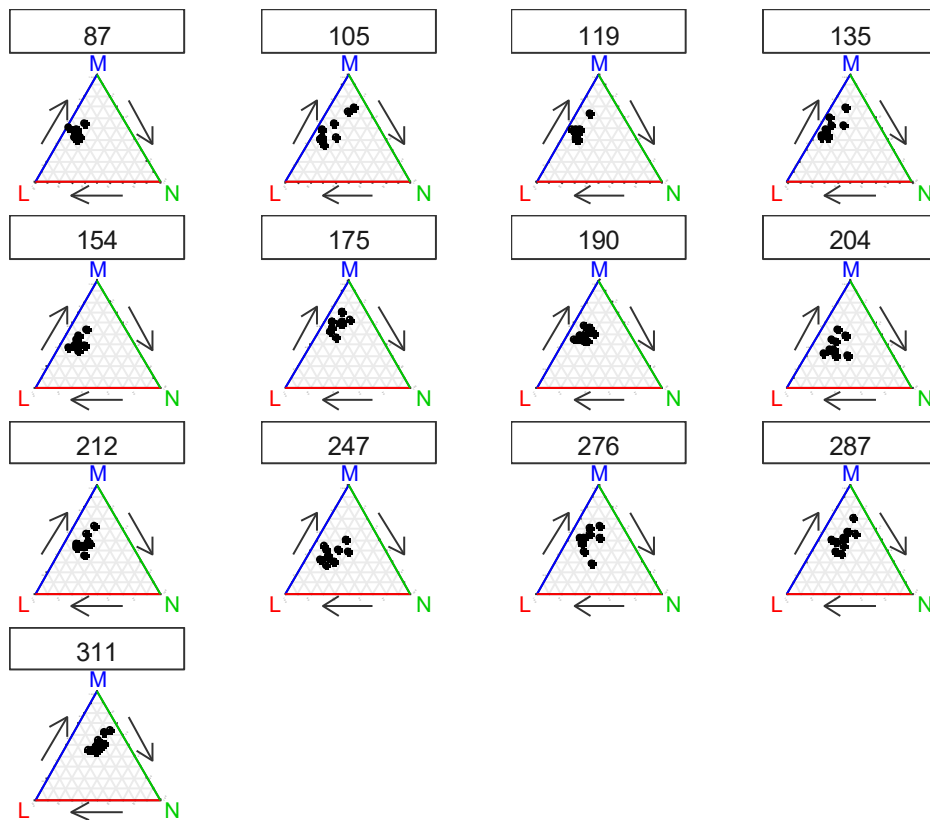
Grazing low - Block 3



Grazing high - Block 1



Grazing high - Block 2



Grazing high - Block 3

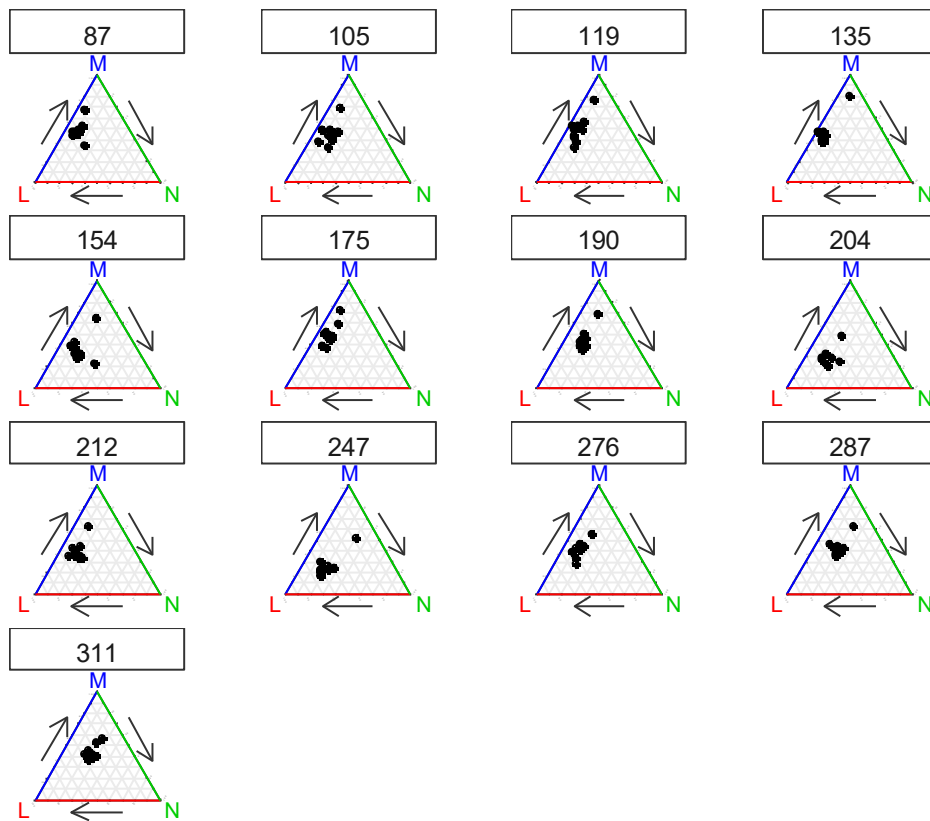
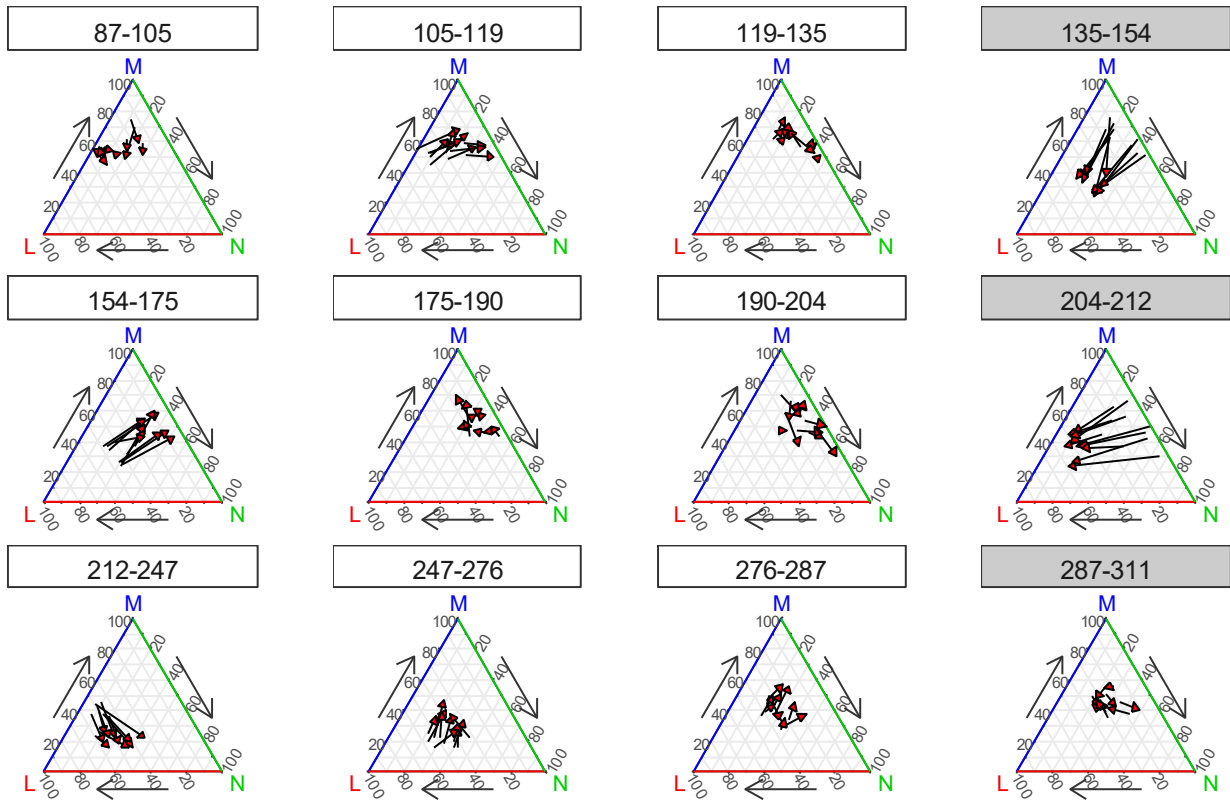


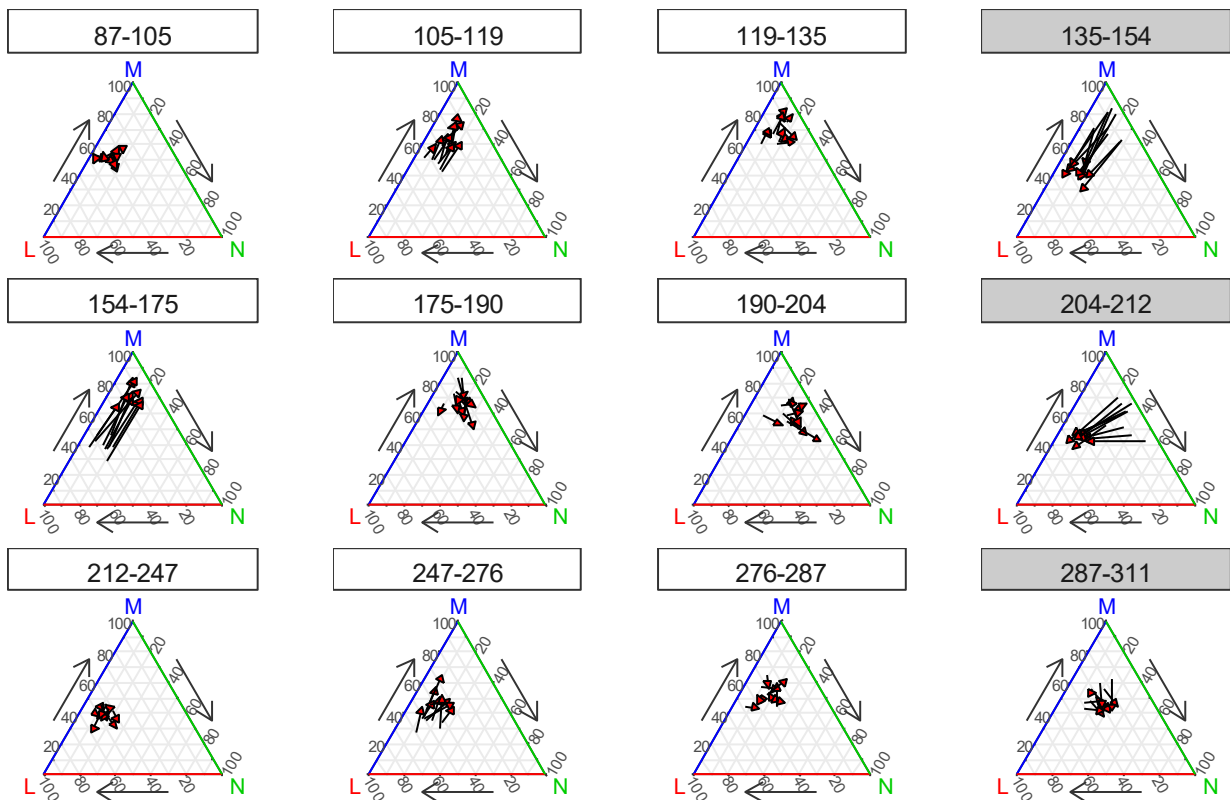
Figure VII-2: Spatial dispersion in triangular by date, each dot represents a plot in each paddock. Labels are the dates in DOY. L stands for light, M for moisture and N for nitrogen.

A.4. Vector field

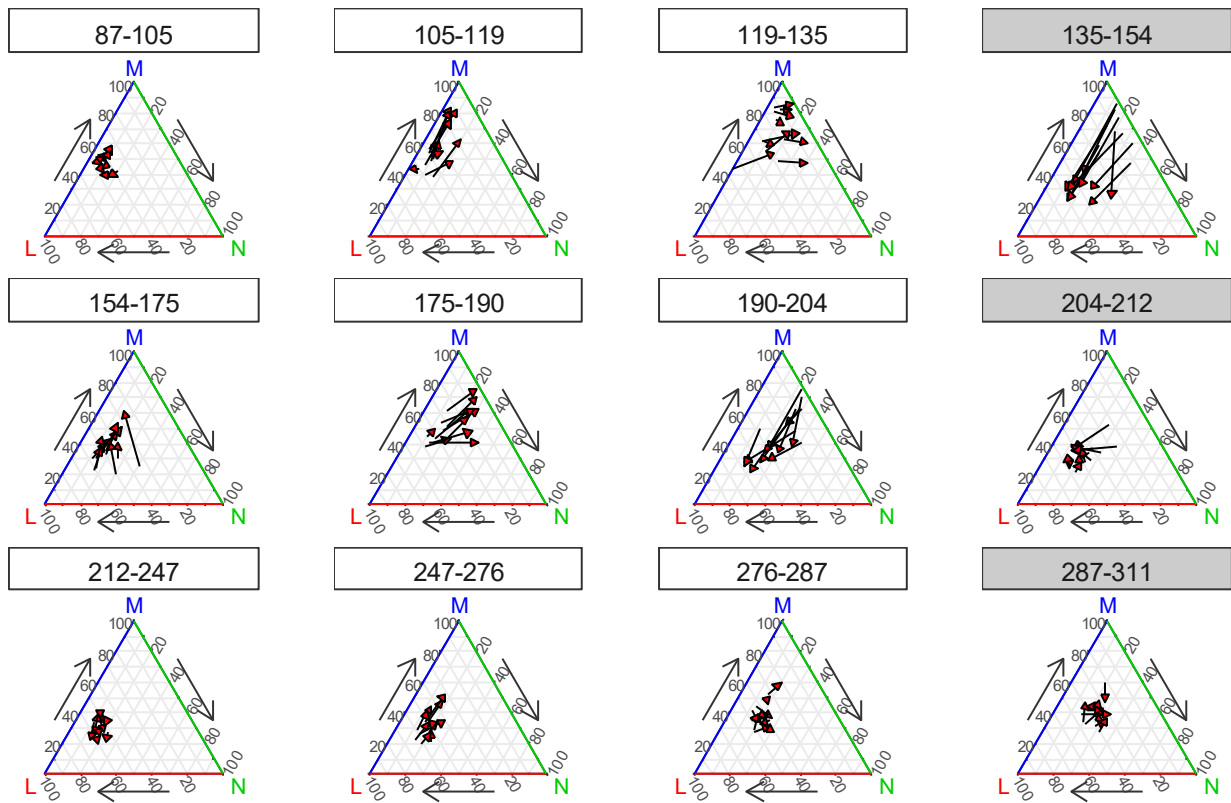
Mowing - Block 1



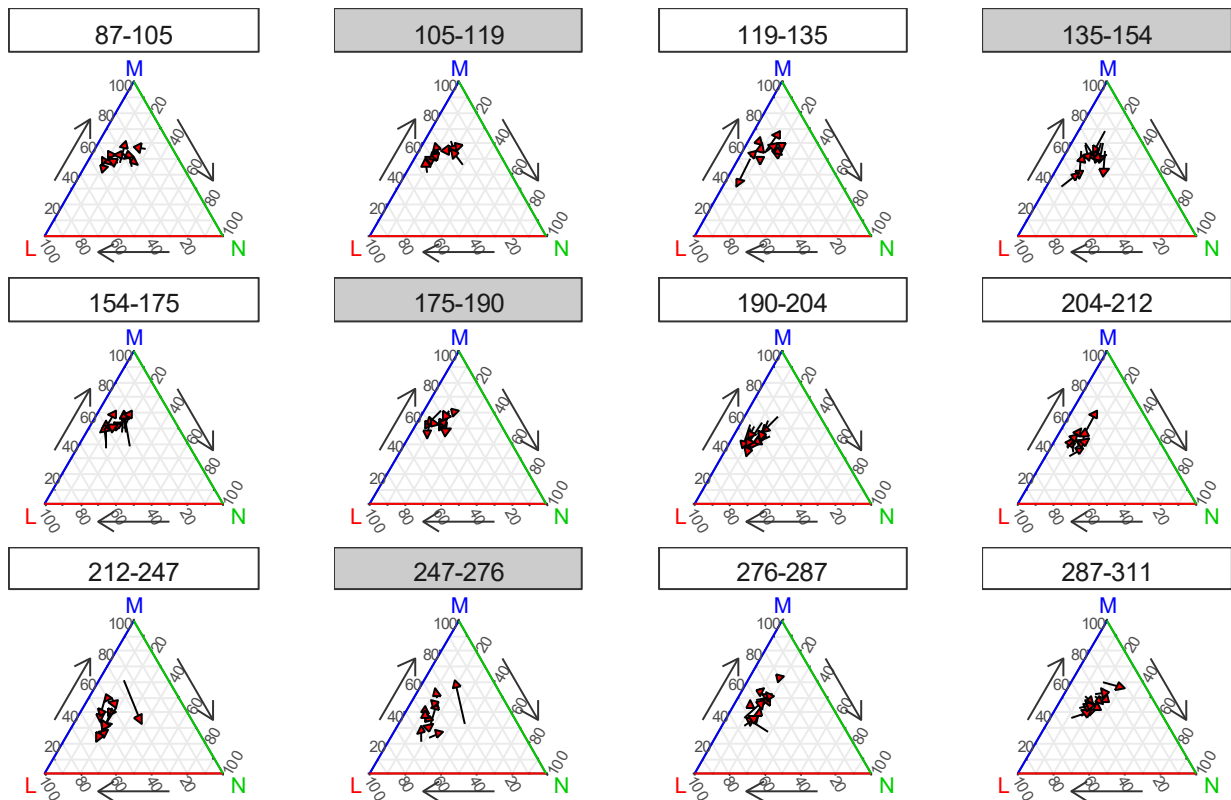
Mowing - Block 2



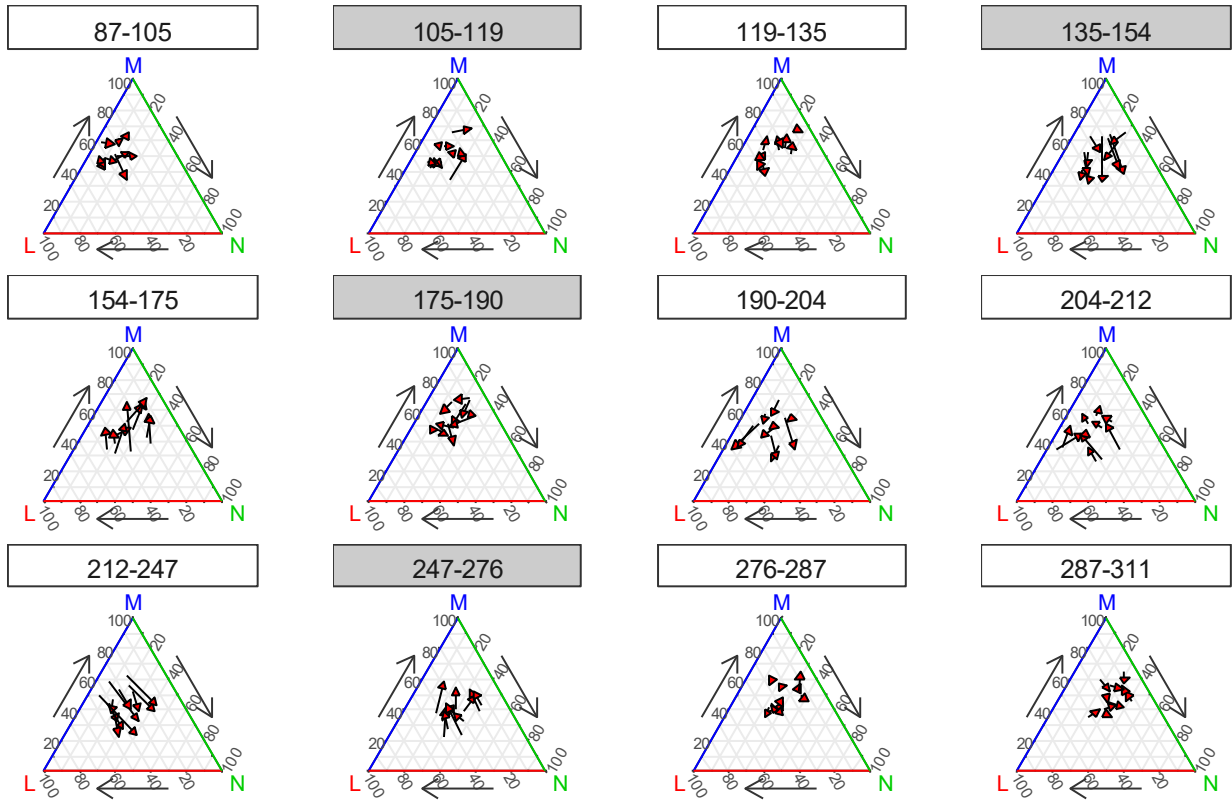
Mowing - Block 3



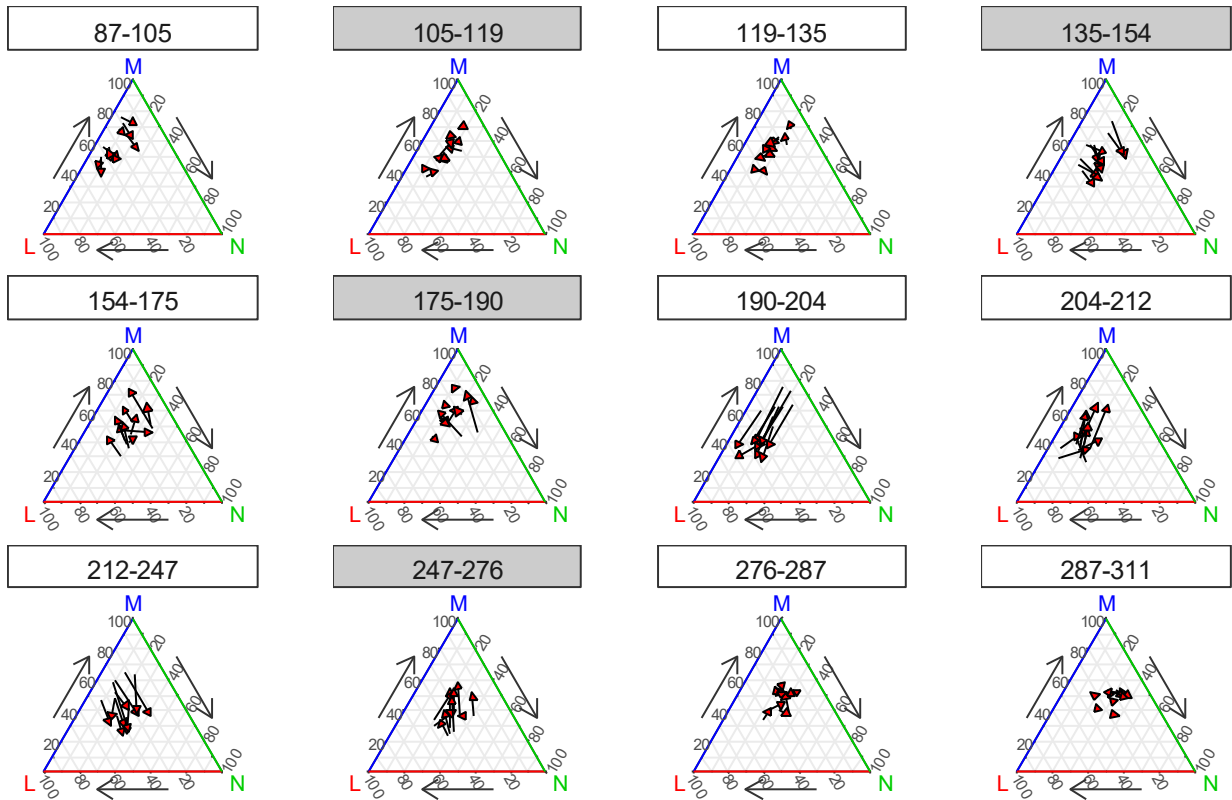
Grazing low - Block 1



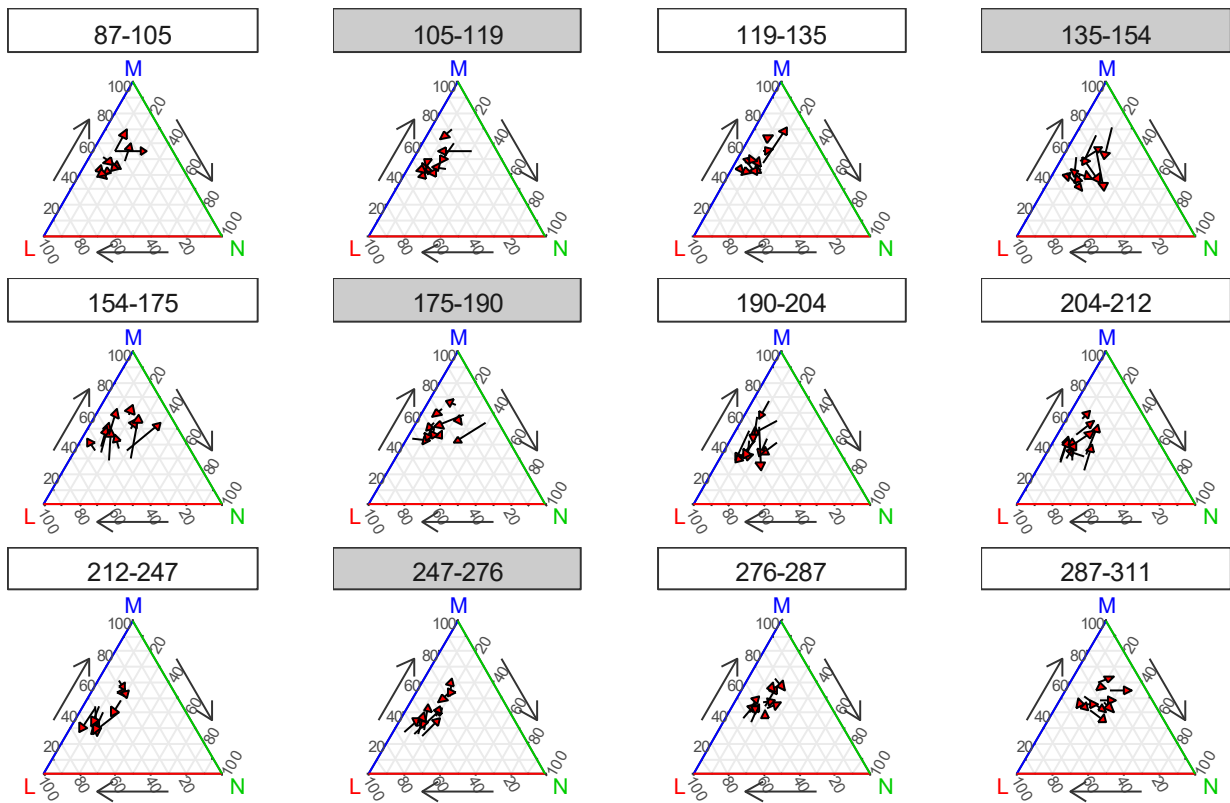
Grazing low - Block 2



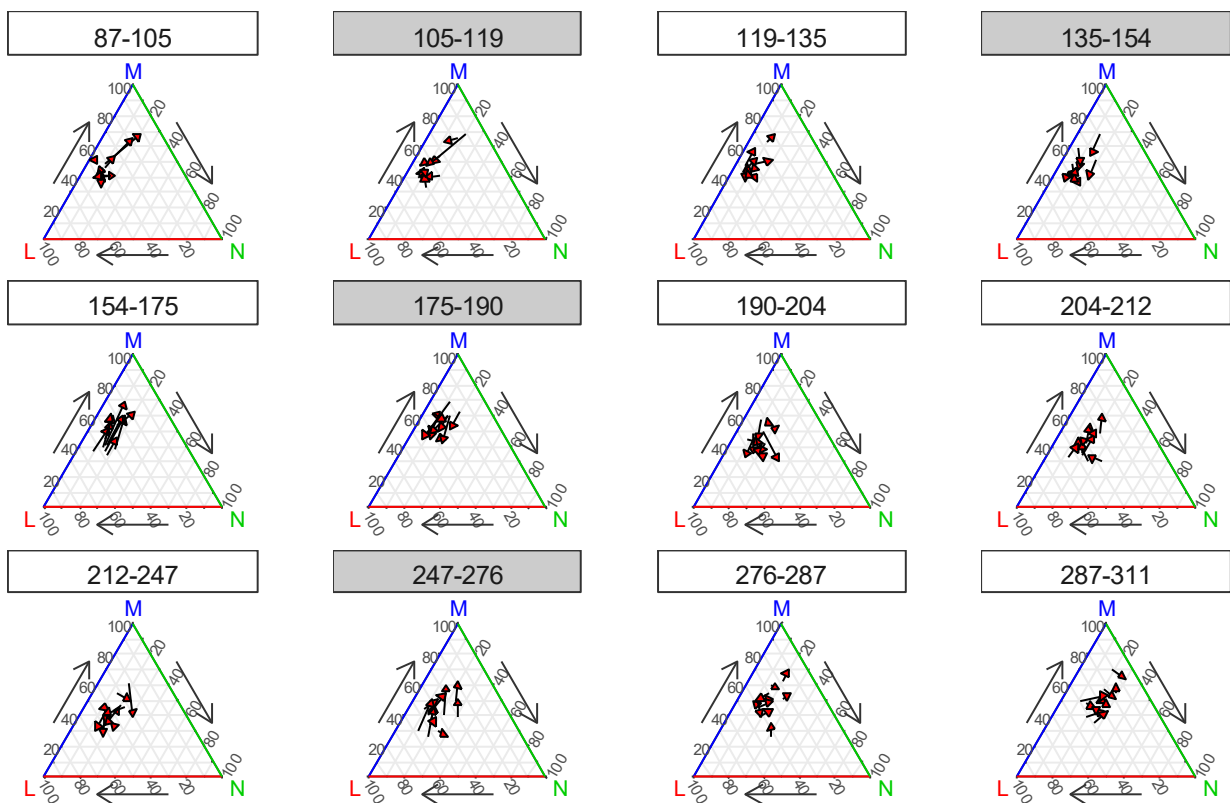
Grazing low - Block 3



Grazing high - Block 1



Grazing high - Block 2



Grazing high - Block 3

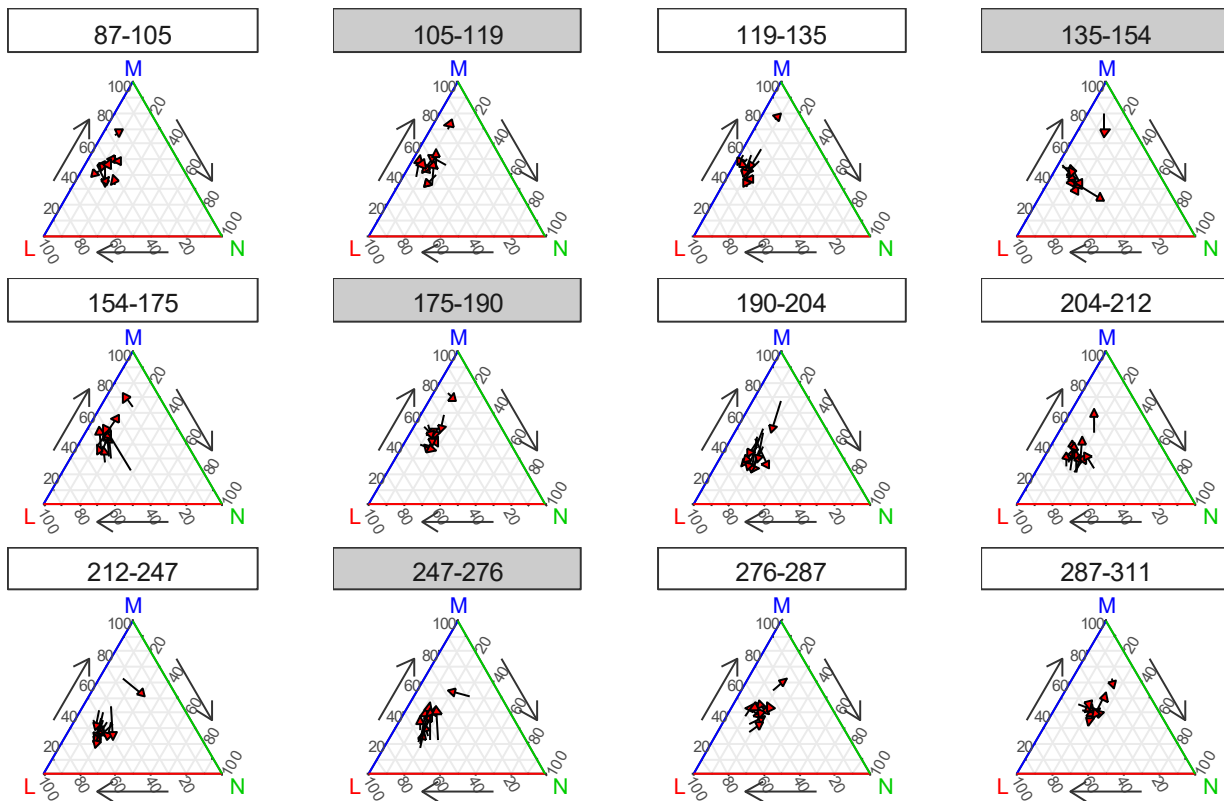
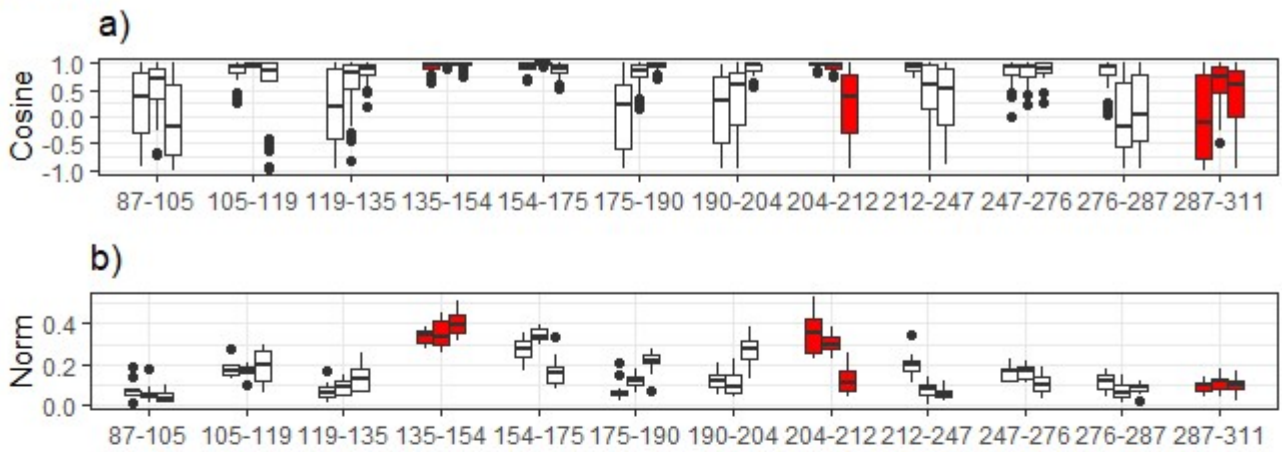
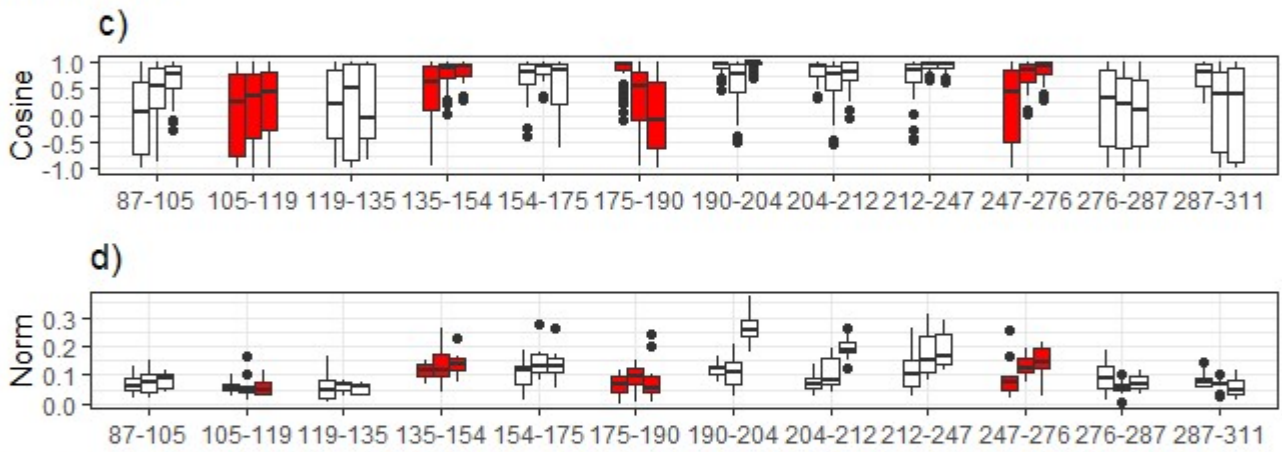


Figure VII-3: Vectors for each paddock, labels are the dates in DOY. Dates between which a management event occurred are in gray. L stands for light, M for moisture and N for nitrogen.

Mowing



Grazing low



Grazing high

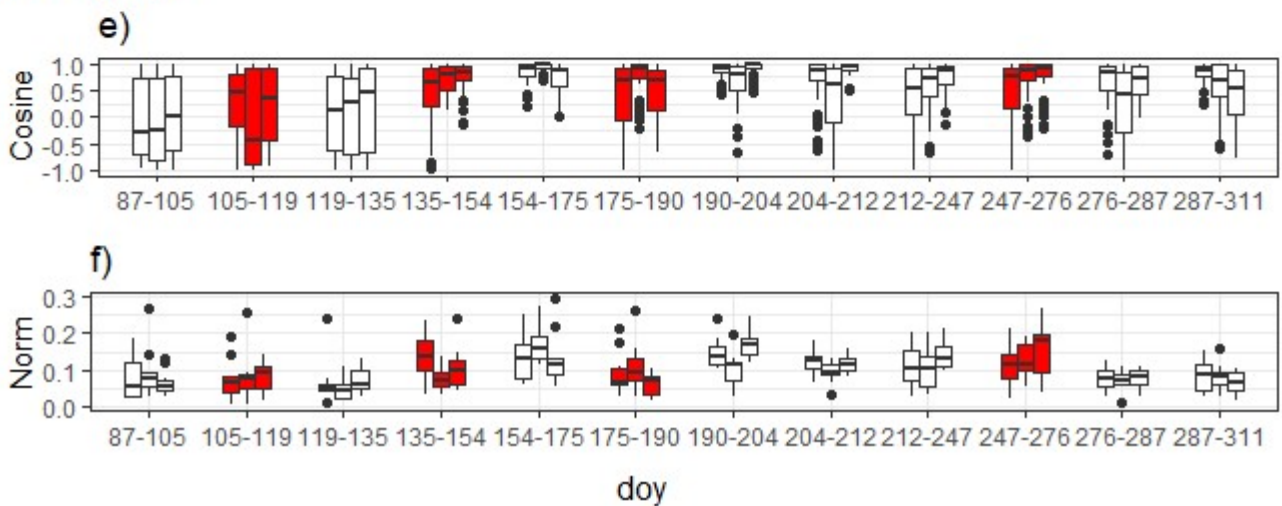


Figure VII-4: Norm and cosine of vectors between two consecutive dates for each plot. Dates between which a management event occurred are in red.

A.5. Management vs weather

Table VII-2: Correlations between meteorological and management variables.

	<i>herb use</i>	ΣT_{mean}	<i>P</i>	<i>P-ETP</i>	<i>GDD median</i>
<i>herb use</i>	1.00				
ΣT_{mean}	x < 0.15	1.00			
<i>P</i>	x < 0.16	0.23	1.00		
<i>P-ETP</i>	x < 0.06	-0.47	0.70	1.00	
<i>GDD median</i>	x < 0.21	0.41	0.32	0.25	1.00

VII. Annexes

Table VII-3: Results for the selected models for the difference in each environmental variable, significant values are in bold.

	I- Light limitation											
	a) Mowing R ² = 0.67				b) Grazing low R ² = 0.38				c) Grazing high R ² = 0.29			
	Estimate	Std. Error	t value	Pr(> t)	Estimate	Std. Error	t value	Pr(> t)	Estimate	Std. Error	t value	Pr(> t)
Mowing event	4.0E-01	1.6E-02	25.7	5.9E-83								
Dung deposition												
% herb use					1.5E-01	3.9E-02	3.7	2.6E-04	1.5E-01	3.3E-02	4.5	9.4E-06
Σ T _{mean}	-4.8E-04	6.2E-05	-7.8	6.1E-14	8.7E-05	1.0E-04	0.8	4.0E-01				
P-ETP	-3.3E-03	2.0E-04	-16.4	2.1E-45	-4.9E-03	3.9E-04	-12.4	1.5E-29	-3.7E-03	4.3E-04	-8.4	9.4E-16
GDD median	2.6E-05	8.3E-06	3.2	1.7E-03	3.8E-05	9.8E-06	3.9	1.2E-04	2.6E-06	5.1E-06	0.5	6.2E-01
P-ETP:GDD median					1.6E-06	1.5E-07	10.5	1.6E-22	1.1E-06	1.7E-07	6.7	9.1E-11
Σ T _{mean} :GDD median					-1.0E-07	4.6E-08	-2.2	3.0E-02				
	II- Water limitation											
	a) Mowing R ² = 0.63				b) Grazing low R ² = 0.53				c) Grazing high R ² = 0.49			
	Estimate	Std. Error	t value	Pr(> t)	Estimate	Std. Error	t value	Pr(> t)	Estimate	Std. Error	t value	Pr(> t)
Mowing event	-2.3E-01	1.7E-02	-14.2	1.7E-36								
Dung deposition												
% herb use									-1.9E-01	3.2E-02	-5.8	1.1E-08
Σ T _{mean}	3.2E-04	5.7E-05	5.6	4.6E-08					1.3E-04	4.5E-05	2.9	4.3E-03
P-ETP	8.0E-03	6.0E-04	13.3	4.3E-33	8.0E-03	4.3E-04	18.8	3.1E-55	7.2E-03	4.3E-04	16.6	2.3E-46
GDD median	-3.8E-05	8.0E-06	-4.7	3.3E-06	-2.6E-05	4.9E-06	-5.3	2.2E-07	-3.6E-05	6.3E-06	-5.7	2.8E-08
P-ETP:GDD median	-2.2E-06	2.4E-07	-8.9	3.6E-17	-2.8E-06	1.7E-07	-16.5	1.2E-45	-2.4E-06	1.6E-07	-14.9	3.5E-39
Σ T _{mean} :GDD median												

VII. Annexes

	III- Nutrient limitation											
	a) Mowing R ² = 0.35				b) Grazing low R ² = 0.21				c) Grazing high R ² = 0.26			
	Estimate	Std. Error	t value	Pr(> t)	Estimate	Std. Error	t value	Pr(> t)	Estimate	Std. Error	t value	Pr(> t)
Mowing event	-1.7E-01	1.4E-02	-11.9	1.1E-27								
Dung deposition												
% herb use					-9.1E-02	4.2E-02	-2.2	3.0E-02				
Σ T _{mean}	1.7E-04	4.8E-05	3.5	4.9E-04	-1.1E-04	1.1E-04	-1.0	3.1E-01	-6.5E-05	3.2E-05	-2.1	4.1E-02
P-ETP	-4.5E-03	5.1E-04	-8.9	3.8E-17	-3.4E-03	4.2E-04	-8.1	1.2E-14	-3.3E-03	3.1E-04	-10.6	3.8E-23
GDD median	1.1E-05	6.8E-06	1.6	1.1E-01	-2.2E-06	1.0E-05	-0.2	8.3E-01	2.7E-05	4.4E-06	6.1	3.0E-09
P-ETP:GDD median	2.1E-06	2.1E-07	10.2	1.4E-21	1.3E-06	1.6E-07	7.9	3.0E-14	1.3E-06	1.2E-07	10.6	4.7E-23
Σ T _{mean} :GDD median					8.1E-08	4.9E-08	1.7	9.8E-02				

B. Annexe 2 : Matériel supplémentaire pour le chapitre 2

B.1. Determination of plot emplacement

We distributed 10 plots (50 x 50 cm) within each paddock according to two objectives. First, we avoided any sampling bias due to size variations between the paddocks (Güler *et al.* 2016). Therefore, we distributed plots within areas of 350 m², which corresponds to the smallest paddock size. We further applied a 1 meter buffer within these areas to avoid any edge effect. Second, we distributed plots (Figure III-1b) to best capture the spatial heterogeneity of vegetation structure. We assessed for each paddock the spatial autocorrelation pattern of a remotely-sensed vegetation index (the modified simple ratio: MSR) (Chen 1996) retrieved from 2018 multispectral UAV (unmanned aerial vehicle) images. We then used a space-filling algorithm to distribute the 10 plots in a way that their paired-distances exceed the range of the MSR spatial autocorrelation (Johnson *et al.* 1990). Doing so, we ensured not sampling twice the same vegetation patch and optimally assessed the spatial variability of vegetation structures.

B.2. Quantify nitrogen availability

We used a non-destructive method to quantify nitrogen availability through measurement on leaf pigment concentration (Force-A Dualex® 4 Scientific, Houston, TX, USA). We tested the accuracy of this method with measurements in two types of cutting treatment: with or without fertilization (264 kgN.ha⁻¹, 33 kgP.ha⁻¹ and 189 kgK.ha⁻¹). Each treatment was replicated in three paddocks. We sampled four plots in each paddock at three dates. Ten representative individuals of each plot were collected. In the laboratory, for each individual, the last emerged leaf was cut and rehydrated for 48h at 4°C in a test tube filled with water. Three measures by leaf were made using the chlorophyll-meter Dualex to assess the nitrogen status NBI (Nitrogen Balance Index) calculated from the concentration of three pigments: chlorophyll, flavonols and anthocyanins. Each individual was dried and weighted to obtain its aboveground biomass; the N concentration of each individual was further ground to analyse its N concentration then determined by the Dumas method.

We compared the NBI between treatments with paddock and date as random effects and found that NBI is significantly higher in fertilized treatment (lme, $p < 0.001$). This difference was also found at the species level ($p < 0.001$) (Figure VII-5).

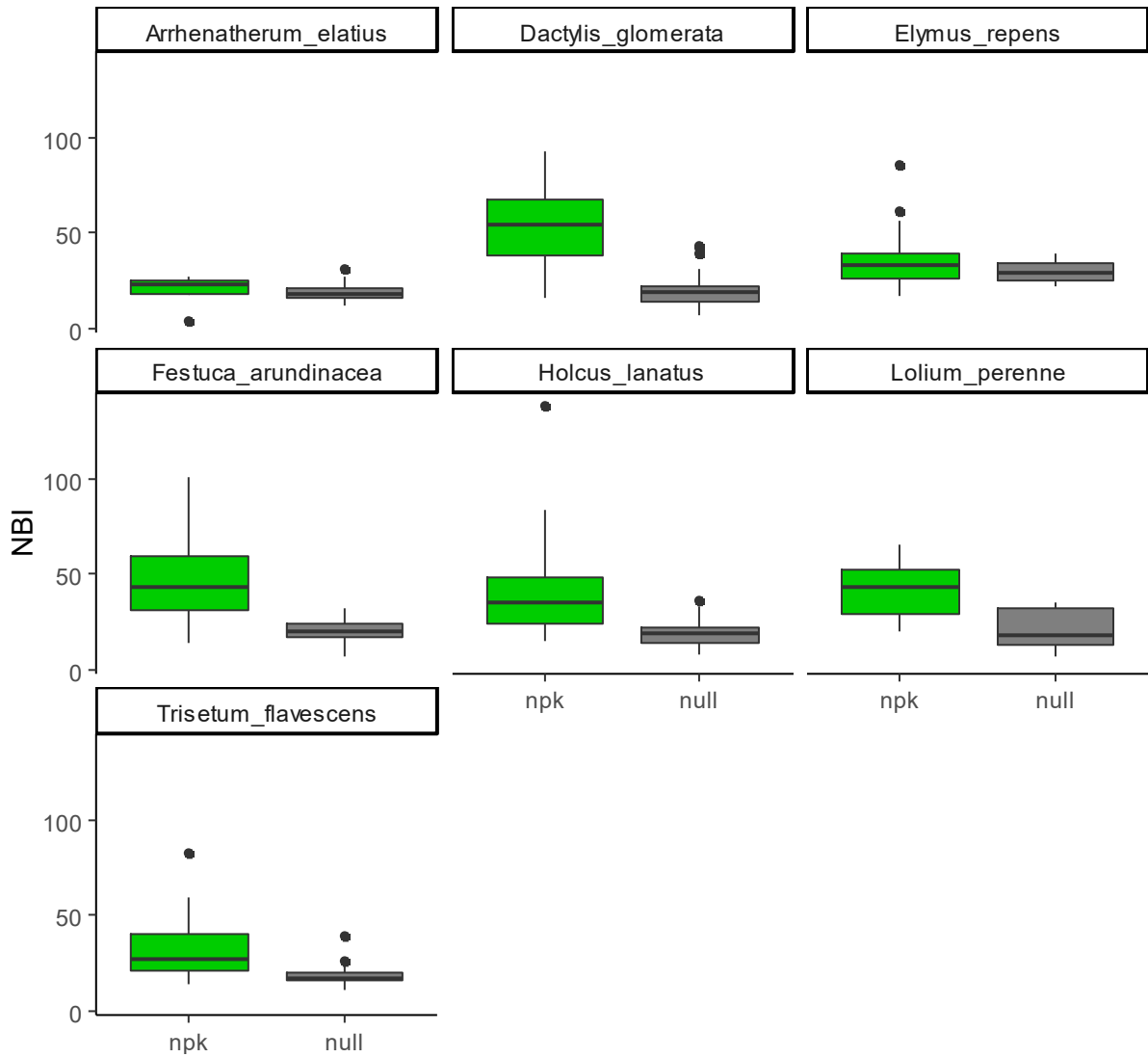


Figure VII-5: NBI (Nitrogen Balance Index) for the two mowing treatment: npk, with NPK fertilization, null, without fertilization. The difference is significant (lme, $p < 0.001$).

We then tested if a change in community composition affects the difference of NBI between the treatments ($\Delta \text{NBI} = \text{NBI in npk treatment} - \text{NBI in null treatment}$). We made 100 000 random selection of 10 individuals in each treatment and calculate ΔNBI and Sorensen index. Even if the relationship between ΔNBI and Sorensen index was significant ($p < 0.001$), the poor goodness-of-fit ($r = 0.07$) means that the difference in the measurements of nitrogen availability is weakly affected by the community composition (Figure VII-6).

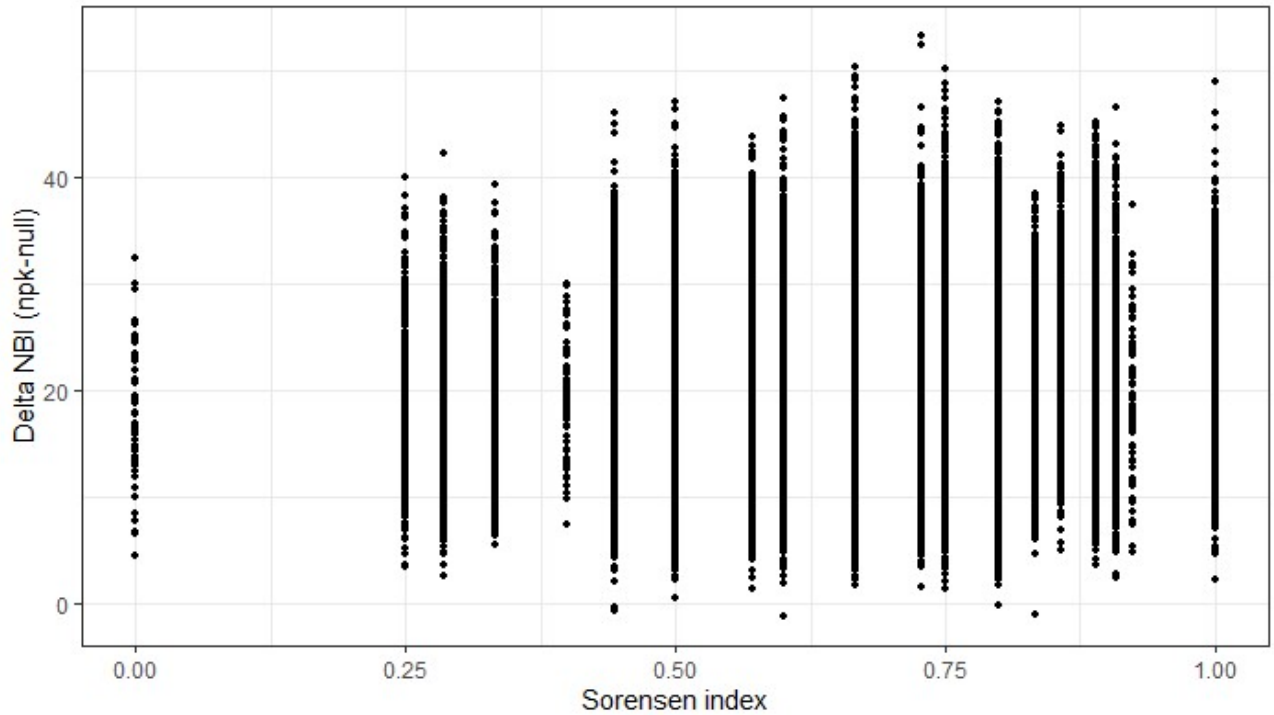


Figure VII-6: Relation between the difference in NBI (Nitrogen Balance Index) between the fertilized (npk) and the unfertilized (null) treatments and the Sorensen index.

We then tested the relationship between a well-known index of N limitation (NNI) and the NBI, both averaged by plot. The NNI (Nitrogen Nutrition Index, Lemaire & Gastal 1997; Lemaire 2012) appears to be a relevant index to quantify nitrogen deficit. Indeed, NNI has been tested in various situations: in drought (Lemaire & Denoix 1987), with different soil structure (Gede-Wibawa 1992) and in different sites (Meynard 1985).

For computing the NNI, we calibrated the relation between leaf N concentration and dry biomass for each species (Eq. 1 Lemaire & Gastal 1997; Lemaire 2012) using data from the fertilized treatment. As we assumed that this treatment is not N-limited this relationship (Eq. 1) depicts the expected N leaf saturation for a given stage of plant development (N_c in %).

$$N_c = aW^{-b} \quad (\text{Eq. 1})$$

Where W is the dry belowground biomass ($\text{t}\cdot\text{ha}^{-1}$).

We then calculated the NNI (Nitrogen Nutrition Index) for each individual following Eq. 2.

$$\text{NNI} = \frac{N_{\text{cur}}}{N_c} \quad (\text{Eq. 2})$$

With N_{cur} the current leaf concentration in nitrogen (%) in the unfertilized treatment.

We compared the NNI and NBI aggregated at the plot level (*i.e.* community level in our study). We found a positive linear relationship ($p < 0.001$) (Figure VII-7), indicating that N limitation (low NNI) is translated into a low NBI. The goodness-of-fit was $R^2 = 0.50$. These results confirm the adequacy of community aggregated NBI for estimating N limitation in multispecies vegetation covers.

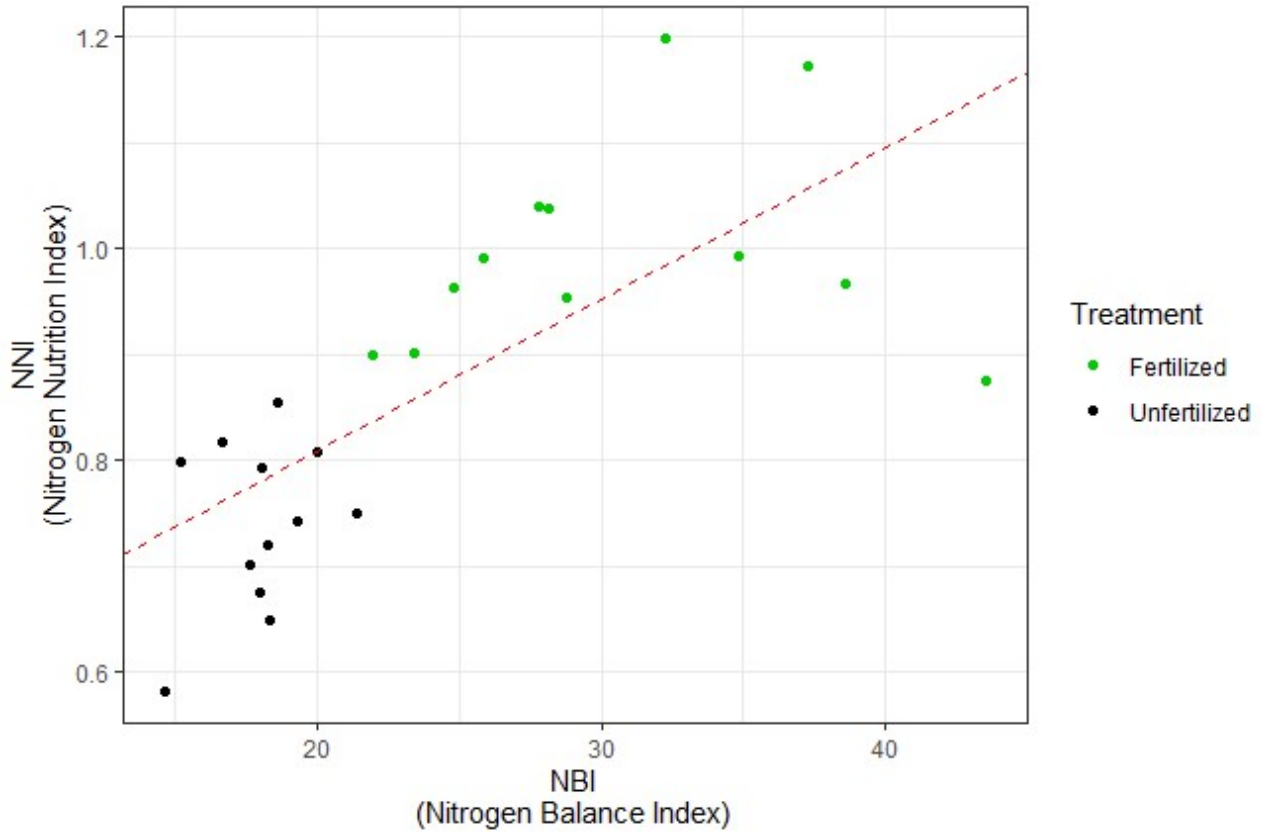


Figure VII-7: Relation between the NNI (Nitrogen Nutrition Index) and the NBI (Nitrogen Balance Index) between the fertilized (green) and the unfertilized (black) treatments.

B.3. Traits measurements

Traits were measured in 2017 for the most frequent species of each paddock, *i.e.* accounting at least for 85% of the cumulated species relative frequencies (Table VII-4). During the growing season, this percentage may vary because traits measurements were not available for all species at the site. To maximize information, we aggregated traits measurements by species at the site level. Therefore, we used traits data for 21 species (instead of 13-14 at the treatment level) which represents most of the community functional traits during the growing season ($96.4 \pm 6.9\%$).

Table VII-4: Species number and total individuals per treatment and block used for SLA (Specific Leaf Area) measurements.

	Mowing			Grazing			Average
	Block 1	Block 2	Block 3	Block 1	Block 2	Block 3	
Species number	6	8	10	8	9	11	8.7 ± 1.7
Total individuals	61	80	109	89	121	110	95 ± 22

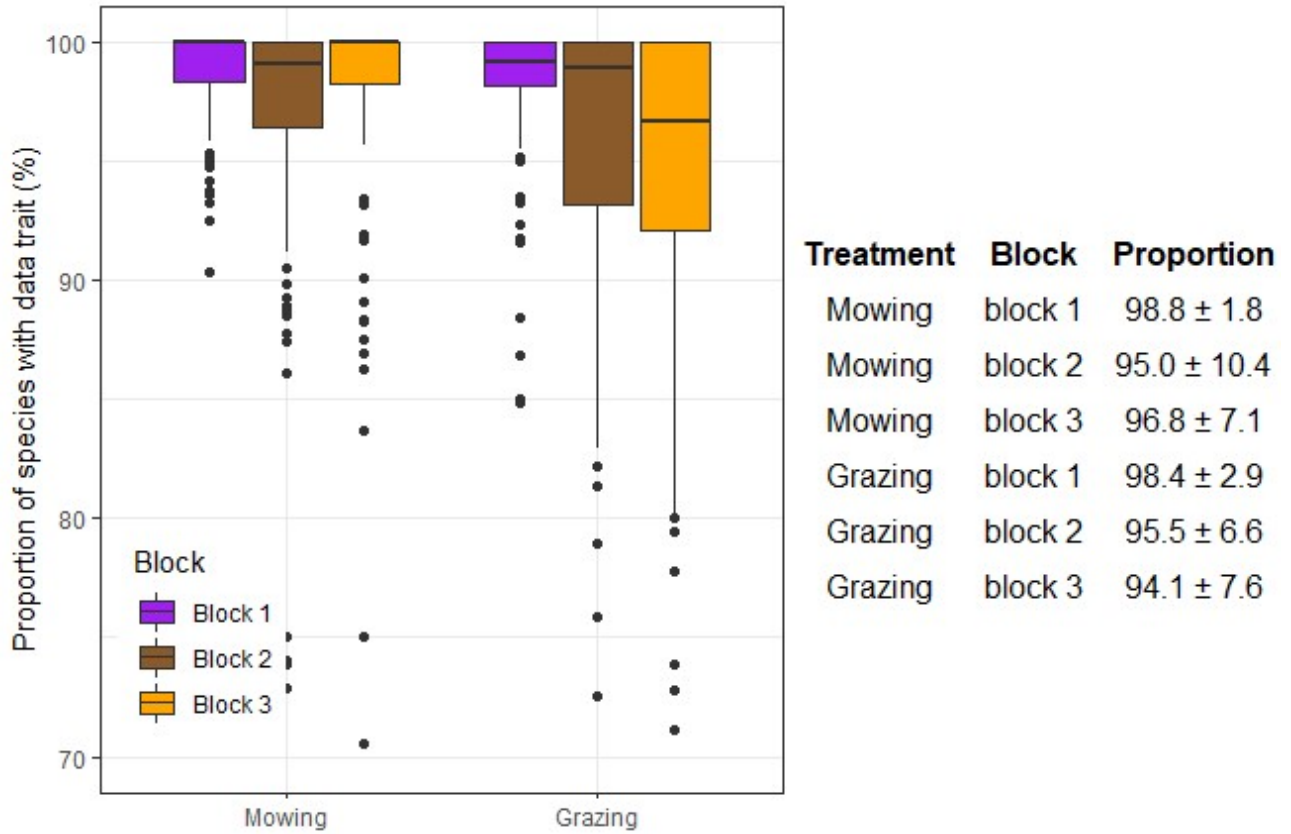


Figure VII-8: Proportion of species with trait data for each treatment and each block.

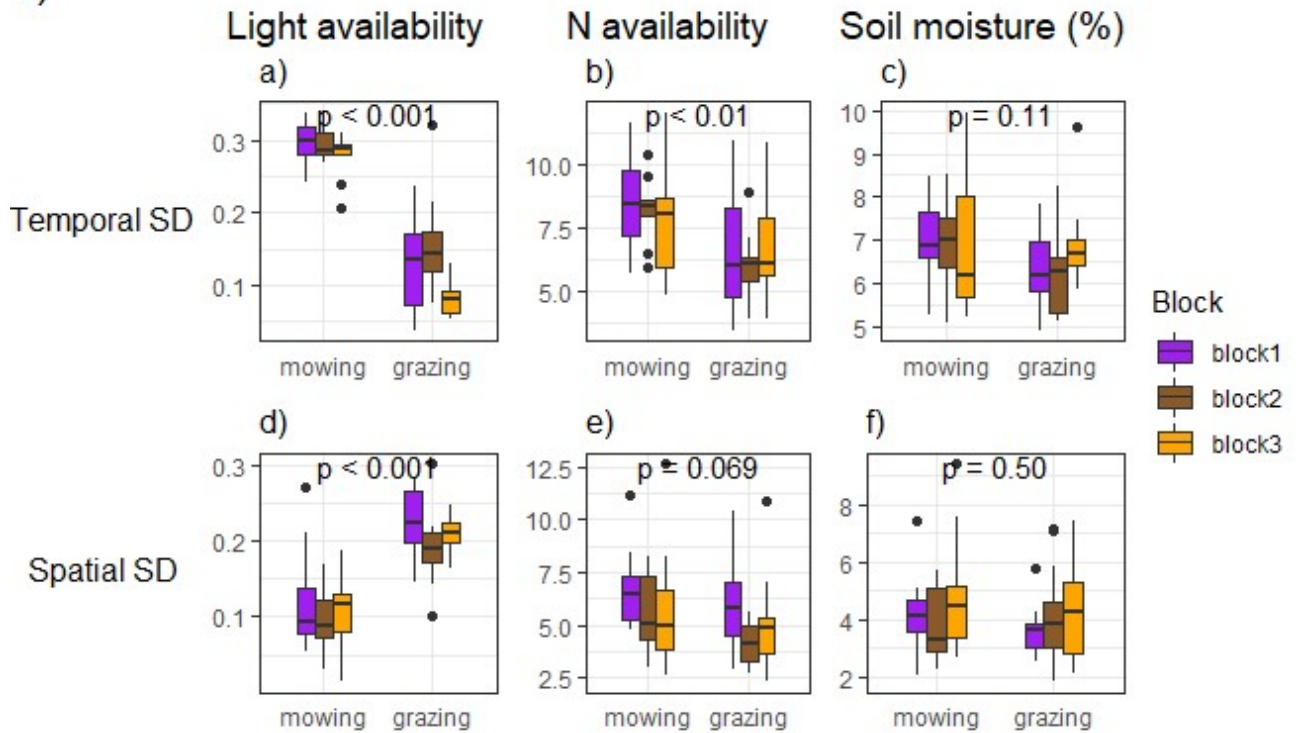
B.4. Environment variability

We monitored three environmental variables at the plot scale: light, water and nitrogen. These variables are both relevant for plant growth and potentially heterogeneous spatially and temporally. The light availability was estimated by measuring PAR (Photosynthetically Active Radiation) above and below the canopy to calculate the light penetration through the vegetation (Tau). Three measures of Tau were made by plot/date and then averaged.

Nitrogen availability was assessed with a rapid and cheap method based on estimation of leaf pigment concentration. Ten plant individuals were randomly sampled right outside each plot. This resulted in a representative sampling of species frequencies within the plots. In the laboratory, the last fully expanded leaf was collected for each individual plant and rehydrated for 48h at 4°C in a test tube filled with water. Three measures per leaf were made using the chlorophyll-meter Dualex (Force-A

Dualex® 4 Scientific, Houston, TX, USA) to assess the nitrogen status NBI (Nitrogen Balance Index) calculated from the concentration of chlorophyll, flavonols and anthocyanins.

A)



B)

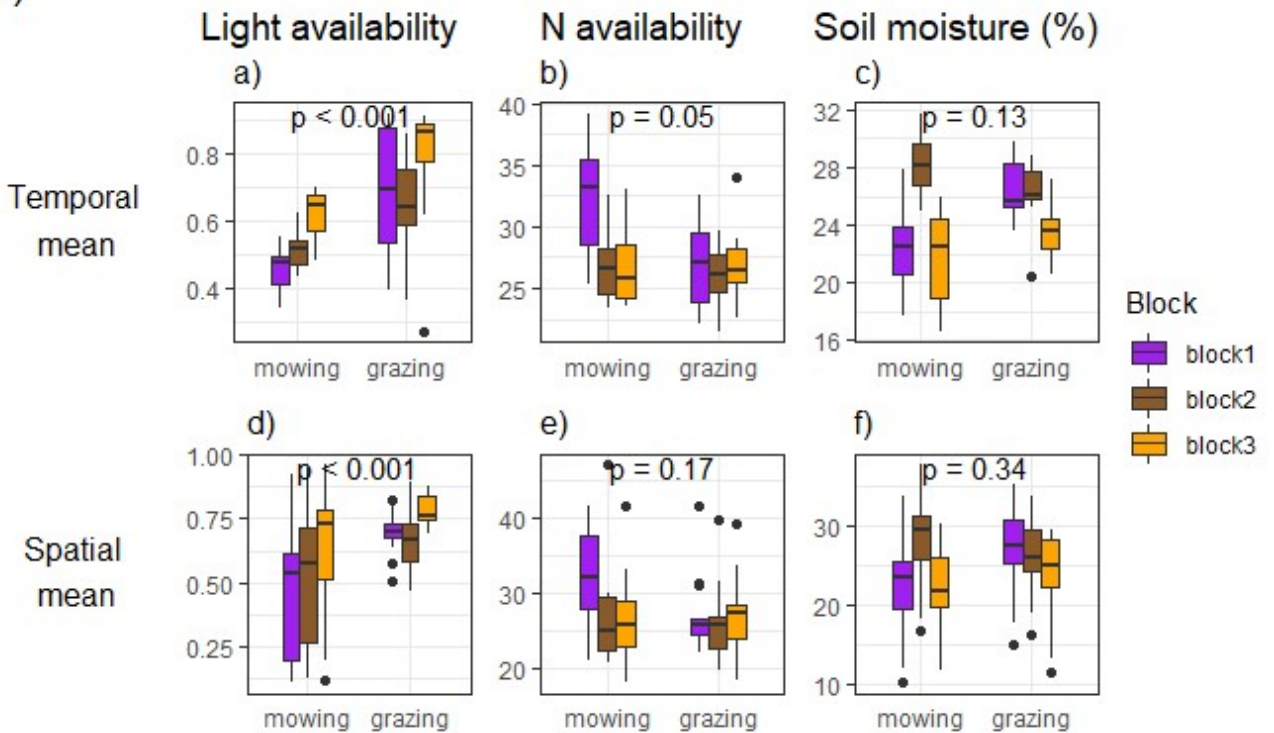


Figure VII-9: A) Standard deviation and B) mean for the three environmental variables (light availability, N availability and soil moisture) in time (panels a-c) and space (panels d-f).

B.5. Functional β -diversity partitioning

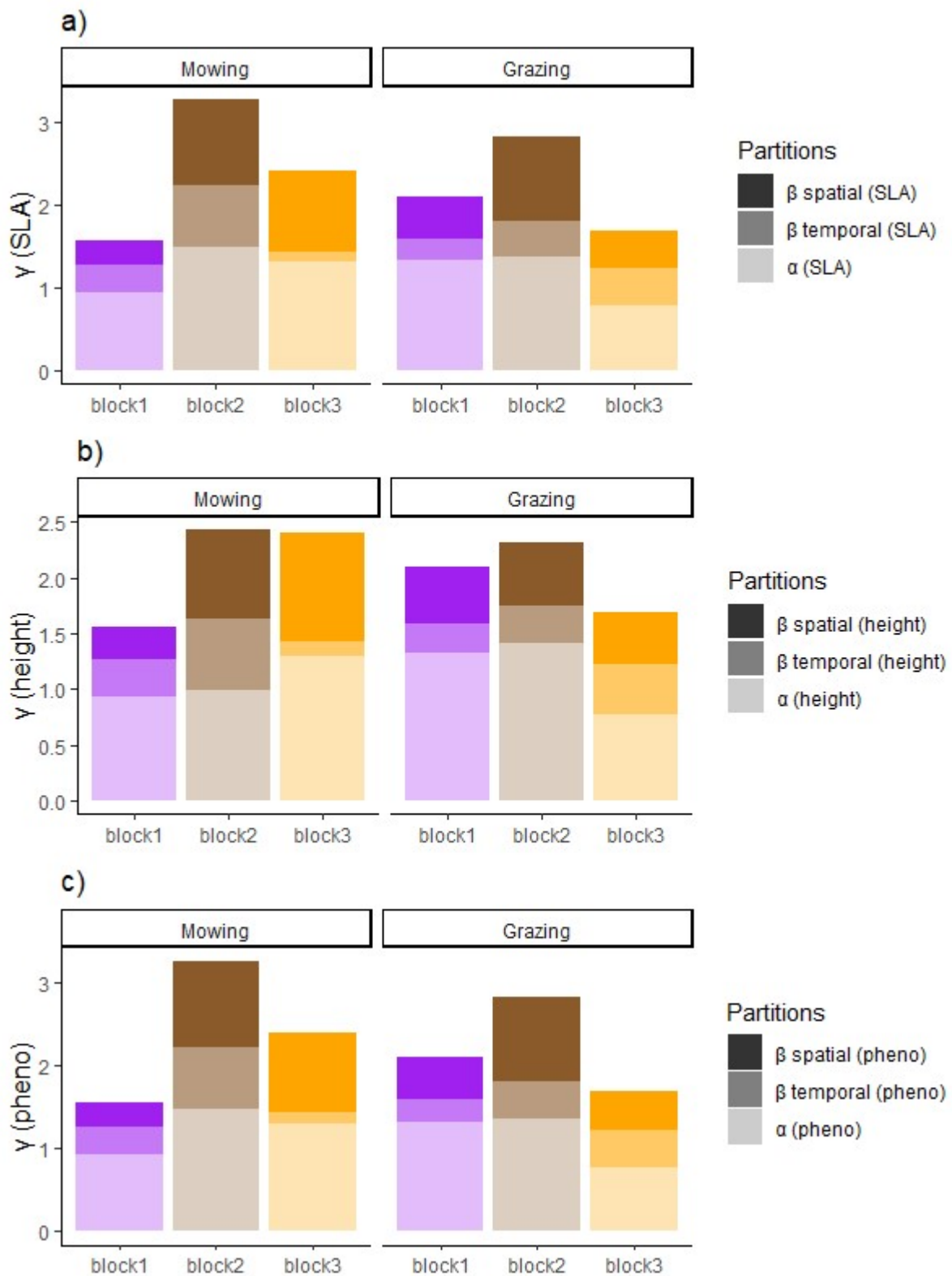


Figure VII-10: Functional β -diversity partitioning (Rao index) within paddocks: a) SLA, b) height, c) phenology.

B.6. Results for path analyses

Table VII-5: Estimated coefficients and p-value (Benjamini-Hochberg correction, significant values are in bold) of the path analyses for each block and each treatment.

Path	Mowing						Grazing					
	Block 1		Block 2		Block 3		Block 1		Block 2		Block 3	
	Est	P-value	Est	P-value	Est	P-value	Est	P-value	Est	P-value	Est	P-value
β tax												
$\beta \sim \langle J \rangle$	-0.19	0.002	-0.01	0.043	-0.12	0.023	-0.04	0.032	-0.09	0.034	-0.10	0.025
$\beta \sim \Delta S$	0.13	0.005	0.11	0.002	0.08	0.025	0.00	0.048	0.01	0.048	0.07	0.030
$\beta \sim \Delta t$	0.02	0.036	0.08	0.005	0.04	0.034	-0.02	0.030	-0.02	0.043	0.09	0.018
$\beta \sim \Delta x$	0.40	0.007	0.49	0.007	0.45	0.002	0.35	0.002	0.37	0.002	0.25	0.002
$\beta \sim \Delta M$	0.01	0.043	0.00	0.041	0.00	0.050	0.05	0.018	0.03	0.027	-0.02	0.039
$\beta \sim \Delta SWC$	-0.07	0.030	0.01	0.036	0.05	0.036	-0.01	0.045	0.08	0.023	0.02	0.043
$\beta \sim \Delta \tau$	-0.01	0.045	0.00	0.048	0.03	0.039	0.24	0.005	0.17	0.005	0.41	0.005
$\beta \sim \Delta NBI$	-0.04	0.041	-0.04	0.034	0.01	0.048	0.02	0.041	0.08	0.025	0.00	0.050
$\Delta S \sim \Delta J$	0.10	0.032	0.12	0.027	0.21	0.005	0.10	0.023	0.00	0.050	0.13	0.023
$\Delta J \sim \Delta t$	-0.14	0.009	-0.14	0.009	-0.13	0.007	-0.02	0.039	0.02	0.039	0.09	0.016
$\Delta J \sim \Delta x$	0.00	0.050	0.00	0.050	0.03	0.032	0.01	0.036	0.02	0.030	0.03	0.020
$\Delta J \sim \Delta M$	0.22	0.011	0.19	0.011	0.22	0.009	0.08	0.007	0.02	0.036	-0.01	0.048
$\Delta M \sim \Delta t$	0.61	0.014	0.61	0.014	0.61	0.011	0.56	0.009	0.56	0.007	0.56	0.007
$\Delta SWC \sim \Delta t$	0.01	0.048	0.01	0.039	-0.03	0.043	0.05	0.025	0.13	0.009	-0.04	0.034
$\Delta SWC \sim \Delta x$	0.05	0.016	0.00	0.045	0.03	0.027	0.00	0.043	0.02	0.032	0.02	0.032
$\Delta SWC \sim \Delta M$	0.13	0.018	0.08	0.016	0.14	0.014	0.04	0.020	-0.01	0.045	0.11	0.009
$\Delta \tau \sim \Delta t$	-0.10	0.020	-0.14	0.018	-0.12	0.016	0.00	0.050	0.11	0.018	-0.01	0.045
$\Delta \tau \sim \Delta x$	0.01	0.034	-0.02	0.032	0.00	0.045	0.21	0.011	0.12	0.011	0.14	0.011
$\Delta \tau \sim \Delta M$	0.22	0.023	0.21	0.020	0.18	0.018	0.02	0.034	0.01	0.041	0.03	0.036
$\Delta NBI \sim \Delta t$	0.18	0.025	0.26	0.023	0.29	0.020	0.16	0.014	0.43	0.014	0.29	0.014
$\Delta NBI \sim \Delta x$	0.06	0.027	0.04	0.025	0.03	0.030	0.05	0.016	0.03	0.020	0.02	0.027
$\Delta NBI \sim \Delta M$	0.02	0.039	0.03	0.030	0.02	0.041	-0.03	0.027	-0.11	0.016	-0.01	0.041
β SLA												
$\beta \sim \langle J \rangle$	-0.18	0.002	-0.01	0.045	-0.11	0.023	-0.06	0.027	-0.08	0.036	-0.12	0.020
$\beta \sim \Delta S$	0.09	0.027	0.12	0.002	0.08	0.025	0.01	0.045	0.00	0.048	0.05	0.036
$\beta \sim \Delta t$	0.03	0.034	0.06	0.027	0.02	0.036	-0.02	0.032	-0.01	0.045	0.07	0.018
$\beta \sim \Delta x$	0.39	0.005	0.46	0.005	0.45	0.002	0.33	0.002	0.36	0.002	0.24	0.002
$\beta \sim \Delta M$	0.01	0.043	0.01	0.034	0.01	0.045	0.06	0.018	0.03	0.027	-0.01	0.041
$\beta \sim \Delta SWC$	-0.07	0.030	0.00	0.048	0.05	0.034	-0.01	0.048	0.07	0.023	0.02	0.043
$\beta \sim \Delta \tau$	-0.01	0.045	0.01	0.041	0.03	0.039	0.25	0.005	0.17	0.005	0.42	0.005
$\beta \sim \Delta NBI$	-0.04	0.036	-0.02	0.039	0.01	0.048	0.02	0.041	0.09	0.025	0.00	0.050
$\Delta S \sim \Delta J$	0.10	0.032	0.12	0.025	0.21	0.005	0.10	0.023	0.00	0.050	0.13	0.025
$\Delta J \sim \Delta t$	-0.14	0.007	-0.14	0.007	-0.13	0.007	-0.02	0.039	0.02	0.039	0.09	0.016
$\Delta J \sim \Delta x$	0.00	0.050	0.00	0.050	0.03	0.032	0.01	0.036	0.02	0.030	0.03	0.023
$\Delta J \sim \Delta M$	0.22	0.009	0.19	0.009	0.22	0.009	0.08	0.007	0.02	0.034	-0.01	0.048
$\Delta M \sim \Delta t$	0.61	0.011	0.61	0.011	0.61	0.011	0.56	0.009	0.56	0.007	0.56	0.007
$\Delta SWC \sim \Delta t$	0.01	0.048	0.01	0.036	-0.03	0.043	0.05	0.025	0.13	0.009	-0.04	0.032
$\Delta SWC \sim \Delta x$	0.05	0.014	0.00	0.043	0.03	0.027	0.00	0.043	0.02	0.032	0.02	0.030
$\Delta SWC \sim \Delta M$	0.13	0.016	0.08	0.014	0.14	0.014	0.04	0.020	-0.01	0.043	0.11	0.009

VII. Annexes

$\Delta\text{Tau} \sim \Delta t$	-0.10 0.018	-0.14 0.016	-0.12 0.016	0.00 0.050	0.11 0.018	-0.01 0.045
$\Delta\text{Tau} \sim \Delta x$	0.01 0.039	-0.02 0.032	0.00 0.050	0.21 0.011	0.12 0.011	0.14 0.011
$\Delta\text{Tau} \sim \Delta M$	0.22 0.020	0.21 0.018	0.18 0.018	0.02 0.034	0.01 0.041	0.03 0.034
$\Delta\text{NBI} \sim \Delta t$	0.18 0.023	0.26 0.020	0.29 0.020	0.16 0.014	0.43 0.014	0.29 0.014
$\Delta\text{NBI} \sim \Delta x$	0.06 0.025	0.04 0.023	0.03 0.030	0.05 0.016	0.03 0.020	0.02 0.027
$\Delta\text{NBI} \sim \Delta M$	0.02 0.041	0.03 0.030	0.02 0.041	-0.03 0.030	-0.11 0.016	-0.01 0.039

β height

$\beta \sim \langle J \rangle$	-0.18 0.002	-0.03 0.034	-0.13 0.002	-0.01 0.045	-0.06 0.036	-0.06 0.039
$\beta \sim \Delta S$	0.09 0.005	0.09 0.002	0.06 0.032	0.06 0.023	0.00 0.050	0.12 0.002
$\beta \sim \Delta t$	0.02 0.039	0.05 0.027	0.03 0.034	-0.01 0.041	0.01 0.043	0.11 0.005
$\beta \sim \Delta x$	0.35 0.007	0.49 0.005	0.45 0.005	0.37 0.002	0.34 0.002	0.24 0.007
$\beta \sim \Delta M$	0.00 0.050	0.01 0.036	0.00 0.050	0.07 0.005	0.04 0.023	-0.02 0.034
$\beta \sim \Delta\text{SWC}$	-0.07 0.030	0.00 0.048	0.05 0.036	-0.06 0.020	0.05 0.032	0.01 0.045
$\beta \sim \Delta\text{Tau}$	-0.01 0.045	0.00 0.045	0.03 0.039	0.22 0.007	0.19 0.005	0.27 0.009
$\beta \sim \Delta\text{NBI}$	-0.03 0.041	-0.02 0.039	0.01 0.048	0.02 0.043	0.07 0.030	0.00 0.050
$\Delta S \sim \Delta J$	0.10 0.032	0.12 0.025	0.21 0.007	0.10 0.027	0.00 0.048	0.13 0.025
$\Delta J \sim \Delta t$	-0.14 0.009	-0.14 0.007	-0.13 0.009	-0.02 0.039	0.02 0.039	0.09 0.020
$\Delta J \sim \Delta x$	0.00 0.048	0.00 0.050	0.03 0.030	0.01 0.036	0.02 0.025	0.03 0.023
$\Delta J \sim \Delta M$	0.22 0.011	0.19 0.009	0.22 0.011	0.08 0.009	0.02 0.034	-0.01 0.048
$\Delta M \sim \Delta t$	0.61 0.014	0.61 0.011	0.61 0.014	0.56 0.011	0.56 0.007	0.56 0.011
$\Delta\text{SWC} \sim \Delta t$	0.01 0.043	0.01 0.041	-0.03 0.043	0.05 0.030	0.13 0.009	-0.04 0.032
$\Delta\text{SWC} \sim \Delta x$	0.05 0.016	0.00 0.043	0.03 0.025	0.00 0.048	0.02 0.027	0.02 0.030
$\Delta\text{SWC} \sim \Delta M$	0.13 0.018	0.08 0.014	0.14 0.016	0.04 0.025	-0.01 0.045	0.11 0.014
$\Delta\text{Tau} \sim \Delta t$	-0.10 0.020	-0.14 0.016	-0.12 0.018	0.00 0.050	0.11 0.018	-0.01 0.043
$\Delta\text{Tau} \sim \Delta x$	0.01 0.034	-0.02 0.032	0.00 0.045	0.21 0.014	0.12 0.011	0.14 0.016
$\Delta\text{Tau} \sim \Delta M$	0.22 0.023	0.21 0.018	0.18 0.020	0.02 0.034	0.01 0.041	0.03 0.036
$\Delta\text{NBI} \sim \Delta t$	0.18 0.025	0.26 0.020	0.29 0.023	0.16 0.016	0.43 0.014	0.29 0.018
$\Delta\text{NBI} \sim \Delta x$	0.06 0.027	0.04 0.023	0.03 0.027	0.05 0.018	0.03 0.020	0.02 0.027
$\Delta\text{NBI} \sim \Delta M$	0.02 0.036	0.03 0.030	0.02 0.041	-0.03 0.032	-0.11 0.016	-0.01 0.041

β pheno

$\beta \sim \langle J \rangle$	0.11 0.034	-0.02 0.041	-0.05 0.041	-0.02 0.045	-0.05 0.036	-0.02 0.043
$\beta \sim \Delta S$	0.07 0.032	0.10 0.002	-0.02 0.048	-0.03 0.036	0.04 0.032	-0.01 0.050
$\beta \sim \Delta t$	0.22 0.002	0.32 0.005	0.32 0.002	0.46 0.002	0.46 0.002	0.49 0.002
$\beta \sim \Delta x$	0.10 0.005	0.11 0.007	0.15 0.005	0.09 0.005	0.08 0.005	0.08 0.005
$\beta \sim \Delta M$	0.26 0.007	0.13 0.009	0.17 0.007	0.11 0.007	0.19 0.007	0.10 0.007
$\beta \sim \Delta\text{SWC}$	0.03 0.045	-0.01 0.048	0.05 0.039	0.07 0.023	-0.02 0.041	-0.03 0.036
$\beta \sim \Delta\text{Tau}$	-0.07 0.009	-0.01 0.039	0.06 0.027	0.10 0.009	0.04 0.025	0.20 0.009
$\beta \sim \Delta\text{NBI}$	-0.06 0.039	-0.08 0.011	-0.05 0.036	0.05 0.032	-0.03 0.039	-0.03 0.039
$\Delta S \sim \Delta J$	0.10 0.036	0.12 0.032	0.21 0.009	0.10 0.027	0.00 0.050	0.13 0.025
$\Delta J \sim \Delta t$	-0.14 0.011	-0.14 0.014	-0.13 0.011	-0.02 0.043	0.02 0.043	0.09 0.020
$\Delta J \sim \Delta x$	0.00 0.050	0.00 0.050	0.03 0.034	0.01 0.041	0.02 0.027	0.03 0.023
$\Delta J \sim \Delta M$	0.22 0.014	0.19 0.016	0.22 0.014	0.08 0.011	0.02 0.034	-0.01 0.048
$\Delta M \sim \Delta t$	0.61 0.016	0.61 0.018	0.61 0.016	0.56 0.014	0.56 0.009	0.56 0.011
$\Delta\text{SWC} \sim \Delta t$	0.01 0.048	0.01 0.043	-0.03 0.045	0.05 0.030	0.13 0.011	-0.04 0.032
$\Delta\text{SWC} \sim \Delta x$	0.05 0.018	0.00 0.045	0.03 0.030	0.00 0.048	0.02 0.030	0.02 0.030
$\Delta\text{SWC} \sim \Delta M$	0.13 0.020	0.08 0.020	0.14 0.018	0.04 0.025	-0.01 0.048	0.11 0.014

VII. Annexes

$\Delta\text{Tau} \sim \Delta t$	-0.10 0.023	-0.14 0.023	-0.12 0.020	0.00 0.050	0.11 0.020	-0.01 0.045
$\Delta\text{Tau} \sim \Delta x$	0.01 0.041	-0.02 0.036	0.00 0.050	0.21 0.016	0.12 0.014	0.14 0.016
$\Delta\text{Tau} \sim \Delta M$	0.22 0.025	0.21 0.025	0.18 0.023	0.02 0.039	0.01 0.045	0.03 0.034
$\Delta\text{NBI} \sim \Delta t$	0.18 0.027	0.26 0.027	0.29 0.025	0.16 0.018	0.43 0.016	0.29 0.018
$\Delta\text{NBI} \sim \Delta x$	0.06 0.030	0.04 0.030	0.03 0.032	0.05 0.020	0.03 0.023	0.02 0.027
$\Delta\text{NBI} \sim \Delta M$	0.02 0.043	0.03 0.034	0.02 0.043	-0.03 0.034	-0.11 0.018	-0.01 0.041

B.7. Complementary results on the determinants of spatio-temporal variation of traits

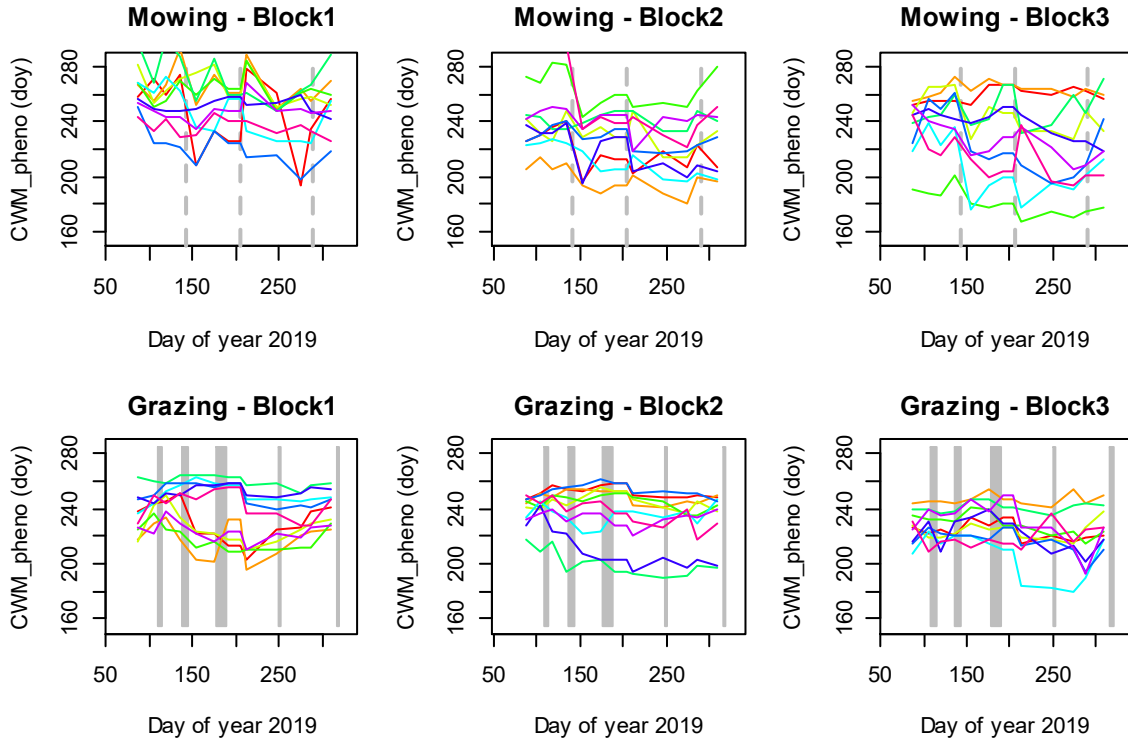


Figure VII-11: Spatio-temporal changes in the community weighted mean of time of flowering (CWM_pheno) within the six monitored paddocks. Lines of different colors represent the plots within each paddock. In mowed paddocks vertical dashed lines represent cuttings, and gray areas in grazed paddocks represent periods of grazing.

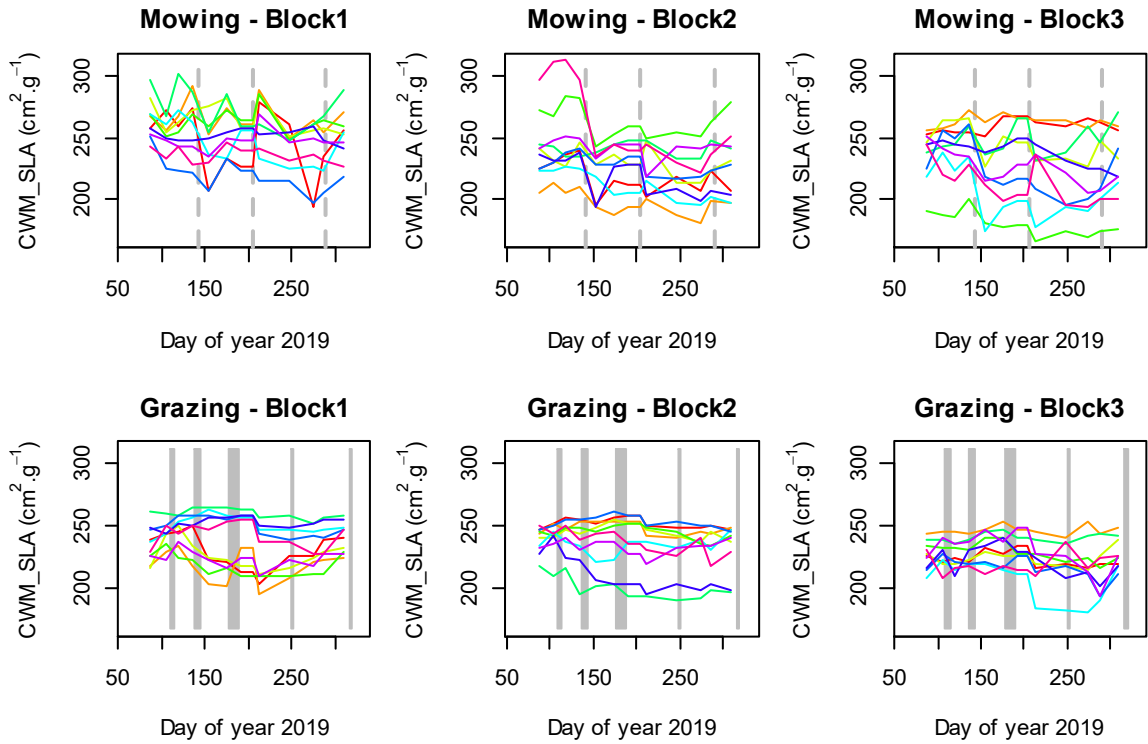


Figure VII-12: Spatio-temporal changes in the community weighted mean of specific leaf area (CWM_SLA) within the six monitored paddocks. Lines of different colors represent the plots within each paddock. In mowed paddocks vertical dashed lines represent cuttings, and gray areas in grazed paddocks represent periods of grazing.

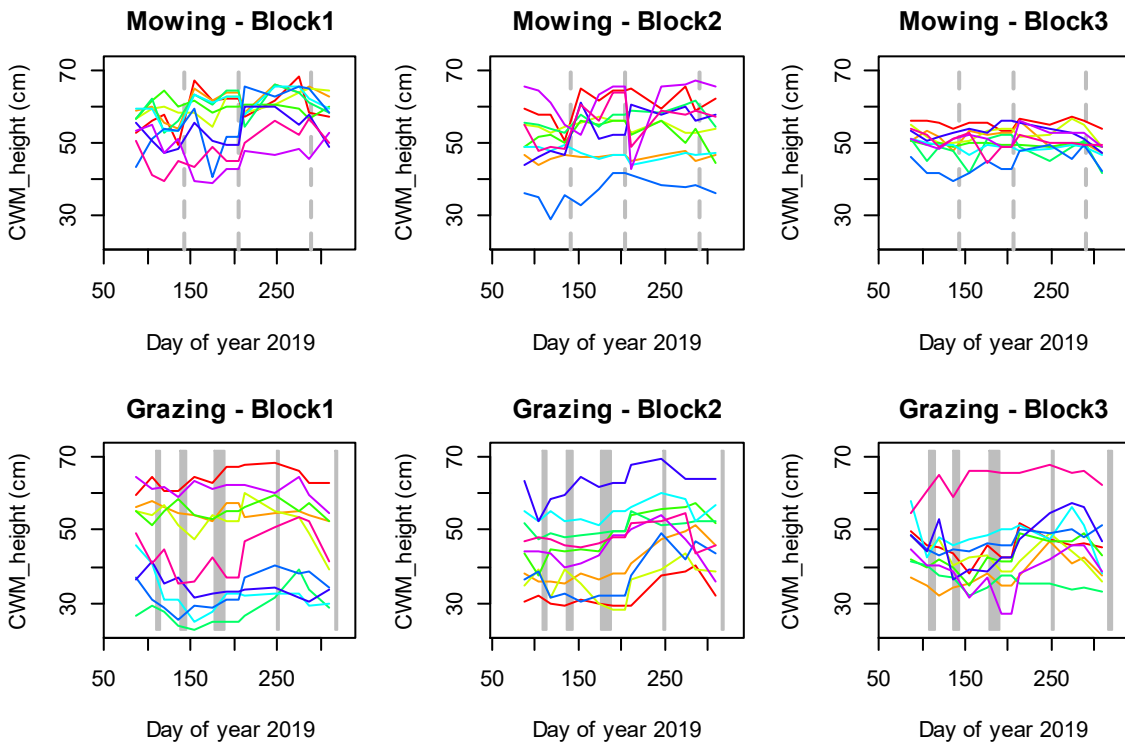


Figure VII-13: Spatio-temporal changes in the community weighted mean of plant height (CWM_height) within the six monitored paddocks. Lines of different colors represent the plots within each paddock. In mowed paddocks vertical dashed lines represent cuttings, and gray areas in grazed paddocks represent periods of grazing.

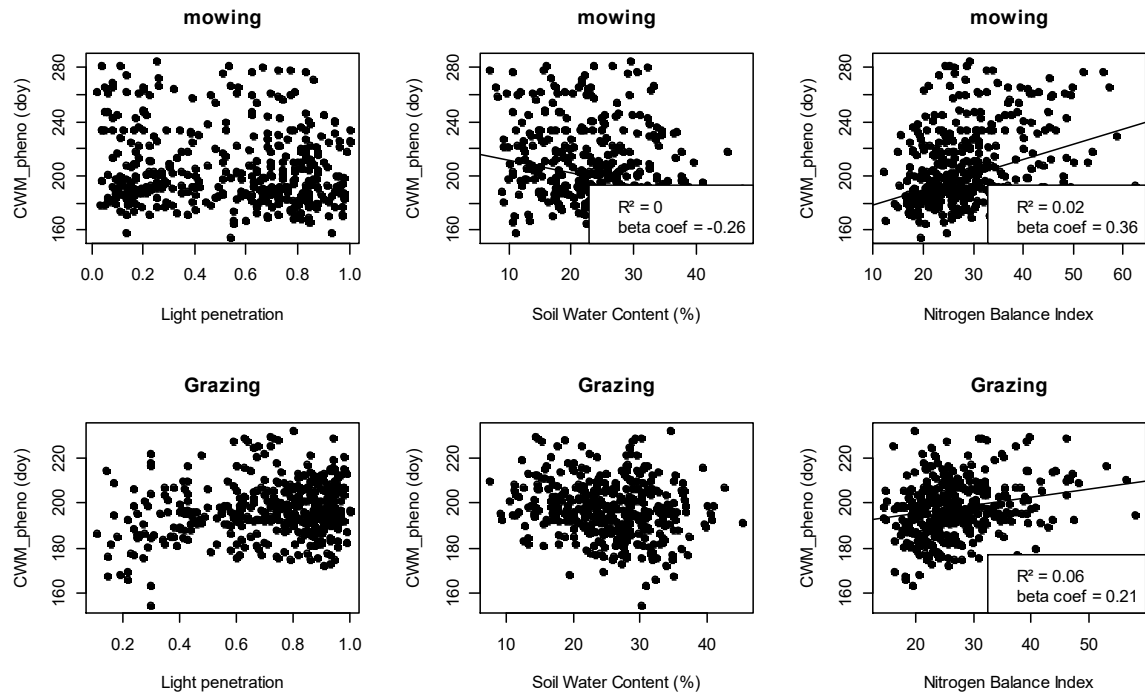


Figure VII-14: Environmental effects on community weighted mean of the time of flowering (CWM_pheno). Linear trends are estimated using Theil-Sen regression. Because of the large sample size only tests with P-values <0.001 are reported.

VII. Annexes

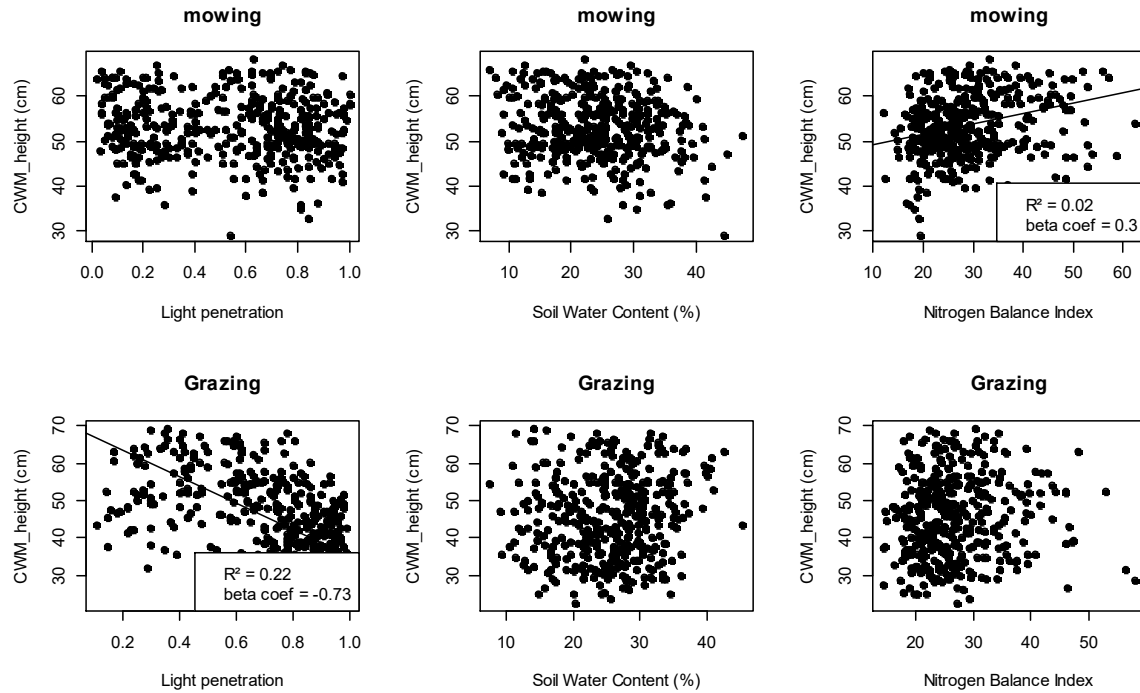


Figure VII-15: Environmental effects on community weighted mean of height (CWM_height). Linear trends are estimated using Theil-Sen regression. Because of the large sample size only tests with P-values <0.001 are reported.

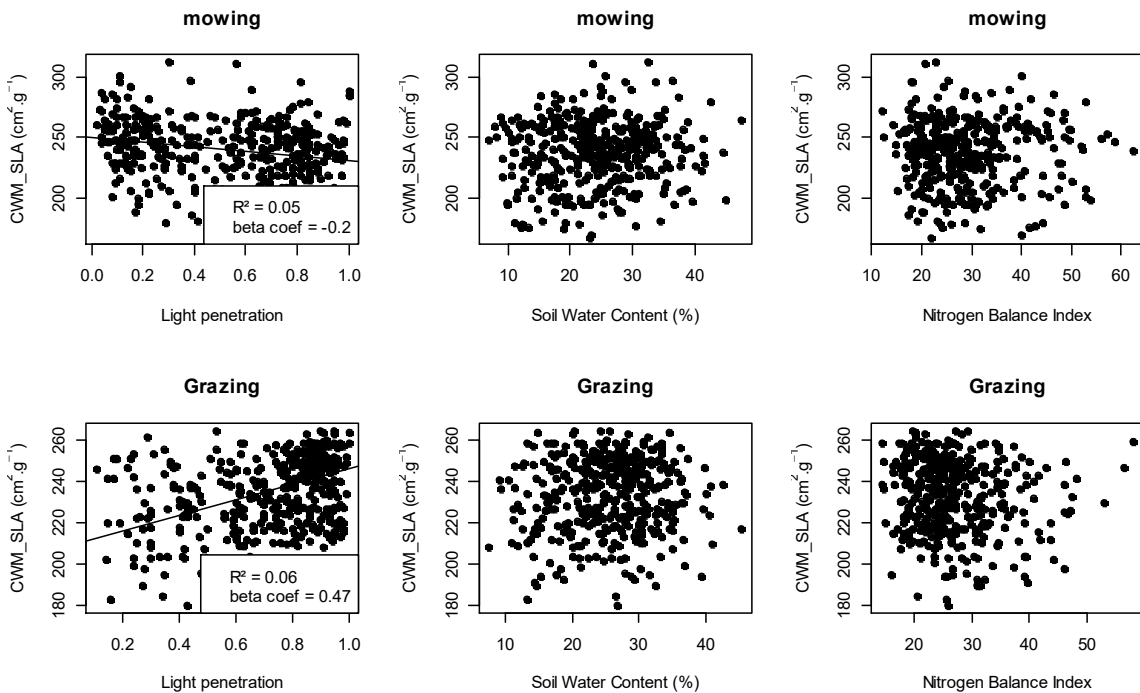


Figure VII-16: Environmental effects on community weighted mean of specific leaf area (CWM_SLA). Linear trends are estimated using Theil-Sen regression. Because of the large sample size only tests with P-values <0.001 are reported.

C. Annexe 3 : Matériel supplémentaire pour le chapitre 3

C.1. Calibration of soil moisture sensor

Measure of soil moisture – Four PVC pots of 9.3 cm of internal diameter and about fifteen centimeters high, whose bottom is obstructed by 200- μm mesh, were filled with 990 g of sieved ground at 1 cm, or 12 cm high and a bulk density of 1.2 g/cm³. A SM100 soil moisture sensor was placed in each pot. The pots were put in a bucket of water, slightly elevated to enable the water to wick, until saturation. Then they were dried up on a rack for an hour until the flow stopped (field capacity). The soil water content ($\text{SWC}_{\text{sensor}}$) and the soil mass (m_i) were measured until there is no significant change. After a week, the pots were put at 25°C.

Volumes measurements – The ground was sieved at 2 mm. In the soil fractions less than 2 mm, a small quantity per replicates (~ 20 g or 19 mL) was put aside and cleared of roots to measure the wilting point. The rest of the soil was put at 105°C for 48 hours and weighted. Then the soil fractions more than 2 mm was clean with water and sieved at 1 mm to collect the rocks. They were put again at 105°C for 48 hours and their volumes were measured.

Wilting point – For each replicate, five microtubes – with four rows four holes at the bottom and a bolting cloth (30 μm) was added – were filled with 1.8 cm of soil and rehydrated for a day. The following day, they were drained and centrifuged at 13800 rev/min for 20 minutes. The soil was weighted (fresh weight); the samples were put at 105°C for 24 hours and weighted (dry weight).

Calibration – The soil water content was calculated:

$$\text{SWC}_i = 100 \times \frac{m_i - m_{\text{dry}}}{\rho_w \times V_{\text{tot}}}$$

With m_i the mass of the soil during the drying (g), m_{dry} the dry mass of the soil (g), V_{tot} the volume of the soil (mL), ρ_w the water density (1 g.mL⁻¹).

The SWC_i was regressed against $\text{SWC}_{\text{sensor}}$ with a Gompertz model (Figure VII-17).

$$\text{SWC} = \log\left(\frac{\log \text{SWC}_{\text{sensor}} - \log M}{a}\right) * \frac{1}{b}$$

With M the maximum $\text{SWC}_{\text{sensor}}$ for the corresponding sensor, $a = -6.15$ and $b = -0.10$ the model coefficients.

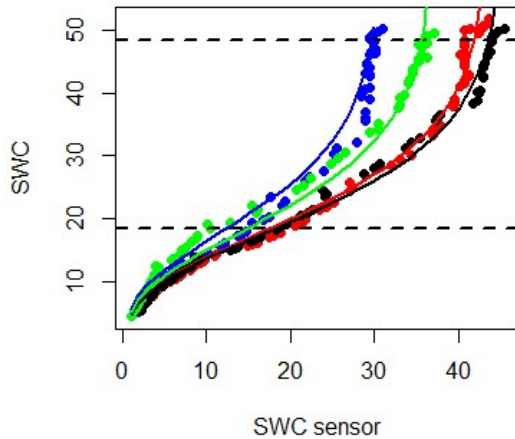


Figure VII-17: Calibration of the soil moisture sensor with a Gompertz model ($R^2=0.996-0.997$). Each line represents one sensor.

C.2. Results of the calibration of allometric relationships

In order to estimate the aboveground biomass of plant individuals, we measured the basal circumference, the mid-height circumference and the height twice a week. Sixty individuals per species were transplanted to calibrate the allometric relationships. At ten dates, we measured the basal circumference, the mid-height circumference and the height of three individuals per species. Then, they were cut, dried up at 60 °C for 3 days and weighted. Nine possible shapes of the minimum volume and two types of relationships (linear and power) were tested (see Table 3 in Pottier & Jabot 2017). We selected an equation by species based on the minimum NRMSE (Normalized Root Mean Square Error).

Table VII-6: Results of the calibration of allometric relationships.

Species	Shape	Function	R ²	d	d1	d2	z	NRMSE
<i>Dactylis glomerata</i>	Inhomogeneous double cylinder	Power	0.905	NA	0.04	1.39	0.963	0.11
<i>Holcus lanatus</i>	Homogeneous double cone	Power	0.822	7.16	NA	NA	0.571	0.13
<i>Poa trivialis</i>	Inhomogeneous double cone	Power	0.788	NA	4.28	12.38	0.709	0.15
<i>Trisetum flavescens</i>	Homogeneous double cone	Power	0.737	2.95	NA	NA	0.728	0.10

C.3. Meteorological conditions

Air temperature was recorded hourly at two places of the experimentation. We compared the mean temperature during the three periods (Figure VII-18a). The temperature was significantly higher in period 2 ($p<0.001$) and the temperature during the photosynthetic activity corresponds to lower growth rate (Figure VII-18b).

VII. Annexes

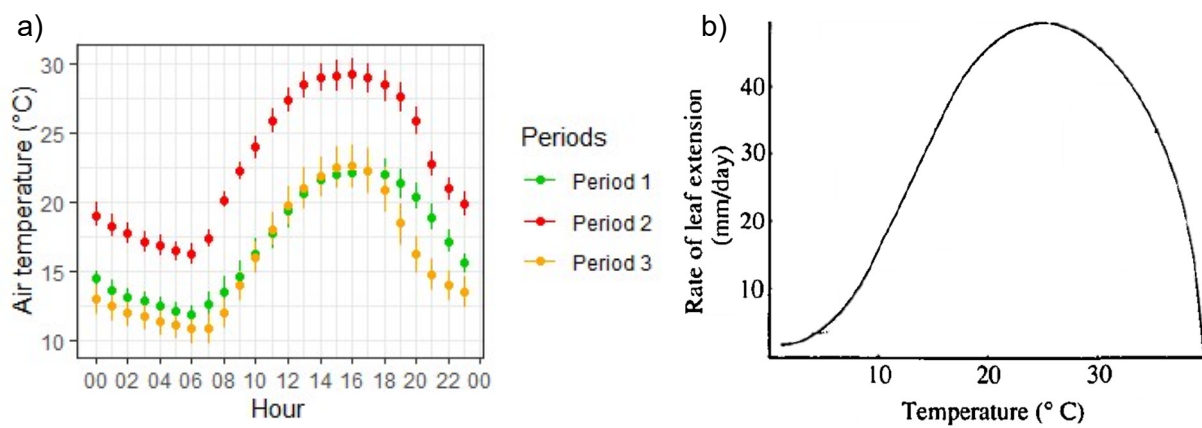


Figure VII-18: a) Average air temperature by hour for each period, b) Rate of leaf extension in function of temperature for *Lolium perenne* (Peacock 1975).